Eierstock und Ei. : ein Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Sexualorgane / von Wilhelm Waldeyer.

#### Contributors

Waldeyer-Hartz Wilhelm von, 1836-1921. Royal College of Physicians of Edinburgh

#### **Publication/Creation**

Leipzig : W. Engelmann, 1870.

#### **Persistent URL**

https://wellcomecollection.org/works/c33qd3nr

#### Provider

Royal College of Physicians Edinburgh

#### License and attribution

This material has been provided by This material has been provided by the Royal College of Physicians of Edinburgh. The original may be consulted at the Royal College of Physicians of Edinburgh. where the originals may be consulted.

This work has been identified as being free of known restrictions under copyright law, including all related and neighbouring rights and is being made available under the Creative Commons, Public Domain Mark.

You can copy, modify, distribute and perform the work, even for commercial purposes, without asking permission.



Wellcome Collection 183 Euston Road London NW1 2BE UK T +44 (0)20 7611 8722 E library@wellcomecollection.org https://wellcomecollection.org

# EIERSTOCK UND EI.

### EIN BEITRAG

ZUR

# ANATOMIE UND ENTWICKLUNGSGESCHICHTE DER SEXUALORGANE

VON

## WILHELM WALDEYER,

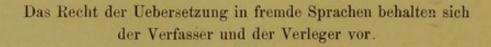
DR. MED., PROFESSOR DER MEDICIN AN DER UNIVERSITÄT BRESLAU.

MIT 6 TAFELN ABBILDUNGEN.

# LEIPZIG,

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN.

1870.



R34664

# WILHELM VON WITTICH,

PROFESSOR DER MEDICIN UND DIRECTOR DES PHYSIOLOGISCHEN INSTITUTS AN DER UNIVERSITÄT KÖNIGSBERG,

UND

# RUDOLF HEIDENHAIN,

PROFESSOR DER MEDICIN UND DIRECTOR DES PHYSIOLOGISCHEN INSTITUTS AN DER UNIVERSITÄT BRESLAU,

IN DANKBARER UND FREUNDSCHAFTLICHER ERINNERUNG AN DIE JAHRE 1862—1866

GEWIDMET

VOM VERFASSER.



### VORWORT.

In dem Nachfolgenden lege ich die Resultate meiner Studien über den Eierstock und über die Entwicklung der Sexualorgane den Fachgenossen vor. Eine erhebliche Anzahl menschlicher und thierischer Embryonen sowie Eierstöcke, die ich im frischen Zustande erhielt, und wofür ich namentlich den Herren DrDr. CARO, EBSTEIN, CARL FRIEDLÄNDER, JAENSCH, LANGER und REICHEL verpflichtet bin, setzten mich in den Stand, grade die Entwicklung des menschlichen Ovariums ausführlicher zu bearbeiten, als es bisher, wohl nur aus Mangel an geeignetem Materiale, geschehen ist.

In neuerer Zeit ist fast auf allen Feldern der Entwicklungsgeschichte ein reges Leben erwacht; die Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsorgane hingegen, von der wir gewiss die wichtigsten Aufschlüsse für viele allgemein bedeutungsvolle Fragen erwarten dürfen, hat selbst in den umfangreicheren Werken nur eine verhältnissmässig geringe Berücksichtigung gefunden. So können denn diese Blätter hier eine vielleicht nicht unwillkommene Ergänzung bieten.

Ueberall habe ich, so weit es meine Hülfsmittel mir erlaubten, die betreffenden Verhältnisse aus den verschiedenen Thierklassen verglichen. Ich bedaure nur, nicht auch noch die Entwicklung der Fische und Amphibien bearbeitet zu haben; meine Zeit wurde jedoch im letzten Sommer zu sehr durch andere Verpflichtungen in Anspruch genommen, und noch auf ein Jahr hinausschieben mochte ich den Abschluss der Arbeit nicht. Ebenso sind auch meine Untersuchungen über die Eibildung bei den Fischen weit unvollständiger geblieben, als es mir wünschenswerth erschien; Cyklostomen, Ganoiden und Selachier musste ich ganz ausschliessen, da frische Exemplare aus diesen Ordnungen hier nicht zu erlangen waren. Dass ich die niedersten Kreise der

#### Vorwort.

Evertebraten übergangen habe, wird Jeder begreiflich finden, der mit den Untersuchungen über die Fortpflanzung der dahin gehörenden Geschöpfe einigermaassen vertraut ist.

Was Plan und Ausführung der Arbeit anbetrifft, so ist, hoffe ich, das Buch dünn genug ausgefallen, um übersichtlich geblieben zu sein. Von den Zeichnungen sind eine Anzahl, namentlich die Querschnitte von Hühnerembryonen auf Taf. V und Taf. VI, die Figuren 34-37 auf Taf. IV und 29 und 30 auf Taf. III, in einfachen Umrissen gegeben worden. Bei den Ovarialdurchschnitten auf Taf. II und III ist überall da, wo nicht besondere Umstände eine genauere Durchführung erforderlich machten, das bindegewebige Stroma des Eierstocks in einer mehr schematischen Weise dargestellt worden.

Das Literatur-Verzeichniss enthält mit einzelnen Ausnahmen nur solche Werke und Abhandlungen, die mir selbst vorgelegen haben; es soll nur zum Nachweise der Citate und Noten im Text dienen und macht deshalb auf Vollständigkeit durchaus keinen Anspruch. Die wichtigsten Sachen sind jedoch zusammengestellt, und dürfte deshalb das Verzeichniss als eine immerhin brauchbare Zugabe aufgenommen werden.

Ich erfülle schliesslich eine mir angenehme Pflicht, indem ich meinen verehrten Collegen GRUBE, HEIDENHAIN und SPIEGELBERG, welche mit grösster Liberalität ihre Bibliotheken sowie die Hülfsmittel der von ihnen geleiteten Institute mir zur Disposition stellten, meinen aufrichtigsten Dank ausspreche.

Breslau, im September 1869.

Waldeyer.

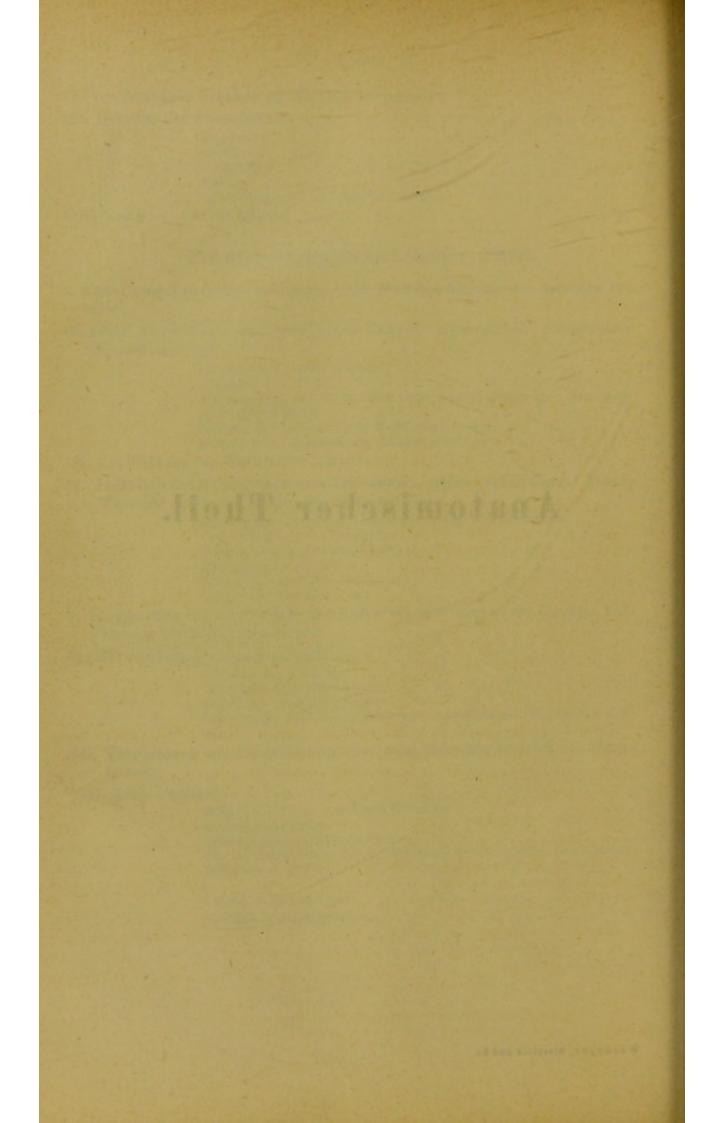
# INHALT.

## Anatomischer Theil.

	0110
I. Ovarium der Säugethiere	3
4. Allgemeine Verhältnisse	3
Die Beziehungen des Eierstockes zum Bauchfell und zum Trichter	
der Tube	3
Albuginea - Structur und Textur des Ovariums im Allgemeinen .	13
Blutgefässe, Lymphgefässe und Nerven	18
2. Specieller Theil	19
Eierstock des Menschen	19
Eierstock des Hundes	30
Eierstock der Katze	32 34
Eierstock des Schweins	35
Eierstock des Rindes und des Schafes	36
3. Graaf'scher Follikel und Ei der Säugethiere	36
Follikelwandungen	36
	39
Discus proligerus	40
Ei	44
Zusammenstellung der Resultate über die Ei- und Follikelbildung	
bei den Säugethieren; Pflüger'sche Schläuche, Neubildung der-	12
	42
	48
4. Allgemeine Verhältnisse. Hüllen und Stroma des Vogel-	
eierstocks	48
2. Historische Daten	54
3. Entwicklung des Vogeleies	55
	55
Hauptdotter und Keimbläschen	60
Nebendotter (weisser Dotter)	60
Dotterhaut	62
Bildung des Follikelepithels; Prüfung der Angaben von His	64
	67
III. Ovarium der Reptilien	69
IV Overing der Amphibien	
	72
Anatomische Verhältnisse des Eierstocks; Beziehungen desselben	-
	72 74
	76
Uebersicht der verschiedenen Formen des Eierstocks bei den ein-	10
zelnen Abtheilungen; Bau desselben bei den Knochenfischen; Be-	
	76
	79

VIII	Inhalt.	
VI Vergleichende	Dontung don Pien den Vertebreten	te ,
VII O	Deutung der Eier der Vertebraten	1
vil. Ovarium der	Evertebraten	5
	Crustaceen	
	Insecten	
	Mollusken	
	Vergleichspunkte mit den Vertebraten	
VIII. Anhang: C	orpus luteum	4
Entwicklungsgeschichtlicher Theil.		
	bersicht mit besonderer Berücksichtigung der neuesten Ar-	
	klung des Wolff'schen Ganges. Keimepithel. Gemeinsame	
orogenitaiani	age	
Part in land	Erste Anlage; Mittelplatten	
	Abstammung der Urogenitalanlage vom Axenstrange, bez. dem	
	oberen Keimblatte	2
	Bildung des Lumens beim Wolff'schen Gange	4
	Keimepithel; gemeinsame Urogenitalanlage	
III. Entwicklung	des Wolff'schen Körpers	8
	Keimepithels zum Peritoneum. Müller'scher Gang. Neben-	
öffnungen der	Tube; Cysten der Ligamenta lata	
	Regio germinativa und Regio lymphatica des Bauchfelles 12	
	Geschlechtswall; Keimepithel	12
	Bildung des Müller'schen Ganges	7
	Nebenöffnungen der Tube	7
	Cysten der Ligamenta lata	28
	es Wolff'schen und Müller'schen Ganges in die Cloake. Ent-	
wicklung der l	oleibenden Nieren	9
VI. Entwicklung	der Geschlechtsdrüsen	3
	Gemeinsame Uranlage	
	Weibliche Geschlechtsdrüse	
	Männliche Geschlechtsdrüse	
	pers	0
VII. Entwicklung	des Urogenitalapparats beim Menschen und bei den Säuge-	
		9
	tel	
vin. semusscapi	Ueberblick der gewonnenen Resultate	
	Hermaphroditismus	2
	Bedeutung des Peritonealsackes	8
	Die verschiedenen Typen der Generationsorgane; Geschlechts-	0
	differenzen	9
	Literatur-Verzeichniss	4
	Erklärung der Figuren	
	the second second second second	

# Anatomischer Theil.



## 1. Allgemeine Verhältnisse.

### (Eierstockshüllen, Stroma, Gefässe und Nerven.)

Will man den Eierstock der Säugethiere richtig beschreiben, so muss vor Allem Rücksicht auf das Alter des Organs genommen werden. Es wird jedoch der späteren Darstellung, welche, namentlich beim Menschen, sich nach den einzelnen Altersstufen zu gliedern hat, förderlich sein, wenn wir einige allgemeine Verhältnisse, wie die Beziehungen des Eierstocks zum Peritoneum und zur Tube, das bindegewebige Stroma und die Muskulatur des Ovariums, endlich die Gefässe und Nerven, nach den Befunden am geschlechtsreifen Eierstock vorher besprechen. Im speciellen Theile kann dann um so ausschliesslicher das drüsige Parenchym Gegenstand der Beschreibung sein, welches in seiner verschiedenen Entwickelung und Ausbildung ja auch wesentlich die Differenzen in den einzelnen Altersstufen der Ovarien bedingt. Ich lasse zum Schluss dieses Abschnittes eine genaue Schilderung der GRAAF'schen Follikel und des Eies der Säugethiere folgen.

Die Beziehungen des Eierstocks zum Bauchfell und zum Trichter der Tube. Die gangbaren anatomischen Handbücher, sowie die neueren Specialabhandlungen von SCHRÖN (184)\*), GROHE (75) und HIS (85) beschreiben die Zusammensetzung des Ovariums etwa in folgender Weise: Die Eierstöcke besässen zunächst einen peritonealen Ueberzug, der mit einer darunter liegenden besondern Haut, der Albuginea, fest verwachsen sein solle. Dann folge das eigentliche Eierstocksstroma, welches in zwei scharf getrennte Abtheilungen, die Rindenschicht und die Markschicht zerfalle. Nur am untern zugeschärften Ende, da wo die Gefässe zum Ovarium treten, am sogenannten Hilus, solle, wie bei allen vom Peritoneum bekleideten Organen, der seröse Ueberzug fehlen, um die Gefässe frei ein- und auspassiren zu lassen. Es wäre sonach das Ovarium, ebenso wie der grösste Theil der

<sup>\*)</sup> Die ausser Reihenfolge im Text befindlichen Zahlen beziehen sich auf den Literaturnachweis am Schluss.

Tube, zwischen die beiden Blätter des Ligamentum latum oder (genauer) in einer Duplikatur des hinteren Blattes eingeschlossen. PFLüGER (150), auf dessen Angaben ich bald ausführlicher zurückkomme, ist meines Wissens der Erste, welcher Ausstellungen an dieser gangbaren Beschreibung gemacht hat; jedoch hat auch er das Peritoneum, wenngleich in modificirter Form, als Ueberzug des Eierstocks belassen und seine Beschreibung der Oberfläche des Organs hat die so eben mitgetheilte Schuldarstellung nicht zu alteriren vermocht.

Von den nach dem Erscheinen des PFLügen'schen Werkes (1863) gelieferten Darstellungen der Anatomie des Eierstocks will ich nur auf die Beschreibungen von LUSCHKA (422), HENLE (80), KÖLLIKER (98) und W. HIS (85) verweisen. So heisst es bei Luscнка, p. 326 : »Das Involucrum eines jeden Ovarium besteht aus zweierlei membranösen Ausbreitungen, welche als seröse und als fibröse Kapsel aufgeführt zu werden pflegen. Der seröse Ueberzug ist als Bestandtheil der hinteren Platte des Lig. uteri latum ein Abkömmling des Bauchfelles. Die faserige Grundlage desselben ist mit der Albuginea fast überall so fest verwachsen, dass beide nicht getrennt werden können, während das aus polygonalen kernhaltigen Zellen bestehende Epithelium, welches mit dem des übrigen Peritoneum übereinstimmt, isolirbar ist.« - In ähnlicher Weise äussert sich HENLE, p. 479: »Man unterscheidet an dem Ovarium Hülle und Parenchym (Stroma) und an der Hülle zwei Blätter, den Peritonealüberzug und die dem Ovarium eigenthümliche fibröse Haut. Doch ist weder das seröse Blatt von dem fibrösen, noch das letztere von dem Parenchym scharf zu trennen etc.«---Kölliken gibt unter Anderem, p. 543, eine Figur (Durchschnitt des Ovariums), in der die mit der Albuginea verschmolzene Peritoneallamelle abgebildet und ausdrücklich als solche bezeichnet ist. - In der neuesten Zeit hat His in einer ausführlichen Specialabhandlung den Bau der Ovarien erörtert, lässt jedoch den Peritonealüberzug derselben unangetastet, obgleich er, seiner Beschreibung nach zu urtheilen, auch die Hüllen des Eierstocks, wenigstens bei der Katze und der Kuh, genauer untersucht hat. Es heisst bei ihm p. 173 : »Von aussen nach innen fortschreitend kann man, am Ovarialparenchym der Kuh dieselben 4 Zonen unterscheiden, die schon vom Katzeneierstock her bekannt sind : den äussern Ueberzug, die Corticalzone, die Subcorticalzone und die Follikelzone. Weiterhin, p. 174, heisst es von der äussern Hülle : »Die Mächtigkeit der äussern Hülle nimmt wie diejenige des gesammten Stroma mit dem Alter zu, und zugleich treten in ihr gewisse Gegensätze auf, die in jüngern Organen noch wenig ausgebildet sind. Man erkennt nämlich an ihr eine Zusammensetzung aus verschiedenen (meistens 3) Schichten. Die Schichten hängen zwar in der Fläche allenthalben mit einander zusammen und wechseln im Verlauf eines Schnittes ihre Dicke; immerhin pflegen sie durch ihr optisches Verhalten ziemlich auffällig von einander sich zu unterscheiden, indem die eine mittlere heller oder dunkler erscheint, als die beiden übrigen.« »Die Anatomie, heisst es dann weiter, p. 175, pflegt bekanntlich zwischen dem Peritonealüberzuge und der Albuginea des Eierstocks zu unterscheiden, sie sagt indess aus, es seien beide Schichten innig mit einander verwachsen. Nach der Analogie mit andern serösen Membranen wird man die äusserste und zugleich dichteste Lage der Eierstockshülle als peritonealen Antheil ansprechen dürfen, da ja auch anderwärts die bindegewebige Grundlage der serösen Häute wesentlich nichts Anderes ist als eine Verdichtungsschicht. die das Gewebe gegen den angrenzenden Hohlraum abschliesst.«

#### 1. Allgemeine Verhältnisse.

Wir dürfen diese Beschreibungen als den Ausdruck unserer besten jetzigen Kenntnisse von den Beziehungen des Säugethiereierstocks zum Peritoneum mit Recht ansehen; über die Hüllen des menschlichen Eierstocks giebt auch das Pflüger'sche Werk keine Auskunft.

Meinen Untersuchungen zufolge besitzt nun das Ovarium der Säugethiere keinen Peritonealüberzug, weder eine bindegewebige Serosagrundlage, noch auch ein einfaches Peritonealepithel, wie PFLÜGER wenigstens es will. Die Serosa des Abdomens geht über den Eierstock mit keinem ihrer Bestandtheile hinweg.

Der Eierstock des Menschen lässt dieses Verhalten schon sehr leicht mit freiem Auge erkennen, und es ist sehr auffallend, dass fast Niemand auf diese so eigenthümliche Erscheinung bisher geachtet hat. Verfolgt man nämlich die Blätter der Ligamenta lata bis dahin, wo sie an den Rand des Eierstocks (in der Nähe des Hilus) herantreten, so bemerkt man eine feine, aber deutliche, etwas unregelmässig zackig oder wellig verlaufende Linie rings um den untern Umfang des Eierstocks herumziehen. Es ist dies die Grenzlinie, mit der das Peritoneum aufhört. \*) Von der Seite der Serosa her bis zu dieser Linie ist der unterste Theil des Ovariums (ein kleiner Abschnitt des Hilusstromas) noch glatt und glänzend, wie alle von intacten serösen Häuten bekleideten Gebilde. Die Oberfläche der Hauptmasse des Eierstocks erscheint dagegen matt, nicht glänzend, blass grauroth, leicht durchscheinend (am ganz frischen Organ), ähnlich einer wenig gefässreichen, mit dünnem Epithelstratum überzogenen Schleimhaut. Ausserdem ragt entweder der nicht vom Peritoneum bekleidete Theil des Eierstocks an der Grenzlinie ein wenig über das Peritonealniveau hervor oder es ist das letztere etwas höher, so dass die genannte Linie sowohl durch den Glanz als auch durch Färbungs- und Niveaudifferenzen auf beiden Seiten markirt wird. Bei jüngeren Individuen, namentlich ganz jungen Thieren, ist der vorhin erwähnte wellige Verlauf weniger ausgeprägt; streckenweise sieht man da eine ganz gradlinig verlaufende scharfe Grenzmarke. Später, mit der durch die Eientwickelungs- und Eilösungsvorgänge bedingten narbigen Beschaffenheit der Oberfläche, nimmt auch die Peritonealgrenzlinie einen unregelmässigen Verlauf an, der bei Greisinnen durch die senile Schrumpfung des ganzen Organs wieder mehr ausgeglichen wird, in anderen Fällen jedoch auch hier sehr stark ausgeprägt ist, vgl. Fig. 6. Ich habe selbst bei den kleinsten mir zu Gebote stehenden Säugethieren (ganz jungen Meerschweinchen)

<sup>\*)</sup> FARRE (58) hat diese Grenzlinie allerdings gesehen, sie jedoch nicht richtig gedeutet. Er sagt darüber, p. 548, *l. c.*: »Except at its base, the ovary is so closely invested by this peritoneal lamina, that no effort with the scalpel will suffice to detach it from the tunic beneath. This intimate union however, of the two coats ceases at the base of the ovary, where a white, irregular, and somewhat elevated line is observed on either side, extending in a horizontal direction, and rising higher on the anterior than on the posterior surface of the gland.« Auch His (85), p. 73, beschreibt den scharfen Absatz der Parenchymzone gegen die freibleibende Oberfläche des Hilusstromas.

diese Peritonealgrenze ohne Schwierigkeit mit freiem Auge sehen können. (Vgl. Figg. 3-6 x und Fig. 7 h).

Versucht man es, von den Ligamenta lata oder dem Ueberzug des Lig. ovarii anfangend, ein Peritonealblatt frei zu präpariren, so zeigt sich, dass ein solches bis zu jener Grenzlinie hin ziemlich leicht abgelöst werden kann; von da ab aber schlechterdings nicht mehr, scheinbar entsprechend der Angabe aller Anatomen, dass die Serosa des Eierstocks fest und untrennbar mit dessen Albuginea verwachsen sei; in Wirklichkeit aber deshalb, weil das Ovarium keinen Peritonealüberzug besitzt. In der That ist der Eierstock das einzige Organ, wenn wir von der Schleimhautfläche des Morsus diaboli absehen, welches intra saccum Peritonei liegt. Es verhält sich die Oberfläche des Ovariums genau so zum Peritoneum, wie die genannte Schleimhautfläche des Tubentrichters; weil hier in beiden Fällen ein ächtes Schleimhautepithel von der frühesten Entwickelung her persistirte, kam nirgends das bindegewebige Substrat nackt zu Tage, und es konnte sich daher keine seröse Grenzfläche mit Endothelbekleidung, um die sehr empfehlenswerthe His'sche Bezeichnung zu adoptiren, ausbilden. Ein späteres Capitel wird zu zeigen haben, wie sich auf dem Wege der Entwickelungsgeschichte der Gegensatz zwischen der Bauchserosa und der Oberfläche des Eierstocks herstellt, und wie die letztere sich genetisch unmittelbar an die Tubenschleimhaut anschliesst; zunächst gilt es, meine Angabe, dass das Peritoneum die Eierstocksoberfläche nicht umkleidet, durch weitere anatomische Gründe zu stützen.

Versucht man mit einer Messerklinge von irgend einer Stelle des Peritoneums das sogenannte Epithel abzuschaben, so wird man in den meisten Fällen nur sehr kärgliche Bruchstücke desselben erhalten, ebenso wie bei dem Versuch, die Endothelien der Gefässe zu isoliren. Ganz anders ist es mit den Schleimhautepithelien; dieselben lassen sich leicht durch Abschaben von ihrer Unterlage trennen, ohne dass die Bestandtheile der letzteren, meist Bindegewebselemente, Fasern und Zellen, mit abgelöst werden. Durch Maceration in Wasser oder in ganz dünnen Salzlösungen, durch Brühen und manche andere Manipulationen lassen sich die ächten Epithelien ebenfalls leicht von ihrem Substrat entfernen, was bei den Endothelien, d. h. den Zellenlagen auf der freien Fläche der serösen Häute, der Gefässintima und der Synovialhäute keineswegs in ähnlicher Weise gelingt. Diese Zellenlagen haften fest an dem Substrat, dem sie angehören, und man wird entweder durch die eben genannten Proceduren gar Nichts ablösen oder bei einem energischeren Eingreifen Partikel der Unterlage mit fortnehmen. Die Messerklinge schabt von den Schleimhäuten sehr leicht eine auch mit freiem Auge erkennbare graue, in Wasser unschwer sich zertheilende Masse ab, die sofort wahrnehmen lässt, auch ohne Zuhülfenahme des Mikroskops, dass man mit dem Abschaben reussirt hat; vom Peritoneum wird man vergeblich solche Massen zu gewinnen suchen. - Die Oberfläche der Säugethierovarien verhält sich nun in dieser Beziehung vollkommen wie eine Schleimhaut. Bis an die bezeichnete Grenz-

#### 1. Allgemeine Verhältnisse.

linie bekommt man vom frischen Eierstock sehr leicht durch Abschaben jene grauen, halb flockigen, halb schleimähnlichen Partikelchen, wie sie die ächten Schleimhäute hergeben; die mikroskopische Untersuchung zeigt bald pflasterförmige, bald mehr cylindrische Epithelzellen je nach den einzelnen Thierspecies. Die Zellen lassen sich, grade wie ächte Epithelzellen, leicht von einander trennen und haben dieselbe sich stets wiederholende Gestalt. So wie man aber über jene Grenze hinauskommt, sucht man vergebens nach diesen Epithelien, das Abschaben ist da nicht ergiebig, wie auf dem Peritoneum überhaupt. Schon diese einfache Prüfung zeigt also, dass das Eierstocksepithelium sich ganz anders verhält, als das Peritonealendothel.

Zu demselben Resultate führt nun noch evidenter die mikroskopische Untersuchung. Wir wollen zunächst, ohne auf das Detail des Ovarialepithels einzugehen, den Vergleich mit dem Peritonealepithel weiter durchführen. Nimmt man einen feinen Flächenschnitt grade von der bezeichneten Grenzgegend, so dass die eine Hälfte des Schnitts der ächten Peritonealfläche, die andere der Eierstocksoberfläche angehört, so zeigt schon ohne alle weitere Hülfsmittel eine mittlere Vergrösserung von 100/1 sehr deutlich den schroffen und frappanten Unterschied diesseits und jenseits der Grenzlinie\*). Die Ovarialhälfte des Schnitts zeigt ein von der Fläche her in polygonalen Feldern erscheinendes, kernhaltiges Epithel, das aber plötzlich, eben in jener auch schon mit freiem Auge wahrnehmbaren Grenzlinie aufhört und zwar meist mit einem über das Peritonealniveau etwas erhabenen Rande. Es folgt nun die Peritonealoberfläche, auf welcher man bekanntlich mit so schwachen Vergrösserungen das regelmässige Epithel nur sehr schwer oder gar nicht wahrnimmt; auf den ersten Blick glaubt man eine rein fibrilläre Membran ohne jede schützende Decke vor sich zu haben; es kann kaum eine schärfer markirte Grenzlinie geben. Stärkere Vergrösserungen (bis 300/1) lassen nun auch das Peritonealepithel erkennen, zeigen aber zugleich die charakteristische Verschiedenheit desselben vom Ovarialepithel, da die Zellengrenzen im frischen Zustande bekanntlich sehr wenig deutlich sind und nur die in relativ weiten, regelmässigen Abständen liegenden grossen runden Kerne auf eine besondere Epitheldecke deuten, während das Ovarialepithel das gewöhnliche Bild jeder von der Fläche gesehenen nicht flimmernden Schleimhaut bietet mit der regelmässigen, charakteristischen Epithelmosaik. Treffliche Dienste leistet hier die Silberimprägnation, sowie die Carminfärbung; namentlich fand ich die erstere von besonderem Werthe. Ich legte Eierstöcke kleiner Thiere, Meerschweinchen, junger Kaninchen in 0,25 Proc. Silbernitratlösung, ungefähr 1/2bis 1 Minute, darauf in schwach angesäuertes  $(\bar{A}c.)$  Wasser. Die Lichteinwirkung

<sup>\*)</sup> Bei HENLE (79) und PFLÜGER (150), p. 68, findet sich die mir unbegreifliche Angabe, dass das Epithel der Tube allmählich in das des Peritoneums übergehe. Ein Blick auf ein frisches oder irgendwie mit den von mir angegebenen Reagentien hergerichtetes Präparat zeigt den schärfsten Gegensatz, und derselbe Gegensatz ist auch zwischen Eierstocksund Peritonealepithel vorhanden.

macht sich nun binnen Kurzem auf der Eierstocksoberfläche und auf dem Peritoneum in sehr verschiedener Weise geltend. Sehr bald bräunt sich die Ovarialoberfläche, so weit sie vom Peritoneum frei ist, und, wenn man nicht zu intensiv mit Silber tractirt hat, kommt eine Phase, wo auf dem Peritonealbezug noch gar kein sichtbarer Effect der Reduction eingetreten ist und alles dahin Gehörige in seiner gewöhnlichen Färbung erscheint, während die muköse Partie des Ovariums, mit scharfer Grenzlinie abgesetzt, bereits gebräunt ist. Auch späterhin, nach tagelanger Aufbewahrung der so hergerichteten Präparate, bleibt der Unterschied zwischen dem tiefen Braun der Eierstocksoberfläche und der viel lichteren Färbung des Peritoneums sehr characteristisch. Wir gewinnen nun durch die Silberimprägnation eine deutliche Ansicht des Peritonealepithels sowohl wie des Epithels vom Ovarium und können beide gleichzeitig überschauen; dabei stellt sich auf das unzweideutigste heraus, dass kein Uebergang vom Peritonealepithel zum Epithel des Eierstocks existirt, sondern eine scharfe Trennung zwischen beiden vorhanden ist. Plötzlich treten anstatt der ganz flachen, grossen, feincontourirten, mit den bekannten geschlängelten Silberlinien umgebenen peritonealen Zellen die kräftig markirten eckigen Felder des Ovarialepithels auf, und das in einer ganz scharfen, rings um das Ovarium verlaufenden Linie. Dabei stossen uns, wovon ich mich namentlich bei jungen Kaninchen überzeugt habe, von Strecke zu Strecke in ziemlich regelmässigen Abständen eigenthümliche Zeichnungen auf, die sich fast wie Stomata von Pflanzenblättern ausnehmen. Man sieht kleine trichterförmige Vertiefungen, welche von den Epithelzellen nahezu kreisförmig umsäumt werden. Wir werden diese Punkte später als die Stellen kennen lernen, wo das Epithel sich zur Bildung der PFLügen'schen Schläuche in die Tiefe senkt. Auch PFLÜGER (150) hat offenbar Aehnliches bei der Katze gesehen, wie aus seiner Darstellung, p. 68 und 69, hervorgeht.

Nach diesen Verhältnissen liegt es nahe, das Ovarialepithel mit dem Epithel der Tubenschleimhaut in nähere Verbindung zu bringen. Die von HENLE (80) so benannte Fimbria ovarica hat uns dazu den Weg gezeigt. \*) Nach seiner Beschreibung geht vom Morsus diaboli aus eine der Fimbrien am äussern Rande des Ligamentum latum hin bis zum Eierstock, um sich in dessen Oberfläche zu verlieren. Mitunter ist dieselbe fein rinnenförmig ausgehöhlt, so dass etwa ein vom Eierstock herwanderndes Ei in dieser Rinne tuto, cito et jucunde zur Tube gelangen könnte. Es lag nahe, zu untersuchen, ob nicht eine continuirliche Verbindung zwischen Eierstocks- und Tubenepithel durch diese Fimbria vermittelt werde.

Für den Menschen findet ein continuirlicher Uebergang des Schleimhautepithels der Tube auf diesem Wege in den meisten Fällen nicht statt, wohl aber geht das flimmernde Epithel in der Fimbrienrinne sehr nahe an den Eierstock heran und es liegt nur ein ganz schmales Terrain des Peritoneums hier

<sup>\*)</sup> Vgl. FLOURENS (64), FARRE (58) (Tubo- ovarian ligament) und RICHARD (476).

### 1. Allgemeine Verhältnisse.

zwischen dem Flimmerepithel der Fimbria und dem Cylinderepithel des Eierstocks. Das Peritoneum zieht oft nur wie ein schmaler weissglänzender Saum von kaum 0,5 - 1 mm. Breite zwischen den beiden grauröthlichen Schleimhautflächen hin - ein guter Grund mehr indessen, das Peritoneum von den Eierstockshüllen auszuschliessen -. In einigen Fällen habe ich jedoch auch beim Menschen den directen Uebergang des Flimmerepithels der Tube durch die Fimbria ovarica zum Cylinderepithel des Eierstocks nachgewiesen. Derselbe macht sich an Schnitten, die parallel mit der Längsrichtung der Fimbria durch diese und durch das Ovarium gelegt sind, ganz in derselben Weise wie auch an andern Orten das Flimmerepithel in Cylinderepithel oder Pflasterepithel continuirlich übergeht, z. B. von den Canälen des Nebenhodens zum Vas deferens oder vom Corpus uteri durch den Cervicalcanal zur Vagina, das heisst die Flimmerzellen werden allmählich kürzer und etwas breiter, und, wie es mir erschienen ist, werden auch die Flimmerhaare allmählich kürzer, bis sie mit einem Male ziemlich scharf aufhören, ohne dass aber in dem sonstigen Character der Zellen irgend eine Veränderung eintritt. Sehr viel häufiger gelang mir der Nachweis dieser directen Verbindung beim Kaninchen und Schwein. Beim Kaninchen scheint der directe Uebergang die Regel zu sein. Beim Schwein erweitert sich das abdominelle Ende der Tube zu einer Art Glocke, welche das Ovarium fast vollständig in sich aufzunehmen vermag. Am unteren Rande findet ein viel breiterer Uebergang der Tube auf das Ovarium statt, als es beim Menschen durch die schmale Fimbria ovarica der Fall ist. Mitunter jedoch ist auch hier ein schmaler Peritonealbezug zwischengeschoben, der sich dann sehr scharf hervorhebt. Es möge hier beiläufig seinen Platz finden, dass das Flimmerepithel der Tubenglocke beim Schwein sich noch nebenher allerlei Digressionen gestattet. So geht es an manchen Stellen ziemlich weit über den Rand der Glocke hinaus, auf deren äussere Wandung über und verliert sich da erst, nachdem es sich längere oder kürzere Strecken weit fortgesetzt hat; mitunter finden sich vollkommen isolirte Inselchen von Flimmerepithel anstatt des gewöhnlichen Peritonealbezugs. (Vgl. weiter unten, Ovarium der Frösche.) Auch beim Schafe habe ich Aehnliches gefunden. Am unzweideutigsten in dieser Beziehung spricht aber das Verhalten des Ovarium zur Tube bei den Beutelthieren, namentlich bei Macropus major. Bei letzterem liegt es innerhalb der Tubenfalten im Trichter, näher jedoch nach dessen oberem oder vorderem Ende hin; ebenso beim Wombat (Phascolomys), bei welchem es noch dazu mit dem Pavillon der Tube zusammen in einer Peritonealkapsel eingeschlossen ist. Vgl. bei Owen (143) Vol. III. p. 684. Es ist mir leider noch keine Gelegenheit zur genaueren Untersuchung dieser Verhältnisse geboten worden.

Für die anatomische und genetische Zusammengehörigkeit des Ovarialund Tubenepithels dürfte schliesslich noch der Befund von GRAAF'schen Follikeln und Eierstockskystomen mit Flimmerepithel sich anführen lassen. (HENNIG (81), FRIEDREICH, SPIEGELBERG.)

Die Form- und Grössenverhältnisse des Ovarialepithels bei den Säugethieren sind einander ziemlich gleich. Meist sind die Zellen kurz cylindrisch, mit ihrer Längsaxe senkrecht auf die Oberfläche des Eierstocks gestellt. Die längsten fand ich beim Schweine, die kürzesten, fast kubischen Zellen beim Rinde: die des Menschen sind ebenfalls deutlich cylindrisch. Die Epithelzellen vom Ovarium einer älteren Kuh massen 9 - 12  $\mu$ , die des Kalbes 12 bis  $15 \,\mu$  im langen Durchmesser, bei  $5 - 6 \,\mu$  Kernlänge. Beim Schwein fand ich  $15 - 18 - 20 \mu$  bei  $4 - 6 \mu$  Breite; beim Kaninchen  $12 - 15 \mu$  zu  $6 - 7 \mu$ Breite; beim Hunde waren die circa 6  $\mu$  breiten Zellen fast durchweg 45  $\mu$ lang. Das Eierstocksepithel eines 32 Wochen alten menschlichen Fötus zeigte Zellen von  $45 - 18 \mu$  Länge und  $5 - 6 \mu$  Breite, während bei einer 50 jährigen Frau dieselben Dimensionen 12, resp.  $6\mu$  betrugen; bei der letzteren waren die Kerne 6  $\mu$  lang und 4  $\mu$  breit. Das Zellprotoplasma ist immer sehr zart und äusserst feinkörnig, s. Fig. 18a; von einer membranösen Begrenzung sah ich nie eine Spur; die Kerne sind im Verhältniss zum Zellkörper gross und treten immer recht scharf hervor; deutliche Kernkörperchen sieht man dagegen selten. Stets bildet das Övarialepithel eine einfache Lage von Zellen; nur bei Hunden kommen zuweilen kleine Anhäufungen von mehreren Schichten über einander vor; vielleicht sind solche Bilder aber stets durch Unebenheiten des Schnittes bedingt.

Der Erste, welcher die Eigenthümlichkeit des Eierstocksepithels erkannt hat, ist unstreitig PFLÜGER (150), Er hat dieselbe aber nicht richtig aufgefasst. Statt das Epithel des Ovariums mit dem der Tuben in genetischen und anatomischen Zusammenhang zu bringen und vom Endothel zu trennen, versucht er an der Hand der Besonderheiten des Ovarialepithels grade den umgekehrten Weg einzuschlagen und sämmtlichen serösen Häuten und Höhlen einen drüsigen Character beizulegen; vgl. p. 35 und 70. - Bald darauf hat BORSENKOW (29) das Eierstocksepithel gesehen, spricht sich jedoch über seine Beziehungen zum Peritoneum nicht näher aus. KÖLLIKER (98), p. 544, gibt eine schöne, treue Abbildung von dem cylindrischen Eierstocksepithel des Kaninchens, bezeichnet es aber kurzweg als »Peritonealepithel«, ohne seiner weiteren Eigenthümlichkeiten und des Zusammenhanges mit dem Epithel der Tuben, der bei Kaninchen so deutlich zu sehen ist, zu erwähnen. Später, p. 552, läugnet er sogar das Epithel bei jungen menschlichen Embryonen; es könne somit keine Rede davon sein, dem Epithel eine Bedeutung für die Bildung der Drüsenstränge (PFLÜGER'schen Schläuche) beizulegen.

Meine ersten Untersuchungen über das Ovarialepithel datiren vom Monat Juli 1867. Schon damals habe ich meinen Collegen HEIDENHAIN und SPIEGELBERG meine Befunde mitgetheilt, nach denen ich dem Ovarium einen Bauchfellüberzug absprechen zu müssen glaubte, das Epithel vielmehr einem Schleimhautepithel gleichsetzte. Auch fand ich schon zu der Zeit, zuerst bei Hunden, die schlauchförmigen Einsenkungen des Epithels in das Ovarialstroma. Im October 1867 theilte ich in einer öffentlichen Sitzung der Schlesischen Gesellschaft meine Ergebnisse unter Demonstration der betreffenden Präparate mit. Eine kurze Mittheilung darüber findet sich in den Sitzungsberichten der genannten Gesellschaft pro 1867. Ich glaubte jedoch eine ausführlichere Publikation erst für erspriesslich erachten zu dürfen, nachdem ich auch genetisch die Sache hinreichend untersucht hätte, und

#### 1. Allgemeine Verhältnisse.

das führte mich immer weiter und weiter, so dass ich erst jetzt, nach 2 Jahren, meine Befunde dem Urtheile der Fachgenossen unterbreiten kann.

Nach einer Mittheilung von W. KOSTER (99) hat VAN DER LITH in einer unter KOSTER'S Leitung verfassten Dissertation »Bijdrajen tot de kennis van de ziekelijke ontwikkeling der organa uro-genitalia en van den normalen descensus testiculorum, Utrecht 1867, gefunden, dass bei der ersten Entwicklung der WOLFF'sche Körper nicht ganz vom Peritoneum überzogen werde. Koster selbst hat im weiteren Verfolg dieses Befundes den Epithelialbelag der Ovarien einer erneuten Untersuchung unterworfen und kommt in Bezug auf das Verhalten des Peritoneums zum Ovarium, sowie die Deutung des Eierstocksepithels ganz zu denselben Resultaten wie ich. Nur irrt Koster darin, wenn er das Ovarialepithel mehrschichtig nennt, und auch als solches abbildet. Seine Mittheilung darüber, welche er so freundlich war mir zuzusenden, datirt vom 19. April 1868; ich werde auf dieselbe weiter unten noch zurückkommen. Seit der Zeit sind, so viel ich weiss, keine weitern Angaben über diesen Gegenstand veröffentlicht worden.

Sehr beachtenswerth ist das Verhalten der Ligamenta lata zu den Eierstöcken bei den meisten Säugethieren, indem die ersteren eine bald mehr, bald minder vollständige Kapsel oder Tasche um die Ovarien bilden. Angaben darüber mit Berücksichtigung der älteren Literatur finden sich bei E. H. WEBER (218), TREVIRANUS (206), v. BAER (3 und 6), STANNIUS (196), ROUGET (180), KEHRER (92), CLAUDIUS (38), MEYERSTEIN (131), OWEN (143). So viel ich aus diesen und eigenen Untersuchungen entnehme, hat der Eierstock des Menschen die freieste Lage; hier findet sich nur eine leichte Austiefung in der hintern Platte des Lig. latum, welche Owen mit Recht der Eierstockskapsel der Säugethiere vergleicht. Nach E. H. WEBER u. A. soll bei Lutra, Phoca, Mustela und Ursus eine vollständig geschlossene Peritonealtasche um das Ovarium vorhanden sein. Eine Mittelstufe zwischen diesen beiden Extremen bildet das Rind; Fig. 7 gibt eine Darstellung der hier vorliegenden Verhältnisse. Das Lig. latum wölbt sich hier wie das Dach eines halbverdeckten Wagens von oben her über das Ovarium vor; die Tube verläuft stark geschlängelt in der Wand dieses Zeltdaches, das man passend als »Eierstockszelt« bezeichnen könnte, und mündet ziemlich in der Mitte seines freien Randes (bei d in der Fig.) aus. Der ganze freie Rand, der um das Ovarium einen ziemlich hohen Bogen schlägt, ist von einem gefranzten, rinnenförmigen, wimpernden Schleimhautsaume eingenommen, der den Tubentrichter vertritt, (e1 e) und bei e1 unmittelbar auf die Oberfläche des Eierstocks übergeht. Die Tiefe dieses Zeltes ist eine so bedeutende, dass das ganze Ovarium darunter mit Bequemlichkeit geborgen werden kann. Aehnliche, jedoch nicht so tief ausgebauchte Eierstockszelte finden sich beim Kaninchen und beim Meerschweinchen; auch die Katze kann noch hierher gerechnet werden. Der Hund hat wieder eine fast vollkommen geschlossene Peritonealkapsel, an der nur ein medianer schmaler Schlitz, dem unmittelbar die Fimbrien anliegen, offen bleibt. Aus dem beim Rinde geschilderten Verhalten lässt sich dieses leicht herleiten, wenn man sich die Zeltöffnung ringförmig verengert, wie mit einer Schnur zugezogen, denkt. Fast alle genannten Autoren lassen sich von dem naheliegenden Vergleiche

zwischen Tunica vaginalis propr. testis und der genannten Eikapsel bestechen. E. H. WEBER sagt z. B. p. 106 (bei Lutra) : »der Eierstock ist sehr platt und ebenso von einer Fortsetzung des Sackes überzogen, wie der Hode von der Tunica vaginalis«. Auch Rouger zieht diese Parallele, ebenso Pflüger, s. p. 68. Die Entwicklungsgeschichte der Eierstockskapsel ist jedoch eine andere und hängt mit dem Wachsthum der Tuben zusammen. Indem der Müllers'sche Gang bei weiblichen Individuen an seinem oberen Ende stark in die Länge wächst, hebt er das ihn deckende Peritoneum zu einer Falte auf, welche man, z. B. bei Hundeembryonen, schon sehr frühzeitig bemerken kann. Diese Falte wölbt sich bald über die Keimdrüse herüber und das um so stärker, wenn das abdominelle Ostium der Tube etwas höher im Rande der Falte liegt und ihre Fimbrien sich zum Theil in diesem Rande ausbreiten; auch die Länge der Tuben und Uterushörner muss noch zur besseren Ausbildung der Falte beitragen. Es ist das also ein Vorgang, der sich mit der Bildung des Sackes der Tunica vaginalis propria nicht ohne Weiteres in Parallele setzen lässt.

Es lag natürlich sehr nahe, bei den Thieren, die eine mehr oder minder vollkommene Eierstockskapsel besitzen, auf die Verbreitung des Flimmerepithels in der Bauchhöhle zu sehen und namentlich dasselbe an der Innenfläche der Eikapsel aufzusuchen; ich habe es aber daselbst nie angetroffen. Das kann auch in keiner Weise befremden, denn überall da, wo Flimmerepithel oder ächtes Epithel im Bereich der Bauchhöhle gefunden wird, ist es, wie wir später sehen werden, Rest einer ursprünglichen Embryonal-Anlage, während, wie vorhin gezeigt wurde, die Eierstockstasche eine secundäre Bildung ist. - MEYERSTEIN (134) ist entschieden im Unrecht, wenn er vom Kaninchen behauptet, dass das Flimmerepithelium die ganze Bauchfelltasche auskleide, in der der Eierstock liegt. Ich habe trotz wiederholter sorgfältiger Untersuchung niemals dort Flimmerepithelium finden können. Bei einiger Vertrautheit mit diesen Untersuchungen kann man auch schon mit freiem Auge immer diejenigen Stellen, an denen eine schleimhautähnliche Beschaffenheit, also ein Ueberzug von ächtem Cylinder- oder Flimmerepithel innerhalb der Bauchhöhle vorkommt, wie z. B. an den isolirten insulären Flecken am äussern Umfang der Tube, herauskennen.

CLAUDIUS (38) beschreibt für den Menschen eine Fossa ovarii, »die in dem fetthaltigen Bindegewebe ausgetieft ist, welches am oberen Rande des M. piriformis die zum Durchtritt der Vasa und N. glutaei supp. bestimmte Grube ausfüllt. Die Vorderseite des Ovariums wird von der Ala vespertil. ganz bedeckt, so dass die Därme den Eierstock nirgends berühren.« Er macht dazu die gewiss beachtenswerthe Bemerkung: »Sehr wünschenswerth ist die Untersuchung des Epithels der Fossa ovarii bei einer während der Ovulation plötzlich verstorbenen Person, da sich hier vielleicht während dieser Zeit Flimmercylinder entwickeln.« p. 255 l. c. Mir ist eine solche Gelegenheit nicht geboten worden; übrigens glaube ich ein negatives Resultat einer derartigen Untersuchung vorhersagen zu dürfen, da ich Flimmerepithel, oder auch nur nicht flimmerndes Cylinderepithel hier nie fand und diese Epithelbildung nirgends eine nur temporäre ist.

In Bezug auf den sonstigen Bau des Peritoneums der Ligg. lata und der Tuben bei Säugethieren will ich nur noch anführen, dass die von KEHRER (92) bei Rindern beschriebenen vascularisirten Zotten auf der obern Platte des Mesometrium etc. eine ziemlich allgemein verbreitete Bildung sind. Namentlich fand ich sie bei Kaninchen ungemein zierlich und zart ausgebildet, oft so schmal — und dann nicht vascularisirt — dass die eingelagerten Bindegewebszellen das feine Faserbündel rosenkranzförmig ausdehnten. Ebenso prominirten an den Zotten die Endothelzellen seitlich oft so bedeutend, dass die Annahme einer zeitweise freiwilligen Ablösung dieser Zellen sehr nahe lag und es sehr wohl möglich ist, dass ein Theil der lymphatischen Zellen der Abdominalflüssigkeit in dieser Weise sich von der Wandfläche loslöst. Ich kenne kein geeigneteres Object zum Studium frischer Bindegewebszellen und Faserbündel als diese zarten Excrescenzen.

Albuginea - Structur und Textur des Ovariums im Allgemeinen. In den Lehrbüchern ist, abgesehen von dem fälschlich supponirten Peritonealbezuge, noch von einer zweiten Hülle des Ovariums, der sogenannten »Albuginea« die Rede. Man kann in der That bei jungen erwachsenen Personen und auch bei jüngeren Säugethieren zunächst unter dem Epithel drei dünne Bindegewebsschichten unterscheiden, deren Fasern einander parallel verlaufen. Die Fasern der ersten Schicht, dicht unter dem Epithel, ziehen in sagittaler Richtung um die Oberfläche des Eierstocks herum; dann folgt eine von rechts nach links das Ovarium überdeckende Faserlage, und endlich wieder ein sagittal verlaufendes Stratum. Auf Sagittalschnitten beim Menschen trifft man daher zunächst unter dem Epithel 3 ziemlich gut zu trennende, der Curve der Ovarialoberfläche parallel laufende Faserzüge, von denen der erste und dritte im Längsschnitt, der mittlere im Querschnitt erscheint. Ich kann hier der von HENLE (80), p. 479, gegebenen Darstellung mich vollkommen anschliessen. Will man diese drei Lagen als eine Albuginea ovarii bezeichnen, so dürfte im Allgemeinen dagegen Nichts einzuwenden sein. Nur darf man nicht vergessen, dass eine anatomische Darstellung dieser Hülle mit Messer und Pincette unmöglich ist, denn sie geht unmittelbar in die tieferen Lagen über, so dass namentlich die dritte Schicht in sehr vielen Fällen kaum oder nur sehr undeutlich hervortritt. Ausserdem ist zu beachten, dass diese sogenannte Hülle sich erst später formirt, wenn die Eifollikelbildung vollendet ist. In den ersten Lebensjahren wird man bei Menschen und Säugethieren vergebens nach den hier geschilderten 3 Faserschichten suchen. Es lagert dann eine reiche Anzahl von Eifollikeln unmittelbar unter dem Epithel; von letzterem erstrecken sich, wenigstens bei Säugethieren, schlauchähnliche kurze Fortsätze in die Tiefe, welche mit den jüngsten Follikeln zusammenhängen, so dass von einer kontinuirlichen Hülle keine Rede sein kann. Man findet zu der Zeit dicht unter dem Epithel zwischen den jüngsten Follikeln Züge von

zellenreichem Bindegewebe in den verschiedensten Richtungen angeordnet, nirgends aber ein hüllenartig verlaufendes stratum. Beim Menschen vermag man erst etwa vom 7. — 8. Jahre an die eben geschilderte Albuginea zu unterscheiden. Im späteren Alter, nach Stillstand der Catamenien, lassen sich an vielen Ovarien 4 - 5 und mehr, einander parallel ziehende Schichten, die in sagittalem und transversalem Verlaufe abwechseln, an Stelle der Albuginea erkennen. Man könnte deshalb die ganze Albuginea als Resultat einer Umlagerung der Bindegewebszüge ansehen, die in den peripheren Gewebsschichten des Ovariums eintritt, wenn die Follikel sich mehr und mehr von da zurückziehen.

Die Hauptmasse der Ovarien wird nun von Alters her in eine Rindenund Markschicht eingetheilt, deren Namen wir aber wohl besser mit den Bezeichnungen Parenchymschicht und Gefässschicht, Zona parenchymatosa und Zona vasculosa vertauschen, insofern dadurch kurz die Bedeutung beider Lagen veranschaulicht wird. Die Entwicklung und das allmähliche Wachsthum des Ovariums zeigt, dass man sich beide Schichten ursprünglich plattenförmig übereinander gelegt denken muss. Vgl. die Beschreibungen von HENLE (80), p. 480, und HIS (85), p. 452. Dieses Verhalten zeigt z. B. noch das Ovarium von 3- - 5monatlichen Embryonen, welches ein mehr oder minder abgeflachtes längliches Rechteck mit abgerundeten Ecken darstellt und noch keine Spur der späteren Walzenform wahrnehmen lässt. Diese Rechtecke bestehen aus 2 einander deckenden Platten, der eiführenden Zona parenchymatosa und der darunter liegenden Gefässschicht. Doch deckt die Parenchymplatte die Gefässplatte schon um diese Zeit in mehr als hinreichendem Maasse, indem ihre Ränder allseitig umgeschlagen sind und die Zona vasculosa fast vollständig einhüllen. Beim weiteren Wachsthum tritt dieses Verhalten immer deutlicher hervor; die Parenchymplatte vergrössert sich relativ bedeutender, so dass schliesslich das Gefässstratum allseitig von ihr umschlossen wird, mehr in die Mitte des Organs zu liegen kommt und nur an dem schmalen Hilus ovarii frei zu Tage tritt. Man kann sich mechanisch die Sache so denken, welches Bild auch schon oft gebraucht worden ist, (s. bei HENLE und HIS II. cc.) dass die gesammte zweischichtige Ovarialplatte in der Mitte ihrer Länge geknickt und von beiden Seiten her nach unten zusammengebogen worden sei. Gehen wir aber auf die plattenförmige embryonale Lagerung beider Schichten zurück, so ergibt sich unter Berücksichtigung des Ovarialepithels und der Textur beider Schichten sofort ihre anatomische Bedeutung; die Zona parenchymatosa mit dem sie bekleidenden Epithel und den Eifollikeln entspricht direct der mit Epithel bekleideten drüsenführenden Mucosa einer Schleimhaut, während man in der Zona vasculosa ohne Weiteres das gefässführende Stratum submucosum, die Tunica nervea der Autoren, wieder erkennt. Auch die Muscularis mucosae fehlt hier nicht; die vorzugsweise die Gefässe des Ovariums bis an die Zona parenchymatosa begleitenden glatten Muskelfasern müssen offenbar als Homologon des glatten Muskelstratums, wie es sich in vielen Schleimhäuten vorfindet, angesprochen werden. Worauf schon die Epithelbekleidung hinwies, die treffend durchzuführende Analogie im Bau des Ovariums mit einer drüsenreichen Schleimhaut tritt uns hier unabweislich entgegen.

Sehen wir uns die beiden Zonen etwas genauer an. HENLE (80) unterscheidet an dem Ovarium einer 18 jähr. Person in der Zona parenchymatosa ausser der Albuginea noch zwei Lagen, 1) die mehr peripherisch gelegene Faserschicht und 2) die zellige, follikelhaltige Schicht. In der Faserschicht, welche H. nicht mehr zu den Eierstockshüllen rechnet, »da sie gelegentlich noch Follikel enthalte«, sind die einander nach allen Richtungen hin durchflechtenden Bindegewebsbündel characteristisch, die eine ganz eigenthümliche Zeichnung der Schnittfläche bedingen, indem die quer und schräg getroffenen Bündel dunkel gegen die helleren Längsfasern erscheinen. Je älter das Ovarium ist, desto dunkler erscheinen die Querschnitte der Bündel, und man kann daher die Follikel, welche hie und da in dieser Schicht auch bei älteren Ovarien noch angetroffen werden, sehr schwer an frischen oder in Alkohol erhärteten Präparaten sehen. Es folgt nun HENLE's follikelhaltige Schicht, welche sich, ausser durch die GRAAF'schen Follikel, die bei älteren Individuen constant nur in dieser Schicht angetroffen werden, noch durch den grossen Reichthum an spindelförmigen und runden Zellen auszeichnet. Es muss, wenn wir die von HENLE angenommene Trennung in einzelne Lagen festhalten, jedoch bemerkt werden, dass dieselbe mit Schärfe nur für den mittleren Lebensabschnitt gilt. Bei jungen Individuen, bis zum 8. - 40. Lebensjahr, lässt sich eine Faserschicht von einer zelligen Schicht nicht wohl unterscheiden; die Follikel rücken bis dicht an das Epithel herauf, und, so weit sie reichen, ist auch das Stroma zellenreich, so dass zu der Zeit, abgesehen von der noch sehr schmalen Albuginea, das ganze Parenchymlager des Eierstocks denselben Bau hat. Die Faserschicht ist also ebenfalls erst als Resultat einer allmählich vorgehenden secundären Umbildung des Ovarialstromas aufzufassen. Bei älteren Personen ist indessen auch nach Schwund der Follikel aus der Follikelzone das Stromagewebe der letzteren viel reicher an spindelförmigen Zellen als die mehr peripherischen Lagen.

In der Marksubstanz muss die zunächst an die Parenchymzone stossende Lage, in der die reichere Verzweigung der äusserst zahlreichen Gefässe beginnt, von der innersten Schicht, welche nur lockeres Bindegewebe mit den grösseren Gefässstämmen enthält, unterschieden werden. HENLE bemerkt mit Recht, dass sich dies lockere Bindegewebe mit ziemlich scharfer Begrenzung gegen die Zone der reichsten Gefässverzweigung absetze. Im Uebrigen bietet die Markschicht bei älteren Eierstöcken nichts Besonderes. Bei jüngeren Individuen hingegen bis zur Geburt und namentlich bei Thieren (Hunden) findet man in der Markschicht, und zwar zunächst dem Hilus, nicht selten längere schmale Drüsenschläuche, welche Reste des Nebenhodentheils vom Wolffischen Körper darstellen und von denen später

genauer die Rede sein soll. Abgesehen vom Epithel und den Follikeln gehen nun in die Textur des Ovariums ein: Bindegewebe, glatte Muskelfasern, Blutgefässe, Lymphgefässe und Nerven. Die Hauptmasse des Stromas besteht meinen Erfahrungen nach jedenfalls aus Bindegewebe; bereits im Vorhergehenden sind dessen Bestandtheile und Anordnung genügend geschildert worden. Eine besondere Aufmerksamkeit verdienen die glatten Muskelfasern, deren Anordnung, Menge und Bedeutung im Ovarium in neuerer Zeit sehr verschieden beurtheilt worden ist.

Auf der einen Seite stehen die Angaben von Rouger (180), AEBY (1), KLEBS (93) und HIS (85 und 87), welche dem glatten Muskelgewebe einen grossen Antheil an der Zusammensetzung des Ovarialstromas vindiciren. Rouger zieht auch das Mesometrium und Mesovarium, sowie die Muskulatur des Tubenorificiums, mit in seine Betrachtung hinein. Bei den höheren Wirbelthieren will R. die glatten Muskelfasern des Ovarialstromas schon 1856 aufgefunden haben (vgl. Compt. rend. de l'Acad. des Sc. Juin 1856). Die Vögel und Reptilien besitzen nach Rouger ein dickes muskulöses Mesovarium, von dem aus starke Bündel in das Ovarium einstrahlen und die einzelnen Eifollikel umziehen. Bei den Amphibien konnte R. keine glatte Muskelfasern auffinden, während sie AEBY, worin ich ihm zustimme, im Mesovarium von Rana längs der Gefässe beschreibt.\*) AEBY verfolgte bei Vögeln und Säugethieren die Muskelfasern bis in die Theca der Eierstocksfollikel hinein. Am weitesten geht His, der sämmtliche spindelförmige Zellen des Ovarialstromas unter dem Namen »Spindelgewebe« als (zum Theil verkümmerte) glatte Muskelfasern auffasst und sie mit den Gefässen des Ovariums in genetische Beziehung bringt, so dass das Ovarialstroma nur als eine aufgefaserte Tunica media der zahlreichen Gefässe zu deuten sei. Das lockere Adventialgewebe der Gefässe anderer Körperstellen gehe den Gefässen des Eierstocks gänzlich ab. - Während die genannten Autoren also auch in der Zona parenchymatosa des Ovariums glattes Muskelgewebe gefunden haben wollen, ward dasselbe von HENLE (80), Kölliker (98), GROHE (75), PFLüger (150) u. A. nur für die Markschicht zugestanden, wo die Muskelbündel scheidenartig den Verzweigungen der grösseren Gefässe folgen. GROHE beschreibt ausserdem im Lig. ovarii einen besonderen dünnen muskulösen Strang, dem er die Rolle eines Tensor oder Adductor tubae vindicirt. Ein anderes besonderes Muskelbündel, welches, der fimbria ovarica entsprechend, im freien Rande des Lig. latum verläuft, und von ERBSTEIN (57) gegen HENLE neuerdings bestätigt ist, hat LUSCHKA (122) mit dem Namen eines M. attrahens tubae belegt.

Bei den Untersuchungen nach dem Verhalten der glatten Muskelfasern im Ovarium handelt es sich wesentlich um die Frage nach der Ovulation, ob dieselben etwa zur Expulsion der Follikel resp. des Eies beitragen. Rouger lässt diesen ganzen Vorgang, Platzen der Eifollikel, Aufnahme des Eies in die Tuben u. s. f. allein von der glatten Muskulatur der Ovarien, der Ligg. lata

<sup>\*;</sup> Bei Vögeln waren die Muskelfasern im Mesometrium schon PURKYNĚ (454) bekannt, der eine treffliche Darstellung derselben gibt und auch erwähnt, dass sie um die Legezeit besonders stark entwickelt sind. Ueber die muskulösen Wandungen des Ovariums der Knochenfische vergleiche man besonders LEYDIG (444), p. 508, und STANNIUS (496), p. 438.

und der Tubenostien abhängig sein. \*) Es kommt vor Allem darauf an, anatomisch festzustellen, wie weit die glatte Muskulatur in das Ovarium hineinreicht, ob sie in der That bis an die Follikel sich erstreckt und dieselben umgibt. Ich bin bis jetzt nicht so glücklich gewesen, die Muskelfasern über die Marksubstanz des Eierstocks hinaus verfolgen zu können. Sie umgeben in der Markschicht in scheidenförmigen Bündeln, vom Hilus her einstrahlend, die Arterien; dringen aber, wie ich mit HENLE behaupten muss, nicht weiter vor als bis an die Grenze der Parenchymzone.

Im Hilusstroma gibt es neben den glatten Muskelfasern, wie ich His gegenüber festhalte, auch eine beträchtliche Menge fibrillären Bindegewebes. Wären etwa die hier und da vorkommenden spindelförmigen Zellen dieses Gewebes, sowie die spindelförmigen Zellen der Parenchymzone, als Reste glatter Muskelfasern zu deuten, so müsste man doch zwischen ihnen und den unzweifelhaften Bündeln glatter Muskeln im Hilusstroma Uebergänge entdecken. Die glatten Muskelfasern heben sich aber bei der Färbung in Carmin und der Behandlung mit Chlorpalladium sehr scharf ab, während dagegen fast alle Elemente der Parenchymzone, sowie das lockere Gewebe der Zona vasculosa vollkommen wie gewöhnliches Bindegewebe sich verhalten. Auch die jüngste Mittheilung auf diesem Gebiet von v. WINWARTER (222) spricht sich in demselben Sinne aus. Weder auf chemische noch auf electrische Behandlung zeigten die spindelförmigen, kernhaltigen Gebilde des Rindenparenchyms Charaktere des glatten Muskelgewebes.

Ich kann demnach weder den Ansichten von His noch denen von AEBY und Rouger beipflichten, und muss somit eine directe Einwirkung der glatten Muskelfasern auf die Follikel behufs ihrer Fortbewegung, resp. ihrer Eröffnung, für unbewiesen ansehen. Anders steht es mit Rouger's Behauptungen über die Beziehungen der glatten Muskelfasern des Hilusstromas und der Ligg. lata zu gewissen Vorgängen während der Zeit der Menstruation, die mit der Erection zu vergleichen sind. R. nimmt überall da, wo er glatte Muskelbündel in unmittelbarer Begleitung der Gefässe antrifft, wie in den Corpp. cavernosa penis, im Warzenhof, dann im Uterus, den Ligg. lata und im Hilus der Ovarien, eine directe Beziehung derselben zu einem Erectionsvermögen an, und nennt deshalb ein so ausgestattetes Gewebe »erectiles Gewebe«. In der That ist die Zuordnung der glatten Muskelfasern zu den Gefässen an allen diesen Orten eine constante und eigenthümliche, so dass man Rouger wohl beipflichten kann, wenn er daraus ein der Erection vergleichbares Schwellungsvermögen des Hilusstromas der Eierstöcke deducirt. Dass eine solche zur Zeit der Menstruation eintretende Erection der Ovarien die Lösung der Eier fördern könne, will ich keineswegs läugnen.

<sup>\*) »</sup>Cest là le mécanisme réel, le seul possible, de cet acte physiologique si important, que, s'il est troublé ou empêché, la grande fonction de reproduction de l'espèce est frappée d'impuissance !« l. c. p. 739.

Waldeyer, Eierstock und Ei.

Blutgefässe, Lymphgefässe und Nerven. Die Blutgefässe des menschlichen Ovariums bilden am Hilus eine mächtige Lage (bulbe ovarien ROUGET), in der namentlich sehr weite Venen und Arterien mit dicken Muskelwandungen auffallen. Eigenthümlich ist der geschlängelte Verlauf der Arterien, auf den GROHE besonders aufmerksam gemacht hat. Auch die Hauptstämme, die Art. spermatica interna, sowie die von den Artt. uterinae herstammenden Zweige kurz vor ihrem Eintritt in das Ovarium, zeigen schon diese korkzieherartigen Drehungen, die sie im Hilusstroma beibehalten. An der Grenze der Zona vasculosa gegen die Parenchymschicht findet sich, wie HENLE namentlich hervorhebt, das dichteste Gefässnetz. Man trifft aber auch dicht unter der Oberfläche des Ovariums noch einzelne starke Arterienzweige, welche immer durch ihre dicken Wandungen sich auszeichnen. Daneben findet sich dort ein reiches Capillarnetz, das bei Injectionen zuerst um die grösseren Follikel sich füllt und dort auch am dichtesten ist. An den Follikeln des Vogeleierstocks hat HIS (87) sogar eine der Membrana choriocapillaris des Auges gleichgebaute capillare Gefässschicht nachgewiesen, welche ich vollkommen bestätigen kann. Am menschlichen Eierstock tritt der Gefässreichthum besonders zur Zeit der Menstruation hervor; grade wegen der enormen Füllung der Blutgefässe um diese Zeit lassen sich solche Eierstöcke nur sehr schwer zur Untersuchung über die Eibildungsvorgänge verwenden.

Nach His (85), auf dessen ausgezeichnete, durch treffliche Abbildungen illustrirte Schilderung (p. 199) ich hier zu verweisen mir erlaube, besitzt das Ovarium ein ausserordentlich reiches Lymphgefässnetz. Die Lymphgefässe finden sich überall da, wo reichliche Blutgefässverzweigungen vorkommen; so an der Oberfläche grösserer Follikel und gelber Körper rings um dieselben herum, dann an dem vom Parenchym unbekleideten Stromasaum des Hilus. Aber auch in der Tiefe des Hilus kommen sie vor. Ebenso wie die Blutgefässe erstrecken sie sich nicht auf die sogenannte Macula der reifen Follikel. Vom Hilus ovarii gehen die Lymphgefässe, allmählich weiter werdend, in die klappenhaltigen grösseren Stämme der Ligg. lata über.

Am mangelhaftesten sind zur Zeit noch unsere Kenntnisse über die Nerven des Ovariums. Man sieht, in Bestätigung der bekannten Angaben, einzelne Stämmchen mit den Gefässen in den Hilus eintreten und sich dort bis zur Zona parenchymatosa verzweigen; es ist mir indessen nicht gelungen, trotz der Anwendung des Goldchlorids, welches sich für die Cornea und die menschliche Haut so trefflich bewährt hat, dieselben weiter in die Parenchymschicht hinein zu verfolgen, geschweige denn über ihre letzten Enden ins Klare zu kommen. Nicht viel bessere Aufklärung erreichte Luschka (122), der einzelne Primitivröhren bis an die Follikelwandungen hat herantreten sehen. Wie es scheint, haben wir es im Ovarium nur mit Gefäss- und Muskelnerven zu thun.

### 2. Specieller Theil.

**Eierstock des Menschen.** Ich beginne die specielle anatomische Schilderung des menschlichen Ovariums mit dem 3. bis 4. Monat des intrauterinen Lebens. Frühere Stadien, von denen ich eins, wenn auch wenig wohl erhalten, untersuchen konnte, werden im zweiten Abschnitte, der Entwickelung der Sexualorgane, besprochen. Ich gehe absichtlich von der erwähnten Altersperiode aus, weil in dieser die Anlagen der später bleibenden Bildung, die Scheidung in eine Parenchym- und Gefässzone, die Entwickelung der Follikel und Eier, das, was uns hauptsächlich beschäftigen soll, zuerst deutlich erkennbar werden.

Bei einem menschlichen Fötus aus der 11. bis 12. Woche von 4 Cm. Steissscheitellänge liegen die kleinen plattlänglichen Ovarien an der medialen Fläche der Tuben und zwar mit ihrer Längsrichtung noch ziemlich parallel der Körperaxe. Sie messen 3,5 Mm. Länge bei 1,0 Mm. Breite und 0,5 Mm. Dicke.\*) Ein quer zur Längsaxe geführter Durchschnitt hat eine stark gekrümmte Bohnen- oder Nierenform. \*\*) Die Oberfläche erscheint mattgrauroth, und es lässt sich schon sehr deutlich die Grenze des Eierstocksepithels gegen das Peritoneum wahrnehmen. Die Gefässe im Hilus sind noch wenig entwickelt. Man kann auf dem Durchschnitt des Organs unterscheiden: 1) das Epithel, welches ich von jetzt ab mit dem Namen »Keimepithel« bezeichnen werde; 2) die Parenchymzone; 3) das vasculäre Stroma.

Die Parenchymzone lässt sich in keine weiteren Abtheilungen bringen; von einer Albuginea kann um diese Zeit noch keine Rede sein, ebenso wenig von Follikeln. Dieselbe bildet den bei weitem grössten Theil des Ovariums und zeigt so wenig Stromagewebe, dass die Grenze gegen das Epithel sich nicht scharf abhebt. Von der Oberfläche gesehen, tritt zuerst die Mosaik des Epithels hervor, und bei geringer Senkung des Tubus zeigen sich rundliche, wenig scharf begrenzte Felder und Abtheilungen aus der Tiefe unter dem Epithel her durchschimmernd, wie Drüsenbläschen. Man kann schon bei dieser Betrachtung erkennen, dass die kugligen Massen aus zusammengehäuften grossen, runden, kernhaltigen Zellen bestehen, welche oft die Epithelzellen an Grösse übertreffen, wie es Fig. 10 von einem doppelt so alten Embryo zeigt. Die einzigen Scheidewände dieser Zellenhaufen scheinen die Blutgefässe mit ein wenig Adventitialgewebe zu sein. Der senkrechte Durchschnitt entspricht vollkommen diesem Bilde. Zunächst liegt das Profil des Epithels vor, kurzcylindrische, kernhaltige, in einer Lage angeordnete Zellen;

2\*

<sup>\*)</sup> Ueber die Grössen- und Formverhältnisse der Ovarien in verschiedenen Lebensaltern vgl. unter andern die Angaben von HENNIG (84) p. 104.

<sup>\*\*)</sup> Gute Durchschnitte von fötalen menschlichen Ovarien s. bei Kölliker (98) p. 554. Figg. 396 u. 397.

darunter folgt als bei weitem mächtigste Schicht die Zona parenchymatosa, die hier ihren Namen mit vollstem Recht verdient, denn sie besteht fast nur aus zelligen Elementen. In den zwischen den Blutgefässen übrig bleibenden Maschen, die, wie Pinselpräparate lehren, cavernös mit einander communiciren, liegen grosse rundliche Zellen, welche die Räume dicht gedrängt ausfüllen. Von Strecke zu Strecke sieht man (man möge auch die Fig. 21 vom neugebornen Hühnchen vergleichen) etwas grössere Bindegewebsbalken aus der Zona vasculosa wie Pfeiler in die Höhe ragen und die Parenchymzone in grössere Abtheilungen bringen. Die spindelförmigen Zellen des Adventitialgewebes unterscheiden sich scharf von den grossen, rundlichen Parenchymzellen. Wie ausgepinselte Schnitte lehren, erstrecken sich zarte, oft nur aus ein bis zwei Spindelzellen bestehende Fortsätze des Zwischengewebes zwischen die Epithelzellen hinein (man vgl. Fig. 14 von einem älteren Embryo, wo diese Verhältnisse noch besser ausgeprägt waren), so dass sie das Epithelialstratum in einzelne Abtheilungen zerlegen. Denkt man sich diesen Process stets weiter fortschreitend, so wird das Epithel allmählich in ein Fachwerk von adventitiellen Spindelzellen aufgenommen, und es würden diese schliesslich das Oberflächenepithel ganz überwuchern, wenn letzteres nicht ebenfalls in gleichem Maasse sich vermehrte, als ihm das Zwischengewebe entgegenwächst. \*) Ist der Schnitt glücklich geführt, so sieht man die in das interstitielle Fachwerk eingebetteten Zellen gleich kurzen flaschenförmigen Schläuchen mit dem Keimepithel communiciren (Fig. 9 b). Es macht dann den Eindruck, als hätten sich vom Epithel her schlauchförmige Wucherungen in das vasculäre Stroma hinabgesenkt, gleich wie das seit Kölliken's Nachweisen von der Bildung der Haarbälge, Talgdrüsen u. s. f. angenommen wird. Doch darf man den Process nicht so auffassen, sondern es handelt sich bei der Bildung der Pflügfrischen schlauchförmigen Körper, denn als solchen müssen wir das in Fig. 9 bei b Gezeichnete ansprechen, nicht um eine einseitige, schlauchförmige Wucherung des Epithels in die Tiefe, sondern um eine Combination interstitieller, vasculärer Wucherung mit gleichzeitiger Vermehrung des Epithels, so dass letzteres nach und nach in ein bindegewebiges Stroma eingebettet wird. Wir werden dafür die weiteren Beweise noch schärfer aus den nächstliegenden etwas reiferen Stadien (vgl. Fig. 11), sowie bei jungen Vogelembryonen beibringen können. Es kann bei aufmerksamer Beobachtung nicht entgehen, dass die im parenchymatösen Maschenwerk vorhandenen Zellen eine verschiedene Grösse besitzen. Man findet (vgl. Fig. 9 c) zwischen den gewöhnlichen Formen einzelne grössere Zellen, die sich wesentlich durch ihre grossen, schön glänzenden Kerne von ihren Nachbarn unterscheiden. Im Ganzen aber sind, wie ein Blick auf die Fig. 9 lehrt, die Differenzen zwischen den einzelnen Zellen der Parenchymballen, sowie zwischen diesen und den Zellen des Keimepithels, um diese Zeit noch nicht erheblich.

<sup>•)</sup> Ganz richtig verlegt H1s (85) p. 155, beim fötalen Eierstock das Wachsthum des Stromas an die Peripherie des ersteren.

## 2. Specieller Theil. - Eierstock des Menschen.

Die Zona vasculosa des Ovariums ist noch sehr wenig entwickelt. Sie besteht aus einem an kurz spindelförmigen und rundlichen Zellen reichen Gewebe vom Charakter junger Bindesubstanz mit Blutgefässen und weiteren hellen Lücken, die ich mit His für Lymphlücken zu halten geneigt bin.

Das nächste von mir untersuchte Stadium betrifft menschliche Embryonen aus der 30.-32. Woche. Die Eierstöcke sind, der Grösse des Embryo entsprechend, gewachsen und ähneln in der äussern Form schon ganz den Ovarien Neugeborner (s. Figg. 1 u. 2). Sie bilden längliche plattenförmige Körper mit sanft abgerundeten und etwas verjüngten Enden. Der Hilus, ziemlich genau in der Mitte der Unterfläche gelegen, hat noch eine lineäre, von rechts nach links verlaufende Richtung; ein Gefässbulbus ist noch nicht ausgebildet, so dass das Parenchymgewebe bedeutend überwiegt. Scharf ist der Gegensatz zwischen epithelialer Oberfläche des Ovariums und dem Peritoneum, da wo es am Hilus beginnt. Das ganz frische Ovarium hat eine vollkommen schleimhautähnliche, mattgraurothe Oberfläche, die ganz dem Verhalten der Tubenschleimhaut entspricht, nur dass sie etwas weniger blutreich erscheint. Bemerkenswerth ist ausserdem das leicht grubig vertiefte Aussehen der parenchymatösen Oberfläche, das sich schon mit freiem Auge oder schwacher Loupenvergrösserung erkennen lässt und stark gegen die mehr glatte, gespannt erscheinende freie Fläche eines Ovariums aus dem 2. bis 15. Lebensjahre contrastirt. Die Eierstöcke haben bereits ihre spätere Lage eingenommen, mit dem längsten Durchmesser transversal; nur stehen sie noch etwas hoch im Becken.

Auf senkrechten Durchschnitten lassen sich jetzt unterscheiden : 4) Das Epithel; 2) Zone der Eifächer oder Eiballen; 3) Primärfollikelzone; 4) Zona vasculosa. Nr. 2 und 3 stellen zusammen die Parenchymzone dar. Das Epithel, sowie die darunter liegende Eiballenzone, unterscheidet sich in nichts Anderem von dem vorhin geschilderten Stadium, als dass das interstitielle Bindegewebe mächtiger geworden ist, und nun, durch schärferes Hervortreten des letzteren, der cavernöse Bau der Rindenschicht, sowie das Ineinandergreifen der epithelialen und bindegewebigen Wucherung, besonders deutlich wird. Die zunächst dem Oberflächenepithel liegende Bindegewebsschicht zeigt eine Menge kleiner, oft wie homogene Zacken erscheinender, oft aber auch deutlich aus spindelförmigen Zellen zusammengesetzter Vorsprünge, welche in das Epithel selbst eindringen, und wodurch kleinere oder grössere Abtheilungen desselben allmählich in das immer mehr vorrückende Bindegewebslager aufgenommen werden, um zunächst die einzelnen cavernös mit einander communicirenden Eiballen zu bilden. Ein Blick auf Fig. 14 wird das Gesagte hinlänglich erläutern und auch das feingrubige matte Aussehen der Oberfläche erklären. Langgestreckte Schläuche, wie sie PFLügen abbildet, sind um diese Zeit sicher nicht vorhanden, sondern rundliche Haufen von Zellen, die man an guten Präparaten noch durch eine mehr oder weniger weite Pforte, s. bei d, d in der Figur, mit dem Keimepithel direct communiciren

sieht, sowie sie auch unter sich nach den verschiedensten Richtungen hin zusammenhängen. Die Eiballen f, Fig. 11, zeigen dasselbe Verhalten, wie vorhin geschildert. Sie führen vorwiegend grosse Zellen, die direct aus den Epithelzellen hervorzugehen scheinen; man möchte ihnen allen ohne Weiteres die Berechtigung zu Eiern vindiciren. Je weiter man aber nach der Tiefe vorschreitet, desto mehr treten Gegensätze zwischen ihnen hervor; einzelne Zellen bleiben im Wachsthum zurück, andere erscheinen bedeutend vergrössert. Die kleineren Zellen nähern sich in ihrem Verhalten sowie in ihren Dimensionen den Zellen des Keimepithels; Theilungsvorgänge habe ich bei ihnen direct nicht beobachtet, wohl aber häufig doppelte, sowie eingeschnürte Kerne. Zwischen den grösseren und kleineren Zellen finden sich alle erdenklichen Grössen- und Formübergänge, so dass in einem nahe dem Epithel liegenden Zellenfache ein strenger Unterschied zwischen Eizellen und Epithelzellen nicht gemacht werden kann. Ja noch mehr; unter den Epithelzellen treten einzelne, z. B. bei b Fig. 11, durch ihre Grösse und die Grösse ihrer Kerne hervor, sowie durch ihre mehr rundliche Form, so dass sich also schon zwischen den Zellen des Keimepithels mehrere in derselben Weise auszeichnen, wie in den im Stroma eingeschlossenen Zellenhaufen. Die grösseren Zellen in diesen letzteren massen durchschnittlich  $15 - 20 \mu$  mit  $9 - 10 \mu$ Kerngrösse; die grösseren Zellen des Epithels unterschieden sich kaum von diesen, während die gewöhnlichen Epithelzellen eine mehr cylindrische Form besassen und bei  $15-18 \mu$  Länge nur  $5-6 \mu$  Breite zeigten. Ich stehe nicht an, die erwähnten grösseren Zellen als die primitiven Eier, Primordialeier His (87), zu bezeichnen, zumal da auch die weitere Entwickelung vollkommen dazu berechtigt. Von einer homogenen Hülle als etwaigen Vorläuferin der Zona pellucida ist an den primitiven Eiern Nichts wahrzunehmen; ihr Protoplasma ist sehr feinkörnig und äusserst leicht zerstörbar. Kerne sowohl wie Kernkörperchen sind stets schön und scharf ausgeprägt.

Weiter nach abwärts gelangen wir dann zur Zone der primitiven Eifollikel. — Dieselbe nimmt den ganzen übrigen, bei weitem grössten Theil des Parenchymlagers ein, so dass man annehmen darf, es sei schon eine geraume Zeit seit Bildung der ersten Follikel verflossen. Wir dürfen das erste Auftreten der letztern mit Wahrscheinlichkeit etwa in die 18. bis 20. Woche des Fötallebens verlegen.

Die Primärfollikel (vgl. Fig. 11) liegen dicht neben einander in einem sparsamen zellenreichen Bindegewebsstroma; doch lässt sich hie und da ein gruppenweises dichteres Zusammenstehen nicht verkennen. Meinem Collegen Spiegelberg verdanke ich eine grosse Reihe von Zeichnungen und handschriftlichen Notizen nach Präparaten aus den Jahren 1859 und 1860, namentlich von menschlichen und Säugethiereierstöcken. Ich finde unter denselben mehrere von Neugeborenen und Kindern aus den ersten Lebensmonaten, welche das gruppenweise Zusammenlagern der Primordialfollikel und den cavernösen Bau der Eierstocksrinde in treuester Weise darstellen. Zerzupft

### 2. Specieller Theil. - Eierstock des Menschen.

man den frischen Eierstock in Jodserum, so erhält man die Primordialfollikel in grossen Mengen isolirt (s. Fig. 18 c). Sie enthalten dann meist eine Eizelle und stets einen einfachen Kranz von Epithelzellen. Die meist ovalen Follikel zeigten im langen Durchmesser 39-40, im kleinen  $33-36\,\mu$ . Die kleinsten ganz rundlichen Primärfollikel maassen 24  $\mu$ ; die Eizellen in den grösseren Follikeln 18 – 24  $\mu$ , ihr Kern 12  $\mu$ , die Kernkörperchen 6  $\mu$ ; die Follikelepithelzellen schwankten zwischen 8-12  $\mu$ . Niemals gelang es, um die isolirten Follikel eine structurlose Membran wahrzunehmen. Ich will gleich bemerken, dass ich eine solche bei Säugethieren, weder an den Schlauchformationen noch an den Follikeln, zu irgend einer Zeit gesehen habe, ich mich also darin gegen PFLüger's Angaben erklären muss. Mitunter begegnet man beim Zerzupfen auch biscuitförmig zusammenhängenden Follikeln. Pinselt man die Parenchymzone aus, so tritt das Zwischenstroma deutlicher hervor. Es besteht aus einem klar durchscheinenden Bindegewebe mit Spindelzellen und Gefässen sowie glänzenden kürzeren Kernen darin. Auch wird man nie vergeblich nach den von His (85) sogenannten »Kornzellen«, grösseren körnerreichen, glänzenden Gebilden suchen, s. Fig. 11 g. Ich glaube die letzteren aus später (bei Betrachtung des Vogeleierstocks) anzugebenden Gründen mit KLEBS (93) für Lymphkörperchen, d. h. nach der modernen Bezeichnung für »Wanderzellen« erklären zu müssen.

Zu beachten ist, dass die Follikelepithelzellen (Granulosazellen) immer viel fester dem Ei anhaften, als den Wandungen des Follikelfaches, dass sie also schon von vornherein ihre Zusammengehörigkeit mit der Eizelle documentiren. Untersucht man die Wandungen der Primärfollikelfächer genauer (vgl. Fig. 11 e), so erscheint die innerste Schicht wie aus einzelnen zum Kreiscontour zusammengefügten schmalen Spindelzellen bestehend, an die sich dann unmittelbar das interstitielle Bindegewebe anlehnt. Scharf heben sich dagegen die Granulosazellen ab. Man muss indessen die letzteren nur an frischen, nicht an erhärteten Präparaten aufsuchen. Ich kenne kein Erhärtungsmittel, welches die zarten Granulosazellen, ebenso wie das Oberflächenepithel, irgendwie gut zu erhalten im Stande wäre. Namentlich sind die Granulosazellen der Primärfollikel in einer Weise empfindlich, dass man sienur frisch gut zur Ansicht bekommt. Wenn man daher an erhärteten Präparaten untersucht, so hat es vielfach den Anschein, als ob es Primärfollikel ohne Granulosazellen gäbe, wie z. B. KLEBS (93) die Epithelschicht an den Eizellen der peripherischen Lagen des Ovariums Neugeborner vermisste.

Bemerkenswerth ist die Thatsache, dass die Epithelzellen der Primärfollikel stets kleiner sind als die Zellen des Keimepithels. Da die anatomische Continuität beiderlei Zellen nicht zu bezweifeln ist, wie jedes Präparat lehrt, an welchem man ein Eifach oder einen Pflüger'schen Schlauch mit dem Keimepithel communiciren sieht, so kann dieser Umstand nur so erklärt werden, dass die Granulosazellen, indem sie sich durch Theilung vervielfältigen, anfangs kleinere Theilproducte liefern. Für die Vermehrung der Granulosazellen

durch Theilung sprechen die schon vorhin erwähnten doppelten und eingeschnürten Kerne. Später nehmen die Follikelepithelzellen, wie bekannt, wieder bedeutend an Grösse zu. Das Hilusstroma bietet, abgesehen von einer nur mässigen Zunahme, keine bemerkenswerthen Verhältnisse dar.

Eine ganz erhebliche Veränderung im Bau gegen die früheren Stadien zeigt nun das Ovarium der Neugebornen. Dasselbe hat noch ziemlich an Grösse zugenommen, s. Fig. 2 (Länge 4,3-4,6 Cm., bei einem Breiten- und Dickendurchmesser von 3-3,5 Mm.). Obgleich äusserlich noch abgeplattet erscheinend, zeigt doch die mehr dreieckige Form des Querschnitts, mit einer im Hilus gelegenen stumpfen Spitze, dass eine relativ beträchtliche Dickenzunahme stattgefunden hat. Die Oberfläche hat noch das mattgraurothe, feingrubige Aussehen bewahrt; es existirt noch kein Gefässbulbus. Auf Querdurchschnitten lassen sich folgende Lagen unterscheiden:

- A) Parenchymzone: 1) Epithel; 2) Schlauchfollikelzone; 3) Zone der Primärfollikel.
- B) Zona vasculosa.

Das Epithel hebt sich in Folge der beträchtlichen Zunahme des interstitiellen Bindegewebes, welches sich auch dicht unterhalb desselben in grösserer Menge angehäuft hat (Vorläufer der Albuginea), schärfer als besondere Lage ab. Die Eiballenzone der vorigen Periode hat eine bedeutende Aenderung erfahren, so dass man sie auf den ersten Blick kaum wieder zu erkennen vermeint. Man sieht statt des exquisit cavernösen Baues lange, verzweigte und mit einander anastomosirende schlauchförmige Gebilde, wie sie zuerst von VALEN-TIN (207) beschrieben worden sind, in relativ weiten Absätzen von einander liegen. Nach oben laufen sie mit engen Mündungen in das Epithel aus, als dessen directe, drüsenschlauchähnliche Fortsetzungen sie sich darstellen; nach unten dagegen gehen sie in die vielfach traubig zusammengelegten Gruppen der Primärfollikel unmittelbar über (vgl. Fig. 12).

Das Keimepithel hat nunmehr schon ganz die Beschaffenheit erlangt, wie wir sie später finden. Jedoch zeigen sich in demselben in schönster und eclatantester Weise noch jene grossen rundlichen Zellen mit deutlichen, hellen Kernen, die wir vorhin bereits für die jüngsten Eistadien erklärt haben; es wird durch dieselben die regelmässige Anordnung des Epithels mitunter gestört, wie es auch Figur 13 zeigt. Ob die von PFLÜGER, p. 69, beim Epithel junger Katzeneierstöcke erwähnten sehr grossen kugelrunden Zellen den hier erwähnten gleichzustellen sind, wage ich nicht zu entscheiden, halte es aber für sehr wahrscheinlich. Offenbar sind, wie mir scheint, diese Bildungen nicht mehr dazu bestimmt zu reifen Eiern ausgebildet zu werden, denn ich kann, obgleich PFLÜGER Contractionen an seinen Ureiern nachgewiesen hat, nicht annehmen, dass diese Eier in die offenen Mündungen der Schläuche hineinwanderten, dass also die eigentliche Eibildungsstätte in das Oberflächenepithel zu verlegen sei. Diese liegt vielmehr in den Theilen des Epithels,

### 2. Specieller Theil. - Eierstock des Menschen.

welche durch das gegenseitige Ineinanderwachsen der beiden Bestandtheile vom vascularisirten Stroma umfasst und bereits in früheren Stadien in das letztere eingebettet sind. Aber in einem mehr allgemeinen Sinne muss dennoch das Oberflächenepithel des Ovariums, das Keimepithel, als eibereitender Theil angesehen werden, indem, wie aus dem vorher Berichteten ersichtlich ist, die Eiballen sowie die Schlauchbildungen nur in die Tiefe versenktes Epithel sind. Jede Epithelzelle, meine ich, sowohl des Oberflächenepithels als auch der epithelialen Schläuche und Ballen kann demnach zur Eizelle heranreifen; aber alle gelangen nicht bis zu der Stufe, wenigstens die an der Oberfläche liegen bleibenden Zellen nicht. Jene Zellen, welche, wie bei a in Fig.13, noch gewissermaassen nachträglich zur Eiform heranwachsen, scheinen später zu degeneriren oder abgestossen zu werden, wo sie dann im Peritonealcavum ihren Untergang finden. Wie sind nun, ist zunächst zu fragen, aus dem vorhin geschilderten Bilde (Fig. 11) der cavernösen Zona parenchymatosa diese VALENTIN-PFLüger'schen langen anastomosirenden Schläuche entstanden? Ich glaube sie ganz ungezwungen auf die stetige Vermehrung des interstitiellen Bindegewebes zurückbringen zu können. Denken wir uns die Wandungsmassen eines cavernösen Maschenwerks durch unregelmässige Verdickung und Vermehrung stetig wachsen, so wird ein Theil des Mascheninhalts vollkommen von der Communication mit den übrigen Räumen abgeschlossen; es bilden sich geschlossene Follikel. Ein anderer Theil, da, wo das interstitielle Wachsthum nicht so stark ist, wird zunächst weiter auseinander gerückt erscheinen, die kugeligen Räume werden abgeflacht, mehr cylindrisch, und, wenn einzelne Räume in Communication mit einander bleiben, müssen nothwendig jene langen, vielfach anastomosirenden Schläuche resultiren, wie wir sie im Ovarium der Neugeborenen finden und sie uns Fig. 12 wiedergibt. Einzelne derselben werden durch die interstitielle Wucherung auch von der directen Verbindung mit dem Keimepithel abgeschlossen; an andern bleibt diese ursprüngliche Verbindung erhalten, so dass man, wenn nur solche Präparate vorliegen, zur Ansicht verleitet werden dürfte, als entständen die Eischläuche und Follikel durch Hineinwuchern des Oberflächenepithels in das Ovarialstroma in Drüsenschlauchform, und es seien diese Schlauchfollikel, wie PFLÜGER die Sache aufgefasst hat, primäre Bildungen, während sie, wie aus der embryonalen Entwickelung hervorgeht, nur als secundäre Productionen angesehen werden können.

Zu der Zeit, wo beim Menschen die PFLüger'schen Schläuche vorhanden sind, also, so viel ich sehe, etwa vom 9. Monat an bis kurze Zeit nach der Geburt, zeigen sie ganz den von PFLüger (150) ihnen zugeschriebenen Bau mit der einzigen Ausnahme, dass ich, wie bemerkt, eine Membrana propria an ihnen ebenso wenig wie an den Primärfollikeln nachzuweisen vermochte.

In den Schläuchen, und zwar meist in der Mitte derselben, wie es PFLüger beschrieben hat, liegen stets Eizellen, ausgezeichnet durch ihre Grösse und

Form, oft unmittelbar kettenartig hinter einander gereiht. Zum grössten Theile mögen wohl diese Eier aus den transformirten primären Eifächern mit herübergenommen sein. Ich muss sonach den Angaben von Kölliker (98) p. 555, dass die Schläuche bei Neugeborenen in der Regel keine Eier enthalten, entgegentreten. In der von mir bei schwächerer Vergrösserung gegebenen Zeichnung sind solche allerdings nicht sichtbar; isolirt man aber die Schläuche, oder betrachtet sie in dünnen Schnitten mit stärkeren Linsen, so wird man Eier in denselben fast nie vermissen. Ob sich in den Schläuchen noch neue Eier bilden, vermag ich nicht zu entscheiden, halte es aber für sehr wohl möglich, da sich hier, ebenso wie beim Oberflächenepithel, irgend eine epitheliale Inhaltszelle zu einer Eizelle ausbilden kann. Theilungen der Eizellen in den Schläuchen, wie sie PFLüger unter der Form von Abschnürungen direct beobachtet zu haben glaubt, habe ich auch an frischen Objecten nicht wahrnehmen können. Gegen die Annahme von KLEBS (93), der in den bereits abgeschnürten Follikeln noch Eitheilungen vor sich gehen lässt, kann ich mich mit Bestimmtheit aussprechen.

Die Follikel bilden sich aus den Schläuchen, ebenso wie aus den cavernösen Eifächern, direct durch interstitielle Bindegewebswucherung. In den unteren Enden der Schläuche, d. h. in der Nähe der Vascularzone, wo immer die stärkste Entwickelung des interstitiellen Bindegewebes vor sich geht, wächst dasselbe, wie es beim Mangel einer Membrana propria auch sehr leicht zu erklären ist, in die epithelialen Massen hinein und umgreift je die einzelnen Eier mit einer Partie der sie umgebenden nicht weiter entwickelten Epithelzellen, so dass nun ein Primärfollikel in sehr einfacher Weise gebildet ist.

Die Primärfollikel liegen, wie bemerkt, beim Neugebornen in kleinen, traubigen Gruppen zusammen. Es steht das mit der stärkeren Bindegewebsentwickelung um die grösseren Gefässstämme in Verbindung, welche von der Zona vasculosa aus zur Oberfläche ziehen und so zwischen den einzelnen Follikelgruppen grössere Septa bilden. Das interstitielle Bindegewebe selbst zeigt sich in diesem Stadium noch ziemlich zellenreich und durchweg, fast bis zum Oberflächenepithel hin, von gleicher Beschaffenheit. In der Zona vasculosa treten die Gefässe stärker hervor, namentlich die Arterien zeigen eine kräftige Muskulatur; besondere glatte Muskelfaserbündel hingegen lassen sich mit Deutlichkeit noch nicht wahrnehmen.

Der Eierstock eines  $2^{1/2}$ jährigen Kindes hat bereits die etwas abgeplattete Walzenform vom Erwachsenen angenommen. Die Dicke und Höhe betragen etwa 4 — 5 Mm. bei ca. 4,5 Cm. Länge. Die Oberfläche erscheint mehr glatt, und das feingrubige, matte Aussehen ist verschwunden. Der Hilus ist nicht mehr wie eine Längsspalte in die Unterfläche des Organs eingeschnitten, sondern durch Entwickelung des Bulbus ovarii hat auch diese Partie des Organs eine gewisse Abrundung bekommen und erscheint wie von der Peritonealfläche abgehoben. Die Peritonealgrenze verläuft jetzt am unteren seitlichen Umfange des Eierstocks, ganz so, wie es vorhin be-

.

### 2. Specieller Theil. - Eierstock des Menschen.

schrieben wurde. Die Schichtung des Ovariums auf senkrechten Durchschnitten ergibt:

- A) Zona parenchymatosa: 1) das Epithel; 2) eine bindegewebige follikellose Zone (Albuginea der Autoren); 3) Follikelzone.
- B) Zona vasculosa: 1) eigentliches Hilusstroma mit den grösseren Gefässen; 2) Zone der reichlichen Gefässverästelung an der Grenze des Parenchymlagers.

Wir haben somit schon fast vollkommen das Bild des geschlechtsreifen Ovariums, wie es zu Anfang geschildert wurde, vor uns. Nur in zwei Puncten finden sich Abweichungen. Zunächst hat die unter dem Epithel gelegene sogenannte Albuginea noch keineswegs den Bau, wie wir ihn später finden. Es zeigt sich hier in dünner Schicht ein dicht verfilztes Gewebe aus bindegewebigen Fasern mit spindelförmigen Zellen darin; eine Schichtung in mehrere einander durchkreuzende Lagen ist nicht wahrzunehmen. Von besonderer Wichtigkeit ist nun die Thatsache, dass von Eischläuchen oder Einsenkungen des Epithels in dieser Schicht bereits Nichts mehr zu erkennen ist. Nur hie und da begegnet man einem verspäteten Primärfollikel. Es ist ja möglich, dass man vielleicht bei der Untersuchung einer grösseren Anzahl Ovarien aus diesem Alter noch hie und da eine epitheliale Einsenkung oder einen Eischlauch finden wird, aber im Allgemeinen glaube ich behaupten zu dürfen, dass um diese Zeit die Bildung neuer Eier beim Menschen bereits aufgehört hat. Das lehrt auch die Betrachtung der Follikelzone. Auch hier findet sich eine Abweichung von dem späteren Verhalten insofern, als nämlich die kleinen Follikel noch alle in traubenförmigen Gruppen zusammenliegen. Schläuche trifft man aber hier nicht mehr an, mit Ausnahme einiger ganz kurzer, 2 bis 3 Eier enthaltender, schon stark eingeschnürter Gebilde. Es ist also auch die Umformung der Schläuche in Follikel fast ganz vollendet und somit die Neubildung von Eiern von dieser Seite ebenfalls abgeschlossen. Ich will hier gleich hinzufügen, dass man auch später niemals eine Spur von weiterer Eineubildung beim menschlichen Ovarium antrifft. Ich habe die gelben Körper, die fertigen Follikel, das Oberflächenepithel, kurz alle die Gebilde, in welcher das Material zur Eibildung. das ursprüngliche Eierstocksepithel und seine directen Nachkömmlinge, vorhanden sind, auf eine weitere Proliferation zu etwaiger secundärer Neubildung von Eiern wiederholt untersucht, stets aber mit negativem Resultat.

Die gewöhnlichen kleinen Follikel der Follikelzone messen  $50 - 60 \mu$  und mehr, die Eier darin  $35 - 40 \mu$ . Letzteres Maass ist nur approximativ, da die Eier in den Follikeln sich nur sehr schwer genau messen lassen. In den tiefern Lagen der Follikelzone kommen schon grosse bläschenförmige Follikel von 4 - 4,5 Mm. Durchmesser mit nahezu reifen Eiern vor, wenn man den Durchmesser der letzteren als Kriterium der Reife gelten lassen will. Es führt dieser Befund zu der Ansicht, dass vielleicht viele Follikel in den Ovarien gar nicht zum Austritt kommen, sondern abortiv zu Grunde gehen. Dafür spricht

#### I. Ovarium der Säugethiere.

auch ein Befund, auf den REINHARDT (473), HENLE (80), GROHE (75), LUSCHKA (422) u. A. bereits aufmerksam gemacht haben, dass man nämlich vor der Pubertät in den Ovarien vielfach zusammengefaltete, homogene, glänzende Membranen, welche einen körnigen und fasrigen Inhalt umschliessen, findet, die man wohl schwerlich für etwas Anderes als Reste abortiv zu Grunde gegangener Follikel halten kann. Unternimmt man ausserdem den Versuch die Zahl der Follikel zu schätzen, so gelangt man zu Zahlen, (HENLE gibt für ein Ovarium 36,000 an, und ich kann das nach meinen Befunden für nicht zu hoch gegriffen erklären), die auch für ein zeugungsfähiges Alter wie das unserer biblischen Erzmütter vollkommen ausreichen würden, wenn wir annehmen, was ja durch die Erfahrung bestätigt wird, dass bei jeder Menstruation gewöhnlich nur 4 - 3 Eier gelöst werden. Man darf also schon a priori schliessen, dass unter unsern modernen Verhältnissen die grösste Zahl der Eier abortiv im Ovarium selbst zu Grunde geht.

Von da bis zum Eintritt der Pubertät behält das Ovarium die vorhin beschriebene Form mit glatter Oberfläche. Im 7. bis 40. Jahre beträgt die Länge 2 Cm. bei 1 Cm. Höhe und 6 Mm. Dicke, welche ich als die mittleren Maasse für dieses Lebensalter ansehen darf. Die Schichtung des Eierstocks ist dieselbe geblieben, wie vorhin, aber in der Follikelzone treten die einzelnen Follikel mehr aus einander durch die Vermehrung des zwischenliegenden Gewebes, welches jedoch weniger zellenreich und dunkler erscheint als in früherem Alter, wahrscheinlich weil eine Anzahl von Zellen sich zu Bindegewebsfasern weiter metamorphosirt hat. Immer aber ist das interfollikuläre Gewebe sehr viel zellenreicher als die unmittelbar unter dem Epithel gelegenen Schichten. Zwischen Epithel und Follikelzone tritt nunmehr schon ziemlich deutlich die vorhin beschriebene Schichtung der Albuginea hervor, doch erreicht letztere ihre volle Ausprägung erst später mit Eintritt der Pubertät. Die Follikel sind zum Theil grösser geworden, ebenso ihr Epithel, dessen einzelne Zellen eine cylindrische Gestalt angenommen haben. Die Gefässe des Hilus zeigen sich mehr entwickelt.

Die Periode der Geschlechtsreife, die bekanntlich einen Zeitraum von 30-36 Jahren umfasst, bewirkt manche Veränderungen am Ovarium, die namentlich durch die Vorgänge der Ovulation bewirkt werden. Die Grösse des Organs erreicht um die Mitte dieser Zeit ihre bedeutendste Höhe. Bei einer 49jährigen Jungfrau betrugen die Maasse: Länge 3,3 Cm., Höhe von der Peritonealgrenze ab 4,2 Cm., Dicke 4 Cm. Man trifft bei älteren Frauen, die häufiger menstruirt haben, bekanntlich viel grössere Ovarien; es lässt sich indessen für diese Zeit kein genaues Maass mehr aufstellen, da wohl kein Organ, auch ganz unabhängig von der Körpergrösse, so viele individuelle Schwankungen in seinen Dimensionen und in der äusseren Form zeigt, als das menschliche Ovarium während der Periode der Geschlechtsthätigkeit.

Je jünger die Ovarien, desto mehr nähert sich ihre Form noch der rundlich walzenähnlichen, desto glatter ist noch die Oberfläche; je älter, desto

## 2. Specieller Theil. - Eierstock des Menschen.

mehr tritt eine Abplattung im sagittalen Durchmesser hervor, wodurch die Höhe auf Kosten der Breite zunimmt. In dieser ganzen Zeit ist die Schichtung ungefähr folgende:

A) Zona parenchymatosa. 1) Epithel, 2) dreischichtige Albuginea,

- 3) Zone der jüngern Follikel, 4) Zone der ältern grössern Follikel.
- B) Zona vasculosa.

Die Schichtung der Albuginea ist in der vorhin angegebenen Weise ausgeprägt. Die jüngeren Follikel sind noch weiter auseinander gerückt; nur in einzelnen Fällen trifft man noch mehrere perlschnurähnlich hinter einander gelagert. Dieselben zeigen sich wiederum durchschnittlich grösser als früher; ihr Epithel tritt sehr deutlich als ein Mantel cylindrischer Zellen hervor. Zu bemerken ist, dass auch in den kleineren Follikeln das Ei fast niemals in der Mitte liegt, sondern mehr nach einer Seite gewendet erscheint. Die grösseren tiefer liegenden Follikel sind in sehr verschiedener Zahl vorhanden und reichen vielfach bis in die Zona vasculosa herein. Die letztere, sowie das gesammte Eierstocksparenchym überhaupt, zeichnet sich in dieser Periode durch ihren besonderen Gefässreichthum aus; der Bulbus ovarii ist am stärksten entwickelt. Das hier geschilderte Bild wird nun in dem Zeitraum der geschlechtlichen Thätigkeit durch mehrere besondere Verhältnisse modificirt und zwar 4) durch die grossen, nahe an die Oberfläche rückenden Follikel; 2) durch die Corpora lutea und ihre verschiedenen regressiven Metamorphosen; 3) durch mehr oder minder grosse Blutextravasate, welche während der Catamenien, auch unabhängig von dem Platzen der reifen Follikel, in das Eierstocksparenchym gesetzt werden. Wir werden die beiden ersteren Erscheinungen später besonders besprechen. Ueber die Blutextravasate möge hier nur noch bemerkt werden, dass sie von den kleinsten punktförmigen Ecchymosirungen an bis zu Haselnussgrösse in der Menstruationszeit vorkommen. In manchen Ovarien fehlen sie ganz, in anderen sind sie wieder besonders reichlich vertreten. Alle diese Vorgänge erschweren die Untersuchung des geschlechtsthätigen Ovariums nicht wenig.

Nach Cessation der Menses verändert der Eierstock seine anatomische Beschaffenheit in auffallender Weise. Indem ich von zahlreichen kleinen und grösseren Cystenbildungen, Bildungen kleiner Fibrome etc., die im Greisenalter der Ovarien so häufig sind, als pathologischen Vorkommnissen ganz absehe, muss als das Normale zunächst eine erhebliche Verkleinerung des Eierstocks mit gleichzeitiger Abplattung in sagittaler Richtung bezeichnet werden. Auf sagittalen Durchschnitten tritt die Zona parenchymatosa, obgleich keine Follikel mehr in derselben enthalten sind, noch deutlich als hellere, weissgelblich gefärbte Schicht gegen die grauröthliche Zona vasculosa hervor; die erstere erscheint auf dem Durchschnitt wellig gefaltet, was offenbar auf die Schrumpfungs-Vorgänge zu beziehen ist. Das Keimepithel habe ich noch bei 75 jährigen Frauen in regelmässiger Bildung angetroffen; einmal zeigte sich hier auch eine schlauchförmige Einsenkung in das Parenchym, die

### I. Ovarium der Säugethiere.

aber kein Ei enthielt. Man muss diese schlauchförmigen Epitheleinsenkungen wohl unterscheiden von den zahlreichen spaltförmigen Buchten und Vertiefungen der narbigen Oberfläche alter Ovarien, welche alle vom Epithel ausgekleidet sind und mitunter eine follikuläre Bildung vortäuschen können. Vier Jahre nach Cessation der Menses habe ich keine Follikel mehr angetroffen ; frühere Perioden nach Cessation kamen nicht zur Untersuchung. Eine gut zu unterscheidende Albuginea ist bei Greisinnen nicht mehr festzuhalten, da durch das Fehlen der Follikel in der früheren Follikelzone die Grenzen gegen diese letztere verwischt werden. In der Gegend der früheren Albuginea treten, wie bemerkt, mehrere (5-6) in der Faserrichtung wechselnde, parallele Lagen auf. Das ganze Gewebe hat ein dunkleres Aussehen angenommen, welches sich auch auf Zusatz von Essigsäure nur schwer und unvollkommen klärt. Bemerkenswerth sind zahlreiche mattglänzende rundliche Körperchen, die durch die ganze Zona parenchymatosa bei älteren Ovarien, wie es scheint, constant vorkommen. Ihre Grösse wechselt von der eines gewöhnlichen Blutkörperchens bis zu der einer grossen Pflasterepithelzelle. Sie geben keine irgendwie characteristische Reaction, und ich bin geneigt sie für Reste atrophirten Follikelinhalts zu halten, namentlich für veränderte Zellen des Follikelepithels; letzteres hauptsächlich deshalb, weil sie auch mitten unter den Zellen des Keimepithels sich finden, unter denen sie offenbar als degenerirte zellige Elemente erscheinen. Die Zona vasculosa zeigt ein viel derberes Bindegewebe als früher, die Gefässe sind weniger weit, haben aber sehr starke muskulöse Wandungen und dicke adventitielle Scheiden.\*)

Eierstock des Hundes. Das walzenförmig gestaltete Ovarium eines Hundefötus etwa aus der Hälfte der Tragzeit hat eine Länge von 4,5 Mm. bei 4-4,5 Mm. Durchmesser. Der Bau desselben stimmt vollständig mit dem des Ovariums eines 10-12wöchentlichen menschlichen Fötus überein. Ich beziehe mich daher auf das p. 19 Gesagte. Beim neugebornen Hunde finden wir wieder ganz genau das Verhalten wie beim neugebornen Menschen, nur sehe ich die Eischläuche beim Hunde weniger lang, weniger verzweigt, durchweg etwas breiter, und dichter gelagert.

Von da ab zeigt sich aber ein Unterschied zwischen beiderlei Eierstöcken insofern, als der Hundeeierstock (relativ) noch später schlauchförmige Einsenkungen vom Epithel her aufweist als das menschliche Ovarium. Wie ich bereits erwähnte, ist beim Ovarium eines  $2^{1}/_{2}$  jährigen Kindes, also lange vor Eintritt der Geschlechtsreife, die Periode der Follikelneubildung längst abgeschlossen. Alle Hunde jedoch, welche ich untersucht habe, auch vollkommen

<sup>\*)</sup> Ob auch bei Thieren eine Art Greisenalter mit analogen senilen Veränderungen der Ovarien, wie beim Menschen, vorkommt, darüber habe ich nichts Genaueres erfahren können. Bei Hühnervögeln sind mehrere Fälle von Atrophie der Ovarien im höheren Alter beschrieben. Merkwürdig ist dabei das so häufig, namentlich bei Pfauen, beobachtete Auftreten eines vollkommen männlichen äusseren Habitus. Vgl. MILNE EDWARDS (56) und Schiffgens (183).

### 2. Specieller Theil. - Eierstock des Hundes.

ausgewachsene Thiere, die schon geworfen hatten, liessen noch vielfach die epithelialen Einsenkungen erkennen, so dass, bei dem scharf vortretenden Gegensatz zwischen Keimepithel und Stromagewebe älterer Ovarien, grade der Hund ein so vortreffliches Untersuchungsmaterial für diese Verhältnisse liefert, wie kein anderes Geschöpf. Bei Hunden von 1/4 - 1/2 Jahren liegen die Dinge am klarsten vor; wir erhalten hier, da wir möglichst frisch untersuchen können, werthvolle Ergänzungen zu den Befunden am Menschen. Im Allgemeinen lässt ein senkrechter Durchschnitt bei dem erwachsenen Thier folgende Schichtung unterscheiden:

- A) Zona parenchymatosa. 1) Epithel, 2) Schlauchfollikelzone, 3) jüngere Eifollikelzone, 4) ältere Eifollikelzone.
- B) Zona vasculosa.

Eine Albuginea fehlt hier natürlich, da die Eischläuche bis zum Epithel sich erstrecken. Pinselt man das einschichtige, ziemlich lang cylindrische, meist vortrefflich sich haltende Epithel ab, so liegt die nackte Eierstocksoberfläche mit einer ganz zarten Begrenzungslinie vor, ohne irgend eine Andeutung einer Basalschicht. Die oberste Stromaschicht ist relativ ärmer an Zellen und erscheint, wie in Fig. 15, nach Behandlung mit leicht angesäuertem Carminglycerin, ganz homogen, mit spärlich eingestreuten leicht spindelförmigen Zellen. Die tieferen Lagen des Stromas um die jüngeren Eifollikel herum sind auch hier bedeutend zellenreicher. Das Gewebe der Zona vasculosa bietet keine besonderen Verhältnisse dar.

Was die Abstammung der Pflüger'schen Schläuche vom Keimepithel anlangt, so beziehe ich mich zunächst auf Fig. 45. Hier hat der Schnitt die Epitheldecke vom Stroma abgehoben, und es sind bei b, b, b die kurzen schlauchförmigen Fortsätze zu sehen, welche in die mit c bezeichneten Stromalücken hineinpassen. In diesen kurzen Fortsätzen habe ich jedoch keine Eizellen entdecken können, vielleicht einfach deshalb nicht, weil sie von den umgebenden Epithelzellen verhüllt wurden. Es ist aber auch möglich, und ich neige mich eher zu dieser Annahme, dass diese Schläuche nie zur Ausbildung von Eiern mehr kommen, da sie in einer relativ späten Zeit sich finden. Sie wären dann nur Residuen aus einer früheren Periode, die sich beim Hunde länger hielten als beim Menschen. Doch finden sich, wie z. B. bei d, auch unmittelbar unter dem Epithel ganz kleine eihaltige Follikel, die offenbar mit dem ersteren noch im Zusammenhange stehen, da keine Stromadecke darüber liegt.

Die längeren Schläuche, vgl. Fig. 14 b und d, enthalten fast stets Eier; ich glaube aber, dass ihre ersten Anlagen ebenfalls aus einer früheren Zeit datiren, und dass sie später vielleicht nur noch wachsen und relativ längere Zeit, als es beim Menschen der Fall ist, mit dem Epithel in Verbindung bleiben. Ich schliesse das daraus, dass, je älter die untersuchten Thiere sind, desto geringer die Zahl solcher nach oben frei ausmündender Schläuche wird, und

#### I. Ovarium der Säugethiere.

dass ich bei älteren Hunden in den Schläuchen niemals etwas von einzelnen vergrösserten Epithelzellen, die sich als in der Entwicklung zu Eiern begriffen gekennzeichnet hätten, bemerkt habe. Ausserdem spricht das Verhalten des Hundeeierstocks in den früheren Perioden für diese Auffassung. Was die Grösse der Schläuche betrifft, so wechelt dieselbe von 60-450 µ Länge bei 18-24 µ Breite. Bei fast allen ist die Mündung trichterförmig, und mitunter durch eine etwas hervorstehende Epithelmasse ausgefüllt; darauf folgt ein ziemlich enges kurzes Halsstück, dann das breitere flaschenförmige Schlauchende. Auch finden sich Bildungen, wo 2 Schlauchenden gleichzeitig in dieselbe Epithelöffnung einmünden. Eine Tunica propr. ist an den Schläuchen und an den Follikeln nicht wahrzunehmen; die Einschnürungen derselben werden nur durch das vorwuchernde Bindegewebe bewirkt. Bereits zwischen den Schläuchen sieht man einzelne vollständig abgeschnürte kleine Eifollikel, die weiter nach unten sich zu einer besonderen Lage, der Zone der jüngeren Eifollikel, anhäufen. Darunter folgen dann die grösseren Follikel. Bei einem halbjährigen Hunde kamen auf die Epithelschicht 15 µ, die Schlauchfollikelzone  $150-200 \ \mu$ , die Zone der jüngeren Eifollikel  $80-100 \ \mu$ , die der älteren  $300 - 400 \mu$ , so dass der Durchmesser der Zona parenchymatosa im Ganzen etwa 0,6-0,7 Mm. betrug. Sie kann stellenweise bis zu 1 Mm. Dicke erreichen. Die jüngeren, näher der Oberfläche gelegenen Follikel zeigen stets eine stark entwickelte Membrana granulosa, die Eizelle ist relativ gross, klar durchscheinend. Vielfach liegen dieselben in Längsreihen hintereinander, ihre successive Abschnürung aus einem Schlauche documentirend, ebenso häufig jedoch auch in traubiger Form, vgl. Fig. 14 c. Aus diesen letzteren Formen muss geschlossen werden, dass bei weitem nicht alle Follikel sich durch successive Abschnürung aus länglichen Schläuchen bilden, sondern zum grossen Theil, ich möchte sagen, auf einem mehr directen Wege, aus den in das Stroma durch gegenseitige Durchwachsung hineingelangten Epithelballen entstehen. Die Schläuche erscheinen daher, wie beim Menschen, als eine sich erst später entwickelnde Zwischenform. Die grösseren Follikel von  $150-300 \ \mu$  liegen beim Hunde ziemlich regelmässig in einer Reihe angeordnet und haben gewöhnlich eine etwas längliche Form. Bei keinem Thiere häufiger als beim Hunde trifft man mehrere Eier, bis zu 4 Stück, in einem Follikel. Auch im Eierstock erwachsener Hunde finden sich jene ovalen, biscuitförmigen oder endlich gefalteten Körper, bis zu 150 µ Durchmesser, wie sie vorhin vom Menschen erwähnt wurden. Dieselben bestehen aus einer dicken glashellen structurlosen Membran und enthalten einen körnigen Detritus mit einzelnen colloiden glänzenden Kugeln darin; hie und da kleine Fetttröpfchen. Ihrer Grösse und Form wegen müssen diese Gebilde für Reste von Eiern aus abortiv zu Grunde gegangenen Follikeln erklärt werden.

Eierstock der Katze. Das Ovarium der Katze zeigt einen von den übrigen hier erwähnten Säugethier-Eierstöcken etwas abweichenden Bau,

### 2. Specieller Theil. - Eierstock der Katze.

wenigstens beim erwachsenen Thier. Bei jüngeren Katzen (neugebornen) ist vom menschlichen Ovarium aus dem 7. Monate, sowie vom Ovarium älterer Hundefötus kein Unterschied zu constatiren. Wir finden an Pinselpräparaten ganz die vorhin beschriebene Einrichtung, cavernöses Maschenwerk in der Parenchymzone, dessen Räume zahlreiche Zellenballen aufnehmen, die nach oben hin frei mit dem Oberflächenepithel sowie untereinander communiciren. Zwischen den kleineren Zellen dieser Ballen finden sich viele grössere, die durch die Grösse ihres klaren Kerns sich unzweifelhaft als jüngste Eizellen aufweisen.

Bei den erwachsenen Thieren, auch den jüngeren, sieht man nur selten Eischläuche; es muss nach meinen Erfahrungen als eine Ausnahme bezeichnet werden, wenn man auf Schnitten oder beim Zerzupfen der Katzenovarien auf solche lange schlauchförmige Gebilde stösst, wie PFLüger (150) sie abbildet. Auf das Epithel folgt eine ziemlich breite Zone von Bindegewebe, das reich an schmalen Spindelzellen ist und dessen Bündel sich in verschiedenster Richtung durchkreuzen; sie kann der Albuginea menschlicher Ovarien verglichen werden, ist aber breiter als letztere. Nur selten finden sich bei erwachsenen Thieren hier Follikel; letztere liegen vielmehr dicht angehäuft in einer besonderen, mantelförmig die ganze Eierstocksfläche einnehmenden Lage, der Zone der jungen Follikel (Corticalzellenzone Schrön\*), Corticalzone His). Dieselbe ist etwas breiter als die vorhergenannte; 3-4Reihen junger Follikel liegen hier über einander, jedoch nicht in ununterbrochener Folge, sondern durch bindegewebige Querscheidewände in rundliche Ballen von 8-12 Stück und mehr abgetheilt. Erst weiter in der Tiefe stösst man auf die grösseren bereits bläschenförmigen Follikel, ähnlich wie beim Hunde (cf. Fig. 16). Dann kommt das Hilusstroma, in welchem hier sehr deutlich eine Gruppe von anastomosirenden schmalen Kanälen hervortritt, die, wie wir später zeigen werden, als Rest des Nebenhodentheils vom Wolff'schen Körper angesehen werden müssen.

Eine besondere Erwähnung verdient noch das Verhalten der jüngeren Follikel. In den kleineren, ballenweise, wie die Acini traubenförmiger Drüsen zusammenliegenden Follikeln, die durch feine bindegewebige Septa, wie ich übereinstimmend mit H1s (85), p. 463, finde, von einander gesondert werden, sind die Epithelzellen kurz, die Kerne klein, nur von wenig Protoplasma umgeben. Die einzelnen Zellen sind nicht scharf von einander gesondert, sondern bilden fast eine einzige, continuirlich zusammenhängende Masse, in der die Kerne schwer zu erkennen sind. Es erinnern diese Bildungen an die von GIANNUZZI und HEIDENHAIN beschriebenen halbmondförmigen

33

<sup>\*)</sup> SCHRÖN (484) verdanken wir die erste Beschreibung dieser Zone; nur irrte SCHRÖN vollständig in der Deutnng, als er die Primordialfollikel, aus denen sie besteht, für Zellen ansah (Corticalzellen), die sich zu Eiern entwickeln sollten. Das Follikelepithel entstehe erst später aus den Bindegewebszellen des Ovarialstromas.

Waldeyer, Eierstock und Ei.

Protoplasmahaufen aus den Acinis der Speicheldrüsen. Bereits PFLüger (150) beschreibt detaillirt diese dunkelkörnigen Epithelringe von den Follikeln des Katzeneierstocks, p. 72. - Es folgt dann im Innern des Follikels eine feinkörnige Masse, die in engster Verbindung mit dem Protoplasma der Epithelzellen steht, so dass eine Sonderung beider optisch nicht durchzuführen ist. Man bekommt unwillkürlich den Eindruck, als ob ein Theil des körnigen Follikelinhalts unmittelbar durch einfache Umwandlung von den Epithelzellen des Follikels abstamme, die sich ihrerseits von ihrer Kernzone aus immerfort regenerirten. Das Protoplasma der eigentlichen Eizelle ist um diese Zeit von der genannten körnigen Masse ebenfalls gar nicht deutlich zu trennen, und es scheint mir, als ob zu Anfang ein Theil der Massenzunahme des ursprünglichen Eiprotoplasmas auf Rechnung einer Apposition vom Follikelepithel aus zu setzen wäre. Kern und Kernkörperchen treten scharf und deutlich im Centrum des Follikels hervor. Sehr deutlich sieht man die zuerst von PFLÜ-GER (150), namentlich beim Kalbe, beschriebenen Follikelpole, Stellen, wo die Epithelzellen entweder ganz fehlen oder viel kleiner sind. PFLüger bringt diese Pole bekanntlich mit dem früheren Zusammenhange der einzelnen Follikel in Verbindung. - Je mehr die Follikel wachsen, desto mehr bildet sich auch interstitielles Bindegewebe mit Gefässen zwischen ihnen aus, wodurch die einzelnen Bläschen von einander getrennt werden. Gleichzeitig nehmen die Epithelzellen an Länge zu und erscheinen nunmehr deutlich als Cylinderzellen, ziemlich scharf unter sich so wie gegen das Ei abgehoben. Letzteres zeigt nun die ersten Spuren der Dotterhaut in Form einer glashellen Membran. Auch bei den Katzen findet man häufig abortiv zu Grunde gegangene Follikel, sowie collabirte Eier mit gefalteter Zona in ziemlich gut erhaltenen Follikeln. Vgl. auch bei PFLüger (150), p. 76.

Vergebens habe ich mich bemüht, bei älteren Katzen Spuren neugebildeter Follikel oder Pflügen'scher Schläuche aufzudecken. Ich habe zu der von Pflügen als die geeignetste erklärten Zeit, kurz vor der Frühjahrsbrunst, und auch zu anderen Zeiten untersucht, konnte aber weder vom Epithe, noch von den vorhandenen Follikeln aus eine Neubildung von eiführenden Schläuchen oder Zellenballen nachweisen.

**Eierstock des Kaninchens**. Beim Kaninchen scheinen sich die Einsenkungen des Ovarialepithels viel länger zu erhalten, als bei irgend einem anderen unserer Hausthiere, vielleicht mit Ausnahme des Hundes. Ich habe wenigstens beim Eierstock erwachsener Kaninchen, wie ich auch schon in meiner ersten Mittheilung, s. Sitzgsber. der Schles. Gesellsch. v. October 1867, angab, stets derartige Einsenkungen von Strecke zu Strecke angetroffen. Die Schichtung des Ovariums zeigt sich in folgender Weise:

 Epithel, 2) äusserste Rindenschicht mit flaschenförmigen Einsenkungen. 3) Zone der jüngeren Follikel.
 4) Zone der älteren Follikel.

5) Zona vasculosa.

Die flaschenförmigen Epitheleinsenkungen der äussersten Rindenschicht sind

# 2. Specieller Theil. - Eierstock des Schweins.

beim erwachsenen Kaninchen verhältnissmässig kurz und haben keinen senkrecht zur Oberfläche des Ovariums gerichteten Verlauf, sondern biegen sehr bald in eine mehr horizontale Richtung um, so dass es selten gelingt, einen Epithelschlauch in seiner ganzen Ausdehnung in den Schnitt zu bekommen. Meistens trifft man in diesen Schläuchen keine Eier mehr an, doch will ich für das Kaninchen meine früher ausgesprochene Behauptung nicht in ganzer Strenge aufrechthalten, dass nämlich später keine Eibildung mehr stattfinde; ich habe wenigstens hie und da bei Thieren, die bereits geworfen hatten und zahlreiche gelbe Körper aufwiesen, unmittelbar unter dem Epithel ganz kleine jüngste Follikel gefunden, deren Epithel continuirlich mit dem Oberflächenepithel im Zusammenhange stand, so dass eine spätere Bildung von eiführenden Follikeln hier wohl angenommen werden darf. Doch sind diese Funde selten, namentlich je älter die Thiere werden, und kann die Zahl der auf diese Weise vielleicht producirten Eier kaum in Betracht kommen gegenüber der bereits in der Fötalperiode angelegten Menge. Bemerkenswerth sind ferner Bildungen, wie sie Fig. 17 wiedergibt. Hier setzt sich ein bereits mit einem fast reifen Ei versehener Follikel durch einen langen Hals von Epithelzellen, die unmittelbar in seine Granulosa übergehen, bis nahe zum Oberflächenepithel hin fort, wie dicht daneben ein jüngerer noch schlauchförmiger Follikel ebenfalls mit Ei. Es handelte sich um Kaninchen etwa im Alter von 3/4 bis 4 Jahr. Augenscheinlich sind dies Bildungen aus früherem Alter des Thiers, die aber ihre Abstammung vom Oberflächenepithel noch durch die beschriebenen Fortsätze darthun. Die Maasse des grösseren Follikels betragen : Follikel 180 µ, Schlauchfortsatz 69 µ, Ei 126 µ, Keimbläschen 36 µ, Keimfleck 8 µ. Die jüngeren Follikel liegen ebenfalls nahe beisammen in einer besonderen Zone, die jedoch nicht so breit ist, als bei der Katze; auch sind hier die Bläschen nicht in einzelne Ballen zusammengehäuft.

Während die Mitte der Ovarialoberfläche oft durchweg von gelben Körpern eingenommen wird, liegen die jüngeren, gut ausgebildeten Follikel häufiger an den unteren Rändern der Parenchymzone; hier trifft man auch noch die meisten Einsenkungen. Die Zona vasculosa und die Zone der reifen Follikel bieten keine bemerkenswerthen Besonderheiten.

Eierstock des Schweins. Der Eierstock älterer Schweine hat wegen der zahlreich vorspringenden Follikel und der vielen gewöhnlich auf ihrem höchsten Punkte etwas warzenähnlich zugespitzten Corpora lutea ein eigenthümlich höckrig zerklüftetes Aussehen. Dicht unter dem Epithel folgt eine Lage von Stromagewebe, in der zuoberst viel sternförmige Bindegewebskörper, in der Tiefe mehr spindelförmige Zellen auftreten. Darunter folgt, wie beim Hund, eine Zone der jüngeren Follikel; letztere liegen aber hier viel weniger dicht zusammen, wenn man auch zuweilen Gruppen von 4 — 6 traubenförmig neben einander findet. In der Tiefe sind dann die grösseren Follikel eingebettet. Epitheleinsenkungen sowie andere auf Neuformation von Eiern deutende Bildungen habe ich bei älteren Thieren nicht mehr angetroffen.

35

3\*

Die Ovarien von jüngeren Schweinefötus verhalten sich ganz so wie es für die relativ gleich entwickelten Menschen- und Hunde-Eierstöcke beschrieben wurde.

Eierstock des Rindes. Bei 4 wöchentlichen Kälbern (jüngere konnte ich bisher vom hiesigen Schlachthofe nicht erhalten), folgt auf das einschichtige kurzcylindrische Epithel eine an abgeschnürten jungen Follikeln und schlauchförmigen Bildungen reiche Zone von beträchtlicher Ausdehnung. Ich habe bei Kälbern von diesem Alter nur ganz kurze Epitheleinsenkungen angetroffen, so dass sich hier also der Abschluss der Follikelbildung vom Epithel her bereits in früher Zeit vollziehen muss. Dagegen sind die von PFLüger beschriebenen schlauchförmigen Bildungen noch in grosser Menge zu erkennen, meist jedoch schon in der Abschnürung zu einzelnen Follikeln begriffen; übrigens fand ich auch viele traubenförmig zusammengelagerte Follikel vor, die wohl nicht auf eine frühere Schlauchform zurückbezogen werden konnten. Mehr in der Tiefe des Eierstocksgewebes finden sich bekanntlich beim Kalbe schon recht ansehnliche Follikel, was ebenfalls auf eine frühe Entwicklung der Eier, wie auch beim ganzen Lebensablauf des Rindes nicht anders zu erwarten steht, hindeutet. Bei älteren Thieren folgt unmittelbar auf das Epithel eine ziemlich mächtige, aus mindestens 3 Schichten bestehende Albuginea, deren Detail Fig. 8 wiederzugeben versucht. In der darauf folgenden jüngeren Follikelzone liegen die Follikel sehr zerstreut, durch starke Bindegewebslagen von einander getrennt. Mit Bezug auf die Zone der älteren Follikel mag auch hier das nicht seltene Vorkommen abortiv zu Grunde gegangener Follikel erwähnt sein. Wenigstens möchte ich Bildungen so deuten, bei denen man inmitten einer ziemlich dicken Hülle anstatt der gewöhnlichen Granulosazellen einen dichten Haufen unregelmässig rundlich geformter, stark colloid glänzender Körper antrifft, und die durch ihre längliche plattgedrückte Form ihre Abnormität verrathen.

Vom Eierstock des Schafes will ich hier nur kurz erwähnen, dass er in allen wesentlichen Punkten eine vollkommene Uebereinstimmung mit dem Rindsovarium darbietet.

## 3) Graaf'scher Follikel und Ei der Säugethiere.

Gehen wir bei der genaueren Schilderung des Baues der Säugethierfollikel von den reifen Formen aus, so hat man seit v. BAER (3) an denselben eine aus zwei Lagen bestehende bindegewebige Hülle, Theca folliculi, unterschieden, von denen die äussere eine mehr derbe, aus concentrisch gelagerten und verflochtenen Bindegewebsfasern bestehende Schicht bildet, die innere dagegen viel gefässreicher und weicher ist und eine Menge spindelförmiger und rundlicher Bindegewebskörperchen aufweist. HENLE (80), p. 486, bezeichnet die äussere Lage als Tunica fibrosa, die innere als Tunica

# 3. Graaf scher Follikel und Ei der Säugethiere.

propria folliculi.\*) Indem ich die von HENLE gegebene Bezeichnung hier festhalte, um nicht noch neue Namen zu wählen, muss ich gleich bemerken, dass seine Darstellung von der Entwicklung dieser Häute nicht richtig ist. HENLE vermuthet nämlich, p. 486, dass die innere zellenreiche Lage, die Tunica propria folliculi, sich aus den äussersten Schichten der Membrana granulosa des Follikels, d. h. also mit anderen Worten, aus dem Follikelepithel hervorbilde, während die äussere derbere Bindegewebslage eine Production des Ovarialstromas sei. Ich muss beide Schichten, Tunica fibrosa und propria, für Abkömmlinge des Ovarialstromas erklären; sie repräsentiren im Kleinen wieder den Bau des Ovarialstromas im Ganzen, und zwar ist die Tunica fibrosa der Albuginea, die Tunica propria den zellenreichen tiefern Lagen der Zona parenchymatosa des Ovariums analog. Sehr treffend ist auch der Vergleich Kölliker's (98) mit den beiden Schichten eines muskelfreien Drüsenausführungsganges. Wie HENLE richtig angibt, bildet sich die Tunica propria erst später aus. Nach meinen Beobachtungen geht diese Ausbildung Schritt für Schritt mit der Gefässentwicklung um den Follikel weiter. Je stärker der Follikel wächst, desto mehr wirkt er gewissermassen reizend auf seine Umgebung, die mehr und mehr vascularisirt wird und zahlreiche Gefässschlingen gegen das Follikelepithel vortreibt. Die von der Tunica fibrosa vorwuchernden Gefässe sind, wie überall, so auch hier von lockeren zellenreichen Bindegewebsscheiden begleitet, die nun mit den Gefässen zusammen schliesslich jene innere Lage darstellen. Es steht Nichts entgegen, einen grossen Theil der Bindegewebszellen der Tunica propria, namentlich der runden Formen, die durchaus gewöhnlichen farblosen Blutkörperchen gleichen, (Kornzellen von His) für ausgewanderte farblose Blutkörperchen zu erklären.\*\*\*)

\*\*) In sehr scharfsinniger Weise hat bereits HIS (85), p. 467, vor dem Erscheinen der epochemachenden Arbeit von COHNHEIM über Entzündung und Eiterung, das Auftreten der von ihm sog. Kornzellen mit den Blutgefässen in Verbindung gebracht.

<sup>\*)</sup> Zwischen Tunica fibrosa und dem Ovarialstroma ist bei älteren Follikeln ein ganz lockeres Bindegewebe eingeschoben, welches die vom Stroma zur Follikelwand ziehenden Gefässe begleitet. In Folge dieser lockeren Zwischenschicht ist es eben auch möglich den Follikel mit seiner bindegewebigen Hülle aus dem Ovarialstroma in toto so leicht auszuschälen. ROBIN, S. Mémoire sur les modifications de la muqueuse uterine pendant et après la grossesse (bei Périer (149), p. 44, läugnet das Vorhandensein einer Tunica fibrosa. Es ist zwar richtig, dass dieselbe nicht scharf vom übrigen Ovarialstroma zu trennen ist, was sich schon aus ihrer Entwicklung ergibt; will man aber überhaupt eine eigene bindegewebige Wandung der Graafschen Follikel annehmen - und die leichte Ausschälbarkeit der reifen Follikel aus dem Stroma gestattet das ohne Weiteres - so ist die angegebene Beschreibung v. BAER's immer noch die richtige; an jedem älteren ausgeschälten Follikel lassen sich 2 bindegewebige Schichten, eine äussere zellenarme und eine innere zellenreiche, mikroscopisch unterscheiden; man kann dieselben auch mit dem anatomischen Messer ohne grosse Schwierigkeiten von einander trennen. Auf die innere Schicht folgt dann erst die Membrana granulosa, das Follikelepithel. Zwischen der äusseren derberen Schicht und dem Ovarialstroma liegt die erwähnte geringe Menge lockeren Bindegewebes, welche zeigt, dass die Follikelwandungen, obgleich aus dem Stroma hervorgegangen, später eine gewisse Selbständigkeit gewonnen haben. Nach His (85), dem wir die beste neuere Schilderung der Follikelwandungen verdanken, beruht die Lockerung des Gewebes an der Peripherie der reifen Follikel auf der Entwicklung grosser cavernöser Blut- uud Lymphräume.

#### I. Ovarium der Säugethiere.

Ich würde diese Behauptung nicht aufstellen, wenn mich nicht Versuche mit Injection von Zinnober in die Jugularvenen von weiblichen Kaninchen darauf geführt hätten. Ich fand nämlich bei so präparirten Thieren später viele der runden Zellen der Tunica propria mit den Farbstoffpartikelchen gefüllt, was schwerlich eine andere Deutung zulässt als die eben gegebene. Somit kann die Tunica propria als eine gleichzeitig mit der reichlicheren Entwicklung der Follikelgefässe auftretende Bildung aufgefasst werden.

Von KÖLLIKER ist an der inneren Oberfläche der Theca interna der Graaf schen Follikel, zwischen dieser und dem Epithel, noch eine dritte dünne structurlose Basalmembran beschrieben worden, über die er sich jedoch in der neuesten Auflage seiner Gewebelehre wieder zweifelnd äussert. Bei den Follikeln der Vögel existirt sie bestimmt, wie wir sehen werden, als äussere Basalschicht des Epithels; aber nur bei älteren Follikeln. Ob sie auch bei Säugethieren an den älteren Follikeln vorkommt, will ich nicht entscheiden, bei den jüngeren fehlt sie hier bestimmt.

So wie am Vogelfollikel, lässt sich auch beim reifen Graaf schen Follikel der Säugethiere eine besonders dünne, später fast ganz gefässlose Stelle unterscheiden, die »Macula pellucida folliculi«, in welcher bei der Ausstossung des Eies die Ruptur des Follikels erfolgt. Hier sind sämmtliche Schichten des Follikels, auch die Membrana granulosa, dünner, als an den anderen Partien des Umfanges.

Die bisher beschriebenen Theile des Follikels gehören ursprünglich dem bindegewebigen Ovarialstroma an. Die weiter zu beschreibenden als Inhalt dieser Hüllen auftretenden Gebilde, Membrana granulosa mit Discus proligerus, Liquor folliculi und das Ei, stehen dazu in einem gewissen Gegensatze, wie besonders die Entwicklungsgeschichte ergibt. Die Membrana granulosa ist nichts Anderes als das Epithel des Follikels. Beim reifen Säugethierfollikel sind deren Zellen in mehrere Lagen geordnet; die äusserste, zunächst der Membrana propria aufliegende Schicht hat auch anatomisch den Character eines ächten Epithels, sie besteht aus regelmässigen kernhaltigen kurzcylindrischen Zellen, die bei den von mir untersuchten Species keine erwähnenswerthen Verschiedenheiten darboten. Die weiter nach innen folgenden Schichten bestehen aus frisch sehr weichen, unregelmässig geformten, aneinanderklebenden Zellen, deren Protoplasma sich leicht in lange Fäden ausziehen lässt. Je weiter dem Mittelpunkte des Follikels zu, desto unregelmässiger wird die Form der Zellen; sie können sogar vollkommen sternförmig erscheinen, grade so wie die sternförmigen Zellen der Schmelzpulpe, die nach Kölliker's schönen Untersuchungen auch nichts Anderes als umgewandeltes Epithel darstellen. Ausser diesen noch wohl erhaltenen Zellen trifft man in den innersten Lagen auch sehr viele verkümmerte Formen, Zellentrümmer verschiedenster Grösse, freie Kerne, dann Zellen, deren Protoplasma wie aufgequollen, in Verflüssigung begriffen, erscheint, andere wieder, die feinkörnigen Zerfall zeigen. An Präparaten, die in Alkohol erhärtet sind, erscheint die unmittelbar an die Membrana granulosa stossende Schicht des Liquor folliculi zu einer körnigen Masse coagulirt; diese Körnermasse geht ohne irgend eine scharfe Grenze unmittelbar in die Zellentrümmer und in den

#### 3. Graaf scher Follikel und Ei der Säugethiere.

körnigen Zelldetritus des innersten Theils der Membrana granulosa über. Wenn es erlaubt ist, Erfahrungen, an pathologischen Objecten gewonnen, unter gewissen Verhältnissen auf normale Bildungen zu übertragen, so möchte ich an das Verhalten des Epithels der Ovarialkystome erinnern. Dass hier das Zellenprotoplasma des Epithels ohne Weiteres zu der paralbuminösen Inhaltsmasse der Cysten aufquillt oder sich auflöst, kann nicht dem geringsten Zweifel unterliegen. An feinen Schnitten sieht man am oberen Ende der cylindrischen Zellen das Protoplasma in lange blasse Schleimfäden übergehen, die sich unmittelbar in die Cystenflüssigkeit verlieren. Auch an die für die Secretbildung überhaupt wichtigen Erfahrungen HEMENHAIN's, s. Studien des physiol. Inst. zu Breslau 1868. Hft. 4, über Speichelbildung muss hier erinnert werden. HEMENDAIN'S Angaben zufolge gehen eine Menge Zellen der Speichelacini im Centrum durch schleimige Metamorphose ibres Protoplasmas zu Grunde und in das Secret über, während vom Rande der Drüse her stets Neubildung der Zellen statt hat.

Wenn ich vorhin den fast regelmässig paralbuminhaltigen Inhalt der Ovarialkystome hier mit herangezogen habe, so bin ich dazu noch aus einem anderen Grunde berechtigt. Der normale Liquor follicul. Graaf. enthält ebenfalls Paralbumin und zwar in relativ reichen Mengen.

Ich untersuchte in dieser Beziehung den Lig. follic. Graaf. von Kühen, von dem man sich leicht grössere Mengen mit Leichtigkeit verschaffen kann. Derselbe ist durch Filtriren nicht ganz klar zu erhalten, weil immer auch einzelne Zellen von der Membrana granulosa das Filter passiren. Lässt man die Flüssigkeit 24 Stunden in der Kälte stehen, so senken sich die Zellen zu Boden und die darüber stehende Schicht erscheint vollkommen klar, von leicht gelblicher Färbung, und zeigt schwach alkalische Reaction. Alkohol absolutus erzeugt einen starken, fadig flockigen Niederschlag, der sich auch nach längerem Stehen fast vollständig wieder in Aq. destillata löst. Die Lösung ist farblos und auch nach dem Filtriren leicht opalisirend; sie filtrirt ausserordentlich schwer, obgleich sie nach hinreichender Verdünnung mit Wasser durchaus dünnflüssig erscheint. Vorsichtiger Zusatz von Ac. bewirkt in dieser Flüssigkeit eine starke Trübung, die sich sowohl im Ueberschuss von Ac. als auch in Alkali und verdünnter Salzsäure wieder löst. Sie erhält sich dagegen unverändert nach Zusatz von Kochsalzlösung. Beim Kochen und mit Salpetersäure erscheinen voluminöse, fast gallertige Niederschläge. Krystallisirte schwefelsaure Magnesia erzeugt in der alkalischen Lösung keinen Niederschlag, dagegen entsteht ein starker Niederschlag durch Ac. und Ferrocyankalium. Alaunlösung und Kupfervitriol geben ebenfalls in der Kälte einen starken Niederschlag, der sich im Ueberschuss, namentlich beim Alaun, wieder leicht löst. Die Flüssigkeit zeigt also alle Charactere der SCHERER'schen Paralbuminlösungen. Ich glaube für die Untersuchung von Paralbumin den Liq. folliculi als das beste Medium empfehlen zu können.

Diese zähen Paralbuminlösungen lassen sich aber sehr gut als metamorphosirtes gequollenes und gelöstes Zellprotoplasma auffassen. Der Liquor folliculi ist also zum Theil auf eine directe Metamorphose des Protoplasmas der Granulosazellen zurückzuführen, in ähnlicher Weise wie H18 (87) die Dotterkugeln der Vogelfollikel als metamorphosirte Granulosazellen ansieht. Bei den Säugethieren kommt es aber nicht allein zum Aufquellen, sondern zu einer vollständigen gleichmässigen Lösung des metamorphosirten Zellprotoplasmas im transsudirten Blutserum. Die so entstandene Masse bildet den Liquor folliculi. Ich kann somit der von LUSCHKA (121) gegebenen Beschreibung des Bildungsmodus der Follikelflüssigkeit durchweg zustimmen.

Das Ei ist bekanntlich von einer besonderen Anhäufung der Granulosazellen, dem Discus proligerus, umgeben. Nach den Angaben von POUCHET, SCHRÖN (184) und HENLE (80) scheint sich der Discus mit dem Ei immer in dem am meisten von der Oberfläche des Eierstocks entfernten Theile des Follikels zu finden. Ich bin über diesen noch streitigen Punkt zu keinem bestimmten Resultate gelangt. Bei jüngeren Follikeln fand ich allerdings, wie auch Kölliker (98), häufig das Ei in dieser Situation; bei älteren Follikeln von Kaninchen, Katzen, Hunden etc. jedoch auch näher der Oberfläche, wie COSTE (45), s. bei Périer (149), es fast beständig angetroffen hat. Es ist mir somit fraglich, ob bei Säugethieren ein bestimmtes Lagerungsverhältniss existirt.

Der Discus proligerus ist eine dem Säugethiereie eigenthümliche Bildung. Bei den übrigen Vertebraten liegt das Protoplasma der Eizelle unmittelbar der übrigen Dottermasse, dem Homologon des Liquor folliculi, an. Am besten ausgebildet trifft man den Discus in den kleineren und mittelgrossen Follikeln. Zunächst um das Ei herum zeigt der Discus ganz regelmässige Cylinderzellen, die genau wie ein Epithel der Zona pellucida aufsitzen, s. Fig. 19. Bei älteren Follikeln sind diese Zellen zuweilen schon mehr oder minder verändert, bei leichtem Druck auf das Ei ziehen sie sich in die Länge, wobei sie mit feinen Fortsätzen an der Oberfläche der Zona haften bleiben. Liegen sie, wie gewöhnlich, dicht gedrängt, so entsteht auf diese Weise das Ansehen der seit BISCHOFF SO viel discutirten Corona radiata, die insofern allerdings als eine den älteren Eiern zukommende Bildung aufgefasst werden muss. Unter Anwendung stärkerer Vergrösserungen (ca. 600-1000) sieht man zwischen dem äusseren Rande der Zona pellucida und den aufsitzenden Epithelzellen - ich beziehe mich hier überall auf das Kaninchenei-noch eine zarte Schicht einer feinkörnigen Masse liegen, die einerseits continuirlich in das Protoplasma der Granulosazellen, andererseits in die allmählich mehr und mehr homogen werdende Zona selbst übergeht. Die Grenze der Zona gegen diese feinkörnige Substanz, resp. gegen die Granulosazellen, ist keineswegs scharf, sondern vielfach gezackt.\*) Nimmt man dazu den Umstand, dass bei allen den Thieren,

<sup>\*)</sup> REICHERT (172), p. 109, sagt über diese Verhältnisse beim Meerschweinchen: »Die Grenze der Zona gegen den Dotter hin ist stets scharf gezeichnet, die gegen den Discus prol. hin ist unbestimmt und zieht öfters in einer solch unregelmässigen Linie fort, dass ich die Anwesenheit flacher Grübchen auf der Oberfläche der Zona pellucida voraussetzen möchte, welche die Zellen des Discus proligerus aufnehmen und möglicherweise zu einer weicheren, von diesen selbst abgesonderten und als Verdickung der Zona pellucida selbst verwendeten Schicht gehören.«

### 3. Graaf scher Follikel und Ei der Säugethiere.

denen ein Discus proligerus fehlt, auch keine Zona um die eigentliche Eizelle auftritt, so liegt es nahe, die Zona für ein sich consolidirendes Abscheidungsproduct der zunächst um das Ei epithelartig angeordneten Zellen des Discus zu halten, deren eine Hauptaufgabe eben die Bildung der Zona pellucida wäre. Letztere darf also keineswegs als Zellmembran aufgefasst werden, sondern als eine von aussen hinzukommende umhüllende Lage. Es spricht dafür auch die Beobachtung von Kölliker (98), dass die Zona beim Kaninchen da zuerst sich verdickt, wo das Epithel des Follikels dicker ist. Vgl. über diese Bedeutung der Zona auch Pflüger (150 u. 151).

Die Zona des reifen Eies fand ich stets fein radiär gestreift. Es ist diese feine Streifung beim Säugethierei zuerst von R. REMAK (174) beschrieben und bereits vermuthungsweise mit den Porencanälen der Fischeier in Parallele gestellt worden. Vgl. auch LEYDIG (114), QUINCKE (156), PFLÜGER (150), KÖL-LIKER (98). Gegen den Dotter hin ist die Zona stets scharf abgesetzt. Letzterer zeigt beim Kaninchen und beim Rinde, frisch unter Jodserum untersucht, wie Fig. 19 lehrt, zweierlei Bestandtheile, grössere helle Körperchen, die dicht gruppirt sind, und dazwischen äusserst feine dunkle Körner, von denen indessen alle möglichen Zwischenformen zu den helleren Körperchen vorhanden sind. Vielfach sind, vgl. Fig. 19, beiderlei Gebilde ziemlich regelmässig angeordnet, und zwar immer ein Kranz von feinen Körnern um ein helleres Körperchen, so dass eine eigenthümlich schattirte Zeichnung entsteht. (Vgl. hierzu die Beobachtungen von KLEBS (93), p. 334). Zunächst um das Keimbläschen herum gewahrt man öfter einen zarten helleren Hof, auf den besonders PFLÜ-GER (150), p. 79, aufmerksam gemacht hat. Das Keimbläschen selbst ist gegen die Dottermasse durch einen scharfen Contour, der bei starker Vergrösserung doppelt erscheint, abgesetzt. Die Art, wie sich dasselbe in Falten legt, und andere Umstände sprechen dafür, dass sein Inhalt in der That von einer besonderen membranösen Schicht umgeben ist. Der Inhalt selbst bildet eine sehr feinkörnige Masse, in welcher bei den von mir untersuchten Säugern stets eine Macula germinativa vorhanden war. Frisch erscheint diese letztere als vollkommen rundes, blassgraues Gebilde, das sich meist nur schwer optisch gegen die übrigen Theile hervorhebt; ein scharfer Grenzcontour ist hier nicht so deutlich. Mitunter zeigten sich in demselben noch, nach Art eines Nucleololus, ein oder zwei kleinere, runde, scharf vortretende Körperchen, die ich in Fig. 19 wiedergegeben habe. Ausserdem liegen noch einzelne ganz kleine dunkle Körnchen darin, wie man auch zuweilen im Keimbläschen einzelne blassere, grössere, runde Körperchen findet; vgl. Fig. 19.

SCHRÖN (185) hat ebenfalls im Keimfleck einen soliden Nucleololus beschrieben, den LA VALETTE ST. GEORGE (209) für eine Vacuole erklärt. BALBIANI, s. bei PEBIER (149), p. 89, geht noch weiter und erklärt diese Vacuole für contractil, mit kleinen Canälchen verbunden, welche das Keimbläschen durchsetzen (!). Besonders schön und regelmässig tritt das Schrön'sche Korn nach meinen Beobachtungen bei Ascaris nigrovenosa auf. In dieser Weise fand ich, so weit meine optischen Hülfsmittel reichten, alle Eier der von mir untersuchten Säugethiere sowie die des Menschen, von denen ich einzelne hinlänglich frisch zu Gesicht bekam, formirt. Ueber die Deutung der einzelnen Eitheile s. weiter unten.

Werfen wir vor der resumirenden Zusammenstellung der bis jetzt gewonnenen Resultate einen raschen Blick auf den jetzigen Standpunct unserer Kenntnisse von der Entwickelung des Säugethiereies.

Die Geschichte der allmählichen Erwerbung dieser Kenntnisse, namentlich seit MALPIGHI (123) und REGNERUS DE GRAAF (71), gehört unstreitig zu den interessantesten Capiteln der medicinischen Literatur. Ich begnüge mich jedoch in dieser Beziehung auf die Arbeiten und Werke von HALLER (77), v. BAER (3-6), COSTE (43-45), R. WAGNER (213-215), VALENTIN (208), BISCHOFF (22 u. 23), R. LEUCKART (110), ALLEN THOMSON (205) und MILNE EDWARDS (56) zu verweisen, wo sich die Hauptdaten in ziemlicher Vollständigkeit zusammengestellt finden.

VALENTIN'S Aufsatz (207) ist der erste, welcher ein Thema berührt, über das noch in den jüngsten Tagen die lebhaftesten Discussionen geführt wurden. VALENTIN gebührt das Verdienst, zuerst blindgeschlossene, schlauchförmige Gebilde im Ovarium nachgewiesen zu haben, aus denen er die Graaf schen Follikel entstehen lässt. Dieselben Gebilde erwähnte später BILLROTH (21) in einer gelegentlichen Bemerkung, aber mit grösster Bestimmtheit; auch REMAK (175) scheint sie gesehen zu haben, ebenso Kobelt (95), doch sind deren Angaben um vieles weniger entschieden, als die ihrer beiden Vorgänger. LILIENFELD (119), von dessen Dissertation mir ein handschriftliches Excerpt durch die Freundlichkeit meines Collegen SPIEGELBERG zu Gebote stand, hat es ebenfalls unternommen, die Angaben VALENTIN'S zu vertheidigen, doch begründet er seine Meinung mehr auf theoretischem Wege, durch Analogien im Bau der Hoden und Ovarien bei niederen Thieren etc., als durch neue Beobachtungen.

Indem spätere Forscher, BISCHOFF (25), LEUCKART (140), SPIEGELBERG (193), GROHE (75) u. A. mehr oder weniger bestimmt die Bildung der Follikel aus Schläuchen in Abrede stellten, konnte es kommen, dass die VALENTIN'schen Angaben fast total in Vergessenheit geriethen. Die Discussion in den zahlreichen, von 1838-1863 erschienenen Arbeiten drehte sich vielmehr fast einzig und allein darum, ob zuerst das Keimbläschen oder das Ei als Zelle, oder ob endlich zuerst die Graafschen Follikel sich bildeten, und die Eier in ihnen nachträglich entstünden. Eine wesentliche Förderung gewann aber dadurch unsere Kenntniss von der Eientwickelung nicht. Erst mit den epochemachenden Untersuchungen PFLügen's (150) ist unsere Auffassung vom Bau des Säugethiereierstockes und von der Eientwickelung in ein neues Stadium getreten. Zunächst stellte PFLügen fest, dass die Graaf schen Follikel mit den Eiern nicht einzeln und selbständig im Ovarialparenchym entstehen, sondern durch successive Abschnürung aus zusammenhängenden Anlagen, meist röhren- oder schlauchförmiger Gestalt, hervorgehen. Somit wurde das Ovarium der Säugethiere den homologen Bildungen der niederen Organismen viel näher gestellt und zugleich seine analoge Structur mit den ächten Drüsen erkannt. Die erwähnten Beobachtungen von VALENTIN und BILLROTH kamen zu ihrem Recht. Dann aber hat PFLÜGER auch eine Reihe neuer Angaben über die erste Bildung der Eier gemacht, die unser grösstes Interesse in Anspruch nehmen. Die Ovarialschläuche zeigen nach ihm ein bis an das Peritonealepithel des Ovariums hinanreichendes blindes Ende, Keimfach. Aus einzelnen Abbildungen PFLügen's geht hervor, z. B. Fig. 1, Taf. III, dass er das obere Ende der Schläuche sogar bis in das Epithel

## 3. Graaf scher Follikel und Ei der Säugethiere.

hin ein verfolgt hat. Er discutirt auch die Frage, ob nicht die Schläuche von dem Epithel selbst ihren Ursprung nähmen, das Ei »also eine Zelle des Peritoneums und der Graaf sche Follikel eine von diesem abgeschnürte seröse Blase« wäre, kommt jedoch offenbar hierüber nicht zu einer definitiven Entscheidung, da schliesslich, p. 99, die Eibildung als vom Keimfach ausgehend festgehalten wird. Im Keimfach beschreibt PFLÜGER kleine glänzende Keimbläschen von wenig feinkörnigem Protoplasma umgeben, das um die einzelnen Keimbläschen nicht streng zellenartig gesondert ist. Weiter abwärts im Ovarialschlauch sieht man nun diese Keimbläschen grösser werden, auch ihr Protoplasma vermehrt sich, und nun erscheint das ganze Gebilde als deutlich gesonderte grosse Zelle, die scharf von den kleinen Epithelzellen des Schlauches sich unterscheidet, Urei PFLÜGER. Diese Ureier zeigen spontane Bewegungen und eine deutliche feine Membran; aus ihnen entstehen erst in den tiefer gelegenen Schlauchpartien durch Sprossung die definitiven Eier, welche lange, aneinander gereihete oder zusammengehäufte Ketten in den Schläuchen bilden. Dann beginnt, vom tiefsten Ende des Schlauches anfangend, der Abschnürungsprocess. Die nach aussen von dem Schlauchepithel liegende Membrana propria der Follikel schickt Fortsätze zwischen die einzelnen Eier hinein, wodurch letztere nach und nach mit einer Partie des Schlauchepithels abgetrennt werden. Dieses wird zum Follikelepithel. Was die früheste Entstehung der Ureier anlangt, so hält es PFLÜGER schliesslich nicht für unmöglich, dass auf dem Wege sogenannter freier Zellenbildung sich immerfort neue Keimbläschen in dem diffusen Protoplasma des Keimfaches bilden.

PFLÜGER'S Angaben, namentlich die Schläuche betreffend, wurden bald von den verschiedensten Seiten bestätigt. Zunächst für den Menschen von SPIEGEL-BERG (192), LETZERICH (108) und LANGHANS (105), für das neugeborene Hühnchen von STRICKER (201). Sie sind jetzt fast so ziemlich in alle Lehrbücher übergegangen. Eine genauere Untersuchung über die Eibildung selbst, die Abstammung des Primordialeies, ist aber seither nicht ans Licht getreten. Doch fehlte es nicht an Widersprüchen. GROME (75), BISCHOFF (25) und HENLE (80) haben sich, so weit Angaben von ihnen bis jetzt vorliegen, namentlich gestützt auf Untersuchungen fötaler Eierstöcke und junger Eierstöcke vom Menschen, den Angaben PFLüGER's in Bezug auf die Bildung primärer Schläuche im jungen Ovarium nicht anschliessen können, und, wie wir gesehen haben, mit Recht. Doch darf nicht unerwähnt bleiben, dass PFLüGER selbst fötale Eierstöcke nicht untersucht hat. Die bezüglichen Angaben von His, Kölliker und Borsenkow werden weiter unten ihre Stelle finden.

Als das Hauptresultat meiner Untersuchungen muss bezeichnet werden, dass sowohl die Eier als die Follikelepithelzellen direct vom Keimepithel, d. h. dem Oberflächenepithel des Eierstocks, abstammen. Wir haben vorhin beim menschlichen Fötus Stufe für Stufe den dabei stattfindenden Process verfolgt. Derselbe stellt sich wesentlich als eine gegenseitige Durchwachsung des bindegewebigen vascularisirten Stromas und des Keimepithels dar, in Folge dessen grössere und kleinere im Allgemeinen rundliche Massen des letzteren mehr und mehr in das bindegewebige Stroma eingebettet werden. Die eingebetteten Zellen lassen bald eine Verschiedenheit erkennen, indem ein Theil von ihnen durch einfache Grössenzunahme zu Eiern auswächst — Primordialeier — während der andere seine ursprüngliche Grösse beibehält, ja durch vielfache Theilungsvorgänge, wie es mir wenigstens wahrscheinlich ist, noch kleinere Zellen erzeugt, die späteren Follikelepithelzellen.

Es verdient besonders hervorgehoben zu werden, dass sich schon im Keimepithel selbst einzelne Zellen durch ihre Grösse und rundliche Form vor den übrigen auszeichnen und als zukünftige Eier documentiren, vgl. Fig. 14 bund Fig. 13 a.

Ein genetischer Unterschied zwischen Primordialeiern und Follikelepithelzellen existirt demnach nicht; das Keimepithel ist die gemeinsame Quelle für beide. Der erste Ursprung der Eier kann also nicht im Ovarium gesucht werden, sondern datirt viel weiter zurück bis zu den Anfängen embryonaler Entwickelung, vgl. den zweiten Theil dieser Abhandlung. Die VALENTIN-PFLÜ-GER'schen Schläuche können nur eine secundäre Bedeutung beanspruchen; sie sind für die Ei- und Follikelbildung nicht wesentlich. Der grösste Theil der Follikel entsteht unstreitig schon früher, ehe sich langgestreckte Schläuche ausgebildet haben, einfach in Folge der immer weiter fortgesetzten Durchwachsung des Epithels mit dem vasculären Stroma.

Ich habe bereits vorhin constatirt, dass PFLÜGER den Zusammenhang seiner Schläuche mit dem Oberflächenepithel gesehen hat; doch gipfelt seine Darstellung der Oogenese offenbar in dem »Keimfach«, den dort, vielleicht auf dem Wege freier Zellbildung, entstehenden Ureiern und deren schliesslichen Vermehrungsproducten, den definitiven Eiern, sowie in der Follikelbildung durch successive Abschnürung der Schläuche. Zunächst ist sicher, dass zu Anfang der Follikelbildung längere Schläuche, wie sie PFLÜGER abbildet, mit Membrana propria etc. etwas ungemein Seltenes sind; einen derartigen Schlauch aus frühester Periode vom Menschen habe ich in Fig. 9 gezeichnet. Wie bereits H1s (85) hervorgehoben hat, mit dem KöL-LIKER'S (98) gute Darstellung von der Follikelbildung beim Menschen im Wesentlichen übereinstimmt, sind vielmehr die epithelialen Massen des Eierstocks in cavernöse Maschenräume des Stromas in ziemlich regellosen Formen eingebettet. So bleibt es bei der Katze fast stets. Aus diesen unregelmässigen Massen gehen, wie vorhin dargestellt, die meisten Follikel in Folge einfacher Durchwachsung Seitens des bindegewebigen Stromas hervor. Auch die Beschreibungen BORSEN-Kow's (29) von Schweins- und Rindsembryonen sprechen zu Anfang nur von unregelmässigen Zellengruppen, die erst später in die einzelnen Follikel sich abtheilen. Eine Entwickelung der Zellengruppen aus dem Eierstocksepithel möchte B. jedoch nicht gelten lassen. - PFLÜGER hatte, wie Kölliken, p. 553, richtig hervorhebt, den netzförmigen und cavernösen Zusammenhang der epithelialen Massen des Ovariums zu wenig betont, offenbar, weil er embryonale Zustände fast gar nicht untersucht hat. Auch KÖLLIKER, dessen trefflicher Darstellung in Bezug auf die Bildung der Follikel mittelst gegenseitiger Durchwucherung des vascularisirten und epithelialen Gewebes ich sonst vollkommen beipflichte, legt noch zu viel Gewicht auf strangförmige Bildungen (Drüsenstränge). Es sind zu Anfang, wie ich hervorgehoben habe, ganz unregelmässige, rundliche, cavernös mit einander communicirende Ballen, in denen das Keimgewebe des Eierstocks aufgespeichert ist. Am nächsten komme ich der Darstellung von His (85); nur haben sowohl er als Köt-LIKER die Hauptsache, nämlich die Beziehungen der Keimmassen des Ovariums zum Oberflächenepithel, übersehen.

Wie die VALENTIN-PFLÜGER'schen Schläuche als secundäre Bildungen aus den

## 3. Graafscher Follikel und Ei der Säugethiere.

rundlichen Zellenballen hervorgehen, ist bereits früher erörtert worden. Ich brauche nicht noch ausdrücklich hervorzuheben, dass PFLÜGER'S Darstellung der Entwickelung seiner Ureier in einem blinden Schlauchende, dem Keimfach, weder nach den Darstellungen von HIS (85) noch nach meinen hier niedergelegten Erfahrungen ferner haltbar ist. Etwas Anderes ist es mit den bereits erwähnten Angaben von PFLÜGER, wornach in den Schläuchen eine Vermehrung der Ureier durch Abschnürung und Theilung stattfinden solle; erst die Producte dieser Vermehrung stellten die definitiven Eier dar. Ich habe allerdings zuweilen grosse Zellen mit mehreren Keimbläschen durch Zerzupfen isolirt, wage aber doch keine bestimmte Entscheidung über diesen Punct zu geben, da ich andererseits in den Schläuchen selbst keine Bildungen antraf, welche ich ohne Weiteres zu Gunsten PFLÜGER's hätte deuten dürfen. Kölliker (98) glaubt ebenfalls aus der Anwesenheit mehrerer Keimbläschen in einem Ei, so wie aus biscuitförmig zusammenhängenden Eiern, auf deren Vermehrung durch Theilung schliessen zu müssen.

Für sehr schwierig erachte ich endlich die Entscheidung der Frage, ob auch noch im späteren Leben, etwa bis zum Erlöschen der Geschlechtsthätigkeit, neue Follikel und - es ist darauf das Hauptgewicht zu legen - neue Eier gebildet werden. Um allen Missverständnissen vorzubeugen, ist es nothwendig, sich darüber zu verständigen, was man Neubildung eines Follikels oder eines Eies nennen will. Ich glaube z. B. den Fall nicht hierher rechnen zu dürfen, wo Schlauchreste oder nicht zu Follikeln abgekapselte Keimepithelballen hie und da im Ovarium zurückgeblieben sind, an denen sich dann später noch der definitive Umbildungsprocess in geschlossene Follikel vollzieht. Dagegen wäre es als entschiedene Neubildung zu betrachten, wenn entweder vom Oberflächenepithel her, oder von den bereits eingebetteten Keimmassen aus (Schläuchen, Ballen und Follikeln) durch Wucherung der Keimzellen neue Follikel, resp. Eier, entstünden. Ebenso müsste das nachträgliche Auswachsen von Epithelzellen bereits eingebetteter Schläuche oder gar abgeschnürter Follikel zu Eiern, endlich eine noch spät in solchen Schläuchen oder Follikeln stattfindende Theilung der Eizellen selbst, unbedenklich als Eineubildung aufgefasst werden.

Eine spätere Neubildung von Schläuchen oder Follikeln vom Oberflächenepithel her oder von vorhandenen Schläuchen und Follikeln aus glaube ich bestimmt in Abrede stellen zu müssen. Die bei älteren Thieren, Hunden, Kaninchen (?), noch vorhandenen Epitheleinsenkungen sind offenbar alles Reste des früheren Durchwachsungsprocesses. Auch bei Katzen, von welchen ich mehrere zur Zeit der Frühjahrsbrunst untersuchte, fand sich, wie gesagt, Nichts von einer derartigen Neubildung. Meine Untersuchungen hierüber sind so zahlreich, dass, wenn sie wirklich vorkommen sollte, wir eine sehr seltene Ausnahme und am allerwenigsten eine Regel vor uns hätten.

BISCHOFF (25) hat vollkommen Recht, wenn er, p. 263, sagt, dass der Eibildungsvorgang in vielen Fällen schon vor der Geburt ganz abläuft. Ebenso spricht sich GROHE (75) aus. Ob in den etwa restirenden Schläuchen sich später noch einzelne der Epithelzellen zu Eiern transformiren, wage ich weder zu läugnen noch zu behaupten. Jedenfalls müsste auch diese verspätete Eibildung bald zu Ende gehen, da bei vollkommen ausgewachsenen Thieren keine ordentlich ausgebildeten Schläuche mehr angetroffen werden.

PFLÜGER'S (150) Darstellung, p. 90, in welcher eine periodische Neubildung von Eiern und Graaf'schen Follikeln auch bei erwachsenen Thieren vertreten wird, beweist streng genommen nur, dass bei Erwachsenen noch Reste von Schläuchen vorkommen, die langsam fortfahren, in einzelne Follikel sich abzuschnüren. Eine thatsächliche Neubildung von Eiern ist nirgends demonstrirt. Fig. 3 auf Taf. IV, der PFLÜGER am meisten Gewicht beilegt, stellt offenbar einen etwas zerzupften Follikelballen aus der äussersten Rindenschicht des (Katzen) Ovariums dar (vgl. meine Fig. 16).

Auch die allen Ansichten freien Spielraum lassenden Erwägungen Kölliken's (98) haben nicht vermocht, mich der Annahme nachembryonaler Eientwickelung bei den höheren Vertebraten geneigt zu machen. Die von Kölliken mitgetheilten Thatsachen bestätigten sich mir zum Theil nicht (wie das Fehlen von Eiern in den Drüsenschläuchen Neugeborner) oder lassen sich, wie ich meine, viel weniger gezwungen in anderer Weise deuten. So die in Fig. 400, p. 559, wiedergegebenen Bilder als auf dem Zusammenhange von Follikeln beruhend, zumal sie aus dem Ovarium eines 7monatlichen Mädchens entnommen sind. Bei den kleineren Follikeln treten die von Kölliken beschriebenen Anhänge einfach deshalb nicht hervor, weil, wenn die Follikel überhaupt zusammenhängen, bei sehr dichter Zusammenlagerung eine schmale Verbindung leicht übersehen wird, eine breitere aber nicht als Anhang erscheint, sondern mehr das Bild eines Doppelfollikels gibt. Die Schätzungen der Menge der Eier in erwachsenen Ovarien sind vollkommen unbrauchbar, zumal, wie ich finde, es Stellen gibt, die sich durch einen grossen Follikelreichthum auch später noch auszeichnen, neben anderen, wo sie fast gänzlich fehlen. Ich muss übrigens einen Fortschritt in Kölliken's Darstellung dieses Gegenstandes von der 4. zur 5. Auflage seines Lehrbuchs constatiren : die neuere Auflage hat ihre Behauptungen mit viel mehr Reserve hingestellt.

Koster hat gleichzeitig mit mir beim Menschen, Hunde, Kaninchen und Kalbe die schlauchförmigen Einsenkungen des Ovarialepithels in das Stroma beschrieben und abgebildet. Beim Menschen fand er sie fast zu jeder Lebenszeit. Ich habe sie, wie vorhin erwähnt, beim Menschen einige Zeit nach der Geburt nicht mehr angetroffen, wohl aber bei Hunden und Kaninchen. Koster ist geneigt, daraus eine Neubildung von Graaf schen Follikeln auch in der späteren Lebenszeit abzuleiten, verhehlt sich aber die Möglichkeit nicht, dass dieselben (wie ich es annehme) Reste der embryonalen Einstülpung sein könnten. Ich bemerke hierbei ausdrücklich, dass ich weder aus den Beschreibungen noch aus den Abbildungen Koster's ersehen kann, dass er jemals ein Ei in diesen postnativen Einstülpungen angetroffen hat.

Die Primärfollikel, so werden wohl am besten die jüngsten Bildungen dieser Art, vgl. Fig. 11, bezeichnet, stellen einfache Keimepithelhaufen mit meist einer, aber auch mehreren besonders ausgezeichneten Zellen, Eizellen, Primordialeier HIS (87), dar, rings vom Bindegewebe des Eierstocks umgeben. Sie hängen jedoch noch, wie PFLüger (150) nachgewiesen hat, an einzelnen Stellen, Follikelpolen, zusammen und ein vollständiger Abschluss erfolgt erst später. Die kleineren Keimepithelzellen innerhalb des Follikels

# 3. Graafscher Follikel und Ei der Säugethiere.

stellen sich bald wie das Epithel desselben dar. Bemerkenswerth ist die sehr feste Verbindung der jungen Granulosazellen mit dem Protoplasma der Eizelle. Keine der hier in Betracht kommenden Zellen zeigt eine membranartige Hulle; die Protoplasmamassen liegen nackt an einander. Dabei fällt bei den jüngsten Follikeln die Kleinheit der Epithelzellen auf, namentlich bei der Katze ist der Gegensatz gegen die älteren Follikel sehr bedeutend. Wir sehen dabei das Protoplasma der nackten Eizelle sich schnell vermehren, so dass letztere bald beträchtlich heranwächst. Nimmt man dazu die so wenig scharfe Grenze der Follikelepithelzellen gegen die Eizelle, so liegt die Vermuthung nahe, dass anfangs ein Wachsthum der Eizelle von den Granulosazellen aus stattfinde, indem das Protoplasma des Eies unter Aufnahme von Bestandtheilen der Granulosazellen an Masse zunimmt. Ich muss hier besonders auf die äusserst wichtige Beobachtung von PFLüger (150) hinweisen, p. 78 ff., wonach im Dotter des Säugethiereies eine Art innerer Hof um das Keimbläschen schon bei jungen Eiern unterscheidbar ist; die äusseren Dotterschichten erscheinen daher wie secundär umgelagerte Massen. PFLÜGER unterscheidet darnach einen inneren und äusseren Dotter. So wächst nun allmählich der gesammte Follikel heran, indem auch gleichzeitig die Granulosazellen sich vermehren. Ein Theil der letzteren bleibt fest an dem Protoplasma der Eizelle haften und stellt sich dabei radiär zu der letzteren, und von diesen Zellen allein, d. h. denen des Discus proligerus, ist die weitere Ausbildung des Eies abhängig; sie bilden demnach den wichtigsten Theil des Follikelinhalts. Die übrigen Zellen der Granulosa gehen in die Bildung des Liquor folliculi auf, wie vorhin näher erörtert worden. So scheidet sich der Follikelinhalt beim Säugethier in zwei differente Theile, das Eiepithel, den Discus proligerus, und das eigentliche Follikelepithel, eine Trennung, welche wir nur in dieser Thierclasse antreffen.

Wir haben jetzt noch die Frage zu beantworten, was das Säugethierei sei, ob eine Zelle oder eine complicirtere Bildung. Gehen wir der Oogenese nach, so ist unzweifelhaft das Primordialei eine Zelle im strengsten Wortsinne morphologisch wie genetisch. Wir haben ein membranloses Zellprotoplasma, darin einen Kern mit Kernkörperchen, das ist Alles; und dieser Zellkörper geht, wie sich in vielen Fällen unmittelbar nachweisen lässt, durch einfaches Wachsthum aus einer Epithelzelle hervor. Anders steht es mit dem reifen Ei. Dasselbe ist meinem Dafürhalten nach nicht als einfach gewachsenes mit einer Membran versehenes Primordialei anzusehen, sondern hat, wie wir vorhin erörtert haben, Bestandtheile vom Follikelepithel in sich aufgenommen, zum Theil wohl durch einfache Apposition. Bereits GROHE (75) hat für den Menschen eine Betheiligung der Follikelepithelzellen an der Bildung der Dottermasse angenommen. Auch die Zona mussten wir, vgl. p. 41, mit Reichert, PFLUGER u. A. als ein Auflagerungsproduct ansehen. Das Ei wächst zwar noch, während bereits die Zona gebildet ist, doch kann dies keinen Beweis gegen unsere Annahme abgeben, da dieses Wachsthum einfach als durch

successives Quellen der feinkörnigen Dottermolekel zu grösseren Elementen erklärt werden kann, wie wir ja thatsächlich in den reifen Eiern immer grössere Dottermolekel antreffen. Der Annahme einer Dehnbarkeit der Zona steht ausserdem Nichts entgegen. Somit ist das reife Säugethierei keine einfache Zelle, sondern eine zusammengesetzte Bildung.

# II. Ovarium der Vögel.

## 1. Allgemeine Verhältnisse. Hüllen und Stroma des Vogeleierstocks.

Die nachfolgenden Angaben beziehen sich vorzugsweise auf den Eierstock von Gallus und Columba; ersteres Thier wurde mit Rücksicht auf die Entwicklungsgeschichte gewählt, die bei Hühnern bekanntlich am leichtesten in fortlaufender Reihe zu studiren ist.

Das Ovarium des Huhnes mit seinem bekannten, exquisit traubigen Aussehen lagert vor dem oberen Ende der linken Niere. Das rechte Ovarium mit seinem Eileiter pflegt in fast allen Fällen bis auf einen unbedeutenden, von BARKOW (13) zuerst nachgewiesenen, Rest des Eileiters zu verkümmern und ist diese bereits in den ersten Entwicklungstadien eintretende Verkümmerung ein guter Leitfaden für die frühzeitige Unterscheidung des männl. und weibl. Geschlechts.

Das Ovarium liegt dicht unter der linken Lunge und ist begrenzt medianwärts vom Mesorectum, einer bei den Vögeln sehr ausgiebig entwickelten Peritonealduplikatur, lateralwärts von dem linken grossen abdominellen Luftsacke. Die Cella abdominalis sinistra verdeckt gewöhnlich das Ovarium ganz, und muss man sie erst bei Seite schieben, um das Organ frei zu legen. Dieselbe heftet sich mit ihrer medianen Wand lateralwärts vom Ovarium an das die Niere vorn bedeckende Peritonealblatt, so dass zwischen dem lateralen Rande des Ovariums und dem Luftsack noch etwa ein bei Hühnern 0,5 CM. breiter Raum frei bleibt, von dem man aber, sobald der Sack mit Luft gefüllt ist, Nichts wahrnimmt. Den herkömmlichen Vorstellungen gemäss müsste nun das Peritoneum von dieser Anheftungslinie aus über das Ovarium hinwegziehen, um an dessen anderer Seite in das Mesorectum überzugehen, und so das Ovarium in eine Peritonealduplicatur eingebettet werden. Indessen hört auch hier, grade wie bei den Säugethieren, das Peritoneum hart am Rande des Eierstocks auf, und es tritt ein ächtes Schleimhautepithel an dessen Stelle, das die ganze Oberfläche des Eierstocks überzieht, indem es zwischen die

### 1. Allgemeine Verhältnisse.

tiefen Buchten der traubig zusammengefügten Eiergruppen sich hineinsenkt. Es ist auch hier möglich, namentlich an Spirituspräparaten, den freien, äusserst zarten Rand zu erkennen, mit welchem das Schleimhautepithel beginnt und das Peritonealendothel aufhört. Aber auch in anderer Weise lässt sich ein merkbarer Unterschied zwischen Peritonealoberfläche und Eierstocksoberfläche, und zwar beim frisch getödteten Thier, wahrnehmen. Die dünnen Peritoneallamellen der Vögel, auch die Ueberzüge der parenchymatösen Organe, z. B. der Leber, trocknen ungemein schnell aus, so dass sie wenige Minuten nach Eröffnung des Peritonealsacks trübe, glanzlos und fein gerunzelt erscheinen. Ganz anders verhält sich die Schleimhautoberfläche des Eierstocks, die längere Zeit ihres vollständig andern Epithels wegen feucht und glänzend bleibt.

Das Eierstocksepithel steht auch hier wie bei einzelnen Säugethieren in einer continuirlichen Verbindung mit dem Epithel der Tube. Die abdominelle Oeffnung der letzteren ist beim Huhne und bei der Taube sehr weit, schlitztrichterförmig wie die Blüthenscheide einer Richardia, und breitet sich mit ihrer äusseren Umrandung ganz allmählich in die Peritonealfläche aus, während die Spitze lang ausgezogen sich an der seitlichen Bauchwand befestigt. Das Flimmerepithel zieht sich nun, namentlich zum Eierstocke, eine ganze Strecke weit auf dem Peritoneum hin; an einzelnen Stellen tritt es bis unmittelbar an den Rand des Eierstockes heran und geht continuirlich in das nicht flimmernde Epithel desselben über. Am besten überzeugt man sich von diesem Verhalten bei frisch getödteten Tauben und an den Eierstöcken kleiner Vögel, z. B. der Finkenarten, wo die Verhältnisse leichter zu übersehen sind. Man schneidet das abdominelle Ostium der Tube mit den anstossenden Randpartien des Eierstockes und dem zwischenliegenden Bindegewebe im Zusammenhange aus und bringt es mit schwach erwärmtem (40 C.) Iodserum unter das Mikroskop. Dabei tritt die Flimmerbewegung von der Tube her bis zum Rande des Eierstockes deutlich hervor. An Querschnitten von einem Organ zum andern lässt sich dann auch leicht der continuirliche Zusammenhang beider Epithelien statuiren.

Das Eierstocksepithel bei Vögeln ist nun eins der zartesten und am leichtesten zerstörbaren Schleimhautepithelien, die ich kenne. Bei den meisten Erhärtungsmethoden pflegt es verloren zu gehen oder sich doch nur bruchstückweise zu erhalten. Am besten bringt man es noch an frischen Präparaten mit lodserum zur Ansicht, sowohl von der Fläche, wo es polygonal erscheint, als auch an gefalteten Stellen im Profil, wo dann kurz cylindrische kernhaltige Zellen in regelmässiger epithelialer Anordnung auftreten. Auch durch sanftes Abschaben von der Fläche und bei Behandlung mit Arg. nitric. kann es sowohl isolirt als auch im Zusammenhange zur Anschauung gebracht werden. Bei Krähen und Tauben habe ich das Epithel auch in Alkohol absol. conserviren und an Carminpräparaten gut demonstriren können, nur muss man die

Waldeyer, Eierstock und Ei.

#### II. Ovarium der Vögel.

betreffenden Ovarien womöglich noch warm in Alkohol absol. bringen; sobald man verdünnteren Spiritus anwendet oder das Ovarium nur kurze Zeit liegen lässt, gehen die zarten Epithelzellen leicht verloren. Fig. 25 u. 26 zeigen das Epithel des Hühnereierstocks, jedoch von der Oberfläche eines Follikels, woselbst dasselbe gewöhnlich etwas abgeplattet zu sein pflegt; Fig. 22 vom Eierstock einer Krähe (Corvus corone). Die Zellen haben bei kleinen Finkenarten einen grössten Durchmesser von  $8-40 \mu$ ; derselbe steht senkrecht auf der Eierstocksoberfläche, so dass man auch hier die Form der Zellen am besten als kurz cylindrisch bezeichnet. Sie sind membranlos; ihr Protoplasma ist äusserst zart und feinkörnig, Kern und Kernkörperchen deutlich.

Das übrige Gewebe des Vogeleierstocks besteht in den peripherischen Theilen desselben vorwiegend aus schmalen kurzen Spindelzellen (Spindelgewebe HIS (87)). Ich muss gestehen, dass diese Elemente sich wohl schwerlich zum glatten Muskelgewebe rechnen lassen dürften. His fasst sie als verkümmerte Muskelzellen auf und betrachtet das Ovarialstroma auch bei den Vögeln wesentlich als modificirtes Gefässgewebe. Ein stricter Beweis für oder wider die His'sche Angabe möchte sich in Bezug auf die musculöse Natur dieser Elemente kaum geben lassen. Histologisch verhalten sie sich entschieden mehr als bindegewebige Spindelzellen denn als glatte Muskelfasern. In den basalen Lagen des Ovariums der Vögel (namentlich der Hühner und Tauben) treten mehr faserige Bindegewebszüge auf, sowie dichte Balken glatten Muskelgewebes. His (87) hat ferner auf den enormen Reichthum des Vogelovariums an Lymphräumen aufmerksam gemacht, worin ich ihm vollständig beipflichten kann. Bei den kleinen Vogelarten tritt das Stroma ausserordentlich gegen die parenchymatösen Theile zurück, so dass äusserlich fast ein ähnliches Verhältniss wie bei den niederen Wirbelthierarten, Batrachiern und Knochenfischen, herauskommt.

An jedem Ovarium kann man eine fibröse mit starken Muskelzügen ausgestattete Basalplatte unterscheiden, von der aus mehr oder weniger lange, stumpf conische Fortsätze sich nach allen freien Seiten hin verbreiten. Jeder dieser Ovarialfortsätze ist an seiner freien Fläche mit einem Parenchymlager, das gewöhnlich ganz voller Follikel steckt, überzogen. Man kann also auch hier Epithel, Zona parenchymatosa und Zona vascularis sondern, grade wie beim Säugethiereierstock, nur, dass hier die Ovarialoberfläche keine einfach rundliche, sondern eine durch die genannten Fortsätze drüsig höckerige ist, wodurch die parenchymtragende Fläche nicht unbedeutend vergrössert wird. Die Fortsätze der Basalplatte haben im Ganzen die Gestalt abgestumpfter, mehrseitiger Pyramiden, deren Basis nach oben (nach dem Peritonealsack) schaut und deren kleinere Endfläche in der Basalplatte wurzelt. Am besten erkennt man diesen Bau an den Ovarien der Krähen; bei Hühnern und Tauben ist die Uebersicht wegen der grossen Follikel und ihrer verschiedenen Entwickelung weniger leicht.

Ich beschränke mich auf diese wenigen Andeutungen über den Bau des

Vogelovariums im Allgemeinen, um desto genauer auf die Entwickelung der Follikel und ihre Deutung, die bis jetzt am meisten streitigen Puncte in der Lehre von der Eibildung, einzugehen.

## 2. Historische Daten.

Seit v. BAER 1827 das Säugethierei entdeckte, war der Zankapfel zwischen die Forscher, die sich mit dem Vogelei beschäftigten, hineingeworfen. Es handelte sich darum, zu entscheiden, ob das Vogelei, d. h. besonders der Eidotter, wie das Säugethierei als einfache Zelle aufzufassen sei, oder ob man es mit einer complicirteren Bildung zu thun habe. Eine kurze Uebersicht der Angaben der Hauptautoren wird uns zeigen, zu wie mannichfachen Differenzen in der Auffassung des Vogeleies und in der Deutung seiner einzelnen Theile die Versuche, jene Frage zu lösen, Veranlassung gegeben haben.

Bekanntlich - wir knüpfen hier an das am allgemeinsten untersuchte, das Hühnerei, an --- unterscheidet man an dem reifen, unbefruchteten Eierstocksei, d. i. dem Eidotter, die Dotterhaut, eine zarte, ziemlich resistente, anscheinend homogene Membran; dann einen rundlichen, weisslichen Fleck von ca. 2-3 Mm. im Durchmesser, der bei ruhiger Lage des Eies immer oben schwimmt, die Cicatricula - an welchem sich allein nach der Befruchtung der Furchungsprocess vollzieht - endlich den weissen und gelben Dotter. Der gelbe Dotter bildet die Hauptmasse des Eies, der weisse liegt in einer dünnen Schicht dicht unter der Dotterhaut; vgl. darüber His (87) p. 3. Ferner umgibt er in etwas grösserer Menge die Cicatricula und setzt sich von da als dünner Strang bis in die Mitte des gelben Dotters fort, wo er, senkrecht unter der Cicatricula, in einer kleinen, kugeligen Anschwellung (Dotterhöhle, Latebra PURKYNĚ (154)) endigt. Am gelegten Ei sind ausser dem Hinzutritt der äussern Hüllen und des Eiweisses noch andere Veränderungen vorgegangen. An der Cicatricula hat sich der Furchungsprocess bereits vollzogen, sie ist zur Keimscheibe geworden. Die unbefruchtete Cicatricula besteht aus dem grossen Keimbläschen und einer feinkörnigen Substanz darum, wie ein Protoplasmamantel um einen Kern; dieselbe ist von dem umgebenden weissen Dotter deutlich getrennt. Nun fragt es sich zunächst, entspricht nur die Cicatricula dem Säugethierei, wie man auf den ersten Blick sagen sollte, oder das ganze Eierstocksei des Vogels mit weissem und gelbem Dotter?

v. BAER (3-6) selbst erachtet nur einen Theil des Hühnereies, die Cicatricula, als Aequivalent des Säugethiereies. Bekanntlich war zu der Zeit (1827) das Keimbläschen des Säugethiereies noch nicht bekannt. Allerdings hält v. BAER auch noch in dem zweiten Theile seiner Entwickelungsgeschichte (gedruckt 1834), p. 179, an seinem Vergleich fest; er hatte aber damals noch nicht Gelegenheit gehabt, die Coste'sche Entdeckung des Keimbläschens beim Säugethierei zu verificiren. Der

4 \*

Hühnereidotter ist dem Inhalt des Graaf schen Follikels gleichzustellen. Ihm treten, allerdings mit später zu erwähnenden verschiedenen Modificationen, bei : H. MECKEL, v. HEMSBACH, ALLEN THOMSON, ECKER, STRICKER und HIS.

SCHWANN (186) führte die Frage nach der Zellennatur des Eies ein. Nach ihm ist der ganze Hühnereidotter mit der Dotterhaut eine Zelle, das Keimbläschen entspricht dem Kern. Auf seiner Seite stehen: R. WAGNER, COSTE, KÖLLIKER, J. SAMTER, HOYER, LEUCKART, GEGENBAUR, CRAMER.

In Bezug auf die allerdings noch sehr differirenden Einzelheiten der genannten Forscher möge Folgendes hervorgehoben werden. v. BAER lässt die Dotterhaut aus einer peripherischen Schicht des jungen Vogelfollikels entstehen, die aus kleinen Kügelchen (offenbar das Follikelepithel) zusammengesetzt sei. Diese granulirte Lage sei schon sehr früh da und theile sich in zwei Schichten, die eigentliche Dotterhaut und jene dünne Schicht weissen Dotters, welche kugelschalenförmig den gelben Dotter umgibt.

Die Angaben H. MECKEL's (126) lauten auf den ersten Blick eigenthümlich, sind aber, wie wir später sehen werden, zum grossen Theile als richtig anzuerkennen. Anfangs (p. 422) lässt er die ganze Masse des Primordialeies (Cicatricula) von einer der Zona pellucida homologen Membran umkleidet sein und beschreibt in ganz richtiger Weise das junge Ei, wenngleich wir gegenwärtig von einer Zellmembran ruhig abstrahiren und auch nicht zugeben können, dass in den jüngsten Follikeln neben den Epithelzellen einzig das Keimbläschen vorhanden sei. Sehr richtig leitet MECKEL die Dotterkugeln von einer Wucherung des Follikelepithels ab; die Dotterhaut bestehe ebenfalls aus verschmolzenen Zellen. Die Art und Weise aber, wie MECKEL noch zu zwei deutlichen Pflasterzellenlagen an der Innenfläche der Dotterhaut gekommen ist, bleibt völlig unklar. Der bekannte, anscheinend paradox klingende Vergleich des Nahrungsdotters mit dem Corpus luteum des Säugethiereies hat, wie wir später sehen werden, etwas Richtiges; er ist natürlich von physiologischer Seite absolut unzulässig, und, was den morphologischen Standpunct betrifft, so kommen zum Corpus luteum bindegewebige Elemente hinzu, die dem Nahrungsdotter vollkommen fehlen. ALLEN THOMSON (205) bestreitet namentlich diesen Vergleich MECKEL's, im Uebrigen stimmt er ihm ziemlich vollständig bei; ebenso ECKER. \*) STRICKER (201) sieht die Dotterhaut zwar lange vor Reifung des

\*) So vortrefflich die Darstellung ALLEN THOMSON'S auch ist, so finden sich doch manche Unklarheiten und Widersprüche. Als erste Spur des Vogeleies und des Eies überhaupt wird z. B. mit BARRY (14) das Keimbläschen angegeben, das früher erscheinen soll, als die Graafschen Follikel; in den Abbildungen jedoch, p. 75, sind kleine Körnerhaufen »minute granular spots« als erstes Stadium des Follikels und Eies bezeichnet. Das Epithel der Graaf schen Follikel beschreibt A. TH. ganz richtig, nimmt aber auch noch innerhalb der Dotterhaut mehrere Lagen wahrer Zellen an, s. p. 78 u. 79 l. c. Der Ursprung der Dotterhaut bleibt etwas unklar; es heisst darüber, p. 79: »The outer covering of the yolk, or vitelline membrane, is only produced, when the ovule has attained considerable advancement, by a new deposit upon the external surface or by the condensation of a part of the external layer of these cells which covers the whole yolk together with the cicatricula«. Es sind das die eben erwähnten Zellen, von denen nothwendig ein Theil innerhalb der Dotterhaut liegen muss, wenn ein anderer, und zwar der äusserste Theil, sich zur Dotterhaut verdichten soll. Die später von His sogenannte Zonoidschicht beschreibt auch Allen Thomson, wie schon MECKEL, und hält sie für das Analogon der Zona pellucida. So kommt er, p. 80, zu der etwas paradox klingenden Ansicht, das Vogelei als einen Complex von drei in einander geschachtelten Zellen aufzufassen. Die erste »a simple or primary cell« sei das Keimbläschen »Germ cell« A. THOMSON. Dann heisst es weiter, p. 80: »Next, by the aggregation of the primitive yolk substance round the germ cell and by the gradual consolidation

Eies auftreten, ein Argument, welches immer die Anhänger Kölliken's und Schwann's geltend gemacht haben, beschreibt aber an einzelnen Stellen der Haut Lücken, durch welche die Elemente des Follikelepithels durchtreten können, um die Dottermasse, wenigstens zum grössten Theile, zu bilden. Die Dotterkugeln stammen von den Follikelepithelzellen ab; Stricken vergleicht sie mit den aufgequollenen Protoplasmamassen, Schleimkugeln, welche Brücke u. A. vom Epithel der Darmzotten beschrieben haben. Die Cicatricula, der ächte Bildungsdotter, obgleich membranlos, steht dem Nahrungsdotter gegenüber vollkommen selbständig da. Stricken machte die wichtige Beobachtung, dass die Cicatricula bei der Forelle auf dem Nahrungsdotter, ohne mit ihm zu verschmelzen, amöboide Bewegungen auszuführen vermag; er ersetzt den Namen »Nahrungsdotter« durch die Bezeichnung »Keim«.

Obgleich His (87) in Bezug auf die vorhin aufgeworfene Hauptfrage sich an MECKEL und ALLEN THOMSON vollkommen anschliesst, weicht er in anderer Beziehung so sehr von allen seinen Vorgängern ab, dass es nothwendig erscheint, seiner Darstellung hier etwas ausführlicher zu folgen: Die kleinsten, unreifen Randfollikel junger, noch nicht zum Legen gekommener Hennen beschreibt His als  $35-80~\mu$ grosse Bildungen, »sie enthalten je das Primordialei, bestehend aus dem Hauptdotter, Bildungsdotter Autt. (Archilecith) und dem Keimbläschen (von 25 bis 30 µ Grösse).« Der Hauptdotter ist umgeben von einer 5-10 µ dicken Lage von Granulosazellen (Follikelepithel Autt.). Beim Hauptdotter sind die gallertartige Grundsubstanz und die in dieselbe eingebetteten »wahren Dotterkörner« zu unterscheiden, welche Protagonreaction geben. Die peripherische Schicht des Hauptdotters ist körnerlos und bildet einen schmalen durchsichtigen Saum, GEGENBAUR's helle Randschicht, »Zonoidschicht« His. Die Granulosazellen sind scharf gegen das Primordialei abgesetzt, .eine Membrana propria folliculi fehlt. Ueberall tritt das vorher erwähnte Spindelgewebe bis dicht an die Granulosa heran; zwischen den Spindelzellen bemerkt man bereits einzelne grössere, körnerreiche, runde Zellen, die von His beim Säugethiereierstock beschriebenen »Kornzellen.« Dieselbe Anordnung erhält sich auch in den grösseren Follikeln von 0,2 bis zu 0,5 Mm. Durchmesser, nur sind alle Theile verhältnissmässig gewachsen: Die Granulosa erreicht einen Durchmesser von  $20 - 30 \mu$ , ihre Zellen sollen in mehrfacher Lage übereinander liegen, eckig und zum Theil in Spitzen ausgezogen sein. Von jetzt ab treten neben dem Hauptdotter die ersten Spuren des Nahrungsdotters (Nebendotter, Paralecith, His) auf. His leitet denselben von den Granulosazellen ab. Dieselben sollen zunächst aufquellen und durchsichtig werden. Die blasenartig gewordenen Elemente findet His sowohl zwischen Hauptdotter und Granulosa aufgehäuft, als auch zwischen der Granulosa und der bindegewebigen Wandschicht der Follikel, und schliesslich auch inmitten des Hauptdotters. Letzterer Fund erlaubt ihm den Schluss, dass die metamorphosirten Granulosazellen (weisse Dotterkugeln) in den Hauptdotter einwandern oder hineingedrückt werden. Durch diesen Process werde der Hauptdotter ganz zersprengt, nur ein relativ kleiner Theil bleibe als Rest des Primordialeies mit dem Keimbläschen im Zusammenhange an

of a clear film on the outermost part of the albuminous matrix of this substance (Zonoidschicht) into the form of an enclosing vesicle there is produced the "primitive ovum", a secondary cell, in which the zona pellucida constitutes the cell wall, the oil granules and albuminous fluid of the yolk substance the contents, and of which the germinal vesicle is now the nucleus." Dann wird durch weitere Dotterbildung und die Entstehung der Dotterhaut die dritte Zelle "tertiary cell" gebildet, während dessen jedoch die Zona pellucida schwindet. THOMSON bezweifelt weiterhin mit Recht, ob man das Eierstocksei der Vögel eine "Zelle" nennen könne.

irgend einer Stelle der Oberfläche des Gesammtdotters liegen (Cicatricula); aber auch die Zonoidschicht werde nicht zerstört; alle veränderten Granulosazellen wandern durch dieselbe hindurch, so dass schliesslich nach Vollendung der Dotterbildung, kurz vor dem Austritt des Eies aus dem Ovarium, auch der letzte Rest derselben durchtrete und sich also in das Innere des Hauptdotters hineinbegebe. Die Zonoidschicht (auch Cuticula HIS) bleibt dabei also schliesslich als äusserste Schicht wie ein Kugelschalenmantel um die ganze Haupt- und Nebendottermasse liegen; sie wird zur Dotterhaut. Es bleiben sonach in dem sogenannten Calyx keine Granulosazellen zurück. Mit diesen äusserst überraschenden Angaben stehen andere nicht minder bemerkenswerthe über die Natur der Elemente des Nebendotters, sowie über die Herkunft der Granulosazellen in Verbindung. Zunächst stellt His fest, dass die gelben Dotterelemente aus den weissen hervorgehen; ausser den gelben feinkörnigen Dotterkugeln unterscheidet er nun im Nebendotter 4) kernlose Blasen von 10-50 µ; 2) einkernige weisse Dotterzellen mit Kern, Kernkörperchen und flüssigem, klarem Inhalt; 3) vielkernige weisse Dotterzellen. Auch die durchsichtigen, kernlosen Blasen sind Abkömmlinge weisser, kernhaltiger Dotterzellen, und können als Zwischenglieder zwischen den letzteren und den kernhaltigen Dotterzellen angesehen werden. Diese sind daher die Hauptelemente des Dotters, die nächsten Abkömmlinge der Granulosazellen und wiederum die Vorläufer der gelben Dotterelemente. His betrachtet sie also, wie man sieht, als ächte Zellen mit Membran, flüssigem Inhalt, Kern und Kernkörperchen: sie bilden zu allen Zeiten die Hauptmasse des weissen Dotters und sollen, wie wir noch später mittheilen werden, auch bei der Embryonalentwickelung sich zur Blutmasse und der Bindesubstanz des jungen Vogels umbilden. Ihre Bildung aus den Granulosazellen schildert H. mit folgenden Worten, s. p. 30: »Von den Zellen der Granulosa, welche fortwährend sich vermehren, erfährt ein Theil eine Umhüllung (!), zugleich mit Bildung der Hülle löst sich der körnige Inhalt und unter gewissen Bedingungen sofort auch der Kern.« Am weitgreifendsten ist aber endlich die Behauptung von His, dass die Granulosazellen keineswegs als epitheliale Elemente aufzufassen seien, sondern von den »Kornzellen«, s. p. 23, abstammen, die bereits in der Umgebung der jüngsten Follikel sich finden, und von dort her in den Follikelraum hineinwandern sollen. Wir werden im Verfolg der eigenen Untersuchungen noch vielfach Gelegenheit haben, auf die Angaben von His zurückzukommen.

Von den Autoren der Gegenseite lassen SCHWANN und R. WAGNER das ganze Ei zwar einer Zelle gleichwerthig sein, doch sollen nach SCHWANN die Dotterkugeln selbst wieder Zellen sein (endogene Zellenzeugung). SCHWANN vermuthet, dass die Dotterhaut aus verschmelzenden Zellen hervorgehe; doch kommt er in seiner ganzen Auffassung des Eies nicht zu einer bestimmten Entscheidung, namentlich in Bezug auf die Frage, ob das Keimbläschen einer Zelle oder einem Kern gleichwerthig sei; er neigt allerdings zu der letzteren Ansicht. Cf. Mikrosk. Unters. p. 46 ff. Dass die Dotterkugeln ächte Zellen seien, hat nach SCHWANN insbesondere REICHERT (171) vertheidigt. Auch Coste (45), der die Dotterhaut der Zona pellucida des Säugethiereies gleichsetzt, lässt den Dotter aus endogen entwickelten Zellen zusammengesetzt sein, die sich indessen aus molekulären Körnchen (globules moléculaires) entwickeln. Er unterscheidet im Dotter einkernige und vielkernige Dotterzellen, von denen die letzteren aus den ersteren hervorgehen. In derselben Weise erklärt auch LEUCKART (140) die Dotterkugeln für Zellen; die Elemente des gelben Dotters gehen aus den weissen hervor.

GEGENBAUR'S (66) werthvolle Arbeit, welche die Ansicht, dass die Eier der Vertebraten mit partieller Dotterfurchung (Vögel, Reptilien, Selachier) einfache

### 3. Entwickelung des Vogeleies.

Zellen seien, weitaus am besten gestützt hat, zeigte, dass die Dotterkugeln sich durch allmähliches Anwachsen aus den körnigen Molekülen bilden, die sich bereits im Dotter der jüngsten Primärfollikel niederschlagen; im Innern der ersten kleinen Dotterbläschen sollen dann andere neue Bläschen entstehen, während die ersteren zu Dotterkugeln auswachsen. Die Dotterkugeln sind daher nicht als Zellen aufzufassen. Die Dotterhaut bildet sich durch nachträgliche Erhärtung aus der von His später sogenannten Zonoidschicht, der von Anfang an durch grössere Durchsichtigkeit sich auszeichnenden äussersten Rindenschicht des Protoplasmas der Eizelle. Das Follikelepithel ist immer einschichtig und durch die Zonoidlage stets von der molekulären Schicht getrennt, in der die Dotterkugeln sich bilden; letztere dürfen daher nicht auf das Follikelepithel zurückgeführt werden. Das von SCHWANN, COSTE, KLEBS und HIS an der Innenfläche der Dotterhaut beschriebene Epithel wird von GEGENBAUR in Abrede gestellt. Eigenthümlich ist die Ansicht von KLEBS (93), dem zufolge das eigentliche Follikelepithel beim Vogel frühzeitig schwinden, dagegen ein neues (Binnenepithel KLEBS) an der Innenfläche der Dotterhaut endogen entstehen soll; aus diesem Binnenepithel werden dann die weissen Dotterelemente, die KLEBS als kernhaltige Zellen auffasst, abgeleitet. Kölliker (97) und seine Schüler SAMTER (181) und CRAMER (47), sowie Hoyer (88) finden ebenfalls schon bei sehr kleinen Follikeln an der Innenseite der Granulosa eine besondere Membran und, wie CRAMER, p. 143, sagt, eine stets scharfe Begrenzung des Epithels nach innen. Sie glauben somit die Dotterelemente nicht auf das Follikelepithel zurückführen zu können; es bleibt daher nur übrig, dieselben aus der ursprünglichen Dottermasse des Primordialeies hervorgehen zu lassen. Der neueste Autor, CRAMER, schliesst sich in Bezug auf den Bildungsmodus am meisten an GEGENBAUR an, lässt aber unentschieden, ob die Dotterkugeln endogen erzeugte Zellen seien oder nicht. Die Dotterhaut entsteht aus der schon bei Follikeln von 2-4 Mm. zwischen Follikelepithel und Dotter vorhandenen radiär gestreiften Schicht (Zona radiata m.). Das ganze Vogelei fasst CRAMER als Zelle auf, indem er als Axiom aufstellt, dass eine Zelle, mag in ihr vorgehen, was da wolle, Zelle bleibt, so lange nur ihr Kern sich nicht verändert. Die Dotterhaut ist der Zona pellucida gleichzusetzen. Ich will endlich nur ganz kurz der sich von selbst widerlegenden Ansicht von W. v. NATHUSIUS erwähnen, der das ganze Ei, so wie es gelegt ist, mit Kalkschale, Eiweiss und Oberhäutchen als eine Zelle ansieht. Uebrigens geht v. NA-THUSIUS auf den Bau des Eierstockseies nicht näher ein.

## 3. Entwickelung des Vogeleies.

Um zu einer richtigen Auffassung des Vogeleies zu kommen, ist es nothwendig, auf die allerfrühesten Entwickelungsstadien des Ovariums zurückzugehen, was sich eigentlich von selbst versteht, obgleich Niemand, ausser STRICKER (204) und BORNHAUPT (28), diesen Weg der Untersuchung eingeschlagen zu haben scheint.

Die ersten Spuren des Eies finden sich, so weit ich gesehen, bereits bei den Eiern 4- bis 5tägiger Hühnerembryonen, vgl. Fig. 50, und zwar als vergrösserte und mit besonders grossem Kern versehene Keimepithelzellen des jungen Ovariums. Ich werde im zweiten Theile dieser Arbeit Gelegenheit haben, auf diese jüngsten Eizellen näher einzugehen.

Bei Embryonen vom 12. bis 14. Brüttage zeigt sich nun jener interessante

#### II. Ovarium der Vögel.

p. 43 bereits eingehend besprochene Durchwachsungsprocess des Oberflächenepithels einerseits mit dem darunter gelegenen vascularisirten Stroma andererseits; derselbe ist um diese Zeit am deutlichsten zu verfolgen. und verweise ich in Bezug darauf auf Fig. 20. Auch bei eben ausgekrochenen Hennen erhalten wir ähnliche Bilder, wovon Fig. 24, bei starker Vergrösserung gezeichnet, Zeugniss gibt. In beiden Stadien schon fallen im vasculären Stroma die colossalen, von His, p. 17, zuerst hervorgehobenen Lymphlacunen auf. Von dieser tiefern Stromapartie erheben sich radiär gestellte grössere Gefässbalken, von denen nach allen Seiten sich erstreckende zarte Fortsätze ausgehen, so dass nach oben, gegen das Epithel hin, die einzelnen Balken fast schirmdachähnlich sich ausbreiten. Innerhalb der Lücken des auf diese Weise geschaffenen Netzwerkes sieht man nun bei Neugebornen schon in ziemlich ansehnlicher Tiefe eine Menge grosskerniger, umfangreicherer, und zahlreiche kleine Zellen von epithelialer Anordnung liegen. Die kleineren Zellen gleichen vollständig denen des Oberflächenepithels und hängen nach oben hin durch die Lücken des Schirmdachs continuirlich mit den letzteren zusammen. Dass die grösseren Zellen die jungen Eier sind, bedarf keines weiteren Beweises, zumal man alle Uebergänge zu den reiferen Formen hin verfolgen kann; dass die kleineren epitheliale Elemente sind, zeigt ihr directer Uebergang zu dem Oberflächenepithel. Wir erhalten also hier genau dasselbe Bild, wie beim Eierstocke eines 7monatlichen menschlichen Fötus oder eines älteren Säugethierembryo. Ich kann mich mit Hinweis auf das vorhin Erörterte und auf die Figuren kurz fassen : Die Parenchymzone des jungen Hühnereierstocks verhält sich genau so, wie die eines Säugethier- oder menschlichen Fötus; sie besteht aus einem bindegewebigen, gefässführenden Maschenwerk mit verschieden grossen, unter einander cavernös communicirenden Binnenräumen, in welchen sich die jungen Eier, umgeben von Epithelzellen, eingebettet finden. Anfangs ist die Lagerung der Eier und Epithelzellen eine unregelmässige; oft sieht man zahlreiche Eier dicht gedrängt mit nur wenigen Epithelzellen dazwischen, oft schon Anordnungen wie bei den späteren Follikeln. Die Eizelle zeigt Kern, Kernkörperchen und Protoplasma, aber keine Membran oder eine Zonoidschicht; sie ist umgeben von einem Kugelmantel von Epithelzellen; das sind die jüngsten Follikel, die Primordialfollikel des Hühnereies. Auch schlauchförmigen Bildungen, wie sie PFLüger für das Säugethierovarium beschrieben hat, kann man begegnen, namentlich in älteren Ovarien; ich traf sie jedoch auch in jüngern; sie entstehen beim Vogel ganz wie beim Säugethier. S. STRICKER hat dieselben beim Stägigen Hühnchen dargestellt; ich kann seiner Darstellung beitreten, mit Ausnahme der von ihm beschriebenen äusseren structurlosen Membran, die weder an den jungen Follikeln noch an den Schläuchen vorkommt. In der Fig. 3 bei STRICKER ist die Membran gezeichnet, in Fig. 2 und 5 fehlt sie, was nicht sehr für ihr sicheres Dasein spricht. Ich finde eine solche structurlose äussere Basalmembran nur an nahezu reifen Follikeln, niemals bei den jüngeren Bildungen.

### 3. Entwickelung des Vogeleies.

Die so entstandenen Primärfollikel haben beim eben ausgekrochenen Hühnchen eine Grösse von durchschnittlich  $24 - 36 \ \mu$  mit einem Primordialei von  $45 - 48 \ \mu$ ; sie gleichen vollständig den Primordialfollikeln der Säugethiere. In Fig. 18 d ist ein solcher Primärfollikel dargestellt von 42  $\mu$ Grösse. Ebenso wie GEGENBAUR (66) muss ich mich entschieden gegen die Ansicht Derer aussprechen, welche mit H. MECKEL (126) in den Primärfollikeln zuerst nur das Keimbläschen ohne umgebendes Protoplasma vorfinden, oder wie CLARK (39) (Ei der Schildkröte) annehmen, dass erst einzig und allein Dottersubstanz (Protoplasma) vorhanden sei, in der sich nachträglich das Keimbläschen bilde. Das Ei ist von Anfang an, beim Vogel wie beim Säugethier, eine vollständige Zelle mit Protoplasma, Kern und Kernkörperchen. Uebrigens finden wir in den cavernösen Maschenräumen, s. Fig. 21, auch mehrere (bis 4) dichtgedrängte Eizellen in einem Fachwerk anscheinend ohne Granulosazellen dazwischen. Letzteres Verhalten tritt uns oft bei der Untersuchung erhärteter Ovarien entgegen, bei denen die Granulosazellen leicht ausfallen; an frischen Präparaten sieht man immer kleinere Zellen die grösseren Eizellen unmittelbar umgeben.

Die kleinsten Follikel fehlen auch nicht bei älteren Thieren. Bei Corvus corone z. B. trifft man zwischen den grössern Graaf'schen Bläschen stets eine Menge aus kleinen rundlichen Zellen bestehende, ovale oder längliche, mitunter auch schlauchförmige Bildungen an, s. Fig. 22. Inmitten der kleineren Zellen liegen grössere, die ich ohne Widerspruch wohl als Eier deuten darf. Auch die kleinsten Follikel, die ich bei einer Finkenspecies auffand, hatten dieselben Charaktere, sowie dieselben Grössendimensionen. Bei erwachsenen Hühnern und Tauben bin ich diesen kleinsten Bildungen nicht so häufig begegnet. Vergebens habe ich mich indessen bemüht, bei erwachsenen Thieren noch eine Neubildung der Follikel vom Oberflächenepithel aus aufzufinden; auch in diesem Puncte scheinen sich die Vögel den Säugethieren ähnlich zu verhalten. Die bei älteren Thieren inmitten des Ovariums gefundenen Reste kleinerer Zellen sind also wohl als unentwickelt liegen gebliebene Zellen von der ersten Bildung der Primärfollikel herzuleiten. Es ist sehr wahrscheinlich, dass dieselben sich weiter ausbilden werden, sobald ihnen die grösseren Follikel Platz machen; ich habe wenigstens niemals Zeichen irgend einer Degeneration an denselben gefunden.

In Fig. 22 sehen wir gleich noch die weiter vorgeschrittenen Follikel von 60 – 80  $\mu$  Durchmesser; die Follikelepithelzellen haben etwas an Grösse zugenommen, das Primordialei ist gewachsen; die äusserste Schicht desselben bildet jene hellere, mit feineren Molekeln durchsetzte, von GEGENBAUR (66) beschriebene Zone, deren auch HIS (87) gedenkt, die ich aber am Hauptdotter (um die HIS'sche Bezeichnung zu adoptiren) der jüngsten eben geschilderten Follikel nicht vorfinde.\*) Auch jetzt ist von einer Membrana propria der Follikel

<sup>\*)</sup> Nicht richtig ist es, wenn GEGENBAUB, p. 509, die Zonoidschicht als molekel- oder körnchenfrei bezeichnet; sie verhält sich stets wie gewöhnliches Zellprotoplasma, und nur

noch Nichts zu sehen. Im Keimbläschen sowie im Hauptdotter treten die bekannten körnigen Bildungen auf.

Ein Schritt weiter führt uns zu Follikeln von 90-420  $\mu$ . Ein solcher von ovaler Form, 99 µ lang, 60 µ breit, aus einem Taubeneierstock, frisch unter Jodserum gezeichnet, ist in Fig. 23 wiedergegeben. Der Dotter ist deutlich in zwei Abtheilungen geschieden. Zunächst um das Keimbläschen liegt eine feinkörnige Schicht, die auch ringsum der inneren Grenze des Follikelepithels entlang läuft. Ich traf hier keine deutliche Spur einer hellen Zonoidlage, sondern die feinkörnige Masse des Follikelinhalts zeigte auch unmittelbar am Follikelepithel kein helleres Verhalten als an anderen Stellen mehr der Mitte zu. An einer Seite des Keimbläschens treten die ersten Dotterkugeln auf, die hier, ihrer Kleinheit wegen (sie messen kaum 3  $\mu$ ), als dunkle glänzende Fettkörnern ähnliche Gebilde erscheinen. Auch die Epithelzellen sind gewachsen bis auf 9-11  $\mu$ ; sie haben nunmehr deutliche Cylinderform und sind mit ihrer Längsaxe radiär gestellt. Die feinkörnige Masse, die jetzt in der Nähe der Granulosazellen auftritt, unterscheidet sich von der ursprünglichen Hauptdottermasse deutlich durch die gleichmässig dichte Anhäufung ihrer Körner. Es setzen sich diese Körner bis unmittelbar an die Cylinderzellen fort, in deren körniges Protoplasma sie überzugehen scheinen. Ein Aufquellen der Granulosazellen zu kugligen Blasen, ein Hineinwandern derselben in den Hauptdotter, oder ein Hineingedrücktwerden der blasig aufgequollenen Zellen in den letzteren, wie His (87) angibt, habe ich niemals an normalen Follikeln beobachten können. Ich unterlasse es, Erklärungsversuche für das Zustandekommen der Angabe von His zu suchen; ich kann eben nur behaupten und zwar mit völliger Sicherheit, dass derartige von His abgebildete Follikel nicht der Norm entsprechen und keineswegs irgend eine Granulosazelle ihren Platz verlässt, um in den Hauptdotter hineinzugelangen. Auch das muss ich bestreiten, dass die Granulosazellen zu irgend einer Zeit in mehrschichtiger Lage im Innern des Follikels vorhanden seien. Bei GEGEN-BAUR ist ebenfalls stets von einem einschichtigen Follikelepithel die Rede; nur bei der Eidechse soll es stellenweise mehrschichtig sein. Der Anschein einer mehrfachen Schichtung kann sehr leicht entstehen, wenn man einen kleinern Follikel von der Fläche betrachtet und seinen optischen Querschnitt aufsucht oder einen nicht hinreichend dünnen Durchschnitt durchmustert. Ist der Schnitt fein genug und senkrecht auf die Oberfläche des Follikels, so findet man die Granulosa stets einschichtig.

Die grösseren Follikel beim Huhn von 1-5 Mm. Durchmesser enthalten nur weissen Dotter; die jüngeren sind perlgrau durchscheinend, die älteren mehr undurchsichtig und weisslich; erst von da ab tritt in einer peripherisch

der Gegensatz gegen die beiden zunächst liegenden Schichten lässt sie hell erscheinen. In grösseren Follikeln von 0,5 — 1 Mm. Durchmesser findet auch His (87) die Zonoidschicht nicht mehr körnerfrei und weniger scharf abgegrenzt, s. p. 25.

gelegenen Zone eine gelbe Färbung des Dotters auf. In diesen Follikeln von etwa 4,5 Mm. (beim Huhn) findet sich folgende characteristische Anordnung der Theile, s. Fig. 24. Auf die cylindrische Zellenschicht der Granulosa (a) folgt eine fein radiär gestreifte Membran, die ich Zona radiata nennen will; sie ist bei der schwachen Vergrösserung in Fig. 24 nicht wiedergegeben. Man darf sie weder mit der Zonoidschicht, noch mit der späteren Dotterhaut verwechseln. Die Follikel haben auf dem mittleren Querschnitt fast die Form eines Hufeisens. Das Keimbläschen, welches bedeutend an Grösse zugenommen hat, liegt stets bei x, nahe an der abgeplatteten Stelle und ist vom Hauptdotter umgeben (da der Schnitt etwas zu sehr seitlich geführt war, fehlt es ebenfalls in der Figur). An den Hauptdotter schliesst sich unmittelbar jene vorhin erwähnte gleichmässig feinkörnige Schicht (b), deren massenhaftere Anhäufung eben das grau durchscheinende Aussehen der Follikel dieser Grösse bedingt. Diese feinkörnige Rindenschicht hat His (87), vgl. seine Beschreibung p. 28, als Hauptdotter gedeutet, der um diese Zeit schalenförmig den Nebendotter umgebe. Es folgt dann eine aus farblosen Dotterkugeln verschiedener Grösse bestehende Lage (c). Zu bemerken ist indessen, dass von der Gegend des Keimbläschens aus sich ein dünner Strang jener feinkörnigen Masse in das Innere des Follikels hineinzieht und dort in der Mitte desselben kuglig anschwillt; es ist dieses die erste Anlage der Purkyne'schen Latebra, die aber niemals einen Hohlraum bildet, sondern immer mit jener der Rindenschicht gleichenden feinkörnigen Masse erfüllt ist. Um diese Verhältnisse zu überblicken, bedarf es der Anfertigung successiver Schnitte durch einen solchen Follikel, und dabei wird man doch unter vielen Präparaten nur wenige finden, die die Verhältnisse gerade so wiedergeben wie sie in Fig. 24 dargestellt sind, da ein etwas schiefer Schnitt den Zusammenhang der PURKYNÈ'schen Latebra mit dem Hauptdotter löst.\*)

Gehen wir diesen Verhältnissen an grösseren Follikeln weiter nach, so stellt sich folgendes heraus: Die weissen Dotterkugeln, die wir vorhin nur 3 $\mu$ gross fanden, nehmen mit der Grösse der Follikel ebenfalls an Grösse zu. So beträgt der durchschnittliche Durchmesser derselben in Follikeln von 4 Mm. =  $45-48\mu$ , in Follikeln von 2-3 Mm.  $48-24\mu$ , in Follikeln von 4-5 Mm.  $24-30\mu$  und so erreichen dieselben in grösseren Follikeln noch weit bedeutendere Dimensionen bis zu  $80\mu$ . Es ist ferner zu bemerken, dass gegen die beiden feinkörnigen Lagen hin, nach a und z in der Figur, die Dotterkugeln immer kleiner werden; die grössesten liegen stets in der Mitte; die kleineren gehen durch die unmerklichsten Uebergänge in die feinkörnigen Molekel der Molekularschicht, wie ich die äusserste Rindenlage des Dotters nennen will, über. Endlich muss hervorgehoben werden, dass, je grösser der

<sup>\*)</sup> Der Dotterkern, den GEGENBAUR (66) vom Ei des Wendehalses beschreibt, und den auch CRAMER (47) beim Hühnerei geschen zu haben scheint, stimmt wahrscheinlich mit der hier beschriebenen Bildung überein.

#### II. Ovarium der Vögel.

Follikel wird, desto schmaler jene Molekularschicht erscheint; von meinen Messungen will ich nur erwähnen, dass sie z. B. in Follikeln von 3 - 3,5 Mm. Durchmesser, wo sie am beträchtlichsten zu sein scheint,  $120 - 150 \mu$ , dagegen bei Follikeln von 5 Mm. nur  $60 \mu$  misst, während sie beim nahezu reifen Follikel von 17 Mm. Durchmesser auf  $6 - 8 \mu$  herabsinkt. Gleichzeitig nimmt die weisse und gelbe Dottermasse erheblich zu und beruht die Grössenzunahme des Eies wesentlich auf der massenhafteren Ausbildung des weissen, später des gelben Dotters, denn bei Follikeln von wenigen Millimetern Durchmesser nimmt der Hauptdotter sammt dem Keimbläschen kaum mehr an Grösse zu.

Ich schalte hier zunächst ein paar Bemerkungen, den Hauptdotter und das Keimbläschen betreffend, ein. Ersterer ist, wie aus dem Verlauf meiner Darstellung ersichtlich war, direct auf das Primordialei zurückzuführen; das Keimbläschen ist der Kern der Zelle; in demselben ist bei den Primordialeiern noch deutlich der Keimfleck zu sehen. Der Hauptdotter selbst ist das ursprüngliche Zellprotoplasma des Primordialeies. Jedoch erhebt sich hier eine Schwierigkeit: Ist der Hauptdotter in den grösseren Follikeln gewachsen, etwa nur durch weitere Aufnahme von Blutbestandtheilen oder durch Quellung seiner Körner, der »wahren Dotterkörner« His, so wie jede junge Zelle wachsen kann, oder treten, wie wir das für das Säugethierei wahrscheinlich fanden, auch Bestandtheile der Granulosazellen in den Hauptdotter ein? Eine absolut sichere Entscheidung lässt sich hier nicht geben, ebensowenig wie beim Säugethierei; doch bleibt es immerhin sehr wahrscheinlich, dass körnige Nebendotterelemente in den Hauptdotter hineingelangen und dessen Masse vermehren helfen. Wie aber die vorhin erwähnten schönen Beobachtungen STRICKER'S (204) am Forellenei zeigen, die wir wohl auch hier citiren dürfen, gibt der Hauptdotter seine Selbständigkeit als besonderer Zellenleib gegenüber dem Nebendotter nicht auf; auch lässt sich derselbe immer noch von dem Nebendotter bei mikroskopischer Betrachtung abgrenzen. Das Keimbläschen wächst ebenfalls sehr bedeutend, bis die Follikel eine Grösse von 1-2 Mm. Durchmesser erreicht haben; seine Hülle verliert sich allmählich gegen das Ende der Reifung des Eierstockseies, wie bereits PURKYNĚ und v. BAER wussten, ohne dass man den näheren Modus des Verschwindens dieser Hülle angeben kann. His (87), p. 21, hat auf die Bedeutung dieses Vorgangs, der zu einer Zeit eintritt, wo das Ei der Befruchtung entgegen geht, aufmerksam gemacht. Der Keimfleck schwindet bereits viel früher; deutlich ist derselbe nur bei ganz jungen Eierstockseiern zu sehen. - Ich beschränke mich auf diese wenigen Andeutungen über das weitere Verhalten des Primordialeies, um zu meiner Hauptaufgabe, der Entstehung des Nebendotters und der Dotterhaut, den am meisten streitigen Punkten bei der Bildung des Vogeleies, zurückzukehren.

Die Hauptsache bleibt hier die Frage nach der Entstehung des weissen Dotters, — denn dass der gelbe Dotter nur einer weiteren Modification der weissen Dotterelemente seinen Ursprung verdankt, darüber sind so ziemlich

60

## 3. Entwickelung des Vogeleies.

alle Autoren einig, und ich muss mich ebenfalls dieser Ansicht anschliessen. Ich hatte vorhin erwähnt, dass die Durchschnittsgrösse der weissen Dotterkugeln mit dem Wachsthum der Follikel zunimmt, die Breite der feinkörnigen Schicht dagegen allmählich abnimmt. Einer gleichen, aber doppelten Schwankung unterliegen nun die Zellen des Follikelepithels. Bei den Primordialfollikeln sind sie klein, flach, mit ihrem längsten Durchmesser tangential gestellt; allmählich nehmen sie mit dem Wachsthum der Follikel an Grösse zu, um ihre grösste Länge, 24—30  $\mu$ , in Follikeln von 3—6 Mm. Durchmesser zu erreichen. (vgl. Fig. 25). Sie stehen dann wie ein schönes reguläres Cylinderepithel stets in einschichtiger Lage radiär auf der Kugelfläche des Follikels. Dabei muss bemerkt werden, dass man, was sonst bei Cylinderepithelien nicht der Fall zu sein pflegt, eine ziemlich regelmässig alternirende Stellung derselben findet. Die Zellen wenden nämlich ihr breiteres Ende bald dem Dotter, bald der inneren Follikelwand zu, ein Punkt, auf den auch CRAMER (47) hingewiesen hat\*), und auf dessen Bedeutung ich nachher zurückkomme.

In grösseren Follikeln nimmt der Durchmesser der Zellen wieder ab, bis sie zuletzt (in Follikeln von 45 - 20 Mm.) auf kubische Zellen von etwa 8  $\mu$ reducirt werden und in älteren Follikeln noch mehr abgeplattet erscheinen können. Diese ganz kleinen Zellen trifft man dann nach Ausstossung des Eies der Innenfläche des Calyx aufsitzend, und es ist nicht richtig, wenn His (87) angibt, dass im Calyx keine Epithelzellen mehr angetroffen würden; \*\*) ich verweise in dieser Beziehung auf das Capitel : »Corpus luteum.« Die Angaben GEGENBAUR's (66) und CRAMER's (47) sind im Wesentlichen gleichlautend; nur glaube ich nicht alle die Körnchen in den wieder kleiner gewordenen Zellen der reifenden Follikel als Resultat einer degenerativen Fettmetamorphose deuten zu können; sie gleichen in ihrem morphologischen und chemischen Verhalten ganz den Dotterelementen.

Beide Säume des Follikelepithels in diesem Stadium nehmen nun unser ganzes Interesse in Anspruch. Zunächst tritt gegen die bindegewebige Wand bei Follikeln von ca. 3 Mm. Durchmesser, zwischen dieser und den Epithelzellen, ein structurloser schmaler Basalsaum auf, den ich Membrana propria folliculi nenne (s. Fig. 25).\*\*\*) Derselbe hat mit der bindegewebigen Wand des Follikels Nichts zu thun und kann von ihr leicht abgelöst

\*) Beim Dornhai bildet GEGENBAUR (66) Taf. XI, Fig. 17 etwas Aehnliches ab.

\*\*) HIS (87), p. 32, gibt an, dass bei den im Eileiter vorfindlichen Eiern an der Innenfläche der Dotterhaut ein Epithel vorhanden sei; es seien das die letzten Granulosazellen, welche die Dotterhaut durchwandert hätten. Ein Blick auf die betreffende Figur, 43 b Taf. II bei HIS, zeigt indessen, dass diese sogenannten Zellen einfach anhaftende weisse Dotterkugeln sind; ein Epithel an der innern Fläche der Membrana vitell. ist niemals vorhanden.

\*\*\*) CRAMER (47) hat letztere ebenfalls als Membr. propr. vollkommen richtig beschrieben. KLEBS (93) ist vielleicht durch diese Membran zur Annahme eines »Binnenepithels« in den Vogeleiern geführt worden, indem er sie für die Dotterhaut angesehen hat.

#### II. Ovarium der Vögel.

werden. Ich bin geneigt, ihn als zusammenhängende Basalschicht des Epithels gegen die bindegewebige Wand des Follikels aufzufassen und glaube die eigenthümliche Stellung des Follikelepithels, die vorhin erwähnt wurde, wonach ein Theil der Zellen seine breite Endfläche nach aussen wendet, mit der Entstehung dieses Basalsaums in Verbindung bringen zu dürfen. Derselbe Saum findet sich auch an den älteren Follikeln, s. Fig. 26. Auch im Calyx trifft man ihn wieder; sowie aber die Bildung des gelben Körpers beginnt, schwindet er nach und nach, wird wenigstens für unsere gewöhnlichen optischen Hülfsmittel nicht mehr nachweisbar.\*)

Aber auch an der anderen Fläche des Follikelepithels findet sich ein Basalsaum, freilich von ganz anderer Art, die bereits vorhin erwähnte Membrana radiata, die Vorläuferin der späteren Dotterhaut. Anfangs unmessbar dünn, nimmt sie allmählich an Dicke zu, und ist am stärksten, 4,5  $\mu$ , an Follikeln von 3-6 Mm. Sie hat dort ein sehr deutlich ausgeprägtes, fein radiär gestreiftes Aussehen, fast ebenso scharf wie die radiär gestreifte Dotterhaut vieler Fische (vgl. Fig. 25). Dabei muss aber sofort bemerkt werden, dass der Ausdruck »Membran« nur sehr wenig passend auf diese Lage angewendet werden kann, denn sie setzt allen Isolirungsversuchen einen beharrlichen Widerstand entgegen, was Diejenigen wohl bedenken mögen, die sie ohne Weiteres als die Dotterhaut ansehen und deshalb einen Antheil des Follikelepithels an der Nebendotterbildung läugnen zu müssen glauben. Diese Zona radiata ist nicht die Dotterhaut, wohl aber entsteht die letztere später aus der am meisten peripherisch gelegenen Schicht der Zona. An Follikeln der genannten Dimension gewahrt man nämlich Folgendes (vgl. Fig. 25.): Die Zona radiata zerfällt leicht in feine haarähnliche Elemente, die wie Flimmerhärchen aus dem Protoplasma der Cylinderzellen hervorgehen.\*\*) Am anderen Ende löst sich, wie man bei starken Vergrösserungen deutlich wahrnimmt, diese anscheinend membranöse Schicht direct, durch einfachen Zerfall der kleinen stäbchen- oder haarförmigen Elemente in die feinkörnige Rindendottermasse, die Molekularschicht, auf. Die directe Beobachtung sowohl, wie der sonderbare Umstand, dass die Zona radiata sich später vollkommen verliert und bis auf ihre alleräusserste, ganz dünne Schicht schwindet, sprechen dafür. (Vgl. Fig. 26, dieselbe Schicht bei einem Follikel von 17 Mm.) Diese äusserste basale Schicht ist dann die eigentliche Dotterhaut. Letztere entsteht also nicht aus der Zonoidschicht des Hauptdotters, hat mit dem letzteren

<sup>\*)</sup> Vergl. hierzu die ziemlich gleichlautende Darstellung von CRAMER (47). Auch GEGENBAUR (66) scheint diese äussere Basalschicht gesehen zu haben, vgl. l. c. p. 525. His, p. 33, hat sie offenbar mit der eigentlichen Dotterhaut (an der Innenseite des Follikelepithels) verwechselt.

<sup>\*\*)</sup> GEGENBAUR (66), p. 547, vergleicht sie beim Kaiman mit den wimperartigen Stäbchen des Darmepithels; auch liegt, wie aus der Abbildung, Taf. XV, Fig. 40. l. c., hervorgeht, an der Aussenseite dieser Zona radiata beim Kaiman noch eine dicke (0,004 – 0,006" messende) homogene Lage, die ich für die eigentliche spätere Dotterhaut halte.

überhaupt gar Nichts zu thun, sondern ist eine innere Basalschicht des Follikelepithels und zwar vorzugsweise derjenigen Zellen desselben, welche ihr breiteres Ende nach innen wenden. \*)

Mit dieser Entstehungsgeschichte der Dotterhaut ist zugleich auch die Entwicklung des Nebendotters gegeben. Derselbe ist, wie sich ohne Weiteres herausstellt, eine Production des Follikelepithels. Bei den kleineren Follikeln, wo die Zona radiata fehlt, gehen die Bestandtheile des Protoplasmas der Granulosa direct durch körnigen Zerfall und nachherige Aufquellung in die weisse Dottermasse über; das erklärt auch den Umstand, warum bei Follikeln dieser Grösse die Granulosazellen keine bedeutendere Länge erreichen, indem das Protoplasma an dem inneren Ende der Zelle immer wieder sofort zerfällt. Die Zonoidschicht der jüngeren Follikel ist nur das mit den feinsten Molekeln ausgestattete erste Product dieses Zellenzerfalles der Granulosa; sie kann durchaus nicht, wie GEGENBAUR (66) will, p. 509, als eine Barrière angesehen werden, die das Uebertreten von Elementen des Epithels zur Dottermasse verhindere. Später ändert sich die Bildung des Nebendotters einigermassen. Das Protoplasma des Follikelepithels metamorphosirt sich an seinem inneren Ende zunächst in eine festere basale Masse, die Zona radiata, die aber fortwährend wieder körnig zerfällt und zunächst die Molekularschicht des Nebendotters bildet. Um diese Zeit geht das Wachsthum der Follikel auch langsamer vor sich, die Epithelzellen erreichen eine bedeutende Länge. Später tritt wieder ein rascheres Wachsthum des Eies ein, wobei die Follikelepithelzellen bis auf einen unbedeutenden Rest ihres Protoplasmas um den Kern aufgebraucht werden, und zugleich der grösste Theil der Zona radiata durch molekulären Zerfall noch in Dottermasse umgewandelt wird. (Vgl. hierüber auch das Kapitel »Reptilien«.)

Die eigentlichen Dotterkugeln entstehen meiner Auffassung nach aus den körnigen Elementen der Molekularschicht des Nebendotters und zwar durch einfaches Aufquellen der letzteren. In dieser Beziehung lehne ich mich also an GEGENBAUR (66) an. Es sprechen für diese Auffassung die vorhin angeführten Thatsachen, dass man gegen die Molekularschicht hin in continuirlicher Reihe ganz allmähliche Grössenübergänge zwischen den weissen Dotterkugeln

<sup>\*)</sup> Die Darstellung GEGENBAUR'S (66) von der Entstehung der Dotterhaut bietet manche Schwierigkeiten. Schon der Umstand, dass man nach GEGENBAUR bei so sehr im Uebrigen übereinstimmenden Eiern einen verschiedenen Ursprung der Dotterhaut anzunehmen genöthigt ist, — beim Vogel, den Eidechsen, der Natter soll sie als erhärtete äusserste Dotterrinde aus der Zonoidschicht hervorgehen, bei den Selachiern denkt G., s. p. 548, an eine Abscheidung derselben vom Follikelepithel her, — hat etwas sehr Missliches. Doch würden natürlich hier nur Thatsachen entscheiden können. Diese sprechen aber beim Vogel nicht für GEGENBAUR. Die Zonoidschicht ist nicht mehr sichtbar, wenn die Zona radiata auftritt (ebenso CRAMER I. c. p. 444); aber auch die letztere geht zum grössten Theil verloren, und die definitive Dotterhaut beschränkt sich auf deren äusserste Schicht; sonach dürfte eine Ableitung der Membrana vitellina von der Zonoidschicht nicht gut möglich sein.

und den Molekeln wahrnimmt, dass ferner mit Zunahme der Dotterkugeln die Molekelschicht abnimmt, — nur ein kleiner Theil der letzteren erhält sich als dünne Randschicht weissen Dotters auch im reifen Ei, sowie als Inhalt der PURKYNĚ'schen Latebra und des Verbindungsstranges, der von da zur weissen Randzone resp. zur nächsten Umgebung des Hauptdotters zieht — endlich, dass die weissen Dotterkugeln mit der Reifung der Follikel immer an Grösse zunehmen. Später wandelt sich dann der grösste Theil der weissen Dotterkugeln in die gelben Dotterkugeln um. Es ist mir aber ebenso wenig wie meinen Vorgängern gelungen, irgend etwas Näheres über die elementaren Processe dieser Metamorphose zu ermitteln. Nur so viel halte ich auch für sicher, dass dabei ein molekularer Zerfall der starkglänzenden Pseudokerne der Dotterkugeln stattfindet, so dass die gelben Dotterkugeln mit zahlreichen kleineren Molekeln erfüllt sind. (GEGENBAUR, HIS II. cc.)

Ich muss noch auf einen Umstand hier aufmerksam machen, und zwar auf das mikroskopische Verhalten der molekulären Dottergranulationen. Bei starken Vergrösserungen, HARTNACK  $(4/_9)$ , haben sie, wenigstens die grösseren unter ihnen, dieselbe krystallinische Form, wie sie die bekannten Dotterplättchen der Fische und Frösche zeigen, bei denen man auch alle möglichen Uebergänge von den kleinsten zu den grössten Formen nachweisen kann. Beim Karpfen werden die eckigen Dotterplättchen mit zunehmender Grösse ebenfalls kuglig und sind von den weissen Dotterkugeln der Vögel durch Nichts zu unterscheiden. Beiderlei Bildungen dürfen daher wohl morphologisch als ein und dasselbe angesehen werden.

Durch die Arbeit von His (87) ist die Frage nach dem Ursprung der Granulosazellen angeregt worden. His selbst hat sie dahin beantwortet, dass dieselben auf die bindegewebigen Producte der umgebenden Follikelwand, die wahrscheinlich den bekannten Wanderzellen, resp. farblosen Blutkörperchen entsprechen, zurückzuführen seien. His hat Prüfungen seiner Ansicht mit Zugrundlegung des RECKLINGHAUSEN-COHNHEIM'schen Verfahrens nicht mehr anstellen können. Es lag für mich natürlich die Nothwendigkeit vor, zur allseitigen Erledigung der Frage diese von His selbst angedeuteten Versuche aufzunehmen. So gern ich in Bezug auf meine sonstige Auffassung von Bindegewebe und Epithel eine für His zustimmende Antwort gewünscht hätte, habe ich doch nichts Bestätigendes auffinden können. Meine Versuche wurden an 3 Kaninchen, 3 Hennen, 4 Taube und 4 Frosch, alle im Laufe der Monate Februar und März angestellt. Für die Hennen war an dem Verhalten des Eierstocks sowohl, als auch nach der Aussage der früheren Besitzer, -- eine legte auch noch in meinem Gewahrsam - eine rege Eibildung sicher gestellt; für den Frosch glaube ich auch die günstigste Zeit gewählt zu haben. Den Kaninchen und Vögeln injicirte ich in die Venae jugul., dem Frosch in einen subcutanen Lymphsack; bei einem Kaninchen benutzte ich Anilinblau, sonst stets fein in Salzwasser (4 pC.) verriebenen Zinnober. Ich untersuchte bei den verschiedenen Versuchsthieren in Fristen von 2 bis zu 8 Tagen. Ich habe

## 3. Entwickelung des Vogeleies.

bei allen diesen Versuchen wohl sehr zahlreiche Zinnober- und Anilinkörnchen in den Bindegewebszellen der Follikelwände bis hart an die Epithelzellen heran, in den bindegewebigen Zellen der Corpora lutea, in der mit Argentum nitr. betupften Cornea, in Eiterzellen der vordern Augenkammer, aber niemals im Follikelepithel oder gar in der Dottermasse selbst aufgefunden. Aber nicht bloss diese negativen Ergebnisse des Experiments, sondern auch directe morphologische Thatsachen sprechen gegen die Aufstellung von His. Es ist absolut nicht einzusehen, warum die wandernden Kornzellen mit ihrer wechselnden Form, sobald sie in das Innere der Follikelcavität gelangen, nun zunächst erst an den Wänden haften bleiben und die regelmässige Lagerung und Gestaltung der Epithelzellen annehmen sollten. Wenn His die Dotterbildung beim Vogelei mit der Eiterung in Parallele bringt, so mag daran erinnert werden, dass man in geschlossenen Hohlräumen, von deren Wandungen aus eine lebhafte Eiterbildung durch einwandernde Zellen zu Stande kommt, z. B. bei Eiterungen der Graafschen Follikel, bei Eiterungen von Ovarialkystomen, die ich öfter zu beobachten Gelegenheit hatte, niemals eine solche epitheliale characteristische Anordnung der eingewanderten Zellen an der Innenwand beobachtet, wie beim Follikelepithel, und doch sind hier die Druckverhältnisse vollkommen analoge. Dann darf ich auch hier daran erinnern, dass z. B. bei Cystenbildungen aus Graaf'schen Follikeln das Epithel vollkommen erhalten bleibt, während es bei der Eiterung des Follikels zunächst durch die einwandernden Eiterzellen von der Wandung abgehoben wird und dann zu Grunde geht. Es stellen sich somit die Wanderzellen bei der Eiterung und die Epithelzellen der Graafschen Follikel als zwei ganz verschiedene Elemente dar. Ich kann auch noch auf ein physiologisches Beispiel, auf die Bildung des Corpus luteum hinweisen, s. p. 94, welches uns die klarsten unanfechtbarsten Beweise dafür bringen wird, dass His' Theorie nicht haltbar ist. Endlich stehen die über die erste Entstehung der Primärfollikel gewonnenen Thatsachen der Ansicht von His direct entgegen. Ich habe gezeigt, dass sowohl Granulosa wie Primordialei von einem und demselben Keimlager, dem Eierstocksepithel, abstammen. In der zweiten Abtheilung dieses Buches werde ich die Beweise dafür beibringen, dass das Keimepithel mit dem Tubenepithel, also einem unbestritten ächten Schleimhautepithel, genetisch dieselbe Bildung ist. Alle diese Umstände stimmen mit den Anschauungen von His nicht überein, so dass man wohl fortfahren darf das Follikelepithel als ein ächtes Epithel zu bezeichnen.

His hat in Consequenz seiner Ansicht, dass die Dotterkugeln irgendwie veränderte, namentlich aufgequollene, sekundär mit einer Hülle versehene Granulosazellen seien, die Dotterkugeln selbst für Zellen mit Membranen erklärt und vindicirt einem grossen Theil der weissen Dotterelemente auch Kern und Kernkörperchen, die sich auch in seinen Zeichnungen wiederfinden. Wenn meine Aufstellungen richtig sind, so muss entweder die Ansicht von der Zellennatur der weissen Dotterkugeln unhaltbar sein, oder man müsste zugeben, dass sich aus irgend einer

Waldeyer, Eierstock und Ei.

65

Elementargranulation, aus irgend einem Dottermolekel, ohne Weiteres eine Zelle mit Kern und Kernkörperchen heranbilden könnte. Ich kann nun die schon früher von vielen Autoren, Schwann (186), REICHERT (171), COSTE (45), KLEBS (93), aufgestellte Ansicht, dass die Dotterkugeln Zellen seien, nicht theilen. Zunächst fehlt ganz bestimmt die Membran. Niemand hat eine solche isoliren können, und nur in diesem Falle könnte es gestattet sein eine Membran anzunehmen; ich habe mich vergebens abgemüht nur irgend eine Spur davon zu entdecken, auch KLEBS (93) spricht den jungen Dotterkugeln eine Membran ab. Behandelt man frische Dotterkugeln auf dem erwärmbaren Objecttisch bis zu 40 - 50 C., so confluiren viele derselben; dies Confluiren kann nach KLEBS (93) auch durch Verschieben des Deckglases hervorgebracht werden, kurz, sie verhalten sich in dieser Beziehung grade so wie rothe Blutscheiben, denen doch gewiss Niemand mehr eine Membran wird zuschreiben wollen. Das schon von Coste (45) angegebene Verhalten der weissen Dotterkugeln gegen Wasser ist ebenfalls der Annahme einer Membran sehr ungünstig. Wie His (87), p. 28, mittheilt, platzt die Dotterkugel, lässt einen Theil ihres Inhalts austreten, schrumpft zusammen bis auf ein gewisses Maass, behält aber dabei ihre kuglige Gestalt. Ich wüsste keinen thierischen membranführenden bläschenförmigen Körper, der ein gleiches Verhalten zeigte. Aber die Läugnung einer Membran nützt uns wenig; Kern und Kernkörperchen sind von weit höherer Bedeutung. Man findet nun im frischen Dotter aus einem nahezu reifen Eierstocksei: 4) ganz kleine Molekel; 2) kleine glänzende, concentrische Schichtung zeigende Kugeln; 3) etwas grössere, matter glänzende Kugeln; 4) ganz blasse, farblose, grosse Kugeln (die eigentlichen Dotterkugeln), in welchen meist eins oder mehrere der sub 2 und 3 genannten Elemente liegen; 5) gelbe Dotterkugeln. Die kleinsten Dottermolekel, welche der Molekularschicht des Dotters angehören, erweisen sich bei starken Vergrösserungen als kleine, das Licht ungemein stark brechende Körper von krystallinischer Form (s. vorhin p. 64); ich will hierbei bemerken, dass bereits in den Zellen des Follikelepithels zahlreiche ähnliche Körperchen wahrgenommen werden können. His (87) hat nun die in den grösseren sub 4 genannten Dotterkugeln liegenden, fettähnlich glänzenden Molekel für Kerne erklärt; ebenso KLEBS (93). Abgesehen von seiner Darstellung der Entwicklung der Dotterkugeln, die ich vorhin besprochen habe, stützt diese Annahme sich im Wesentlichen auf den Nachweis, dass die glänzenden Inhaltskörper der Dotterkugeln vorzugsweise aus Eiweissstoffen bestehen, und dass sie wieder kleine Körperchen im Innern führen, die His für Nucleoli erklärt. Die chemische Beschaffenheit der Körper, das liegt auf der Hand, kann gar Nichts für ihre Kernnatur beweisen; was die fraglichen Kernkörperchen betrifft, so ist ihre Zahl in den Pseudokernen, wie ich diese Bildungen nennen will, so wechselnd und inconstant, dass man schon aus diesem Grunde sie schwerlich als Nucleoli ansprechen darf. Uebrigens sind Kerne von so fester Consistenz, und strahligem Bruch, wie diese Inhaltskörper, in der Histologie etwas durchaus Neues. Die vollkommene Analogie ferner der Dotterkugeln der Vögel mit den Dotterplättchen und Dotterkugeln der Fische und der Batrachier, welche sich bis ins Detail verfolgen lässt, macht jeden Gedanken an eine Zellennatur der Dotterkugeln unmöglich. Ich will mit der Entstehungsgeschichte der Dotterkugeln, durch allmähliche Vergrösserung der kleinen Molekel der Molekularschicht, hier nicht noch ins Feld rücken, da man mir erwidern könnte, es könnten diese Dinge doch noch nachträglich zu Zellen werden; aber unwahrscheinlich macht das die Zellennatur der Dotterkugeln jedenfalls in hohem Grade. Uebrigens schliesse ich mich den von GEGENBAUR gegen die Zellennatur der Dotterelemente vorgebrachten Gründen vollkommen an. Was sind denn nun aber jene Pseudokerne? Einfach jüngere Dottermolekel, welche in die älteren weicheren

## 3. Entwickelung des Vogeleies.

Kugeln hineingedrückt worden sind. Diese jüngeren Elemente liegen überall in den verschiedensten Grössen zwischen den grossen blassen Dotterkugeln; bei der geringsten Bewegung der Dottermassen, deren Elemente dicht gepresst liegen, kann es nicht ausbleiben, dass die resistenteren Gebilde in die weicheren hineingelangen, für welche Vorgänge sich leicht zahlreiche Beispiele (Farbstoffpartikel in Zellen, blutkörperchenhaltige Zellen etc.) anführen liessen. In die eine Dotterkugel gerathen mehr, in die andere weniger dieser Pseudokerne hinein. Diese Annahme liegt viel näher und entspricht mehr den thatsächlichen Befunden als die Annahme GEGENBAUR's von der endogenen Entstehung der letzteren in den Dotterkugeln. Die Entstehung der grösseren Dotterkugeln aus den kleineren denke ich mir nun dadurch vor sich gehen, dass die letzteren durch Aufnahme flüssiger Substanzen, wie ja Protagon und Lecithin ausserordentlich quellungsfähig sind, allmählich aufquellen. Dieses Aufquellen bedingt zum grossen Theil das Wachsthum des Eies, namentlich in der letzten Zeit, wenn bereits die definitive Dotterhaut gebildet ist, also keine neuen Dottermolekel mehr von aussen eindringen können.

Es ist hier der Ort, noch kurz der so räthselhaften PURKYNE'schen Latebra zu gedenken. Sie führt ihre Benennung von dem Umstande, dass beim Kochen des Eies für gewöhnlich nur der gelbe Dotter fest wird, der weisse dagegen, der den Inhalt der Dotterhöhle bildet, grösstentheils flüssig bleibt. Betrachten wir die Fig. 24, so erscheint die Latebra dadurch entstanden, dass die Aufquellung der Molekel zu den Dotterkugeln nicht in der Mitte des Follikels beginnt, sondern in einer mehr peripherischen Kugelzone zwischen der Mitte und der wandständigen Molekularschicht. Die Kugelzone schliesst sich jedoch nicht nach allen Seiten ab, sondern ein dünner Faden molekularer Dottermasse zieht von der Mitte direct zu demjenigen Theile der Molekularschicht in die Höhe, welche das Primordialei zunächst umgibt. So bleibt in der Mitte des Eies, vom Primordialei ausgehend, eine gewisse Menge molekularer Dottermasse übrig, welche die Form und, wie ich glaube, auch die Bedeutung eines Senkglases hat. Es ist Jedermann bekannt, dass bei ruhiger Lage des reifen Eies die Cicatricula stets oben schwimmt, ein Umstand, der für die Entwickelung des jungen Hühnchens gewiss nicht ohne Bedeutung ist. PURKYNĚ (154) hat diese constante Lagerung des Dotters auf die Chalazae zurückzuführen versucht, jedoch wohl mit Unrecht, vgl. v. BAER, Entwicklungsgeschichte, II. Thl., Königsberg 1837, p. 17 ff. Letzterer selbst, l. c. p. 20, glaubt den Grund dieses Verhaltens allerdings in der Latebra suchen zu müssen, da der Mittelpunkt derselben, die eine leichtere Masse enthalte, näher dem Hahnentritte liege und der zu letzterem aufsteigende, von v. BAER für hohl angesehene, Dottergang das Uebergewicht auf die dem Hahnentritte entgegengesetzte Dotterhälfte verlege. Ich kann v. BAER darin zustimmen, dass der Dottergang und die Latebra die bestimmte Lagerung der Cicatricula sichern, aber aus ganz entgegengesetzten Gründen. Die molekuläre weisse Dottermasse ist nämlich specifisch schwerer als die aufgequollenen Dotterkugeln; auch liegt, wie ich mich überzeugt zu haben glaube, die Mitte der Latebra weiter von der Cicatricula ab, als vom anderen Eipole; die Latebra muss daher gleichsam wie ein Bleigewicht fungiren, das durch einen Stiel mit der Cicatricula verbunden ist, und diese immer nach oben bringen. Man kann das leicht an einer Glaskugel demonstriren, in der man in analoger Weise ein kleines Gewicht aufhängt.

Was die Wandungen der Vogelfollikel, insbesondere die des Huhnes, betrifft, so habe ich den genauen Schilderungen His' (87) Nichts hinzuzufügen. Eigenthümlich bleibt die Menge von Wanderzellen, Kornzellen His, innerhalb

67

5 \*

dieser Wandungen und, wenn wir auch vorhin die Annahme von His, dass sie zum Follikelepithel werden, zurückweisen mussten, so kann man doch mit Recht fragen, welche Bedeutung ihnen dann hier zukomme? Zunächst ist festzuhalten, dass, so lange der Follikel wächst, seine Wandungen ebenfalls, sei es zur Bildung neuer Gefässe, sei es zur Vermehrung des Bindegewebes, eine Menge Zellenmaterial verbrauchen, und wir sind nach den neueren Erfahrungen von COHNHEIM und speciell den Versuchen von KREMIANSKY darauf angewiesen, das Bildungsmaterial für die sogenannten Bindesubstanzen nicht mehr in den vorhandenen fixen Bindegewebskörperchen, sondern in den Wanderzellen zu suchen. Wir treffen dieselben daher nicht nur reichlich um die Graaf'schen Follikel an, sondern überall da, wo reges Wachsthum, wo Neubildung von Bindesubstanzen vor sich geht. Aber ich halte es für möglich, noch an eine zweite Aufgabe der Wanderzellen zu denken, an die man, meine ich, bei der heiklen Frage nach der Regeneration der Epithelien jetzt mehr als je denken muss. Es ist klar, dass mit dem Wachsthum der Follikel auch eine Vermehrung der Follikelepithelzellen Hand in Hand gehen muss; letztere müssen ferner das Material, das sie an der einen Seite zur Dotterbildung abgeben, von der anderen wieder ersetzen. Woher beziehen sie das letztere, woher das Material zu ihrem Wachsthum und zu ihrer Vermehrung überhaupt? Wir wissen bis jetzt noch gar nicht, wie eine Zelle überhaupt es anfängt zu wachsen, sich in gleicher Form und Grösse zu erhalten, während sie stets Stoff zu Sekreten etc., hier z. B. zur Dotterbildung nicht bloss flüssige Dinge, sondern direct morphotische Bestandtheile, die Dottermolekel, abgibt. Man denkt sich seit Langem, dass die Zellen ihr stoffliches Material dem sie umkreisenden Blute durch osmotische oder chemische Vorgänge entnehmen; wie das Material beschaffen sei, das in den Zellenleib eintritt, ob flüssig, ob fest, oder wie sonst, davon hat man keine Vorstellung. Stillschweigend hat man wohl bisher stets das Eindringen gelöster Substanzen in den Zellenleib angenommen. Seit wir die Wanderzellen kennen, seit wir, angeregt durch die Aufstellung von His, vermuthen, dass sie, auch unter ganz normalen Verhältnissen, die Blutgefässe in gewisser Menge wohl stets verlassen, muss man entschieden daran denken, dass ein Theil von ihnen nach der Auswanderung molekular zerfällt und die Molekel in andere Zellen eindringen und ihnen direct als Ernährungsmaterial zur Restitution verlorener Bestandtheile oder zum Wachsthum dienen. Wir wissen lange, dass Zellen, auch die Epithelzellen, stoffliche geformte Partikel aufnehmen können, dass dieselben sogar ganz heterogene Dinge, z. B. die verschiedensten Farbstoffpartikelchen, in ihr Protoplasma in grossen Mengen hineinkommen lassen; um wie vieles näher liegt es, die Aufnahme homogener Partikelchen und zwar als einen regelmässigen Vorgang anzunehmen. Ich halte es für sehr wahrscheinlich, dass nicht bloss die Epithelzellen der Graaf'schen Follikel, sondern auch die Epithelien vieler anderer Organe einen Theil ihres Wachsthums-, Vermehrungs- und Ernährungsmaterials auf diese Weise beziehen und also vom Blute aus nicht bloss getränkt, sondern auch re vera mit fester Kost

gespeist werden. Der etwaige Einwand, dass man unter den gemachten Voraussetzungen auch viel häufiger bei entsprechenden Experimenten Farbstoffpartikel im Protoplasma der Epithelzellen finden müsste, lässt sich auf vielfache Weise leicht entkräften. — J. Arnold's Untersuchungen über die Regeneration der Epithelien, Virchow's Arch. 46. Bd. p. 468, welche mir erst nachträglich zugingen, sind der hier ausgesprochenen Ansicht nicht ungünstig.

Ich verzichte darauf, eine Hypothese, über welche ich keine weiteren Untersuchungen angestellt habe, noch mehr auszuspinnen; vielleicht findet sich später Zeit und Gelegenheit zur thatsächlichen Begründung. Auf die Deutung des Vogeleies und seine Vergleichung mit dem Ei der Säugethiere komme ich zurück.

# III. Ovarium der Reptilien.

Bei der grossen, man darf wohl sagen, fast vollständigen Uebereinstimmung, welche nach allen bisher bekannt gewordenen Untersuchungen vgl. namentlich die Angaben von GEGENBAUR (66) — zwischen der Eibildung bei Vögeln und Reptilien besteht,\*) erschien es mir nicht erforderlich, eine grössere Zahl von Species zu untersuchen. Die folgenden Angaben beziehen sich nur auf Lacerta agilis.

Zunächst konnte ich auch hier ein die gesammte Oberfläche des Eierstockes überziehendes Epithel von ganz derselben Beschaffenheit, wie bei den Vögeln, constatiren. Dasselbe setzt sich mit scharfer Grenze gegen das Peritonealepithel ab, muss daher auch als ächtes Epithelium angesehen werden.

Die jüngsten Follikel verhalten sich ebenfalls ähnlich denen der Vögel; ihre erste Entwicklung habe ich nicht verfolgen können, da mir keine Reptilienembryonen zu Gebote standen'; man darf indessen wohl annehmen, dass die betreffenden Vorgänge sich ganz analog den vorhin von den Vögeln beschriebenenen gestalten mögen. Bei erwachsenen Eidechsen fand ich keine Spur einer Follikelbildung vom Epithel aus; dagegen liessen sich in dem spärlichen Ovarialstroma einzelne kleine Zellenhaufen, ähnlich den bei Corvus corone beschriebenen, nachweisen. Abweichungen von der Bildung des Vogeleies zeigt das Echsenei nur in der Beschaffenheit des Dotters und in der des Follikelepithels. Letzteres ist mehrschichtig, wenigstens bei den kleineren und mittleren Follikeln von 0, 25 - 2 Mm. Durchmesser. Bei frisch untersuchten Follikeln sind die innersten Zellen gross, rundlich, blass, mit deutlichem

<sup>\*)</sup> Ueber die Eier der Schildkröten s. auch die Bemerkungen von RATHKE (167).

#### III. Ovarium der Reptilien.

Kern und ungemein scharf und klar ausgeprägtem kleinen Kernkörperchen, das ihnen einen eigenthümlichen Character verleiht. Bis zu Follikeln von 4 Mm. ist eine deutliche Dotterhaut nicht nachzuweisen; das Zellprotoplasma stösst unmittelbar an den Dotter an. Zwischen diesen grösseren Zellen sieht man zahlreiche kleinere, deren Durchmesser kaum die Hälfte erreicht. An gehärteten Präparaten nehmen diese kleineren Zellen die äussere Lage ein und grenzen unmittelbar an die bindegewebige Follikelwand. Ich konnte jedoch keine Beziehungen zwischen denselben und den Bindegewebszellen des Follikels nachweisen, so naheliegend bei den ähnlichen Grössenverhältnissen der Gedanke auch war. Das Protoplasma der kleinen Zellen ist dunkler als das der grösseren.

Letztere nehmen nach dem Erhärten eine mehr cylindrische Gestalt an und stehen wie Ziegelsteine dicht zusammengepresst radiär auf der Dotterperipherie. An etwas grösseren Follikeln zeigt sich die innerste Schicht des Protoplasmas dieser Zellen mehr homogen, von stärkerem Glanze, wie eine membranartige Lage, die es von dem Dotter abgrenzt. Man kann beim ersten Auftreten dieser membranartigen Lage constatiren, dass sie nicht überall von gleicher Dicke ist; auf kurze Strecken, namentlich zwischen je zwei einzelnen Zellen, scheint sie mitunter ganz zu fehlen. Bei weiter vorgerückten Bildungen ist indessen eine continuirlich geschlossene Membran vorhanden, welche das Follikelepithel vom Dotter vollständig zu trennen scheint. Ich sage absichtlich »scheint«, denn in der That ist, wie Beobachtungen an älteren Follikeln ergeben, die Trennung nur eine scheinbare und es liefern die Echsen in diesem Punkte eine sehr hübsche Ergänzung der bei den Vögeln gewonnenen Erfahrungen. Sowie nämlich die fragliche Dotterhaut eine nur irgendwie messbare Dicke erreicht hat, zeigt sie ganz den streifigen Bau der bei den Vögeln beschriebenen Zona radiata und zwar noch um vieles deutlicher. Bei Follikeln von ca. 8-10 Mm. Durchmesser ist es nun ausserordentlich leicht zu constatiren, dass die Zona radiata aus lauter kleinen parallel gestellten Stäbchen besteht, genau wie der Cuticularsaum der Darmepithelien, ein Vergleich, den schon GEGENBAUR, wie oben erwähnt, macht, und der in der That vollkommen zutrifft. Die Stäbchen, in welche die Zona radiata von Lacerta ungemein leicht zerfällt, lassen überall feine Canälchen oder, wenn man will, Lücken zwischen sich, was namentlich bei der Ansicht von der Fläche deutlich zu sehen ist, grade wie bei der Dotterhaut der Knochenfische. Fast stets bleibt die Zona radiata auf der Dotteroberfläche haften; man bekommt indessen auch Präparate, wo sie der Unterfläche der Epithelzellen anhängt. An den Stellen nun, wo diese Verbindung zerrissen ist, zeigt sich das merkwürdige Verhalten, dass von der Innenfläche des nunmehr ganz nackt zu Tage liegenden Zellprotoplasmas äusserst feine, kurze Fortsätze nach unten ragen, welche mir, da sie ein ganz anderes Aussehen - viel matter und weniger starr - darboten, als die Stäbchen der Zona radiata, als Protoplasmafortsätze der Epithelzellen erschienen, die in die Canälchen der

# III. Ovarium der Reptilien.

Zona radiata hineinragen. Wir werden bei den Barscheiern noch neue Thatsachen vorbringen, welche diese Deutung des von mir hier beschriebenen Bildes wahrscheinlicher machen. \*) Uebrigens findet man bei Lacerta in dem hellen Protoplasma der grossen Epithelzellen stets zahlreiche stark glänzende Elemente von derselben Grösse oder vielmehr Kleinheit, muss man wohl sagen, wie die kleinsten Dottermolekel, welche unmittelbar der Innenfläche der Zona radiata anliegen. Dass diese Molekel die Zona ebenso leicht passiren können, wie die Zinnoberkörnchen und Fettmolekel den Basalsaum der Darmepithelien, liegt auf der Hand. Mir ist es nach dem Vorstehenden indessen auch wahrscheinlich, dass die Protoplasmafortsätze der Epithelzellen direct bis an den Dotter hinanreichen und vielleicht dort ebenfalls noch sich in Dotterbestandtheile umformen. Eigenthümlich bleibt der feste Zusammenhalt der Membrana radiata mit dem Dotter; er kann jedoch bei der grossen Zähigkeit und Klebrigkeit des letzteren wohl erklärt werden.

Bei noch älteren Follikeln finden wieder dieselben Verhältnisse statt wie beim Vogel. Die Zona radiata wird allmählich immer schmäler und reducirt sich zuletzt auf eine dünne, anscheinend ganz homogene Lage, welche man in ihren ersten Anfängen schon in einer Schicht näher dem Epithel erkennt, während eine mehr dem Dotter zugekehrte Lage noch fein gestreift erscheint. Gleichzeitig scheinen auch die grossen Epithelzellen ganz aufgebraucht zu werden; zwischen Dotterhaut und bindegewebiger Follikelwand bleibt nur eine einschichtige Lage kleiner abgeplatteter Zellen übrig, möglicherweise jene kleineren Zellen, von denen vorhin die Rede war. Bei der Lösung des Ovarialeies bleibt diese Schicht im Calyx zurück. Ob auch eine äussere Basalmembran existirt, habe ich nicht entscheiden können.

Der Echsendotter, wenigstens der von mir untersuchten Species, ist viel consistenter als der Vogeldotter. Was mir aber von besonderer Bedeutung erscheint, namentlich gegenüber der von His vertretenen Auffassung des weissen Dotters, ist der Umstand, dass den Dotterkugeln die Inhaltskörper (Pseudokerne) fast vollständig zu fehlen scheinen. Nur bei äusserst wenigen habe ich dergleichen entdecken können. Ausserdem kann man hier viel klarer noch als beim Vogeldotter das allmähliche Heranwachsen der kleinen Dottermolekel

<sup>\*)</sup> Von grösstem Interesse ist hier der Vergleich mit LEVDIG'S (447 a) Beobachtungen über die Eihüllen des Blattkäfers, Timarcha tenebricosa Fabr., cf. l. c. p. 42, Taf. II, Fig. 7. Auf die innerste, unmittelbar den Dotter umgebende, zarte Haut folgt nach aussen zunächst eine homogene dicke Lage, eigentliches Chorion, dann eine dicke mit Porencanälchen durchzogene Haut, ivollkommen gleich der von mir sogenannten<sup>5</sup>Zona radiata. LEVDIG fand nun an den Follikelepithelzelfen, von denen aus er diese Haut als Cuticularbildung entstehen lässt, einen feinen, Flimmercilien zu vergleichenden Haarbesatz. »Durch methodisches Verfahren überzeugt man sich, dass die Härchen in die fragliche Eischicht, welche um diese Zeit noch weich ist, hineinragen. Ich schliesse nun, dass um diese cilienähnlichen Ausläufer der Zellsubstanz sich der von der Zelle abgeschiedene, zur Eihülle werdende Stoff absetzt. Indem dann später die Fortsätze des Protoplasmas schwinden, die secernirte Substanz aber erhärtet, wird dadurch die Stelle, wo ein solcher Ausläufer des Protoplasmas lag, zu einem Porencanal.«

zu den grösseren Dotterkugeln verfolgen. Von der inneren Fläche der Dottermembran an, wo die kleinsten Molekel liegen, bis zu den inneren Dotterschichten zeigen sich die Uebergänge in continuirlicher Reihenfolge, so dass es unmöglich erscheint, die Entstehung der Dotterkugeln anders zu nehmen, als es von GEGENBAUR und mir geschehen ist. So geben uns, wie wir sehen, die Reptilien die beste Stütze für die bei den Vögeln gewonnenen Erfahrungen.

# IV. Ovarium der Amphibien.

Die Eierstöcke von Rana tempor. und R. esculenta, welche mir vorzugsweise als Untersuchungsobject gedient haben, boten manches Bemerkenswerthe. Was zunächst ihr Verhalten zum Bauchfell betrifft, so muss bemerkt werden, dass bei den Fröschen ein viel grösserer Theil der Bauchhöhle den Charakter einer Schleimhaut hat, als bei den vorhin besprochenen Thierclassen, eine Eigenthümlichkeit, welche uns auch einige Aufklärung über die scheinbar so paradoxe Lage des Ostium abdominale Tubarum, hoch oben dicht unter dem Herzbeutel, zu geben geeignet ist. L. THIRY (204) hat meines Wissens zuerst darauf aufmerksam gemacht, dass das Peritoneum der weiblichen Frösche mit Flimmerepithel bekleidet ist, welches namentlich an der vorderen Bauchfläche sich findet, und dessen Flimmerstrom gegen die Tubarostien gerichtet ist. Schweigger-Seidel (187) hat, ohne die Thiry'sche Arbeit zu kennen, die Lagerung und Verbreitung des Flimmerepithels genauer beschrieben, und ich kann seinen Angaben durchweg zustimmen. Demnach bildet das Flimmerepithelium in der Bauchhöhle der Frösche keine continuirliche Lage, sondern einzelne Flimmerzelleninseln von unregelmässig polygonaler Form und sehr verschiedener Grösse sind über bestimmte Theile der Peritonealfläche, namentlich die vordere und seitliche (?) Bauchwand und einen Theil der Mesenterien ausgebreitet. Meist jedoch hängen, wie man sich an Silberpräparaten leicht überzeugen kann, die einzelnen Inseln durch ganz schmale Brücken zusammen. Das Bild des Präparats ist ein sehr zierliches, denn zwischen den schmäleren Mosaikfeldern der Flimmerzellen erscheinen die grösseren bekannten Zeichnungen des Peritonealendothels. Dabei überzeugt man sich ohne Weiteres, dass die Flimmerepithelzüge sämmtlich continuirlich von dem Tubenepithel ausgehen. Somit stellt die Bauchhöhle der Frösche halb einen Lymphsack, halb eine flächenhafte Fortsetzung der Genitalschleimhaut dar, die allmählich sich zum Ostium Tubae verengert und schliesslich röhrenförmig zur Tube selbst sich zusammenlegt. Es ist das ein merkwürdiges Verhalten der Abdominalhöhle, welches aber durch die Entwickelungsgeschichte, s. den

zweiten Theil, die vollständigste Aufklärung gewinnt. Die Flimmerung des Froschperitoneums ist zu jeder Jahreszeit in Thätigkeit und nicht etwa auf die Periode der Eilösung beschränkt, wie THIRY anfangs vermuthet hat. Dass die Flimmerung indessen mit der Fortbewegung der Eier zu thun habe, lässt sich aus der vorhin erwähnten eigenthümlichen Lage der Tubenöffnung schliessen, und ist auch von THIRY bereits durch die Beobachtung wahrscheinlich gemacht worden, dass man abgetrennte Froscheier, sobald sie in den Bereich der Flimmerung gebracht werden, ziemlich rasch nach den Tubenöffnungen hin fortwandern sieht.

Jedes Froschovarium bildet eine freibewegliche Platte, die krausenartig an einem breiten Stiel, durch welchen die Gefässe verlaufen, zusammengefaltet ist, und so auf den ersten Blick eine mehr rundliche Masse darzustellen scheint. Legt man die Falten aus einander, so sieht man leicht, dass das Ovarium aus zwei dünnen Blättern besteht, die an den freien Rändern des Organs in einander übergehen, und zwischen denen die Eier lagern. Beide Lamellen bilden sonach eine Art Sack mit einander, welcher aber selbst wieder abgeplattet ist, so dass sein Dickendurchmesser den eines ausgebildeten Froscheies nicht viel überschreitet. Die Froscheier liegen nicht frei zwischen den Lamellen, sondern haften entweder der einen oder der andern fest an; sie springen nur nach dem Binnenraume zwischen den beiden Blättern stark vor, so dass die äussere Oberfläche des Ovariums durch dieselben nicht ausgebuchtet wird, sondern ziemlich glatt und eben erscheint, während, wenn man eine der Ovariallamellen ablöst und sie umlegt, dieselbe durch die anhaftenden Eier eben so traubig erscheint, wie ein Hühnereierstock. Nur ist das Bild hier insofern modificirt, als die einzelnen beerenförmigen Eier alle von einer in die Fläche ausgebreiteten Membran entspringen. Bei den Fröschen verhält es sich also grade umgekehrt wie bei den Säugethieren, Vögeln und Reptilien; die Follikel (Eier) springen alle nach dem Binnenraume des Ovarialsackes vor. Der ganze Eierstock der Frösche hat so wenig gefässtragendes Gewebe, dass hier der Gegensatz zwischen den Eiern und dem Gerüst ausserordentlich scharf ausgeprägt ist, wie bei den Knochenfischen. Auf der andern Seite stehen vielleicht der Mensch und die grösseren nur selten gebärenden Säugethiere, bei denen die Gerüstmasse der Ovarien gegenüber den Keimanlagen in den Vordergrund tritt. Die Angabe RATHKE's (164), dass am vorderen Ende des Ovariums bei den Urodelen eine kleine Oeffnung vorhanden sei, durch welche die Eier aus dem Binnenraume des Organs nach aussen gelangten, beruht auf einem Irrthum, vgl. auch LEREBOULLET (107), v. WITTICH (223) und LEYDIG (114). Die äussere Oberfläche des Eierstockes erscheint glatt, spiegelnd und hat auch einen fast vollständigen Peritonealüberzug. Arg. nitric. lässt sehr bald die eigenthümlich geschwungenen Begrenzungslinien der Endothelzellen hervortreten. Ebenso leicht überzeugt man sich jedoch, dass an einzelnen Stellen von dem Stiel (Hilus) der Ovarien her die Flimmerzelleninseln hart an das Ovarium heran, ja hie und da auf den Rand desselben herauftreten; hier hört

aber jede Flimmerung auf. Statt dessen finden wir nun andere Gebilde. Man sieht nämlich von Strecke zu Strecke zwischen den mehr ausgebildeten Eiern, wenn man von der Peritonealseite her eine Eierstockslamelle im Flächenbilde betrachtet, kleinere oder grössere Inseln einer Art Pflasterepithel, welche die bekannte Zeichnung des Endothels mitunter unterbrechen. Dieselben vertreten jedoch keineswegs ein einfaches Epithel, wie sich gleich weiter zeigen wird. Der grösste Theil dieser anscheinenden Pflasterzellen liegt nämlich gar nicht an der Oberfläche nach Art eines Epithels, wie die Flächenansicht auf den ersten Blick glauben machen könnte, sondern erstreckt sich ganz flach und schräg, wie es die geringe Dicke der bindegewebigen Lamelle auch nur erlaubt, in die Tiefe, stellt also eigentlich einen Pflüger'schen Ovarialschlauch in optima forma dar. Meist geht, wie Silberpräparate darthun, das Endothel über diese Zelleninseln glatt weg; das ist jedoch nicht immer der Fall; im Gegentheil habe ich mitunter constatiren können, dass die oberflächlichsten dieser Pflasterepithelzellen zwischen den Endothelzellen frei zu Tage treten. -In Fig. 28 sind diese Verhältnisse wiedergegeben; bei a tritt eine Epithelinsel an die Oberfläche, e bezeichnet den Rand, mit welchem die Endothelzellen aufhören. Wie erwähnt, ist dieses Verhalten nur ein seltenes.

Wir treffen also hier auf eine scheinbar andere Anordnung, als bei den höheren Wirbelthieren. Der Eierstock hat kein Schleimhautepithel, sondern ist vom Peritoneum überzogen; er stellt einen Sack dar, wie bei den Knochenfischen, mit denen überhaupt die Amphibien, was den Bau der weiblichen Generationsorgane betrifft, die durchgreifendsten Analogien zeigen; nur liegt ein bemerkenswerther Unterschied darin, dass bei den Amphibien die Tube vom sackförmigen Ovarium getrennt ist, was sich übrigens bei den Lachsen wiederfindet. Ich werde im folgenden Capitel bei Besprechung der Knochenfische zeigen, in welcher Weise dieser scheinbar abweichende Bau des Ovariums mit dem Verhalten desselben bei den höheren Wirbelthieren in Einklang zu bringen ist.

Ein grosser Theil der Zellen in den erwähnten rundlich-schlauchförmigen Gruppen zeichnet sich durch seine Grösse aus, sowie durch die Grösse der Kerne. Zu bemerken ist hier, dass Kerntheilung in diesen grossen Zellen sehr häufig mit grösster Deutlichkeit zu sehen ist, so dass ich bestimmt hier eine Theilung der Kerne von Eizellen annehmen darf. Denn dass diese grösseren Zellen zu Eiern werden, lässt sich durch alle Entwickelungsstufen hindurch leicht verfolgen. Ein anderer Theil der Zellen bleibt hingegen klein und hat zugleich eine platte Form und ein sehr blasses Aussehen, so dass er unter den vielen grossen dunkel gekörnten Zellen (Eizellen) nur schwer zu sehen ist und es den Anschein hat, als ob alle Zellen eines solchen Schlauches zu Eiern sich heranbildeten. Bald wachsen zarte bindegewebige Fortsätze zwischen die einzelnen Eier eines Schlauches hinein und umschliessen je eines derselben sammt einer Anzahl der zarten, platten Zellen, und so entstehen die kleinen Primordialfollikel des Froschovariums, also ganz in derselben

## IV. Ovarium der Amphibien.

Weise wie bei den Säugethieren und Vögeln. Anfangs liegen dieselben dicht gedrängt beisammen und findet man gewöhnlich in ihrer unmittelbaren Nähe noch ein Stück des Zellenschlauchs, das noch nicht in einzelne Follikel sich gesondert hat. Sehr schwer ist es, die kleinen, ungemein platten Epithelzellen des primitiven Froschfollikels zu Gesicht zu bekommen; am besten gelang es mir immer noch an erhärteten und gefärbten Präparaten, obgleich man oft lange versuchen muss, ehe man ein gutes Präparat bekommt. An den mittelgrossen Follikeln ist das Epithel schon leichter zu sehen, und zwar hier am besten frisch. Stellt man die Oberfläche eines solchen Follikels ein, so erscheint dicht unter dem dünnen peritonealen Ueberzuge die sehr regelmässige Zeichnung eines Plattenepithels mit grossen, blassen, ovalen Kernen.\*) Auch hier bleiben die Zellen in radiärer Richtung sehr stark abgeplattet, so dass sie en profil kaum zu erkennen sind, zumal gegen den körnigen, dicht anliegenden Dotter zu. Von einer Dotterhaut ist bei diesen Follikeln von 0,25-05 Mm. Durchmesser noch Nichts zu sehen.

Je mehr die Follikel wachsen, desto schwieriger wird ihre Untersuchung wegen der nunmehr auftretenden Dotterplättchen und wegen des Pigments. Die Dotterplättchen sind anfangs sehr klein, kaum von den Elementarkörnchen des Dotters zu unterscheiden; je näher dem Follikelepithel zu oder später, je näher nach der Innenfläche der Dotterhaut hin, desto kleiner werden die bekannten glänzenden, krystallähnlichen Plättchen, und sie verhalten sich in dieser Beziehung ganz gleich den Dotterkugeln der Vögel und Fische, so dass man alle Uebergänge von den kleinsten Elementargranulationen bis zu den grössten Dotterplättchen vor sich hat. Ich glaube daher auch hier wie bei den Dotterkugeln der Vögel ein Wachsthum der Plättchen, die den Dotterkugeln ganz analog sind, vielleicht durch Aufquellung, annehmen zu dürfen. Das Protoplasma der Follikelepithelzellen ist vollkommen membranlos und geht unmittelbar in die Schicht kleinster Elementargranulationen über, welche am meisten peripherisch gelagert ist. Das bei den Batrachiern und Knochenfischen vorkommende räthselhafte dunkle kuglige Gebilde, der sogenannte »Dotterkern«, ist nur in den jüngeren Eiern deutlich zu sehen; später scheint es, wie auch ALLEN THOMSON angibt, vollkommen zu schwinden. Es ist mir ebenso wenig wie THOMSON gelungen, über seinen Ursprung oder Verbleib etwas Sicheres zu ermitteln.

Eine Dotterhaut entsteht erst bei den ziemlich ausgewachsenen Follikeln; dieselbe erscheint bei starken Vergrösserungen feinstreifig und zwar in radiärer Richtung. Sie bildet sich stets nach innen vom Follikelepithel und ist also in derselben Weise als eine Cuticularformation aufzufassen, wie die

<sup>\*)</sup> LEREBOULLET (107) hat dieses Epithel zwar gesehen, aber für einen Bestandtheil des Dotters erklärt. CRAMER (46) beschreibt es bereits 1848; die beste Darstellung vom Bau des Froscheies und namentlich von der Epithelialschicht des Follikels liefert Allen Thomson (205). Doch ist ihm, so wie allen anderen Beobachtern, die erste Bildung der Follikel und des Eies entgangen.

Zona pellucida des Säugethiereies und die Dotterhaut des Vogeleies. Gegen die feinkörnige äusserste Dotterlage ist sie ebenso wenig scharf begrenzt wie die Dotterhaut des Vogeleies, und sie hat dort das Aussehen, als setze sie sich allmählich aus den zusammengesinterten Elementargranulationen zusammen oder löse sich in die letzteren auf.

Den bekannten Angaben über das Keimbläschen beim Froschei vermag ich nichts Neues hinzuzufügen (vgl. namentlich die detaillirte Beschreibung von ALLEN THOMSON I. c.); eine Abgrenzung des ursprünglichen Protoplasmas der Eizelle gegen die später zutretenden Dotterelemente ist nicht gut möglich; beiderlei Bildungen scheinen aufs innigste mit einander zu verschmelzen, ähnlich wie es beim Säugethierei der Fall ist, wo man eine Abgrenzung des ursprünglichen Hauptdotters von den später hinzutretenden Elementen auch nicht mehr vornehmen kann. Das Ei der ungeschwänzten Batrachier nimmt daher, wie es scheint, eine Art Mittelstellung zwischen dem Ei der Vögel und dem der Säugethiere ein. Das, was wir Batrachierei nennen, ist der Gesammtinhalt des Graafschen Follikels abgesehen vom Epithel, grade wie das Vogelei. Doch lässt sich ein Unterschied zwischen Haupt- und Nebendotter, wie beim Vogelei, hier anatomisch nicht genau feststellen, wenn wir ihn auch genetisch annehmen müssen, und hierin ähnelt das Froschei dem Ei der Säugethiere.

Die Untersuchung mehrerer Tritonenarten, Tr. taeniatus und Tr. igneus, hat mir irgendwie bemerkenswerthe Unterschiede von den Anuren nicht ergeben; ich führe nur an, dass sich die ersten Entwicklungsstadien der Eier hier noch leichter beobachten lassen als bei den Fröschen.

# V. Ovarium der Fische.

Bekanntlich sind bei den Fischen, von denen ich leider nur einzelne Telecstier frisch untersuchen konnte, mehrere Typen der Verbindung der Ovarien mit den ausführenden Gängen vertreten. Ganz ähnlich wie bei den Säugethieren und den Vögeln ist das Verhalten bei den Selachiern (Chimären, Haien und Rochen). Die lange Tube hat ein trichterförmiges Ostium abdominale (bei mancher Species sind beide Ostien in eins verschmolzen); das Ovarium liegt in der Nähe und hat von den traubig vorspringenden Eiern ein dem Vogelovarium ähnliches Aussehen. Die Eier werden wahrscheinlich durch Flimmerung in das Tubenostium hinein befördert. Flimmerepithel auf den Bauchfellfalten in der Umgebung des Ovariums erwähnt z. B. OWEN (143), vol. I, p. 575, von Spinax acanthias. Bei den lebendig gebärenden Haien entwickelt sich am unteren Ende der Tube eine Art Uterus, in welchem der Fötus zur Entwicklung kommt. Ich zweißle nicht, dass bei diesen Fischen ganz dieselben Verhältnisse vorliegen, wie bei den Vögeln und beschuppten Amphibien; nur war es mir leider nicht möglich, mich von der Anwesenheit eines Keimepithels und der Entwicklung der Eier selbst zu überzeugen, da ich mir hier begreiflicher Weise keine Vertreter dieser Familien frisch verschaffen konnte.

Es folgen dann die Dipnoi (Lepidosiren und Protopterus) (vgl. HYRTL, Lepidosiren paradoxa, Prag 1845) und die Ganoiden (Amia, Acipenser, Spatularia, Polypterus, Lepidosteus). Bei ihnen scheinen ganz ähnliche Verhältnisse vorzuliegen, wie bei den Batrachiern; nur sind die Tuben kürzer, mit weiter Oeffnung. Die Eier müssen eine lange Strecke weit durch die flimmernde Bauchhöhle wandern, ehe sie in den Oviduct gelangen.

Zu einer dritten Gruppe gehören die Cyclostomen und Amphioxus. Bei ihnen ist die Tube nur sehr kurz, fast allein auf einen Porus genitalis, wie bei den Myxinoiden und Petromyzonten, beschränkt. Die Eier werden aus den Ovarien, die denen der Frösche analog gebaut sind, in die flimmernde Bauchhöhle entleert und durch den Porus genitalis nach aussen befördert. Bei Amphioxus kann man kaum mehr von einem Porus genitalis reden, da dieselbe Oeffnung (Porus abdominalis) hier zugleich der Wassercirculation dient.

Aehnlich wie bei den Petromyzonten sind die Verhältnisse bei den Aalen und Lachsen und einzelnen andern Teleostiern. Die Bauchhöhle der Lachse führt zum Theil Flimmerepithel, wie es z. B. C. Vogr (212) nachgewiesen hat, fungirt also sowohl als Tube wie auch als Lymphsack zu Sleicher Zeit, und in den Ovarien bietet die Eibildung am meisten Analogie mit der der Frösche, wie ich mich bei Anguilla fluviat. überzeugt habe.

Von den übrigen Knochenfischen, die einen vierten Typus repräsentiren, untersuchte ich Perca fluviatilis, Cyprinus carpio, Leuciscus erythrophthalmus und Esox lucius. Diese Species, so wie bei weitem die meisten Teleostier, haben einen von allen übrigen Wirbelthieren anscheinend vollkommen abweichenden Bau der Ovarien und Tuben, der auf den ersten Blick viel mehr an das Verhalten zahlreicher Evertebraten erinnert. Der den Tuben entsprechende, bald kürzere, bald längere Ausführungsgang geht nämlich direct auf das Ovarium über, wie der Samenleiter zum Hoden, so dass wir hier zum ersten Male in der Wirbelthierreihe einer Situation des Ovariums zu den Tuben begegnen, wie sie auch den übrigen Drüsen mit Ausführungsgängen zukommt. Am leichtesten zu übersehen ist das Verhalten z. B. bei Perca. Hier sind beide Ovarien in eins verschmolzen; dasselbe ist mit einer festen musculösen \*) Hülle umgeben, welche letztere unmittelbar in

<sup>\*)</sup> S. LEYDIG, Histologie, p. 508.

den kurzen Ausführungsgang, die Tube, sich fortsetzt. Bei den übrigen von mir untersuchten Species ist die Hülle so dünnwandig, wenn zwar auch muskulös, und sind die Ovarien so voluminös gegen den kurzen Ausführungsgang, dass das Verhältniss viel weniger klar zu Tage tritt. Für eine genauere Untersuchung ist besonders auch Esox zu empfehlen, dessen Eierstöcke nicht zu umfangreich sind und ebenfalls eine ziemlich feste Umhüllung besitzen. Führt man durch den hinter dem After gelegenen Genitalporus eine Sonde ein, so gelangt dieselbe zunächst in einen kurzen, sich zum Ovarium hin trichterförmig erweiternden Canal, den wir, mit Rücksicht auf die gleiche Bezeichnung des ausführenden Ganges bei den Fröschen, als »Tube« ansehen müssen. Bald stösst man nun auf das untere etwas verjüngte Ende des Ovariums, welches an die Innenfläche der ventralen Wand der Tube festgeheftet ist. Die Wandungen der Tube setzen sich in den Ueberzug des langen Ovariums ohne Weiteres fort und umgeben dasselbe von allen Seiten enganliegend mit Ausnahme einer Partie an der dorsalen Wand, genau der Schwimmblase entlang. Es bleibt da ein schmaler Canal frei, der von der eigentlichen Tube bis an das obere Ende des Ovariums sich erstreckt und in welchen man bequem eine gewöhnliche Sonde einführen kann. Längs dieses Canals ist auch die Ovarialumhüllung fest mit der Schwimmblase verbunden. Somit setzt sich der Tubarcanal beim Hecht an der Dorsalfläche des Ovariums bis zu dessen Spitze hin fort, und kann dieser Abschnitt am besten als »Ovarialcanal« bezeichnet werden. Tube und Ovarialcanal besitzen, wie bereits LEVDIG (414) angibt, ein schönes Flimmerepithel mit langen Wimperhaaren. Bei den übrigen von mir untersuchten Teleostiern erstrecken sich von der eigentlichen Tube aus an der dorsalen Wand auch noch canalartige flimmernde Fortsetzungen in das Gebiet des Ovariums hinein, jedoch nicht so deutlich wie beim Hecht und nicht in der Ausdehnung. Owen (143) theilt vom Lophius und Esox mit, dass das eiführende Stroma auf die ventrale Hälfte des Ovariums beschränkt sei, erwähnt jedoch den von mir so genannten Ovarialcanal nicht. Ebenso RATHKE (166), der den Canal beschreibt, aber das Flimmerepithel nicht kennt.

Diese Verhältnisse geben uns Fingerzeige, wie wir das Ovarium der Knochenfische im Verhältniss zu den Ovarien der übrigen Wirbelthiere aufzufassen haben. Die Teleostier bieten nicht etwa Homologien dar mit den Ovarien vieler Evertebraten; wir werden sehen, dass die Homologien zwischen diesen und den Wirbelthierovarien in den Pflüger'schen Schläuchen, resp. den Graafschen Follikeln der letzteren gesucht werden müssen; es lässt sich vielmehr das Ovarium der Knochenfische ganz ungezwungen auf die Verhältnisse der übrigen Vertebraten zurückführen. Das Keimepithel, welches, wie ich später zeigen werde, als gemeinsamer Ursprung für das Eierstocksepithel und das Epithel der Tube fungirt, ist bei den Knochenfischen stets in Continuität geblieben und hat sich nicht blos in der Tube, sondern auch in dem später eierzeugenden Theil mit den zunächst begleitenden Muskel- und Bindegewebsanlagen zur vollkom-

menen Röhre abgeschnürt, grade wie es sonst die Tube mit Ausnahme ihres Infundibulum allein zu thun pflegt. (Vgl. Theil II.) Denke man sich einfach die eierzeugende Epithelfläche mit ihrem vasculären Stroma nicht vom Ostium abdom. der Tube entfernt gelegen, sondern vielmehr innerhalb desselben als insuläre, besondere Abtheilung der Tubenschleimhaut --- wie wir das in der That bei einzelnen Säugethieren, s. diese, p. 9, finden, wo das Ovarium im Pavillon der Tube liegt - denken wir uns dann den Pavillon ebenfalls geschlossen, so haben wir das Verhältniss wie bei den Teleostiern. Am besten passt dieser Vergleich auf die von RATHKE (166) beschriebenen Eierstöcke von Scorpaena Scropha und Lepadogaster biciliatus. Hier liegt der eigentliche Eierstock (Kern RATHKE, Keimlager v. BAER) inmitten eines weiten Sackes, der dem Eierstockssack (Tubensack) der übrigen Teleostier entspricht, jedoch nur an einer Stelle mit dem Kern verwachsen ist. Bei den Knochenfischen also muss das Ovarium als in der sehr grossen Pars infundibuliformis der Tube eingeschlossen gedacht werden. (Vgl. auch LEVDIG, Histologie, p. 516). Was hier auf den ersten Blick störend erscheinen könnte, ist die relativ so bedeutende Grösse des Ovariums gegen die Tube, doch kann natürlich dieses Grössenverhältniss in der Auffassung der Sache, wie sie hier eben dargestellt wurde, Nichts ändern. So steht also auch das Verhalten der Ovarien und der Tube bei den Teleostiern in vollkommener Homologie zu den übrigen Vertebraten.

Das Ovarium der Aale und Lachse bildet eine gekräuselte lange Manschette, die zur Basis ein derbes, fibröses Band hat. RATHKE (163) und v. BAER (7) führen diese Bildung auf die Ovarien der übrigen Knochenfische zurück, indem sie sich einen Ovarialsack der letzteren der Länge nach aufgeschlitzt denken. Es ist das meiner Ansicht nach nicht richtig. Der Aal z. B. besitzt, wie die Frösche, einen vollständigen Peritonealüberzug auf seinem Ovarium; er müsste aber einen Keimepithelüberzug führen, wenn RATHKE mit seinem Vergleich Recht hätte, da der Ovarialsack der übrigen Teleostier innen mit ächtem Epithel bekleidet ist. Man muss im Gegentheil sich die Ovarien der Lachse, Aale, Ganoiden und Frösche ebenso wie die der Teleostier als Säcke vorstellen, die aus einer von allen Seiten her nach der freien Fläche umgeschlagenen und zusammengewachsenen, mit Keimepithel überzogenen, langen Ovarialplatte entstanden sind, so dass das Epithel nach innen zu liegen kam. Bei den meisten Teleostiern geschieht das in Continuität mit der Tube; bei den Lachsen etc., Ganoiden und Fröschen isolirt von der letzteren.

Die Entwicklung der Eier geht bei den von mir untersuchten Species genau so vor sich wie bei den Fröschen. Am besten lässt sich das bei Esox nachweisen. Man kann hier leicht ein Stück der Wandung des Ovarialcanals mit dem daranstossenden Theile des eigentlichen Ovariums im Zusammenhange herauspräpariren. So weit der Ovarialcanal reicht, ist dessen Innenwand, wie erwähnt, mit Flimmerepithel ausgekleidet, das an der Grenze gegen das eigentliche Ovarium durch ein ganz blasses, glattes Pflasterepithel ersetzt wird, das nur schwer sichtbar ist. Ob dasselbe ganz continuirlich die Innenfläche der Ovarialwand mit allen bindegewebigen Vorsprüngen zwischen den zahl-

reichen Eiern überzieht, habe ich mit Sicherheit nicht feststellen können, doch lässt sich von Strecke zu Strecke eine solche Epithelialbekleidung deutlich wahrnehmen. Grade wie beim Eierstock der Frösche finden sich nun zahlreiche kuglige oder schlauchförmige Anhäufungen von dunkelgekörnten grösseren Zellen in die bindegewebige Wandung des Ovariums eingelassen, die mit den epithelialen Zellen der Innenwand in directer Verbindung stehen, mitunter aber auch ganz isolirt, ohne allen Connex mit einer allgemeinen Epithelauskleidung, angetroffen werden. Auch hier unterscheidet man bald die Primordialeier als durch ihre Grösse und die Grösse des Kerns ausgezeichnete Zellen, gewöhnlich mehrere in einem solchen Haufen; dazwischen kleine, ganz blasse Zellen, die wiederum den eben geschilderten Epithelzellen vollkommen gleichen. Durch das Zwischenwuchern bindegewebiger Septa werden dann nach und nach, ebenso wie bei den Fröschen, die einzelnen Primordialeier mit den umgebenden Epithelzellen zu den kleinen Primordialfollikeln abgeschieden, die sich von denen der Frösche durch Nichts unterscheiden. Bis zu einer gewissen Grösse, etwa 0,25-0,5 Mm. beim Hecht, sind Unterschiede beiderseits kaum anzugeben. Die Follikel haben aussen eine zarte gefässführende, bindegewebige Wand; dann folgt das Follikelepithel als sehr plattzellige, äusserst dünne Lage, die noch am besten frisch in der Flächenansicht zu erkennen ist, dann der sehr feinkörnige Dotter, darin das grosse Keimbläschen, das ganz in seinem Verhalten an das der Frösche erinnert. Die platten, äusserst zarten Follikelepithelzellen der jüngeren Follikel sind bei M. v. HEMSBACH (126) abgebildet vom Goldfischfollikel, gut beschrieben auch von Allen Thomson (205). Ich finde jedoch nirgends eine richtige Angabe über die erste Entstehung der Eier bei Fischen. A. THOMSON lässt auch hier das Keimbläschen zuerst sichtbar werden. - Die grösseren reifen Follikel unterscheiden sich in mehreren Punkten von den Froschfollikeln, vor Allem zunächst durch das bedeutend stärkere Hervortreten des Follikelepithels. Die Zellen des letzteren nehmen an Grösse zu, erreichen eine cubische, zuweilen kurz cylindrische Form und treten eben so deutlich hervor wie beim Vogel- oder Säugethierfollikel. Zugleich sieht man die ersten Spuren der Dotterhaut und zwar nach innen vom Follikelepithel. Die Dotterhaut der Fische ist sehr zierlich und deutlich radiär gestreift; sie ist, ebenso wie die Dotterhaut der Vögel, eine vom Follikelepithel ausgehende Cuticularbildung, wie auch Allen Thomson richtig vermuthet, l. c. p. 403, Vogt und PAPPENHEIM dagegen, l. c. p. 364, mit Unrecht verneinen. Die feine Streifung beruht auf der Anwesenheit von Porencanälchen, in denen zarte Protoplasmafäden stecken, die einerseits mit den Epithelzellen des Follikels, andererseits mit der feinkörnigen Dottermasse in directer Verbindung stehen, die zunächst der Innenfläche der Dotterhaut anliegt. Es sind hier ganz dieselben Verhältnisse wie beim Vogelfollikel. Eine dünne zweite Dotterhaut, welche unmittelbar den Dotter umhülle, innen von der streifigen dicken Dotterhaut, wie sie RANSOM, vgl. bei Allen THOMSON, und v. BAER (7) annehmen, habe ich nicht

auffinden können.\*) Die feinkörnigen Dottermolekel wachsen weiter zum Innern des Eies hin allmählich zu den bekannten Dotterplättchen heran, die dann bei reifen Eiern in grösster Menge zu vollständigen Dotterkugeln aufquellen und ganz denen der Vögel gleichkommen. Um das Keimbläschen herum bleibt als »Hauptdotter« stets eine gewisse Menge feinkörnigen Protoplasmas unverändert erhalten, und findet man auch stets zwischen den Dotterkugeln zerstreut immer noch eine mehr oder minder bedeutende Masse feinkörniger Elemente angehäuft.

Bei Perca ist ausser der eigentlichen Dotterhaut noch eine besondere äussere Eihülle vorhanden, die aber im Princip des Baues von der Dotterhaut, so viel ich sehe, nicht abweicht. Auch diese Hülle, ungleich dicker als die Dotterhaut, zeigt sich als homogene Cuticularsubstanz mit sehr deutlichen langen Protoplasmafäden durchsetzt, die den Anschein radiärer Canälchen erzeugen.\*\*) Aufs deutlichste ist hier zu sehen, wie diese Protoplasmafäden mit den später ziemlich verkümmernden Resten der Follikelepithelzellen, von denen offenbar auch diese Hülle abzuleiten ist, zusammenhängen. Zuweilen schien es mir, als ob zwischen der eigentlichen Dotterhaut und dieser dicken äusseren Hülle eine kleine flache Ausbreitung körnigen Protoplasmas vorhanden wäre, in welche die erwähnten Fäden ausliefen.

# VI. Vergleichende Deutung der Eier der Vertebraten.

Ueberblicken wir die Formation der Eier bei den einzelnen Vertebraten, so ergeben sich zwei differente Typen \*\*\*) und zwar a) die Eier der Säugethiere, b) die Eier der übrigen Vertebraten. Das Eigenthümliche

\*\*\*) Die Eier der lebendig gebärenden Selachier kann ich hier nicht in Betracht ziehen, da ich über kein Untersuchungsmaterial verfügte; ob diese sich also mehr an die Säuge-

Waldeyer, Eierstock und Ei.

6

<sup>\*)</sup> Ich bedaure, dass mir die späteren Arbeiten RANSOM'S »The structure and growth of the ovarian ovum in Gasterosteus Leiurus«, Quart. Journ. of Mikrosk. Sc. Jan. 4867 und »On the Ovum of Osseous Fishes« Lond. Phil. Transact., P. II, 4867, nur im kurzen Auszuge des HUMPHRY-TURNER'schen Journal of anatomy and physiology, Vol. II, p. 476 und p. 400 zugänglich gewesen sind. Demnach fasst RANSOM das Fischei im Ganzen als Zelle auf, das Keimbläschen scheine sich zuerst zu entwickeln; die feinere innere Dotterhaut behält RANSOM bei und vergleicht sie dem Primordialschlauch der Pflanzenzellen. Die streifige äussere Dotterhaut »seems to grow interstitially and not by accretion upon either surface or gradual transformation of the surface of the yelk ball.«

<sup>\*\*)</sup> v. BAER beschreibt die Canälchen zuerst als lange, schmale, dunkle Flecken, s. Entwickelungsgesch. der Fische p. 7. Dann hat sie C. Vogr, Embryologie des Salmones 1842 (citirt bei J. Müller) nach Analogie der von VALENTIN im Panzer des Flusskrebses so gedeuteten Gebilde als Röhrchen angesehen. Die erste genaue Beschreibung bei Perca rührt von J. Müller her, der auch angibt, dass eine eiweissartige Masse in den Röhren stecke, Von einer Analogie mit der Dotterhaut der Vögel und dem Zusammenhang der Protoplasmafäden mit dem Follikelepithel jedoch Nichts erwähnt. Vgl. auch REMAK (174), der gleichzeitig mit J. Müller diese Canälchen bei Gobio fluviatilis gesehen hat.

des zweiten Typus ist, dass die Dotterhaut vom gesammten Follikelepithel gebildet wird, und also das Primordialei mit allen vom Follikelepithel gelieferten Zuthaten umschliesst. Das, was wir beim Typus *b* als »Ei« bezeichnen, ist mit einem Worte der Inhalt des Graafschen Follikels mit Ausnahme des Follikelepithels, welches nach Ausstossung des Eies bei allen Thieren, wenigstens zum grössten Theil, im Follikelraum zurückbleibt.

Hingegen ist für den ersten Typus, a, charakteristisch, dass die Dotterhaut nur von einem Theile des Follikelepithels, dem Discus proligerus, gebildet wird und zwar bereits in einer sehr frühen Entwickelungsperiode des Eies. Somit wird das Primordialei der Säugethiere schon sehr früh vom Verkehr mit dem übrigen Follikelinhalt abgesperrt, und man kann fragen, ob nicht, abgesehen von der Dotterhaut, der Zona pellucida, das reife Säugethierei einfach als ein nur etwas gewachsenes Primordialei anzusehen wäre. Ich habe mich vorhin, p. 47, gegen diese Auffassung ausgesprochen, indem ich es für wahrscheinlich halte, dass auch dem Säugethierei Nebendotterelemente von den Zellen der Membrana granulosa durch Apposition zugesellt werden und dasselbe somit seinen einfachen Zellencharakter verliert. Ein einfaches Grössenwachsthum des Primordialeies würde ihm meiner Auffassung nach diesen Charakter nicht nehmen. Es ist wohl zu unterscheiden zwischen dem Wachsthum einer Zelle durch Aufquellen ihrer früheren und Aufnahme gleichartiger neuer Bestandtheile mit vollständiger Assimilation der letzteren, so dass der frühere Kern auch jetzt noch Centralpunkt der vergrösserten Zelle bleibt, und der Vergrösserung einer Zelle durch Apposition neuer, sich nicht assimilirender Bestandtheile. Mit der Erklärung von CRAMER (47), dass eine Zelle so lange eine einfache Zelle bleibt, so lange ihr Kern sich nicht ändert, die ungefähr auf dasselbe hinauskommt, wie die Auffassung von MECKEL v. HEMSBACH (126) vom Wesen einer Zelle, s. l. c. p. 428, kann auch v. NATHUSIUS seine Auffassung des gelegten mit Kalkschale etc. versehenen Eies als einfacher Zelle rechtfertigen. Wir müssen hier strenger unterscheiden, sonst kommt man zu ganz unhaltbaren Consequenzen.\*) Nehmen wir als festgestellt an, dass das Säugethierei ebenfalls einen vom Primordialei verschiedenen Nebendotter enthalte, so ist, streng genommen, nur ein gradueller Unterschied zwischen allen den Dingen, welche wir bei den verschiedenen Vertebraten »Eier« nennen, im Augenblick wo sie das Ovarium verlassen, also zwischen den sogenannten reifen »Eierstockseiern.« Die einen enthalten nur mehr, die anderen weniger Nebendotter ausser dem Primordialei; das eine Extrem repräsentiren die Säugethiere, das andere die

82

thiereier anschliessen oder dem zweiten Typus anzureihen sind, muss weiteren Beobachtungen überlassen bleiben.

<sup>\*)</sup> MECKEL (126) z. B. erklärt die Eier der Frösche für einfache Zellen, während er denen der Vögel die Zellennatur abspricht, und doch ist der Bildungsmodus des Dotters in beiden Fällen genau derselbe; allerdings fasst MECKEL die Dotterelemente der Vögel, wie wir sahen, als Zellen auf.

Vögel. Ein wesentlicher Unterschied existirt aber nicht; man wird einen solchen wenigstens nicht in der verschiedenen Grösse der Keimbläschen und in dem Verhalten des Keimflecks suchen wollen. So nun glaube ich in der That die reifen Eierstockseier auffassen zu müssen. Alle sind wesentlich gleiche, jedoch zusammengesetzte Bildungen, keine einfachen Zellen. Sie bestehen alle aus folgenden Theilen: 1) dem Primordialei mit Keimbläschen und zu einer gewissen Zeit auch mit Keimfleck; dieses entspricht vollkommen einer ächten einfachen Zelle mit Protoplasma, Kern und Kernkörperchen; wir wollen die von His zweckmässig eingeführte Bezeichnung »Hauptdotter« für das Protoplasma des Primordialeies hier adoptiren; 2) den accessorischen Theilen, d. h. dem Nebendotter und der Dotterhaut. Beides sind directe Abkömmlinge des Follikelepithels. Zu diesen accessorischen Theilen kommen dann später bei vielen Thieren noch weitere, den Eileitern angehörige Eileiterhüllen, REICHERT (169). Berücksichtigt man die erste Entwicklung der Eier, wie ich sie hier dargestellt habe, so treffen allerdings Primordialei und accessorische Theile wieder in einem gemeinsamen Ursprunge, dem Keimepithel, zusammen.

Der Unterschied zwischen den beiden oben aufgestellten Typen, *a* und *b*, reducirt sich also nach meiner Auffassung auf einen wohl wenig bedeutsamen Umstand, dass sich nämlich beim Säugethiertypus nur ein Theil des Follikelepithels an der Bildung der accessorischen Elemente betheiligt. Dadurch zerfällt frühzeitig der Follikelinhalt in zwei ganz verschiedene Theile, die Pars proligera, das ist »Discus proligerus«, und die Pars follicularis.

Der Discus proligerus, wenigstens in seinen zunächst das Ei umgebenden Zellenlagen, findet sein Homologon im gesammten Follikelepithel der übrigen Vertebraten, während der Liquor folliculi Graafiani der Säugethiere keine vollkommen gleichwerthige Bildung bei den übrigen Vertebraten aufzuweisen hat.

Selbst für den Fall, dass ein wirklicher Nebendotter beim Säugethierei sich nicht aufrecht erhalten liesse, bliebe die vorliegende Auffassung ungestört, denn die vollständige Homologie der Zona pellucida mit der Dotterhaut der übrigen Vertebraten wird man bei unbefangener Würdigung der Sachlage nimmermehr läugnen können. Die Dotterhaut ist aber jedenfalls eine nicht dem ursprünglichen Primordialei angehörige, sondern ihm von aussen aufgelagerte Bildung.

Der alte Streit, wie das Vogelei gegenüber dem Säugethierei aufzufassen sei, ist in der gewöhnlichen Fragestellung ein müssiger. Die Frage nach dem Verhalten des reifen Eierstockseies der Säugethiere und dem der Vögel (und auch der übrigen Vertebraten) muss von der, ob dieses Eierstocksei eine einfache Zelle sei oder nicht, vollkommen getrennt werden. Dann ergibt sich die Lösung, wie ich glaube, in der einzig richtigen Weise auf dem hier betretenen Wege.

6 \*

In Bezug auf die Oogenese wird es genügen, einfach darauf aufmerksam zu machen, dass sie bei sämmtlichen Vertebraten dieselbe ist; überall ist es das Eierstocksepithel oder, wie ich es nenne, Keimepithel, von welchem sowohl die Primordialeier, als auch die accessorischen Theile direct ihre Abstammung nehmen. Die Primordialeier entstehen immer zuerst, direct aus den Keimepithelzellen; die Follikel mit den accessorischen Theilen sind spätere Bildungen. Es bewährt sich so das Wort v. BAER's (3), p. 19, »Quid prius adsit, utrum mammalium ovulum, an vesicula Graafiana, num unquam oculis perspici possit humanis nescio. . . Observationibus deficientibus, cum hypothesin substituere licet, ovula priora esse crediderim.« Diese Hypothese hoffe ich zu einem feststehenden Satze erhoben zu haben.

Ich bedaure nur, aus Mangel an Zeit meine Untersuchungen nicht auch auf die frühesten Entwickelungszustände der Batrachier und Fische haben ausdehnen zu können. Vielleicht ist es mir später möglich, diese Lücke auch noch selbst auszufüllen.

Ebenso wie GEGENBAUR (66) komme ich zu dem Resultat, dass ein wesentlicher Gegensatz zwischen den Eiern der Säugethiere und denen der übrigen Vertebraten nicht existirt, dagegen differiren wir diametral in der Auffassung der Zellennatur des Eies. Nach GEGENBAUR sind alle Eier einfache Zellen. Bei der Entscheidung dieser Frage kommt es aber grossentheils auf die Definition des Begriffes »Zelle« an, welche man als maassgebend angenommen hat; vgl. auch darüber die Bemerkungen von ALLEN THOMSON, I. C. p. 135, welche jedoch der Auffassung der Eier als einfacher Zellen nicht günstig sind. ALLEN THOMSON unterscheidet drei Hauptgruppen von Eiern: 4) Small yolked ova (Säugethiere, Mollusken, Entozoen, Echinodermen, Akalephen etc.); 2) Large yolked ova (Vögel, beschuppte Amphibien, Knorpelfische, Cephalopoden (?)); 3) Middle-sized yolked ova (Batrachier, Knochenfische, höhere Cruster, Arachniden, Insecten). Aehnlich theilt MILNE EDWARDS (56) ein in Oeufs in complets (Mammalia und einige Fische), Oeufs complets à grand vitellus; hierzu rechnet er aber nur die Vögel und Cephalopoden; endlich Oeufs complets à petit vitellus (Reptilien (!), Batrachier, die meisten Fische und fast alle Evertebraten). Genetisch lassen sich diese Eintheilungen nicht halten. VALENTIN, Entwickelungsgesch. p. 27, betonte schon sehr richtig die vollkommene Identität des Primordialeies bei Vögeln und Säugethieren. DE LA VALETTE ST. GEORGE (209) erklärt ebenfalls die Eier für einfache Zellen, während BISCHOFF, ausgehend von der Idee, dass das Keimbläschen eine einfache Zelle sei, dieselben für complexe Gebilde hält. ROBIN (177), mit dem ich hier vollkommen übereinstimme, erklärt die Primordialeier ebenfalls für einfache Zellen, dagegen die reifen Eierstockseier für zusammengesetzte Gebilde. Was den Unterschied zwischen dem Vogel- und Säugethierei angeht, so hat, wie es scheint, FILIPPO DE FILIPPI (60) die Ursache der Differenz wesentlich in demselben Punkte gesucht wie ich, nämlich im Discus proligerus.

84

Für die Ovarien der Evertebraten habe ich mich auf die Typen der Arthropoden, Mollusken und Würmer beschränkt, da hier die Vergleichung mit den Wirbelthieren am nächsten liegt und mir geeignetes Material am besten zur Hand war.

Eine fast bis ins Detail auszuführende Analogie mit den niederen Wirbelthieren, insbesondere den Knochenfischen, bietet Astacus fluviatilis. Das länglich sackförmige, aus zwei symmetrischen Stücken verschmolzene Ovarium liegt dicht unter dem Rückenschilde am Ende des Thorax; es geht nach den Seiten in die beiden ziemlich weiten Oviducte über, welche je an den Hüftgliedern des dritten Beinpaares münden. Die Eier, durch ihre Grösse und Form schon äusserlich denen der Knochenfische sehr ähnlich, entwickeln sich von der Innenfläche des Ovarialsackes aus und springen ebenso nach innen vor wie bei den Knochenfischen. Die Entwickelung derselben ist ebenfalls eine vollständig analoge. Die Oviducte besitzen ein schönes Pflasterepithel, das continuirlich auf die Innenwandungen des Ovarialsackes sich fortsetzt, dort aber eine mehr rundliche Form seiner einzelnen Zellen zeigt. Ueberall in den Wandungen des Ovariums, eingebettet zwischen die mehr oder minder entwickelten Eier, zeigen sich kleine Zellengruppen ganz von der Beschaffenheit dieses Epithels, die auch stellenweise mit dem letzteren noch im Zusammenhange zu sehen sind, so dass sie wie kleine blindsackige Zellenschläuche (Pflüger'sche Schläuche der Vertebraten) sich ausnehmen. An der Uebergangsstelle gegen den Oviduct, wo man oft die jüngsten Eier antrifft, zeigt sich nun, dass eine oder mehrere Zellen dieser kleinen schlauchförmigen Gruppen sich vergrössern und durch die Grösse ihres Kerns und ihr dunkleres Protoplasma als Primordialeier sich erweisen. Man findet in der That von diesen Primordialeiern an bis zu den reifen Formen alle möglichen Uebergänge; erkennt aber sofort um dieselben auch einen Kranz ganz kleiner blasser Zellen, offenbar die übrigen der in den kleinen Schläuchen zusammenliegenden Zellen, die sich nun, gerade wie bei Fröschen und Knochenfischen, zum Follikelepithel um das Primordialei formiren. Peripherisch werden diese Primordialfollikel begrenzt von einer zarten aus dem Ovarialstroma herstammenden Bindegewebskapsel, so dass in der That eine vollkommene Gleichheit mit den Primordialfollikeln der Vertebraten existirt. Anfangs sind die Follikelepithelzellen ungemein platt und blass wie bei den Fischen und nur sehr schwer zu erkennen. Das Primordialei stösst dann mit seinem Protoplasma ohne alle Dottermembran nackt an die Follikelepithelzellen an, und es wird, wie ich annehmen darf, auch von diesen neue Dottermasse dem Ei apponirt. Bei grösseren Eiern, von 0,25-0,5 Mm. Durchmesser, ist das

Follikelepithel bedeutend gewachsen und besteht nunmehr aus gut gesonderten, fast kubischen Zellen. Man sieht nun, sowohl nach innen als nach aussen vom Epithel, eine dünne, wie es scheint, structurlose Basalschicht auftreten. Die innere ist die Dotterhaut, doch ist dieselbe so dünn, dass ich bis jetzt eine radiäre Streifung daran nicht wahrzunehmen vermochte. Zunächst der Dotterhaut liegt eine ganz feinkörnige hellere Schicht, der von His sogenannten Zonoidschicht bei Vögeln entsprechend; weiter nach innen finden sich immer grössere Dottermolekel, so dass die grössten, schön ausgebildeten Dotterkugeln in der Nähe des grossen Keimbläschens liegen; auch hier glaube ich eine Vergrösserung der kleineren Molekel durch Quellungsvorgänge annehmen zu können. Das Keimbläschen enthält immer mehrere Keimflecke. Ich begnüge mich mit der Angabe dieser Verhältnisse, da es nicht in meinem Plane liegt, eine detaillirte Beschreibung des Eies von Astacus zu geben; es handelt sich darum, diejenigen Punkte hervorzuheben, welche für eine Vergleichung mit der Eibildung der Vertebraten zu verwerthen sind.

Bei anderen Crustaceen liegen einfachere Verhältnisse vor. So erinnert die von CLAUS (42) geschilderte Eibildung bei den Copepoden vielfach an die Oogenese der Nematoden (s. weiter unten). Bei den Copepoden finden sich im hinteren Ende des Keimstockes Keimbläschen von zähflüssigem Protoplasma umgeben, welches letztere um die einzelnen Bläschen noch nicht distinct gesondert ist. CLAUS ist geneigt, auch eine Theilung der Keimbläschen, wie sie bei den Nematoden vorkommt, anzunehmen. Erst weiter abwärts, in den Eiröhren, treten in dem Protoplasma, welches ich »Dotterprotoplasma« zu nennen vorschlage, die dunkleren Dottermolekel auf. Wir werden genauer auf diese Disposition der Eierstöcke bei den Nematoden eingehen. Auch bei den Daphniden müssen meistentheils ein Keimstock und ein dotterbereitender Theil, der »Dotterstock« unterschieden werden; bei andern fehlt ein eigentlicher Dotterstock, z. B. bei Sida crystallina. Uebrigens treten die jüngsten Eier im Keimstock gleich als vollendete Zellen mit Kern, Kernkörperchen und Dotterprotoplasma auf; nur ist letzteres um die einzelnen Kerne ebenso wenig scharf gesondert wie bei den Copepoden. Vgl. F. LEVDIG (116).

Unsere bessere Kenntniss der Entwickelung der Insecteneier datirt von den Arbeiten F. STEIN's und HERM. MEYER's.

STEIN (197) wies zuerst mit Bestimmtheit das Epithel der Eiröhren nach und unterschied Eizellen und Dotterzellen als Inhalt der Eiröhren, lässt aber, wie ich bei LEYDIG (117 a) finde — die Originalarbeit STEIN's habe ich nicht eingesehen — (bei Orthopteren) die Dotterbildung von den Epithelzellen ausgehen, was auch LUBBOCK, Phil. transact. 1859, für möglich hält. MEYER (130) beschreibt in den sich entwickelnden Eischläuchen der Lepid opteren kleinere und grössere Kerne in eine diffuse eiweissartige Masse eingebettet (offenbar Zellen, deren Protoplasma noch nicht um die einzelnen Kerne scharf abgegrenzt ist). Später soll um jeden Kern eine Zellhülle auftreten. Die kleineren Zellen bleiben nun unverändert und gestalten sich zu den Epithelzellen der langen, röhrigen Ovarialschläuche. Die

grösseren Zellen entwickeln endogen eine Anzahl Tochterzellen, wobei die Wandung der Mutterzelle schwindet. Jetzt schnürt sich der Ovarialschlauch um die einzelnen Tochterzellengruppen ein, so dass er das bekannte rosenkranzförmige Aussehen erhält. In jedem abgeschnürten Theil (offenbar Analogon des Graafschen Follikels bei den Vertebraten) wird nur eine der Tochterzellen, und zwar stets die am meisten nach unten (das heisst dem Ausführungsgange am nächsten) liegende, zum ausgebildeten Ei (wahres Ei, MEVER), die übrigen (Dotterzellen, STEIN) gehen durch Fettmetamorphose abortiv zu Grunde. Das Follikelepithel bildet später die Eihüllen. LUBBOCK und HUXLEY, s. bei CLAUS (40), führen die grösseren Zellen, die nachher zum Theil zu Eizellen sich umgestalten, zum Theil, wie MEYER angab, abortiv zu Grunde gehen, direct auf die Epithelzellen der Eiröhren zurück ; sie seien nur modificrte Epithelzellen. Daneben betrachtet aber Lubbock die in jedem Follikel zu oberst liegenden grösseren Zellen, die nicht zu Eiern werden, sondern nach MEVER abortiv zu Grunde gehen, als »Dotterbildungszellen« (vitelligenous cells). Seither, da sich an LUBBOCK die meisten Neueren angeschlossen haben, bezeichnet man in jedem Eiröhrenfollikel vielfach den oberen Theil, wo die Dotterbildungszellen liegen, als »Dotterfach«, den unteren als »Eifach« oder als »Keimfach«. LUBBOCK fand auch, dass das Ei mit diesen Dotterbildungszellen oft durch stielförmige Verlängerungen zusammenhängt. CLAUS (40), der für die Aphiden am meisten den Anschauungen von Lubbock folgt und sie mit grösster Consequenz durchgebildet hat, meint. dass durch diesen Strang das Ei von den Dotterbildungszellen her mit Dotter versehen werde und erinnert an die weiter unten zu besprechende Rhachis der Nematoden.

Die Eiröhren der Cocciden besitzen nach der Darstellung von CLAUS (40) ein oberstes blindgeschlossenes Fach »Endfach«. Die Innenfläche desselben ist, vgl. die Abbildung von CLAUS, Fig. 7, Taf. VI, von einem zarten blassen Epithel ausgekleidet, das sich continuirlich weiter nach abwärts in das Epithel der bereits mit entwickelten Eiern gefüllten Abtheilungen des Ovariums fortsetzt, aber, wie schon MEYER für die Lepidopteren hervorhob, um die eigentlichen Eizellen herum eine veränderte, deutlich cylindrische Form zeigt. Ausserdem liegen nun in dem Endfach ca. 6-7 grosse Zellen mit klaren Kernen und Kernkörperchen, »Dotterbildungszellen « CLAUS; unmittelbar darunter, im Zusammenhange mit den Dotterbildungszellen, nur durch eine kleine Einschnürung von ihnen getrennt, das jüngste Ei. Sowohl die Dotterbildungszellen als auch die Eizelle sind nach CLAUS modificirte Epithelzellen des Endfaches; sie stehen nicht als besondere Zellen den Epithelzellen gegenüber, sind auch nicht Product einer Mutterzelle, wie MEYER es angegeben hatte. CLAUS sagt darüber I. c. p. 47: »Freie Keimbläschen ohne Protoplasmaumlagerung habe ich niemals beobachtet, und es unterliegt keinem Zweifel, dass das Ei als membranlose Zelle aus einer modificirten Epithelialzelle seinen Ursprung nimmt.« --- Uebrigens stellt CLAUS die Dotterbildungszellen ihrer genetischen und morphologischen Bedeutung nach mit der Eizelle zusammen, wenn sie gleich functionell von ihm als etwas Besonderes »als dotterbereitende Drüsenzellen« angesprochen werden. Ganz ähnlich wie CLAUS für die Aphiden stellt L. LANDOIS (104) die Eibildung bei Pediculus vestimenti dar.

Aus WEISMANN'S bekannter bahnbrechender Arbeit (220) hebe ich zunächst hervor, dass die schon von HEROLD für die Lepidopteren geäusserte Ansicht, dass die Geschlechtsorgane bereits bei der ersten Entwicklung der Insecten angelegt würden und sehr frühzeitig zu unterscheiden seien, für die Musciden bestätigt wird, ebenso neuerdings von Bessels (18) für Lepidopteren. Nach WEISMANN sind die ersten Anlagen der Ovarien bei den Musciden solide Zellengruppen mit einer als Cuticularbildung zu betrachtenden äusseren Hülle. In dieser Zellenmasse differenziren sich dann walzenförmige Zellenschläuche, deren Inhalt ebenfalls durch eine zarte Cuticula zusammengehalten wird. Diese Schläuche, die späteren Eiröhren, liegen also im Innern des ursprünglichen Ovarialkörpers, und die zwischen ihnen übrig gebliebenen Zellen dieses Körpers überziehen die Schläuche später als das sogenannte Ȋussere Epithel« (H. MEYER). Nach LUBBOCK bildet sich aus dem äusseren Epithel später die äussere (bindegewebige) Eiröhrenhaut; es führt also den ihm von H. MEYER gegebenen Namen mit Unrecht. Sehr beachtenswerth ist nun die Eibildung in den so entstandenen Eiröhren, wie sie WEISMANN bei den Musciden schildert. Anfangs sind die Zellen innerhalb der Eiröhren alle einander gleich, bald aber wachsen einige derselben auffallend heran und treten damit gleichzeitig mehr in die Mitte der Röhren, während die übrigen nunmehr das innere Epithel der Ovarialröhren bilden. Dann schnürt sich zunächst das unterste Ende der Eiröhre, da, wo sie in den Eileiter übergeht, zu einer besonderen Kammer ab, die aber stets mehrere Eizellen umfasst. Diese letzteren wachsen nun in der Kammer (Graaf scher Follikel) immer mehr heran, so dass sie sich schliesslich an einander abplatten und dann bald zu einer einzigen Zelle zusammenfliessen. Dabei schwinden alle Keimbläschen bis auf eins. Die Zelle, deren Keimbläschen erhalten bleibt, und die sich von Anfang an dadurch auszeichnet, dass sie nur einen Keimfleck aufweist, während die verschwindenden Keimbläschen deren mehrere zeigen, wird auch hier von LUBBOCK und WEISMANN als »Eizelle«, die übrigen als »Dotterbildungszellen« betrachtet. Die Eizelle zeichnet sich übrigens vor dem Zusammenfliessen aller dieser Zellen auch noch dadurch aus, dass ihr Protoplasma dunkler gekörnt erscheint. Nach der Verschmelzung dieser Zellen zu dem eigentlichen späteren Ei zeigt sich nun an diesem, in Folge einer Erhärtung der äussersten Dotterlage, eine zarte innere Dotterhaut; erst später bildet sich das Chorion, die äussere Dotterhaut, von dem Eifollikelepithel aus. WEISMANN schliesst sich also den Angaben von LUBBOCK und CLAUS in Betreff der sogenannten Dotterbildungszellen an, und tritt in Widerspruch mit H. MEYER, der diese Zellen abortiv zu Grunde gehen lassen wollte. Dotterstränge, wie wir sie eben von den Aphiden und Cocciden kennen gelernt haben, fehlen aber, wie man sieht, bei den Musciden. Auch bei den Lepidopteren sind sie nicht vorhanden, wie auch BESSELS (18) angibt. Im Uebrigen wird von Letzterem die Entwickelung der Ovarien und die Eibildung bei den Lepidopteren ganz im Sinne von CLAUS, LUBBOCK und WEISMANN dargestellt.

MECZNIKOW fand bei Psylla (Hemiptera) nur einen einzigen Dotterstrang, der einen unmittelbaren Fortsatz des gemeinsamen Protoplasmas der Dotterbildungszellen zur Eizelle bin darstellt; in Bezug auf die Function der Dotterbildungszellen stimmt er LUBBOCK bei. Dagegen fand er, entgegen den Anschauungen von CLAUS und WEISMANN, bei den Cecidomyidenlarven einen Unterschied zwischen den Eiund Dotterbildungszellen und den Epithelzellen des Ovariums schon von der ersten Embryonalentwickelung an. Die ersteren beiden nehmen ihren Ursprung aus besonderen Zellen, »Polzellen« MECZNIKOW, die schon von vornherein bei der frühesten Embryonalanlage unterscheidbar sind, während das Epithel sich aus den kleineren gewöhnlichen Embryonalzellen entwickelt. Für die Aphiden muss MECZNIKOW freilich zugeben, dass die Geschlechtsanlage im Moment der Differenzirung durchweg aus ganz gleichen Embryonalzellen bestehe; er meint jedoch, einen principiellen Unterschied auch hier dadurch begründen zu können, dass die Epithelialzellen viel später als solche hervortreten als die Eizellen.

Aus LEYDIG'S (117 a) grosser Arbeit hebe ich hier hervor, dass er ebenfalls streng zwischen Ei- und Dotterbildungszellen einerseits und Epithelzellen andererseits, auch genetisch, scheidet; allerdings sei in der embryonalen Eiröhre uur eine Form von Zellen enthalten, doch will er diese Zellen keineswegs einander gleich stellen, obgleich er zugibt, Anm. zu p. 56, dass auch, wie die schönen Beobachtungen DE LA VALETTE ST. GEORGE'S (210) an Amphipoden lehren, bei einigen Arthropoden die Eizellen und Epithelzellen in näherer Verwandtschaft blieben (LEYDIG's eigene Beobachtungen bei den Daphniden hätten ihn darauf hinweisen müssen; hier sind auch die trefflichen Untersuchungen von L. LANDOIS (103) bei Pulex canis zu erwähnen: wie schon LUBBOCK angegeben hat, fehlen bei Pulex die Dotterbildungszellen; man kann, vergl. Fig. 1, Taf. IV bei LANDOIS, alle Uebergänge von gewöhnlichen Epithelzellen zu Eizellen verfolgen). Ei- und Dotterbildungszellen, deren Function LEYDIG wie LUBBOCK auffasst, gehören jedoch auch genetisch zusammen; LEYDIG schlägt daher für das sogenannte Dotterfach des Follikels den Namen »Keimfach« vor. Den Epithelzellen wird eine Betheiligung an der Dotterbildung ganz abgesprochen; dagegen liefern sie das Chorion. Auch eine innere zarte Dotterhaut nimmt LEVDIG ebenso wie WEISMANN an; mir ist es übrigens schwer geworden, aus LEYDIG's Abbildungen, namentlich von ТІМАRСНА, eine solche zu erkennen.

Eigene Beobachtungen besitze ich von Musca vomitoria und Vanessa urticae. Erstere wählte ich wegen der merkwürdigen Angaben WEISMANN's, betreffend die Verschmelzung der primitiven Eizelle (denn eine solche soll ja selbst nach WEISMANN'S Angaben schon vor der Verschmelzung zu erkennen sein) mit den Dotterbildungszellen zur secundären (definitiven) Eizelle. Wie bekannt, zeigen die Eiröhren von Musca drei von einander stark abgeschnürte Fächer; an das oberste Fach schliessen sich die zarten Verbindungsstränge mit dem Rückengefäss, die, wie ich mit Levnig finde, nur Fortsetzungen der Eiröhre sind und in denen sich auch bei Musca noch eine Strecke weit ein Epithel unterscheiden lässt (Näheres weiter unten bei Vanessa). Im obersten Fach unterscheidet man ausser dem Epithel nur 6-8 grosse Zellen mit Protoplasma und schönen bläschenförmigen Kernen mit Kernkörperchen; alle sind einander fast vollkommen gleich; von einer Tochterzellenbildung habe ich niemals Etwas wahrnehmen können. Im zweiten Fach erscheinen diese Zellen vergrössert; ihr Protoplasma ist etwas dunkler, aber noch immer feinkörnig; das Epithel, das schon im ersten Fach auftritt, ist ebenfalls deutlicher zu sehen. Mitunter gewahrt man auch hier bei einer Zelle (so viel ich sah, war es immer die unterste) eine dunklere Körnung des Protoplasmas, wodurch sie schärfere Umrisse gewinnt und sich gegen die anderen abhebt. Im letzten Keimfache ist dann gewöhnlich schon das fertige Ei allein enthalten, und man muss eine Menge Eiröhren vergleichen, um die Zwischenstufen zu sehen. Diese zeigen dann, ganz wie es auch LEYDIG abbildet und beschreibt, s. l. c. p. 33 ff., Taf. III, Fig. 12, dass, so wie das eigentliche Ei anwächst, die sogenannten Dotterbildungszellen verkümmern. Zunächst zerfällt ihr Keimbläschen; dann treten auch im Protoplasma grössere helle Molekel auf, die Zellcontouren gehen verloren, und schliesslich bleibt nur ein spärlicher, körniger Rest am oberen Ende des »Eifollikelsa - so schlage ich vor, die einzelnen rosenkranzförmig hintereinander gelagerten Abschnitte der Eiröhre zu nennen — zurück, den LEVDIG mit einem recht unglücklich gewählten Vergleich den Corpora lutea der höheren Thiere parallelisirt. Die auffallende Verschiedenheit der Follikelepithelzellen im Bereich des eigentlichen Eies vom übrigen Epithel beobachtete ich ebenso, wie alle meine Vorgänger, konnte dagegen weder eine innere Dotterhaut, die von CLAPARÈDE (37) auch bei den Acariden (Atax) vermisst wird, finden, noch die Verschmelzung der primitiven Eier zu einem secundären Ei, wie WEISMANN es angibt, bestätigen.

Vanessa urticae ist ein sehr günstiges Object für die Eientwicklung bei den Lepidopteren. Die Eischläuche sind, wie meist bei den Schmetterlingen, ungemein lang und lassen alle Entwicklungsstufen des Eies in langsamster Folge sehen. Die obersten, mit dem Rückengefäss zusammenhängenden Enden laufen hier nicht verjüngt zu, sondern sind lange, schön durchsichtige Röhren, die abgerundet enden und dann mit einem kleinen bindegewebigen Faden an das Gefäss befestigt sind. Ein Umbiegen der Röhren in einander, wie es von LEVDIG beschrieben wurde, findet bei dieser Species nicht statt. Diese Endstücke der Ovarien gleichen vollkommen den Ovarien der Nematoden. Im letzten blinden Ende enthalten sie nur eine Art von Zellen mit zartem Protoplasma, hellen Kernen und schönen Kernkörperchen. Die Zellen sind noch nicht streng von einander geschieden; eine Differenz zwischen den mehr in der Mitte liegenden und den wandständigen Zellen ist hier durchaus nicht wahrzunehmen. Dieselbe tritt aber bald auf, jedoch in der Weise, dass man die verschiedensten Uebergänge zwischen den inneren grösseren und kleineren wandständigen Zellen sieht; mitunter finden sich auch unter den letzteren einzelne grössere Elemente. Bald gewahrt man vom Rande her leichte Einschnürungen der Eiröhre und gleichzeitig schärfere und dauernde Unterschiede in der Grösse der wandständigen und mittleren Zellen, die wir von nun ab als Follikelepithel oder Epithelzellen und primitive Eizellen bezeichnen wollen. Diese kleinen Einschnürungen umgreifen immer etwa 6-8 primitive Eizellen sammt Epithel, das nun am obern und untern Pol des Follikels einander entgegen strebt, um auch seinerseits die einzelnen Follikel zu sondern. Aber schon lange bevor diese Abschnürung einigermaassen schärfer auftritt, bekommt die unterste der primitiven Eizellen ein dunkelkörniges Aussehen, vom Auftreten zahlreicher kleiner gelbgrüner Dottermolekel; ihr Kern tritt, wo er nicht grade vom dunkler werdenden Dotter verhüllt wird, schärfer hervor; die übrigen primitiven Eizellen bleiben blass. In einer Reihe von weiter entwickelten Follikeln nehmen letztere Zellen noch mit an Grösse zu; dann aber bilden sie sich zurück, während man die gelbgrüne Eizelle, »definitives Ei«, allein an Umfang gewinnen sieht. Bei allen diesen weiteren Entwickelungsstufen der Follikel bemerkt man aber auch die mit dem Wachsthum des definitiven Eies streng Hand in Hand gehende Aenderung des Follikelepithels, soweit es eben dieses definitive Ei umgibt. Seine Zellen werden cylindrisch und zeigen vielfach in ihrem Innern jene gelbgrünen Dotter-

molekel, die man auch im definitiven Ei antrifft, während die übrigen primitiven Eier (Dotterzellen, Dotterbildungszellen) nie dergleichen sehen lassen. Schliesslich kommt es bei Vanessa fast zum vollständigen Abschluss der definitiven Eizelle von den sogenannten Dotterbildungszellen, indem das Follikelepithel zwischenwuchert; dann aber nimmt die Eizelle noch immer an Dottermasse zu, und zwar noch zu einer Zeit, wo bereits die Dotterbildungszellen ganz verödet sind. Die Verödung der letzteren vollzieht sich wie bei Musca; man sieht ihr Protoplasma ganz in eine kleinkörnige Masse zerfallen, mit grösseren hyalinen Kugeln dazwischen, die immer mehr und mehr schwinden, bis zuletzt kaum ein Rest mehr übrig bleibt. Niemals habe ich eine sogenannte innere Dotterhaut constatiren können; stets fand ich das Dotterprotoplasma der definitiven Eizelle nackt an den Follikelepithelzellen liegen. Letztere liefern später noch das Chorion. Aus meinen Beobachtungen bin ich genöthigt zu schliessen, dass, wie namentlich CLAUS und WEISMANN hervorheben und auch LANDOIS' Beobachtungen an Pulex lehren, ein genetischer Unterschied zwischen den drei Arten von Zellen, die man bei den Insecten in den Eiröhren trifft, nicht besteht; die Eizelle ist in der That nur eine modificirte Epithelzelle. MECZNIKOW's Beobachtungen von den Polzellen stehen noch zu vereinzelt da, um von da aus andere Schlüsse ziehen zu können. Die Deutung der sogenannten Dotterbereitungszellen als solcher kann nicht aufrecht erhalten werden; sollten sie, was ich nicht glaube, bei ihrem Zerfall der wahren Eizelle Nahrungsbestandtheile zuführen, so kann das nur in beschränktem Maasse sein; sie sind wesentlich, wie es H. MEYER richtig angegeben hat, abortiv zu Grunde gehende Eier. Die hauptsächlichste Bildung des Dotters kommt, wie bei allen Eiern, den Epithelzellen der Follikel zu. Schon aus dem einfachen Umstande, dass die Dotterbildungszellen bei manchen Arthropoden, Pulex z. B., fehlen, folgt, dass sie bei der Eibildung keine wesentliche Rolle spielen.

Was die Mollusken anbelangt, so beschreibt SEMPER (189) die Eier von Anfang an als vollkommen ausgebildete Zellen und vermuthet, dass sie durch Theilung (Abschnürung) aus den Epithelzellen der Zwitterdrüse, resp. des Eierstocks, entstehen. Eine gleiche Entwicklung lässt sich aus den Angaben von GEGENBAUR (65) über Actaeon timidus schliessen. Nach CLAPARÈDE (35) werden bei Neritina fluviatilis die Epithelzellen der Eierstocksfollikel durch Anhäufung und Vermehrung ihres Protoplasmas zu Eiern. BAUDELOT (16) lässt die Eier bei den Gasteropoden in die Wandungen der Zwitterdrüse eingebettet sein in kleinen, den Graafschen Follikeln ähnlichen, Taschen. Ein Epithel beschreibt BAUDELOT jedoch nicht.

Bei Limax cinereus konnte ich zunächst bestätigen, dass die Eizellen sich durch einfache Vergrösserung der Epithelzellen der Follikel zu entwickeln beginnen. Dabei senken sie sich tiefer in die Wandungen des Ovariums ein, und es bildet sich von diesen aus ein kleiner Sack (Follikelwand) um die jungen Eier herum, wie es BAUDELOT richtig beschreibt. Epithelzellen an der Innenwand dieses Sackes habe ich jedoch mit Sicherheit nicht constatiren können. Aehnlich fand ich es bei Helix.

Sehr zahlreich sind unsere Beobachtungen über die Eibildung bei den Würmern. Bekannt ist der Streit zwischen MEISSNER (128), BISCHOFF u. A. über die Eibildung bei den Nematoden. Keiner von den neueren Beobachtern hat MEISSNER'S Angaben bestätigen können, welcher die Eizellen als secundäre Sprossungsproducte von besondern, im Ovarium sich entwickelnden Keimzellen beschreibt. Bei den Ascariden müssen, wie zuerst v. SIEBOLD gezeigt hat, mehrere Abschnitte der langen Eiröhren functionell und morphologisch getrennt werden. Im letzten blinden Ende, das ist nun wohl nach den Beobachtungen von Bischoff, Allen Thomson, CLAPARÈDE (33), H. MUNK (137), WALTER (247), EBERTH (54), GRENACHER (74), RATZEL (168) (bei den Oligochaeten), LEUCKART (112) (bei Nematoden), EHLERS (bei Anneliden), STIEDA (bei Trematoden) u. A. sicher, tritt zunächst eine dichtgedrängte Masse von Zellen auf, deren Protoplasmahöfe nicht scharf von einander gesondert sind. BISCHOFF, Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. VI, lässt zuerst das Keimbläschen entstehen; seinen Beschreibungen nach ist aber von Anfang an stets Zellprotoplasma zwischen den Keimbläschen vorhanden. So fand ich es auch bei Ascaris nigrovenosa. Hier war es mir jedoch nicht möglich, ein wandständiges Epithel von den Inhaltszellen zu sondern. G. WALTER beschreibt dagegen in seiner schönen Abhandlung über Oxvuris ornata ein solches auch im Endtheil des Ovariums, und bei jungen Thieren lässt sich hier die gleichartige Entwicklung des Epithels und der später zu Eiern sich gestaltenden Inhaltszellen (s. d. Figg. bei WALTER) verfolgen. Auch LEUCKART erwähnt bei Oxyuris vermicul. Spuren eines Epithelbelegs auf der Innenfläche des eigentlichen Ovariums. Am schönsten ist nach den Darstellungen von LEUCKART die Zusammengehörigkeit von Epithel- und Eizellen bei Eustrongylus gigas zu sehen. Die Eier sitzen hier im Ovarialschlauch als längliche, cylindrische Zellen den Wandungen auf, grade wie ein Epithel; besondere Epithelzellen zwischen ihnen sind nicht vorhanden; weiterhin werden sie am freien Ende dicker, so dass sie eine Keulenform bekommen und lösen sich dann ab. Besonders aufmerksam mache ich noch auf die Angaben STIEDA's bei Distoma hepaticum. »Der Inhalt des Keimstocks besteht hier aus rundlichen Zellen ohne Zellmembran, von 0,03-0,04 Mm. Grösse mit Kern und Kernkörperchen. Dicht an der Peripherie des Keimstocks erscheinen kleinere Zellen, welche wie ein Epithel die innere Fläche des Organs bekleiden; aus diesen bilden sich durch einfaches Wachsthum die Eizellen.« S. REICHERT'S und DU BOIS-REYMOND'S Archiv. 1867, p. 52.

Bei Ascaris nigrovenosa enthalten, wie ich finde, die Keimflecke der jüngeren Eizellen je noch 1-2 schön ausgeprägte, glänzende Körperchen (Körner, Schrön). Offenbar ist H. Munk durch diese irre geleitet worden, wenn er die hellen, in die gleichmässig vertheilte Protoplasmamasse des letzten Ovarialendes eingebetteten glänzenden Gebilde »Zellen« nennt; er

nahm, wie auch seine Zeichnungen ergeben, den Kern für die Zelle, den Keimfleck für den Kern und das Korn für den Keimfleck. Diese Körner sind bei den Nematoden, wie es scheint, als ziemlich regelmässige Bildungen anzutreffen. Geht man im Ovarium nun weiter nach der Mündung zu, so treten in der hellen noch diffusen Protoplasmamasse um die Kerne herum zunächst einige dunkle Dottermolekel auf, die immer zahlreicher werden, während zugleich die einzelnen Zellen sich von einander abgrenzen. Ich vermisse aber in diesen Theilen der Geschlechtsröhre eine Dotterhaut, wenigstens bei Ascaris nigrov., noch vollkommen. Nach LEUCKART tritt eine solche auch erst in den Endabschnitten des Genitalrohrs auf. Bei vielen Nematoden bleibt im Centrum der Eiröhre ein dünner Strang des ursprünglich diffusen Dotterprotoplasmas liegen, welches nicht mit in die Sonderung um die einzelnen Keimbläschen eingeht, die sogenannte Rhachis. Ich schliesse mich dieser von H. MUNK zuerst gegebenen und jetzt wohl allgemein acceptirten Deutung der Rhachis (vgl. auch LEUCKART (112)) an. - Die Dotterbildung ist in der verschiedensten Weise aufgefasst worden. Bei den meisten Würmern geht die Bildung des Dotters und die des primitiven Eies in zwei getrennten Abschnitten des Eierschlauchs vor sich; diese Trennung erreicht bekanntlich bei den Cestoden und Trematoden, wie uns v. SIEBOLD gelehrt hat, den höchsten Grad. Bei den Nematoden muss der auf das helle kurze Endstück des Ovariums folgende Röhrenabschnitt als dotterbildender Theil, Dotterstock, bezeichnet werden. (Vgl. namentlich die Beschreibungen von MEISSNER). Ob nun der Dotter ein Auflagerungsproduct sei, von den Epithelzellen der Wand des Dotterstocks geliefert, oder ob derselbe gewissermaassen endogen im Protoplasma der Eizelle entstehe, darüber sind die Meinungen stets getheilt gewesen. CLAPAREDE und eigentlich auch MEISSNER fassten die Rhachis als Bildungsheerd des Dotters auf; MUNK sprach sich gegen eine äussere Auflagerung und mehr für eine endogene Entstehung aus; BISCHOFF und ALLEN THOMSON dagegen betrachten den Dotter als äusseres Auflagerungsproduct. Nach BISCHOFF soll derselbe von den sehr körnerreichen, bandartigen Fasern gleichenden Epithelzellen des Dotterstocks geliefert werden, die neuerdings besonders LEUCKART bei Ascaris lumbricoides trefflich beschrieben hat (zunächst vom Hoden; in den Ovarien verhalten sie sich aber vollkommen gleich). So viel ich gesehen habe, möchte ich ebenfalls diese bandartigen, körnerreichen Zellen des Ovariums für die Dotterbildungszellen ansprechen und entschieden den Dotter für ein Auflagerungsproduct erklären; die deutlichsten Fingerzeige geben ja hier die Cestoden und Trematoden. - Auch G. WALTER erklärt bei Oxyuris ornata den Dotter für eine Auflagerungsmasse; dagegen hat sich RATZEL bei den Oligochaeten wieder für ein einfaches Wachsthum des Eies, ohne jegliche Auflagerung von aussen, ausgesprochen. - Ich bin leider wegen Mangels an Zeit nicht in der Lage gewesen, auch für diese Thiere mir ein eigenes Urtheil zu bilden.

Auf die Eibildung bei den niedersten Typen des Thierreichs kann ich

hier, wo es sich nur um die Gewinnung einiger Anhaltspunkte zum Vergleiche mit den Vertebraten handelt, nicht eingehen. Dieselben bieten auch, wie aus einer Einsicht der Arbeiten von LIEBERKÜHN, GREEF, STEIN, HUXLEY, LUBBOCK u. A. hervorgeht, offenbar viel einfachere Verhältnisse, die für die Vergleichung mit den höhern Thieren vorerst noch schwer zu verwerthen sein dürften. Ohnedies sind unsere Kenntnisse von der Eibildung und Entwicklung dieser Thiere selbst noch zu unvollkommen.

Zwischen den höheren Evertebraten und den Wirbelthieren lassen sich nach der von mir gegebenen Darstellung die interessantesten Vergleichspunkte gewinnen. Ueberall geht das Ei von einer epithelialen Bildung aus und documentirt sich zuerst als eine durch einfaches Wachsthum vergrösserte Epithelzelle, »Primordialei«. Das Keimepithel der Wirbelthiere ist offenbar dem Epithel der Eierstocksröhren bei den Wirbellosen gleichzusetzen. Bei den höheren Evertebraten sind die Ovarien fast durchgehends auf die Homologa der Pflüger'schen Schläuche reducirt. Bei den Würmern bleibt die einfache Schlauchform bestehen; bei den Arthropoden findet eine evidente Bildung ächter Follikel statt, den Graaf'schen Follikeln vergleichbar. In diesen Graaf'schen Follikeln erfährt nun dasPrimordialei noch secundäre Zugaben, und zwar zunächst den Dotter und dann die Zona vitellina. Chorion der Insecten und Zona vitellina der Vertebraten sind gleich. Sonach sind die definitiven Eierstockseier der genannten Evertebraten ebenso wie die der Vertebraten, keine einfachen Zellen, sondern zusammengesetzte Bildungen.

Ueberall ist höchst wahrscheinlich der Dotter sowohl wie die Zona vitellina als eine von den Epithelzellen der Eifollikel ausgehende Bildung anzusehen. Will man in dieser Beziehung einen Vergleich, so können das flächenhaft ausgebreitete Ovarialepithel und die cavernösen und schlauchförmigen Einsenkungen desselben in das Ovarialstroma (Pflüger'sche Schläuche) mit den Keimstöcken, die Graaf'schen Follikel der Wirbelthiere dagegen mit den Dotterstöcken der Wirbellosen in Parallele gestellt werden.

# VIII. Anhang: Corpus luteum.

Die Bildung der Corpora lutea (oariules, ROBIN) ist bisher hauptsächlich auf drei verschiedene Momente zurückgeführt worden: 1) auf eine Metamorphose des in das Cavum des geborstenen Follikels ergossenen Bluts ohne alle besondere Betheiligung der Follikelmembranen, HENLE, Allg. Anat. p. 894,

## VIII. Anhang: Corpus luteum.

PATERSON (147) (citirt bei ZWICKY (226)); 2) auf eine Wucherung des Follikelepithels, der Membrana granulosa, s. BISCHOFF (23 u. 24), FUNKE (63), M. v. HEMSBACH (126) und PFLüger (150); 3) auf eine Wucherung der von v. BAER sogenannten Theca interna des Follikels, v. BAER (3), VALENTIN (208), ZWICKY (226) u. A. Es ist bei mehreren Vertretern der letzteren Ansicht noch kein scharfer Unterschied darin festgehalten worden, ob allein der bindegewebige Antheil der Theca interna die Corpora lutea bilde, oder ob auch das Follikelepithel, die Membrana granulosa, daran sich betheilige. So sagt z. B. ZWICKY ausdrücklich, p. 32, dass das Corpus lut. aus einer Wucherung der Membrana granulosa hervorgehe; aus seinen Beschreibungen resultirt aber, dass er damit auch den gefässführenden Theil der innern Follikelwand einbegreift. Erst KÖLLIKER (98), HIS (85) und Spiegelberg (194) nehmen eine strengere Scheidung vor. Sie lassen die Corpora lutea hauptsächlich von der bindegewebigen innern Follikelwand aus sich bilden. Reste der Granulosa werden, im Zerfall begriffen, nur spärlich im Centrum der jüngern Corpora lutea angetroffen. LUSCHKA (122) lässt in richtiger Weise das Corpus luteum sowohl aus der Membrana granulosa als auch aus dem Bindegewebe und den Gefässen des Follikels hervorgehen. Ebenso SCHRÖN (184).

Die Wahrheit liegt in der Mitte : sowohl die Membrana granulosa als auch die Theca interna des Follikels oder, schärfer ausgedrückt, deren Gefässe, betheiligen sich gleichmässig an der Bildung der gelben Körper. Bei Säugethieren, namentlich bei der Kuh, wo, der Grösse der Graafschen Follikel entsprechend, sich ganz collossale gelbe Körper bilden, kann man den Process auf das trefflichste verfolgen. Sowohl die im Calyx, so wollen wir auch hier den eröffneten Follikel nennen, zurückgebliebenen Granulosazellen, als auch das Stratum internum des Follikels zeigen bald nach der Eröffnung Veränderungen, wie sie zum Theil auf der Oberfläche entzündeter Schleimhäute vor sich gehen. Das Follikelepithel zeigt den regsten Wucherungsprocess und werden seine Zellen bedeutend vermehrt; gleichzeitig beginnen sie zu zerfallen, wie das ja auch bei den massenhaft sich abstossenden Epithelien der entzündeten Schleimhäute der Fall ist. Der Zerfall liefert hier aber kein retrogrades, degeneratives Gewebsproduct, sondern ein der natürlichen Metamorphose der Follikelepithelzellen entsprechendes, nämlich gewöhnliche körnige Dottermasse von gelblicher Farbe. Man kann darin mikroskopisch, abgesehen von der feinkörnigen Masse, deutlich kleinere und grössere Dotterkugeln unterscheiden, die nicht einfach Fett sind, sondern dasselbe Verhalten zeigen, wie die Dotterkugeln der Vögel. So haben wir übrigens auch bei entzündlichen Vorgängen mässigen Grades, z. B. auf der Nasenschleimhaut, ebenfalls eine einfache schleimige Metamorphose der massenhaft neugebildeten Epithelzellen, wie sie der Norm entspricht, nur in gesteigertem Maasse, keinen degenerativen oder nekrotischen Zerfall, der erst bei den höchsten Graden der Entzündung eintritt. Das Auffallende bei dem ganzen Process, wie er bei den Säugethieren vorliegt, ist nur, dass das wuchernde Follikelepithel keinen

Liquor folliculi producirt, wie es die Regel bei den Säugethieren ist, so lange das Ei im Follikel liegt, sondern nun, nach der Ausstossung des Eies, sich ähnlich der Granulosa der übrigen Wirbelthiere verhält und sich zu einer consistenteren dotterähnlichen Masse transformirt.

Gleichzeitig mit diesen Vorgängen am Follikelepithel kommt es aber zu einer massenhaften Auswanderung farbloser Blutkörperchen aus dem reichen Gefässnetz des Follikels; die emigrirten Zellen heben die Granulosa von der Innenwand des Follikels ab und drängen sie sammt der neugebildeten Pseudodottermasse nach dem Centrum des Follikels zusammen. Mit den jungen Wanderzellen dringen aber rasch von allen Seiten Gefässsprossen vor, jede von einer Schicht Wanderzellen umgeben und schieben sich überall wie kleine Papillen in die Epithel- und Pseudodottermassen ein. Dabei bilden die grösseren Gefässe stärkere Vorsprünge, so dass auf diese Weise die ziemlich regelmässigen Faltungen des gelben Körpers entstehen. Nun haben wir im Centrum desselben die mit den spärlichen Massen des vielleicht beim Platzen ergossenen Bluts\*) gemischte Pseudodottermasse, auf welche die dicke Schicht der mit Dottermasse vielfach gemischten wuchernden Granulosa folgt; diese bildet wesentlich den gefalteten gelben Theil des Corpus luteum. Dann folgt die gefässführende Schicht der Wanderzellen, welche sich überall, Pioniren gleich, zwischen die epitheliale Masse vorgeschoben haben und dieselbe mehr und mehr von allen Seiten einengen. Auch in das Centrum dringt bald die gefässführende Wucherungszone vor, und so entsteht nun eine so vollständige Durchwachsung der epithelialen und bindegewebigen Elemente des gelben Körpers, dass eine ganz gleiche Mischung derselben herauskommt und die Faltungen mehr und mehr in den Hintergrund treten. Nur in der Mitte ist gewöhnlich ein stärkerer, gefässführender, bindegewebiger Strang entwickelt; die dort anfangs vorhandenen Pseudodottermassen sind resorbirt; die etwaigen Blutreste wandeln sich nach und nach in die bekannten Krystalle um. Anfangs hat der epitheliale Antheil bedeutend das Uebergewicht; später schwindet derselbe immer mehr und mehr, die bindegewebigen Maschen werden enger, das Corpus luteum schrumpft narbig ein zum Corpus albicans, in welchem man später kaum mehr ein paar körnige Anhäufungen als Rest der ursprünglichen epithelialen Wucherung erkennen kann.

Wenn man Gelegenheit hat, die Obliteration einer kleinen Cyste, eines Milium oder einer kleinen Eierstockscyste etc. zu untersuchen, wie sie sich mir mehrmals darbot, so wird man im Wesentlichen ganz dieselben Verhältnisse finden.

<sup>\*)</sup> Es ist mir übrigens sehr zweifelhaft, nach dem, was ich bei verschiedenen Säugethieren beobachten konnte, ob beim Platzen der Graafschen Follikel regelmässig ein Bluterguss erfolgt. Die Hämatoidinkrystalle, nach denen ich auch mitunter vergeblich gesucht habe, sprechen nicht mit absoluter Sicherheit dafür, seit STÄDELER, Moleschott's Unters. Bd. X, den Farbstoff des Eigelbs, der höchst wahrscheinlich mit dem der gelben Körper identisch ist, für Hämatoidin erklärt hat. Vgl. darüber auch Pflüger, Eierst., und Bischoff, Stzber. der k. bayr. Akad., 4863. Bd. II, p. 47, Anm.

Klarer noch und bestimmter, möchte ich sagen, als am Säugethierfollikel liegen dieselben Verhältnisse beim Vogel vor. Es ist nicht richtig, wenn H. MECKEL V. HEMSBACH (126) sagt, dass der Calyx des leeren Follikels prima intentione, ohne Vermittlung einer inneren Granulation, durch Aneinanderlegung der Wandungen verwachse und so einfach verschrumpfe. Es findet ebenfalls eine Wucherung der Epithelzellen, zuweilen selbst mit nachträglicher Bildung einer Pseudodottermasse, und eine Neubildung von Gefässen und Wanderzellen von der inneren Follikelwand aus statt. Ganz dieselben Vorgänge entwickeln sich bei den abortiv zu Grunde gegangenen Follikeln, wo aber begreiflicher Weise die bindegewebige Wucherung in den Vordergrund tritt. Ich kann hier auf Fig. 27 verweisen, welche den Durchschnitt eines bohnengrossen geschrumpften Follikels beim Huhn darstellt: e ist die bindegewebige Follikelwand, in der sich von d aus die Gefässe in der gewöhnlichen Weise bis unmittelbar an die Innengrenze der früheren Tunica intima hin verbreiten; hier folgt nun aber eine neue, am früheren Follikel nicht vorhandene Zellenlage f, welche einzig aus den vorhin schon erwähnten Wanderzellen besteht, in die bei c, c kleine Gefässchen eingebettet sind, die papillenähnliche Vorsprünge erzeugen. Dass diese Zellen wirklich emigrirte sind, beweisen die zahlreichen Zinnoberpartikelchen, die man in ihnen nach Injection von fein verriebenem Zinnober in die Gefässe findet. (Einzelne Zinnoberaggregate, die auch bei der hier angewendeten Vergrösserung sichtbar waren, sind in die beiden äussersten Papillen eingetragen, eines derselben ist mit qbezeichnet). Die Wanderzellenschicht ist mit dem cylindrischen Epithel des Follikels b überzogen; a bezeichnet eine dünne Lage feinkörnigen Dotters. Die äussere Basalmembran, d und e in den Figg. 25 und 26, ist hier nicht mehr zu erkennen; dagegen sieht man dieselbe noch recht deutlich, wenn man in den ersten 2-3 Tagen nach Entleerung 'des Eies den Calyx untersucht, an der äusseren Fläche der Epithelzellen liegen, jedoch durch die vordrängenden Wanderzellen von der Wand des Follikels abgehoben und vielfach gefaltet. Die weiteren Metamorphosen des Corpus lut. beim Vogel sind ganz dieselben, wie vorhin geschildert.

Diese eigenthümliche Vorwucherung der Wanderzellen hat vielleicht ihre besondere Bedeutung für die Eröffnung des Follikels, indem sie das Ei, resp. den Follikelinhalt, nach allen Seiten hin zu verdrängen strebt und dadurch den Druck innerhalb des Follikels steigert. Bekanntlich findet man an allen Follikeln eine längliche, später fast ganz gefässlose Stelle, auch beim Säugethierfollikel recht gut erkennbar, das sogenannte Stigma, die stets dem angewachsenen Theile des Follikels gegenüber liegt. Da hier die Gefässe fehlen, so lässt sich annehmen, dass hier auch die geringste Bildung von Wanderzellen stattfindet, während grade gegenüber, in der Gegend des Follikelstiels, beim Vogel wenigstens die regste Bildung der letzteren vor sich geht. Spiegelberg hat ausserdem gezeigt, worin ich ihm vollkommen beipflichten kann, dass eine ausgedehnte Fettmetamorphose Waldeyer, Eierstock und Ei.

#### VIII. Anhang: Corpus luteum.

namentlich in den oberflächlich gelegenen Zellen der Follikelwand vor sich geht. Es ist daher gewiss erlaubt anzunehmen, dass auch ein directes Vorschieben des Eiinhaltes nach dem Stigma hin nicht ausbleiben kann, was schliesslich zur Ruptur grade an dieser Stelle führt. Unter den so ausserordentlich vielen und oft abenteuerlichen Deutungen, welchen seit jeher das Corpus luteum unterliegen musste, findet sich auch schon seit älterer Zeit eine dem eben Erwähnten gleiche, wonach das sich entwickelnde Corpus lut. dazu bestimmt sei, den Follikelinhalt herauszubefördern; vgl. darüber insbesondere BERNHARDT (17) und VALENTIN (208). v. BAER (3) beschreibt in vortrefflicher Weise die beginnende Entwicklung des Corpus lut. vor der Eröffnung des Follikels; auch erwähnt er die zottigen Vorsprünge der Theca interna. Am klarsten hat aber in jüngster Zeit Spiegelberg (194) auf diese Bedeutung der gelben Körper aufmerksam gemacht; er hat gezeigt, dass die Bildung des eigentlichen gelben Körpers nur eine regere Fortsetzung eines Wucherungsprocesses ist, den die Theca interna der heranwachsenden Follikel schon frühzeitig erkennen lässt, und dass diese namentlich zur Zeit der Brunst sich steigernden Vorgänge es sind, welche die Ruptur des Follikels und die Ausstossung des Eies zu Wege bringen.

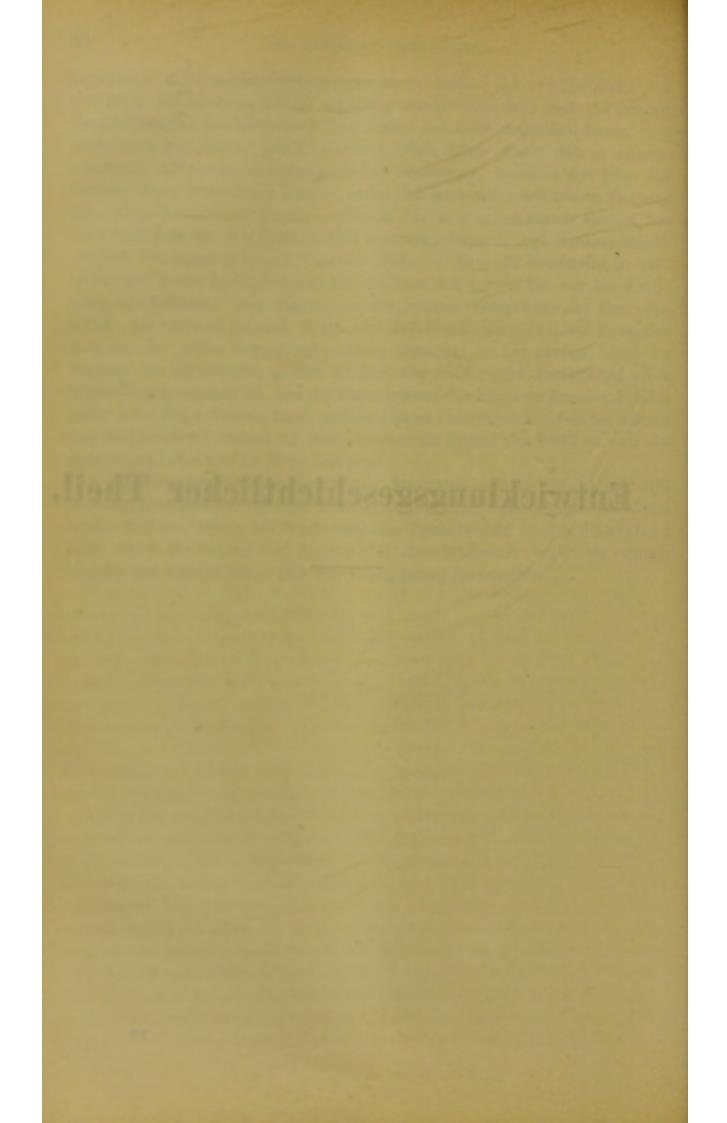
Auch bei den niederen Vertebraten, Batrachiern und Fischen, trifft man den Corpora lutea analoge Bildungen, die aber weit weniger auffallend sind, und bei denen die Wucherung des Epithels sehr in den Hintergrund tritt. Auch die bereits von RATHKE (161) beschriebenen abortiv zu Grunde gegangenen Follikel lassen sich hier häufig genug nachweisen.

der nusseren Fläche der Epitheizellen liegen, jedoch durch die vordrängenden Wanderzellen von der Wand des Follikels abgehohen und vielfach gefelltet

wie vorbin geschildert. Diese eigenthundliche Vorwacherung der Wunderzeilen hat viellenbalihre besondere Badentung für die Eröffmung des Follikels, indem die die Erresp. den Follikalinhalt, nach allen Seiten bin zu verdrungen streht und dadurch den Druck innorhalb des Follikels stoigert. Bekannfheb findet natan alleh Follikeln eine Ungliche, spister fust ganz gebaslose Stelle, auch beim Szagathierfollikel rocht gut erkennbar, das sagenannte Stigmut, die stets dem augtwachsenen Theile des Follikels gegentiber liegt. Da blee die Geltasse fahlen, en lasst sich nanehmen, dass bier auch die geringsto Bidurg von Wandetzellen stattifikels, während grade gegentiber, in der durg von Wandetzellen stattifiketet, während grade gegentiber, in der durg von Wandetzellen stattifikete, weingetens die regen biltens der durg von Wandetzellen stattifiketet, während grade gegentiber, in der durg von Wandetzellen stattifiketet, weingetens die regete Biltinna der statteren var stattifikets, beim Vogel wangetens die regete Biltinna der statteren var stattigenter kunn, dass eine ausgestehnter festinenteren vollkommen beipflichter kunn, dass eine ausgestehnter festinenteren

98

# Entwicklungsgeschichtlicher Theil.



Unsere Kenntniss von der Entwicklung des Urogenitalapparats der Wirbelthiere hat besonders durch v. BAER (6 u. 7), JACOBSON (90), J. FR. MECKEL (124), J. MÜLLER (132 u. 135), OKEN (142), RATHKE (158-167), REMAK (175), E. H. WEBER (219) und C. FR. WOLFF (225) eine in vielen Punkten, namentlich was die spätere Entwicklung der ausführenden Gänge und der äusseren Genitalien betrifft, sichere Basis gewonnen. Indem ich in Bezug auf die ältere Geschichte auf die ausführliche Darstellung von VALENTIN (208) verweisen darf, halte ich es für zweckmässig, zunächst eine kurze Ueberschau der feststehenden Thatsachen zu geben, wie sie noch heute als Ausgangspunkte für die weiteren Untersuchungen dienen; wir werden dann am schnellsten sehen, wo es noch fehlt. Ich lasse darauf eine etwas ausführlichere Besprechung der neuesten Arbeiten folgen, an die sich eigene Untersuchungen unmittelbar anschliessen.

In früher Entwicklungsperiode, beim Hühnchen bereits vor dem Ende des zweiten Brüttages, bildet sich im mittleren Keimblatte ein solider cylindrischer Zellenstrang, der Urnierengang oder Wolff'sche Gang, der bald eine Lichtung im Centrum zeigt und von da ab als dünne, geradlinige, epitheliale Röhre erscheint. Vorn, in der Nähe des späteren Zwerchfells, endet sie blind, während sie sich nachaunten mit der späteren Cloake in Verbindung setzt. Lateralwärts daneben entsteht, ebenfalls im Bereiche des mittleren Keimblatts, ein zweiter anfangs solider Zellenfaden, der sogenannte Geschlechtsgang oder Müller'sche Gang, der an seinem oberen Ende eine Oeffnung bekommt, wenigstens bei weiblichen Thieren. Auch dieser Gang mündet später in die Cloake aus. An der medialen Seite des Urnierenganges hat sich bereits vor dem Auftreten des Müller'schen Ganges ein compacter drüsiger Körper ausgebildet, die Urniere oder der Wolffsche Körper. Ob die Drüsencanälchen des Wolff'schen Körpers als Sprossen des Urnierenganges entstehen oder als selbständige Bildungen, die sich erst nachträglich mit dem Gange in Verbindung setzen, ist noch unentschieden.

Die erste Anlage der Geschlechtsdrüsen tritt an der Innenseite des Wolffschen Körpers auf in Form eines langen weisslichen Streifens oder mehr runden weisslichen Körperchens, das ziemlich fest dem genannten Organ adhärirt, zunächst aber mit keinem der beiden Gänge in irgend welcher nachweisbaren Verbindung steht. Es ist dies der bisher dunkelste Punkt in der Entwicklungsgeschichte der Sexualorgane; man weiss vom ersten Auftreten der Sexualdrüsen eigentlich nur so viel, dass dasselbe, ebenso wie das der beiden genannten Gänge, im mittleren Keimblatte stattfindet. Was nun folgt, sind Metamorphosen, Weiterbildungs- und Rückbildungsprocesse, vermöge derer es zu einer bestimmten Ausbildung des männlichen oder weiblichen Typus kommt, die bis dahin nicht mit Sicherheit zu unterscheiden sind. Bei der Entwicklung zum männlichen Typus sistirt zunächst das Wachsthum der Müller'schen Gänge; dieselben bilden sich später mehr oder minder vollkommen zurück. So erhält sich z. B. beim Menschen von ihnen nur das oberste blindgeschlossene Ende als gestielte Hydatide am Kopfe des Nebenhoden und ein Theil ihres untersten Verlaufs als Vesicula prostatica. Bei manchen Thieren, z. B. Wiederkäuern, bleiben weit auffälligere Reste zurück. Dagegen tritt die früheste Anlage des Urogenitalsystems, der Urnierengang, in den Vordergrund, indem er mit der übrigen Körperentwicklung gleichen Schritt hält und sich direct zu dem ausführenden Geschlechtscanal, dem Vas deferens, ausbildet. Die Beziehungen des Urnierenganges zu den bleibenden Harnorganen will ich hier übergehen; sie werden später genauer erörtert werden. Die Art und Weise, wie sich die Geschlechtsdrüse bei den männlichen Individuen mit dem Wolff'schen Gange in Verbindung setzt, ist noch vollkommen dunkel und controvers. Fest steht nur so viel, dass in der Geschlechtsdrüse bald verzweigte epitheliale Gänge, den späteren Samencanälchen ähnlich, auftreten, dass ein Theil der Gänge des Wolff'schen Körpers mit den Samencanälchen des Hodens in Verbindung tritt und zum Kopf des Nebenhoden wird, während der Rest des Wolff'schen Körpers verödet und nur noch in Spuren als Giraldès' Organ, Parepididymis HENLE, zwischen Hoden und Nebenhoden nachgewiesen werden kann. Entwickelt sich ein weibliches Individuum, so prävalirt die Ausbildung des secundär angelegten Geschlechtsganges, des sogenannten Müller'schen Ganges. Derselbe bekommt an seinem oberen Ende die bekannte Oeffnung, das Ostium abdominale Tubae, wächst ungemein, namentlich in seinem mittleren Abschnitte, und vereinigt sich bei den meisten Säugethieren und dem Menschen mit dem gleichnamigen Canal der anderen Seite zu einem unpaarigen mittleren Organ, dem Uterus mit der Vagina, so dass aus den beiden Müller'schen Gängen der ganze eileitende, fruchthaltende und ausführende weibliche Geschlechtsapparat hervorgeht. Dagegen verkümmert hier die primäre Anlage, der Wolff'sche Gang mit seiner nächsten Dependenz, dem Wolff'schen Körper. Wie Kobert (95) zuerst nachgewiesen hat, ist das Parovarium das einzige Residuum des Wolff'schen Körpers, und ein mitunter auch beim Menschen im Lig. latum noch kümmer-

lich erhaltener Gang der Rest des Urnierenganges. Nur bei wenigen Säugern, Wiederkäuern, Schweinen, findet sich derselbe als Gartner'scher (64) Canal (übrigens schon von MALFIGHI (123) gekannt) in grösserer Ausdehnung erhalten. Die keimbereitenden Organe, die Ovarien und Hoden, sind auch in ihrer weiteren Ausbildung noch am wenigsten verfolgt. Abgesehen von ihrem weiteren Wachsthum und den späteren Lageveränderungen, dem fast regelmässigen Verkümmern des rechten Eierstockes bei den Vögeln, weiss man wenig Sicheres über ihre Entwicklung. Die neueren zum Theil auch nur sehr aphoristischen Mittheilungen werden wir alsbald zusammenstellen.

Das sind die feststehenden Hauptthatsachen. Ich bin hier nicht auf die Abweichungen in Betreff der Primordialniere bei den Fischen und Batrachiern eingegangen, dafür wird sich weiter unten die Gelegenheit bieten; vor der Hand kam es mir nur darauf an, die thatsächlichent Anknüpfungspunkte für die weitere Auseinandersetzung zu gewinnen.\*)

Was die neueren Forschungen betrifft, so hat das von allen Theilen des Urogenitalapparats der Vertebraten zuerst auftretende Gebilde, der Urnierengang, im letzten Decennium wenig Ruhe gehabt, da man ihn wiederholt aus dem mittleren in das obere Keimblatt und wieder zurück versetzt hat. Es war REMAK selbst aufgefallen, dass die drüsigen Gebilde des Geschlechtsapparats und ihre Ausführungsgänge so wenig in Bezug auf ihre erste Entstehung mit den übrigen ächten Drüsen harmoniren. Während letztere entweder im oberen oder im unteren Keimblatte wurzeln, blieben alle Theile des Sexualapparats mit Ausnahme der äusseren Geschlechtsorgane allein auf das mittlere Keimblatt beschränkt. Auch Köllikeß (97) erkennt das Schwierige dieser Erscheinung an, weist aber ausdrücklich, p. 410, jede Verbindung des Urnierenganges mit dem Hornblatte zurück, so nahe der Gedanke an eine Verbindung mit dem letzteren auch liege.

Nachdem His (85) eine Zeitlang geglaubt hatte, den Urnierengang auf eine abgeschnürte Falte des Hornblatts zurückführen zu können, sah er sich später genöthigt diese Ansicht zurückzuziehen. In seinem vor Jahresfrist erschienenen grossen Werke (87) wird der Urnierengang beim Hühnchen aus den Urwirbeln abgeleitet. Die Frage, von welchem Keimblatte der Urnierengang schliesslich abstamme, ist aber bei His eine nebensächliche geworden, denn His hat das grosse histologische Problem der Trennung der epithelialen von den bindegewebigen Elementen genetisch auf eine ganz andere Weise zu lösen gesucht, als durch die

\*) Wenn ich diese Thatsachen feststehend genannt habe, so habe ich mir erlaubt, einige nach Périer's (149) Dissertation, p. 64 ff., in Frankreich, wie es scheint, noch nicht vergessene ältere Anschauungen mit Stillschweigen zu übergehen. Périer, gestützt auf einen Fall von einer Missbildung (FOLLIN (62), Gaz. des hôp. 4 Dec. 1854), wo neben einem wohlausgebildeten Uterus mit Tube ein durch FOLLIN's und ROBIN's Untersuchungen als solcher festgestellter Hode vorhanden war, während man keine Spur vom Vas deferens, Samenblasen etc. fand, drückt sich über die Entwicklung der inneren Genitalien folgendermaassen aus: »Nous dirons donc que, sans qu'on sache pourquoi, l'organe génital, en se mettant en rapport avec le canal de Müller, deviendra soit ovaire, soit testicule, et que, suivant le mode de connexion qui s'établira entre l'organe et le conduit, il se formera un appareil génital måle ou un appareil génital femelle. Måle si le conduit s'allongeant et s'enroulant se transforme en épididyme et se fusionne avec l'organe génital devenu testicule (!), femelle au contraire si le conduit reste évasé et indépendant de l'ovaire.«

Remak'schen Keimblätter. Nach ihm sind im Hühnerei zweierlei Keime von Anfang an vorhanden ; den einen, welchen man bisher allein als die Grundlage des Embryo ansah, bildet die sogenannte Cicatricula mit dem Keimbläschen, den anderen der weisse Dotter. Aus der Cicatricula, dem Archiblasten His, entstehen nun nach wie vor die drei Remak'schen Keimblätter, dieselben liefern jedoch nur die epithelialen, musculösen und nervösen Gewebe des Körpers; sämmtliche Bindesubstanz (Knochen, Knorpel, Bindegewebe) und auch das Blut sowie die Epithelien der serösen Häute und der Gefässe kommen vom weissen Dotter, dem Parablasten, her und wachsen zwischen die archiblastischen Keimblätter hinein. Sonach wären alle drüsigen und epithelialen Theile des Urogenitalapparats mit den übrigen epithelialen Organen auf gleichen Boden gestellt. Die näheren Details der ersten Entstehung des Urnierenganges anlangend, so bringt ihn His auf eine Wucherung der äusseren Abschnitte der Urwirbelkerne zurück. Die Kernmasse der Urwirbel gehört aber dem unpaaren medianen Axenstrange des Embryo an; die primitive Anlage des Urnierenganges wäre also im Axenstrange zu suchen. His sagt selbst vom Urnierengange, 1. c. p. 119 ff: »Die Ableitung dieses Ganges ist nicht leicht, die Annahme, zu der ich gelangt bin, ist die, dass der Gang aus den äusseren Abschnitten der Urwirbelkerne hervorgeht. Von diesen tritt ein Theil der Zellen durch die Lücke, welche zwischen dem Stammtheil und dem Parietaltheil der animalen Muskelplatte entsteht, und die austretenden Massen sammeln sich zu einem, neben der äusseren Urwirbelwand herlaufenden Längsstrange. Letzterer hängt anfangs mit dem Reste der Urwirbelkerne noch durch breite Brücken zusammen, wie man zuweilen an senkrechten Schnitten erkennt. Im Flächenbilde zeigt sich der Gang bei seinem ersten Auftreten aus sehr vielen kürzeren Zellsträngen zusammengesetzt, welche je nach vorn und nach hinten aus der äusseren Seite der Urwirbel hervortreten, und unter spitzen Winkeln sich kreuzen. Es ist somit der Strang anfangs nicht von compaktem, sondern von lockerem Gefüge, und er besteht aus vielen einzelnen, der Länge nach an einander sich reihenden Segmenten «

Die erwähnte von His in seiner ersten Mittheilung (85) aufgestellte Ansicht von der Bildung des Urnierenganges durch eine Einstülpung des Hornblatts ist nur von HENSEN in einer vorläufigen Mittheilung (82) acceptirt worden. HENSEN sagt daselbst, p. 502: »Die von His angenommene Einstülpung des Urnieren- und Müllerschen Ganges aus dem Hornblatt habe ich direct nachweisen können.« Bis jetzt ist keine weitere Publication darüber erfolgt. Alle übrigen neueren Forscher, DURSY, BOBNHAUPT und ROSENBERG, verlegen den Urnierengang mit REMAK wieder in das mittlere Keimblatt. Dursy (52) glaubt denselben aber mehr auf den äusseren Theil der Urwirbelplatte als auf die eigentlichen Seitenplatten, wie REMAK es wollte, zurückbringen zu müssen. BORNHAUPT (28) und Rosenberg (178) constatiren beim Hühnchen nur das erste Auftreten im mittleren Keimblatt, ohne weitere Detailangaben zu machen. Auf Götte's (70) Untersuchungen komme ich später zurück. - Was das Verhältniss der Wolff schen Körper zu den Wolff schen Gängen anbelangt, so haben alle neueren Autoren, welche diesen Punkt berühren, HIS (87), BORNHAUPT (28), ROSENBERG (178), GÖTTE (70), sich gegen eine directe Fortentwickelung der Canälchen des Wolffschen Körpers aus dem Gange in Form von Hohlsprossen oder auch soliden Sprossen erklärt; sie nehmen vielmehr sämmtlich eine besondere Entstehung der Ouercanälchen des Wolff'schen Körpers an (His z. B. auch aus der Urwirbelkernmasse); erst nachträglich sollen sich die Canälchen mit dem Gange verbinden. Am ausführlichsten hat BORNHAUPT diese Sache behandelt; REMAK und KÖLLIKER haben sich in dieser Angelegenheit nicht entschieden ausgesprochen.

Ueber den Bau des fertigen Wolff schen Körpers haben in neuerer Zeit BANKS und Dursy Mittheilungen gemacht, die sich an frühere Angaben J. Müller's (135),

die aber wenig beachtet zu sein scheinen, anschliessen. BANKS' (9) Arbeit, die mir durch die Freundlichkeit meines hochverehrten Lehrers HENLE zur Verfügung stand, verbreitet sich über die Entwicklung des Nebenhoden und die Rückbildung des Wolffschen Körpers. Das Caput epididymidis ist nach ihm eine ganz neue Bildung, welche, zunächst unabhängig vom Wolff schen Körper, an dessen oberem Ende aus quer zum Hoden hin verlaufenden Canälchen entsteht; diese Canälchen setzen sich einerseits mit den Canaliculi seminales in Verbindung, andererseits treten sie in einen Sammelgang zusammen, der schliesslich dem Wolff'schen Gange entgegenwächst und in ihn einmündet. Auch beim Weibe bildet sich dieser besondere Körper, der Nebenhoden, kommt aber da nicht zu vollständiger Entwicklung und enger Verbindung mit dem Eierstock ; er ist das Rosenmüller'sche Organ. Dieses ist also, wie BANKS scharf hervorhebt, nicht ein Rest des Wolff'schen Körpers, sondern dessen Ueberbleibsel müssen beim Weibe, wenn überhaupt vorhanden, in ein paar rudimentären Canälchen gesucht werden, die seitlich vom Rosenmüller'schen Organ gelegen sind ; beim Mann stellen sie das Giraldès'sche Organ dar. Wir werden später sehen, dass BANKS in diesem Punkte viel genauer ist, als alle bisherigen Darstellungen. (Vgl. namentlich l. c. p. 32 und p. 55 ff.)

In einer vorläufigen Mittheilung Dussy's (51) (die ausführliche Arbeit ist bis jetzt noch nicht erschienen) wird ausser mehrerem Detail über den Bau der Urnieren (Nächweis schleifenförmiger Canälchen) das Vorhandensein von zweierlei Canälchen im Wolff schen Körper berichtet (beim Rindsfötus).\*) Es heisst, p. 262, l. c. : »Das oberste, anfangs spitze Ende des Wolff schen Körpers erhält im Laufe der Entwicklung eine knopfförmige Anschwellung, die man als Endkolben des Ausführungsganges zu bezeichnen pflegt. Bei näherer Untersuchung jedoch besteht dieselbe aus graden, später etwas geschlängelten Querdärmchen, welche gleichsam die Wurzeln des Ausführungsganges darstellen und zusammen den Nebenhodenkopf bilden. Sie besitzen keine Kapseln, keine Glomeruli, keine schleifenförmigen Verlängerungen. Dagegen lassen sich ihre blinden Enden medianwärts in der Richtung gegen einen Strang verfolgen, welcher die obern Enden der Keimdrüse und des Wolff'schen Körpers verbindet. Dieser Strang ist der Rest der ursprünglich strangförmigen, in der ganzen Länge der Urniere verlaufenden Uranlage der Keimdrüse und in ihm bilden sich die Vasa efferentia des Hodens.«

Den Nebeneierstock sieht DURSY, grade entgegen der Ansicht von BANKS, als den Rest des harnbereitenden Theiles der Wolffschen Körper an. Derselbe wäre also nicht das Homologon des Nebenhodens, sondern eher des Giraldès'schen Organs, der Parepididymis. BANKS sowohl wie DUBSY kommen also darauf hinaus, dass im Wolffschen Körper zweierlei differente Canälchen stecken; die einen gehören der eigentlichen Urniere an, die anderen dem männlichen Sexualapparat. JOH. MÜLLER (135) ist meines Wissens der Erste, der diese zweierlei Bestandtheile des Wolffschen Körpers mit grösster Bestimmtheit gesondert beschrieben und auch abgebildet hat.

REMAK und Kölliker haben über die Entstehung der Müller'schen Gänge keine genaueren Angaben. Letzterer erklärt sie mit RATHKE, Bischoff und THIERSCH für anfänglich solide Zellenstränge, die sich in einer ziemlich dicken, leistenförmigen Blastemschicht, welche als Peritonealhülle der Urniere betrachtet werden könne, und also dem mittleren Keimblatte angehöre, entwickelten. Sie sollen am obern

<sup>\*)</sup> Das Vorhandensein von zweierlei Canälchen, zarteren und dickeren, im Wolffschen Körper war auch RATHKE bekannt (p. 49); jedoch lässt R. die dünneren in die stärkeren münden und nimmt keine functionellen Unterschiede an.

Ende leicht kolbig angeschwollen enden und erst später dort eine spaltförmige Oeffnung bekommen.

His (85 u. 87) ist es mit den Müller'schen Gängen ergangen wie mit den Urnierengängen. Die erste Auffassung derselben als Ausstülpungsproducte des Hornblatts, die von HENSEN (82) ebenfalls aufgenommen worden ist, hat er aufgegeben und sagt in der neuesten Mittheilung darüber mit wenigen Worten : »Ich weiss zur Zeit für den Müller'schen Gang keinen anderen Ursprung anzugeben. als den gestreckten Urnierengang selbst, sei es, dass dieser Gang später seine Verbindung mit den Quercanälen aufgibt, während letztere durch Anastomosen einen zweiten Gang bilden, sei es, dass er der Länge nach sich theilt. Jedenfalls fällt die Emancipation des Ganges erst in die Zeit nach dem vierten Bebrütungstage.« -Nach Dursy (54) entsteht der Müller'sche Gang selbständig in der peritonealen Hülle der Urniere, ähnlich wie die Keimdrüse, mit der er anfangs an seinem obern Ende verbunden ist (valso ein Ausführungsgang dieser Drüse, der erst später seine Verbindung mit ihr wieder aufgibta p. 263). Auch erscheint der Müller'sche Gang nicht seiner ganzen Länge nach auf einmal, wie REMAK und die meisten Andern nach ihm angenommen haben, sondern zuerst an der Spitze des Wolff'schen Körpers und wächst allmählich weiter nach abwärts. (Nach Untersuchungen an Rindsembryonen). --- Eigenthümlich und vollkommen neu sind BORNHAUPT's (28) Angaben über die Entwicklung des Müller'schen Ganges. Sie entsprechen zwar im Ganzen den vorhin berichteten kurzen Mittheilungen Dursy's, doch lässt sich bei dem fragmentarischen Charakter dieser letzteren leider nicht genauer beurtheilen, in wie weit DURSY vielleicht dasselbe gesehen hat wie BORNHAUPT. Da ich später noch öfter darauf zurückkommen muss, so will ich hier nur kurz erwähnen, dass der Müller'sche Gang erst am 6. Tage, und zwar von der Gegend des obern Endes des Wolffschen Körpers (einwärts vom Zwerchfellsband der Urnieren), aus dem verdickten Peritonealepithel durch Faltenbildung und trichterförmige Einstülpung desselben nach hinten zu sich bildet. Das blinde zugespitzte Ende des Trichters liegt zwischen der äussern Wand des Wolff'schen Ganges und dem ihn bekleidenden Peritonealepithel. Dieses blinde Trichterende wächst nun in der angedeuteten Richtung zwischen Peritonealepithel und äusserer Wand des Wolff'schen Gauges, dem letzteren entlang, immer weiter nach hinten, bis es sich mit der Cloake in Verbindung setzt, was am 8. Tage geschieht. Auf diese Weise muss ein langer, ungefähr dem Wolff'schen Gange parallel und nach aussen von ihm verlaufender Canal entstehen, der oben mit einer trichterförmigen Oeffnung (das spätere Infundibulum der Tube) von Anfang an frei in die Bauchhöhle ausmündet. Beide Geschlechter verhalten sich in Hinsicht auf die erste Ausbildung des Müller'schen Ganges vollkommen gleich.

.

Ueber die erste Entwicklung der Geschlechtsdrüsen gesteht Kölliken, l. c. p. 436, dass dieselbe, »weniger was die Zeit, als das sonstige Verhalten anlange, bis anhin noch in tiefes Dunkel gehüllt sei.« Weiter, p. 437, wird angegeben, dass sie sich im Bereiche der subperitonealen Schicht der Urnieren, unmittelbar dem innern Umfange der letztern aufsitzend, entwickeln sollen; das Peritoneum gehe von der Urniere über die Geschlechtsdrüsen unmittelbar hinweg. Die genannte Schicht gehört den Remak'schen Mittelplatten an. Anfangs bestehen nach Kölliken beiderlei Geschlechtsdrüsen aus indifferenten kleinen Bildungszellen; beim Menschen fanden sich in der 9.—10. Woche deutliche Samencanälchen, die ihre erste Entstehung einer besonderen Zusammenfügung gewisser Zellen der primitiven Drüsenanlage zu verdanken schienen. Ueber den Zusammentritt der Samencanälchen mit dem Ausführungsgange wird nichts Näheres angegeben, ebenso wenig über die erste Entwicklung der Eier. — Eine ausführliche Schilderung der Entwicklung des

Ovariums gibt His (85). Bei 4-10tägigen Hühnerembryonen markirt sich an der Innenseite der Wolff'schen Körper unter den dort vorhandenen Malpighi'schen Knäueln einer durch seine besondere Grösse. Derselbe zeigt sich später an seinem freien Umfange von einem plattgedrückten Wolff'schen Canälchen »spangenartig« umfasst. Der grosse Malpighi'sche Knäuel soll sich nun zu dem gefässreichen Hilusstroma des Ovariums entwickeln, während namentlich aus dem vom Gefässknäuel abgewendeten Epitiielstratum des Canals die Follikelanlagen entstehen und die Eierstockshüllen aus einem Theile der Umgrenzung des Wolff'schen Körpers hervorgehen. »Die eben mitgetheilten Beobachtungen, heisst es weiter, p. 160, lassen kaum einen anderen Schluss zu, als dass das Parenchym der Sexualdrüse wirklich aus Wolff'schen Canälen entsteht, während die Hülle der früheren Umgrenzung eines Theiles des Wolff'schen Körpers entspricht und das Hilusstroma mit seinen Gefässen aus einem Malpighi'schen Knäuel entsteht. In der ersten Anlage gestaltet sich das Verhältniss von Knäuel und Canälen ähnlich wie in den Urnieren selbst. Jener treibt diese spangenartig vor sich her und kommt nun zunächst in Berührung mit der einen Wand, welche blasser wird und sich abplattet, während die abgekehrte Wand stärker sich entwickelt Aus letzterer gehen durch Wucherung die Stränge der Eizellen hervor. Ob die Epithelzellen des Primitivfollikels auch aus ihr sich bilden oder ob sie aus den blasseren Zellen der tieferen Lage (der anfänglich inneren Canalwand) hervorgehen, vermag ich zunächst nicht zu sagen; die Beobachtung PFLÜGER's, wonach die Epithelzellen seiner Eischläuche anfangs nur in deren tiefstem Theil vorhanden sind und erst von da aus weiter zur Oberfläche vordringen, spricht jedenfalls für die letztere von diesen Möglichkeiten.« Von menschlichen Embryonen hat His nur 11-12wöchentliche untersuchen können. Bei diesen fand er das Stroma des Ovariums direct vom Stroma des Wolff schen Körpers ausgehend; einzelne Canäle des letzteren traten bis unmittelbar in den Stiel der Sexualdrüse hinein. Das Hilusstroma war wenig entwickelt, »die Parenchymrinde bestand bis in ihren innern Theil aus länglichen, zur Oberfläche senkrecht gestellten Zellennestern, ohne Membrana propria, die durch schmale Substanzbrücken von einander getrennt waren. Die Zellen hatten grosse bläschenförmige Kerne. Das ganze Parenchym hatte den Charakter, wie ihn später nur die Rinde zeigt.« — Auch BORNHAUPT (28) verdanken wir ausführlichere Angaben. In Betreff des ersten Auftretens der Sexualdrüsen heisst es, p. 29: »Am Ende des 5. Tages zeigt die vom Peritoneum überzogene Fläche des Wolff schen Körpers (die mediane Fläche) eine longitudinale Furche, welche parallel der Grenzlinie zwischen dem Mesenterium und dem Wolffschen Körper verläuft und letzteren der Länge nach in zwei Abschnitte theilt. Der medial von dieser Furche gelegene Streifen ist viel schmäler als der laterale und muss wegen des eben berührten Lageverhältnisses zwischen Mesenterium und Wolffschen Körper in der vorderen Hälfte desselben an seine untere, in der hinteren an seine innere Seite zu liegen kommen. Dieser Streifen hat eine fast gleiche Länge wie der Wolff'sche Körper, und ist die erste Anlage der Geschlechtsdrüsen.« Der Streifen ist durch embryonales lockeres Bindegewebe und Gefässe vollkommen vom Wolff'schen Körper getrennt ; der Peritonealbezug desselben zeigt vom 5. Tage ab eine auffallende Verdickung durch mehrfache Schichtung von Zellen. Dicht unterhalb dieses verdickten zelligen Peritonealbezugs fand BORNHAUPT der Länge nach verlaufende Zellenbalken, die mehr oder minder tief in die Anlage der Sexualdrüse eindrangen und von deren Gewebe sich durch besonders grosse Zellen unterschieden. Diese Zellenbalken erscheinen natürlich auf Querschnitten als schlauchförmige oder rundliche Massen. Einen Zusammenhang derselben mit dem Peritonealepithel konnte BORNHAUPT nicht mit vollkommener Sicherheit nachweisen, doch ist er geneigt einen solchen anzunehmen. Die Zellenbalken entwickeln sich

nun beim Hoden zu den Samencanälchen, bleiben aber wahrscheinlich bis zum Auskriechen des Hühnchens noch solid. (BORNHAUPT hat bei 19tägigen Embryonen noch solide Canälchen gefunden). Vom 12. Tage an bildet sich unter dem Peritonealbezuge die Albuginea aus. Beim Eierstock gehen die Zellenbalken im Hilusstroma unter. Dagegen sieht man an 11 — 12tägigen Embryonen senkrechte schlauchförmige Zellenwucherungen vom Peritonealepithel aus in das Stroma der Eierstocksanlage hineinwachsen; BORNHAUPT hält sie, obgleich er ihre Weiterentwicklung nicht verfolgt hat, für die Anlagen der Pflüger'schen Schläuche. Am meisten stimmen noch die älteren Angaben von VALENTIN und REMAK mit BORNHAUPT überein, der hier zum ersten Male eine etwas eingehendere Entwicklungsgeschichte beider Sexualdrüsen geliefert hat.

# II. Erste Entwicklung des Wolff'schen Ganges. Keimepithel. Gemeinsame Urogenitalanlage.

Als ich den Schleimhautepithelbezug des menschlichen Ovariums auffand, ergab sich die Nothwendigkeit, diesen Befund genetisch zu erklären, und schien es mir anfangs, als ob die alte J. FR. MECKEL'sche Ansicht, wonach die Tube früher in unmittelbarer Verbindung mit dem Ovarium stehe, einige Berechtigung habe. Ich musste bald davon abstehen, diese Meinung zu stützen und sah mich genöthigt, da ich keine der bisher vorgetragenen Ansichten bestätigt fand, immer weiter auf die Anfangsstadien zurückzugehen. So suchte ich mir eine möglichst vollständige Uebersicht der Entwicklungsvorgänge im Bereiche des Sexualsystems zu verschaffen, deren Resultate ich hier vorlege. Als Untersuchungsobject dienten mir zunächst Hühnerembryonen, und beziehen sich alle meine Angaben, sofern es nicht besonders angemerkt ist, auf diese.

Die erste Spur der Sexualorgane erscheint, nach allgemeiner Annahme, in der Anlage des Urnierenganges oder des Wolff'schen Ganges. Um an Bekanntes anzuknüpfen, schildere ich den Wolff'schen Gang zunächst aus einem etwas vorgerückteren Stadium, wenn er anfängt im Flächenbilde deutlich als besonderes Organ zu erscheinen. Das fällt, meinen Erfahrungen nach, meistens in die Zeit von der 40.—50. Brütstunde. Wir werden später sehen, dass die ersten Spuren des Urnierenganges schon viel früher auf Querschnitten nachzuweisen sind; im Flächenbilde gelingt es jedoch nicht, denselben vor der angegebenen Zeit mit Sicherheit zu erkennen.

Die Embryonen aus dieser Periode zeigen die Urwirbel im Bereiche des Rumpfes bereits vollständig ausgebildet. Der Gang erscheint bei ihnen als ein anfangs solider dünner Zellenstrang, bei auffallendem Licht von weisslicher, bei durchfallendem von dunkler Farbe, längs der Urwirbelsäule gelegen.

#### Keimepithel. — Gemeinsame Urogenitalanlage.

Sein oberes Ende ist etwas dünner, aber abgerundet; es reicht, so viel ich sehen konnte, nicht bis zu den vordersten Urwirbeln hinauf. Um diese Zeit ist der Wolff'sche Gang noch am besten von der Dorsalfläche des Embryo her zu sehen; später allerdings von der Ventralfläche aus. Im hinteren Rumpfabschnitte nähert sich der Gang von beiden Seiten der Medianlinie und verliert sich anfangs ungefähr da, wo die Urwirbelsonderung aufhört; doch gelingt es nicht selten, ihn noch eine Strecke weit in den Bereich der noch nicht in die einzelnen Wirbelsegmente zerklüfteten Urwirbelplatten zu verfolgen, ein Beweis dafür, dass sein Erscheinen nicht an das Auftreten der Urwirbel selbst geknüpft ist. Dafür sprechen auch die Querschnitte. Ich komme auf diese Verhältnisse noch weiter unten zurück.

Querschnitte ergänzen dieses Bild. Beginnt man am Kopfende des Embryo mit successiven Schnitten, so tritt ungefähr hinter den 6-7 vorderen Urwirbeln der sogenannte Urnierengang hervor und zwar, dem geschilderten Flächenbilde entsprechend, als solider, rundlich elliptischer Zellenhaufen, vgl. Fig. 38, 39, 40 x. Die Zellen zeigen keine geregelte Lage, etwa wie um einen Mittelpunkt concentrisch angeordnet, so dass man von vorn herein nicht sagen kann, dass nun in der Mitte des Zellenhaufens das Lumen entstehen werde. Die Querschnitte geben zugleich den besten Aufschluss über die Lage des Ganges zu den benachbarten Theilen und über seine Entstehung. Bleiben wir, um zunächst eine klare Vorstellung von dem Verhalten des fertigen Ganges zu gewinnen, bei der Entwicklungsstufe stehen, von der wir ausgegangen sind, so tritt im Transversalschnitte der bezeichnete Zellenhaufen, den wir vorerst kurzweg nach Maassgabe aller unserer bisherigen Kenntnisse als »Urnierengang« bezeichnen wollen, immer in Verbindung mit einem genau bestimmbaren Theile des mittleren Keimblattes auf, und zwar den von REMAK sogenannten Mittelplatten (Gekrösplatten v. BAER).

Es ist hier am Platze, etwas genauer auf die von REMAK als Mittelplatten bezeichneten Theile der Embryonalanlage einzugehen. REMAK (475) versteht darunter das Verbindungsstück zwischen seiner Hautplatte und seiner Darmfaserplatte, also das in den Figg. 41, 42 und 43 zwischen den Buchstaben m, m liegende, ziemlich genau bogenförmig, später mehr senkrecht verlaufende Stück, welches die Pleuroperitonealspalte medianwärts abschliesst. Es ist aber ohne Weiteres ersichtlich, dass die Remak'schen Mittelplatten medianwärts continuirlich mit einer Zellenmasse v (Fig. 41) in Verbindung stehen, die ihrerseits wieder in die Urwirbel übergeht.\*) Die ses Verbindungsstück zwischen Urwirbel und Remak'scher Mittelplatte gehört also wohl unstreitig der letzteren an, zumal die Absetzung gegen die Urwirbel, wenigstens wenn letztere vollkommen ausgebildet sind, stets eine gut ausgeprägte ist. Eine solche Abgrenzung gegen die bogenförmig verlaufende

\*) Am einfachsten ergibt sich diese unmittelbare Zusammengehörigkeit an Querschnitten aus früheren Stadien, z. B. wie in Fig. 39 (v). Dort kann man constatiren, dass sich zwischen gespaltene Seitenplatten und Urwirbel eine verbindende Zellenmasse einschiebt, an welcher aber eine strenge Grenze zwischen dem mehr horizontal und mehr vertical verlaufenden Theile nicht anzugeben ist.

#### II. Erste Entwicklung des Wolffschen Ganges.

Remak'sche Mittelplatte findet dagegen niemals statt; es verschmilzt vielmehr später diese gesammte zwischen Urwirbeln und Seitenplatten liegende Zellenmasse zu einem gemeinsamen Ganzen. Das hier besprochene Verbindungsstück, v, ist auch von BORNHAUPT (28) und DURSY (52) erwähnt. BORNHAUPT erklärt es für die Anlage der Urniere und gibt zugleich richtig an, was sehr bemerkenswerth ist, dass es nur in dem eigentlichen Rumpftheile des Embryo existire, so weit die Remak'sche Mittelplatte nach vorn reicht, dagegen im Schwanztheile fehle. Mit andern Worten also, das Verbindungsstück existirt überall da, wo später die Urogenitalanlage auftritt: wir dürfen also vermuthen, dass es zur letzteren in unmittelbarster Beziehung steht. BORNHAUPT rechnet übrigens dieses Verbindungsstück noch dem axialen Theile des Embryo zu. Dem Vorstehenden nach halte ich es für geboten, die Bezeichnung » Mittelplatte« etwas zu modificiren, und sie auch noch über das genannte Verbindungsstück, v, hin auszudehnen. Wir könnten dann einen verticalen oder lateralen und horizontalen oder medialen Antheil der Mittelplatte unterscheiden; ersterer würde der Remak'schen Mittelplatte entsprechen, letzterer dem Verbindungsstücke. Wir werden im Nachfolgenden uns immer dieser Bezeichnungen bedienen; der einfache Ausdruck »Mittelplatte« soll stets Beides zusämmen begreifen. Die Berechtigung zu dieser Modification der REMAR'schen Bezeichnung wird sich bei der weiteren Betrachtung von selbst herausstellen, da die genannten Theile des Embryo als gemeinsame Urogenitalanlage aufgefasst werden müssen. - Schon v. BAER hat die Geschlechtsorgane auf die Gekrösplatten (Mittelplatten) zurückgeführt, s. Entwicklungsgesch. II. Thl. p. 151.

Bereits BORNHAUPT (28) hat die Lage des Wolff'schen Ganges aus dieser Zeit genau orientirt, indem er ihn unmittelbar dem horizontalen Theile der Mittelplatten (v) aufliegen lässt. Ich stimme damit vollständig überein, vgl. Fig. 41 x. Doch ist auch an seiner Darstellung derselbe Mangel, wie an allen übrigen, die bisher den Urnierengang des Hühnchens zum Gegenstande hatten. Man hat nämlich den Gang wenigstens während eines Abschnittes seiner Entwicklung und zwar grade während der Zeit, die wir hier zum Ausgangspunkte unserer Betrachtung gewählt, als von allen Seiten frei, ohne alle Verbindung mit den Mittelplatten dargestellt, z. B. in den Abbildungen bei Kölliker (97), BORNHAUPT (28), HIS (87), DURSY (52) u. A. Später allerdings zeichnen ihn alle Autoren, wie er auf Fig. 43 dargestellt ist, mitten in die Substanz der inzwischen vergrösserten Mittelplatte eingebettet. Nun ist aber der fragliche Zellenhaufen, Urnierengang der Autoren, niemals frei, sondern stets: mit der Zellenmasse der Mittelplatten in continuirlicher Ver-bindung, namentlich mit dem horizontalen Theile derselben, dem Verbindungsstücke v. Es ist dieser sogenannte Gang nichts Anderes als ein etwas: weiter gegen das Hornblatt vorgeschobener Theil eines grösseren Zellenagglomerats, welches einen grossen Abschnitt der Mittelplatten einnimmt und sicht durch dieselben hindurch bis zur Pleuroperitonealspalte hinerstreckt. Es ist schwer zu sagen, wie viel von der Mittelplatte hinzugehört, wie viel nicht; jedenfalls sind alle die näher dem Hornblatte gelegenen Theile derselben bis an die Pleuroperitonealspalte heran hierher zu rechnen. Diese Zellenmasse ist die Uranlage des Harn- und Geschlechtsapparates. Der Ur-

110

### Keimepithel. - Gemeinsame Urogenitalanlage.

nierengang steckt in dieser Zellenmasse mit seiner ersten Anlage darin; aber es ist falsch, das am meisten zum Hornblatte vorspringende Stück als die früheste Spur der Urogenitalanlage und direct als Urnierengang zu bezeichnen und dann vor allen Dingen es als eine von den Mittelplatten abgelöste Anlage zu betrachten. Vorläufig diene zur Orientirung, dass dieses am meisten vorspringende Stück sich wohl an der Bildung des Urnierenganges betheiligt, doch niemals selbst direct zum hohlen Gange wird, indem es, in der Mitte etwa, ein Loch bekommt, wie man sich das bisher allgemein vorgestellt hat. Die Sache liegt ganz anders. Sehen wir jedoch zunächst uns danach um, woher die erste Spur der Urogenitalanlage stammt.

Bekanntlich findet ganz zu Anfang der Embryonalentwicklung in der Axe des durchsichtigen Fruchthofs eine besonders starke Wucherung von Zellen statt, an der sich neben den Resten der dort vorhandenen Furchungskugeln auch das obere Keimblatt betheiligt. Man vergleiche darüber ausser den Ausführungen von His (87) meine eigenen Angaben (216). Aus der Gesammtheit dieser Zellenwucherungen bildet sich der von His sogenannte Axenstrang, in dessen Bereiche besondere Keimblätter nicht unterschieden werden können, sondern die ganze Embryonalanlage eine continuirliche Masse darstellt. Ich stimme His darin vollkommen bei, wenn man nicht die Keimblätter allein, sondern neben ihnen auch den Axenstrang zu den Uranlagen des Embryo rechnet. \*) Das erste Stadium der embryonalen Entwicklung ist mit der Bildung dieser Uranlagen, der Keimblätter und des Axenstranges, abgeschlossen. Während desselben finden wir noch nirgends die Spur der Anlage irgend eines bleibenden Organs.

In continuirlicher Folge lehnen sich nun an dieses erste Stadium eine Reihe weiterer Entwicklungsvorgänge an, die es schon zur Ausbildung bleibender Organe bringen. Im Bereiche des Kopftheils, der sich, wie DURSY (52) zuerst mit Bestimmtheit gezeigt hat, ausschliesslich vor dem vorderen Ende des Primitivstreifens ausbildet, verlaufen dieselben etwas anders als im Rumpfabschnitt. Uebrigens haben wir es hier auch nur mit dem letzteren zu thun, da kein Theil des Sexualapparats sich weiter nach vorn hin entwickelt, als der Rumpf reicht. Wir können also das Kopfende des Embryo hier ganz ausser Betracht lassen. In der Region des späteren Rumpfes liegt zwischen

<sup>\*)</sup> Genaueres über die Formation der Keimblätter und des Axenstranges habe ich an einem anderen Orte mitgetheilt (216). Ich bedaure, dabei die in STRICKER'S Laboratorium angestellten Untersuchungen von PEREMESCHKO (148) nicht haben benutzen zu können, da sie mir erst später zukamen. Sie stimmen in vielen Punkten mit meinen Beobachtungen überein. Nur lässt PEREMESCHKO neben dem oberen Keimblatte zuerst selbständig das dritte sich entwickeln, während ich neben dem oberen ein zweites Keimblatt annehme, das die Elemente des mittleren und dritten Blattes in sich vereinigt hält. PEREMESCHKO bestreitet irgend eine Antheilnahme des oberen Blattes an der Bildung des mittleren, gibt aber zu, dass er den centralen Theil des letzteren, d. h. den Axenstrang, niemals habe vom oberen Blatte trennen können. Ich muss mit His aufrecht erhalten, dass im Axenstrange vom oberen Blatte aus reichlich Zellen in den Bereich des mittleren Blattes hineingelangen.

dem ersten Stadium und den weiteren Entwicklungsvorgängen, welche sich äusserlich besonders in der Abgliederung der Urwirbel markiren, ein rasch vorüberlaufender Zwischenact, welcher für unsere Aufgabe von besonderem Interesse ist. Man kann diesen Zwischenact am einfachsten als eine von dem Axenstrange ausgehende neue (secundäre) Zellenwucherung bezeichnen, wodurch vorzugsweise das Material zur Bildung der Urwirbelplatten, der Chorda, der Mittelplatten und zur Verdickung der Medullarplatten geliefert wird. Im Flächenbilde manifestirt sich diese neue Zellenwucherung als ein dunkler Hof, der zuerst um das vordere Ende des Primitivstreifens auftritt. Wie im Allgemeinen alle Bildungsvorgänge in der embryonalen Axe vom vorderen zum hinteren Körperende weiter schreiten, so dass das erstere immer um etwas in der Entwicklung voran geht, so wandert auch dieser »Hof« allmählich zum Caudalende hin, d. h. die erwähnte Zellenwucherung ergreift nach und nach auch die hinteren Rumpfpartien bis zum Schwanzende des Embryo. Das Resultat der Wucherung bilden, wie gesagt, besonders die Urwirbelplatten und die Mittelplatten, und so sieht man in den vorderen Rumpfpartien, welche bereits Sitz dieser Zellproduction waren, alsbald die Verdickung und Erhebung der Medullarplatten und die Abgliederung der Urwirbel beginnen, während in der Caudalgegend erst das Vorstadium des dunklen Hofs vorhanden ist. (Man vgl. hierzu die beiden Figuren 29 und 30, von denen die letztere ein mehr vorgerücktes Stadium darstellt). Mit diesen Vorgängen verschwindet natürlich das Flächenbild des Primitivstreifens. Derselbe war der Ausdruck der primären axialen Zellenwucherung, behufs Bildung des Axenstranges; so wie der letztere durch die reichliche secundäre Production von Zellen und Gruppirung derselben zu Urwirbeln und Chorda in allen ursprünglichen Verhältnissen gestört wird, muss auch sein Bild in der Flächenansicht vergehen und zwar, dem angedeuteten Fortrücken der geschilderten Vorgänge gemäss, indem es allmählich vom vorderen zum Caudalende hin sich verkürzt. Wir verdanken DURSY (52) eine gute Schilderung dieser Entwicklungsacte, nur ist seiner Deutung nicht immer beizupflichten, wie ich in meinem vorhin erwähnten Aufsatze zu zeigen gesucht habe.

Es ist klar, dass grade die eben besprochene Wucherungszone der Ort ist, wo von den Uranlagen aus — hier vorzugsweise vom Axenstrange junges Zellenmaterial für die Bildung neuer Organe geliefert wird. Wir dürfen daher erwarten, innerhalb dieser Zone oder unmittelbar an ihrer vor der en Grenze, in dem Gebiete, welches sie eben verlassen hat, den jüngsten Spuren der neu auftretenden Bildungen zu begegnen.

Die Figg. 31 bis 35 gehören einer Schnittserie an, welche von dem in Fig. 29 skizzirten Embryo gefertigt wurde. Sie sind unmittelbar vor dem Kopfende des Primitivstreifens entnommen, aus der Gegend, welche in der Figur zwischen den Buchstaben x und z eingeschlossen ist. In Fig. 35, am nächsten bei x gelegen, erkennen wir die erste Marke der Urogenitalanlage,

### Keimepithel. - Gemeinsame Urogenitalanlage.

d. h. die früheste Andeutung jenes kleinen hügligen Vorsprungs, der bis jetzt als »Urnierengang« angesehen worden ist. In Fig. 35 selbst sowie in allen übrigen hier zu citirenden Figuren ist dieser Vorsprung mit x bezeichnet. Deutlicher tritt derselbe in den Figuren 36 und 37 hervor, welche dem älteren Embryo der Fig. 30, ebenfalls im Bereiche der Buchstaben x bis z, entnommen sind. In Fig. 36 und 37 bezeichnen a und b die anfangs lateralen Ecken der Urwirbelplatten, die aber später mit Abgliederung der Urwirbel und Erhebung der letzteren mehr medianwärts zu liegen kommen. Ich habe auch in den Figg. 31-35 diesen Punkt, den ich als »Urwirbelecke« bezeichnen möchte, immer mit a resp. b signirt, so dass die einzelnen Zeichnungen leicht auf einander bezogen werden können; ebenso ist es mit den übrigen Buchstaben gehalten. c und d geben die Stelle an, wo die Hautplatte (REMAK) in die Mittelplatte übergeht und sich gewöhnlich dabei mit einer leichten Wölbung, für die ich den Namen »Seitenplattenwölbung« vorschlage, nach beiden Seiten hin abdacht. Zwischen diesen beiden Punkten, der Urwirbelecke und der Seitenplattenwölbung, tritt nun der fragliche kleine Hügel, der Urnierengangsquerschnitt der Autoren, auf. Meinen Erfahrungen nach, wie ich Dursy (52) gegenüber hervorheben muss, liegt er stets näher zur Seitenplattenwölbung hin. Was nun die Ableitung des Urogenitalhügelchens, wie ich diesen Vorsprung lieber nennen möchte, und der ihm anliegenden Zellenmassen betrifft, so geben darüber die Figuren 31-35 Aufschluss. Sie zeigen zunächst, dass, wie zu erwarten stand, die ganze Partie, zu welcher Urwirbelecke und Seitenplattenwölbung und die zwischen ihnen liegende Mittelplatte gehören, ursprünglich im Bereiche des Axenstranges liegt, vgl. namentlich Fig. 34, 32 und 33. Die Anlagen des Urogenitalsystems sind die am meisten lateralwärts von der Axe des Embryo gelegenen, welche noch direct im Axenstrange selbst wurzeln; sie gehen nicht, wie ich His gegenüber bemerken möchte, aus den Urwirbeln hervor, sondern entstehen gleichzeitig mit diesen als selbständige Bildungen des Axenstranges.

Soweit kann ich mit meinen Behauptungen gehen ohne den Boden des Thatsächlichen zu verlassen; mit grosser Wahrscheinlichkeit lässt sich indessen noch die Behauptung verfechten, dass der ursprüngliche Heerd der Urogenitalanlage im oberen Keimblatte liegt. Ich habe schon vorhin gesagt, dass der Axenstrang zum grossen Theile durch eine Zellenwucherung vom oberen Keimblatte her gebildet wird. His (87) geht sogar noch weiter und meint, dass er vielleicht ausschliesslich aus Elementen des oberen Blattes entstände. Wie erwähnt, gibt auch PEREMESCHKO (148), der neuerdings mit grosser Entschiedenheit für die absolute Selbständigkeit des mittleren Blattes eingetreten ist, zu, dass dasselbe im Centrum nicht vom oberen Blatte zu trennen sei. Bei allen meinen Embryonalschnitten finde ich nun im Bereiche jener vorhin genannten Wucherungszone auch eine nach allen Seiten vom Centrum her ausstrahlende Wucherung der Zellen des oberen Blattes, welche, wie die Figuren 31-33 lehren, sich his in den Bezirk der Urogenitalanlage

Waldeyer, Eierstock und Ei.

113

#### II. Erste Entwicklung des Wolff schen Ganges.

erstrecken. Es liegt somit am nächsten, diese Anlage in letzter Instanz auf das obere Keimblätt zurückzubringen; ob auf Theile, die mehr im Bereiche des späteren Medullarblatts oder des Hornblätts liegen, dafür lässt sich Nichts an Thatsächlichem vorbringen. Eine directe Betheiligung des Hornblätts im Sinne der früheren Angabe von HIS, wie sie HENSEN noch zu stützen in Aussicht gestellt hat, findet nach meinen Erfahrungen aber nicht statt. Was die Zurückführung der Urogenitalanlage, speciell des Urnierenganges, auf die embryonalen Uranlagen betrifft, so stimmen HIS und ich also in der Hauptsache überein, dass diese Anlage auf den Axenstrang und auf das obere Keimblatt zu beziehen sei. Ausdrücklich lässt HIS (87), p. 225, die Wolff'schen Körper und die Sexualdrüsen vom Ax enstrange aus sich bilden, während er gleichzeitig sagt, dass vielleicht sämmtliche Zellen des Axenstranges von dem oberen Keimblätte abstammten. In der Art und Weise, wie diese Abstammung vor sich gehe, findet sich jedoch eine Differenz in unsern Anschauungen.

Wie ich p. 404 näher angegeben, lässt His die Urnierengangszellen auswandern und zwar von den äussern Abschnitten der Urwirbelkerne her. Was die Beweise für diese Ansicht betrifft, so sagt His, p. 119 l. c., dass der Urnierengang anfangs mit dem Reste der Urwirbelkerne noch durch breite Bänder zusammenhänge, wie man zuweilen an senkrechten Schnitten erkenne. In den Abbildungen von His habe ich jedoch vergebens nach einer Stütze für diese Behauptung gesucht. Ein weiteres Motiv findet HIS in dem Verhalten des Flächenbildes, wie ich es bereits p. 104 mitgetheilt habe. Mir ist es sehr zweifelhaft, ob das, was HIS dort als Flächenbild des Urnierenganges schildert, wirklich so aufzufassen sei. Ich kenne diese von der äusseren Seite der Urwirbel vortretenden und sich unter mehr oder minder spitzen Winkeln kreuzenden Zellenbündelchen oder Zellenstrahlen, wie man sie wohl am besten bezeichnen möchte, ebenfalls und habe auch auf der jüngsten Dresdener Naturforscherversammlung durch die Freundlichkeit von His Gelegenheit gehabt, sie an dessen eigenen Präparaten zu sehen. In Bezug auf ihre Deutung gebe ich aber zu bedenken, dass man dann auf Querschnitten entschieden wechselnde Bilder von dem Gange erhalten müsste; ja er müsste dann an nacheinander folgenden feinen Querschnitten bald in grösserer Dicke auftreten, bald fast oder ganz verschwinden. Dazu kommt, dass diese von den Urwirbeln ausgehenden Zellenstrahlen erst deutlich erscheinen, wenn eine grosse Anzahl Urwirbel, etwa 12-15, gut ausgebildet sind, während, wie ich gezeigt habe, der Gang bereits viel früher in unzweifelhafter Spur zu sehen ist. Ausserdem tritt derselbe bei etwas vorgerückteren Embryonen schon sehr deutlich weit nach dem Beckenende hin auf, an Orten, wo man von Urwirbelgliederung und jenen Zellenstrahlen Nichts wahrnimmt, und ist auch durchaus gleichmässig linear, ohne jegliche Unterbrechung. Ganz richtig hingegen gibt HIS an, dass der Wolff'sche Gang sich nicht in seiner ganzen Länge auf einmal ausbilde. -- Dursy (52) zeichnet, Taf. III, Fig. 7 g, einen bereits röhrenförmigen (mit Lichtung ausgestatteten) Urnierengang, der aber noch hoch, unmittelbar unter dem Hornblatte, gelegen ist. Ich habe niemals bei solch hoher Lage des Urnierenganges eine Lichtung bemerkt. Auch Kölliken zeichnet bei seinen Figuren eine Lichtung in den Canal erst hinein, wenn derselbe tiefer nach den Aorten hinab gerückt ist; ebenso BORNHAUPT.

Wir haben vorhin schon hervorgehoben, dass jener meist als frei oberhalb der Mittelplatten liegend dargestellte rundliche Körper, unser Urogenital-

114

## Keimepithel. - Gemeinsame Urogenitalanlage.

hügel, mit Unrecht als die Anlage des Wolff'schen Ganges angesehen werde. Einmal ist es falsch, dass dieser Körper jemals frei liegt; er bleibt stets mit den Zellen der Mittelplatte verbunden, wie jeder gute Embryonalschnitt zeigt. Fernerhin hat wohl noch Niemand ein Lumen in diesem unbestritten anfangs soliden Zellenstrange auftreten sehen. Man bildet zwar später den Urnierengang, wenn er tiefer herabgerückt ist, vgl. Fig. 43, mit einem untadelhaften Lumen ab, was ja auch den Thatsachen vollkommen entspricht; die Genese dieses Lumens ist aber durchaus »dunkel«. Meine Präparate haben zu einer ganz anderen Vorstellung von der Bildung des wahren Urnierenganges geführt.

Gehen wir von Fig. 37 aus, welche einem sehr frühen Stadium entspricht. Hier liegt der fragliche Urnierengang, x, dicht medianwärts neben der Seitenplattenwölbung c, d. Zwischen beiden Erhebungen findet sich natürlich eine kleine Furche, die hier noch sehr seicht eingeschnitten ist. Bei manchen Präparaten wird sie um diese Zeit der Entwicklung (Ende des ersten und Anfang des zweiten Tages, s. die Figuren 38 und 39) gar nicht gesehen, was indessen vielleicht auch an einer weniger glücklichen Conservirung der Präparate liegen mag. Später, im Verlaufe des zweiten Tages, wird diese Furche immer tiefer, gleichsam als wenn von der oberen Fläche der Hautplatte her eine Einstülpung mit ganz feinem spaltförmigem Lumen in die Mittelplatten hinein stattgefunden hätte. Die Fig. 41, von einem meiner am besten conservirten Embryonen entnommen, gibt eine treue Zeichnung davon. Dass die Deutung des Vorsprunges (x) in dieser Figur als Urnierenhügel der Autoren richtig ist, brauche ich wohl nicht erst weiter zu erweisen. Bei noch zwei anderen, gleichfalls auf das beste erhaltenen Embryonen aus derselben Zeit (Mitte des zweiten Tages) fand ich an mehreren und zwar den bestgerathenen Schnitten dieselbe Bildung. Der Umstand, dass es grade die besten Embryonen und besten Schnitte waren, welche diese Bildung zeigten, lässt mich, so überraschend der Fund auch ist, nicht daran zweifeln, dass diese Bilder keine Kunstproducte sind, sondern dem natürlichen Verhalten der Dinge entsprechen. Ein Zwischenstadium stellt vielleicht Fig. 42 vor, von circa 46 Stunden Brütungszeit ; hier haben sich die beiden bisher durch die Furche geschiedenen Theile, d. h. eine Zellenschicht des Urnierenhügels und der Seitenplattenwölbung, auch oben zusammengeschlossen, wie sie schon vorher am Grunde der engen Furche in einander übergingen; dadurch ist ein vollständiger Gang mit rundem Lumen hergestellt; das künftige Lumen lässt sich übrigens schon als kleine Erweiterung des Grundes der Furche in Fig. 41 erkennen. Dass dies der Urnierengang sei, wird sofort aus Fig. 43 klar, die einem Embryo vom Anfange des dritten Tages zugehört. Wir sind gewöhnt solche Vorgänge, wie die eben geschilderten, als Einstülpungsprocesse aufzufassen. Das ist ja aber nur ein Name für ein Phänomen, dessen eigentlicher Hergang meist mit einer wirklichen Einstülpung Nichts zu thun hat. Und in der That sehen wir auch hier diese scheinbare Einstülpung auf dem Wege differenter localer Wucherungen vor sich gehen. Ich habe aber Nichts dagegen, wenn man mir nachsagen will,

#### II. Erste Entwicklung des Wolff'schen Ganges.

ich hätte die Bildung des Urnierenganges als einen Einstülpungsprocess im Bereiche der Mittelplatten beschrieben; man möge dann nur hinzusetzen, dass der Einstülpungsvorgang hierbei von der oberen, dem Hornblatte zugekehrten Fläche ausgehe, und zwar im Gegensatz zum Müller'schen Gange, der sich, wie wir bald sehen werden, aus einer Einstülpung von der inneren (peritonealen) Fläche der Mittelplatten her entwickelt. Ich habe mich nicht schnell entschlossen, für die eben ausgesprochenen Sätze einzustehen; aber ich konnte nach sorgfältigster Erwägung keine andere Erklärung für die Bildung des Urnierenganges acceptiren, zumal das Auftreten eines Lumens nach der geläufigen Annahme, in jenem Zellenhaufen, den man immer ohne weitere genaue Prüfung als Urnierengang hingenommen hat, sich mir durchaus als rein willkürlich erwies. Ich will bei dieser Gelegenheit gleich auf die Bildung des Urnierengangs bei Batrachiern und Fischen, wie sie Görte und Rosenserengen haben, hinweisen, vgl. pag. 146; sie stimmt wenigstens im Principe mit der hier vertretenen Darstellung überein.

Sobald sich der Urnierengang gebildet hat, sehen wir ihn schon tiefer in die Substanz der Mittelplatten eingebettet, als früher der Boden jener Furche lag. Diese scheinbare Locomotion ist jedoch, wie DURSY (52) richtig bemerkt, nur darauf zu schieben, dass von allen Seiten um die Urnierenanlage rundliche, mit Ausläufern versehene Zellen sich anhäufen, namentlich zwischen dem Hornblatte und dem Urnierengange. Diese Zellen scheinen mir vom Kerne der Urwirbel auszugehen. Die Vena cardinalis, welche anfangs mehr lateralwärts sich befindet, kommt nunmehr genau über den Gang zu liegen, und derselbe rückt scheinbar nach unten, zur Anlage der primitiven Aorta, vor. Gegen Ende des dritten Tages sind diese Veränderungen abgelaufen; der Gang präsentirt sich nunmehr so, wie ihn Fig. 43 wiedergibt.

Mit der Bildung des Urnierenganges ist, wie sich im Verfolg der Darstellung ergeben wird, zugleich die erste Anlage für die inneren männlichen Geschlechtsorgane : Hoden, Nebenhoden und Vas deferens, ferner für die Urnieren und die bleibenden Nieren sammt den Ureteren gegeben. Freilich gilt dies, streng genommen, nur für die in diesen Organen vorhandenen epithelialen Theile; der bindegewebige gefässführende Stützapparat sowie die Musculatur legt sich überall von aussen an die epithelialen Röhren an und entwickelt sich, wie ich eben angedeutet habe, aus der Kernmasse der Urwirbel; dasselbe gilt für den bindegewebigen Theil des weiblichen Sexualapparats. Ich gehe im Verlauf dieser Abhandlung auf das Verhalten des Bindegewebes und der Musculatur nicht näher ein, sondern beschränke mich lediglich auf die Entwicklung der epithelialen Elemente, welche bekanntlich für den grössten Theil des inneren Urogenitalapparats das Wesentlichste und Bestimmende sind. - Wenn der Urnierengang, wie erwähnt, die Uranlage der Harnwerkzeuge und des männlichen Geschlechtsapparats repräsentirt, so findet sich die Grundlage für die inneren weiblichen Sexualorgane, d. h. für den Eierstock und die Müller'schen Gänge, in einer anderen Zellenmasse

116

## Keimepithel. — Gemeinsame Urogenitalanlage.

der Mittelplatten, welche jedoch anfangs von den Zellen, die den Urnierengang zusammensetzen, nicht streng gesondert ist. Gehen wir von einem späteren Stadium aus, wie es in Fig. 42 dargestellt ist, wo sich der Urnierengang bereits gebildet hat, so zeigt sich, dass dessen lateraler Umfang nicht unmittelbar an den serösen Spalt der Seitenplatten, die spätere Peritonealhöhle, heranreicht, sondern dass sich noch eine einfache, aber um diese Zeit schon deutlich kurz-cylindrische Zellenlage, gleichsam als Ueberzug des Ganges, dazwischen befindet, die zugleich die mediale Begrenzung der Peritonealhöhle bildet und sich continuirlich auf beide Seitenplatten fortsetzt. Gehen wir einen Schritt weiter zu dem dreitägigen Embryo über, dessen Querschnitt in Fig. 43 dargestellt ist, so hebt sich dieses Zellenstratum bereits viel schärfer als ein cylindrisches Epithel ab, welches die halbkugelig in die seröse Höhle vorspringenden Mittelplatten überzieht. Dieses einschichtige cylindrische Zellenstratum ist die Anlage des Keimepithels (vgl. Thl. I, pag. 19 ff. dieser Abhandlung) und somit zugleich des keimbereitenden Eierstocksparenchyms wie auch der Müllerschen Gänge. Schon Fig. 41 lässt diese Uranlage des weiblichen Sexualapparats einigermaassen als besondere Zellenmasse erkennen, zeigt aber auch, dass dieselbe den Mittelplatten und dem zunächst angrenzenden Theile der Seitenplatten angehört, also mit der Anlage des Urnierenganges, wie bereits wiederholt bemerkt, innig zusammenhängt. Dieses letztere Verhalten tritt noch evidenter hervor, wenn wir auf die früheren Entwicklungsstufen zurückgehen. Ich verweise zunächst auf die in Fig. 38-40 gezeichneten Durchschnitte. In Fig. 38 und 40 z. B. tritt bei e eine den Mittelplatten angehörige Zellenmasse, welche oben in den Vorsprung des Urnierenganges ausläuft, in der Tiefe bis an die seröse Spalte heran, welche sich hier in ihren ersten Spuren zeigt. Sie ist vor den zunächst umgebenden Zellen nur wenig ausgezeichnet, wie das auch bei der fast vollkommenen Gleichheit der embryonalen Zellen nicht anders zu erwarten ist. Jedenfalls ergibt sich aber so viel, dass die Zellen, welche die Grundlagen für den Urogenitalapparat beider Geschlechter abgeben, bei ihrem ersten Auftreten in einer gemeinsamen Anlage vereinigt sind, der gemeinsamen Urogenitalanlage, und dass sie zum grössten Theile die Masse der Mittelplatten und der nächstangrenzenden Partien der Seitenplatten, namentlich der oberen (Hautplatte), ausmachen. Ich habe diesen Satz bereits zu Anfang unserer Untersuchungen hingestellt; wir sind seiner Durchführung nun schon um Vieles näher gerückt; der weitere Verlauf der Darstellung wird die Beweise im Einzelnen liefern.

117

## III. Entwicklung des Wolff'schen Körpers.

Der erste Schritt der Weiterentwicklung des Wolff'schen Ganges führt zur Ausbildung des Wolff'schen Körpers, der Urniere.

Bekanntlich bilden die Wolff'schen Körper bei Hühnerembryonen länglich prismatisch gestaltete, grosse drüsige Organe mit allmählich sich verjüngenden Enden, welche je zu beiden Seiten des Darmrohrs au der dorsalen Rumpfwand gelegen sind und sich zur Zeit ihrer besten Ausbildung vom Zwerchfellsrudiment an bis tief in das Becken hinab erstrecken. An der lateralen Fläche der Urnieren laufen der Urnierengang und später der Müller'sche Gang herab und treten frei vom unteren Ende derselben aus, um noch eine Strecke weit durch den unteren Beckenraum bis zur Cloake zu verlaufen; diese laterale Fläche ist etwas gewölbt. Längs der medialen Fläche, die mehr senkrecht abfällt, ist später die Keimdrüsenanlage befestigt. Am obersten Ende läuft das Organ in einen schmalen, lateralwärts gewendeten Zipfel aus, in welchem man später das letzte dütenförmige Ende des Müller'schen Ganges zur seitlichen Rumpfwand und zur untern Zwerchfellsfläche ziehen findet (Zwerchfellsband der Urniere Kölliker). Mikroskopisch besteht die Urniere aus einer Anzahl gewundener, relativ weiter epithelialer Röhren, die im Allgemeinen an ihrem medialen Ende, in derselben Weise wie später die gewundenen Harncanälchen, mit einem Gefässknäuel (Glomerulus) in Verbindung stehen und lateralwärts nach kurzem Verlauf unter deutlicher Verengerung ihres Lumens in den Urnierengang einmünden. Wie ich finde, ist das Epithel dieser sogenannten Quercanäle des Wolff'schen Körpers in dem weiteren gewundenen Abschnitte dunkelkörnig, kurz-cylindrisch, ziemlich grosszellig, während es in dem engeren, gestreckt verlaufenden Abschnitte, der unmittelbar mit dem Urnierengange communicirt, heller und viel kleiner, namentlich platter, wird und sich dem Epithel des Sammelrohres, des Wolff'schen Ganges, in seinem Verhalten nähert; vgl. hierüber namentlich DURSY (51). Das Bindegewebe, welches die Epithelröhren zusammenhält, ist, wenigstens beim Hühnchen, nur sehr spärlich entwickelt; beim Menschenund Kaninchenembryo fand ich es ausgiebiger angelegt. Durch das eigenthümliche Verhalten der Gefässknäuel, welche fast alle von der medialen Seite in das Organ treten, indem sie anfangs ganz kurz gestielt aus den beiden Aorten hervorgehen, zerfällt der Wolffsche Körper in 2 Zonen, die namentlich an dem jüngeren Organ deutlich gegen einander abstechen. In der medialen Zone findet man die Glomeruli angehäuft und das meiste Bindegewebe, während die Drüsencanälchen die laterale Hälfte des Organs ausmachen. Der ganze Wolff'sche Körper ist von dem cylindrischen Keimepithel überzogen. Was die nächste Umgebung der Urniere anbelangt, so liegen an ihrer Rückenfläche in der Mitte, gleichsam als Basis, das dichtzellige Blastem, in welchem sich später die bleibende Niere entwickelt, und zwei Gefässe, medianwärts die Aorta, mehr lateralwärts eine Vene, welche als Sammelrohr für die Gefässe des Wolff'schen Körpers dient. Aus den Aorten treten direct die zu den Glomeruli führenden Aeste von Strecke zu Strecke in das Organ ein. Da, wo oben der Wolffsche Körper seine Grenze findet, gehen diese Gefässe in unmittelbar anschliessender Folge zu späteren Intercostal-Von allen übrigen Seiten bleiben die Wolff'schen Körper gefässen über. frei, füllen aber so sehr die Auskehlung der hinteren Rumpfwand aus, dass sowohl medianwärts, zwischen Urniere und Mesenterium des Enddarms, als auch lateralwärts, zwischen Urniere und seitlicher Bauchwand, nur ein ganz schmaler,

### III. Entwicklung des Wolff'schen Körpers.

spaltförmiger Raum übrig bleibt. In die mediane Spalte drängt sich bei ihrer Weiterentwicklung die Keimdrüse hinein, in der lateralen liegt der Wolff'sche Gang selbst nebst dem Müller'schen Gange, vgl. Fig. 58.

Bei der transitorischen Bedeutung des Wolff'schen Körpers ist es besser, seine weiteren Metamorphosen nicht gleich hier, sondern im Zusammenhange mit der Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen zu schildern, zu denen er in der nächsten Beziehung steht.

Der Wolff'sche Gang grenzt sich sehr bald nach seinem ersten Auftreten schärfer von seiner Umgebung ab; doch liegt das weniger an einer Veränderung des Ganges als an der seiner Umgebung. Es häufen sich nämlich kleinere rundliche, spindelförmige und sternförmige Zellen in grösserer Menge um den Gang an. Ich will diese Zellen, welche die Anlage des späteren Binde- und Muskelgewebes jener Gegend sind und, wie bemerkt, von den Urwirbelkernen ausgehen, als »Zwischengewebe« bezeichnen. Dieses Zwischengewebe dient nun zugleich als Träger und als Keimlager für die Entwicklung des Wolff'schen Körpers. Als Träger insofern, als es den vom Wolff'schen Gange aus sprossenden Quercanälchen zur Aufnahmestätte wird; als Keimlager, indem die Glomeruli des Wolff'schen Körpers direct aus ihm hervorgehen. Ich stelle mich also auf die Seite Derjenigen, welche eine directe Fortentwicklung der Canälchen des Wolff'schen Körpers, und zwar in Gestalt von Hohlsprossen, aus dem Wolff'schen Gange annehmen; ich trete damit freilich allen neueren Autoren, vgl. pag. 104, entgegen. In dem Zwischengewebe, welches den Wolff'schen Gang umgibt, werden von meinen Gegnern die seit REMAK bekannten, isolirt auftretenden, rundlichen Zellengruppen als erste Anlagen der Quercanälchen beschrieben, zum Theil auch als Anlagen der Glomeruli; ich muss dieselben aber stets für Anlagen der Glomeruli der Urniere erklären. Niemals habe ich bei weiterem Verfolg eine regelmässige epitheliale Hohlraumbildung in ihrem Innern entstehen sehen können; sie gleichen vielmehr von ihrem ersten Auftreten an stets jenen Zellenhaufen, welche man, namentlich am oberen Ende des Wolff'schen Körpers, auch in späterer Zeit als ganz unzweifelhafte Anlagen von Gefässknäueln constatiren kann. - Dagegen erhält man nicht selten Bilder auf dem Querschnitt, wie sie Fig. 45 wiedergibt; ich glaube, dass diese kaum anders als nach Maassgabe der Ansicht zu deuten sind, dass die Quercanälchen durch Ausbuchtung und epitheliale Sprossung aus dem Wolff'schen Gange selbst entstehen. Sehr gut passen zu diesen Figuren die Längsansichten des Wolff'schen Körpers aus frühen Entwicklungsperioden, wie sie Fig. 44 darstellt. Die weiten Ausbuchtungen, wie sie bei e und l hervortreten, müssen als erste Anfänge der Quercanälchen aufgefasst werden. Auch dicke knopfförmige Vorsprünge des Wolffschen Ganges, welche man häufig beobachtet, können schwerlich für Flächenansichten von knieförmigen Umbiegungen der Quercanäle ausgegeben werden, da man sie vielfach am oberen Ende sieht, wo grössere Quercanälchen gar nicht mehr auftreten; ausserdem stellt die Betrachtung des

#### 120 IV. Verhalten des Keimepithels zum Peritoneum. Müller'scher Gang.

Präparats von verschiedenen Seiten gegen diese Irrung sicher. Muss man aber davon abstrahiren, so bleibt kaum ein anderer Ausweg, als diese Bildungen für die ersten Anfänge von Urnierencanälchen anzuerkennen. Born-HAUPT (28), der sehr ausführlich in die Weiterentwicklung des Wolffschen Ganges eingeht, gibt an, dass am oberen Ende eine directe Communication zwischen Malpighi'schen Knäueln und erweiterten Stellen des Wolff'schen Ganges selbst eintritt. Es wiederholt sich nun nach meinen Erfahrungen dasselbe auch weiter abwärts, im eigentlichen Gebiete des Wolff'schen Körpers, nur dass hier die communicirenden Ausbuchtungen zu Canälen auswachsen. Wenn überhaupt zugegeben wird, dass die einmal entstandenen Quercanälchen sich durch eigenes Wachsthum verlängern, so glaube ich, ist damit im Principe schon zugestanden, dass die Canäle auch durch Auswachsen der Wand des Wolff'schen Ganges entstehen werden, denn im anderen Falle würden die Canälchen auf eine ganz andere Weise sich fortentwickeln, als sie sich zuerst entwickeln. Es ist aber auf der anderen Seite sehr leicht möglich in den Irrthum zu gerathen, als entwickelten sich die Quercanäle selbständig im Zwischengewebe der Urniere und träten erst später mit dem Urnierengange in Verbindung; denn überall, wo sich ein bestimmt gerichtetes Wachsthum eines epithelialen Gebildes vollzieht, sehen wir das zunächst umgebende Zwischengewebe ebenfalls dunkler werden und seine Zellen selbst dichter gruppirt. Die ersten Anfänge der Sprossenbildung am Wolff'schen Gange werden durch diese in unmittelbarer Umgebung stattfindende Veränderung des Zwischengewebes leicht maskirt, ja es imponirt die Zwischengewebswucherung als die Hauptsache, während der kleine Sprossen oder auch nur die Epithelverdickung an der betreffenden gegenüberliegenden Wand des Wolffschen Ganges sich der Beachtung entzieht. Ich glaube, dass mit Berücksichtigung dieser Erscheinungen es nicht schwer sein wird, sich von der Richtigkeit meiner Ansicht zu überzeugen.

## IV. Verhalten des Keimepithels zum Peritoneum. Müller'scher Gang. Nebenöffnungen der Tube; Cysten der Ligamenta lata.

Die grössten Schwierigkeiten hat den Embryologen bisher die Genese des Müller'schen Ganges gemacht. Die Unklarheit, die bis jetzt über seinen Ursprung geherrscht hat, ist um so weniger begreiflich, als der Gang erst in einer späteren Zeit sich entwickelt, wo Querschnitte und Längsschnitte sehr

# Nebenöffnungen der Tube; Cysten der Ligamenta lata.

viel leichter zu gewinnen sind, und der ganze Embryo sich bereits unter der Loupe präpariren lässt.

Ehe wir auf die Entwicklung des Ganges selbst näher eingehen können, ist es erforderlich, vorher kurz das Verhalten des Keimepithels zur Peritonealhöhle und zum Wolff'schen Körper zu besprechen. Das Keimepithel, dessen Zusammenhang mit den Zellen der übrigen Urogenitalanlage wir schon vorher demonstrirt haben, zeigt sich am schönsten entwickelt in dem medialen Abschnitte der Peritonealspalte und zwar auf den Mittelplatten, zu denen es ja gehört. Da sich von hier aus die Formation der weiblichen Sexualorgane vollzieht, so nenne ich diesen Abschnitt der serösen Höhle Regio germinativa, während ich den grösseren übrigen, mit Rücksicht auf seine durch v. RECKLINGHAUSEN festgestellte Bedeutung, als Regio lymphatica bezeichne. Das Keimepithel bleibt jedoch nicht auf die Regio germinativa allein beschränkt, sondern breitet sich, namentlich anfangs, weit auf der inneren Fläche der Seitenplatten hin aus. BORNHAUPT (28) hat das Keimepithel zuerst gesehen, dasselbe aber als verdicktes Peritonealepithel beschrieben; Andeutungen desselben finde ich auch in einzelnen Zeichnungen bei KUPFFER (102). Die besten Zeichnungen gibt neuerdings SCHENK (182), der aber ebenfalls die ganze aus cylindrischen Zellen bestehende Auskleidung der Bauchhöhle als Peritonealepithel auffasst und ihre Beziehungen zur Entwicklung der Sexualorgane offenbar nicht gekannt hat.

Die von REMAK als Hautplatte und Darmfaserplatte bezeichneten beiden Abtheilungen des mittleren Keimblattes, s. Fig. 42 OM und UM, sollen nach SCHENK im Bereiche des Abdomens nur zur Bildung des Peritonealepithels verwendet werden, während sowohl die Cutis als auch die Muskel- und Bindegewebslager der Bauchwand und des Darms einer Wucherung der Urwirbelmassen ihren Ursprung verdankten. Ganz ähnlich hat Götte (70), s. weiter unten, die Verhältnisse für die Batrachier dargestellt. Wie aus den SCHENK'schen Abbildungen hervorgeht, scheint es, als ob alle die zur Auskleidung der primitiven Peritonealhöhle dienenden Zellen als dem Keimepithel angehörig aufgefasst werden müssten: jedoch lässt sich, wie ich meine, nicht verkennen, dass schon von Anfang an die Zellen der medialen Ecke, meiner Regio germinativa, bei weitem die anderen an Grösse übertreffen. Auch auf den zunächst liegenden Theilen des Mesenteriums und der Darmwand, man vgl. z. B. die Figg. 5-8 bei SCHENK, denen ich vollkommen zustimme, erhalten sie noch viel länger ihren ursprünglichen Character, während sie auf der parietalen Fläche der Abdominalhöhle schon längst atrophirt erscheinen. Ich will für jetzt nicht entscheiden, ob das Keimepithel von Anfang an, auch beim Hühnchen, die ganze Peritonealhöhle auskleidet; wäre das der Fall, so hätten wir einfach unserer gemeinsamen Urogenitalanlage eine grössere Ausdehnung zu geben; bei den Batrachiern bleibt ja ohnedies ein grosser Theil der Bauchhöhle mit Flimmerepithel bekleidet. Aber darauf muss ich Gewicht legen, dass durch die werthvollen Untersuchungen Schenk's der Gegensatz, den ich zwischen den Keimepithelzellen und ihrem Substrat zuerst nachgewiesen habe, eine kräftige Unterstützung erhält. Die Auffassung SCHENK's von dieser cylindrischen Zellenschicht als Peritonealepithel ist aber entschieden falsch. Man muss allerdings mit Rücksicht auf die SCHENK'schen Untersuchungen jetzt mit Recht fragen : Sind diese Zellen denn nicht das spätere

121

#### 122 IV. Verhalten des Keimepithels zum Peritoneum. Müller'scher Gang.

Peritonealepithel, oder geht letzteres nicht aus ihnen hervor, und wäre demnach PFLÜGEB mit seiner Auffassung des Eierstocksepithels als zum Peritonealepithel gehörig im Recht? Ich glaube diese Frage, namentlich mit Bezug auf die im ersten Theile dieser Arbeit erörterten anatomischen Verhältnisse, entschieden verneinen zu müssen. Besonders verweise ich auf das Ovarium der Knochenfische und das Verhalten des Ovariums zur Tube bei den Beutelthieren. Wie ist dann die spätere Verschiedenheit des Peritonealepithels zu erklären, da es doch genetisch ein und dasselbe mit dem Keimepithel zu sein scheint? Diese genetische Identität ist nur eine scheinbare. Meiner Ansicht nach liegt die Sache einfach so, dass da, wo das Keimepithel atrophirt, überall die nächst unterliegende bindegewebige Zellenschicht zu Tage tritt und sich in derselben Weise zu einem Endothel umbildet, wie es bei der Bildung der Gelenkhöhlen, der accidentellen Schleimbeutel, etc. geschieht. Es spricht für diese Auffassung unter Anderem noch der Umstand, dass überall da, wo Keimepithel in der eigentlichen Peritonealhöhle später erhalten bleibt, z. B. bei den Batrachiern, dasselbe dem bindegewebigen Peritonealendothel aufgelagert erscheint, so dass letzteres eine tiefere Zellenlage repräsentirt. Das lymphatische Peritonealepithel oder richtiger »Endothel«, ist also eine spätere Bildung, die überall da zu Tage tritt, wo das Keimepithel schwindet. Vielleicht müssen wir also mit Rücksicht auf die SCHENK'sche Arbeit annehmen, dass ursprünglich die ganze Peritonealhöhle einen grossen »Geschlecht«raum« repräsentirt, dessen Character als Lymphsack erst später hinzutritt. Beachtungswerth ist dabei der Umstand, dass bei den höheren Vertebraten die Regio germinativa auf einen immer kleineren Abschnitt sich zurückzicht, während bei den niederen (ich erinnere auch an viele Evertebraten) die Bauchhöhle ihren ursprünglichen Character beibehält.

Von der 50. bis 72. Brütstunde bildet die Regio germinativa einen verhältnissmässig kleinen, gleichmässig und sanft abgerundeten Vorsprung in die Peritonealhöhle, der mit stumpfen Winkeln einerseits in die seitliche Bauchwandung, andererseits in die einander bereits stark genäherten Darmfaserplatten übergeht, vgl. Fig. 43. Das Keimepithel überzieht gleichmässig diesen ganzen Vorsprung, Mittelwall oder Geschlechtswall, wie ich ihn zu nennen vorschlage\*). Mit der Entwicklung der Quercanälchen des Wolff'schen Ganges und der Ausbildung der Glomeruli tritt nun der Geschlechtswall immer schärfer hervor und nimmt die bekannte Gestalt des Wolff'schen Körpers an; nur in der tieferen Beckenregion, wo keine Quercanälchen sich ausbilden, behält der Vorsprung eine geringe Dimension, schärft sich aber doch bedeutend zu, so dass der Wolff'sche Gang (später mit dem Müller'schen Gange

<sup>\*)</sup> Ich wähle einen besonderen Namen für diese Erhöhung, weil um diese Zeit der Wolff'sche Körper, der späterhin den Vorsprung hauptsächlich bedingt, noch nicht hinreichend entwickelt ist, und weil ausserdem die Genitaldrüsen-Anlage sowie die Müller'schen Gänge und das Keimepithel ebenfalls integrirende Bestandtheile desselben sind. Sobald die Urniere weiter ausgebildet ist, bestimmt sie fast allein Form und Grösse des Geschlechtswalles, und erscheinen die anderen Gebilde nur wie unbedeutende Adnexa derselben; mit Rücksicht jedoch auf die früheren Entwicklungsepochen dürfte ein besonderer Name am Platze sein. Die Bezeichnung Mittelwall bezieht sich auf die REMAK'schen Mittelplatten, in deren Gebiet ja hauptsächlich alle die hier berührten Entwicklungsvorgänge fallen.

# Nebenöffnungen der Tube; Cysten der Ligamenta lata.

und mit dem Ureter zusammen) in einer stark in die Peritonealhöhle vorspringenden Leiste gelegen ist, vgl. Fig. 57. Nur hier auf dieser Leiste erhält sich das Keimepithel als vollständige Bekleidung (s. Fig. 56), doch sieht man schon gegen den Beginn des 4. Tages, dass es an den beiden Abhängen der Leiste verhältnissmässig stärker entwickelt ist, während es auf der Spitze derselben zu atrophiren beginnt. Das tritt nun weiter nach vorn, wo die voluminöse Urniere sich innerhalb des Genitalwalles entwickelt, viel schärfer hervor, indem da das Epithelium auf deren Bauchfläche (d. h. der nach dem Nabel des Embryo zugekehrten, etwas spitz zulaufenden Fläche) vollständig geschwunden erscheint und dafür auf beiden Seiten, sowohl der medialen als der lateralen, um so stärker hervortritt. Lateralwärts liegt diese Epithelverdickung ziemlich genau dem Wolff'schen Gange auf. BORNHAUPT (28) hat dieselbe als Peritonealverdickung bezeichnet und zuerst richtig beschrieben und abgebildet. Dieselbe ist ausserordentlich frappant und war das erste, was mir, als ich vor zwei Jahren den ersten 6 tägigen Hühnerembryo auf die Entwicklung der Sexualorgane untersuchte, auffiel. In den Figg. 47-50 ist sie mit a und  $a_1$  bezeichnet und überall sehr leicht auf dem Querschnitte zu erkennen. Uebrigens zeigt auch jede Längsansicht des Wolff'schen Körpers und Ganges diese bemerkenswerthe Epithelbekleidung; an frischen Embryonen, vom dritten oder vierten Tage, sieht man am ganzen Wolff'schen Körper und später am Wolff'schen Gange entlang auf dessen lateraler Seite ein sehr schönes regelmässiges Cylinderepithel aufsitzen. Ich habe mich vergebens an diesem Epithel nach einer Flimmerung umgesehen. Ueber den Zeitpunct, wann in der Tube Flimmerung eintritt, vermag ich keine sichere Auskunft zu geben; ich vermuthe, dass sie erst nach dem Ausschlüpfen des Hühnchens sich zeigt.

Die Epithelzellen scheinen, der Längenansicht nach zu urtheilen, nur in einer einzigen Lage vorhanden zu sein; auf dem Querschnitt erkennt man jedoch, dass sie an den dicksten Stellen zu zweien, mitunter auch zu dreien, über einander gelagert sind oder vielmehr zwischen einander stecken. Der Kern dieser Cylinderzellen ist ebenfalls länglich und in allen Zellen deutlich, daneben findet sich ein auch an frischen Präparaten ziemlich deutlich körniger Inhalt, so dass die Zellen scharf contourirt hervortreten. Nach der Bauchfläche des Wolff'schen Körpers hin werden sie allmählich kürzer, so dass sie nach und nach ganz kleine kubische und später abgeplattete Formen darstellen. Bei jüngeren Embryonen überziehen diese rudimentären Formen noch die ganze Oberfläche des Genitalwalles, resp. des Wolff'schen Körpers. Je mehr der letztere an Umfang zunimmt, desto undeutlicher werden sie mit Ausnahme der zwei genannten Stellen an beiden Seitenflächen, so dass sie zuletzt auf der Bauchfläche der Urniere ganz zu schwinden scheinen. Es macht fast den Eindruck, als ob dieser Schwund als eine Druck-Atrophie, die bei dem zunehmenden Wachsthum des Wolff'schen Körpers sehr wohl zuzulassen wäre, aufzufassen sei. Allerdings ist dabei zu beachten, dass in späteren Stadien, nach vollendeter Ausbildung des Müller'schen Ganges, das Epithel auch an der lateralen Fläche

#### 124 IV. Verhalten des Keimepithels zum Peritoneum. Müller'scher Gang.

zu schwinden beginnt. Der Uebergang in kleinere Zellen macht sich ebenso allmählich bei der Fortsetzung der Epithelverdickung auf die seitliche Bauchwand; dort stossen später unmittelbar die Endothelzellen des Peritoneums an die verkümmerten Keimepithelzellen an. Natürlich kann bei dem allmählichen Schwunde der letzteren hier die Grenze keine scharf ausgeprägte sein; doch überzeugt man sich an feinen Schnitten unschwer davon, dass ein eigentlicher Uebergang einer Zellenform in die andere nicht stattfindet. Ich nehme hier vorläufig keine Rücksicht auf die Epithelverdickung an der medialen Seite der Urniere, die ich bereits mehrmals kurz berühren musste; dieselbe wird später bei der Entwicklungsgeschichte der Keimdrüsen ihre Erledigung finden. Nur darf hier nicht unerwähnt bleiben, dass am vorderen Umfange des Wolff'schen Körpers, da wo derselbe in eine dünne Spitze ausläuft, beide Epithellager wieder in unmittelbaren anatomischen Zusammenhang kommen, indem hier die zwischengelagerten Zellen nicht der erwähnten Verkümmerung anheimfallen, wenigstens konnte ich an vielen Präparaten hier noch ein vollständiges Epithellager um die gesammte Urniere auf dem Querschnitt wie an Flächenansichten nachweisen.

Das Keimepithel nun, und namentlich die an der lateralen Seite der Urniere unmittelbar dem Wolff'schen Gange aufgelagerte Partie desselben, ist das Gewebe, von dem der Müller'sche Gang, oder richtiger gesagt, das Epithel desselben, seinen Ursprung nimmt. Während vor der 80. — 88. Brütstunde das Keimepithel an allen Orten glatt über den Genitalwall hinweggeht, beginnt von da ab eine Einsenkung desselben an der vorderen lateralen Ecke des Walles sich bemerklich zu machen. Wir wollen gleich, um Weiterungen in der Beschreibung zu vermeiden, an der Hand der Figuren den Process in seinem ferneren Ablaufe verfolgen.

Fig. 47 ist ein Schnitt durch einen Embryo von 99 Brütstunden fast durch das oberste Ende des Wolff'schen Körpers gelegt\*). Auf der einen Seite der Figur ist nur noch der Querschnitt eines einfachen Wolff'schen Ganges sichtbar nebst einem Glomerulus Mp; v bezeichnet eine Vene. Das Keimepithel a überzieht hier den ganz flachen und allmählich in die seitliche Bauchwand übergehenden Geschlechtswall und zeigt bei z(a) eine ganz seichte Einbiegung. Auf der anderen Seite, welche nach einem der nächstfolgenden Schnitte eingezeichnet ist, erkennt man bei z diese Einsenkung sofort wieder, die sich aber schon bedeutend besser markirt. Zugleich stellt sich der Genitalwall grösser und von fast viereckiger Form auf dem Querschnitte dar. Fig. 48,

<sup>\*)</sup> Ich habe absichtlich hier die Zeichnung von einem etwas älteren Embryo gewählt, um an einer Schnittserie auch die weitere Fortentwicklung des Ganges darstellen zu können, und bemerke nur in Bezug auf die Zeit der Entwicklung, dass ich an einem Embryo von 88 Stunden und an anderen von 92 Stunden bereits den Anfang der gleich zu beschreibenden Veränderung ebenso gut beobachten konnte, wie an dem hier benutzten etwas älteren Exemplar. Die Embryonen stammten von ganz frischgelegten Eiern im Hochsommer 4868 und waren bei 30 bis 32 Grad R. bebrütet worden.

## Nebenöffnungen der Tube; Cysten der Ligamenta lata,

einem benachbarten, weiter rückwärts gelegenen Schnitte zugehörend, zeigt das glückliche Verhältniss, dass an beiden Seiten die unmittelbarsten Uebergänge von der nach oben geöffneten Einsenkung bis zum fast vollständigen Rohrabschluss erhalten sind. Links finden wir das frühere Stadium, das sich fast unmittelbar an die vorige Figur anlehnt, rechts den beinahe fertigen Abschluss der Epitheleinsenkung zum allseitig geschlossenen Rohr, ein Stadium, das sich vollendet auf dem nächstfolgenden Schnitte, Fig. 49, dargestellt findet. Hier zeigen wieder die entsprechenden Seiten die gleiche Gradation in der Entwicklung wie in Fig. 48. Links liegt der Querschnitt des vollständig geschlossenen Ganges noch unmittelbar unter dem Keimepithel; es gelang auch bei verschiedener Focaleinstellung noch einen optischen Querschnitt zu erhalten, der dem rechtsseitigen Bilde in Fig. 48 glich; rechts dagegen ist der fertige Gang vom Keimepithel scheinbar weiter abgerückt und näher an den Wolff'schen Gang  $\langle y \rangle$  gelagert, der an der entsprechenden Stelle eine kleine Einbiegung zeigt, die auch BORNHAUPT (28) richtig erwähnt hat. Zugleich ist die ganze Anlage des Müller'schen Ganges weiter nach der Rückenfläche des Genitalwalles versetzt, während die Einsenkung früher fast die laterale Ecke der Bauchfläche einnahm, wie die Figg. 48 und 49 deutlich sehen lassen. Letzterer Umstand muss, wie man leicht aus Fig. 49 und weiter aus Fig. 50 ersieht, lediglich dem Wachsthum des Wolff'schen Körpers zugeschrieben werden, wodurch der Genitalwall allmählich seine spätere Form erlangt. Der Wolff'sche Körper wächst nach der Bauchfläche und der medialen Seite hervor, so dass consequenter Weise der Müller'sche Gang mehr zum Rücken hin und an die laterale Fläche zu liegen kommt, an dieselbe Stelle, wo wir auch an Querschnitten aus dieser Höhe, bei noch unentwickeltem Wolff'schen Körper, die Verdickung des Keimepithels, z. B. a1 in Fig. 50, finden. Weiter zum Beckenende hin gelegte Transversalschnitte zeigen nun eine Zeit lang dasselbe Verhalten, wie es eben von Fig. 49 beschrieben wurde; nur ist hervorzuheben, dass die vorspringende Leiste mit der Epithelverdickung, innerhalb welcher der Müller'sche Gang auftritt, und die auch bereits Kölliker (97) von einem Rindsembryo erwähnt, s. Fig. 217 a, immer schärfer markirt wird und mit stark convexer Begrenzung verläuft, vgl. Fig. 50. Gleichzeitig damit erscheint auf dem Querschnitt der obere Winkel, den die Leiste mit dem Wolff'schen Körper bildet, viel tiefer eingeschnitten als gewöhnlich. Besonders auffallend tritt das hervor, wenn man Querschnitte aus denjenigen Theilen des Wolff'schen Körpers vergleicht, an denen der Müller'sche Gang noch nicht existirt; man vgl. z. B. Fig. 46. Je weiter man nun mit den Schnitten nach abwärts rückt, desto undeutlicher wird das Lumen des Müller'schen Ganges, bis es sich endlich ganz verliert und man eine solide rundliche Zellenmasse vor sich sieht, die an der Stelle des Ganges liegt, deren einzelne Zellen sich aber sehr deutlich durch Form und Grösse von den benachbarten kleineren bindegewebigen Elementen unterscheiden. Gleichzeitig aber zeigt es sich, dass dieser Zellenhaufen eine mehr längliche Gestalt annimmt und mit seinem oberen Ende sich

#### 126 IV. Verhalten des Keimepithels zum Peritoneum. Müller'scher Gang.

allmählich dem eben erwähnten tief einschneidenden Winkel nähert, bis er zuletzt sich unmittelbar mit dem Keimepithel dort in Verbindung setzt. Ist dieses Stadium erreicht, von dem Fig. 50 eine Vorstellung zu geben im Stande ist, so hört weiter zum Beckenende hin, abgesehen von einigen ganz kleinen Zellenansammlungen auf den nächsten Schnitten, jede Spur des Müller'schen Ganges auf.

So weit die thatsächlichen Befunde. Ich glaube, dass dieselben keine andere Deutung zulassen, als dass der Müller'sche Gang sich aus dem Keimepithel entwickelt, und zwar durch eine successiv vom Kopfende zum Becken fortschreitende Einstülpung dieses Epithels in den Genitalwall, gerade gegenüber dem Wolff'schen Gange. Dabei schliesst sich die oberste Strecke der Einstülpung nicht zum Rohre ab; sie bildet den »Trichter«, die abdominale Oeffnung der Tuba Fallopiae; erst weiter abwärts beginnt die Abschnürung zum geschlossenen Rohre. Der Umstand, dass wir nach bereits vollzogener vollständiger Abschnürung noch einmal auf ein Einstülpungsstadium treffen, s. Fig. 50, zwingt mich zu der Annahme, dass die Einstülpung selbst in der Richtung a capite ad calces fortschreite\*). Ich kann daher BORNHAUPT (28) nicht vollständig beipflichten, wenn er die Weiterentwicklung des Müllerschen Ganges als ein Fortwachsen eines einmal angelegten trichterförmig zugespitzten Hohlsprossen in der Richtung der Längsaxe des Embryo bezeichnet. Würde man auf den späteren, weiter nach abwärts gelegenen Schnitten nicht noch einmal auf einen Zusammenhang zwischen dem Keimepithel und dem Müller'schen Gange stossen, so wäre man genöthigt, der BORNHAUPT'schen Ansicht beizupflichten; es bliebe dann kaum eine andere Deutung der successiven Querschnittsbilder übrig. So wie ich jedoch die Sachen an meinen Präparaten auffand, möchte sich eben so schwer eine andere Deutung als die von mir gegebene vertheidigen lassen. BORNHAUPT (28) bringt zur Stütze seiner Ansicht auch einen Frontalschnitt auf Taf. III, Fig. 19, der aber meiner Auffassung nach nicht zum Beweise herangezogen werden kann. Zunächst erklärt BORNHAUPT selbst, dass die Abbildung aus mehreren Schnitten combinirt sei, und dann, glaube ich, ist es wohl nicht schwer zu erkennen, dass hier ein schräger Schnitt vorliegt, der oben den Müller'schen Gang mehr in seiner Mitte, weiter unten an seinem äusseren Umfange getroffen hat, gleichsam ein Schnitt en bec de flûte. Uebrigens scheint BORNHAUPT diesen Theil seiner Auffassung der Entstehung des Müller'schen Ganges für noch nicht vollkommen sichergestellt zu halten. Ich will jedoch nicht behaupten, dass die Einstülpung des Keimepithels grade senkrecht auf die Längsaxe des Wolff'schen Körpers erfolgen müsse; es scheint mir sogar wahrscheinlich, dass dieselbe in etwas schiefer Richtung zum Beckenende hin erfolgt, so dass immer eine vorgeschobene Spitze des weiter sich entwickelnden Ganges existirt; wir

<sup>\*)</sup> Auch der Befund von RICHARD (476) einer in der Mitte der Tube sich vorfindenden Nebenöffnung spricht für meine Auffassung.

## Nebenöffnungen der Tube; Cysten der Ligamenta lata.

sind sogar gezwungen, für den letzten Theil des Ganges, der in die Cloake einmündet, dieses anzunehmen, da hier der Gang eine Strecke weit durch das Beckenzellgewebe verläuft, wo das Keimepithel nicht mehr vorhanden ist.

Die Entstehung des Müller'schen Ganges aus einer Einstülpung des Keimepithels löst sehr viele Schwierigkeiten, welche sich seither in dem späteren anatomischen Verhalten der Tuba Fallopiae zeigten. So fällt damit zunächst die scheinbare Paradoxie fort, die das Bestehen eines frei in die Bauchhöhle mündenden Ganges mit Schleimhautepithel gehabt hat. Wenn wir die Bauchhöhle mit dem Nachweis des Keimepithels nicht mehr allein als Lymphsack, sondern zum Theil als den Geschlechtsorganen direct angehörig aufzufassen haben, so haben die Lage und Anordnung des eiausführenden Ganges für uns keine Schwierigkeiten mehr. Wir werden auch die oft eigenthümlich weit nach vorn gerückte Lage des Ostium abdominale (z. B. bei Amphibien) begreifen; sie erklärt sich unmittelbar aus der Entwicklungsgeschichte. Auch die so eigenthümliche Gestaltung der Oeffnung der Tube, die ihr bekanntlich den Namen »Morsus diaboli« eingetragen hat, wird uns jetzt nicht mehr befremden.

Wie bildet sich aber nun die Morgagnische Hydatide? Wir sahen, dass der Gang beim Hühnchen schon zu Anfang sich so einstülpt, dass er einer Düte gleicht, deren Spitze zum Beckenende hin sieht, während die lang ausgezogene Ecke sich bis dicht unter den Zwerchfellsursprung hin erstreckt und sich dort an der seitlichen Bauchwand befestigt. Dieses Verhalten findet man auch noch bei der reifen Henne bestehen, und oft ist das äusserste laterale Ende der Dütenspitze von mehreren Seiten her so eingerollt, dass fast ein vollständig abgeschlossener, cystischer Raum hier entsteht, ein Analogon der Morgagnischen Hydatide. Die letztere (beim Menschen) ist der Theil des Müller'schen Ganges, der dem Zwerchfellsbande der Urniere\*) angehörte und sich ursprünglich hoch hinauf erstreckte, was zur Genüge die meist sehr langen Stiele der Hydatide erklärt. Die Sache liegt hier nun einfach so, dass der alleroberste Theil der Einstülpung sich beim Menschen zum vollständig geschlossenen Rohr abschnürt, während daneben, vielleicht grade wegen einer besonders mächtigen Anhäufung des Keimepithels an dieser Stelle, die totale Schliessung nicht erfolgen kann. Noch zwei andere halb pathologische, halb normale Befunde, die bis jetzt unaufgeklärt bleiben mussten, finden in der hier vorgetragenen Entstehungsgeschichte des Müller'schen Ganges ihre hinreichende Erklärung, ich meine die Tuben mit mehrfachen abdominellen Ostien und die so bekannten zahlreichen Cysten der Ligg. lata. Nach den neueren Untersuchungen, man vgl. unter andern die bei HENLE (80), p. 470, mitgetheilten Notizen, ist der Befund von Nebenöffnungen der Fallopischen Trompeten gar kein seltener, vgl. auch HENNIG (84), p. 109; daselbst werden auch kurze accessorische Gänge an den Tuben erwähnt, »Nebeneileiter« HENNIG. Im hiesigen pathologischen Institut habe ich einen Fall von dreifacher Abdominalöffnung der einen Tube aufgestellt; die Oeffnungen liegen alle ziemlich nahe bei einander, sind jedoch durch ganz deutliche Canalstücke von 1/2-1 Cm. Länge getrennt Auf dem Wege des von BORNHAUPT und mir nachgewiesenen Entwicklungsganges wird nun leicht ersichtlich, dass bei einiger Ausbreitung des Keimepithels am vordern Umfang des Wolff schen Körpers zur Zeit der Bildung des Müller'schen Ganges sehr leicht ein nur partieller Abschluss des sich einstülpenden Rohres auf einer längeren Strecke stattfinden kann, und so die Bildung einer

<sup>\*)</sup> Das von Kölliker (97) sogenannte Zwerchfellsband der Urniere (Wolffian Ligament owen (143), Ligam. teres anterius Autt.) erhält sich auch später noch bei vielen Säugethieren; vgl. Nitzsch (141).

### 128 IV. Verhalten des Keimepithels zum Peritoneum - Müller'scher Gang.

Nebenöffnung der Tube leicht erfolgen muss. Wichtiger sind die bekannten, oft so zahlreichen Cysten der breiten Mutterbänder. Dieselben werden gewöhnlich auf das Parovarium zurückgeführt; doch gesteht bereits Vinchow, Geschwülste, Bd. I, p. 262 ff, dass diese Meinung nicht alle Schwierigkeiten löse, die aus der oft so grossen Verbreitung dieser Cysten über die ganze Ausdehnung der Ligamenta lata hin resultiren. Sie finden sich in der That auch nach meinen Beobachtungen ebenso häufig in der Gegend des Parovariums als weit von demselben entfernt. Es liegt nun sehr nahe, das Keimepithel und partielle locale Einstülpungen desselben für die Genese dieser Cysten zu verwerthen. Bei der späteren Ausbildung des bindegewebigen Theiles der Ligg. lata ist es sehr leicht möglich, dass die Epithelreste, die zerstreut auf demselben liegen, vom Bindegewebe allseitig überwuchert werden und so zur Abkapselung gelangen. Der Gedanke, dass aus solchen abgekapselten Resten des Keimepithels die kleineren Cysten der Lig. lata entständen, liegt gewiss nahe genug. Wir können aber noch weiter gehen und manche der anscheinend serösen Cysten, die man mitunter an den Mesenterien etc. findet, auf das Keimepithel zurückführen. Eine genauere Untersuchung des Baues und Inhalts dieser Cysten würde darüber vielleicht weitere Aufklärung bringen können. Vielleicht sind auch manche Dermoidkystome der Peritonealhöhle dem Keimepithel nicht fremd.

Gleichzeitig mit der Einsenkung des Keimepithels in die Tiefe findet eine erhebliche Wucherung des Zwischengewebes der zunächst liegenden Partieen des Wolffschen Körpers statt. Gleichsam als sollte ein Bett für den sich bildenden Gang geschaffen werden, vermehren sich die rundlichen und spindelförmigen Zellen um den Wolffschen Gang herum in dem Raume zwischen diesem und dem Keimepithel, so dass letzteres mehr und mehr vom Wolffschen Gange abgedrängt wird. Ob hierdurch die früher steil ansteigende Epithelverdickung gegenüber dem Wolffschen Gange zu der erwähnten lateralen, convexen Krümmung veranlasst wird, oder ob der Vorgang der Einstülpung an sich die Krümmung zu Wege bringt, wird sich wohl schwer entscheiden lassen. Das Epithel erhält sich nach der Ausbildung des Müller'schen Ganges an dieser Stelle nur noch eine kurze Zeit; schon mit dem zwölften Tage ist alles Keimepithel atrophirt, mit Ausnahme der bleibenden Stellen auf dem Eierstock und zunächst um die Tubenmündung herum und vielleicht einzelner verirrter Reste, die sich hier und da in der Bauchhöhle noch erhalten mögen.

Der Wolff'sche Gang zeigt mit dem Beginn der Einstülpung des Müller'schen Ganges an seiner lateralen Seite eine entsprechende sanfte Einbiegung, die sich auch bei BORNHAUPT (28) erwähnt und abgebildet findet. BORNHAUPT bringt sie mit Recht als Argument gegen diejenigen vor, welche, wie noch jüngst His (87), an eine Entstehung des Müller'schen Ganges aus dem Wolff'schen Gange denken. Wir finden zwar auch an dieser Stelle des Wolff'schen Ganges mitunter eine Verdickung seines Epithels, jedoch springt dieselbe stets nach dem Lumen des Ganges, niemals lateralwärts zum Müller'schen Gange hin vor. Diese Einbiegung führt uns zu der schliesslichen Vereinigung des Wolff'schen mit dem Müller'schen Gange. Man kann diesen Vorgang an 6-7tägigen Embryonen recht bequem verfolgen. Die Einbiegung ver-

## V. Einmündung des Wolff'schen und Müller'schen Ganges in die Cloake. 129

grössert sich immer mehr; schliesslich schwindet die betreffende Wand des Wolff'schen Ganges, augenscheinlich vor dem mehr andrängenden Müller'schen Gange, bis beide unmittelbar an der Einmündungsstelle in die Cloake zusammen stossen. Es gehört dieser Vorgang mit zu den interessantesten in der Entwicklungsgeschichte; zwei von einer gemeinsamen Keimanlage ausgegangene Gebilde, nachdem sie sich anfangs ganz unabhängig von einander entwickelt haben, kommen schliesslich wieder zusammen, um gemeinsam auszumünden. In Bezug auf die Verschiedenheiten, welche die einzelnen Thierclassen darbieten, werden wir später noch das Nöthige beibringen.

# V. Einmündung des Wolff'schen und Müller'schen Ganges in die Cloake. Entwicklung der bleibenden Nieren.

Der Wolff'sche Gang, den wir vorhin bis zur Bildung der Quercanälchen der Urniere verfolgt hatten (ca. 64. - 70. Brütstunde), hat nun in der eben betrachteten Periode vom 3. bis zum 7. Tage, d. h. bis zur Vereinigung mit dem Müller'schen Gange, noch einige andere Veränderungen durchgemacht, die wir noch kurz zu resümiren haben. Zunächst fällt die verschiedene Gestaltung und das sehr ungleiche Kaliber des Ganges auf. Während derselbe in seinem unteren, freiliegenden Abschnitte fast rein cylindrisch erscheint, bekommt er weiter zum Kopfende hin um diese Zeit einen mit der Längsaxe vertikal gestellten elliptischen Querschnitt, s. Fig. 46, der noch weiter aufwärts wieder mehr rundlich wird und ein sehr weites Lumen darbietet. Später, mit dem 8. bis 14. Tage, nimmt das Lumen des Ganges an Durchmesser ab, derselbe zeigt fast durchweg einen runden Querschnitt; dagegen vermehrt sich die Stärke seiner Wandungen, in denen nun die einzelnen Strata, Epithel, bindegewebige und muskuläre Grundlage, deutlich hervortreten. Das Epithel bleibt immer niedriger als das des Müller'schen Ganges. Auffallend ist eine in dem unteren Abschnitte des Wolff'schen Ganges sichtbare, ziemlich beträchtliche Ausbuchtung desselben, welche mit grosser Constanz wiederkehrt, wenigstens vermisst man sie nie um die 88.-120. Brütstunde; vgl. z. B. Fig. 46 x. Diese Ausbuchtung hängt, wie bereits KUPFFER (402) gezeigt hat, mit der Entwicklung der bleibenden Nieren zusammen. Ich komme p. 432 darauf zurück. Um den 7. bis 8. Tag zeigen Querschnitte durch die Beckenregion zu beiden Seiten des Mesenterium je eine steil aufsteigende, oben sanft abgerundete Falte, Plica urogenitalis, in welcher die Ausführungsgänge der Harn-Ge-

Waldeyer, Eierstock und Ei.

#### 130 V. Einmündung des Wolff'schen und Müller'schen Ganges in die Cloake.

schlechtsdrüsen in der Weise sich vertheilen, dass der Müller'sche Gang die Spitze, der nunmehr deutlich entwickelte Ureter (die erste Spur desselben erscheint mit dem 5. Tage) die Basis der Falte einnimmt. Der Wolff'sche Gang liegt zwischen beiden, doch näher dem Müller'schen Gange; s. die Figur 57. Der Müller'sche Gang nimmt um diese Zeit auf Querschnitten eine kreisförmige Gestalt an, hat ein sehr enges Lumen und ein scharf hervortretendes Epithel; er umgibt sich mit einer sehr dicken Lage von dunkelem, zellenreichem Zwischengewebe, namentlich bei weiblichen Embryonen (Anlage der Musculatur); dadurch tritt auch die an der lateralen Fläche des Wolffschen Körpers befindliche Genitalleiste sehr viel stärker hervor als früher. Bei männlichen Embryonen geht er nun allmählich in der Richtung von vorn nach hinten zu Grunde. Vom 43. bis 14. Tage an ist er bereits nicht mehr zu sehen (vgl. auch BORNHAUPT l. c. p. 40); bei den weiblichen Individuen sind indessen die Wolff'schen Gänge noch vorhanden; das Datum ihres Verschwindens habe ich nicht genauer verfolgt. Es ist nicht meine Absicht, hier eine vollständige Entwicklungsgeschichte namentlich der ausführenden Genitalorgane zu geben, die letzten Stadien derselben bedürfen ohnedies nach den Arbeiten RATHKE's, J. MÜLLER'S, KOBELT'S, BORNHAUPT'S und Anderer keiner erneuten Darstellung mehr. Ueberdies habe ich die Entwicklungsvorgänge bis auf den Punkt geführt, von dem aus der Uebergang zum Bleibenden fast nur noch auf Grössenzunahmen beruht und der sich so nahe an den vollkommen reifen Zustand anlehnt, dass die Vermittlung ohne Weiteres gefunden werden kann. Nur auf die Art und Weise der Ausmündung der Wolff'schen und Müller'schen Gänge und des Ureters in die Cloake möchte ich kurz noch hinweisen.

Wenn am 3. Tage der Entwicklung sich der primäre Hinterdarm (Beckendarmbucht) mit der ersten Anlage der Allantois gebildet hat, in Betreff derer ich den Angaben von HIS (87) und BORNHAUPT (28) beipflichte, so kann man an dem Hinterdarm bereits zwei deutlich getrennte Abschnitte, einen mehr nach der Rückenfläche gelegenen engeren und einen vorderen weiteren, unterscheiden. Der erstere ist das eigentliche Endstück des Darms, der zweite die Anlage der Cloake, die ihrerseits durch Ausstülpung nach vorn in die Höhle der Allantois übergeht. Ich darf es mir erlassen, hier ausführlicher auf diese Verhältnisse einzugehen, da sie namentlich von BORNHAUPT in einer sehr eingehenden Weise bearbeitet und geschildert worden sind. Die Cloake ist bekanntlich derjenige Abschnitt des vegetativen Rohres, in den schliesslich alle Ausführungsgänge des Urogenitalapparates sowie des Darmrohres selbst und die Allantois einmünden, und die ihrerseits wieder in die Afterspalte ausgeht. Um die 99. Brütstunde schon erhält man auf successiven vom Schwanzende anfangenden Querschnitten Bilder, welche für die hier in Rede stehenden Verhältnisse die erwünschte Auskunft geben. Der vom Schwanzende an zunächst kommende Schnitt (nicht gezeichnet) weist eine kegelförmige Erhebung und ein in dieselbe ausmündendes mit Epithel bekleidetes Lumen auf.

### Entwicklung der bleibenden Nieren.

In Fig. 54, dem nächst höheren Schnitte, tritt das Lumen bis an die Spitze der kegelförmigen Erhebung heran; es entspricht dieses der Stelle, wo später die Afterspalte liegt; ausserdem beginnt das Lumen sich zur deutlichen Cloake, Cl, zu erweitern. Der vordere frei nach aussen mündende Theil der Cloake geht nachher an der vorderen Wand der kegelförmigen Erhebung direct in die Allantois über; man vgl. die folgenden Schnitte, Fig. 52-56. Der mittlere erweiterte Theil ist der eigentliche Cloakenraum ; derselbe geht nach rechts und links in zwei divergirende Schenkel aus, y. In Figur 54 blickt man in der Richtung von vorn auf die hintere Wand dieser Schenkel, die also wie zwei von vorn, d. h. vom Kopfende her, geöffnete Halbrinnen erscheinen. Diese beiden Schenkel nehmen an ihrem oberen Ende, wie die folgenden Figuren zeigen, die Wolff'schen Gänge, die Ureteren und später auch die Müller'schen Gänge auf. In Fig. 52 erscheinen zunächst die beiden Ureteren, x, als Gänge von ziemlich feinem Lumen; sie stellen sich von ihrem ersten Auftreten an als directe Ausbuchtungen der beiden Röhrenschenkel dar. Eine genauere Betrachtung ergibt aber, dass an der Stelle, wo die Ureteren einmünden, die Schenkel bereits als die Endstücke der Wolffschen Gänge anzusehen sind; man vergl. z. B. die Figg. 53 und 54, wo y den Wolff'schen Gang dicht bei seiner Einmündung in die Cloake, x den Ureter bezeichnet. Ein Beweismoment liegt auch in dem Verhalten des Keimepithels, welches, wie wir gesehen haben, den Wolff'schen Gang überkleidet. Schon in Fig. 54 liegt an dem linksseitigen Cloakenschenkel ein in Carmin dunkel sich färbender Haufen kurz cylindrischer Zellen von rundlicher Begrenzung, der sich scharf von dem umgebenden Zwischengewebe abhebt. In Fig. 52 tritt derselbe an beiden Seiten hervor, und man bemerkt hart an der convexen Biegung der beiden divergirenden Schenkel, bei a, eine gut begrenzte epitheliale Zellenlage, welche jene convexe Biegung lateralwärts umkreist. In Fig. 53 tritt bereits die Bedeutung dieses Gebildes klar zu Tage, indem eine Lichtung entsteht, deren mediale Wände von epithelialen Zellen bekleidet werden, und die nichts Anderes sein kann als das caudale Ende der Peritonealhöhle. In Fig. 51 und 52 haben wir grade den hinteren trichterförmig zugespitzten Boden der Peritonealhöhle vor uns. Da der Enddarm hier continuirlich in die Allantois übergeht, so muss natürlich die Peritonealhöhle in zwei seitliche Zipfel auslaufen, deren Wände etwas faltig zusammengelegt sind und die, wie es scheint, hier am untersten Ende eine totale Auskleidung von Keimepithel haben. Auf Querschnitten muss also diese unregelmässige, faltige Figur herauskommen, mit anscheinend wirr umherliegenden Epithelbrocken, wie sie die Zeichnungen wiedergeben. Auch BORNHAUPT kennt die hier eben beschriebenen Bilder, cf. seine Figg. 16 und 17 auf Taf. 3, q, weiss dieselben jedoch nicht zu deuten. Der aufmerksame Vergleich der drei aufeinander folgenden Querschnitte in Fig. 53, 54 und 55 zeigt nun, dass das obere Ende der in Rede stehenden Cloakenschenkel in der That das Endstück des Wolff'schen Ganges ist. Fig. 53 und 54 gehören einem und demselben

131

9\*

### 132 V. Einmündung des Wolff'schen und Müller'schen Ganges in die Cloake.

Schnitte an. Fig. 53 ist die caudalwärts hinschauende Schnittfläche, Fig. 54 die andere Fläche des Stücks, nach dem Kopfende hin gelegen. In Fig. 53 treten von beiden Seiten zwei Wülste, w, w, auf, die den hinteren Enden der Allantoishöcker angehören und, indem sie mit den Darmfaserplatten und bald darauf (man vergleiche Fig. 55 d) in der Mittellinie unter einander verwachsen, das Darmrohr nach der Bauchseite hin abschliessen und von dem vorderen Theile der Cloake, d. h. der Allantois, trennen. Diese beiden Wülste, w. w. bilden also in Fig. 53 die obere Wand der beiden Cloakenschenkel. Bei y sieht man nun deutlich die Einmündungsstelle eines Ganges vom Kaliber des Wolff'schen Ganges; es entspricht diese Stelle genau der convexen Ausbiegung bei y in der Fig. 52. In Fig. 54 zeigt sich bereits bei a, a die vollständige Umkreisung dieser Stelle vom Keimepithel und der directe Uebergang zu dem rechtsseitigen Querschnitt des Wolff'schen Ganges auf Fig. 55, so dass ohne Weiteres erhellt, das bei y, Fig. 54, in den Cloakenschenkel mündende Lumen müsse das des Wolff'schen Ganges sein, woraus dann unmittelbar folgt, dass auch der in den Figg. 54-53 mehr dorsalwärts gelegene Abschnitt, y, der Cloakenschenkel als Endstück des Wolff'schen Ganges aufzufassen ist. \*) Es ergibt sich daraus die weitere wichtige Consequenz, dass auch die bleibenden Nieren Dependenzen des Wolffschen Ganges sind und sich durch dorsale Ausstülpung seines Endstücks entwickeln. Die erste Anlage der Ureteren erscheint in der That als eine hohlsprossenähnliche Ausstülpung dieses Abschnittes des Urnierenganges. In Fig. 46, x, ist diese erste Spur der Nierenentwicklung dargestellt; der Schnitt gehört einem Embryo von 88 Stunden an. Ich nenne nach KUPFFER diese Ausbuchtung den »Nierencanal«. Was die Ausbildung der eigentlichen Nierendrüse anlangt, so will ich nur bemerken, dass ich nach meinen Präparaten eine continuirliche Fortentwicklung derselben aus dem ursprünglichen Nierencanal durch Hohlsprossenbildung anzunehmen gezwungen bin, grade so, wie ich es für die Quercanälchen des Wolff'schen Körpers thun musste. Ich trete damit in diesem Punkte allerdings den neueren Erfahrungen von KUPFFER (402) (l. c. Bd. I, p. 245 für Schafembryonen; beim Hühnchen lässt K. es unentschieden, Bd. II), ROSENBERG (178) (bei Fischen) und BORNHAUPT (28) entgegen, während ich in der Hauptsache, der Entwicklung der bleibenden Nieren vom Wolff'schen Gange aus, KUPFFER vollkommen beistimme.

Ich gebe hiermit den Streifzug auf das Gebiet der Nierenentwicklung auf, um zu meiner eigentlichen Aufgabe zurückzukehren. — Die Wolff'schen Gänge münden also, wie Bornhaupt zuerst richtig angegeben hat, in die beiden seit-

<sup>\*)</sup> Auch kann die Beschaffenheit des Epitheliums beider Räume noch als Kriterium dienen. Das Epithel des eigentlichen Cloakenraumes ist nämlich grosszellig, namentlich ist der Längsdurchmesser der Zellen beträchtlicher; es ähnelt dem Darmepithel; das des unzweifelhaften Wolff'schen Ganges dagegen und auch des hier besprochenen Endstückes hat die vorhin angegebene abweichende Beschaffenheit, ist namentlich niedriger. Vgl. auch die Figg. bei KUPFFER (102).

## VI. Entwicklung der Geschlechtsdrüsen.

lichen Schenkel der Cloake. Es ist mindestens nicht genau, wenn His (87), p. 161, den Urnierengang in das Darmende münden lässt. Der Einmündungsact selbst scheint mit dem Anfange des 4. Tages zu Stande zu kommen, wenigstens habe ich von 70stündigen Embryonen noch keine entsprechenden Präparate erhalten. Der Müller'sche Gang, welcher in der Plica urogenitalis die oberste Stelle einnimmt, liegt bei der Einmündung in die Cloake, die gegen das Ende des 7. Tages erfolgt, in der Mitte, so dass der Wolff'sche Gang und der Nierencanal ihn zwischen sich nehmen, und kommt auf diese Weise, indem er sowie der Wolff'sche Gang einen bauchwärts concaven, weit gespannten Bogen beschreiben, bei der Einmündung auch unmittelbar an die Uebergangsstelle des Wolff'schen Ganges in die Cloake zu liegen; vielleicht kann man noch ein kleines Stück des letzteren als gemeinschaftlichen Geschlechtsgang betrachten und annehmen, dass anfangs nur der Wolff'sche Gang in die Cloake selbst mündet.

## VI. Entwicklung der Geschlechtsdrüsen.

fortige Talencinal mit den Breistock

Gemeinsame Uranlage. Zugleich mit dem Beginn der Einstülpung der Geschlechtsgänge habe ich auch die erste Anlage der Sexualdrüsen wahrgenommen; es scheinen mir sogar die letzteren vor Ausbildung der Müller'schen Gänge da zu sein. Ihre erste Spur erscheint zwischen Enddarm und Wolff'schem Körper an der medialen Fläche des letzteren als eine beträchtliche Verdickung des Epithels der Regio germinativa an dieser Stelle. Unter diesem Epithelwall zeigt sich auch zugleich eine leichte Vermehrung des Zwischengewebes, so dass ein kleiner, stumpf kegelförmiger Hügel entsteht, s. Fig. 50, E. Schon sehr bald macht sich bei verschiedenen Embryonen ein bemerkenswerther Unterschied geltend. Bei einigen ist die Epithelbekleidung sehr markirt und fällt ungemein deutlich aus; bei anderen wieder erscheint sie schwächer entwickelt. Greife ich auf ein späteres Stadium (7. bis 8. Tag) vor, wo die Sexualdrüsen schon als besondere cylindrische Körper sich darstellen und an der Verkümmerung des rechten Ovariums das weibliche Geschlecht leicht zu erkennen ist, so stehe ich nicht an, jene Embryonen mit stark entwickeltem Epithelwall als weibliche zu bezeichnen. Denn man wird bei den evident männlichen Embryonen aus der späteren Periode (7. bis 8. Tag) vergeblich nach einem gut entwickelten Epithel suchen; die Sexualdrüse erscheint hier von einer viel schwächeren Epithellage überzogen; auch ist die Epithelbekleidung um diese Zeit fast stets an dem verkümmernden rechten Eierstocke weit schwächer als an dem linken, so dass man ein Mittel

an der Hand hat, schon in früher Periode die Geschlechter von einander sondern zu können und vor allen Dingen aus dieser einfachen Thatsache das Epithel auch genetisch als den wichtigsten Bestandtheil des Ovariums ansehen lernt.

Betrachtet man zu Anfange der Entwicklung der Geschlechtsdrüsen und des Müller'schen Ganges das Flächenbild des Embryo von der Bauchseite her, so sieht man, dass sich das cylindrische Epithel der um diese Zeit noch ungefalteten Tubenöffnung ohne Unterbrechung über das obere Ende des Wolffschen Körpers hinweg direct auf die Geschlechtsdrüse fortsetzt; auch an Querschnitten, in der Nähe der Tubenöffnung geführt, kann man sich davon überzeugen. In früheren Stadien bekleidet ja bekanntlich das Keimepithel den ganzen Geschlechtswall, was man weiter abwärts auch noch später an der Plica urogenitalis wahrnehmen kann; s. Fig. 56. Hierin liegt die Lösung der Frage nach dem lange vermutheten Zusammenhange zwischen Tube und Eierstock; nicht darin, wie J. FR. MECKEL sich die Sache vorstellte, dass ursprünglich der fertige Tubencanal mit dem Eierstocke verbunden gewesen sei und sich nur später von ihm losgetrennt habe. Schon viel früher, ehe der Müller'sche Gang gebildet ist, stellt das Epithel der Regio germinativa die gemeinsame Quelle für die epithelialen Gebilde des Eierstocks und der Müller'schen Gänge dar, und dieser Zusammenhang ist, wie man an den Figg. 43, 56, 45, 50 und 58 sieht, durch alle Stadien bis zur mehr oder minder vollständigen Trennung der Tube vom Ovarium, resp. Hoden, zu verfolgen.

Die Trennung des Ovariums vom Müller'schen Gange kommt durch die Interposition des Wolff'schen Körpers zu Stande. Indem der letztere sich allmählich weiter entwickelt und eine relativ bedeutende Grösse erlangt, muss das Keimepithel eine nicht unbeträchtliche Dehnung erleiden; es wächst nur gleichmässig mit an den Stellen, wo es noch zu weiteren Organanlagen Verwendung findet; es wird daher nothwendig auf der Kuppe des Wolff'schen Körpers und später auch auf der Plica urogenitalis atrophiren, und so kommt das eigenthümliche Verhältniss zwischen der weiblichen Geschlechtsdrüse und ihrem Ausführungsgange zu Stande, das wir bei den höheren Vertebraten finden, wenigstens bei denen, die als Embryonen eine stark entwickelte Urniere haben. Bei den männlichen Individuen, wo das Keimepithel keine Rolle übernimmt und nur so lange, als es gewissermaassen in einem vollkommen indifferenten Stadium verharrt, zur Beobachtung kommt, ist ja bekanntlich die Sachlage eine ganz andere : da sind die Keimdrüse und ihr Ausführungsgang mit einander verbunden, wie bei einer gewöhnlichen secernirenden Drüse; nur ist, wie wir später sehen werden, der Modus des Zustandekommens dieser Verbindung etwas verschieden.

Was das Verhalten der Urniere bei den einzelnen Classen der Vertebraten anlangt, so ergibt sich aus den Untersuchungen J. Müller's (Myxinoiden), RATHKE's (159 und 167), v. WITTICH'S (223), KUPFFER'S (102) und ALEX. ROSEN-

#### VI. Entwicklung der Geschlechtsdrüsen.

BERG's (178)\*), dass eine ächte, functionirende, voluminöse Urniere nur bei den drei höheren Classen der Vertebraten vorkommt. Dem Baue der Harn- und Geschlechtsorgane nach muss es auch bei den Selachiern der Fall sein, da sie einen Nebenhoden besitzen und, vgl. später p. 149, auch nach vollendeter Entwicklung Reste einer Urniere zeigen. Wir haben vorhin nach KUPFFER's schönen Untersuchungen gezeigt, dass beim Schaf und Hühnchen (für die Reptilien ist es noch nicht speciell nachgewiesen) die bleibende Niere sich auch aus dem Wolff'schen Gange entwickelt. Sie ist also ebenfalls in der allgemeinen Urogenitalanlage mit einbegriffen, und ihr Verhalten zur Urniere ist das einer weiteren secundären Production, die bei den genannten Thierclassen sich von ihrem Mutterboden, dem Urnierengange, emancipirt und eine vollkommene Selbständigkeit erlangt, während die eigentliche Urniere schwindet und das, was vom Wolff'schen Gange bleibt, lediglich der Geschlechtsfunction dient. Es wird also bei den höheren Thieren die Trennung des Harn- und Geschlechtsapparats bis auf die letzten Theile der Ausführungsgänge (Sinus urogenitalis) durchgeführt. Anders bei den niederen Vertebraten, Amphibien und Knochenfischen. Hier entwickelt sich keine eigentliche Urniere oder, wie wir lieber sagen wollen, keine provisorische Niere. Der Urnierengang treibt hier ebenfalls hohle Seitensprossen wie bei den höheren Wirbelthieren, aber diese bilden sofort die definitive Niere. Man könnte also sagen, die Urniere persistire hier als bleibende Niere. Erst durch die schönen KUPFFER'schen Untersuchungen ist die Verknüpfung dieses Modus der Nierenentwicklung mit dem bei den höheren Vertebraten hergestellt, und es zeigt sich, vgl. die Darstellung KUPFFER's, l. c. Bd. II, p. 475, ein directer Fortschritt in der Entwicklung des Systems der Urniere von den niederen zu den höheren Wirbelthierclassen. Allerdings kommen bei den Batrachiern, wie J. MÜLLER zuerst nachwies, und bei den Fischen, wo sie LEREBOULLET, S. Ann. Sc. nat. Zool. IV. Sér. Tom. I, und REICHERT entdeckten und ROSENBERG in seiner trefflichen Dissertation neuerdings für die Teleostier bestätigte, rudimentäre Urnieren vor, die bekannten knäuelförmigen Körper am vorderen Ende des Urnierenganges; dieselben sind jedoch nur spärliche Reste der grossen Urnieren der höheren Vertebraten und können functionell wenigstens damit nicht verglichen werden. Nach KUPFFER, Bd. II, fehlen sie aber auch, z. B. bei Syngnathus acus. Wenn wir einen grossen Wolff'schen Körper als Ursache der Trennung zwischen Eierstock und Eileiter angeschuldigt haben, so bleibt es, dem eben Erörterten nach, auffallend, warum denn auch bei den Batrachiern und manchen Knochenfischen eine solche Trennung besteht. Vielleicht dürfte die frühe Entwicklung der bleibenden Nieren hier den Grund abgeben; doch können natürlich erst eingehendere Untersuchungen darüber aufklären.

Weibliche Geschlechtsdrüse. Um nun etwas näher in das Detail der Entwicklung der Keimdrüsen einzugehen, wollen wir uns zunächst an diejenigen Embryonen halten, bei denen die erste Anlage der Geschlechtsdrüsen mit einem mächtigen Lager von Keimepithel bedeckt ist. Es ist vielleicht nicht ohne Interesse zu erfahren, dass man unter Umständen bereits vor vollständiger Schliessung des Darmrohrs in der Ecke zwischen Geschlechtswall und Darmfaserplatten eine erhebliche Verstärkung des Keimepithels wahrnimmt, die sich sogar bis zu einer kleinen hügelartigen Erhebung

<sup>\*)</sup> ROSENBERG hat gezeigt, dass die Wolffschen Körper bei den Teleostiern als Kopfnieren persistiren; nur der Bauch- und Caudaltheil der Fischniere ist der Amphibienniere homolog.

steigern kann. Das Factum, dass diese Bildung bei einer Serie gleichaltriger Embryonen nur an einzelnen, ungefähr der Hälfte von ihnen, gesehen wird, lässt der Vermuthung Raum, dass auch dieses sämmtlich weibliche Embryonen seien. Sobald das Darmrohr vollständig geschlossen ist, etwa von der 80, bis 88. Brütstunde an, ist die Anlage der weiblichen Keimdrüse mit unbedingtester Sicherheit zu erkennen. Im Flächenbilde erscheint sie - ebenso wie die männliche - bei auffallendem Licht als zarter, weisser Streifen an der medialen Fläche des Wolff'schen Körpers. Der Streifen ist fast so lang als der Wolff'sche Körper selbst, wenigstens reicht er mit seinem vorderen Ende bis an die Spitze des letzteren, obgleich er sich dort weniger scharf ausprägt. Es geht hier, wie erwähnt, um diese Zeit noch das Keimepithel der Tubenöffnung continuirlich auf den Anfang der Geschlechtsdrüse über; nur liegt es in einfacher Schicht, so dass der weissliche Streifen hier wie ein dünner Flor erscheint, der den vorderen Umfang des Corpus Wolffianum einhüllt. Wir wissen, dass sich auch später noch an einzelnen Stellen diese Verbindung des Epithels der Tube mit dem Ovarialepithel beim Vogel erhält (vgl. den ersten Theil). Je mehr der Wolff'sche Körper wächst, desto mehr wird das Ovarium auf den vorderen Abschnitt des Organs beschränkt, da beide Bildungen in ihrer Entwicklung nicht gleichen Schritt halten, und wir finden später, gegen den 7. bis 11. Tag, die Ovarien als etwas abgeplattete Körper dem vorderen Theile der Urniere aufliegen, indem sie sich zugleich mit ihrer vorderen Spitze von der medialen Fläche des Wolff'schen Körpers etwas auf dessen Bauchfläche herübergebogen haben. Später ändert sich das Verhalten; die Keimdrüse wächst, während der Wolff'sche Körper in seiner Entwicklung gehemmt wird und nach und nach ganz verkümmert. Nunmehr deckt der Eierstock, der beim neugebornen Hühnchen etwa 0,5 Cm. lang, 2-3 Mm. breit und 1-1,5 Mm. dick ist, den Wolff'schen Körper von der Bauchfläche ganz zu und liegt auf dem vorderen Abschnitte der Niere, die inzwischen mächtig herangewachsen ist. Der Wolff'sche Körper, nunmehr zum Parovarium degradirt, liegt als kleines, gelbliches Gebilde zwischen Ovarium und Niere eingebettet.

Was die histologische Entwicklung anbelangt, so müssen, wie es His (85) bereits postulirt hat, von Anfang an zwei getrennte Gewebe, das Keimepithel und das Zwischengewebe, unterschieden werden. Die Verdickung des Keimepithellagers scheint nach dem, was ich erfahren habe, die erste Spur der Eierstocksanlage zu sein. Fast gleichzeitig erscheint aber auch das Zwischengewebe vermehrt und in Form eines kleinen Hügels emporgewachsen. Dasselbe besteht aus den gewöhnlichen, rundlich eckigen, kleinen, durch Ausläufer mit einander verbundenen Zellen, wie sie um diese Zeit das ganze Zwischengewebe des Embryo ausmachen, und setzt sich continuirlich in das Zwischengewebe des Wolff'schen Körpers fort. Der Höhendurchmesser des ganzen Keimhügels um diese Zeit beträgt ungefähr 150  $\mu$ , bei einer Dicke von  $80-90 \mu$ ; davon umfasst das Epithellager etwa den dritten Theil. Letzteres

besteht aus einer mehrschichtigen Lage kurzcylindrischer Zellen von  $12-15\,\mu$ Länge bei ca. 6  $\mu$  Breite; die Kerne messen etwa 4,5-5  $\mu$ . Auf der Höhe des Ovarialkegels bildet sich die dickste Lage von ungefähr 30  $\mu$  im Durchmesser, vgl. Fig. 50. Nach beiden Seiten hin, an den Abdachungen, nehmen die Zellen allmählich an Grösse ab und finden sich auch bald nur in einfacher Lage, wodurch sehr rasch eine erhebliche Verminderung der Dicke der Epithelschicht herbeigeführt wird. Gewöhnlich kann man die Zellen des Keimepithels auch noch eine Strecke weit auf den Anfang des Mesenteriums hin verfolgen; sie verlieren sich jedoch auch hier bald in kleine, nicht genau mehr bestimmbare Elemente. Die einzelnen Zellen sind etwas heller als die Epithelzellen des Wolff'schen oder Müller'schen Ganges. Wie wir im ersten Theile sahen, zeigen auch die Epithelzellen des reifen Eierstocks nicht die dunkle Körnung, wie wir sie an andern Epithelzellen zu sehen gewohnt sind, sondern bilden mehr feinkörnige, mitunter ganz blasse Cylinderchen. Die auffallendste Erscheinung in diesem jungen Ovarialepithel bilden aber vereinzelt liegende grössere, rundliche Zellen mit glänzenden grossen Kernen, wie sie in Fig. 50 wiedergegeben sind. Die Zellen maassen (nach der Erhärtung)  $15-18 \mu$ , die Kerne 9  $\mu$ ; hie und da war auch ein Kernkörperchen wahrzunehmen. Ich zweifle nicht daran, dass wir hier die jüngsten Eier vor uns haben. Das principiell wichtige bei diesem Befunde bleibt, abgesehen von dem frühen Auftreten der Eier und ihren directen Beziehungen zum Keimepithel, ihr Auftreten bereits in der offenen freien Epithellage. Die ersten Spuren der Eibildung beim Huhne dürfen also nicht in schlauchartigen follikulären Bildungen gesucht werden, sondern sind bereits in dem Keimepithel, das sonach seinen Namen mit vollstem Rechte verdient, vorhanden. Dem Einwande, hier etwa künstlich durch die Erhärtung erzeugte Gebilde für Eier gehalten zu haben, lässt sich einfach dadurch begegnen, dass niemals in anderen Epithelien als im Keimepithel dergleichen Bildungen getroffen werden; auch die Continuität dieser Zellen mit ganz analogen, bereits grösseren, ähnlich gelagerten Zellen von 8tägigen und 12tägigen Embryonen nimmt jedem derartigen Verdachte den Boden. Für die weitere Entwicklung der Ovarien kann ich auf das im ersten Theile dieser Abhandlung Vorgebrachte verweisen.

Männliche Geschlechtsdrüse. Ganz besondere Schwierigkeiten für die Untersuchung bietet die Entwicklung der Hoden. Wir haben vorhin angegeben, dass dieselben bereits in der ersten Anlage sich von den Eierstöcken durch die mindere Entwicklung des Keimepithels unterscheiden. Es verdient jedoch vor Allem Beachtung, dass das letztere überhaupt vorhanden ist, also das weibliche Princip in der Keimdrüse, wenn sie sich auch zum Hoden umformt, bei der ersten Entwicklung seine Vertretung findet. Diese Vertretung geht sogar so weit, dass man zuweilen in dem Keimepithel der Hoden aus späterer Zeit, wo eine Verwechslung mit Ovarien gar nicht mehr möglich ist, die eben beschriebenen und als Primordialeier gedeuteten grösseren Zellen mit schönen, klaren, grossen Kernen wahrnimmt. Dieselben

liegen auch mitunter in dem Keimepithel, welches sich auf die Radix mesenterii fortsetzt. Diese Befunde haben auch gar nichts Auffallendes; wenn überhaupt Keimepithel vorhanden ist, so ist auch die Ausbildung von Eiern, wenigstens deren Anfangsstadien, möglich. Weitere Entwicklungsstufen habe ich allerdings niemals beobachtet. Das Keimepithel erreicht aber auf der männlichen Keimdrüse niemals die hohe Entwicklung, wie auf der weiblichen. Eine Zeitlang vermuthete ich allerdings, dass die Zellen des Keimepithels in das Innere des Hodenstromas einwandern und dort zum Epithel der Samencanälchen werden möchten; ich habe diese Vermuthung jedoch nicht bestätigen können. Es ist mir überhaupt nicht gelungen, den sicheren Nachweis der ersten Entstehung der Samencanälchen zu führen, doch kann ich mit Bestimmtheit Folgendes angeben. Bereits am 7. Tage der Bebrütung sieht man in der inzwischen beträchtlich gewachsenen Hodendrüse, die eine ziemlich regelmässig elliptische Form (auf dem Querschnitt) angenommen hat und ein aus sehr dichtgedrängten Zellen bestehendes Stroma zeigt, einzelne kurze, canalförmig oder strangförmig verlaufende Zellencomplexe aus der übrigen Zellenmasse hervortreten. Die ersten Spuren dieser Bildungen finden sich. worauf ich Gewicht legen möchte, stets am dorsalen und lateralen Ende des Organs, welches der Anlage der Niere und des Wolff'schen Körpers zugekehrt ist. Es ist überhaupt zu bemerken, dass der Hoden an diesen Stellen den angrenzenden Partieen des Wolff'schen Körpers viel näher liegt und mit dem bindegewebigen Stroma desselben in innigerer Verbindung steht, als anderswo. Besonders tritt hierin eine Differenz mit dem Eierstocke hervor, welcher sich mehr und mehr von der Verbindung mit dem Wolff'schen Körper lockert. Am längsten hält sich jedoch auch beim Ovarium am dorsalen Ende die Verbindung, während sie sich am ventralen, und namentlich in der Mitte, frühzeitig vollkommen löst durch Ausbildung von Gefässen und cavernösen Lymphräumen (His), vgl. Fig. 20. Gleichzeitig aber zeigt bei genauerer Betrachtung der Wolff'sche Körper ein eigenthümliches, bisher, wie es scheint, wenig beachtetes Structurverhältniss. Während im grössten Theile der Urniere, namentlich in der ganzen ventralen Partie, so weit sie den mittleren Theil des Hodens bauchwärts überragt, sehr weite Canälchen mit grossen dunkelkörnigen Epithelzellen vorherrschen, finden sich dagegen im dorsalen Abschnitte, so weit er der Nierenanlage aufliegt, besonders medianwärts zum Hoden hin, sehr viel engere Canäle. Einige von diesen zeigen noch gar kein Lumen und erscheinen wie solide, canalförmig verlaufende Zellenstränge, die ganz das Aussehen von den in der Hodendrüse selbst vorhandenen, eben beschriebenen Zellencomplexen haben. Je älter der Embryo ist, desto schärfer tritt der Gegensatz zwischen diesen beiden Abtheilungen des Wolff'schen Körpers hervor. Woher stammen nun diese Canälchen? Es ist keinem Zweifel unterworfen, dass sie ebenfalls in letzter Instanz dem Wolff'schen Gange angehören, wenigstens mit ihm in Verbindung stehen. In Fig. 44, vom 4. Tage, finden wir in der Nähe des vorderen Endes vom Wolff'schen Gange schmalere

und breitere quere Ausläufer abtreten, von denen die schmaleren wohl mit den eben beschriebenen Canälen in Verbindung stehen mögen. Wir wissen ferner, dass die Canäle von dem medialen Umfange des Ganges in mehreren Lagen übereinander entspringen; die ventral gelegenen scheinen mir durchweg die breiteren zu sein, während die mehr dorsalwärts befindlichen schmaler sind und ein anderes Epithelium besitzen. Verfolgt man nun diese engeren Canäle des Wolff'schen Körpers weiter, etwa bis zum achten oder eilften Tage der Bebrütung, so sieht man unschwer an Schnitten, die dem mittleren und hinteren Theile des Wolff'schen Körpers entnommen sind, dass einzelne von ihnen mit den Samencanälchen im Inneren des Hodens, welche um diese Zeit schon deutlich sind, direct in Verbindung stehen, vgl. z. B. Fig. 58 (siebenter Tag). Auch beginnt um diese Zeit der fragliche Abschnitt des Wolff'schen Körpers als gesonderte Partie sich von den übrigen Canälchen abzugrenzen; er liegt dann in dem Winkel zwischen dem Wolff'schen Körper und der bleibenden Niere. Einzelne von meinen Präparaten zeigten mir ein Verhalten, das dafür spricht, dass die Samencanälchen nicht selbständig im Hoden entstehen, sondern von aussen und zwar von jenen engeren Canälchen des Wolff'schen Körpers aus hineinwachsen. Zu einer Zeit nämlich, wo innerhalb des Hodens die Samencanälchen noch nicht unterscheidbar waren, sah man einzelne jener hellen Canäle des Wolff'schen Körpers schon an der Grenze des Hodens liegen, da, wo letzterer dem Wolff'schen Körper aufsitzt. Ich muss daraus schliessen, dass sie im Wolff'schen Körper früher vorhanden sind, als im Hoden. So lückenhaft meine Beobachtungen über diesen Punct noch sind, so halte ich doch vor der Hand obige Annahme für die wahrscheinlichste.

RATHKE (161-163) spricht sich nicht bestimmt darüber aus, ob die Samencanälchen vom Wolff'schen Körper aus oder selbständig im Hoden entstehen und sich nachträglich mit den Canälen des Wolff'schen Körpers in Verbindung setzen. J. MÜLLER (135) hat zuerst zweierlei Canälchen in der Masse des Wolff schen Körpers beschrieben, die einen, welche Harn absondern, breiter und stärker sind, die anderen zarter und dünner. Nur die ersteren fasst er als eigentliche Canälchen des Wolff schen Körpers auf und hat mit Bezug hierauf ganz Recht, wenn er gegen RATHKE hervorhebt, dass die Canälchen des Wolff'schen Körpers nicht in den Nebenhoden, resp. Hoden übergehen. Dagegen lässt er die schmaleren Canälchen vom Hoden ausgehen und in die Masse des Wolff'schen Körpers eindringen, zwischen dessen Quercanälchen sie sich verlieren. (Eben so v. BAER (6) II. Thl., p. 151.) Es gelang ihm nicht, festzustellen, in welcher Weise diese Canälchen sich nachträglich mit dem Ausführungsgange des Wolff'schen Körpers in Verbindung setzen, dessen Umbildung in das Vas deferens bei Vögeln er bekanntlich zuerst dargethan hat. Meine Auffassung differirt insofern von J. MÜLLER'S Darstellung, als ich den Wolffschen Gang sowohl als Quelle für die Urnierencanälchen als auch für die Samencanälchen ansehe. J. MÜLLER lässt den Wolff schen Körper bei allen Thierclassen vollkommen schwinden. In neuester Zeit hat H1s (87) eine Bemerkung mitgetheilt, die ich hier zur Unterstützung meiner Angaben anführen möchte. Er sagt nämlich pag. 158: »Einzelne Canäle des Wolff'schen Körpers treten unmittelbar bis in den Stiel der Sexualdrüse ein «. Eine treffliche Stütze erhalten die hier vorgelegten Angaben über die Hodenentwicklung durch die schönen Untersuchungen v. WITTICH's (223)

bei den Batrachiern. Hier ist die erste Anlage der Keimdrüse anfangs stets von weiblichem Habitus; offenbar ist hier, wie ich annehmen darf, ein starkes Keimepithel vorhanden. In der Rückenwand des Organs, also von der der Niere anliegenden Wand her, bildet sich nun bei den männlichen Batrachiern ein röhriges Organ, nicht, wie es RATHKE wollte, von der Oberfläche her. Dies cylindrische Organ ändert seine einfache Form und tritt mit rundlichen Zellengruppen mehr im Inneren der Keimdrüse, den Anlagen der Hodencanälchen, in Verbindung. So sind an der Keimdrüse bald zwei Abschnitte zu unterscheiden, ein dorsaler oder centraler Kern, der die Anlagen der Samencanälchen enthält, und eine peripherische Zone, welche vollkommen einem rudimentären embryonalen Eierstocke gleicht und, wie JACOBSON und besonders v. WITTICH nachgewiesen haben, bei den männlichen Kröten auch Eier entwickelt; bei Tritonen bleibt, wie ich gefunden habe, ein cylindrisches Keimepithel zeitlebens auf dem Hoden bestehen. v. WITTICH parallelisirt, pag. 157, das genannte röhrenförmige Organ mit dem später am vorderen Nierenrande liegenden Sammelgefässe der Vasa efferentia testis und vermuthet, dass von diesem aus eine Reihe von sackförmigen Ausstülpungen entstehe, die erste Anlage der Hodencanälchen. Es würden sich somit v. WITTICH's und meine Beobachtungen sehr gut gegenseitig unterstützen. Zweierlei Canälchen im Wolff'schen Körper bei Rindsembryonen beschreibt auch DURSY (51), s. die historische Uebersicht pag. 105. Auch die daselbst mitgetheilten Angaben von BANKS kommen hier in Betracht.

Nebenhoden und Nebeneierstock; Residuen des Wolff'schen Körpers. Nach dem Vorstehenden halte ich es für sicher, dass der Wolff'sche Körper von Anfang an aus zwei ganz differenten Anlagen besteht, von denen die eine als Urnierentheil, die andere als Sexualtheil bezeichnet werden mag. Beim neugeborenen Hühnchen kann man diese beiden Theile sehr leicht von einander sondern. Die Urniere ist bereits atrophirt und stellt einen gelblich gefärbten Körper dar, in welchem man Zellenstränge von verschiedener Länge, daneben Glomeruli, zum Theil verödet und braungelb pigmentirt, findet. Dieser Körper bleibt auch bei erwachsenen Thieren bestehen und ist dort zuerst von His (87) richtig beschrieben und gedeutet worden. Früher hat man ihn gewöhnlich als Nebenniere bezeichnet. Er findet sich sowohl bei Hähnen als bei Hennen (bei letzteren deutlicher) dicht unter dem Ovarium zwischen diesem und den Nieren im lateralen Theile des Mesovarium gelegen. Ausserdem beschreibt His ganz richtig einen zweiten Abschnitt seines Parovariums, wie er den Ueberrest des ganzen Wolff'schen Körpers beim Huhne nennt; derselbe habe das Aussehen einer mit kleinen Höckerchen besetzten Leiste, und die in ihm enthaltenen Canälchen seien viel besser entwickelt, die Zellen derselben besser erhalten, und es fehle ihnen das gelbe Pigment. Dieser Theil des His'schen Parovariums ist nach meinen Untersuchungen der Rest des Sexualtheils des Wolff'schen Körpers bei der Henne; beim Hahn entwickelt er sich in der That zum Nebenhoden. Uebrigens finden sich auch, wie bereits His angibt, in dem gelben Theile des Parovariums einzelne blasse Zellenstränge, die indessen mit den pigmentirten eng zusammenhängen. Ich kann diese Angaben von His nur bestätigen, muss sie indessen, was die

Deutung anlangt, in der angegebenen Weise modificiren. Mit der Eibildung, wie His vermuthet, hat kein Theil des Parovariums etwas zu thun.

Ebenso leicht ist das genannte Verhältniss bei Säugethieren und beim Menschen zu constatiren. Ich habe grade mehrere frische menschliche Embryonen beiderlei Geschlechts von 3—4 Cm. Scheitel-Steisslänge zu untersuchen gehabt, an denen bereits der Wolff'sche Körper Atrophie seines einen (männliche Individuen) oder beider Abschnitte (weibliche Individuen) zeigte. Wir finden sowohl bei männlichen als bei weiblichen Embryonen zwei getrennte Abschnitte des Wolff'schen Körpers. Der eine steht mit dem oberen Ende des Wolff'schen Ganges (Gartner'scher Canal, Vas deferens) im Zusammenhange und liegt am dorsalen Umfange der jeweiligen Keimdrüse; er besteht aus einer Reihe gegen die Keimdrüse hin verlaufender schmaler Canälchen mit dunkelkörnigem Epithel. Bei männlichen Embryonen treten diese Canäle in die Keimdrüse ein und lösen sich dort zu den Samencanälchen auf; bei weiblichen Embryonen enden sie im Hilus der Keimdrüse blind, treten aber bei manchen Species, z. B. beim Hunde, bis tief in das Parenchym derselben hinein, indem sie dort lange, ziemlich gut erhaltene Zellenstränge bilden.

Bei einer erwachsenen, jedoch noch jungen Hündin, die zahlreiche reife Follikel aufwies, zeigten sich in der Zona vasculosa des Ovariums bis dicht an die Parenchymrinde heran zahlreiche, oft dichotomisch verzweigte, lange schmale Epithelschläuche, die fast das ganze Marklager des Eierstocks durchsetzten, langgestreckt zwischen den Gefässen verlaufend; nur eine Reihe grösserer Follikel trennte diese Schläuche von den Eischläuchen der Rindenschicht. Es unterliegt keinem Zweifel, dass wir hier in der That die Reste des Sexualtheils des Wolffschen Körpers, die Canäle des Nebeneierstocks, vor uns haben, die sich auch beim weiblichen Thiere ausserordentlich weit in das Stroma der Keimdrüse hinein entwickelt haben und vielleicht schon als Homologa von Samencanälchen zu deuten sind. So habe ich das Verhalten bei Hunden fast stets getroffen, nur scheinen bei älteren weiblichen Thieren diese »Samenschläuche« allmählich zu veröden. SCHRÖN (184), pag. 420, hat vielleicht diese Schläuche beim Hunde gesehen, erklärt aber, sie seien alle Blutgefässe gewesen. Bei der Katze sind ähnliche Schläuche vorhanden, nur nicht so weit in das Eierstocksstroma hinein entwickelt.

Von der Lage des Nebeneierstocks beim weiblichen Kalbe gibt Fig. 61 eine Anschauung. Man findet hier auf sagittalen Durchschnitten mitten im Hilusstroma des Ovariums einen Knäuel von schmalen Canälen, die mit kurzcylindrischem Epithel ausgekleidet sind und vielfach unter einander anastomosiren; Fig. 62 zeigt einige derselben bei stärkerer Vergrösserung.

Der andere Theil des Wolff'schen Körpers ist beim Menschen ebenfalls gelblich gefärbt, enthält Glomeruli, zum Theil noch entwickelt, zum Theil verödet; seine Canälchen sind weit, die Zellen darin blass, undeutlich contourirt; es existirt weder eine Verbindung mit der Keimdrüse noch mehr mit dem Wolff'schen Gange. Dieser Körper ist bei männlichen Individuen das corps innominé GIRALDES, Parepid ydimis HENLE. GIRALDES (69) hat sein »corps innominé« zwar richtig als Rest des Wolff'schen Körpers gedeutet, es jedoch

fälschlich mit dem Rosenmüller'schen Organ des Weibes in Parallele gestellt. Bei erwachsenen weiblichen Individuen ist dieses Gebilde noch nicht beschrieben worden; bei jüngeren menschlichen Embryonen lassen sich die betreffenden Verhältnisse äusserst leicht übersehen. Fig. 60 zeigt das Arrangement des Wolff'schen Körpers und des Vas deferens im Zusammenhange mit dem Hoden, Fig. 59 im Zusammenhange mit der Tube und dem Eierstocke. In beiden Figuren sind die einander homologen Theile mit denselben Buchstaben bezeichnet. E in Fig. 60, ein Theil des oberen Abschnitts vom Wolff'schen Körper, ist der Kopf des Nebenhoden; U, der Urnierentheil des Wolffschen Körpers, restirt später als Parepididymis, Y ist der Anfang des Vas deferens. Dem Nebenhoden-Abschnitt des Wolff'schen Körpers beim Manne entspricht in Fig. 59 (9 Cm. langer weiblicher Embryo) der als Nebeneierstock seit KOBELT in dieser Weise bereits richtig gedeutete Theil E, das spätere Parovarium, welches auch hier schon eine ganz ähnliche Gestalt wie beim erwachsenen Weibe angenommen hat. Der breitere, in die Canäle sich theilende Gang Y, der Rest des Wolff'schen Ganges, entspricht dem Vas deferens (bei den Wiederkäuern bekanntlich als Gartner'scher Canal in seiner ganzen Länge persistirend). Der Canal verlor sich bei dem vorliegenden Embryo sehr bald in der Richtung gegen die Tube, Z, hin. Bemerkenswerth ist nun der Umstand, dass bei Embryonen dieses Alters auch noch der Urnierentheil des Wolff'schen Körpers, und zwar hinter dem Nebenhodentheil, in Form eines kleinen dunkeln Knötchens persistirt, das aus verzweigten, etwas breiteren Canälen mit Glomerulis (Mp in der Fig.) dazwischen besteht. Es entspricht dieser Rest des Wolff'schen Körpers genau der Parepididymis beim Manne. Derselbe schwindet auch später, wenigstens beim Menschen, nicht ganz, wie mich weitere Untersuchungen gelehrt haben. Auch beim erwachsenen Weibe findet man bei sorgfältiger Präparation im breiten Mutterbande, medianwärts vom Nebeneierstock, oft bis unmittelbar an den Uterus heran, mehrere schmale, mit epithelialen Zellen und körnigem Zelldetritus gefüllte Canälchen, die hier und da mit einander anastomosiren und unzweifelhaft die Reste des Urnierentheils vom Wolff'schen Körper darstellen. Aus ihnen geht gewiss ebenfalls ein grosser Theil der an den breiten Mutterbändern so häufigen Cysten hervor, cf. VIRCHOW, Geschwülste, Bd. I, und pag. 128 dieser Abhandlung. Bei den von mir untersuchten Säugethieren sind in früheren Lebensepochen ebenfalls Reste der eigentlichen Urniere in ganz analoger Weise aufzufinden. Mit Bezugnahme auf das eben beschriebene Verhalten der Residuen des Wolff'schen Körpers dürfte es sich vielleicht empfehlen eine kleine Aenderung der Bezeichnungen einzuführen. Lassen wir mit Rücksicht auf das Vorrecht des Alters der Epididymis ihren Namen und nennen die Parepididymis nunmehr kürzer »Paradidymis«, so könnten für die homologen Theile des Weibes die Ausdrücke »Epoophoron« und »Paroophoron« passend gebraucht werden. Mit Epoophoron würde ich das jetzige Parovarium benennen: die Bezeichnung »Paroophoron«, welche HENNIG schon

früher für Parovarium vorgeschlagen hat, würde für den Rest des Urnierentheils des Wolff'schen Körpers beim Weibe gelten.

Was die früheren hierher gehörenden Angaben anlangt, so hat ROSENMÜL-LER (179) das Epoophoron zuerst genauer beschrieben und es, wenn auch nur vermuthungsweise, als Homologon der Epididymis gedeutet. Wie Rosenmüller selbst, l. c., angibt, scheint das Gebilde sowohl Röderer als auch Trew bekannt gewesen zu sein. J. FR. MECKEL (124) stimmt ihm in der Deutung bei, ebenso TIEDEMANN: »Anatomie der kopflosen Missgeburten, Landeshut 1813«. J. Müller dagegen (135) weist diesen Vergleich zurück. Den Nebenhoden erklärt er bekanntlich und mit Recht für eine selbständige, vom Wolff schen Körper unabhängige Bildung, die er allerdings nur dem männlichen Geschlechte vindicirt; während er nun das »corpus conicum« Rosenmüller's für einen Rest des Wolff'schen Körpers ansieht, muss er consequenter Weise der Homologie mit dem Nebenhoden widersprechen. JACOBson (90) erwähnt wohl gelblicher Massen in der Nähe der Ovarien bei Säugethieren als Resten der Wolff'schen Körper, jedoch ohne alle genaueren Angaben. Aehnliche, jedoch nie sicher bestimmte Reste sind auch schon vielfach an der Stelle des Giraldès'schen Organs zwischen Hoden und Cauda epididymidis als Ueberbleibsel des corpus Wolffianum bei Embryonen beschrieben worden, s. z. B. E. DIEFFENBACH (50). KOBELT (95) wies zuerst an der Hand der Entwicklungsgeschichte nach, dass in der That das Rosenmüller'sche Organ morphologisch dem Nebenhoden entspreche und zeigte, dass dasselbe auch bei Erwachsenen stets vorhanden sei. Er verfolgte es bis in den Hilus ovarii hinein, mit dem es fest verwachsen sei. Seine Arbeit zeigt dagegen insofern wieder einen Rückschritt gegen J. MÜLLEB, als er die zwei functionell gesonderten Canälchengruppen innerhalb des Wolff'schen Körpers nicht unterscheidet, sondern einfach das Rosenmüller'sche Organ so wie den Nebenhoden als Reste des Wolff'schen Körpers bezeichnet; vgl. hierzu auch die historischen Bemerkungen bei H. MECKEL (125). DURSY (54) hat zwar richtig zweierlei Canälchen im Wolffschen Körper beschrieben, deutet dagegen die Ueberreste desselben vollkommen falsch (s. die histor. Einl. p. 105). Am richtigsten hat offenbar BANKS (9) die Sache dargestellt, s. p. 405, obgleich ich in Bezug auf die Nebenhodenbildung nicht ganz mit ihm übereinstimme. Er hat offenbar zuerst die Reste der Urniere beim Weibe, wenn auch nur sehr unvollkommen, gesehen und sie richtig gedeutet.

Sehr schön lassen sich die besprochenen Verhältnisse auch bei Eidechsen (Lacerta agilis) wahrnehmen. Es liegt hier, wie seit langem bekannt, im Mesorchium und Mesovarium ein länglicher, schmaler, intensiv gelber Körper, der früher stets für die Nebenniere erklärt worden ist; vgl. v. Siebold und STANNUS (196), p. 238, ferner RATHKE (159), ECKER, der feinere Bau der Nebennieren, 1846, NAGEL (138). Bei weiblichen Eidechsen liegt unmittelbar hinter demselben (caudalwärts) eine Gruppe kleiner rundlicher Cystchen und kurzer Canälchen, die mit lebhaft flimmerndem Epithel ausgekleidet sind und, wie es mir schien, auf der Oberfläche des Mesovariums theilweise ausmünden. Dieselben reichen bis unmittelbar an das Ovarium heran. Bei männlichen Eidechsen fehlen sie; dafür treten dann aber die flimmernden Canälchen des Nebenhodens auf. LEVDIG (145) hat dieses Epoophoron bei Lacerta zuerst beschrieben; ich finde aber keine Angabe über Flimmerepithel in den Canälen desselben. Der gelbe Körper hat ganz die Structur des Parovariums (His), resp.

der Paradidymis der Vögel, während die flimmernden Cysten und Canälchen bei weiblichen Eidechsen offenbar als das Epoophoron, das Homologon der Epididymis, zu deuten sind. Auffallend ist mir nur eine Angabe von RATHKE (159), S. 458 und S. 208, wonach die goldgelben Körper, von ihm als Nebennieren gedeutet, schon zu einer Zeit sich bilden, in der der Wolff'sche Körper noch in seiner ganzen Ausbildung vorhanden ist. Ob nicht hier indessen an eine partielle Rückbildung des Wolff'schen Körpers gedacht werden muss? Auch sagt RATHKE (164), p. 35, dass er bei jungen Nattern aus dem zweiten Sommer noch immer einen Rest der Wolff'schen Körper als ockergelben Faden, nahe der Nebenniere liegend, habe finden können.

Ganz eigenthümliche Verhältnisse treffen wir bei den nackten Amphibien. Nach den Untersuchungen Swammerdamm's (202) und Bidder's (20), die durch v. WITTICH (223) und LEVDIG (115) wesentlich erweitert und berichtigt wurden, fliessen der Same und Harn zugleich durch einen und denselben Canal ab; das Vas deferens fungirt mit anderen Worten zugleich als Ureter. Bei vielen Amphibien, namentlich bei den Kröten und Urodelen, erhält sich auch beim männlichen Geschlecht ein mehr oder weniger verkümmerter Rest des Müller'schen Ganges, oft noch mit oben offenem Lumen und Flimmerepithel, LEVDIG l. c. Sehr verschieden ist das Verhalten dieses Canals, den wir, um Missverständnisse zu vermeiden, ein für alle Mal »Tube« nennen wollen, zum Harn-Samenleiter. Bei den Weibchen, wo der letztere natürlich nur als Harnleiter fungirt, ist die Tube von demselben im grössten Theile ihres Verlaufes vollkommen getrennt; beide treffen erst in ihrem hintersten Abschnitte zusammen, wo der Harnleiter in das Endstück der Tube übergeht. Bei den Männchen kommen nun die sonderbarsten Verhältnisse vor. Bufo cinereus hat die einfachste, am meisten sich an die Jugendzustände der höheren Vertebraten und an die Weibchen anschliessende Form, indem hier die männliche Tube, freilich atrophirt, in den hinteren Abschnitt des Harnleiters einmündet. Man kann nun nach den einzelnen Species fast eine vollständige Scala zusammenstellen, je nach dem weiteren Vorwärtsrücken der Anastomose beider Gänge, so dass deren Parallelismus und Selbständigkeit immer mehr schwindet und zuletzt ein einziger Canal herauskommt, welcher der Länge nach von der Lungenwurzel, am Aussenrande der Niere, bis zur Cloake nach abwärts zieht. In seinem obersten Theile bis zur Nierenspitze hin ist der Gang fast bis zur Unkenntlichkeit atrophirt (Rana); zeigt aber bei manchen Batrachiern noch deutlich eine spindelförmige, dem Trichter entsprechende Anschwellung am oberen Ende, so dass die Homologie dieses Theiles mit dem Müller'schen Gange der höheren Vertebraten unzweifelhaft ist. Von dem Beginne der Niere an abwärts fungirt dieser Gang auffallender Weise aber als Harn-Samenleiter, indem sowohl die Vasa efferentia testis als auch die Ausführungsgänge der Niere in ihn einmünden. Ein einziger langer, derart beschaffener Canal findet sich z. B. bei Proteus, s. LEVDIG's Figur Taf. IV. l. c., bei Discoglossus pictus und Necturus lateralis, s. bei v. WITTICH l. c.

145

Zwischenstufen zwischen diesem und dem bei Bufo vorkommenden Verhalten bieten z. B. Rana, Triton und Salamandra maculata. Uebrigens habe ich öfters bei Triton palustris die Tube als eine unmittelbare Fortsetzung des Harn-Samenleiters mikroskopisch nachweisen können. Nimmt man den extremsten Fall (Proteus, Necturus, Discoglossus etc.), wo beim Männchen nur ein Canal existirt, der functionell Samenleiter ist, dagegen morphologisch offenbar als Tube angesprochen werden muss, so scheint hier ein vollkommener Gegensatz zu den höheren Vertebraten vorzuliegen, bei denen die functionell verschiedenen Ausführungsgänge der männlichen und weiblichen Geschlechtsdrüsen auch morphologisch schon von der ersten Entwicklung an getrennt sind. Wir können indessen sowohl durch die Entwicklungsgeschichte als auch durch die Betrachtung der einzelnen Uebergangsformen eine genügende Erklärung dieses Verhaltens finden.

Angaben über die Entwicklung der Geschlechtsorgane bei den Batrachiern besitzen wir, abgesehen von manchen älteren, von RATHKE (164), J. MÜLLER (132 und 135), BIDDER (20), v. WITTICH (223), LEYDIG (115), REMAK (175) und neuerdings von A. Götte (70). Durch die Beobachtungen der früheren Autoren wurde festgestellt, dass sich bei den Batrachiern von Anfang an nur ein zum Harn- und Geschlechtssystem gehöriger Canal zeigt, nicht zwei, wie bei den höheren Thieren (ein Wolff'scher und ein Müller'scher Gang). Man hat diesen Gang allgemein als Wolff'schen Gang oder Urnierengang bezeichnet (Levoig nennt ihn »Ausführungsgang des Wolff'schen Körpers«, v. WITTICH »Ausführungsgang der Müller-Wolff schen Drüse«). J. MÜLLER hat nämlich gezeigt, dass am vorderen Ende des Ganges von diesem aus sich ein drüsenähnliches Organ entwickle, das er als Homologon des Wolff'schen Körpers deutete, welche Deutung man seither festgehalten hat, zumal sich demselben gegenüber ein Malpighi'scher Gefässknäuel ausbildet. Am hinteren Theile dieses Ausführungsganges bildet sich nun, wie besonders v. WITTICH gezeigt hat, durch Sprossenbildung vom Gange aus (vgl. meine Darstellung beim Hühnchen) die bleibende Niere. Letztere ist also eine directe Dependenz des primitiven Ausführungsganges, also der Urniere der höheren Thiere gleichzusetzen (v. WITTICH, vgl. auch KUPFFER's (102) Bemerkungen). Ich muss mich dieser Deutung v. WITTICH's und KUPFFER's vollkommen anschliessen; wenn auch das vordere Gebilde, die oben beschriebene Müller-Wolff'sche Drüse, der Urniere darin näher steht, dass es nachher zurückgebildet wird, so sind doch entschieden die Nieren der Batrachier den Urnieren der höheren Vertebraten homolog.

Der genannte primitive Ausführungsgang des Müller-Wolff schen Körpers übernimmt also die Function eines Harnleiters und ist somit dem Wolff schen Gauge der höheren Vertebraten zu parallelisiren. Später setzen sich, wie namentlich BIDDER und v. WITTICH gezeigt haben, mit ihm auch noch die Vasa efferentia testis in Verbindung, so dass er also auch aus diesem Grunde als Wolff scher Gang bezeichnet werden muss. Nichtsdestoweniger müssen wir mit Rücksicht auf seine neuerdings von Götte dargestellte Entwicklung und sein späteres Verhalten zu der weiblichen Geschlechtsdrüse diese Bezeichnung wesentlich modificiren. Was zunächst das letztere betrifft, so bekommt der Gang stets an seinem oberen Ende eine trichterförmige Oeffnung mit Flimmerepithel und wandelt sich bei den weiblichen Batrachiern in seiner grössten Länge direct zur Tube um, während nur ein kleiner Theil zugleich Harnleiter bleibt. Auch bei den Männchen persistirt, wie bemerkt, der vordere Theil ganz mit den morphologischen Characteren einer Tube.

Waldeyer, Eierstock und Ei.

Der Uebergang der embryonalen Verhältnisse des einfachen graden Canals, namentlich bei den Weibchen, in die spätere bleibende Form — wo ein besonderer Ureter von der eigentlichen Tube eine Strecke weit isolirt erscheint, so dass man auf den Gedanken kommen könnte, es habe sich der ursprünglich einfache Canal in zwei, den Ureter und die Tube, gespalten — ist von v. WITTICH genau festgestellt worden; ich muss seiner Darstellung mich überall anschliessen.

Besonders interessant ist das Ergebniss der GörrE'schen Beobachtungen über die Entwicklung des genannten Canals, den wir beim Embryo als primitiven Urogenitalcanal bezeichnen wollen. Im mittleren Keimblatt der Batrachier tritt in derselben Weise die seröse Spalte (Pleuroperitonealspalte) auf, wie das bei den höheren Vertebraten der Fall ist; Götte nennt nun die sie begrenzenden beiden Spaltblätter des ehemaligen mittleren Keimblattes (REMAK's Haut- und Darmfaserplatte) äusseres und inneres (Darmfaserplatte) Parietalblatt, und den sie am medialen Winkel der Spalte verbindenden Theil Mittelplatte. Es sind diese Theile den betreffenden vorhin geschilderten beim Hühnchen vollkommen gleich. Auch zeichnet Götte die den inneren Winkel der serösen Höhle auskleidenden Zellen der Parietalblätter als grössere, cylindrische Zellen, die ganz dem von mir beschriebenen Keimepithel entsprechen. Weiter peripherisch sind die Parietalblätter aber ebenfalls noch aus grösseren Zellen zusammengesetzt, was jedoch nach dem späteren Verhalten der Bauchhöhle der Batrachier nicht anders erwartet werden kann, da dieselbe eben so viel epitheliale als endotheliale Zellen in ihrer Auskleidung enthält, vgl. I. Thl., p. 72. Nach Görre's Zeichnungen entsteht nun der primitive Urogenitalcanal bei Bombinator genau so durch Einstülpung des äusseren Parietalblattes mit nachheriger Abschnürung, wie BORNHAUPT und ich es vom Müllerschen Gange des Hühnchens geschildert haben; ich kann seine Angaben und Zeichnungen wenigstens nicht anders deuten. Sehr beachtenswerth ist die Angabe ROSENBERG'S (178), dass der Wolff'sche Gang bei den Fischen sich in ganz analoger Weise durch Ausstülpung der REMAK'schen oberen Seitenplatte entwickelt; ROSENBERG hat nämlich für die Knochenfische ganz dieselbe Auordnung der drei Keimblätter nachgewiesen, wie REMAK für das Hühnchen und später Götte für Bombinator. Somit haben wir das interessante Factum, dass derselbe Gang, der in Bezug auf sein Verhalten zur Niere und zum Hoden sowie auf die Zeit seiner Entstehung sich als Wolff'scher Gang gerirt, andererseits durch den Modus seiner Bildung und sein Verhalten zur weiblichen Sexualdrüse vollkommen dem Müllerschen Gange entspricht.

Die im Vorhergehenden besprochenen Thatsachen lassen keine andere Deutung zu, als dass die gemeinsame Urogenitalanlage, die, wie ich gezeigt habe, beim Hühnchen und bei den Säugethieren nur eine kurze Zeit existirt, um dann für beide Geschlechter gesonderten Anlagen Platz zu machen, bei den Batrachiern eine längere Zeit des Lebens fortbesteht. Offenbar sind in dem primitiven Urogenitalcanale der Batrachier alle drei Anlagen, die der Harnorgane, der männlichen und zum Theil der weiblichen Keime, noch vereinigt, denn dieselben entwickeln sich später einzeln aus diesem Gange heraus oder werden, wie das Keimepithel, von der Peritonealhöhle her mit in den Gang aufgenommen. Es ist mit einem Worte die functionelle und morphologische Trennung der drei Keime, welche in der gemeinsamen Urogenital-Anlage räumlich vereinigt sind, eine viel unvollständigere geworden, wie das ja sowohl das Verhalten der Niere zum Hoden, als auch das der Keimdrüsen, namentlich bei

Bufo, zeigt. Der räumliche Vereinigungspunct der drei Keime ist auch hier die Mittelplatte. Während nun beim Hühnchen bald eine Sonderung in die Anlage für die männlichen Harn-Genitalorgane einerseits und für die weiblichen Genitalorgane andererseits stattfindet, bleibt sie bei den Batrachiern auf dem entsprechend frühen Entwicklungsstadium aus und vollzieht sich erst in einer viel weniger vollkommenen Weise durch verschiedene Lageveränderungen und Umformungen (v. WITTICH) in einer späteren Zeit. Die von uns vorhin erwähnten Zwischenstufen liefern dafür die besten Beispiele, die uns zugleich als eine bequeme Brücke zur Verbindung der Batrachier mit den höheren Vertebraten dienen.

Es ist hier der geeignetste Ort, zugleich die weiteren Angaben Görte's über die Entwicklung des Urogenitalsystems der Batrachier anzuführen. Die Nieren lässt Görte zusammen mit den Geschlechtsdrüsen in zwei runden Leisten entstehen, die zu beiden Seiten von der Radix mesenterii hervorwachsen. Genauere Angaben über die Keimdrüsen fehlen. Die Harncanälchen entwickeln sich zusammen mit den Glomeruli in derselben Weise unabhängig vom primitiven Urogenitalcanal, wie dies KUPFFER beim Schafembryo und BORNHAUPT beim Hühnchen dargestellt haben. Erst später setzen sie sich mit dem genannten Canal in dauernde Verbindung. Götte differirt hier also mit den von v. WITTICH I. c. für die Batrachier und von mir für die höheren Vertebraten gemachten Angaben.

Nach dem vorstehend Erörterten würde es eine vergebliche Mühe sein, bei den Amphibien nach den Resten eines Urnierentheils des Wolff'schen Körpers in toto zu suchen, da ja die bleibende Niere mit der Urniere ein und dasselbe ist. Jedoch bleiben von der Müller-Wolff'schen Drüse am oberen Umfange des Urogenitalcanals später bei einzelnen Species Rudimente übrig in Form kleiner knopfförmiger Körperchen, die hie und da Spuren eines Canals noch erkennen lassen; vgl. LEVDIG (115). Ich will es dahingestellt sein lassen, ob die zerstreuten gelben Körperchen, die man an den Nieren der Anuren und Urodelen findet, auch als verkümmerte Quercanäle des Urogenitalcanals zu deuten sind. Ich habe sie beim Frosch und bei Tritonen untersucht und finde sie hier ebenfalls, wie bei Lacerta und Gallus, aus verzweigten Canälchen bestehend, deren Zellen feine Fetttröpfchen und gelbliche Pigmentkörnchen führen. Darf man diese Bildungen in der That als verkümmerte Quercanälchen des Urogenitalcanals auffassen, so würde sich das immerhin bemerkenswerthe Factum herausstellen, dass nicht alle Canälchen der Urniere bei den Batrachiern als bleibende Harncanälchen persistiren, sondern ein Theil sich wie wirkliche Urnierencanälchen verhält und später verödet.

Wie der Wolff'sche Körper der höheren Vertebraten, so besteht auch dessen Homologon bei den Amphibien, die bleibende Niere, aus zwei Theilen, einem harnbereitenden Theil und einem Nebenhodentheil. Seit den Untersuchungen Swammerdamm's weiss man, dass im Allgemeinen vom Hoden wenige zarte Vascula efferentia zur Niere hinziehen und sich bei einigen Species wieder zu einem Canale vereinigen, der an der Innenseite der Niere liegt,

40\*

um von da aus in die Substanz der letzteren einzutreten, bei anderen hingegen ohne dieses Sammelrohr direct in der Nierenmasse sich verlieren. Am lateralen Rande der Niere treten dann successive von oben nach unten zarte Röhren aus, die in den gemeinsamen Harn-Samenleiter übergehen. Zu bemerken ist, dass die hintersten dieser Canäle bei den männlichen Molchen in der Mitte eine lange spindelförmige Erweiterung zeigen, während die in gleicher Höhe bei den Weibchen liegenden Ausführungswege der Niere nur kurz und schmal sind. Daraus schon geht die doppelte Function der am lateralen Nierenrande gelegenen Ganäle bei den Männchen hervor. So viel ich bei den Tritonen gesehen habe, führen die schmaleren vorderen nur Samen, die mit der spindelförmigen Erweiterung versehenen Harn und Samen zugleich. Wie sich die Vascula efferentia testis zur Nierensubstanz verhalten, ist noch ein dunkler Punct. BIDDER lässt sie mit den Harncanälchen selbst, und zwarmit den capselförmig erweiterten Anfangstheilen derselben, in Verbindung treten, so dass der Same den ganzen Harnapparat durchlaufen müsse. v. WITTICH hat hingegen eine Anzahl Erfahrungen bei Injectionsversuchen geltend gemacht, die dafür sprechen, dass wenigstens ein Theil der Vascula efferentia die Niere nur durchsetze, ohne mit den Harncanälchen selbst eine Verbindung einzugehen. Bei Discoglossus, wo nur ein einziges Vas efferens vorhanden ist, konnte v. WITTICH das mit Bestimmtheit erweisen. Aehnlich muss es sich nach LEVDIG's, l. c., Abbildung auch bei Proteus verhalten, obgleich LEYDIG sich im Allgemeinen an BIDDER anschliesst. H. MECKEL (125) lässt die Vascula efferentia die Niere nur durchsetzen. Nach meinen Untersuchungen an Tritonen kann ich bestimmt versichern, dass im vordersten Theile der Niere dünne Canälchen mit durchweg hellem Epithel vorkommen, die mit den Vascula efferentia testis einerseits und mit dem Harnsamenleiter (Tube) andererseits in Verbindung stehen und sich in der Mitte zwischen beiden aufknäueln. Diese führen nur Samen, denn die echten Harncanälchen bestehen immer aus mehreren Abschnitten, von denen der eine sehr breit ist und gelblich gekörnte Epithelzellen zeigt. Auch beim Frosch konnte ich solche helle Canälchen auf weite Strecken isoliren, sie jedoch nicht direct in den Ureter verfolgen. Ich möchte mich daher mehr der Annahme v. WITTICH's anschliessen und einen Zusammenhang der Vascula efferentia testis mit dem secernirenden Theile der Harncanälchen wenigstens in Abrede stellen; dabei ist es sehr wohl möglich, dass die Vascula efferentia nicht stets direct in den Harn-Samenleiter, sondern auch bereits vorher in einen oder anderen der Ausführungsgänge der Niere einmünden.

Bei weiblichen Exemplaren von Triton palustris habe ich auch ein Epoophoron nachweisen können. Man findet hier nämlich in der Bauchfellfalte zwischen Niere und Urogenitalcanal einzelne zarte epithelführende Canälchen, gewöhnlich mit körnigem Detritus gefüllt, die sich von den Blutgefässen deutlich unterscheiden. Von da nach dem Hilus ovarii hin habe ich keine epithel-

148

# VII. Entwicklung des Urogenitalapparats beim Menschen.

führenden Canäle mehr finden können; vielleicht sind sie aber auch dort bei anderen Species vorhanden.

Ueber die Fische besitze ich keine eigenen ausgiebigen Erfahrungen; bei den wenigen Knochenfischen, die ich untersuchen konnte, habe ich Reste der fötalen Entwicklung im Bereiche der Sexualorgane bis jetzt nicht aufgefunden. Wie bereits erwähnt, persistiren nach Rosenberg bei vielen Knochenfischen die sogenannten Wolff'schen Körper als Kopfnieren. Ob die von Stannus (195) als Nebennieren gedeuteten Körper hierher gehören, wage ich nicht zu entscheiden. - Die Selachier haben, wie bekannt, dieselben ockergelben Massen an der Niere liegen, welche bei den Amphibien und Reptilien als Reste des Wolff'schen Körpers gedeutet werden mussten. Vielleicht ist auch bei den genannten Fischen die frühere Auffassung dahin umzuändern. Jedoch ist es mir wahrscheinlicher, dass die von J. Müller (133) im Eileitergekröse beschriebenen Körper, »epigonale Organe der weiblichen Geschlechtstheile« als Nebenhodenhomologa, Epoophora, zu deuten sind. Die ähnliche weisse Substanz am Hoden, die schon Monro bekannt war, ist wahrscheinlich ein Rest des Urnierentheils des Wolff'schen Körpers. Ebenso ist die von LEVDIG (113) beschriebene lange weissliche Nebendrüse, die sich vom Kopfe des Nebenhoden am Vas deferens entlang erstreckt, wahrscheinlich die Paradidymis; LEYDIG gibt noch keine Deutung.

Es stellt sich somit die interessante Thatsache heraus, dass die Reste der beiden Abtheilungen des Wolff'schen Körpers wahrscheinlich durch die ganze Vertebratenreihe sich erhalten, und dass namentlich das Rosenmüller'sche Organ in ausgedehntester Verbreitung nachweisbar ist.

# VII. Entwicklung des Urogenitalapparats beim Menschen und bei den Säugethieren.

Wir haben nun, so weit es unsere Aufgabe verlangte, die erste Entwicklung der Sexual-Organe beim Hühnchen verfolgt; es erübrigt noch das Verhalten bei menschlichen und Säugethier-Embryonen darzulegen. Für die erste Entwicklung beim Menschen standen mir natürlich keine Präparate zu Gebote, doch gelang es mir von einem 1,2 Cm. langen Embryo, den ich der Freundlichkeit des Herrn Dr. JAENSCH verdanke, und den ich a capite ad calces nach vorheriger Härtung in Chlorpalladium in Querschnitte zerlegte, eine Anzahl von Präparaten zu gewinnen, die das Keimepithel in derselben Weise zur Ansicht brachten, wie es bei einem Hühnerembryo von der 64. — 70. Brütstunde auftritt. Leider war der Embryo, als ich ihn erhielt, schon etwas macerirt, so dass eine detaillirte Verfolgung der Genitalentwicklung nicht mehr

149

## 150 VII. Entwicklung des Urogenitalapparats beim Menschen.

möglich war, indem eine Anzahl Schnitte als unbrauchbar ausfielen; doch liess sich Folgendes mit Sicherheit ermitteln. Das Medullarrohr war vollkommen geschlossen, von länglicher Form, darunter lag die verhältnissmässig sehr kleine Chorda. Das Darmrohr war noch nicht überall geschlossen, aber dem Schlusse nahe; zu beiden Seiten desselben fand sich der sanft abgerundete Sexualwall mit dem kurzcylindrischen Keimepithel überzogen, welches allerdings nur in einzelnen Bruchstücken erhalten war. Im Sexualwall trat der Querschnitt des Wolff'schen Ganges an einzelnen Präparaten noch gut erkennbar hervor. --- Die nächsten Entwicklungsstufen fehlen mir bis auf eine Zeit, in der bereits der Geschlechtscharacter deutlich hervortritt, und der Wolff'sche Körper zurückgebildet ist. Ich gebe von dem betreffenden Embryo eine Flächenansicht, welche das Verhalten des Eierstocks sammt dem Epoophoron und Paroophoron zeigt, s. Fig. 59. An Querschnitten sieht man das Keimepithel noch als schön erhaltene Cylinderzellenlage auf dem Endtheile des Müller'schen Ganges, ein Beweis, dass dasselbe beim Menschen in derselben Weise sich verhält wie beim Hühnchen und sogar noch länger an Orten bestehen bleibt, wo es bei letzterem schon frühzeitig zu atrophiren pflegt. Auch bei männlichen Embryonen von Menschen und Säugethieren lässt sich das Keimepithel noch längere Zeit hindurch am Hoden und am vorderen Umfange des Wolff'schen Körpers wahrnehmen. So lange hier noch der Rest des Müller'schen Fadens sich erhält, bemerkt man auch am vorderen Umfange des Hodens und Wolffschen Körpers einen grauweisslichen Streifen, der sich zum Infundibulum des Müller'schen Fadens hin erstreckt. J. MÜLLER (135) beschreibt einen weissen granulösen Fortsatz zum Hoden hin vom oberen Ende seines Fadens, den er bekanntlich bei männlichen Säugethieren irrthümlicher Weise zum Vas deferens werden lässt; er beschreibt diesen Fortsatz consequenter Weise als Anlage des Nebenhodens; derselbe muss aber wohl auf einen Rest des Keimepithels bezogen werden. Wie schon die Abbildung bei Kölliker (98), Fig. 384, lehrt, und besonders darauf gerichtete Untersuchungen beim Hunde mir gezeigt haben, ist der viscerale Theil des Hodenepithels auch vom Endothel des parietalen Blattes stets verschieden; nur ist mit freiem Auge keine Grenze wahrzunehmen, und tritt dieselbe auch an Silberpräparaten nie so schön hervor wie beim Eierstock. Es persistirt also auch das Keimepithel beim Hoden, wenn auch in weniger auffallender Form. And and and and and and and and and

Untersuchungen an Kaninchen- und Hundeembryonen ergaben im Wesentlichen ein gleiches Resultat wie die Hühnerembryonen. Auch hier fehlen mir die frühesten Stadien. Dagegen hatte ich eine ziemlich vollständige Reihe von einer Entwicklungsstufe zu untersuchen, die etwa der in Fig. 42 und 43 gezeichneten entspricht. Die Entwicklung der Geschlechtsdrüsen und der Gänge verhält sich genau so wie beim Hühnchen; nur ist zu bemerken, dass beide Gänge mehr am ventralen Umfange des Wolff'schen Körpers verlaufen.

# VIII. Schlusscapitel.

Die in den vorhergehenden Abschnitten mitgetheilten Beobachtungen haben als erstes Resultat ergeben, dass bei den höheren Wirbelthieren eine gemeinsame Urogenitalanlage existirt. Dieselbe tritt zuerst in den von REMAK sogenannten Mittelplatten gesondert auf und ist mit Sicherheit auf den Axenstrang des Embryo, mit grosser Wahrscheinlichkeit in letzter Instanz auf das obere Keimblatt zurückzuführen. Sie stellt die am weitesten lateralwärts von der Axe des Embryo gelegene Organanlage dar. Schon sehr früh zerfällt sie in zwei Hauptabtheilungen, das Keimepithel und das Epithel der Wolff'schen Gänge, aus welchen sich alle hierher gehörenden Anlagen entwickeln. - Das harnbereitende System entwickelt sich im Zusammenhange mit dem Epithel des Wolff'schen Ganges, also mit denjenigen Zellen, welche vorzugsweise zur Ausbildung des männlichen Sexualapparates dienen. Da dasselbe erst eine geraume Zeit nach dem ersten Auftreten des Sexualsystems sich formirt, so tritt bei den höheren Thierclassen eine provisorische Bildung, die sogenannte Urniere, ein Theil des Wolff'schen Körpers, dazwischen, der später mit Entwicklung der bleibenden Nieren bis auf ein unbedeutendes Rudiment schwindet.

Das Keimepithel dient überall zur Formation der weiblichen Keime und deren Ausführungswege. Wir haben dasselbe von den Amphibien an bis zum Menschen hinauf in seiner ersten Entwicklung verfolgt und gesehen, dass es zwar anfangs räumlich-nicht von der Anlage des Wolffschen Ganges zu unterscheiden ist, sich aber bald als dessen medialer Ueberzug manifestirt und von ihm vollkommen trennt. Es breitet sich stets flächen haft aus und überzieht einen mehr oder minder grossen Abschnitt der späteren Peritonealhöhle. Anfangs bildet es eine continuirliche Masse, die sich aber bald in zwei getrennte Abschnitte scheidet. Der eine bleibt bei den höheren Thieren in die Fläche ausgedehnt und tritt mit einem bindegewebigen und gefässreichen Substrat in Verbindung, er liefert die Keime, die Eier. Der andere stülpt sich zuerst rinnenförmig in die innerste bindegewebige Wandschicht des Abdomens ein und formirt sich zu einem hohlen Gange, dem Müller'schen Gange, der sich nachher mit der Cloake in Verbindung setzt und die Anlage des späteren weiblichen Geschlechtsganges darstellt. Dabei ergibt sich ein sehr sonderbares Verhältniss. Im Gegensatz zu allen secernirenden Drüsen ist der keimbereitende Theil der weiblichen Sexualorgane bei den meisten Vertebraten nicht mit den ausführenden Wegen verbunden, sondern von denselben mehr oder minder vollkommen getrennt. Es fragt sich, worauf diese Trennung beruht. Wir haben nachzuweisen versucht, dass dieselbe in der frühzeitigen Entwicklung einer voluminösen Urniere ihren hauptsächlichsten Grund

haben 'mag. Durch den gemeinsamen Ursprung vom Keimepithel wird aber der so lange vergeblich gesuchte Zusammenhang von Tube und Eierstock aufs schönste hergestellt.

Das Epithel des Wolff'schen Ganges ist die Anlage der männlichen Sexualorgane sowie des harnbereitenden Apparats. Aus demselben gehen, soweit es den Sexualapparat betrifft, zunächst die Canälchen des Nebenhoden hervor, die dann in dasselbe vasculäre und bindegewebige Lager hineinwachsen, welches auch dem Keimepithel als Unterlage dient, und dort die Samencanälchen liefern. Der Wolff'sche Gang selbst ist und bleibt Ausführungsgang dieser Canälchen und wird nachher zum Vas deferens. Eigenthümlich ist die Thatsache, dass bei den höheren Vertebraten das eiliefernde Epithelium anfangs eine Oberflächenbildung ist und auch bleibt, also mehr den Charakter eines einfachen Epithels beibehält, während sich das männliche Keimepithel von vorn herein gleich zu einer geschlossenen Röhre formirt. Ob in diesen anatomischen Verschiedenheiten Gründe liegen, die auf die weitere Entwicklung beider Epithelien zu weiblichen, resp. männlichen Keimen von Einfluss sind, mag dahingestellt bleiben. Ohnedem ist das Verhältniss beider bei den niederen Thieren bekanntlich ein viel mehr gleiches, indem beide von vorn herein in geschlossenen, drüsigen Organen auftreten.

Aber ein anderer, auch für die Teratologie nicht unwichtiger Punkt folgt aus dem Beobachteten mit Gewissheit, nämlich der, dass die Uranlage der einzelnen Individuen auch bei den höchsten Vertebraten eine hermaphroditische ist. Man hat bis jetzt vielfach das eigenthümliche Verhalten der Geschlechtsorgane bei der ersten Entwicklung so zu deuten gesucht, dass ein neutraler gemeinsamer, gewissermaassen indifferenter Urzustand vorhanden sei, aus welchem heraus entweder nach der einen oder der anderen Seite hin die Entwicklung vorschreite, so dass bald ein männliches, bald ein weibliches Individuum entstehe. Aber man hat sich da zu viel auf das Verhalten mehr nebensächlicher Dinge gestützt, z. B. auf das der äusseren Geschlechtsorgane. Hier gibt es in der That einen indifferenten, gewissermaassen neutralen Urzustand, der sich dann entweder nach der männlichen oder weiblichen Seite hin weiter ausprägt. Das kann aber nicht befremden, da wir ja in den äusseren Genitalien sowohl beim Manne als beim Weibe in der That anatomisch dieselben Gebilde vor uns haben, die nur nach verschiedenen Richtungen hin sich bei den verschiedenen Individuen ausbilden. Wenn wir morphologisch gleiche, aber in ihrer Form und Ausbildung verschieden entwickelte Gebilde bis auf ihre erste Entstehung verfolgen, so müssen wir nothwendiger Weise auf einen gemeinsamen, mithin indifferenten Ausgangspunkt kommen. Geht man aber auf die Entwicklung derjenigen Gebilde ein, welche das Wesen der beiden Geschlechter ausmachen, der beiden Keimdrüsen, so ist eine indifferente, gleichsam neutrale Uranlage schwer denkbar. Ausserdem aber sind bei der ersten Entwicklung nur zwei Dinge möglich: einmal kann angenommen werden, dass aus irgend einem Ei in Bezug

## VIII. Schlusscapitel.

auf die Keimdrüsen sich nur jedesmal ein bestimmtes Geschlecht entwickle, - diese Anschauung scheint z. B. der bekannten Thurr'schen Hypothese zu Grunde zu liegen - oder aber es entwickeln sich aus jedem befruchteten Ei zunächst die Uranlagen für beide Geschlechter in toto, also auch die Anlagen für männliche und weibliche Keime; mit anderen Worten, jedes Individuum ist auf einer gewissen Stufe seiner Entwicklung wahrer Hermaphrodit. Dass die letztere Anschauung die richtige sei, folgt aus den mitgetheilten Thatsachen. Bei jedem Individuum ist sowohl das Keimepithel als auch der Wolff'sche Gang mit seinem Epithel vorhanden, ja, es geht noch weiter; es bilden sich sowohl bei den später weiblichen Individuen die Anfänge der Samencanälchen im Epoophoron aus, als bei den später männlichen Individuen sich die Uranlagen von Eiern im epithelialen Ueberzuge des nachherigen Hodens auffinden lassen. Man weiss ja seit langem, dass beiderlei ausführende Gänge sich bei jedem Individuum auf einer frühen Entwicklungsstufe finden; damit war aber noch nicht die hermaphroditische Grundlage erwiesen, die erst durch das gleichzeitige Auftreten beider Keimdrüsenanlagen bei jedem Individuum sicher gestellt ist. Es geben diese Thatsachen zu nicht uninteressanten Vergleichen über die Art der Ausbildung der geschlechtlichen Entwicklung im ganzen Thierreiche nahe Veranlassung.

Was die zahllosen über die Entstehung der Geschlechter bisher geäusserten Ansichten anlangt, so hat sich, um nur Einzelnes zu erwähnen, R. LEUCKART (110 und 111) für jenen erwähnten indifferenten Urzustand ausgesprochen. In derselben Weise äussert sich SIMPSON (191), bei dem wir zugleich eine äusserst reiche Literaturangabe über diesen Gegenstand finden. Andere, wie z. B. BLAINVILLE (27), halten den Urzustand jedes Individuums für einen weiblichen. Dagegen hat sich bereits 1830 Knox (94) für eine hermaphroditische Uranlage jedes Einzelwesens erklärt. Allen aber, die bisher sich für den Hermaphroditismus ausgesprochen haben, fehlte die Kenntniss der Verhältnisse der Keimdrüsen. Nur die bereits mehrfach citirten Untersuchungen v. WITTICH's (223) über die Entwicklung der Batrachier geben dieser Theorie die erste festere Grundlage. v. WITTICH selbst sagt darüber, p. 163 »Sahen wir die ausführenden männlichen und weiblichen Geschlechtsapparate nicht nur aus ein und demselben fötalen Organ hervorgehen, sondern sich auch gestaltlich noch lange ziemlich ähnlich bei beiden Geschlechtern verhalten; sahen wir ferner, dass auch der Typus der histologischen Fortentwicklung beider sich ziemlich ähnlich blieb, so dass es in frühen Lebenszeiten bei einigen Arten geradezu unmöglich wird, sie als dem einen oder dem anderen Geschlechte zugehörig zu erkennen; dass also in jedem jungen Thier nach dieser Seite hin die Möglichkeit beider Geschlechter gegeben ist : so bietet uns auch die Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsdrüsen das interessante Resultat, dass jede Batrachierlarve die Bedingungen sowohl der männlichen als auch der weiblichen keimbereitenden Drüsen in sich trägt, ja, dass bei allen ein gewisser unvollkommener Hermaphroditismus der vollen Geschlechtsreife voraufgeht, der jedoch nur bei einzelnen Arten selbst das Larvenleben noch überdauert, bei anderen dagegen als Norm für die ganze Lebenszeit bleibt«.

Bei den niedersten Thieren, den Protozoen, so weit wir deren geschlechtliche Fortpflanzung kennen, z. B. bei den Infusorien, den Rhizopoden und den Spongien, sind stets ächt hermaphroditische Geschlechtsverhältnisse vorhanden, indem beiderlei Keimdrüsen in einem und demselben Individuum vorkommen. Es ist freilich hier, namentlich bei den Rhizopoden, noch Manches unaufgeklärt; besonders sind wir über die Verhältnisse der männlichen Keimdrüse und der Samenfäden, so wie über den Modus der Befruchtung, noch fast vollkommen im Unklaren, doch scheint bei dieser grossen und am tiefsten stehenden Thierabtheilung der ächte Hermaphroditismus die Regel zu sein. Vgl. hierzu die Arbeiten von LIEBERKÜHN (118), GREEF (73), STEIN (197), BALBIANI (10) und STRETHILL WRIGHT (199 und 200).

Gehen wir weiter in der Thierreihe aufwärts, so treffen wir fast bei allen Classen das eigenthümliche Verhältniss, dass hermaphroditische Gattungen neben Gattungen mit getrenntem Geschlecht vorkommen. Erst von den Reptilien au schwindet jede Spur des Hermaphroditismus bei den ausgebildeten Thieren. So viel steht aber immer fest, dass der Hermaphroditismus innerhalb einer Classe auch stets nur bei den tiefer stehenden Gattungen sich findet. Wenn daher auch der Fortschritt vom vollkommenen Hermaphroditismus zu der Trennung der Geschlechter nicht ohne Unterbrechung von den niedersten Geschöpfen zu den höchsten ansteigt, wie wir denn hermaphroditische Fische neben Coelenteraten mit vollkommen getrennten Geschlechtern finden, so ist es doch sicher, dass innerhalb eines bestimmten Thierkreises der Hermaphroditismus sich immer nur bei den auch sonst minder hoch entwickelten Gattungen zeigt und dass er im Allgemeinen, je höher man im Thierreiche aufsteigt, desto seltener wird.

Die Coelenteraten sind meist vollkommen getrennten Geschlechts; ganze Corallenstöcke haben nur männliche, andere nur weibliche Individuen, doch mischt sich hie und da ein weibliches Individuum zu einem männlichen Stock oder umgekehrt. Die Ctenophoren und Hydra sind Zwitter.

Unter den Echinodermen sind nur die Synaptiden Zwitter, doch ist das nach neueren Beobachtungen von C. SEMPER (94) nicht für alle sicher; dagegen sind Haplodactyla und Caudina (SEMPER) Zwitter. Bei allen diesen soll eine ungleichzeitige Entwicklung der Geschlechtsproducte stattfinden, und zwar sollen die Samenfäden zuerst entstehen. Bei Synapta digitata ist die niedrigste Form des Hermaphroditismus vertreten, insofern eine sogenannte Zwitterdrüse besteht, das heisst ein drüsiges Organ, in welchem sich sowohl Samenfäden als Eier entwickeln, die durch einen einzigen Ausführungsgang nach aussen befördert werden. Vgl. auch SELENKA (188).

Bei den Würmern kommen eben so zahlreich hermaphroditische Bildungen (fast alle Platyhelminthen, Scoleinen, Hirudineen) als getrennte Geschlechter vor. Sehr sonderbar ist das neuerdings festgestellte Verhalten, dass Zwitter und getrennte Geschlechter in derselben Gattung vorkommen. So hat KEFERSTEIN unter den Nemerlinen eine hermaphroditische Borlasia (Borlasia hermaphroditica) gefunden, CLAPABÈDE bei den sonst hermaphroditischen Planarien die Planaria dioica mit getreuntem Geschlecht beschrieben; vgl. KEFERSTEIN, Jahresbericht pro 1867, p. 219. Wir finden ferner hier die merkwürdige Thatsache, dass bei entschiedenstem Hermaphroditismus eine ganz besonders reich gegliederte morphologische Ausbildung der Geschlechtsorgane existirt, man vgl. z. B. das Verhalten der Cestoden und Trematoden, wie man es nur bei den Mollusken wieder antrifft. Die Scoleinen (Lumbricus) sind insofern höher entwickelt, als bei ihnen eine gegenseitige Begattung (wie bei vielen Mollusken) stattfindet. Nach den Beobachtungen von Buchholz (30) findet bei Enchytraeus erst eine vollkommene Entwicklung der Eier und Spermatozoen statt, wenn sie sich von den Genitaldrüsen losgelöst haben und frei in der Bauchhöhle umherschwimmen. Dabei ist es,

#### VIII. Schlusscapitel.

worauf BUCHHOLZ aufmerksam macht, besonders merkwürdig, dass hier bei dem Durcheinander der Eier und Spermatozoiden keine Befruchtung der ersteren stattfindet, sondern erst eine Uebertragung des Sperma auf ein anderes Individuum dazu nöthig ist. Man kann in dieser Beziehung an die so äusserst auffallenden Funde DARWIN'S (Vom Heteromorphismus der Blüthen, s. Ann. Sc. nat. (Botan.) 4862) und an die neuesten Beobachtungen FRITZ MÜLLER'S bei Orchideen erinnern, s. KEFERSTEIN'S Jahresbericht pro 1867, p. 487. Bei vielen derselben wirkt der eigene Pollen nicht nur nicht befruchtend, sondern gradezu tödtend auf die zugehörige Narbe; es muss zur Befruchtung eine Uebertragung auf eine andere Blüthe, sei es an derselben oder einer anderen Pflanze, stattfinden. Es ist das eine sonderbare Vermischung der Charaktere des Hermaphroditismus und des Bisexualismus, die wir nur noch bei den Mollusken wiederfinden. Für die Vermes wolle man noch vergleichen E. HERING (83) und LEUCKART (412).

Die Mollusken zeigen in Bezug auf ihre Geschlechtsverhältnisse eine grosse Aehnlichkeit mit den Würmern; bei ihnen kommen alle Typen der sexuellen Verhältnisse von den niedersten und einfachsten Bildungen bis zu den allercomplicirtesten Einrichtungen vor. Wir haben den ausgesprochensten Grad des Hermaphroditismus mit Bildung von Zwitterdrüsen z. B. bei der Auster, zahlreichen Gasteropoden und Pteropoden; dann den fortgeschritteneren Typus, wo zwar männliche und weibliche Keimdrüsen gesondert sind, aber bei einem und demselben Individuum vorkommen. Die letztere Form, zwar die höhere in Bezug auf die geschlechtlichen Verhältnisse, kommt vorzugsweise bei den sonst niedriger organisirten Mollusken, Bryozoen, Tunicaten und einzelnen Lamellibranchiaten vor (Ostrea, wie bemerkt, ausgenommen); doch werden hierbei gewöhnlich Eier und Samenmassen in die Leibeshöhle oder in die Mantelhöhle zusammen entleert. Die Zwitterdrüsen, in schönster Ausbildung bei den Gasteropoden, sind meist mit sehr complicirtem sonstigem Genitalapparat verbunden. Jedes Thier hat männliche und weibliche Copulationswerkzeuge, und es findet eine gegenseitige Begattung statt; es ist dies eine der vollkommensten Formen des Hermaphroditismus. Nach BAUDELOT (16) liegt die Ursache, warum bei den Gasteropoden keine Selbstbefruchtung vorkommt. darin, dass während des Durchgangs beider Zeugungsproducte durch den Ausführungsgang der Zwitterdrüse die Eier noch nicht zur Reife gediehen sind. Uebrigens ist bei Mollusken Selbstbefruchtung beobachtet worden, vgl. v. BAER (8) und ROBIN, Compt. rend. de la société biolog. 1849. p. 89, citirt nach PÉRIER (149). Bei den Mollusken wie bei den Würmern kommen fast alle möglichen Formen der Geschlechtsverhältnisse innerhalb derselben Gruppe vor, wie z. B. bei den Lamellibranchiaten, wo wir Hermaphroditen mit und ohne Zwitterdrüse sowie getrennte Geschlechter finden. Getrennten Geschlechts sind aber ausnahmslos die höheren Ordnungen, die Heteropoden, alle Cephalopoden und auch einzelne Gasteropoden, wie z. B. Paludina vivipara.

Sehr viel mehr beschränkt ist die Zwitterbildung bei der grossen Reihe der Arthropoden. Die Rotatorien, vgl. Levois (117), scheinen sämmtlich getrennten Geschlechts zu sein. Die Crustaceen fallen einigermaassen wieder in die bei den Würmern und Mollusken vorkommenden Verhältnisse zurück, wie sie ja auch sehr unentwickelte Thierformen (Entomostraken, Cirrhipedien) mit weit vorgeschrittenen Formen in eine Classe vereinigen. Die Cirrhipedien sind vielfach Hermaphroditen; bei ihnen findet theils eine Selbstbefruchtung, theils auch eine gegenseitige Befruchtung statt. Die Arctiscoiden, vgl. R. GREEF (72), die gewöhnlich zu den Arachniden gestellt werden, sind ebenfalls Zwitter. Von da ab hören aber bei den Arthropoden die hermaphroditischen Bildungen normaler Weise gänzlich auf; im Gegentheil, es zeigen sich, namentlich bei den Insecten, auch

besondere äussere Charaktere im Habitus der verschiedenen Geschlechter, z. B. bei vielen Liparisarten, Männchen der Leuchtkäfer und Hirschkäfer u. A., wie wir sie nur noch bei den höheren Wirbelthieren wiedertreffen. Die eigenthümlichen Erscheinungen bei den in Colonien lebenden Insecten, Bienen, Ameisen, Blattläusen etc., so wie die der Parthenogenesis sind trotz der zahlreichen neueren auf diesen Punkt gerichteten Untersuchungen von v. SIEBOLD, LEUCKART, LEYDIG, LUBBOCK, HUXLEY u. A. keineswegs so aufgeklärt, dass man sich über das Verhältniss des Hermaphroditismus zur Parthenogenesis ein sicheres Urtheil bilden könnte. Bemerkenswerth sind die etwas näher gekannten Verhältnisse bei den Bienen, vgl. v. SIEBOLD (190). Es kommen dort in manchen Stöcken sehr zahlreiche Hermaphroditen vor, aber unter den allersonderbarsten Formen. So sind diese Hermaphroditen äusserlich von männlichem Habitus, während man im Inneren Eierstöcke findet, oder die eine Seite ist männlich, die andere weiblich, oder dieser Wechsel findet sich am vorderen und hinteren Körpertheile, ja verschiedene Körpersegmente wechseln in ihrem geschlechtlichen Habitus. Was die Keimdrüsen betrifft, so findet man oft auf der einen Seite einen Eierstock, während die andere einen Hoden zeigt; dabei enthalten aber die Eierstöcke niemals Eier, während man in den Hoden Samenkörper antrifft. Die Zwitter fanden sich in dem von v. SIEBOLD untersuchten Stocke stets in Deckelzellen, wie sie für die Arbeiterbienen angelegt werden ; letztere litten aber die Hermaphroditen nicht unter sich, soudern schafften sie nach dem Ausschlüpfen sofort hinaus, so dass man sie vor dem Stocke immer in Menge auflesen konnte. v. SIEBOLD erklärt die Sache in folgender Weise : Das Bienenei ist parthenogenetisch; an und für sich entwicklungsfähig aber nur zu männlichen Individuen; der Drohnensamen dient dazu, ihm den weiblichen Charakter (der Arbeiterinnen) aufzudrücken. Es ist möglich, dass, wenn eine nicht genügende Menge Samen zugemischt wird, der männliche Charakter zum Theil bei der Entwicklung erhalten bleibt, und also diese Zwittergestalten entstehen. Nach KEFERSTEIN (91), 1863, erklärt der Bienenzüchter KLEIN die Zwitterbildung durch die Annahme einer zu späten Befruchtung der Eier seitens der Königin; hat die Entwicklung bereits begonnen und kommt dann erst der Drohnensamen hinzu, so vermag er den schon zur männlichen Entwicklung tendirenden Embrvo nicht vollkommen mehr umzuändern. Es lässt sich nicht läugnen, dass diese beiden Erklärungen etwas Künstliches an sich tragen; viel natürlicher klärte sich die Sache auf durch die Annahme eines ursprünglichen Hermaphroditismus auch für die Bienen; vgl. SCHAUM, Berl. entomol. Zeitung, 1863 (bei KEFERSTEIN) und BARTHELEMY (15). Damit ist natürlich keineswegs die Richtigkeit der Annahme einer Parthenogenesis geläugnet. Jedenfalls sollte indessen auf die hermaphroditische Uranlage der Keimdrüsen auch bei den niederen Thieren besonders geachtet werden. Derselbe Streit ist seit langem über die so merkwürdige Fortpflanzung der Aphiden entbrannt. Von den neueren Forschern über diesen seit LEEUWENHOEK so viel besprochenen Gegenstand hat wieder BALBIANI (11 u. 12) behauptet, dass der erste embryonale Keim von Aphis rosae (Blastoderma) bei den viviparen, scheinbar parthenogenetisch sich fortpflanzenden Exemplaren auf dem Wege ungeschlechtlicher Zeugung (etwa wie eine Amme) zwei verschieden gefärbte Massen hervorbringe, die eine, ungefärbte sei ein Ovarium, in der anderen, grün gefärbten, entwickelten sich Spermatozoen, welche die Eizellen des Ovariums befruchteten. Der Hoden verschwinde später, und die jungen Blattläuse entwickelten sich dann weiter in dem Ovarium eingeschlossen. Somit löste sich die Parthenogenesis der Aphiden in einen versteckten Hermaphroditismus auf. Dem widerspricht MECZNIKOW (127); er erklärt die grüne Partie (BALBIANI's Hoden) für eine Art Nahrungsdotter ; ihm schliesst CLA-PARÈDE (36) sich an.

Nur in vereinzelten Spuren tritt in der Reihe der Wirbelthiere, und zwar bei den niedersten Classen, der Hermaphroditismus als normale Bildung hervor; so bei einigen Fischen der Gattung Serranus. Angedeutet ist derselbe durch die Persistenz eines verkümmerten, nicht functionirenden Ovariums bei mehreren männlichen Batrachiern, namentlich Bufo. (Vgl. p. 140.)

Als eine Zwischenform zwischen Hermaphroditismus und getrennten Sexualverhältnissen müssen vielleicht diejenigen interessanten Fälle angesehen werden, wo das männliche Individuum auf ein ganz unbedeutendes, am Weibchen schmarotzendes einfaches Geschlechtsthier herabsinkt. So bei Sphaerularia Bombi DuFour, deren reifes Weibchen wohl tausendmal das Männchen an Grösse übertrifft und letzteres in einer Vertiefung seines Hinterleibsendes trägt; vgl. LUBBOCK, on Sphaerularia Bombi. Nat. hist review. Lond. 1861; ibid. 1864. Noch evidenter tritt das bei vielen schmarotzenden Crustern, z. B. den sogenannten Fischläusen (Chondracanthidae u. A.) hervor, bei denen fast alle übrigen Organe, Verdauungstractus, Sinnesorgane etc. verkümmern und das Männchen stets an dem viel grösseren Weibchen festgeheftet ist als kleiner, fast auf reine Geschlechtswerkzeuge reducirter Anhang. Erwähnenswerth sind hier auch die Verhältnisse, wie sie bei den Perlmuscheln vorkommen, vgl. v. HESSLING (84). Dort sind (Unio margaritifer) zwar vollkommen getrennte Geschlechter, die Zeugungsstoffe werden ins Wasser ergossen, aber die befruchteten Eier haften sowohl an den Kiemen der Männchen als auch der Weibchen fest und finden hier ihre weitere Entwicklungsstätte.

Diese kurze vergleichende Uebersicht lehrt uns, dass das hermaphroditische Geschlechtsverhältniss fast ebenso ausgedehnt als Regel in der Thierwelt vorkommt, wie der Bisexualismus, während es als Ausnahme überall, selbst bis zum Menschen hin, vorkommen kann. Nach den neueren Mittheilungen von B. S. SCHULTZE, O. v. FRANCQUE und FRIEDREICH ist es wenigstens sehr wahrscheinlich, dass wir in der KATHARINA HOHMANN den bis jetzt beim Menschen vermissten ächten Hermaphroditismus vertreten sehen, der sich auch functionell durch Menstruation und Spermabildung mit regelrechter Ejaculation äussert. Schon diese Thatsachen müssen darauf aufmerksam machen, dass dem Hermaphroditismus, wo er bei höheren Thieren in Ausnahmefällen vorkommt, ein tiefer begründetes besonderes Organisationsverhältniss zu Grunde liegt. Dass die ersten Anlagen sowohl der männlichen als der weiblichen ausführenden Wege in derselben Weise bei jedem Individuum vorkommen, wusste man schon seit den Untersuchungen von RATHKE und J. MÜLLER. Das allein hätte auf die Idee führen müssen, dass auch beiderlei keimbereitende Organe wenigstens in Spuren bei jedem Individuum angelegt seien. Die vorliegenden Untersuchungen haben das für Vögel und Säugethiere bestätigt und somit den von H. MECKEL v. HEMSBACH (125) geforderten Beweis geführt, der ihm mit Recht für die Lösung des Räthsels des Hermaphroditismus nothwendig erschien. Es lässt sich mit grösster Wahrscheinlichkeit annehmen, dass das Verhältniss bei den niederen Geschöpfen ein gleiches sein werde. - Wie beim dauernden Hermaphroditismus beiderlei Keime sich entwickeln, schwindet bei der Ausbildung des Bisexualismus der eine, und nur der andere bildet sich zur vollen Reife heran. Die geschlechtsbedingenden Ursachen treten daher wahrscheinlich erst nach der Befruchtung auf und sind nicht in irgend

welchen Einrichtungen des Eies, resp. des Spermas allein zu suchen. Vor der Hand lässt sich über dieselben jedoch keine Vermuthung äussern, ebenso wenig wie wir einen haltbaren Grund dafür anzugeben vermögen, weshalb bei den meisten Vögeln das eine Ovarium verkümmert.

Der Nachweis des Keimepithels ermöglicht uns fernerhin einen richtigeren Einblick in die Bedeutung des grossen Peritonealsackes. Nachdem man früher den serösen Säcken einzig eine mechanische Function zuerkannt hatte, die nämlich, durch die Glätte der einander berührenden Oberflächen die Bewegungen der Eingeweide zu ermöglichen und zu fördern, stellte zuerst v. RECKLINGHAUSEN ihre Bedeutung als grosser Lymphsäcke fest. Doch kommt, wie wir nunmehr sehen, der Peritonealhöhle der weiblichen Vertebraten auch noch die Eigenschaft zu, zum Theil wenigstens den Geschlechtsfunctionen zu dienen. Bei der ersten Entwicklung, vgl. p. 121, ist sie vielleicht ganz und gar vom Keimepithel ausgekleidet. Wenn wir die niederen Thiere mit den höheren vergleichen dürfen, so ist bei den ersteren dies Verhältniss am deutlichsten ausgeprägt; die grosse Leibeshöhle fungirt ebenso sehr als gemeinsamer Behälter für die Eier, resp. die Samenmassen, oder Beides zugleich bei den Hermaphroditen, wie als Lymphsack; man vergleiche namentlich hier die Würmer. Dies Verhalten setzt sich nun auf den allergrössten Theil der Vertebraten fort. In ganz derselben Weise wie bei den Würmern liegt es z. B. bei den Amphibien (Rana) vor; ein sehr grosser Theil des Peritoneums erweist sich hier als Behälter für die Ovula und als ausleitendes Organ, wie auch als Lymphsack, da die Verbreitung des Flimmerepithels eine ebenso grosse ist wie die des Endothels. Ja, die Vergleichung lässt sich noch weiter führen, indem bei einigen Würmern, Lumbricus z. B., eine deutliche, in die Leibeshöhle sich öffnende Tube vorhanden ist. Bei den höheren Vertebraten beschränkt sich die Antheilnahme des Peritonealsackes an den Geschlechtsfunctionen auf einen kleineren Abschnitt, der in der Nähe des Beckens um die Mündungen der Tuben herum gelegen ist. Bei einzelnen, Hunden und Katzen z. B., ist dieser Abschnitt vermöge der eigenthümlichen Eierstockskapsel auf ein Minimum reducirt, bei anderen, Lutra etc., ganz abgeschlossen. Unter Berücksichtigung dieser Verhältnisse werden einzelne seltene und schwer verständliche Thatsachen, wie z. B. das Ueberwandern des Eies, die Transmigratio seminis, die Abdominalschwangerschaft, dem Verständnisse näher gerückt. Das Ei befindet sich in der Bauchhöhle auf einem ihm zugehörigen Terrain und kann also auch dort unter Umständen, ohne dass uns das nunmehr besonders auffallend erscheinen könnte, längere Zeit fortleben und sich sogar weiter entwickeln. - Was das Verhalten der ausführenden Gänge anlangt, so haben schon Levnig (145) und BORNHAUPT (28) auf ihren gemeinsamen Grundplan aufmerksam gemacht; man vgl. auch Rouger (180). BORNHAUPT sagt z. B., p. 41 : »Bekanntlich werden bei den Wirbelthieren die Eier auf sehr verschiedenen Wegen aus der Peritonealhöhle entfernt. Von den einfachen Canälen, welche bei mehreren

#### VIII. Schlusscapitel.

Fischen aus der Bauchhöhle direct in die Geschlechtsöffnung führen, bis zu dem so complicirt gebauten Genitaltractus der Säugethiere gibt es eine Reihe von Zwischenstufen. Nun glaube ich aber, dass alle diese so verschieden gebauten, aber demselben Zwecke dienenden Gebilde auch demselben Bildungsgesetze unterworfen sind. Das Gemeinsame in ihrer Bildungsweise besteht aber darin, dass die Auskleidung der Peritonealhöhle an irgend einer Stelle sich ausstülpt, und dass diese Ausstülpung geradenwegs oder auf Umwegen zur Geschlechtsöffnung sich begibt, um schliesslich in dieselbe einzumünden.« Ich kann mich mit der BORNHAUPT'schen Auffassung einverstanden erklären, nur mit dem allerdings principiellen Unterschiede, dass man nicht von einer Ausstülpung des Peritoneums überhaupt, sondern von einer Ausstülpung der Regio germinativa desselben, bez. des Keimepithels, reden darf.

Eine kurze, vergleichende Zusammenstellung der Eibildung und der Eier bei den verschiedenen Thierclassen ist bereits am Schlusse des ersten Theiles gegeben worden; es erübrigt nur noch, das Verhalten der männlichen und weiblichen Generationsorgane zu einander in den verschiedenen Typen und die allgemeinen Charaktere ihrer Ausbildung zu besprechen. Ich beschränke mich hierbei allerdings auf die Wirbelthiere, da mir für die Wirbellosen nicht hinreichend eigene Erfahrungen zu Gebote stehen.

Alle geschlechtliche Entwicklung beruht auf dem Vorhandensein zweier differenter Keime, die allerdings bei der ersten Embryonalanlage eng mit einander verbunden auftreten, so dass sie mit unseren Hülfsmitteln nicht zu trennen sind. Sehr früh jedoch erscheinen sie deutlich von einander gesondert, aber beide zugleich in ächt hermaphroditischer Weise in jedem Einzelwesen auftretend mit allen ihren Entwicklungsdependenzen, Ausführungsgängen etc. Die Geschlechter trennen sich dann in der vorhin bereits berührten Weise. Aber diese Trennung wird in der Reihe der Wirbelthiere verschieden scharf durchgeführt. Am vollkommensten ist sie bei den höchst entwickelten Geschöpfen, dem Menschen, den Säugethieren und auch den Vögeln. Bei allen diesen erstreckt sich die Geschlechtsdifferenz in ausgebildetster Weise auch auf den ganzen übrigen Körper sowie auf die psychischen Functionen, so dass beide Geschlechter auch im ganzen leiblichen und geistigen Habitus scharf von einander getrennt erscheinen. Die Geschlechtstheile, sowohl die äusseren als die inneren, sind in ihren Formen, obwohl aus denselben Uranlagen zum Theil hervorgegangen, vollkommen different gebildet, so dass selbst die einander homologen Organe, wie z. B. Uterus und Vesicula prostatica, Labia majora und Scrotum, einander so wenig gleichen, dass es erst der neueren Zeit gelungen ist, für einzelne derselben den Nachweis der morphologischen Identität zu führen, obgleich grade dieses Studium, wie ein Blick auf die medicinische Literatur dieses Gegenstandes lehrt, immer ein Lieblingsthema der älteren Anatomie gewesen ist.

Gehen wir weiter rückwärts, so verflachen sich zunächst die Unterschiede im äusseren Habitus und verlieren sich endlich ganz. Schon die Reptilien

#### VIII. Schlusscapitel.

zeigen diese geringere äussere Geschlechtsdifferenz. Noch mehr tritt das bei den Batrachiern hervor. Hier nähern sich aber auch die inneren Organe mehr und mehr einer gemeinsamen Form, und das wird auf zwei Wegen erreicht. Einmal durch die Persistenz der eigenthümlichen Geschlechtsorgane des anderen Geschlechts, und dann durch geringere Abweichungen in der Form der homologen Organe bei beiden Geschlechtern. Das beste Beispiel bieten hierfür, wenigstens in Bezug auf den ersteren Punkt, die Kröten. Hier bestehen nicht nur die Müller'schen Gänge, sondern auch die Eierstöcke mit deutlich entwickelten Eiern beim männlichen Geschlechte fort, während beim weiblichen unzweifelhafte Elemente des Nebenhodens sich erhalten. Weiter abwärts, bei den Fischen, tritt nun auch noch der zweite Weg hinzu, so dass die Geschlechtsdifferenz immer mehr einzig und allein auf ihren Ursprung, auf die von Anfang an gegebene Differenz der Keimanlagen, reducirt wird. Es ist dabei zu beachten, wie die grössere Aehnlichkeit im Verhalten der inneren Geschlechtsorgane zugleich mit der Persistenz des Wolff'schen Körpers als bleibender Niere auftritt, so dass von den Batrachiern ab eine bemerkenswerthe Umänderung in dem anatomischen Verhalten der inneren Genitalien sich zeigt. Bei den Fischen finden sich, vgl. p. 76, die allerverschiedensten Formen. Die Selachier stehen den Reptilien, ja sogar den Säugethieren in mancher Beziehung nahe. Bei den Ganoiden\*) und Knochenfischen haben gewissermaassen die Ausführungsgänge der männlichen und weiblichen Keimdrüsen bereits ihre Differenz aufgegeben, indem bei den ersteren der Müller'sche Gang auch als Vas deferens fungirt (vgl. die Verhältnisse bei den Amphibien) bei den letzteren dagegen das Ovarium einen mit der Tuba continuirlichen Sack bildet, also in dieser Weise ein analoges Verhalten wie beim Hoden hergestellt wird. Von da bis zum niedersten Typus, dem der Cyclostomen, ist nur ein kleiner Schritt. Auch der Müller'sche Gang ist hier nicht mehr entwickelt; das Keimepithel überkleidet die ganze Bauchhöhle, und letztere fungirt als Tube und Vas deferens zugleich, obgleich sie morphologisch nur für die erstere mit anzusprechen ist. Dazu kommt nun noch die grosse Formähnlichkeit beider Keimdrüsen, die bei den niederst stehenden Formen äusserlich nur schwer von einander zu unterscheiden sind. Der letzte Schritt der Vereinfachung auf diesem Wege ist dann offenbar die Bildung einer Zwitterdrüse; in dieser ist wieder die locale Vereinigung der beiden differenten Keime repräsentirt, wie wir sie bei ihrem ersten Auftreten im Embryo angetroffen haben.

\*) Die Ganoiden müssen in Bezug auf ihre Generationsorgane noch einer genauen Untersuchung unterworfen werden. Ich folge hier den Angaben von CLAUS (44) und GEGEN-BAUR (68); vgl. auch HYRTL (89). MILNE EDWARDS (56) dagegen gibt den Ganoiden ein besonderes Vas deferens in continuirlicher Verbindung mit den Samencanälchen.

- 1. AEBY, Ueber glatte Muskelfasern im Ovarium und Mesovarium von Wirbelthieren. Reichert's und Du Bois-Reymond's Archiv f. Anat. u. Physiol. 1859. p. 675.
- Aubert, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Fische. v. Siebold's und Kölliker's Zeitschrift f. wissensch. Zool. Bd. V. 1854.
- 3. v. BAER, de ovi mammalium et hominis genesi epistola. Lipsiae, 1827. 4.
- 4. Heusinger's Zeitschr. für Physiologie 1827.
- 5. Breschet's Repertoire d'anat. et de la physiologie. Paris, 1829.
- 6. Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere etc. Königsberg i/Pr. I. Theil,
- 1828-1834. II. Theil, 1837.
- 7. Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Fische etc. Leipzig, 1835. 4.
- 8. J. Müller's Archiv für Anat. und Physiol. 1835.
- Banks, Will. Mitchell, On the Wolffian bodies of the fotus and their remains in the adult; including the development of the generative system. Edinburgh, 1864. 8. (Prize Thesis).
- Balbiani, Note relative à l'existence d'une génération sexuelle chez les infusoires. Journ. de l'anat. et de la Physiologie par M. Brown-Séquard, T. I. 1858.
- 11. Compt. rendus. 1866.
- 12. Robin, Journ. d'anat. et de la physiol. 1866. Septembre.
- Barkow, H. C. L., Anat. physiol. Untersuchungen vorzüglich über das Schlagadersystem der Vögel. Meckel's Archiv. 1829.
- 14. Barry, M., Researches in Embryology London Phil. Transact. 1838-40.
- Barthélemy, Études et considérations générales sur la Parthénogénèse. Ann. Sc. nat. IV. Sér. Zool. T. XII. p. 307. 1859.
- Baudelot, Recherches sur l'appareil générateur des Mollusques gastéropodes. Ann. Sc. nat. IV. Sér. Zool. T. XIX. 1863. p. 135 et 268.
- Bernhardt, Symbolae ad ovi avium historiam ante praegnationem. Vratislav.
   1834. Dissert, inaug. 4.
- Bessels, E., Studien über die Entwicklung der Sexualdrüsen bei den Lepidopteren. v. Siebold's und Kölliker's Zeitschr. für wissensch. Zool. Bd. 17. 4867. p. 545.
- 19. Betz, Fr., Ueber den Uterus masculinus etc. J. Müller's Arch. für Anat. und Physiol. 1850. p. 65.
- 20. Bidder, Vergl. anat. und histol. Untersuchungen über die männl. Geschlechts- und Harnwerkzeuge der nackten Amphibien. Dorpat, 1846. 4.
- Billroth, Th., Ueber fötales Drüsengewebe in Schilddrüsengeschwülsten.
   J. Müller's Arch. für Anat. und Physiol. 1856. p. 144.
- 22. Bischoff, Th. W., Artikel »Entwicklungsgeschichte« in R. Wagner's Handwörterbuch der Physiologie.
- 23. Entwicklungsgeschichte der Säugethiere und des Menschen. 1842.
- 24. Entwicklungsgeschichte des Kanincheneies. Braunschweig, 1842.
- 25. Ueber die Bildung des Säugethiereies und seine Stellung in der Zellenlehre Sitzgsber. der k. bayr. Akad. d. Wissensch. 1863. Bd. I. p. 242.
- 26. Ueber die Ranzzeit des Fuchses und die erste Entwicklung seines Eies. Ibid. Bd. II. 1863. p. 44.

Waldeyer, Eierstock und Ei.

- 27. Blainville, Meckel's Arch. 1819. Bd. V. p. 385.
- 28. Bornhaupt, Th., Untersuchungen über die Entwicklung des Urogenitalsystems beim Hühnchen. Riga, 1867. 4. (Dorpater Inauguraldiss.)
- 29. Borsenkow, Würzburger naturwissensch. Zeitschr. Bd. IV. 1863. p. 56.
- 30. Buchholz, R., Beiträge zur Anatomie der Gattung Enchytraeus. Schriften der Königsberger physik. öcon. Gesellsch. III. Jahrg. 1862.
- CARUS, C. G., Auffindung des ersten Ei- oder Dotterbläschens in sehr frühen Lebensperioden des weibl. Körpers. J. Müller's Arch. für Anat. u. Physiol. 1837. p. 442.
- 32. Chereau, Mémoires pour servir à l'étude des maladies des ovaires. Paris, 1844. 8.
- 33. Claparède, De la formation et de la fécondation des oeufs chez les vers Nématodes. Genève, 1859.
- 34. Ueber Eibildung und Befruchtung bei den Nematoden. v. Siebold's und Kölliker's Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 9. 1858. p. 106.
- 35. Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Neritina fluviatilis. J. Müller's Arch. für Anat. und Physiol. 1857. p. 109.
- Ann. Sc. natur. V. Sér. Zool. 1867. T. VII. p. 22. (Note sur la reproduction des Pucerons).
- 37. Studien an Acariden. v. Siebold's und Kölliker's Zeitschr. f
  ür wiss. Zool. Bd. 18. p. 445. 1868.
- Claudius, Ueber die Lage des Uterus. Henle's und v. Pfeufer's Zeitschr. f. rationelle Medicin.
   Reihe. 23. Bd. 1865. p. 249.
- 39. Clark, J., in Agassiz' Contributions to the natural history of the United States of North-Amerika. (Embryology of the Turtle). Vol. II. P. III.
- Claus, C., Beobachtungen über die Bildung des Insecteneies. v. Siebold's und Kölliker's Zeitschrift f. wissensch. Zool. Bd. 14. p. 42.
- 41. Grundzüge der Zoologie. Marburg und Leipzig, 1868. 8.
- 42. Die frei lebenden Copepoden. Leipzig, 1863. 4.
- 43. Coste, Recherches sur la génération des Mammifères. Paris, 1834. 4.
- 44. Embryogénie comparée (Edition belge). Bruxelles, 1838. 4.
- 45. Histoire générale et particulière du développement des corps organisés. Paris, 1847-1859.
- Cramer, Herm., Bemerkungen über das Zellenleben in der Entwicklung des Froscheies. J. Müller's Arch. f. Anat. und Physiol. 1848. p. 20.
- Cramer, Beitrag zur Kenntniss der Bedeutung und Entwicklung des Vogeleies. Verhdl. der phys. med. Gesellsch. in Würzburg. Neue Folge. I. Bd. 3. Heft. 1868.
- 48. Cruikshank, London Philos. Transact. 1797.
- 49. VAN DEEN, v. Siebold's u. Kölliker's Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. I. p. 295.
- 50. Dieffenbach, E., Quaestiones anat. physiol. de corporibus Wolffianis. Turici, 1836. Dissert. inaug. 8.
- 54. Dursy, E., Ueber den Bau der Urnieren des Menschen und der Säugethiere (vorläuf. Mittheil.) Henle's und v. Pfeufer's Zeitschr. für rationelle Medicin.
  23. Bd. 4865. p. 257.
- 52. Der Primitivstreif des Hühnchens. Lahr, 1866. 8.
- 53. Dutrochet, Geschichte des Vogeleies vor dem Legen. Meckel's Arch. 1820. (Auszug).
- 54. EBERTH, Die Generationsorgane von Trichocephalus dispar. v. Siebold's und Kölliker's Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. X. p. 383.
- 55. Ecker, Icones physiologicae (Tabula XXII).

- 56. Edwards, H. Milne, Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux. T. VIII. 1863 et T. IX. 1868.
- 57. Erbstein, Ueber den Bau der Tuba Fallopiae. Diss. inaug. St. Petersburg, 1864. (Auszug in Max Schultze's Arch. f. mikrosk. Anat. II. Bd. 1866.)
- 58. FARRE, Article »Uterus«, Todd's Cyclopaedia of anatomy cet., supplementary vol. V. p. 550.
- 59. Filippo de Filippi, Zur näheren Kenntniss der Dotterkörperchen der Fische. v. Siebold's und Kölliker's Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. X. p. 15.
- 60. Allgem. Bemerkungen zur Entwicklungsgeschichte der Thiere. Moleschott's Unters. zur Naturlehre. Bd. 9. 1865. p. 121.
- 61. Flourens, Cours sur la génération etc. Paris, 1836. 4.
- 62. Follin, Recherches sur les corps de Wolff. Thèse. Paris, 1850.
- 63. Funke, O., Lehrbuch der Physiologie. 4. Aufl. Bd. II.
- 64. GARTNER, Anatomisk Beskrivelse over et ved nogle Dyr-Arters Uterus undersögt glandulöst organ etc. Kjöbenhavn. 1822. (Kongl. Danske Vidensk. Selsk. Skrft.). Vgl. Rathke in Meckel's Arch. 1822.
- 65. Gegenbaur, Bemerkungen über die Geschlechtsorgane von Actäon. v. Siebold's und Kölliker's Zeitschr. f. wiss. Zool. 1854. Bd. 5. p. 436.
- 66. J. Müller's Arch. für Anat. und Physiol. 1861. p. 491. (Eier der Wirbelthiere mit partieller Dotterfurchung).
- 67. Jenaische Zeitschrift für Medicin und Naturw. I. 1864.
- 68. Grundzüge der vergleichenden Anatomie. Leipzig, 1859. 8.
- 69. Giraldès, Recherches anatomiques sur le corps innominé. Brown-Séquard, Journal d'anat. et de la physiol. T. IV. 1861. p. 1.
- 70. Götte, Untersuchungen über die Entwicklung des Bombinator igneus. Max-Schultze's Arch. für mikrosk. Anat. Bd. V. 1869.
- 71. de Graaf, Regnerus, Opera omnia. Lugd. Batavor., 1677.
- 72. Greef, Rich., Max Schultze's Arch. für mikrosk. Anat. Bd. I und II. 1865 und 1866. (Ueber die Bärthierchen, Arctiscoiden).
- 73. Ueber einige in der Erde lebende Amöben und Rhizopoden. Ibid. Bd. II. p. 299.
- 74. Grenacher, Zur Anatomie der Gattung Gordius. v. Siebold's und Kölliker's Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. 18. 1868. p. 322.
- 75. Grohe, Virchow's Arch. für pathol. Anatomie. 1863. 26. Bd.
- 76. Uterus mit 3 Ovarien. Wiener Medicinalhalle. 1863. Nr. 49. Monatsschr. für Geburtsk. etc. 1864. p. 67.
- 77. HALLER, A. v., Elementa physiologiae. Bernae. 4. T. VII et VIII.
- Hanuschke, de genitalium evolutione in embryone femin. observata. Diss. inaug. Vratislav. 1837. 4.
- Henle, Ueber die Ausbreitung des Epithelium im menschlichen Körper. J. Müller's Arch. f
  ür Anat. und Physiol. 4838. p. 402.
- Handbuch der systematischen Anatomie. Bd. II, Eingeweidelehre. Braunschweig, 1866.
- Hennig, Der Catarrh der inneren weiblichen Geschlechtstheile. Leipzig, 1862. 4.
- 82. Hensen, Max Schultze's Archiv f. mikrosk. Anat. 1867. III. Bd.
- Hering, E., Zur Anatomie und Physiologie der Generationsorgane des Regenwurms. v. Siebold's und Kölliker's Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 8. 1857. p. 400.

11 \*

84. v. Hessling, Die Perlenmuscheln etc. Leipzig, 1859.

- 85. His, W., Beobachtungen über den Bau des Säugethiereierstocks. Max Schultze's Arch. für mikroskop. Anat. Bd. I. 4865.
- 86. Untersuchungen über die ersten Anlagen des Wirbelthierleibes. Ibid. Bd. II. 1866.
- 87. Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. I. Die Entwicklung des Hühnchens im Ei. Leipzig, 1868. 4.
- Hoyer, Ueber die Eifollikel der Vögel, namentlich der Tauben und Hühner. J. Müller's Arch. f. Anat. und Physiol. 1857. p. 52.
- Hyrtl, Denkschriften der Wiener Akademie Math. naturw. Classe, Bd. VIII. 1854. (Harn- und Geschlechtswerkzeuge der Ganoiden).
- 90. JACOBSON, Die Oken'schen Körper oder die Primordialnieren. Kopenhagen, 1830. 4.
- KEFERSTEIN, Jahresbericht über die Fortschritte in der Generationslehre. (Besondere Abtheilung von Henle's und v. Pfeufer's Zeitschrift für rationelle Med. 1860-1868).
- 92. Kehrer, Henle's und v. Pfeufer's Zeitschr. f. rat. Med. 3. R. Bd. 20. 1863. »Ueber den Pank'schen Tubo-ovarialen Bandapparat« etc.
- 93. Klebs, Die Eierstockseier der Wirbelthiere. Virchow's Arch. f. patholog. Anat. 21. Bd. (vorl. Mitthl.) Ibid., 28. Bd. (ausführl. Mittheilung).
- 94. Knox, Outline of a theory of Hermaphrodism. Brewster's Edinburgh Journ. of Scienc. vol. II. p. 322.
- 95. Kobelt, Der Nebeneierstock des Weibes. Heidelberg, 1847.
- 96. Kölliker, Ueber Flimmerbewegungen in den Primordialnieren. J. Müller's Arch. für Anat. und Physiol. 1845. p. 518.
- 97. Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. Leipzig, 1861. 8.
- 98. Gewebelehre des Menschen. 5. Aufl. Leipzig, 1867.
- 99. Koster, W., Onderzoek omtrent de vorming van Eieren in het ovarium der zoogdieren, na de geboorte, en de verhouding van het ovarium tot het buikvlies. Verslagen en Mededeelingen der Koninklijke Akad. van Wetenschapen, Afdeeling »Natuurkunde«. 2 Reeks. Deel III. 1868.
- 100. Krause, C., Vermischte Beobachtungen und Bemerkungen. J. Müller's Arch. für Anat. und Physiol. 1837. (Ei der Säugethiere).
- 101. Kuhlemann, Observationes quaedam circa negotium generationis in ovibus factae. Dissert. inaug. editio II. Lipsiae, 1754. 4.
- 102. Kupffer, C., Untersuchungen über die Entwicklung des Harn- und Geschlechtssystems. Max Schultze's Arch. für mikroskop. Anat. Bd. I. 1865. p. 233. Bd. II. 1866. p. 473.
- 103. LANDOIS, L., Anatomie des Hundeflohes. Nova acta Acad. Caesar. Leop.-Carol. germ. natur. Curiosor. T. XXXIII. Dresdae, 1867. p. 1.
- 104. Untersuchungen über die auf dem Menschen schmarotzenden Pediculinen.
   III. Pediculus vestimenti. v. Siebold's und Kölliker's Zeitschr. für wiss. Zool.
   Bd. 15. p. 33.
- 105. Langhans, Virchow's Arch. für pathol. Anat. 38. Bd.

.

- 106. Lereboullet, Recherches sur l'embryologie comparée. Ann. Sc. nat. 4 Sér. Zool. T. XVI et T. XVII. seqq. 1861. seqq.
- 107. Recherches sur l'anat. des organes génitaux des animaux vertébrés. Nova acta acad. Caes. Leop.-Carol. germ. natur. Curiosor. 1851.
- 108. Letzerich, Pflüger's Untersuchungen aus dem physiol. Laboratorium zu Bonn. 1865. p. 178.

- 109. Leuckart, R., Illustrirte medic. Zeitschrift. Bd. I. 1852.
- 110. Artikel »Zeugung« in R. Wagner's Handwörterbuch der Physiologie.
- 111. Morphologie und Anatomie der Geschlechtsorgane. Göttingen, 4847. 8.
- 142. --- Die menschlichen Parasiten. I. und II. Bd. (1. und 2. Liefer.) Leipzig, 1862-1868.
- 113. Leydig, Zur Anatomie und Histologie der Chimaera monstrosa. J. Müller's Arch. für Anat. und Physiol. 1854. p 241.
- 114. Lehrbuch der Histologie. Frankfurt a/M., 1857.
- 115. Anatomisch-histolog. Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin, 1853. 4.
- 116. Naturgeschichte der Daphniden. Tübngen, 1860. 4.
- 117. Bau und systematische Stellung der Räderthiere. v. Siebold's u. Kölliker's Zeitschr. f. wiss. Zool. 1854.
- 117a. Eierstock und Samentasche der Insecten. Nova acta Acad. Caes. Leopold. T. XXXIII. Dresdae, 1867.
- 118. Lieberkühn, Neue Beiträge zur Anatomie der Spongien. Reichert's und Du Bois Reymond's Arch. für Anat. und Physiolog. 1859.
- 119. Lilienfeld, Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsorgane. Dissert. inaug. Marburg, 1856.
- 120. Lubbock, On the ova and pseudova of Insects. London Phil. Transact. 1859. Part. I.
- 121. v. Luschka, Prager Vierteljahrsschrift für Heilkunde. 1858. 4. Band. (Flüssigkeit des Graaf'schen Follikels).
- 122. Die Anatomie des Menschen. Bd. H. Abth. 2. »Das Becken.« 1864.
- 123. MALPIGHI, Opera omnia. Lugd. Batav., 1687. 4. (Dissertat. epistolica varii argumenti).
- 124. Meckel, J. Fr., Beiträge zur vergl. Anatomie. 4 Hefte. 1808-1812.
- 125. Meckel (v. Hemsbach) II., Zur Morphologie der Harn- und Geschlechtsorgane der Wirbelthiere. Halle, 1848. 8.
- 126. Die Bildung der für partielle Furchung bestimmten Eier der Vögel verglichen mit den Graaf'schen Follikeln und der Decidua des Menschen. v. Siebold's und Kölliker's Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. HI. 1852.
- 127. Mecznikow, Die Entwicklung der viviparen Aphiden. Ibid. Bd. 16. p. 437.
- 128. Meissner, Beiträge zur Anatomie und Physiologie von Mermis albicans. Ibid. Bd. V. 1854. p. 205. Ferner »Beiträge zur Anat. und Physiologie der Gordiaceen.« Ibid. 1856. Bd. 7. p. 4.
- 129. Meyer, H., J. Müller's Arch. für Anat. und Physiol. 1842. p. 17.
- 130. Entwicklung des Fettkörpers und der Generationsorgane bei den Lepidopteren etc. v. Siebold's und Kölliker's Zeitschr. für wiss. Zool. Bd. I.
- 131. Meyerstein, Ueber die Eileiter einiger Säugethiere. Henle's und v. Pfeufer's Zeitschr. für rat. Med. 3. R. 23. Bd. 1865. p. 73.
- 132. J. Müller, Ueber die Wolffschen Körper bei den Embryonen der Frösche und Kröten. Meckel's Arch. 1829. p. 65.
- 133. Ueber den glatten Hai des Aristoteles. Berlin, 1842. (Abhdl. der K. Akad. der Wissensch. Im Auszug in J. Müller's Arch. 1842. p. 414).
- 134. Ueber zahlreiche Porencanäle in der Eikapsel der Fische. J. Müller's Arch. 1854. p. 186.
- 135. Bildungsgeschichte der Genitalien. Düsseldorf, 1830. 4.
- 136. De ovo humano atque embryone observatt. anat. Bonnae, 1830. (Habilitat.-Programm).

- Munk, H., Ueber Ei- und Samenbildung und Befruchtung bei den Nematoden. v. Siebold's und Kölliker's Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 9. 1858.
   p. 365.
- 138. NAGEL, Ueber die Structur der Nebennieren. J. Müller's Archiv für Anatomie und Physiologie. 1836. p. 365.
- 139. v. Nathusius (Königsborn), Ueber die Hüllen, welche den Dotter des Vogeleies umgeben. v. Siebold's und Kölliker's Zeitschr. für wissensch. Zoologie. Bd. 18, p. 225.
- 140. Newport, On the impregnation of the ovum in the Amphibia. London Philos. Transact. 1851. p. 169.
- 141. Nitzsch, Meckel's Archiv. Bd. 2. p. 590.
- 142. OKEN Beiträge zur vergleichenden Zoologie, Anatomie und Physiologie. Bamberg und Würzburg, 1806 (herausgegeben von Oken und Kieser).
- 143. Owen, R., Comparative anatomy and physiology of vertebrates. Vol. I, II, III. London, 1864-1868.
- 144. PANDER, Dissert. inaug. sistens historiam metamorphoseos quam ovum incubatum prioribus V diebus subit. Wirceburgi, 1817. 8.
- 145. Pank, Entdeckung der organischen Verbindung zwischen Tube und Eierstock. Dorpat und Leipzig, 1843. gr. 8.
- Pappenheim, Ueber Muskelfasern des Mesometriums der Säugethiere. J. Müller's Archiv für Anat. u. Physiol. 1840.
- 147. Paterson, Edinburgh. med. and surg. Journal. Vol. LIII. 1840.
- Peremeschko, Ueber die Bildung der Keimblätter im Hühnerei. Wiener akad. Sitzungsber. Math.-naturw. Classe. 2. Abth. Bd. 57, Heft 3. (März) 1868. p. 499.
- 149. Périer, Ch., Anatomie et physiologie de l'ovaire. Thèse. Paris, 1866. 8.
- 150. Pflüger, E., Die Eierstöcke der Säugethiere und des Menschen. Leipzig, 1863. 4.
- 151. Untersuchungen aus dem physiol. Laborat. zu Bonn. 1865. (Ueber ein merkwürdiges Ei des Kalbes. p. 173).
- 152. Ueber die Bewegungen der Ovarien. Reichert's und Du Bois Reymond's Archiv. 1859. p. 30.
- 153. Prévost et Dumas, Ann. Sc. nat. Tom. III. 1824. p. 135.
- 154. Purkyně, Symbolae ad ovi avium historiam etc. Vratislaviae, 1825. 4.
- 155. Artikel » Ei « im encyclopädischen Wörterbuch der medicin. Wissensch. Berlin, 1834. Bd. X.
- 156. QUINCKE, v. Siebold's und Kölliker's Zeitschrift für wissensch. Zool. Bd. XII. p. 483.
- 157. RATHKE, Bemerkungen über einen hochträchtigen Aal. J. Müller's Archiv für Anat. u. Physiol. 1850. p. 203.
- 158. Ueber die Bildung der Samenleiter, der Fallopischen Trompete etc. Meckel's Arch. 1832. p. 379.
- 159. Entwicklungsgeschichte der Natter. Königsberg i. Pr., 1839. 4.
- 160. Untersuchungen über die Bildung und Entwicklung des Flusskrebses. Fol. Leipzig, 1829.
- 161. Entwicklung der Geschlechtstheile bei den Urodelen. Neueste Schriften der Naturforsch. Gesellsch. in Danzig, Heft I. 1820. (Auch, wie die folgenden Abhandl., unter dem Titel: »Beiträge zur Geschichte der Thierwelt«).
- 162. Untersuchungen über den Darmcanal und die Zeugungs-Organe der Fische. Ibid., Heft III. 1824.
- 163. Ibid., Heft IV. 1825. Enthält: a) Entwicklung der Geschlechtstheile der

Fische, b) der Amphibien, c) der Vögel, d) der Säugethiere, e) Allgemeine Folgerungen.

- 164. Abhandiungen zur Bildungs- und Entwicklungsgesch. des Menschen und der Thiere. Leipzig, 1832. Thl. I. 1833. Thl. II. 4.
- 165. Ueber die weiblichen Geschlechtstheile der Lachse und des Sand-Aales. Meckel's Arch. 1820. Bd. VI. p. 589.
- 166. Zur Anatomie der Fische. J. Müller's Arch. für Anat. u. Physiol. 1836. p. 170.
- 167. Ueber die Entwicklung der Schildkröten. Braunschweig, 1848. 4.
- 168. Ratzel, Fr., Beiträge zur anatom. u. systemat. Kenntniss der Oligochäten. v. Siebold's und Kölliker's Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 18. p. 563.
- 169. Reichert, Ueber die Mikropyle der Fischeier etc. J. Müller's Archiv für Anat. und Physiol. 1856. p. 83.
- 170. Ueber die Müller-Wolff'schen Gänge bei Fischembryonen etc. Ibid. p. 125.
- 171. Entwicklungsleben im Wirbelthierreich. Berlin, 1840. 4.
- 172. Entwicklung des Meerschweinchens. Abhandl. der Berl. Academie. 1862.
- 173. Reinhardt, Ueber die Entstehung der Körnchenzellen. Virchow's Arch. für pathol. Anatomie. Bd. 1. 1847. p. 20.
- 174. Remak, Ueber Eihüllen und Spermatozoen. J. Müller's Arch. für Anat. und Physiol. 1854. p. 252.
- 175. Untersuchungen über die Entwickl. d. Wirbelthiere. Berlin, 1855. Fol.
- 176. Richard, Anatomie des Trompes de l'Uterus chez la femme. Paris, 1851.
- 177. Bobin, Mémoire sur les phénomènes qui se passent dans l'ovule avant la segmentation du vitellus. Brown-Séquard, Journ de la physiologie. T. V. 1862. p. 67 ff.
- 178. Rosenberg, A., Untersuchungen über die Entwicklung der Teleostierniere. Dissertat. Dorpat, 1867. 8.
- 179. Rosenmüller, Quaedam de ovariis embryonum et foetuum humanorum. Lipsiae, 1802.
- 180. Rouget, Organes érectiles de la femme etc. Brown-Séquard, Journ. de la physiol. T. I. 1858.
- SAMTER, JUL., Nonnulla de evolutione ovi avium donec in oviductum ingrediatur. Dissert. inaug. Halis S., 1853.
- Schenk, Beitrag zur Lehre von den Organ-Anlagen im motorischen Keimblatt. Wiener acad. Sitzungsber., Math.-naturw. Classe. 2. Abth. Bd. 57. (4. u. 2. Heft, Januar, Febr.) Wien, 1868. p. 189.
- 183. Schiffgens, De mutatione, qua habitus animantium externus femineus indolem induit masculam. Dissert. inaug. Berol., 1833. 8.
- 184. Schrön, Beitrag zur Kenntniss der Anatomie und Physiolog. des Eierstocks der Säugethiere. v. Siebold's und Kölliker's Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 12. 1863. p. 409.
- 185. Ueber das Korn im Keimfleck etc. Moleschott's Untersuch. zur Naturl. Bd. 9. p. 209.
- 186. Schwann, Mikroskopische Untersuchungen etc. Berlin, 1839. 8.
- 187. Schweigger Seidel und Dogiel, Ueber die Peritonealhöhle bei Fröschen etc. Berichte der Königl. Sächs. Gesellsch. der Wissensch. Mathem.-phys. Classe, Sitzung vom 1. Juli 1866.
- 188. Selenka, Beiträge zur Anatomie und Systematik der Holothurien. v. Siebold's und Kölliker's Zeitschr. für wissensch. Zool. Bd. 17. p. 291.
- 189. Semper, Beiträge zur Anatom. und Physiol. der Pulmonaten. Ibid. Bd. 8. 1857. p. 340.

190. v. Siebold, C. Th., Zeitschr. für wissensch. Zool. Bd. 14. p. 73.

- 191. Simpson, Article »Hermaphroditism« in Todd's Cyclopaedia, Vol. 2. p. 684.
- 192. Spiegelberg, Virchow's Arch. für pathol. Anat. Bd. 30. p. 467.
- 493. Die Entwicklung der Eierstocksfollikel und der Eier der Säugethiere. Nachrichten von der G. A. Univers. u. der königl. Gesellsch. der Wissensch. zn Göttingen. Nr. 20 vom 9. Juli 1860.
- 194. Ueber die Bildung und Bedeutung des gelben Körpers im Eierstock. Monatsschrift für Geburtskunde. 1865. 26. Bd. p. 7.
- 195. Stannius, Ueber Nebennieren bei Knochenfischen. J. Müller's Archiv für Anatom. und Physiol. 1839. p. 97.
- 196. Lehrbuch der vergleich. Anatomie. Bd. II. (v. Siebold und Stannius, vergleich. Anatomie).
- 197. Stein, Der Organismus der Infusionsthiere. Leipzig, 1859. I. Bd. 1867.
   II. Bd. 4.
- 198. Steinlin, Ueber die Entwicklung der Graafschen Follikel und Eier der Säugethiere. Mitth. der Züricher naturf. Gesellsch. 1847 (vgl. auch Reichert's Jahresber. in J. Müller's Arch. 1848. p. 24).
- 199. Strethill Wright, On the reproductive elements of the Rhizopoda. Ann. Mag. nat. hist. (3) VII. 1861.
- 200. Observations on British Protozoa and Zoophytes. Ibid. Vgl. Keferstein's Jahresbericht.
- 204. Stricker, S., Beiträge zur Kenntniss des Hühnereies. Wiener academische Sitzungsber., math.-naturw. Classe, 2. Abth., 1866. 54. Bd. 4. Heft (Juni). p. 116.
- 202. Swammerdamm, Bibel der Natur. Leipzig, 1752. Fol.
- 203. THIERSCH, Illustrirte med. Zeitung. Bd. I. 1852.
- Thiry, Nachrichten von der G. A. Universität zu Göttingen. 1862. Nr. 10 (2. April).
- 205. Thomson (Allen), Article » Ovum « in Todd's Cyclopaedia. Vol. V (Supplementary Volum.) 1859.
- 206. Treviranus, *Tiedemann's* und *Treviranus* Zeitschrift für Physiologie. I. Heft 2. p. 480.
- 207. VALENTIN, Ueber die Entwicklung der Follikel in dem Eierstock der Säugethiere. J. Müller's Arch. für Anat. u. Physiol. 1838. p. 526.
- 208. Handbuch der Entwicklungsgeschichte. Berlin, 4835.
- 209. de la Valette St. George, Ueber den Keimfleck und die Bedeutung der Eitheile. Max Schultze's Arch. für mikrosk. Anat. Bd. H. 1866.
- 210. Studien über die Entwicklung der Amphipoden. Abhandlungen der naturf. Gesellsch. in Halle a. S. Bd. V. 1860.
- 211. Virchow, Ueber die Dotterplättchen bei Fischen und Amphibien. Zeitschr. für wissensch. Zool. von v. Siebold und Kölliker, Bd. I.
- 212. Vogt, C., und Pappenheim, Ann. Sc. nat. IV. Sér. T. XI. Zool. 1859.
- 213. WAGNER, R., Lehrbuch der Physiologie. 3. Aufl.
- 214. Prodromus histor. generationis. Lipsiae, 1836. Fol.
- 215. "Artikel »Ei« in Ersch und Gruber's Encyclopädie. Sect. I. 32. Thl. p. 4.
- 216. Waldeyer, Ueber die Keimblätter und den Primitivstreifen bei der Entwicklung des Hühnerembryo. Henle's und v. Pfeufer's Zeitschr. für rat. Med. 1869.
- 247. Walter, G., Fernere Beiträge zur Anatom. u. Physiol. von Oxyuris ornata. v. Siebold's und Kölliker's Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd, 9. p. 484.
- 218. Weber, E. H., Meckel's Arch. 1826. p. 105.

- 219. Zusätze zur Lehre vom Bau und den Verrichtungen der Geschlechtsorgane. J. Müller's Archiv für Anat. und Physiol. 1846. p. 421.
- 220. Weissmann, Die nachembryonale Entwicklung der Musciden. v. Siebold's und Kölliker's Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 14. p. 187.
- 224. Wharton Jones, London Philos. Transact. 1837.
- 222. v. Winiwarter, Zur Anatomie des Ovariums der Säugethiere. Wiener acad. Sitzungsber., math.-naturw. Classe. 2. Abth. 57. Bd p. 922.
- 223. v. Wittich, v. Siebold's u. Kölliker's Zeitschr. für wissensch. Zool. Bd. IV. 1853. p. 125.
- 224. Die Entstehung des Arachniden-Eies im Eierstock etc. J. Müller's Archiv für Anat. und Physiol. 1845.
- 225. Wolff, C. Fr., Theoria generationis. Halae, 1759. 4. (Dissert. inaug.)
- 226. ZWICKY, De corporum luteorum origine atque transformatione. Dissert. inaug. Turici, 1844.

wine office Durchsoffielt' on Ownian order hillighters of funding Bretsenik's Egited: & Owniafieltingh and Teore Munimus, & Greece Gruppe was follikel ming, anarmonyafient: d Hillighter Owniaficationers, a Schule and quar

# Erklärung der Figuren.

#### asmult & dollaplice 108 apper Action Tafel I. some dimits don to the maneet of application of a standard and application of a standard and application of a standard and a standard

- Fig. 4. Uterus, Tuben und Ovarien eines 7monatlichen Fötus. U Uterus. T, T Tuben. O Linker Eierstock, nach oben umgelegt, von der Seite gesehen. O<sub>I</sub> Rechter Eierstock, natürliche Lage.
- Fig. 2. Uterus, Tuben und Ovarien eines neugeborenen Kindes. Die Bezeichnung wie in Fig. 1. a, a Kleine Nebeneierstöcke, die nur durch dünne Stiele mit dem Ovarium verbunden sind. (Dergleichen Bildungen trifft man nicht selten bei Neugeborenen. Als weiter fortgeschrittene Formation der Art dürfte auch der von GROHE (76) beschriebene Fall anzusehen sein).
- Fig. 3. Linkes Ovarium mit Tube; 8jähriges Mädchen. U Uterus. T Tube. LO Lig. ovarii von ungewöhnlicher Länge. O Ovarium, nach unten umgelegt. x Peritonealgrenze.
- Fig. 4. Ovarium eines 19jährigen Mädchens. Bezeichnung wie bei Fig. 3.
- Fig. 5. Ovarium eines 24jährigen Mädchens. Bezeichnung wie bei Fig. 3. b Narbe eines geplatzten Graafschen Follikels.
- Fig. 6. Ovarium einer 75jährigen Frau. a, a Theile der Oberfläche, welche noch mit Epithel überkleidet sind. b Narbig eingeschrumpfte Partie. Uebrige Bezeichnung wie bei Fig. 3.
- Fig. 7. Ovarium mit den zunächst anliegenden Theilen von einer Kuh. a Uterushorn, bei b stark verjüngt sich umbiegend, um in die Tube, c. überzugehen. Letztere verläuft geschlängelt in der ausgebauchten Wand des Eierstockszeltes, f. d Ostium abdominale tubae; dasselbe setzt sich in eine lange, vielfach gefranzte Schleimhautrinne e, e, fort, welche den freien Rand des Zeltes umsäumt und bei e<sub>1</sub> unmittelbar auf den Eierstock übergeht. g Lig. ovarii. O Ovarium. h Peritonealgrenze. i Lig. latum. Figg. 4-7 natürl, Grösse.
- Fig. 8. Stück eines senkrechten Durchschnittes vom Eierstock der Kuh. Hartnack 2/7. *a* Epithel. *b* Längsverlaufende Züge der Albuginea. *c* Querlaufende Schichten.

#### Tafel II.

- Fig. 9. Stück eines senkrechten Ovarialdurchschnitts; menschlicher Embryo von 42 Wochen. Vergr. 300. a Epithel. b Schlauchmündung. c, c Grössere Primordialeier. d, d Eiballen.
- Fig. 40. Ovarium eines 32wöchentlichen menschlichen Fötus, Flächenansicht; schwächere Vergrösserung, a, a Kleinere Eiballen mit deutlich vortretenden Primordialeiern darin. b Grösserer Eiballen mit seitlichen Ausbuchtungen und Primordialeiern. c Interstitielles Gewebe.
- Fig. 11. Senkrechter Durchschnitt durch denselben Eierstock. Hartnack 2/7. *a*, *a* Epithel. *b*, *b* Jüngste, bereits im Epithelstratum erkennbare Eizellen. *c* Bindegewebsbälkchen, welche in das Epithelstratum vorwachsen. *d*, *d* Epithelhaufen in der Einbettung begriffen. *e*, *e* Primordialfollikel mit einer Umgrenzung von schmalen Bindegewebszellen. *f* Gruppen von bereits eingebetteten Epithelzellen (Eiballen) mit einzelnen grösseren Zellen (Primordialeiern) darunter. *g* Kornzellen His.
- Fig. 12. Senkrechter Durchschnitt vom Ovarium eines Neugeborenen. a Epithel. b, b Ovarialschläuche im Zusammenhange mit dem Epithel bei c, c, c. Vergrösserung 120.
- Fig. 43. Epithel vom Eierstock eines neugeborenen Kindes mit mehreren j
  üngsten Primordialeiern, a, a, a, a. Vergr. ca. 240.
- Fig. 14. Senkrechter Durchschnitt vom Ovarium einer halbjährigen Hündin, Hartnack <sup>2</sup>/<sub>7</sub>. a Epithel. b Ovarialschlauch mit freier Mündung. c Grössere Gruppe von Follikeln traubig zusammengelagert. d Eihaltiger Ovarialschlauch. e Schräge und quere Durchschnitte von Ovarialschläuchen.
- Fig. 45. Senkrechter Durchschnitt vom Ovarium einer jungen Hündin (<sup>1</sup>/<sub>4</sub> Jahr). a Epithel. b, b, b Epitheleinsenkungen. c Stromalücken, welche den Einsenkungen entsprechen. d Primordialfollikel unmittelbar unter dem Epithel gelegen. e, e Tiefer gelegene grössere Follikel. Hartnack <sup>2</sup>/<sub>7</sub>.
- Fig. 16. Senkrechter Durchschnitt eines Katzeneierstocks. Vergr. 80. a Epithel. b Primärfollikelgruppen (Corticalzone H15). c Grössere, einzeln stehende Follikel.
- Fig. 17. Von einem senkrechten Durchschnitt des Kanincheneierstocks. 180 mal vergrössert. a Epithel. b Grösserer Graaf scher Follikel mit schlauchförmigem Fortsatz, d, und Ei, c. e Kleinerer, schlauchförmiger Follikel.
- Fig. 48. a Epithelzellen vom Eierstock eines 32wöchentlichen menschlichen Fötus mit sehr grossen Kernen. b Primordialei von demselben Fötus, isolirt. c Primordialfollikel von demselben. Hartnack 2/9. d Primordialfollikel einer kleinen Finkenart. Hartnack 3/7.
- Fig. 19. Reifes Ei des Kaninchens; Hartnack <sup>2</sup>/<sub>9</sub>. a Zellen des Discus proligerus (Eiepithel). b Zona pellucida. c Dotter. d Keimbläschen. e Keimfleck. f Mattglänzende grössere Kugeln im Keimbläschen.

#### Tafel III.

- Fig. 20. Theil des Eierstocks und des Wolffschen Körpers eines 42tägigen Hühnerembryo im Querdurchschnitt. a Epithel. b Epitheleinsenkungen mit einzelnen Primordialeiern. c Zellenreiches Stroma, Corticalschicht. d Lymphlücken. e Wolffscher Körper. Vergr. 50-60.
- Fig. 21. Eierstock eines neugeborenen Hühnchens im Querdurchschnitt. a, a Grössere, sich verästelnde Stromabalken. b Epithel. c, c Eingebettete Epithelpartieen. d, d Grössere Zellen, Primordialeier. e, e Kleinere Zellen, wahrscheinlich die späteren Follikelepithelzellen. f Ausgepinselte Räume. Vergr. 200.
- Fig. 22. Corvus corone, Ovarium; Stück eines senkrechten Durchschnitts. a Epithel. b Grössere Follikel. c Schlauchartige, mit kleinen und grösseren epithelialen Zellen gefüllte Räume. d Primordialfollikel. e Primordialeier. f Primordiale Follikelanlagen mit 2 Eizellen. Hartnack 2/7.

- Fig. 23. Kleiner Follikel eines Taubeneierstocks. a Epithel. b Molekularschicht. c Erste Dotterkugeln. d Keimbläschen. Hartnack 2/9.
- Fig. 24. Kleiner Follikel vom Huhn. *a* Epithel. *b* Molekularschicht. *c* Dotterkugeln. *x* Stelle, wo das Keimbläschen gewöhnlich liegt. *z* Anlage der Purkyne'schen Latebra. Vergr. 30.
- Fig. 25. Durchschnitt der Wandung eines 4 Mm. grossen Hühnerfollikels; Hartnack <sup>3</sup>/<sub>7</sub>.
   a Dotterkugeln. a<sub>1</sub> Molekuläre Dotterschicht. b Zona radiata. c Follikelepithel.
   d Epithelzelle mit feinen Härchen am Basalende. e Membrana propria folliculi.
   f Innere zellenreiche Lage der bindegewebigen Follikelwand. g Aeussere Lage.
   h Eierstocksepithel.
- Fig. 26. Durchschnitt der Wandung eines 45—47 Mm. grossen Hühnerfollikels; dieselbe Vergrösserung. b Dotterhaut. d Membrana propria folliculi. e Innere Lage der bindegewebigen Follikelwand. f Aeussere Lage. g Gefäss. Die übrigen Buchstaben wie in Fig. 25.
- Fig. 27. Durchschnitt der Wandung eines verödenden Follikels vom Huhn. a Dottermasse. b Epithel. c Papilläre, gefässhaltige Vorsprünge der Theca interna, f, welche zahlreiche Wanderzellen enthält. d Gefäss. e Starke bindegewebige Theca externa. g, g Zinnoberpartikelchen. Vergr. ca. 80.
- Fig. 28. Von der Oberfläche eines Froschovariums. a Rundliche epitheliale Zellengruppe, die erste Anlage der Eier und Follikelepithelzellen. b Kleinere derartige Zellenhaufen mit verschieden grossen Zellen, deren Kerne mitunter 2 Kernkörperchen führen. Die grösseren Zellen sind die Primordialeier. c, c Peritonealepithel. d Contouren grösserer Follikel. e, e Grenze des Peritonealepithels. Hartnack 2/7.
- Fig. 29. Hühnerembryo mit 6 Urwirbelpaaren. a Anfang des Rumpfes. b, b Naht des Medullarrohrs. C Chorda. d Kopfende des Primitivstreifs. Für das Uebrige vergleiche man den Text.
- Fig. 30. Hühnerembryo mit 11 Urwirbelpaaren. Bezeichnung wie in Fig. 29. eWucherungszone um den Primitivstreifen. S. auch den Text.

#### Tafel IV.

- Figg. 31-35 incl. Querschnitte durch den Embryo der Fig. 29 innerhalb des durch die Buchstaben x-z bezeichneten Gebietes. Fig. 31 entspricht dem am meisten caudalwärts gelegenen Querschnitte. Die übrigen folgen in der Richtung zum Kopfende hin. Viele der zwischenfallenden Schnitte sind nicht gezeichnet worden, da sie sich von den gezeichneten nicht wesentlich unterschieden. Md Medullarplatte. H H Hornblatt. M M Mittleres Keimblatt. D Darmdrüsenblatt (schematisch). a, b Urwirbelecke. c, d Seitenplattenwölbung. (In den ersten Figuren bis etwa Fig. 33 treten diese Bildungen noch nicht hervor; die Buchstaben bezeichnen hier nur die ihnen correspondirenden Stellen). A A Aortenlücke, resp. Aorta. x, x Urnierenhügel. C Chorda.
- Figg. 36 u. 37. Schnitte aus der zwischen x und z liegenden Region des Embryo der Fig. 30; Fig. 36 liegt näher dem Caudalende zu. z, z Zwischenstrang His. UW Urwirbel. OM Obere Seitenplatte. UM Untere Seitenplatte. Die übrige Bezeichnung wie in den Figg. 34-35.
- Fig. 38. Querschnitt durch das hintere Rumpfende eines Hühnerembryo vom 2. Tage; letzte deutliche Spur der gemeinsamen Urogenitalanlage. S, S Seröse Spalte. A Aorta. Vc Vena cardinalis. e, e Stellen, wo die Urogenitalanlage, x, bis zur serösen Spalte hinabreicht. Die übrigen Bezeichnungen entsprechen denen der Figg. 31-37.
- Fig. 39. Querschnitt desselben Hühnerembryo etwa 0,5 Mm. weiter nach vorn gelegen. v, v Horizontales Stück der Mittelplatten. Die übrige Bezeichnung wie vorhin.
- Fig. 40. Querschnitt desselben Embryo, ca. 4 Mm. weiter nach vorn als Fig. 39 gelegen. Die Seitenplattenwölbung ist nicht deutlich. Die Bezeichnung wie in Figg. 37, 38 und 39. f, f Zellenbrücken zwischen oberem und mittlerem Keimblatt.

- Fig. 44. Querschnitt von einem etwas älteren Embryo, ca. 36 Stunden; Mitte des Rumpfes. Zwischen Urnierenhügel, x, und Seitenplattenwölbung, c, befindet sich beiderseits eine schmale Spalte, die sich nach unten etwas erweitert, Beginn des Urnierenganges. Die zwischen m und m gelegenen Zellen, welche die seröse Spalte medianwärts begrenzen, bilden den vertikalen Theil der Mittelplatten. v Horizontaler Theil der letzteren. g, g Zarte spindelförmige Zellen, welche um diese Zeit zwischen den ursprünglichen Keimanlagen auftreten; späteres lockeres Bindegewebe.
- Fig. 42. Querschnitt der Rumpfmitte eines 40-45stündigen Embryo. Schluss des Urnierengauges, y. Die Zellen des verticalen Theiles der Mittelplatte nehmen bereits eine cylindrische Form an. Die sonstige Bezeichnung wie vorhin.
- Fig. 43. Querschnitt der Rumpfmitte eines ca. 55-60stündigen Embryo. a Keimepithel (verticaler Theil der Mittelplatten). y Urnierengang, tiefer herabgerückt und in den leicht lateralwärts vorspringenden Sexualwall eingebettet. S Peritonealhöhle. Die übrige Bezeichnung wie vorhin. Die Figg. 34-43 incl. sind etwa 480 mal vergrössert.

## Tafel V.

- Fig. 44. Vorderster Abschnitt des Wolff'schen Ganges mit seiner Umgebung; Flächenansicht. Hühnerembryo vom 4. Tage. Vergr. ca. 450. y Wolff'scher Gang. a Blindes vorderes Ende desselben. z Müller'scher Gang (das vordere Ende desselben war am Präparat nicht deutlich zu sehen). b, b Glomeruli. c Kurzer dicker Ausläufer des Wolff'schen Ganges. d Schmaler Ausläufer. e und l Auftreibungen des vorderen Abschnittes vom Wolff'schen Gange, wahrscheinlich beginnende Seitensprossen.
- Fig. 45. Querschnitt des Sexualwalls mit erster Anlage des Wolff'schen Körpers und der Keimdrüse. Hühnerembryo von 88 Stunden; vorderer Rumpfabschnitt. Vergr. 450. a, a Keimepithel. y Wolff'scher Gang. b, b Seitliche Sprossen desselben, erzeugt durch das gegenseitige Ineinanderwachsen des Gangepithels und der bindegewebigen Grundlage des Sexualwalles. E Keimdrüsenanlange; ob Eierstock oder Hoden ist hier noch nicht zu entscheiden. Mp Lücke im Bindegewebslager für einen Glomerulus. Vc Vena cardinalis. v Kleine Vene.
- Fig. 46. Querschnitt durch den hinteren Rumpftheil eines 88stündigen Hühnerembryo. Vergr. 50. Md Medullarrohr. C Chorda. A Aorta. Vc Vena cardinalis. D Enddarm mit seinem Mesenterium. S Peritonealhöhle. Al Allantois. F Anlage der hinteren Extremitäten. WK Sexualwall mit der ersten Anlage des Wolff'schen Körpers. y Querschnitt des Wolff'schen Ganges mit 2 Seitensprossen. x Nierencanal. a Keimepithel.
- Fig. 47, 48 und 49. Drei auf einander folgende Querschnitte eines Hühnerembryo von 99 Stunden. Vorderster Abschnitt des Sexualwalles. Vergr. 50. (In allen 3 Figuren sind die Blutkörperchen im Aortenquerschnitt etwas zu gross gezeichnet.) Fig. 47 ist aus 2 auf einander folgenden Schnitten combinirt. Die rechte Seite mit den Buchstaben Mp, z (a) und F entspricht dem vordersten Querschnitt. Links ist der entsprechende Sexualwall des nächst hinteren Querschnitts eingezeichnet. Die beiden Schnitte 48 und 49 zeigen auf beiden Seiten, vielleicht wegen einer geringen Schräglage, die unmittelbar auf einander folgenden Stufen der Entwicklung des Müller'schen Ganges. In allen 3 Figuren bedeutet: Md Medullarrohr. CChorda. Mp Malpighi'sches Körperchen. A Aorta. a Keimepithel. z u. z1 den Müller'schen Gang, resp. die Einstülpung des Keimepithels zur Bildung desselben. v, v Venendurchschnitte. y Querschnitte des Wolff'schen Ganges. F (Fig. 47) Anlage der vorderen Extremitäten. D Mesenterium mit doppelt durchschnittenem Darm. m, m (Fig. 48 u. 49) Mesenterium. y1 (Fig. 49) Seitenzweig des Wolffschen Ganges. Fig. 50. Querschnitt des Sexualwalls mit dem Wolffschen Körper, Müller'schem Gange und der Anlage des Ovariums, combinirt aus den Zeichnungen zweier Präparate,

172

von denen das eine den Wolff'schen Körper mit der Einstülpung des Müller'schen Ganges, das andere einen ziemlich gleich entwickelten Wolff'schen Körper mit der Eierstocksanlage zeigte. Vergr. 460. Hühnerembryo vom Ende des vierten Brüttages, derselbe wie in Fig. 49. WK Wolff'scher Körper; seine Quercanälchen im Durchschnitt. y Querschnitt des Wolff'schen Ganges.  $a_1$  u. a Verdicktes Keimepithel auf der dem Müller'schen Gange benachbarten Partie des Sexualwalles sowie auf dem Eierstockshügel. z Müller'scher Gang, im Zusammenhange mit dem Keimepithel. E Eierstockshügel. 0, 0 Primordialeier. m Mesenterium. L Seitliche Bauchwand.

- Fig. 54-56 incl. Querschnitte durch das Beckenende eines Hühnerembryo von 99 Stunden. Fig. 54 hinterster, Fig. 56 vorderster Schnitt. Vergr. ca. 50.
- Fig. 51. A Aorta. Vc Vena cardinalis. S Blindes hinteres Ende des Peritonealsackes, linksseitiger Zipfel, mit Bruchstücken vom Keimepithel. Cl Cloake. y Hinterstes Ende der Wolffschen Gänge in die beiden Cloakenschenkel übergehend. Man sieht auf die hintere Wandfläche der beiden Cloakenschenkel.
- Fig. 52. A, Vc, S, S, Cl, y, wie vorhin. a, a Keimepithel. Al Allantois. x Nierencanal aus dem Beckenende des Wolffschen Ganges hervorgehend. D Sanfte Ausbiegung der dorsalen Cloakenwand, erste Spur des Darmlumens. (Das Keimepithel, a, liegt normaler Weise der Wand des Cloakenschenkels dicht an, hat sich aber bei den hier gezeichneten Präparaten, wohl in Folge der Erhärtung oder der Schnittführung, etwas abgelöst, so dass nun ein freier Raum zwischen beiden Theilen erscheint.)

## Tafel VI.

- Fig. 53. Dritter Querschnitt von seiner hinteren Fläche gesehen. Bezeichnung wie vorhin. Taf. V, Fig. 54 und 52. w, w Vordere Wand der beiden Cloakenschenkel. Indem diese beiden hier wulstartig in den Cloakenraum vorspringenden Wandmassen mehr nach vorn hin sich vereinigen, bekommt die Cloake ihre obere Wand und wird der Darm von der Allantois abgeschlossen.
- Fig. 54. Dritter Querschnitt von seiner vorderen Fläche gesehen (die andere Seite der Fig. 53). Das Keimepithel, a, umkreist in der rechten Hälfte der Figur den Querschnitt des Wolff'schen Ganges. Für das Uebrige vergl. Fig. 54-53.
- Fig. 55. Vierter Querschnitt unmittelbar an Fig. 54 sich anlehnend. *P* Plica urogenitalis. *d* Trennungsstelle zwischen Allantois und Darm; die anderen Buchstaben wie vorhin.
- Fig. 56. Fünfter Querschnitt. Beide Zipfel des Beckentheils der serösen Höhle sind vereinigt; der Darm ist von der Allantois vollständig getrennt. Das Keimepithel, a, überzieht die Plica urogenitalis sowohl an der lateralen als auch an der medialen Fläche. f Ausbuchtung des Wolff'schen Ganges. Das Uebrige wie vorhin.
- Fig. 57. Querschnitt durch den hinteren Rumpftheil eines männlichen Hühnerembryo von 8 Tagen, ca. 20 Mal vergrössert. Md Medulla. m Muskelbündel. C Chorda mit der Anlage eines definitiven Wirbels. A Aorta. Vc Vene. D Darm. b Knorpelstreifen. P Plica urogenitalis, enthält den Nierencanal, x, den Wolff'schen Gang, y, und den Müller'schen Gang, z.
- Fig. 58. Wolff'scher Körper mit seinen nächsten Umgebungen von einem 7tägigen Hühnerembryo, Querschnitt, ca. 450 Mal vergr. L Seitliche Bauchwand. m Mesenterium. A Aorta. Vc Vene. G Ganglienanlagen. b Vene an der Basis des Wolff'schen Körpers. x Anlage der Niere. U Urnierentheil des Wolff'schen Körpers. Mp Malpighi'sche Körperchen. y Querschnitt des Wolff'schen Ganges. z Müller'scher Gang. H Hoden, noch mit einer dünnen Lage von Keimepithel bekleidet. NH Nebenhodentheil des Wolff'schen Körpers mit Querschnitten kleiner Canälchen.
- Fig. 59. Innere Geschlechtstheile eines menschlichen weiblichen Fötus von 9 Cm. Länge, 10 mal vergrössert. O Ovarium. Z Tube. O. abd. Ostium abdominale der Tube. E Epoophoron (Nebenhodentheil des Wolff'schen Körpers). U Paroophoron (Ur-

nierentheil des Wolff'schen Körpers). Y Wolff'scher Gang sich weiter abwärts verlierend; die Lage desselben ist noch durch ein verdichtetes Gewebe angedeutet, das sich mit dem verdichteten Bindegewebe um die Tube vereinigt. Mp Malpighi'sches Körperchen.

- Fig. 60. Die inneren Geschlechtstheile eines männlichen Menschenfötus von 9 Cm. Länge. Vergr. 8. H Hoden. E Epididymis (Nebenhodentheil des Wolff'schen Körpers). U Paradidymis (Giraldès' Organ, Urnierentheil des Wolff'schen Körpers). G Gefässführendes Bindegewebsbündel. Y Vas deferens (Wolff'scher Gang).
- Fig. 61. Querschnitt des Eierstocks von einem 4wöchentlichen Kalbe, etwa 6 mal vergrössert. E Epoophoron.
- Fig. 62. Ein Theil der Canäle des Epoophorons der Fig. 61, 300 Mal vergrössert.

## Berichtigungen.

p. 42, Zeile 4 von oben, statt »Eikapsel« lies »Eierstockskapsel«.

- p. 27, Zeile 4 von unten, statt »Austritt« lies »Platzen«.
- p. 27, Zeile 42 von unten, statt »in welcher . . . sind« lies »in welchen . . . ist«.
- p. 50, Zeile 9 von unten, statt »drüsig« lies »drusig«.

