

Vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Eihäute und der Placenta : mit besonderer Berücksichtigung des Menschen Lehrbuch für Studierende und Ärzte / von Otto Grosser.

Contributors

Grosser, Otto, 1873-1951.

Publication/Creation

Wien : Wilhelm Braumüller, 1909.

Persistent URL

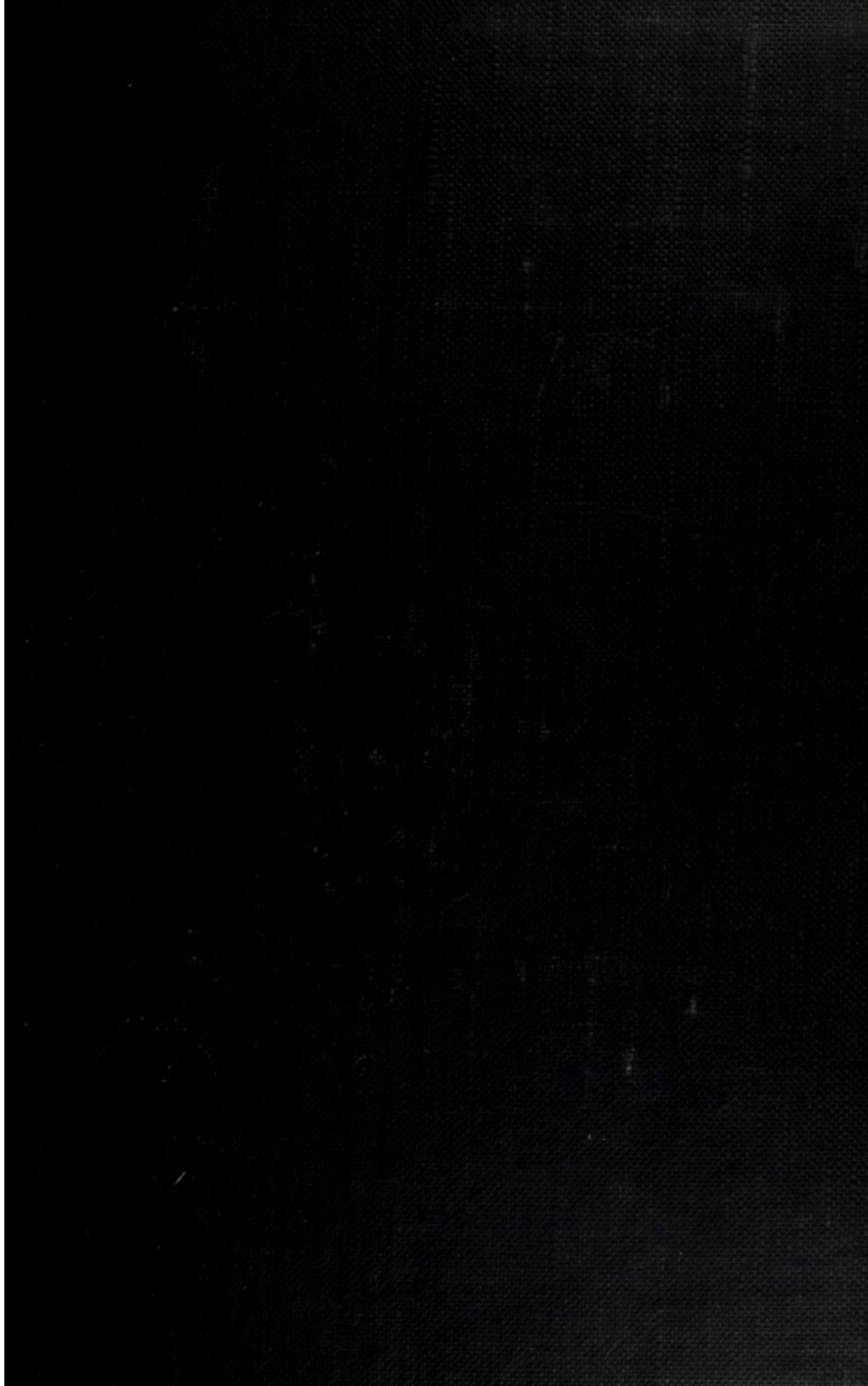
<https://wellcomecollection.org/works/a8vbbvfw>

License and attribution

Conditions of use: it is possible this item is protected by copyright and/or related rights. You are free to use this item in any way that is permitted by the copyright and related rights legislation that applies to your use. For other uses you need to obtain permission from the rights-holder(s).



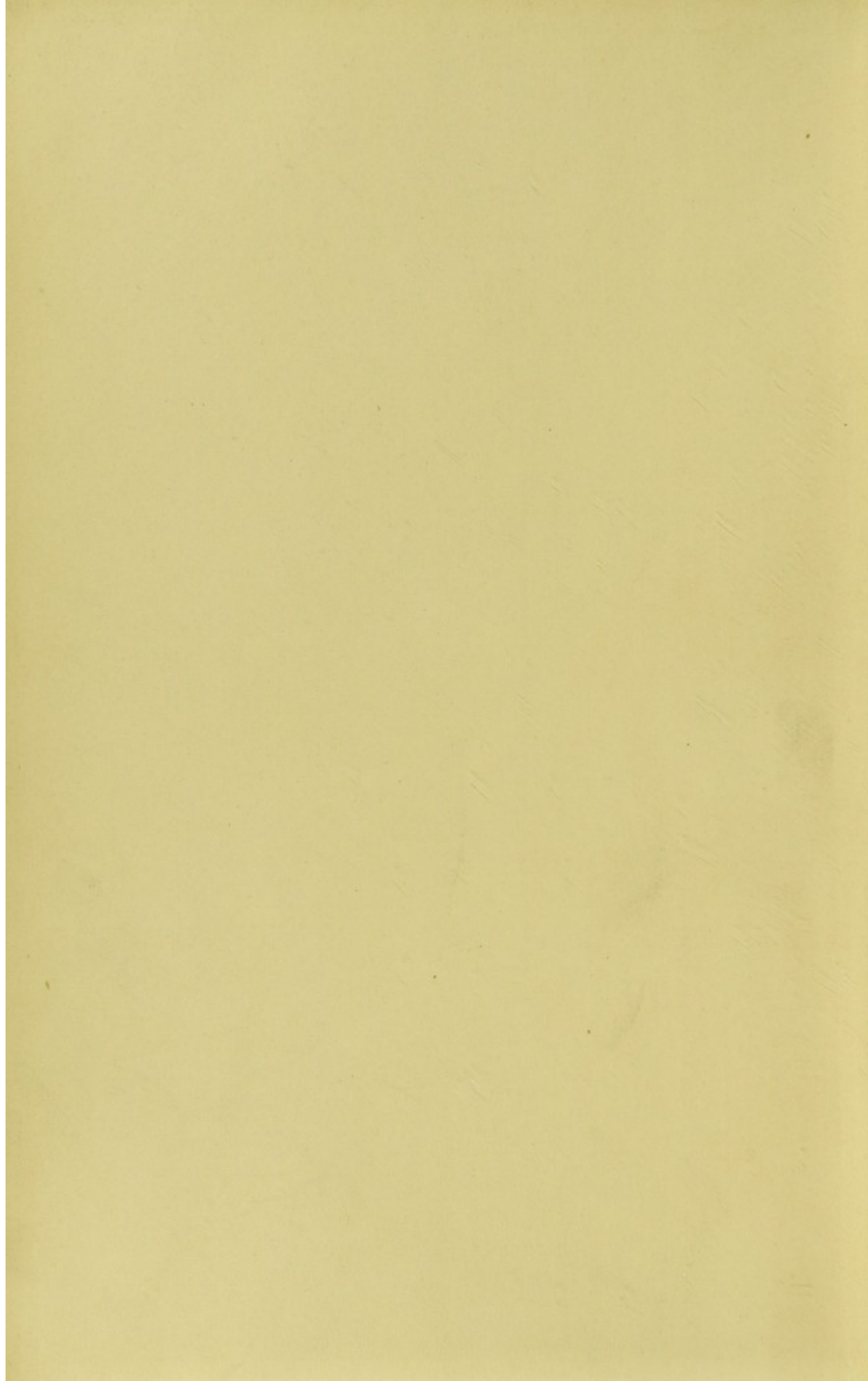
Wellcome Collection
183 Euston Road
London NW1 2BE UK
T +44 (0)20 7611 8722
E library@wellcomecollection.org
<https://wellcomecollection.org>





22500565288

Med
K7695



PROF. DR. OTTO GROSSER

VERGLEICHENDE ANATOMIE UND ENTWICKLUNGSGESCHICHTE
DER
EIHÄUTE UND DER PLACENTA



Digitized by the Internet Archive
in 2016

<https://archive.org/details/b28106854>

VERGLEICHENDE ANATOMIE UND
ENTWICKLUNGSGESCHICHTE DER
EIHÄUTE UND DER PLACENTA

MIT BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG
DES MENSCHEN

LEHRBUCH FÜR STUDIERENDE UND ÄRZTE

VON

DR. OTTO GROSSER

A. Ö. PROFESSOR FÜR ANATOMIE IN WIEN

MIT 210 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 48 ABBILDUNGEN AUF
VI CHROMOLITHOGRAPHIERTEN TAFELN



WIEN UND LEIPZIG

WILHELM BRAUMÜLLER

K. U. K. HOF- UND UNIVERSITÄTS-BUCHHÄNDLER

1909

UNIVERSITY
COLLEGE,
LONDON.

Alle Rechte, insbesondere das Übersetzungsrecht, vorbehalten.

847033

WELLCOME INSTITUTE LIBRARY	
Coll.	WelMcMac
Coll.	
No.	Q5

V o r w o r t.

Eine zusammenhängende Darstellung der Entwicklung der Eihäute und der Placentation speziell für den Menschen unter Berücksichtigung der Frühstadien der Eihautentwicklung existiert bisher nicht. Die ersten Entwicklungsvorgänge beim Menschen sind allerdings nicht bekannt; aber die hierüber aufgestellten Hypothesen sind nur verständlich, wenn verschiedene Typen der Säugetierentwicklung nebeneinander gestellt werden, und auch die Placentabildung kann heute aus dem vorliegenden menschlichen Material allein kaum zusammenhängend erschlossen werden. Überall drängt sich der Vergleich mit dem Tiere auf und muß in einer Erörterung der gesicherten und der nur erschlossenen Vorgänge einen breiten Raum einnehmen. Damit sind die Grundzüge vorliegender Darstellung gegeben; sie sind aus den Vorlesungen hervorgegangen, welche der Verfasser seit einer Reihe von Jahren über diesen Gegenstand gehalten hat.

Der frühe Zeitpunkt, in dem die Differenzierung der Eihäute bei vielen Säugetieren einsetzt, machte auch die Aufnahme der Keimblattlehre, wenigstens in den Hauptzügen, erforderlich. Daß auch die Sauropsiden eine, wenn auch möglichst gekürzte, Besprechung erfahren, mag damit begründet werden, daß sie als leicht zugängliches Material am ehesten den Ausgangspunkt für einen Anschauungsunterricht in der Keimblatt- und Eihautlehre, etwa in einem embryologischen Praktikum, bilden können.

Andererseits wird heute auch von gynäkologischer Seite sehr viel über Placentation gearbeitet, sowohl anatomisch als experimentell. Auch für solche Arbeiten möchte dieses Buch ein Führer sein, der gestattet, von vornherein über die Ausführbarkeit eigener Arbeiten zu orientieren und weiterhin sie zu kontrollieren. Demgemäß ist die Placentation der Haus- und Laboratoriumstiere etwas eingehender behandelt, und zwar nicht nur in den theoretisch, für die Beurteilung menschlicher Verhältnisse, wichtigen Frühstadien, sondern auch in späteren Abschnitten der Entwicklung.

Von zusammenfassenden Darstellungen des Stoffes wurden hauptsächlich das Hertwig'sche Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre (mit den bezüglichen Kapiteln von R. Hertwig, O. Hertwig, Schauinsland und Strahl) sowie die Lehrbücher der Entwicklungsgeschichte von O. Schultze und R. Bonnet benützt. Die im Text beigegeführten Literaturangaben beabsichtigen nicht, erschöpfend zu sein, sondern nur die Möglichkeit eigener Orientierung und weiterer Verfolgung des Gegenstandes zu bieten. Nur die Literatur der letzten fünf Jahre ist ziemlich vollständig aufgenommen.

Mit Rücksicht auf die angestrebten Ziele mußte besonderes Gewicht auf die Illustrationen gelegt werden. Manche Abschnitte gleichen vielleicht mehr einem Atlas als einem Lehrbuch, da der Text immer nur auf das Wichtige beschränkt wurde; doch kann hierin wohl kaum ein Nachteil erblickt werden. Womöglich wurden Originalbilder gegeben, auch da, wo vollkommene Abbildungen bereits in der Literatur existieren. Jeder Fachmann wird an sich schon die Erfahrung gemacht haben, daß gewisse typische Bilder, die von einem Werk in das andere übernommen werden, schließlich mitsamt den ihnen eigentümlichen, individuellen Zügen zu einem festen Begriff erstarren, von dem auch das zufällige Beiwerk nur schwer gelöst werden kann. Es mag daher berechtigt erscheinen, auch das schon oft Gezeichnete neu aufzunehmen.

Die mikroskopischen Bilder sind fast durchwegs Mikrophographien, deren Kopien überarbeitet wurden — ein Verfahren, das mit großer Naturtreue gefällige und klare Darstellung verbindet, wie sie durch die Photographie allein nie erreicht werden kann.

Besonderen Dank ist der Verfasser den Herren schuldig, die sich um die Ausstattung des Werkes bemüht haben, so vor allem dem akademischen Maler Herrn B. Keilitz, von dessen bekannter Meisterhand sämtliche Figuren stammen, dann dem Herrn Verleger, der auf alle Wünsche betreffs der Ausstattung auf das bereitwilligste einging, und der photographischen Kunstanstalt von A. Krampolek in Wien, welche die gewiß meist ausgezeichneten Klischees geliefert hat.

Wien, im April 1908.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Systematische Übersicht der Wirbeltiere	IX
Einleitung	1
I. Kapitel: Keimblätter und Eihäute der Sauropsiden	8
II. Kapitel: Keimblätter und Eihäute der Säugetiere	33
1. Abschnitt: Differenzierung der Keimblätter vor dem Auftreten des Amnion; Amnionbildung durch Faltung	39
2. Abschnitt: Entwicklung von Amnionhöhle (und Dottersackkolumen) durch Dehiscenz innerhalb einer soliden Anlage (Igeltypus)	52
3. Abschnitt: Erste Entwicklungsvorgänge bei typischer Blätterumkehr	63
4. Abschnitt: Erste Entwicklungsvorgänge bei den Primaten (Mensch und höhere Affen)	76
III. Kapitel: Die Placentation	89
A. Semiplacentae (Placentae appositae)	104
a) Semiplacenta diffusa. Typus: das Schwein	104
b) Semiplacenta multiplex der Wiederkäuer	110
B. Placentae verae (conjugatae)	118
a) Placenta zonaria. Typus: die meisten Carnivoren	118
Hund	118
Katze	125
b) Placenta discoidalis	133
1. Rodentia	134
Kaninchen	135
Maus und Ratte	145
Meerschweinchen	162
2. Insectivora	175
3. Chiroptera	179
4. Primates	184
C. Die menschliche Placentation	188
1. Die normale Uterusschleimhaut und die menstruellen Erscheinungen an derselben	188
2. Zeitlicher und örtlicher Verlauf der Befruchtung und der ersten Entwicklungsvorgänge	199
3. Die Implantation	202
4. Einteilung der Decidua. Die Decidua vera (parietalis)	204
5. Trophoblast, intervillöser Raum und Syncytium. Die Chorionzotten. Einteilung des Chorions	213

	Seite
6. Decidua basalis und Umlagerungszone; Decidua marginalis und capsularis	228
7. Die reifende Placenta; zur Biologie des placentaren Stoff- wechsels	239
8. Die reife Nachgeburt	259
Placenta	260
Chorion	269
Amnion	270
Fruchtwasser	271
Nabelschnur	271
Dottersack	276
9. Der Uterus post partum	280
Literatur über menschliche Placentation	285
Schlußübersicht über die Placentation der Säugetiere	290
Erklärung der Figuren auf Tafel I—VI	295
Register	299

Systematische Übersicht der Wirbeltiere (Vertebrata).

1. Unterabteilung: **Acrania** (Leptocardii); *Amphioxus lanceolatus*, der Lanzettfisch.
2. Unterabteilung: **Craniota**.

I. Gruppe: **Anamnia** (Tiere ohne Eihäute); Ichthyopsida.

1. Klasse: **Pisces**, Fische.

1. Ordnung: **Cyclostomi** (Marsipobranchii), Rundmäuler. *Petromyzon* mit der Larvenform *Ammocoetes*, *Myxine* und *Bdellostoma*.
2. Ordnung: **Selachii** (Chondropterygii), Selachier.
Squalides, Haifische. *Scyllium canicula*, Hundshai. *Carcharias glaucus*, Menschenhai. *Mustelus laevis*, Glatthai. *Acanthias vulgaris*, Dornhai.
Rajides, Rochen. *Raja oxyrhynchus*; *Torpedo marmorata*, Zitterrochen.
3. Ordnung: **Ganoidi**, Schmelzschupper.
Acipenser sturio, Stör.
4. Ordnung: **Teleostei**, Knochentfische.
Syngnathus acus, Seenadel. *Hippocampus antiquorum*, Seepferdchen.
Zoarces viviparus, Anableps.
5. Ordnung: **Dipnoi**, Lungenfische.

2. Klasse: **Amphibia**, Lurche.

1. Ordnung: **Apoda**, *Gymnophiona*, Blindwühler.
Coecilia (Ichthyophis) annulata.
2. Ordnung: **Urodela**, Caudata, Schwanzlurche.
Proteus anguineus, Grottenolm. *Triton cristatus*, Wassermolch. *Salamandra maculosa*, gefleckter Erdsalamander. *S. atra*, schwarzer Alpensalamander.
3. Ordnung: **Anura**, Batrachia, schwanzlose Lurche.
Pipa dorsigera, Wabenkröte. *Rana esculenta*, grüner Grasfrosch. *Rana temporaria*, brauner Grasfrosch. *Rhinoderma Darwini*. *Bufo vulgaris*, gemeine Kröte.

II. Gruppe: **Amniota**. (Tiere, die während der Entwicklung Amnion, Chorion und Allantois besitzen).

1. Klasse: **Sauropsida**.

1. Unterklasse: **Reptilia**.

1. Ordnung: **Saurii**, Echsen.

Unterordnung *Rhynchocephala*. *Hatteria (Sphenodon) punctata*, Brückenechse.

Unterordnung *Crassilingua*. *Platydictylus mauritanicus*, Gecko.

Unterordnung *Brevilinguia*. *Anguis fragilis*, Blindschleiche. *Seps chalcides*, *Gongylus ocellatus*.

Unterordnung *Fissilinguia*. *Lacerta agilis*, gemeine Eidechse. *L. viridis*, *muralis* und *vivipara*.

2. Ordnung: *Ophidii*, Schlangen. *Tropidonotus natrix*, Ringelnatter. *Vipera berus*, Kreuzotter. *V. ammodytes*, Sandvipere.

3. Ordnung: *Chelonia*, Schildkröten.

4. Ordnung: *Crocodylia* (*Loricata*), Krokodile.

2. Unterklasse: **Aves**, Vögel.

2. Klasse: **Mammalia**, Säugetiere.

1. Unterklasse: **Monotremata**, Kloakentiere.

Ornithorhynchus paradoxus, Schnabeltier. *Echidna hystrix*, Schnabeligel.

2. Unterklasse: **Marsupialia**, Beuteltiere (zugleich *Aplacentalia*).

Didelphys virginiana, Opossum. *Dasyurus viverrinus*, Beutelmarder. *Perameles nasuta*, Beuteldachs. *Macropus (Halmaturus) giganteus*, Riesenkänguruh.

3. Unterklasse: **Placentalia**.

A. Adeciduata.

1. Ordnung: *Cetacea*, Walfische.

2. Ordnung: *Edentata*, Zahnarme. (Darunter auch einige *Deciduata*.)
Myrmecophaga jubata, Ameisenbär. *Manis javanica*, Schnuppentier. *Dasyurus novemcinctus*, langschwänziges Gürteltier. *Bradypus tridactylus*, Faultier (Ä).

3. Ordnung: *Perissodactyla*, Unpaarzeher.

Tapirus indicus, Schabrackentapir. *Rhinoceros indicus*, indisches Nashorn. *Equus caballus*, Pferd. *Equus asinus*, Esel.

4. Ordnung: *Artiodactyla*, Paarzeher.

1. Unterordnung: *Bunodonta* (*Pachydermata*).

Sus scropha, Schwein. *Hippopotamus amphibius*, Nilpferd.

2. Unterordnung: *Selenodonta*, Wiederkäuer.

Camelus dromedarius und *bactrianus*, Kamel. *Cervus elaphus*, Edelhirsch. *Cervus capreolus*, Reh. *Camelopardalis giraffa*, Giraffe. *Ovis aries*, Schaf. *Capra hircus*, Ziege. *Bos taurus*, Hausrind.

5. Ordnung: *Sirenia*, Seekühe.

B. Deciduata.

6. Ordnung: *Proboscidea*, Rüsseltiere.

Elephas indicus und *africanus*.

7. Ordnung: *Lamnugia*, Klippschliefer.

Hyrax capensis und *syriacus*.

8. Ordnung: *Rodentia*, Glires, Nagetiere.

Familie *Leporidae*, Hasen. *Lepus timidus*, Feldhase. *Lepus cuniculus*, Kaninchen.

Familie *Muridae*, Mäuse. *Mus decumanus*, Wanderratte. *Mus musculus*, Hausmaus. — Nahe verwandt Familie *Arvicolidae*, Feldmäuse, Wühlmäuse.

Familie *Sciuridae*, Eichhörnchen (*Sciurus vulgaris*). *Spermophilus citillus*, Ziesel.

Familie *Subungulata*, Halbhufer. *Cavia cobaya*, Meerschweinchen.

9. Ordnung: *Carnivora*, *Ferae*, Raubtiere.
 - Familie *Canidae*, Hunde.
 - Familie *Ursidae*, Bären.
 - Familie *Viverridae*, Zibetkatzen.
 - Familie *Mustelidae*, Marder.
 - Familie *Hyaenidae*, Hyänen.
 - Familie *Felidae*, Katzen.
10. Ordnung: *Pinnipedia*, Flossenfüßler.
 - Familien *Phocidae*, Seehunde und *Trichechidae*, Walrosse.
11. Ordnung: *Insectivora*, Insektenfresser.
 - Familie *Erinaceidae*. *Erinaceus europaeus*, Igel.
 - Familie *Soricidae*, Spitzmäuse. *Sorex vulgaris*, *S. araneus*.
 - Familie *Talpidae*, Maulwürfe. *Talpa europaea*.
 - Familie *Tupajidae*. *Tupaja javanica*.
12. Ordnung: *Chiroptera*, Handflügler, Fledermäuse.
 1. Unterordnung: *Frugivora*, *Megachiroptera*.
 - Pteropus edulis*, fliegender Hund, Kalong.
 2. Unterordnung: *Insectivora*, *Microchiroptera*.
 - Familie *Vespertilionidae*. *Vespertilio*, *Vesperugo*.
 - Familie *Rhinolophidae*. *Rhinolophus*, Hufeisennase.
13. Ordnung: *Prosimiae*, Halbaffen.
 - Familie *Tarsiidae*. *Tarsius spectrum*, Gespenstmaki.
 - Familie *Lemuridae*. *Stenops gracilis*, *Lemur varius*.
14. Ordnung: *Primates*, *Pitheci*, *Simiae*, Affen.
 1. Unterordnung: *Arctopitheci*. *Hapale Jacchus*, Seidenäffchen.
 2. Unterordnung: *Platyrrhini*, Plattnasen, amerikanische Affen.
 - Cebus*, *Mycetes*, *Aluata*.
 3. Unterordnung: *Catarrhini*, Schmalnasen, Affen der alten Welt.
 - Familie *Cynocephalidae*, Paviane. *Cynocephalus*.
 - Familie *Cercopithecidae*, Meerkatzen. *Cercopithecus*, *Macacus*.
 - Familie *Semnopithecidae*, Schlankaffen. *Semnopithecus*.
 - Familie *Anthropomorphae*, Menschenaffen. *Gibbon* (*Hylobates*), *Orang*, *Gorilla*, *Schimpanse*.
 - Homo sapiens*, Mensch.

Einleitung.

Zum Schutze des sich entwickelnden, sehr leicht verletzlichen Embryo finden wir bei allen Wirbeltieren Umhüllungen des Eies, welche demselben vom mütterlichen Organismus beigegeben werden. Sie stammen teils aus dem Ovarium und sind dann rasch vergänglich, wie die Zona pellucida der Säugetiereier, teils werden sie von eigenen Drüsen, in der Regel des Eileiters, beigegeben und dann als Schalenbildungen oder bei manchen Formen, wie bei den Amphibien, als Eihüllen oder Gallerthüllen bezeichnet. Naturgemäß kommen diese Schalen hauptsächlich bei eierlegenden Wirbeltieren vor. Sie bergen den Embryo verschieden lange Zeit. Während einzelne Fische, namentlich Amphioxus, die Petromyzonten und manche Teleostier, ferner die Amphibien frühzeitig ihre Schale sprengen, schlüpfen Selachier, Reptilien und Vögel hoch entwickelt, oft äußerlich fast nur durch die Größe von den Eltern verschieden, aus dem Ei. Der Zeitpunkt des Ausschlüpfens hängt mit dem Dotterreichtum der Eier zusammen; erst bis der Dotter verarbeitet und in Zellen zerlegt oder von der Leibeswand umwachsen und in den Organismus aufgenommen ist, kann das junge Tier sich frei bewegen. Dementsprechend verlassen Tiere mit geringer Dottermenge die Eihüllen viel früher als solche mit großer Dottermenge.

Fast alle Wirbeltiere mit Ausnahme der Säugetiere (aber auch von diesen die niedrigste Gruppe, die Monotremen) legen Eier, sind ovipar; doch kommen anderseits in fast allen Klassen auch lebend gebärende, vivipare Formen vor. Bei den letzteren machen die Eier ihre Entwicklung im Eileiter, respektive Uterus durch. Wiederholt finden sich dann eigene Einrichtungen, welche diese Entwicklung ermöglichen (vgl. hierüber die Einleitung des Kapitels über Placentation). Vivipar sind z. B. unter den Haifischen der Menschenhai (*Carcharias*), der Dornhai (*Acanthias*), unter den Rochen der Zitterrochen (*Torpedo*), unter den Knochenfischen *Anableps* und *Zoarcas*, unter den Amphibien die Salamandrin (*Salamandra maculata* und *atra*), unter den Reptilien eine Reihe von Sauriern, so die einheimische lebend gebärende Eidechse (*Lacerta vivipara*), ferner die Blindschleiche (*Anguis fragilis*), dann die südeuropäischen Formen *Seps chalcides* und *Gongylus ocellatus*; auch unter den Ophidiern finden sich lebend gebärende, wie die Vipern (Kreuzotter und Sandvipern, *Vipera berus*

und ammodytes). Auch der fossile Ichthyosaurus war vivipar, denn man hat wiederholt fossile Skelette erwachsener Tiere gefunden, in deren Abdominalregion das Skelett eines kleinen Individuums eingelagert ist. Die Reptilien zeigen übrigens die verschiedensten Übergänge zwischen den beiden Gruppen, und bei sehr vielen, so auch den für embryologische Untersuchungen meist verwendeten einheimischen Eidechsen (Zaun-, Smaragd- und Mauereidechse, *Lacerta agilis*, *viridis* und *muralis*) und Schlangen (Ringelnatter, *Tropidonotus natrix*, und die übrigen ungiftigen einheimischen Schlangen) machen die Eier einen Teil der Entwicklung im Eileiter durch, und die frisch abgelegten Eier enthalten bereits Embryonen mit rotem

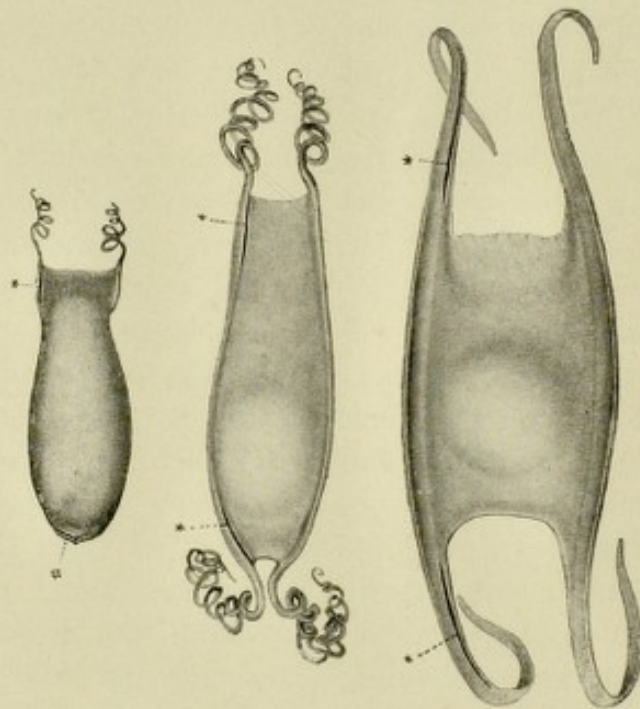


Fig. 1—3.

Eier in der Hornschale von verschiedenen Selachiern (*Pristiurus melanostomus*, *Scyllium catulus* und *Raja oxyrhynchus*).

Bei * die Schlitz, welche die Kommunikation des Seewassers ermöglichen. Fig. 1 in $\frac{2}{3}$ n. Gr., Fig. 2 in $\frac{1}{3}$, Fig. 3 in $\frac{2}{9}$ n. Gr.

Blut und pulsierendem Herzen. Diese Arten werden als ovovivipar bezeichnet. Lebend gebärende Vögel gibt es nicht; das Herumtragen der sich entwickelnden Eier würde diese sehr beweglichen Tiere zu sehr belasten. Die Eier werden immer nach ihrer Loslösung aus dem Eierstock rasch abgelegt und so kommt es, daß in dem frisch gelegten Vogelei nur die allerersten Entwicklungsvorgänge, z. B. die Furchung, abgelaufen sind. Auch wird bei den Vögeln immer nur ein Ei auf einmal reif, das nächste erst nach der Ablage des vorhergehenden, während man bei den Eidechsen gelegentlich über zwanzig, bei der Ringelnatter bis gegen hundert auf annähernd der gleichen Entwicklungsstufe stehende Eier in den Eileitern (Uterushörnern) findet.

Im einzelnen bieten die Schalenbildungen mancherlei des Interessanten. Bei vielen Fischen stellen sie nur eine pergamentartige kugelige Hülle dar; dagegen besitzen sie bei den eierlegenden Selachiern (Fig. 1—3) hornartige Konsistenz und eine, namentlich bei den großen Rochen oft sehr bedeutende Dicke. Gewöhnlich vierseitig, in vier Zipfel ausgezogen und in Fäden, welche zur Befestigung an Wasserpflanzen und anderen Unebenheiten des Meeresgrundes dienen, verlängert, manchmal (*Pristiurus*) an einem Ende abgerundet, nur an dem andern mit Fäden versehen, besitzen diese Eier an den Ecken Schlitze (in der Figur mit * bezeichnet), welche eine Zirkulation des Seewassers im Innern der Schale gestatten und dem reifen Embryo das Sprengen der Schale ermöglichen. Die Schalen werden von eigenen Drüsen der Eileiter nach einem ziemlich komplizierten Mechanismus gebildet. (Widakowich 1905, Ztsch. wiss. Zool.) Eine einzige dünne kautschukblattähnliche Hornschale umgibt gleichzeitig sämtliche Eier eines Uterus der lebend gebärenden Formen wie *Acanthias*. Bei Amphibien kommen gallertartige Hüllen, die ein Mehrfaches des eigentlichen Eidurchmessers erreichen, vor; bei Tritonen dienen sie gleichzeitig zum Ankleben der einzelnen Eier an Wasserpflanzen, bei Anuren zur Verbindung der Eier untereinander zu größeren Gruppen, und zwar zu langen Schnüren bei den Kröten, zu Klumpen bei den Fröschen. Die Gallerthülle wird von dem zur Laichzeit stark verdickten, wie gequollen aussehenden Eileiter abgesondert. Kalkhaltig sind die äußeren Eischalen der Sauropsiden¹⁾, doch ist bei den meisten Reptilien der Kalkgehalt nicht hinreichend, um die Schale hart zu machen (weichschalige Eier). Bei lebend gebärenden Reptilien sind diese Schalen sehr zart, hornartig (z. B. *Vipera*), oder sie fehlen ganz (*Seps*). Geckonen, Krokodile, die meisten Schildkröten und die Vögel besitzen „hartschalige“ Eier. Innerhalb der harten Kalkschale findet sich noch eine zweite pergamentartige Haut, die Schalenhaut. Auch für diese Eihüllen bestehen eigene Schalendrüsen im Eileiter. (Eine Abbildung siehe z. B. in Duval, Atlas de l'Embryologie du poulet.) Unter den Säugetieren legt die tiefststehende Klasse, die der Monotremen, Eier mit einer aus Keratin bestehenden Schale. Das Ei wird nach der Ablage sofort in die Bruttasche, die sich an der Bauchseite des Muttertieres befindet, gebracht und hat zu dieser Zeit (bei *Echidna*) die Größe von 16 : 18 mm. Auch bei einigen lebend gebärenden Säugern wird vom Eileiter auf das Ei eine Gallerthülle abgeschieden (Marsupialier, Pferd, Maulwurf, Kaninchen)²⁾.

¹⁾ Behufs leichter Eröffnung der Schale besitzt der reife Embryo vielfach einen sogenannten Eizahn an der Oberfläche des Schnabels, resp. der Schnauze. (Über *Testudo* siehe z. B. Hochstetter; Zitat auf pag. 32.)

²⁾ Eine ähnliche Umhüllung tritt im Uterus, aus Sekret der Uterindrüsen bestehend, zeitweilig an ganz jungen Eiern des Hundes auf (Hensens Prochorion). Der Name erklärt sich daraus, daß diese Hülle durch Gerinnung des Drüsensekretes in Alkohol ein unregelmäßiges fädig-zottiges Aussehen bekommt und vor der eigentlichen Zottenhaut, dem Chorion, zu dem sie durch die Zotten eine entfernte Ähnlichkeit zeigt, auftritt. Sie wird später von den Ectodermzellen des Chorion auf dem Wege der Phagocytose resorbiert (Bonnet).

Sie schwindet, sobald eine etwas innigere Anlagerung oder Verbindung der Fruchtblase mit der Uterusschleimhaut eintritt, also nach Ablauf der ersten Entwicklungsstadien.

In die Kategorie der Schalenbildung gehört morphologisch auch die Eiweißhülle, die sich namentlich bei Selachiern, Vögeln und Monotremen zwischen Dotter und Schale findet. Physiologisch ist sie allerdings davon verschieden, da sie nicht zum Schutz, sondern zur Ernährung des Embryo dient; auch sie wird aus eigenen Drüsen des Eileiters, den Eiweißdrüsen, auf das Ei abgeschieden. Vielleicht haben auch die eben beschriebenen Gallerthüllen einzelner Säugetiereier dieselbe physiologische Bedeutung. Alle diese Schalenbildungen sind für den Sauerstoff des umgebenden Mediums (Luft, Wasser, oder serumartige Feuchtigkeit, welche den Genitalkanal innen benetzt) durchgängig; der Keim bezieht durch dieselben hindurch dieses zum Leben, zur Entwicklung unbedingt notwendige Gas. Die Schalen der im Wasser sich entwickelnden Eier sind auch für dieses durchgängig, doch finden sich eigene Einrichtungen hiefür, wie schon beschrieben, nur bei den Selachiern. Auch die Eier der Sauropsiden sind im geringen Grade für Wasser durchgängig, weshalb sich entwickelnde Reptilien-eier mäßig feucht gehalten werden müssen und auch bei künstlicher Bebrütung von Vogeleiern die Luft immer angefeuchtet werden muß, um ein Austrocknen zu verhüten. Bei natürlicher Bebrütung wirkt wohl die von der Haut des Vogels abdunstende Flüssigkeit in ähnlichem Sinne.

Die vom mütterlichen Organismus gelieferten Schalenbildungen sind bei niederen Vertebraten (Fischen und Amphibien) die einzigen Hüllen des Embryo; bei den höheren Gruppen, den Sauropsiden und Mammaliern, kommen hiezu noch Hüllen, welche der Embryo selbst im Laufe seiner Entwicklung bildet. Nach der auffälligsten, den Embryo zunächst umgebenden und am längsten bekannten unter diesen Hüllen, dem Amnion, werden diese Klassen unter dem Namen der Amnioten zusammengefaßt, während ihnen die niederen Vertebraten als Anamnier entgegengestellt werden. Die Gründe für die Unzulänglichkeit rein mütterlicher Hüllen bei höheren Formen sind zweierlei Art: 1. der Übergang vom Wasser- zum Landleben, 2. als Folgezustand dieses Überganges der vermehrte Dotterreichtum der Eier höherer Formen; und da auch die Säugetiere wohl von Vorfahren mit dotterreichen Eiern abstammen¹⁾, so gelten die folgenden Zeilen auch für deren allerdings hypothetische Vorfahren.

Sämtliche Anamnier, soweit sie nicht vivipar sind, legen ihre

¹⁾ Die Abstammung der Säugetiere von Vorfahren mit dotterreichen Eiern wird später, pag. 33, noch zu erörtern sein. Für sie spricht eine ganze Reihe von entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen, so die Art der Keimblattbildung, die Entwicklung des Herzens aus einer paarigen Anlage, das Verhalten des Dottersackes etc.

Eier im Wasser ab¹⁾, Reptilien und Vögel aber auf dem Land. Nun ist eine allseits gleichmäßige Entwicklung nur dann möglich, wenn der Embryo ringsum von Flüssigkeit umgeben ist, wenn er nirgends einer Unterlage aufliegt, da dies die mannigfaltigen Verschiebungen, welche die Teile im Laufe des Wachstums durchmachen müssen, verhindern würde²⁾. Aus der Keimanlage selbst bildet sich daher eine Membran, das Amnion³⁾, welche den Embryo rings umgibt und einen mit Flüssigkeit, dem Fruchtwasser, Liquor amnii, gefüllten Sack, den Amnionsack, darstellt, in welchem der Embryo schwimmt. Die Art der Entstehung dieser Membran, sowohl ontogenetisch als phylogenetisch, bringt es mit sich, daß gleichzeitig eine zweite, Amnionsack und Dotter umhüllende Haut von größerem Durchmesser gebildet wird, die seröse Hülle, die bei den Säugetieren als Chorion⁴⁾ sekundär wichtige Funktionen übernimmt. Diese beiden Hüllen ermöglichen es dem Embryo, sich auch dann, wenn das Ei auf trockenem Lande abgelagert ist, unter ganz ähnlichen äußeren Verhältnissen zu entwickeln wie die im Wasser befindlichen Embryonen der tieferstehenden Klassen. Gleichzeitig dienen diese Hüllen zusammen mit den Schalen als Schutz des Keimes gegen das Ein-

¹⁾ Eine Ausnahme bilden manche Gymnophionen, die feuchte Orte in der Nähe des Wassers wählen, und eine Reihe von Anuren, deren Eier sich in einer vom elterlichen Organismus beigestellten Bruttasche entwickeln, wie z. B. die Wabenkröte, *Pipa dorsigera*.

²⁾ Dazu kommt noch, daß die normale Entwicklung eine bestimmte Orientierung zur Schwerkraft voraussetzt, und daß nur der in einer Flüssigkeit schwimmende Embryo sich immer wieder zur Schwerkraft richtig einstellen kann, ein Umstand, auf den u. a. Schultze in seinem Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte aufmerksam macht. Allerdings kommt dieser Faktor erst relativ spät zur Geltung, bis sich ein genügend weiter Amnionsack gebildet hat. Vorher finden wir bei Sauropsiden wie bei Anamniern, daß der Dotter als Ganzes innerhalb der Schale, resp. der Eiweißhülle drehbar ist und sich immer so einstellt, daß der Keim oben auf dem Dotter gelegen ist. Ob die Orientierung durch die Schwerkraft auch bei der Anheftung der Säugetiereier an die Uteruswand, die zumeist ganz gesetzmäßig erfolgt, eine Rolle spielt, ist noch unsicher.

³⁾ Amnion, die Schafhaut, weil beim Opfern trächtiger Schafe zuerst, schon im Altertum, erkannt.

⁴⁾ Chorion, Zottenhaut; die Erklärung des Namens siehe später (pag. 7). Die seröse Hülle der Sauropsiden hat ihren Namen davon, daß sie eine glatte, dünne Membran darstellt, ähnlich den serösen Häuten der Körperhöhlen. Die seröse Hülle wird (seit Pander) namentlich in älteren Arbeiten, aber auch in neueren fremdsprachigen Untersuchungen öfter als falsches Amnion bezeichnet.

trocknen und als Schutz gegen Verletzungen bei äußeren Gewaltwirkungen auf das Ei.

Der Übergang vom Wasser- zum Landleben bedingt weiterhin eine höhere Organisation der jungen, das Ei verlassenden Tiere. Diese müssen vor allem gegen Austrocknung geschützt werden. Dies bedingt eine höhere Entwicklung der Hautgebilde als bei im Wasser lebenden Jugendformen und erschwert damit auch die bei niederen Embryonen vielfach zunächst ausschließlich vorkommende Hautatmung. Zur höheren Ausbildung der Haut kommt also die Notwendigkeit, durch Lungen zu atmen, und ferner die schwierigere Ernährung der (bei den primitiveren Formen, den Reptilien) meist auf lebendes Futter angewiesenen Jungen. Dementsprechend muß das Ei eine große Menge von Reservematerial, von Dotter, aus welchem die betreffenden Organe noch während des Eilebens gebildet werden, mitbekommen. Damit wird ein eigenes Organ, der Dottersack¹⁾, notwendig, der den Dotter aufzunehmen und dem Organismus zur Verarbeitung zuzuführen hat. Der Dottersack wird von der vorhin genannten Membran, der serösen Hülle, mitumschlossen. Die ersten Blutgefäße des Embryo entstehen auf der Oberfläche des Dottersackes und verbreiten sich über denselben; sie dienen neben der Aufnahme des Dotters in den Kreislauf auch der Atmung von dem Zeitpunkt an, in welchem die allgemeine Gewebsatmung durch direkte Diffusion des Sauerstoffs von der Oberfläche bis an die Verbrauchsstelle ungenügend wird.

Bei zunehmender Größe des Embryo wird die Atmung durch die Dottergefäße rasch unzureichend, und ein neues Organ, die Allantois²⁾, muß den Embryo mit dem nötigen Sauerstoff versorgen. Wahrscheinlich aus der Harnblase tieferstehender Formen hervorgegangen, wächst sie vom Embryo aus an die Innenfläche der Serosa heran, um sich mit ihrem besonders reichen Blutgefäßnetz unterhalb derselben zu verbreiten. Ihrer ursprünglichen Funktion gemäß dient sie dabei wenigstens eine Zeitlang auch noch als Harnreservoir. Endlich beteiligt sie sich an der Resorption des Eiweißes. (Siehe später pag. 31.)

¹⁾ Auch bei Fischen und Amphibien, namentlich bei den Selachiern mit ihren sehr dotterreichen Eiern, findet sich ein wohlausgeprägter Dottersack. Derselbe ist das einzige embryonale Anhangsorgan, das bei Anamniern vorkommt, ist aber von dem Dottersack der Amnioten in seinem Aufbau unterschieden. (Siehe später pag. 27.)

²⁾ Allantois, wurstförmige Haut, von ihrer Form bei den Wiederkäuern.

Seröse Hülle und Amnion werden als Eihäute im engeren Sinne oder als Embryonalhüllen bezeichnet. Mit dem Dottersack und der Allantois bilden sie die embryonalen Anhangsorgane. Sie kommen allen Amnioten zu, auch den Säugern, auf welche bei der Schilderung der Bedingungen ihres Entstehens und ihrer Funktion in den vorstehenden Zeilen nicht Rücksicht genommen wurde¹⁾. Bei den Säugern ist die Bedeutung der Eihäute womöglich noch eine erhöhte. So ist der Schutz, den die innerhalb der Eihäute vorhandene Flüssigkeit dem Embryo im Uterus gegen Gewalteinwirkung von außen gewährt, bei den leichtbeweglichen Säugetieren von noch größerer Bedeutung; so müssen die Eihäute, da im Laufe der Phylogenese der Dotter fast gänzlich geschwunden ist, neben der Atmung auch noch die Ernährung des Embryo vermitteln. Es muß eine innigere Verbindung zwischen Uterusschleimhaut und Eihäuten hergestellt werden. Dabei spielt die äußerste Embryonalhülle, die einstige seröse Hülle, die durch Ausbildung von Fortsätzen, den Zotten, ihre Oberfläche vergrößert hat und zur Zottenhaut, dem Chorion²⁾, geworden ist, eine ebenso große Rolle wie das Organ, welches dem Chorion die zur Resorption von Sauerstoff und Nährsubstanzen nötigen Blutgefäße abgibt. Dies ist in der Regel die Allantois, in einzelnen Fällen auch der Dottersack, der nach Aufgabe seiner alten Funktion eine neue erworben hat. Die nähere Darstellung dieser Verhältnisse wird im Kapitel Placentation gegeben werden.

¹⁾ Auf die eierlegenden Monotremen ist die bisherige Darstellung direkt anwendbar.

²⁾ Chorion heißt ursprünglich bloß die Haut überhaupt, dann aber Zottenhaut im engeren Sinne. Die latinisierte Form Corium kam für die Lederhaut wohl auch mit Rücksicht auf deren Papillen in Gebrauch. Allerdings besitzt das Chorion einer ganzen Ordnung, der Marsupialier, keine Zotten, so daß die äußere Eihülle im allgemeinen dann als Chorion bezeichnet wird, wenn sie mit der Uterusschleimhaut eine nähere Verbindung eingeht. Übrigens wird sogar die seröse Hülle der Reptilien und Vögel heute gleichfalls vielfach als Chorion bezeichnet.

I.

Keimblätter und Eihäute der Sauropsiden.

Die Grundlinien der Embryonalentwicklung aller Metazoen, die Bildung der einschichtigen Keimblase, Blastula, und der zweiblätterigen Gastrula, die aus ihr durch Einstülpung hervorgeht, dürfen hier wohl als bekannt vorausgesetzt werden. Bei den Wirbeltieren ist fast durchwegs dieser Grundplan stark modifiziert, cänogenetisch¹⁾ abgeändert; eigentlich sind nur mehr beim Amphioxus, dem Lanzettfisch, relativ einfache Verhältnisse zu finden. Hauptsächlich ist es das Auftreten des Dotters, das an diesen Veränderungen schuld ist; die Eizelle wird zu groß, um sich noch wie eine gewöhnliche Zelle teilen zu können. Trotzdem läßt sich die Art der Bildung der Keimblätter bei allen Wirbeltieren mehr oder weniger leicht auf denselben Grundtypus zurückführen, aber fast in jeder Gruppe sind Modifikationen desselben vorhanden, und eine vergleichende Darstellung dieser Vorgänge muß fast bei jeder Familie von neuem im wörtlichen Sinne ab ovo anfangen. Zu den am stärksten abgeänderten Klassen gehören die Sauropsiden, die ja tatsächlich von allen Wirbeltieren die größten und dotterreichsten Eier besitzen. Auch innerhalb derselben machen sich nicht unwesentliche Unterschiede geltend, und leider ist gerade die am leichtesten zugängliche Spezies, das Hühnchen, als Untersuchungsobjekt nicht sehr geeignet. Hier soll die Entwicklung der Keimblätter nur soweit berücksichtigt werden, als zum Verständnis der Eihäute unbedingt notwendig ist; aus praktischen Gründen, eben mit Rücksicht auf die Leichtigkeit der Materialbeschaffung, diene das Hühnchen als

¹⁾ Cänogenetisch, von dem Griechischen *καινός*, neu, sind jene Vorgänge in der Entwicklung, welche von der reinen Wiederholung der Stammesgeschichte abweichen und als neu aufgetretene Anpassungen zu betrachten sind. Den Gegensatz dazu bilden diejenigen Vorgänge, welche die Wiederholung phylogenetischer Entwicklungsstufen bewirken; sie werden als palingenetisch bezeichnet. So ist das Auftreten der Kiemenbogen beim Amniotenembryo eine Palingenese; daß die Bogen aber keine Kiemenblättchen entwickeln, stellt eine Cänogenese dar.

Grundlage der Darstellung. Eine ausführlichere Darstellung dieses Themas findet sich beispielsweise in den letzten Auflagen des Hertwigschen Lehrbuches der Entwicklungsgeschichte, auf welches für ein etwas eingehenderes Studium verwiesen sei.

Die Entwicklung der Eizellen im Ovarium erfolgt bei Sauropsiden in prinzipiell ähnlicher Weise wie beim Säugetier. Auch hier liegt das Ei in einem Follikel, der ein Follikelepithel und eine reich vaskularisierte bindegewebige Theca folliculi besitzt. Allerdings ist das Epithel nur einschichtig und abgeplattet; Follikelhohlraum und Liquor folliculi fehlen. Während bei Reptilien meist beide Ovarien und Eileiter, wenn auch nicht immer gleich gut, ausgebildet sind, besitzen die meisten Vögel, so auch das Huhn, nur ein Ovarium, das der

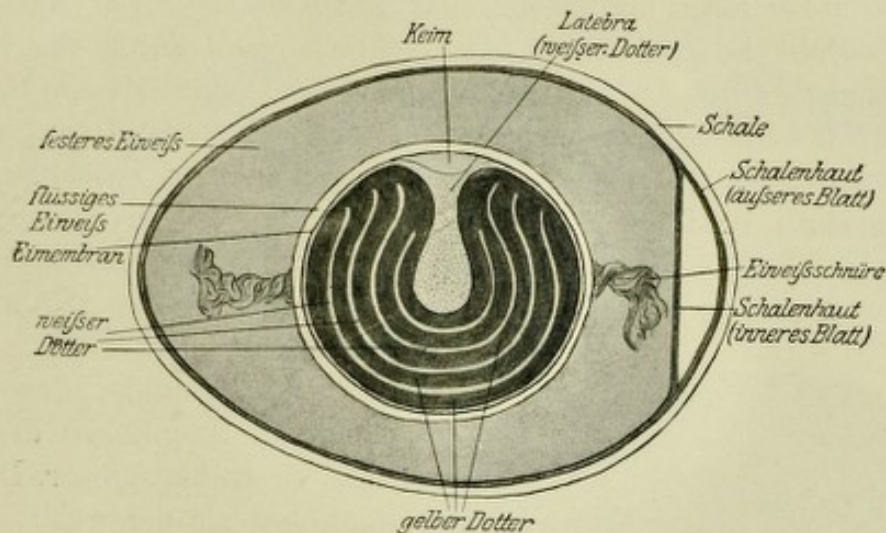


Fig. 4.

Senkrechter Schnitt durch das abgelegte unbebrütete Hühnerei.

(Nach Bonnet, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte, 1907.)

linken Seite, und ebenso nur eine Tube; auf der anderen Seite sind beide Gebilde verkümmert. Die Befruchtung durch das Spermatozoon erfolgt im Anfangsteil der Tube; das Ei wird dann durch die betreffenden Drüsen des Eileiters zunächst von der Eiweißhülle, dann von der Pergament- und schließlich von der Kalkschale umhüllt. Es passiert nach etwa zweitägigem Verweilen in der Tube die Kloake vor der vollständigen Erhärtung der Kalkschale, die erst an der Luft eintritt. Unbefruchtet abgelegte Eier unterscheiden sich makroskopisch nicht von den befruchteten. Auf das Fortschreiten der Eizelle im Eileiter während der Ablagerung der Eiweißhülle weist das Vorhandensein der Eiweißschnüre oder Hagelschnüre (*Chalazae*) innerhalb derselben hin. Es sind dies wie gedreht aussehende, weißliche Stränge an den

beiden Eipolen, welche fast die ganze Dicke der Eiweißhülle durchsetzen. Die Pergamenthülle ist am stumpfen Eipol verdoppelt und schließt die Luftkammer ein, welche dem jungen Vogel in der letzten Zeit vor dem Sprengen der Schale, wenn die Gefäße der Allantois zu veröden beginnen und dem Sauerstoffbedürfnis nicht mehr genügen, zur Atmung dient.

Die befruchtete Eizelle, der Dotter des fertigen Eies, (Fig. 4) zeigt einen bestimmten Bau, der aus der Verteilung des Zellprotoplasmas (des Keimes oder Bildungsdotters) und der Nährstoffe (des Nahrungsdotters) sich ergibt. Das Protoplasma ist hauptsächlich an einem Punkte der Oberfläche, der durch seine lichtere Farbe auffällt, dem Hahnentritt (Cicatricula), angehäuft. In ihm liegt der ziemlich große Kern der Eizelle, das Keimbläschen. Der Nahrungsdotter zerfällt in zwei Arten, die makroskopisch durch die Farbe, mikroskopisch durch Größe und Anordnung der Dotterplättchen (kleiner kristallähnlicher, plättchen- oder schüppchenartiger Partikelchen, welche die Reservestoffe, verschiedene Eiweißkörper und Fett, enthalten) verschieden sind: Weißer und gelber Dotter. Der weiße Dotter, die Latebra des Eies, liegt unterhalb des Hahnentrittes und bildet das Zentrum des Eies, sowie einen Verbindungsstrang, der bis an die

Oberfläche heranreicht. Der gelbe Dotter bildet den Rest, somit die Hauptmasse des Dotters. Er enthält gröbere Dotterplättchen als der weiße.

Im frisch gelegten Ei sind die ersten Entwicklungsstadien, nämlich die Zerlegung des Ei-protoplasmas in Zellen, bereits abgelaufen. Die Grenzen der neugebildeten Zellen erscheinen im Flächenbild als Furchen (Fig. 5), weshalb die ersten Teilungsvorgänge als Furchung bezeichnet werden. Da die Furchung mit Rücksicht auf die Masse des Dotters nicht die

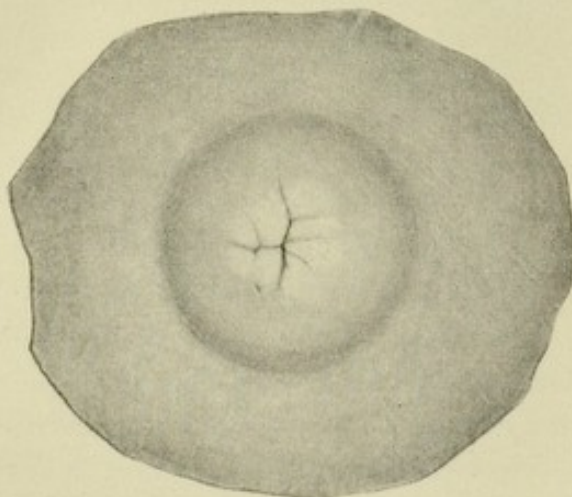


Fig. 5.

Furchungsstadium eines Sauropsiden-Eies
(*Tropidonotus natrix*, Ringelnatter; Ei aus
dem Eileiter entnommen).

Vergr. 10.

ganze Eizelle, sondern nur die Cicatricula betrifft, somit nur eine partielle ist, so finden sich ringsum an der Peripherie der abgefurchten Zellmasse Kerne, welche scheinbar frei im Dotter liegen. Es sind

Kerne, deren protoplasmatischer Zellenleib sich peripher gegen die Dottermasse noch nicht abgegrenzt hat. Die Teilung dieser Kerne und anschließend auch die Abgliederung immer neuer Bezirke des Dotters zu Zellen dauert noch bis in spätere Entwicklungsstadien (bis das Entoderm den Dotter umwachsen hat) fort, doch wird auch bis zum Ende dieses Prozesses nur ein verhältnismäßig sehr kleiner Teil der Dottermasse in Zellen zerlegt, der größte Teil des Dotters wird viel später sekundär vom Dottersack resorbiert.

Neben den eben genannten freien Kernen des Dotters finden sich bei Reptilien und anderen Klassen mit dotterreichen Eiern, wie die Selachier (ob auch bei Vögeln, ist ungewiß), noch andere Kerne im Dotter, welche von eingedrungenen überzähligen Spermatozoen herrühren. Sie gehen nach kurzer Zeit immer spurlos zugrunde.

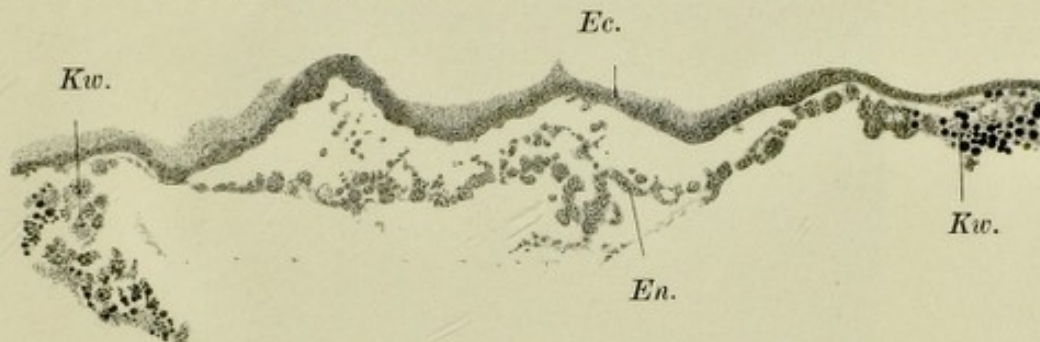


Fig. 6.

Zweiblättrige Keimscheibe vom Hühnchen. Das Entoderm noch nicht vollkommen zu einem Blatt geordnet.

Vergr. 325. (Die Faltung des Ectoderms ist erst bei der Fixierung entstanden.)

Ec. = Ectoderm, *En.* = Entoderm, *Kw.* = Keimwall.

Die Furchungszellen sind zur Zeit der Eiablage gewöhnlich schon so angeordnet, daß sie eine oberflächliche und eine tiefere Schicht bilden. In der ersteren haben sich die Furchungszellen zu einer ziemlich gleichmäßigen, ununterbrochenen Lage, einem Keimblatt¹⁾, gruppiert, während die tiefere Schicht aus mehr unregelmäßigen, in Gruppen und netzartigen Strängen angeordneten Zellmassen besteht. (Fig. 6.) Am Rande des Keimes gehen beide Lagen in eine ringförmige mehrschichtige Zellmasse, den Keimwulst (Keimwall, Randwulst), über. Vom caudalen Ende der Embryonalanlage beginnend, ordnen sich nun am Anfange der Bebrütung die locker gefügten Zellen der tiefen

¹⁾ Unter einem Keimblatt versteht O. Hertwig (Handbuch der Entwicklungslehre) „eine Lage embryonaler Zellen, die untereinander zu einer Art Epithel verbunden sind und zur Begrenzung von Körperoberflächen dienen“.

Schicht unter Beteiligung des Keimwalles gleichfalls zu einem kontinuierlichen Blatte. Dieser Vorgang ist wohl als modifizierte Gastrulation aufzufassen, aber theoretisch noch nicht genügend geklärt.

Der Keim besteht nunmehr aus zwei einfachen Zellschichten, dem äußeren und inneren Keimblatt, Ectoderm und Entoderm¹⁾ (Fig. 6.) Die beiden primären Keimblätter liegen flach auf der Dotter-

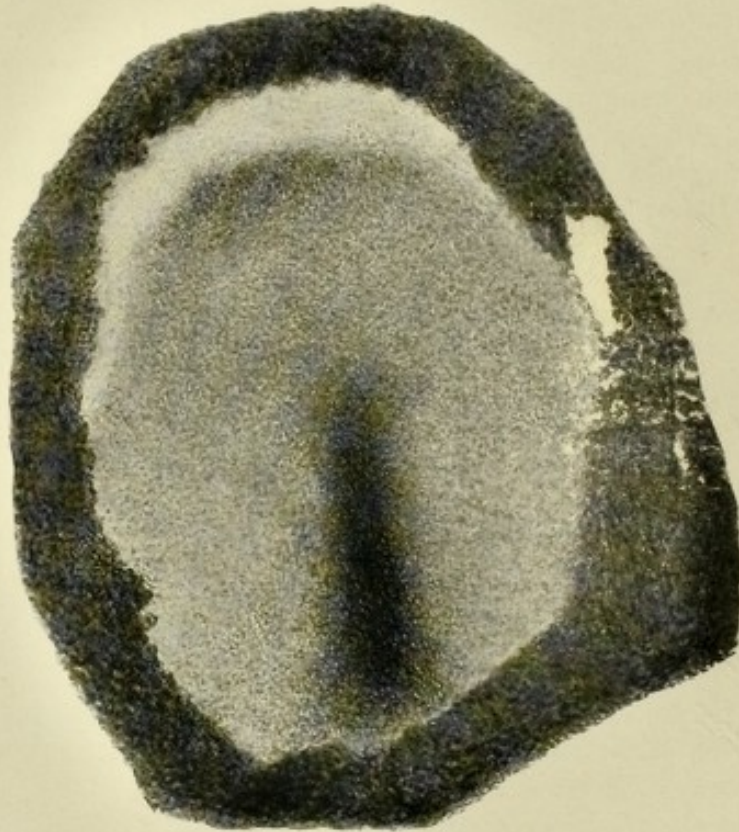


Fig. 7.

Primitivstreif vom Hühnchen kurz nach seinem Erscheinen. Gefärbt, im durchfallenden Licht aufgenommen. Vergr. 30.

masse und breiten sich auf derselben allmählich immer weiter aus, wobei sie dieselbe im Laufe einiger Tage vollkommen umwachsen.

¹⁾ Auch die Formen Exoderm und Endoderm werden gelegentlich, namentlich in nichtdeutschen Abhandlungen gebraucht. Nach der alten Terminologie heißen die Blätter auch Hornblatt oder Hautsinnesblatt und Schleimblatt oder Darmblatt. Auch die Wortbildungen Ectoblast oder Epiblast und Entoblast oder Hypoblast werden in der Entwicklungslehre ziemlich gleichsinnig gebraucht, höchstens mit dem Unterschied, daß sie vorwiegend auf früh-embryonale Gebilde angewendet werden, während die oben angeführten Bezeichnungen auch bei fertigen Organen zur Bezeichnung ihrer Abstammung benützt werden.

Das äußere Keimblatt, das seinen ursprünglichen Zusammenhang mit dem Keimwall aufgibt, eilt dabei dem inneren voraus. Der Spaltraum zwischen den beiden Keimblättern entspricht theoretisch der Furchungshöhle, respektive dem Spaltraum zwischen den beiden Blättern einer Gastrula. Der Raum ventral vom Entoderm (Keimböhle, Subgerminalhöhle) stellt bereits die zukünftige Höhlung des Dottersackes, resp. Darmes dar. Wir können die zweiblättrige Embryonalanlage auch bereits als Keimscheibe bezeichnen¹⁾.



Fig. 8.

Keimscheibe vom Kiebitz (*Vanellus cristatus*) mit Embryonalschild, Primitivstreifen und Primitivrinne.

Flächenbild im auffallenden Licht. Vergr. 10.

Die von früheren Autoren in diesen Stadien beschriebenen Oberflächendetails, Sichelrinne und Sichelknopf, sind von neueren Untersuchern nicht wieder beobachtet worden und dürften als Kunstprodukte aufzufassen sein.

Schon in diesem Stadium läßt sich bei Betrachtung der vom Dotter abgehobenen Keimscheibe, besonders im durchfallenden Licht, eine Differenzierung derselben in zwei Zonen, eine innere durchsichtigere, den hellen Fruchthof (*Area pellucida*), und eine

¹⁾ Der Ausdruck Keimscheibe hat keine scharf umschriebene Bedeutung. Er wird auf den zwei- und mehrblättrigen Keim, etwa bis zur Differenzierung des Caudalendes des Embryo oder bis zum Eintritt der Embryonalkrümmungen angewendet; His hat sogar schon die flach ausgebreiteten Furchungszellen so bezeichnet.

äußere mehr opake, den dunklen Fruchthof (*Area opaca*), unterscheiden. Anfänglich entspricht der dunkle Fruchthof dem Keimwall, dann einer verdickten, der Resorption des Dotters dienenden Zone des inneren Keimblattes; später, nach dem Einwachsen des

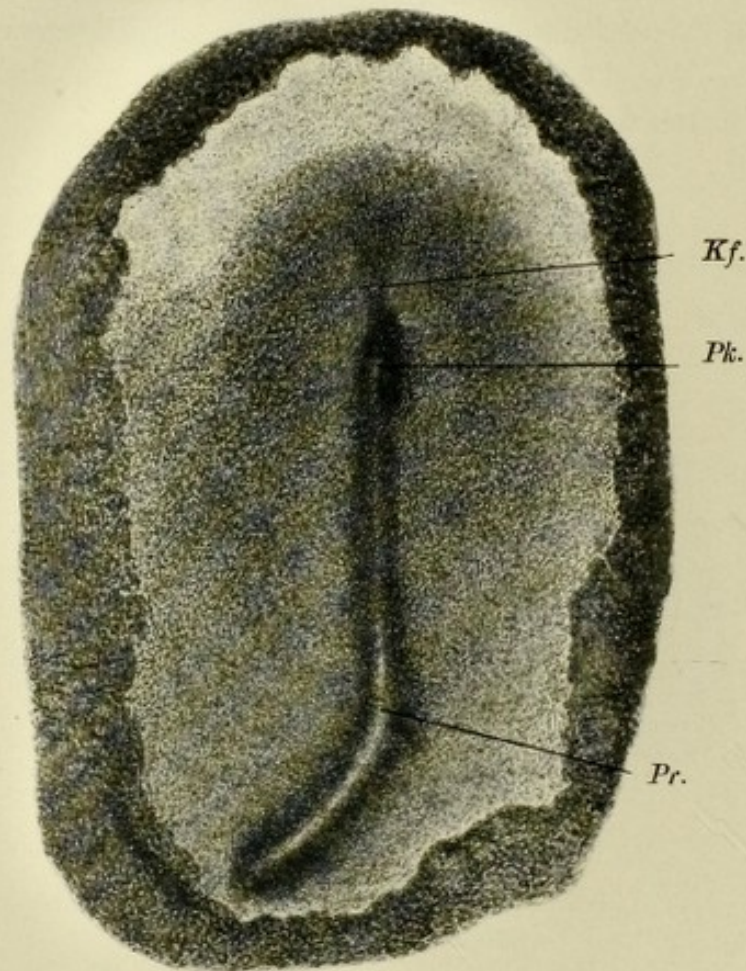


Fig. 9.

Primitivstreif vom Hühnchen nach dem Auftreten des Kopffortsatzes. Gefärbt, im durchfallenden Licht.

Vergr. 40. *Kf.* = Kopffortsatz des Primitivstreifens, *Pk.* = Primitivknoten, *Pr.* = Primitivstreifen mit Primitivrinne.

mittleren Keimblattes, gewinnt er besondere Bedeutung für die Blutbildung (s. pag. 25).

Das Stadium zweier Keimblätter hat nur sehr kurzen Bestand. Im äußeren Keimblatt tritt in der hinteren Hälfte des hellen Fruchthofes eine der Längsachse des Embryo entsprechende streifenförmige Verdickung auf, der Primitivstreifen (Achsenstrang nach Bonnet), aus dem das mittlere Keimblatt und das primitive Achsenskelett, die Chorda dorsalis, hervorgeht. Der Primitivstreifen, in dessen Mitte sich

von der dorsalen Seite her die Primitivrinne (Urmundrinne nach Bonnet) einsenkt, verwächst sekundär mit dem darunter liegenden inneren Keimblatt, wobei das Material für die Chorda an dieses abgegeben wird, und entsendet jederseits eine zunächst aus lockeren Elementen bestehende Masse, die Anlage des mittleren Keimblattes (Mittel-

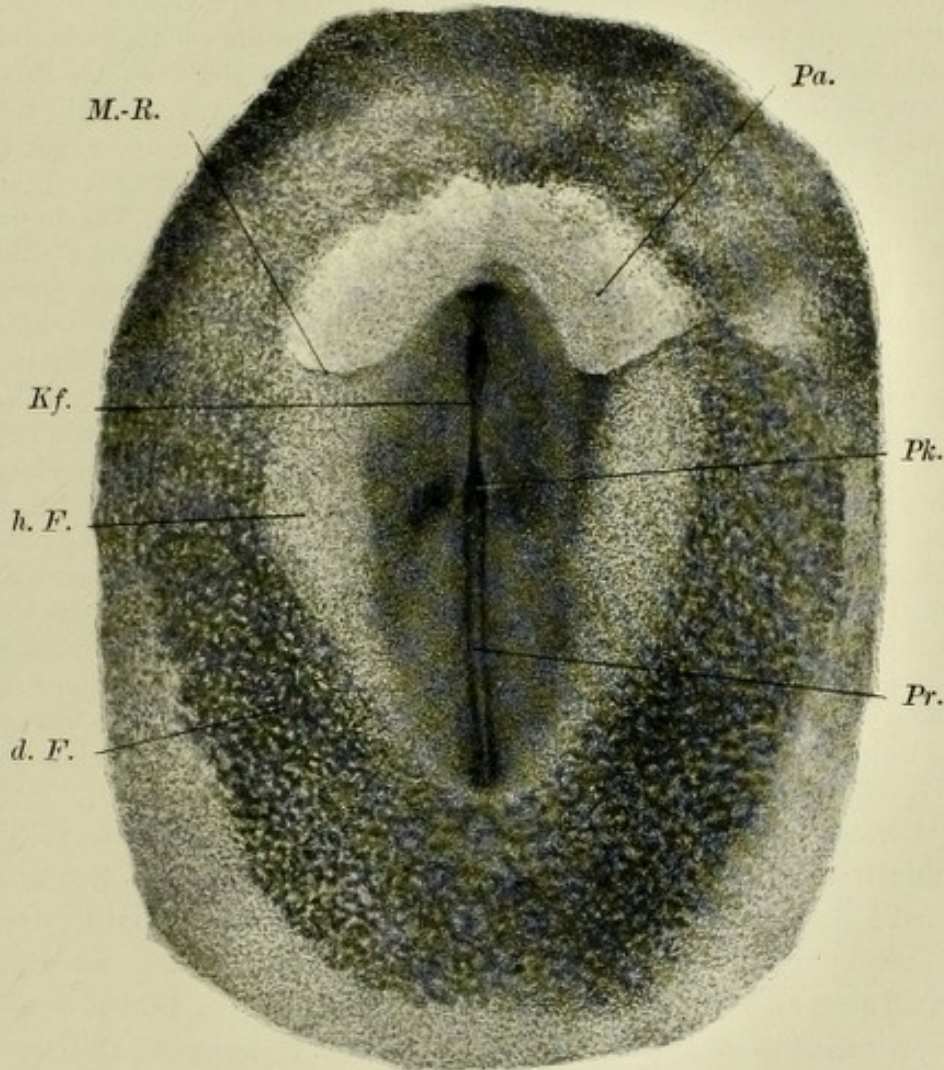


Fig. 10.

Keimscheibe vom Hühnchen mit voll ausgebildetem Primitivstreifen. Gefärbt, im durchfallenden Licht.

Vergr. 25. *d. F.* = dunkler Fruchthof, *h. F.* = heller Fruchthof, *Kf.* = Kopffortsatz des Primitivstreifens, *M.-R.* = Mesodermrand, *Pa.* = Proamnion, *Pk.* = Primitivknoten, *Pr.* = Primitivstreifen mit Primitivrinne.

blatt, Mesoderm, Mesoblast) in den Spaltraum zwischen Ecto- und Entoderm¹⁾. (Fig. 7, 8 und 11.)

¹⁾ Das Auswandern von Zellen, die offenbar mit amoeboider Beweglichkeit ausgestattet sind, aus dem festen Verbande einer membran- oder blatt-

Vom Primitivstreifen aus wächst ein Fortsatz unter dem äußeren Keimblatt nach vorne, der Kopffortsatz desselben (Urdarmstrang nach Bonnet), der gleichfalls mit dem Entoderm verschmilzt und den vordersten Teil der Chorda dorsalis und des Mesoderms liefert. (Fig. 9, 10 und 11.)

Der Vorgang bei Bildung der beiden primären Keimblätter und des Primitivstreifens ist im Wesen bei allen Amnioten derselbe; auch die Anlage der Chorda und des mittleren Keimblattes, der Derivate des Primitivstreifens, steht, wie Befunde an niederen Vertebraten zeigen, zur Gastrulation in Beziehung. Man ist daher genötigt, für alle Amnioten eine sekundäre Zerlegung des Gastrulationsvorganges in zwei Phasen anzunehmen. (Hubrecht, Keibel, Wenkebach, O. Hertwig.) Wahrscheinlich ist bei Vögeln in der ersten Phase der Keimwall, in der zweiten der Primitivstreifen (Rauber) dem Urmund niederer Vertebraten gleichzusetzen; von diesem gehen bei primitiveren Formen inneres und mittleres Keimblatt aus. Der Grund für diese Abänderung der typischen Entwicklung ist wohl im Auftreten der Dottermasse zu sehen. Beim Hühnchen sind alle diese Vorgänge besonders stark verändert und verwischt; bei vielen anderen Vögeln, besonders Wasservögeln, finden sich am Primitivstreifen viel deutlichere Zeichen einer auf die Gastrulation zu beziehenden Einstülpung von Zellmassen. Unter anderem kommt ihnen zumeist ein vom vorderen Ende der Primitivrinne in den Kopffortsatz eindringender Kanal zu (Canalis neurentericus, Mesodermkanal), der dem Chordakanal der Säugetiere direkt vergleichbar ist. (Siehe später Kapitel II.) — Von anderen Autoren wird nur der Primitivstreifen allein dem Urmund, der Chordakanal überhaupt dem ganzen Urdarm gleichgesetzt und das oben beschriebene „primäre“ innere Keimblatt als eine sekundäre, durch die große Masse des Dotters bedingte Bildung betrachtet. (Vgl. auch Kapitel II.)

Etwas anders als bei Vögeln ist die Bildung des mittleren Keimblattes bei Reptilien (z. B. der Eidechse und den Schlangen); hier wird statt eines engen Kanales im Bereich des Primitivstreifens eine nach vorne gerichtete breite säckchenförmige Einstülpung (Mesodermssäckchen nach Hertwig) gebildet; der Boden des Säckchens wird aufgelöst, sein Hohlraum in die Anlage des Dottersackes einbezogen. Aus dem Zellmaterial des Säckchens gehen wieder Chorda und Mesoderm hervor.

Nachdem der Keim einmal dreiblättrig geworden, wächst das mittlere Keimblatt wie die beiden primären Blätter peripherwärts aus,

artigen Zellschicht erfolgt im Laufe der Entwicklung sehr oft. Sie wird nach Hertwig als Mesenchymbildung bezeichnet. Auch das mittlere Keimblatt durchläuft als Ganzes ein Mesenchymstadium; doch ist dasselbe sehr kurzdauernd und macht einem festeren Verbande der Zellen Platz.

um schließlich den ganzen Dotter zu umwachsen; es bleibt aber auf diesem Wege immer etwas hinter dem inneren Keimblatt zurück

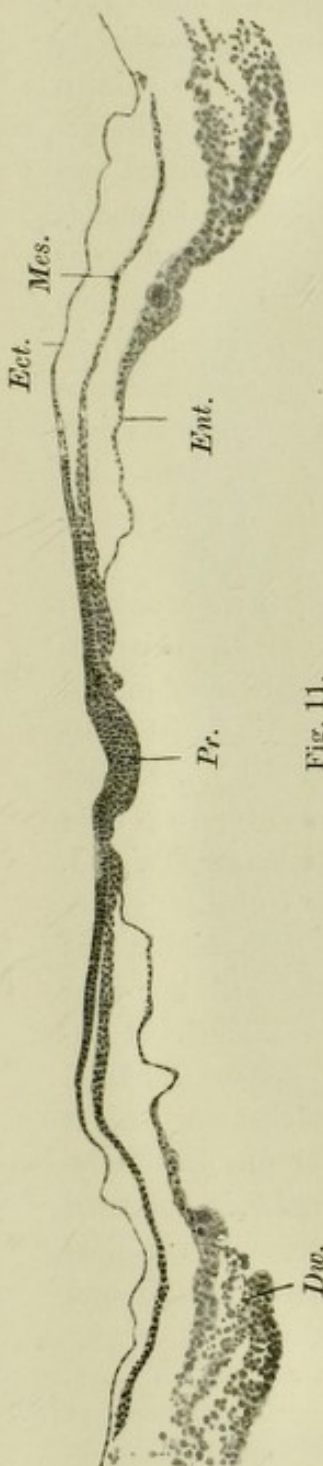


Fig. 11.

Schnitt durch den Primitivstreifen einer jungen Keimscheibe vom Huhn (etwa entsprechend Fig. 9). Vergr. 70.

Dw. = Dotterwall, *Ect.*, *Ent.*, *Mes.* = Ecto-, Ento- und Mesoderm, *Pr.* = Primitivstreifen.

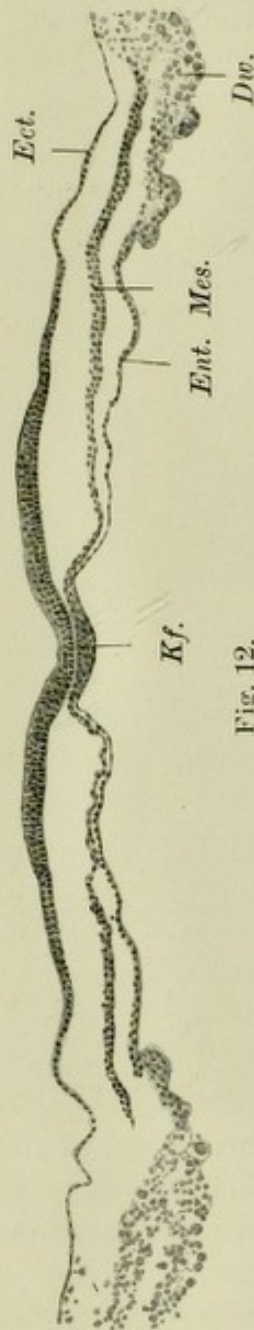


Fig. 12.

Schnitt durch den Kopffortsatz (*Kf.*) des Primitivstreifens vom Huhn (Objekt der Fig. 11). Vergr. 70.

Dw. = Dotterwall, *Ect.*, *Ent.*, *Mes.* = Ecto-, Ento-, Mesoderm, *Kf.* = Kopffortsatz.

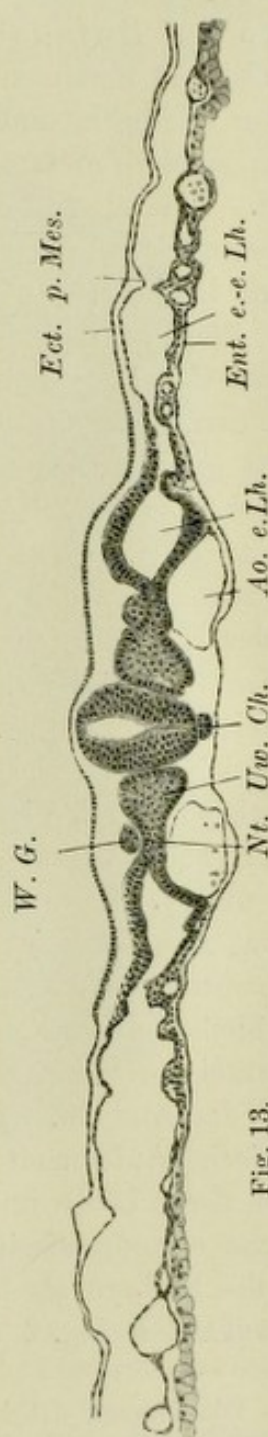


Fig. 13.

Schnitt im Bereiche des caudalen Teiles eines Hühnerembryo mit 15 Urwirbeln, zur Darstellung der Gliederung des Mesoderms und der Leibeshöhle, Vergr. 80.

Ao. = Aorta, *Ch.* = Chorda dorsalis, *Ect.*, *Ent.* = Ecto- u. Entoderm, *e.*, *e-e.*, *Lh.* = embryonale und extraembryonale Leibeshöhle, *p. Mes.* = parietales Mesoderm, *Nt.* = Nephrotom, *Uw.* = Urwirbel (Myotom), *W.G.* = Wolffischer Gang.

(Schema Tafel I, Fig. 1). Dabei zerlegt es sich durch einen mitten in dem Blatte auftretenden Spalt wieder in zwei Blätter; der Spalt erscheint zuerst in der Kopfgegend des Embryo und dehnt sich von da

nach hinten aus. Von den so entstandenen Blättern (den Seitenplatten) legt sich eines dem Ecto-, eines dem Entoderm an; sie werden als *parietales* und *viscerales Mesoderm* oder als *Somatopleura* und *Splanchnopleura*¹⁾ bezeichnet. Nur der medialste Abschnitt des mittleren Keimblattes, in Form eines neben den axialen Gebilden (Medullarrinne, Chorda) gelegenen Streifens, wird nicht gespalten, sondern metamer gegliedert und zum Aufbau der Urwirbel verwendet. Lateral von den Urwirbeln bleibt dann noch ein schmales Zwischenstück zwischen Urwirbel und Seitenplatten, der Mutterboden der Vor- und Urniere (Nephrotom, Fig. 13). Der Spaltraum zwischen den beiden Blättern des Mesoderms ist die primitive Leibeshöhle oder das Coelom; es ist lateralwärts vom freien Rande des Mesoderms, den die Spaltung nicht erreicht, begrenzt und umgreift schließlich den ganzen Dotter, wenn das Mesoderm seine Umwachsung beendet hat. Nur ein Teil des Coeloms gehört der eigentlichen Embryonalanlage an (Entocoelom, embryonale Leibeshöhle) und wird später zur Pericardial-, Pleural- und Peritonealhöhle umgewandelt; ein anderer, anfänglich größerer Teil (Exocoelom, extraembryonale Leibeshöhle) bleibt dauernd außerhalb der Embryonalanlage, im Bereich der Eihäute. Die Grenze zwischen beiden Abschnitten ist anfänglich nicht zu ziehen und wird erst erkennbar, bis sich der Körper des Embryo durch die (seitlichen) Keimfalten, auch Grenz- oder Nabelfalten genannt, abzugrenzen beginnt. (Schema Tafel I, Fig. 1 und 2.) Diese Grenze entspricht dem späteren Nabel.

Das Mesoderm ist nur nach beiden Seiten und nach hinten aus dem Primitivstreifen ausgewachsen, nach vorne aber nicht. Vor dem Kopfe bleiben daher Ectoderm und Entoderm wenigstens zunächst aneinandergelagert; an dieser Stelle beginnt die Bildung der Eihäute, speziell des Amnion. Da aber gerade diese Stelle zunächst noch nicht die typische Aufeinanderfolge der Keimblätter, die für das Zustandekommen der Eihäute im allgemeinen erforderlich ist, aufweist, so wird die ganze mesodermfreie zweiblättrige Zone der Keimscheibe vor dem Kopfe des Embryo als Proamnion bezeichnet (Fig. 10, 14, 15 und Schema Tafel I, Fig. 3 und 4).

¹⁾ Die Namen drücken die Beziehung aus, welche zwischen den aus den Blättern hervorgehenden serösen Häuten und der Rumpfwand, resp. den Eingeweiden besteht. Die Blätter wurden auch Hautplatte und Darmfaserplatte genannt, da die erstere an der Bildung der äußeren Haut teilnimmt, die letztere u. a. auch das Bindegewebe und die glatte Muskulatur der Darmwand liefert.

Vor Besprechung dieser ersten Vorgänge der Amnionbildung möge aber die typische Entstehung des Amnion, wie wir sie an den beiden Seiten und am Caudalende des Embryo finden, erörtert werden. Der Prozeß ist der einer Faltenbildung, welche das Ectoderm und das ihm

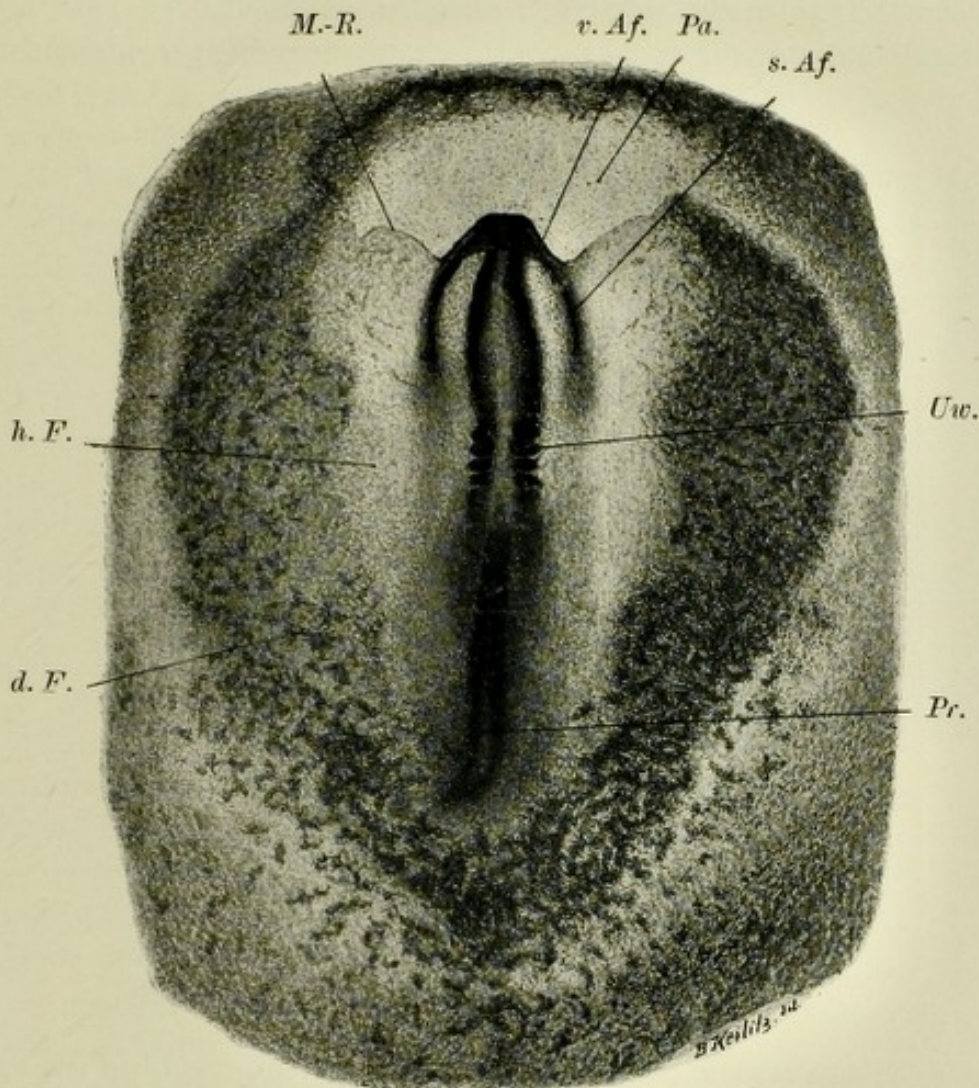


Fig. 14.

Hühnerembryo mit Ausbildung der Kopfkappe des Amnion und vier Urwirbeln.
Gefärbt, im durchfallenden Licht. Vergr. 20.

h. F., *d. F.*, *M.-R.*, *Pa.*, *Pr.* wie in Fig. 10, *v. Af.* = vordere Amnionfalte, *s. Af.* = seitliche Amnionfalte, *Uw.* = Urwirbel. Im dunklen Fruchthof die Blutinseln.

angelagerte parietale Mesoderm betrifft, das viscerele Mesoderm und das Entoderm aber nicht berührt.

Wie das Schema 1 auf Tafel I zeigt, erfolgt die Erhebung der Falten außerhalb der Embryonalanlage knapp neben derselben. In die Falten erstreckt sich ein Fortsatz der außerembryonalen Leibeshöhle

hinein. Die in der Fig. 1 dargestellten seitlichen Amnionfalten treffen sich in der Mittellinie; es verwachsen zunächst die Ectodermblätter (ectodermale Amnionnaht), dann wird die Verwachsung entsprechend einer horizontalen, der Rückenfläche des Embryo parallelen Ebene wieder getrennt, es gelangen die beiden parietalen Mesodermblätter zur Berührung und Verwachsung. Die so entstandene

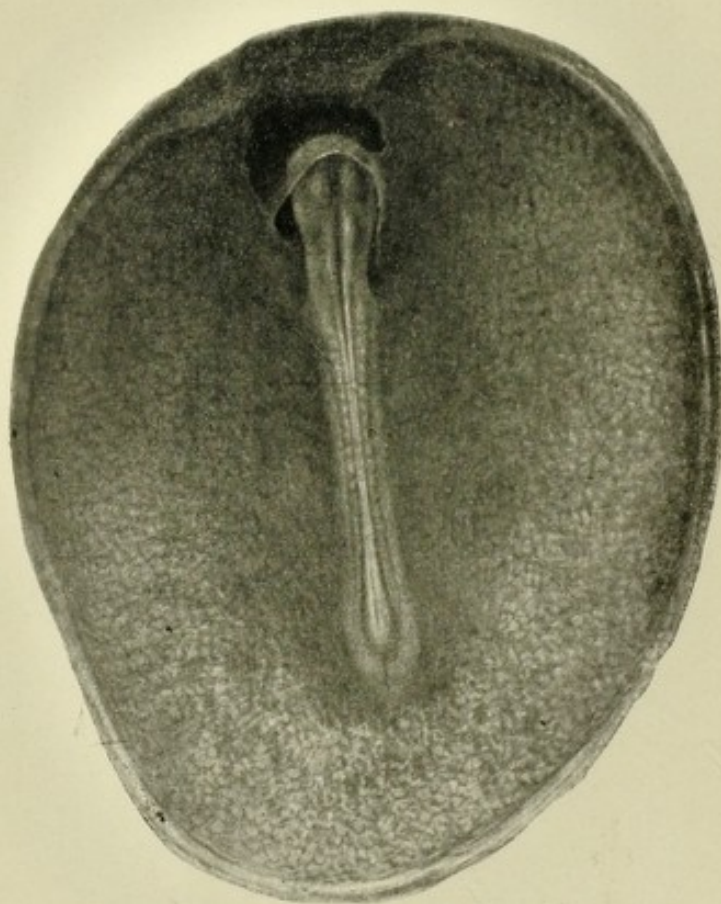


Fig. 15.

Keimscheibe vom Kiebitz (*Vanellus cristatus*) im auffallenden Licht mit Proamnion und Kopfkappe des Amnion. Vergr. 15.

mesodermale Amnionnaht (Schema Tafel I, Fig. 2) bleibt beim Hühnchen und vielleicht bei allen Sauropsiden bis zum Ausschlüpfen erhalten; sie stellt den einzigen Zusammenhang der beiden durch die beschriebene Faltenbildung entstehenden Eihäute, der äußeren serösen Hülle und des innen gelegenen Amnion, dar. Die Dorsalseite des Embryo ist jetzt von vier Zellschichten bedeckt; außen liegt das Ectoderm der serösen Hülle, dann folgt deren (parietales) Mesoderm, dann (durch die spaltförmige außerembryonale Leibeshöhle getrennt) das gleichfalls dem parietalen Blatte entstammende Mesoderm des

Amnion, dann dessen Ectoderm. Der Spaltraum zwischen Amnion und Embryo, der dem Amnionsack angehört, entspricht einem abgetrennten Stück des den Keim umgebenden Außenraumes und ist von salz- und eiweißhaltiger Flüssigkeit, dem *Liquor amnii*, erfüllt. Man beachte, daß in den beiden Eihäuten dieselben Keimblätter, aber in umgekehrter Schichtung vorhanden sind, und daß beim Amnion das Mesoderm außen liegt. In der Nabelgegend geht das Amnion in die äußere Haut des Tieres über; diese Stelle wird als *Hautnabel* bezeichnet.

Es sind im ganzen vier Amnionfalten vorhanden: eine vordere, zwei seitliche und eine hintere, die sich über das Schwanzende des Embryo herüberlegt. Die Falten sind natürlich nicht scharf voneinander getrennt, sondern gehen bogenförmig ineinander über. Von allen ist die hintere Falte die kleinste und erscheint auch zuletzt. Ja bei manchen Vögeln, wie z. B. beim Kiebitz, fehlt sie überhaupt. (Fig. 16.) In ihrer Zusammensetzung aus den Keimblättern entspricht sie den seitlichen Falten.

Anders die vordere Amnionfalte, auch *Kopfkappe* des Amnion genannt. Sie ist die erste, die auftritt, unterscheidet sich aber anfänglich von den anderen dadurch wesentlich, daß sie aus Ento- und Ectoderm besteht, zunächst ohne Teilnahme des Mesoderms, für welches das sonst nirgends an der Amnionbildung beteiligte Entoderm vorläufig eintritt. Die Erklärung hiefür liegt darin, daß die Amnionbildung im Bereiche des schon oben beschriebenen Proamnion beginnt, also zu einem Zeitpunkte, in welchem das Mesoderm sich noch nicht vor der Embryonalanlage ausgebreitet hat. Der Vorgang hängt innig zusammen mit der Kopfbildung. (Vgl. die Schemata Tafel I, Fig. 3 u. 4.)

Nachdem der Kopf sich durch die vordere Keimfalte gegen den Fruchthof abgegrenzt hat, beginnt er über den letzteren frei heraus, resp. vorwärts zu wachsen. Gleichzeitig und im Zusammenhang mit der Entwicklung des Gehirnes (der Hirnbeugen) wird der Kopf ventralwärts abgebogen, wobei er sich in den vorne erst zweiblätterigen Fruchthof einsenkt, gleichsam eindrückt. Vor dem Kopfe aber erheben sich die Blätter dieses Fruchthofes in einer Falte, die wie die Amnion-



Fig. 16.

Embryo vom Kiebitz (*Vanellus cristatus*) kurz vor dem Schlusse des Amnion. Eine hintere Amnionfalte wird beim Kiebitz nicht gebildet. Vergr. 8.

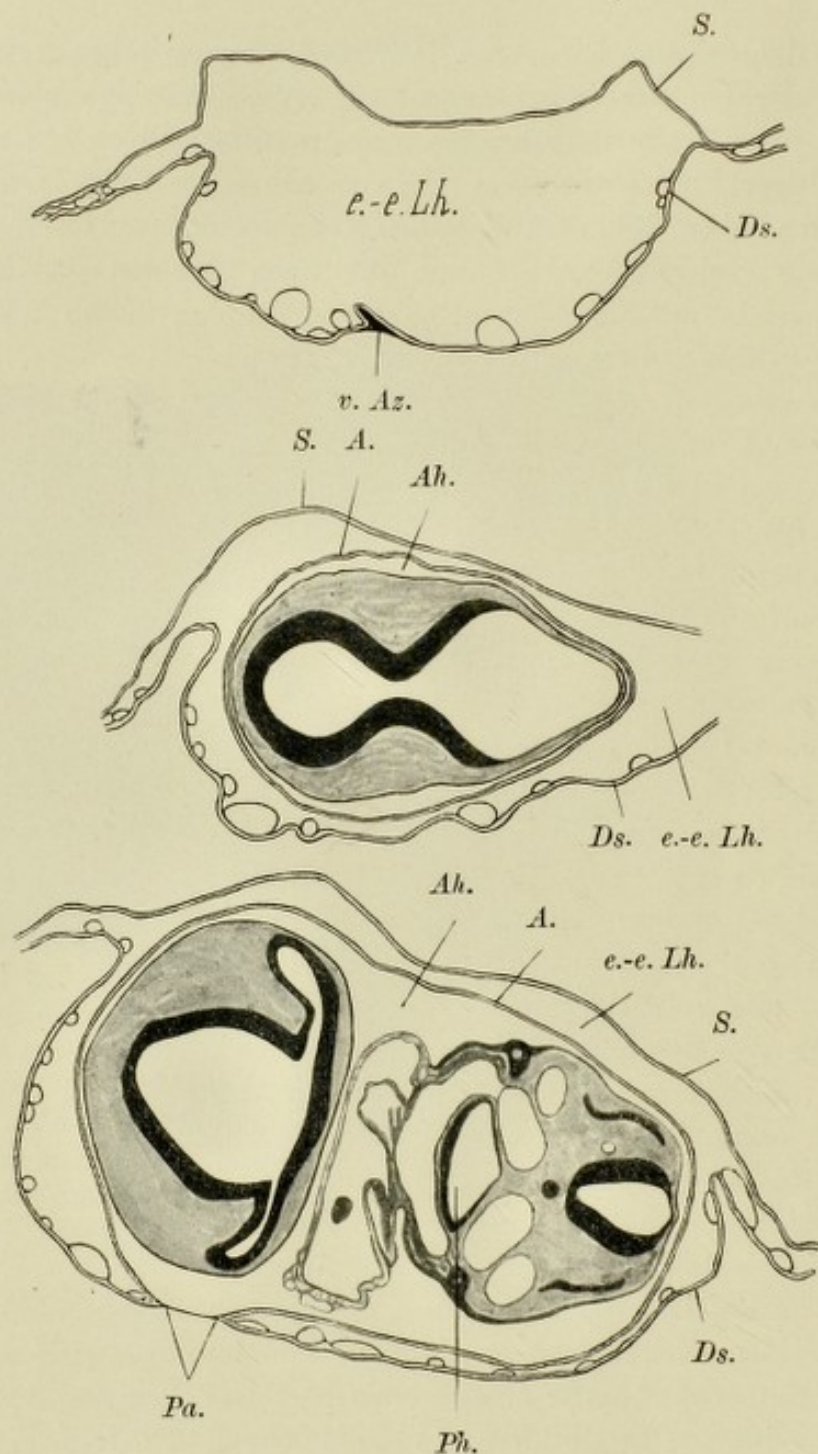


Fig. 17—19.

6 Querschnitte durch einen Hühnerembryo samt Eihäuten, entsprechend Keibels Normentafel Fig. 16; Vergr. 40.

Fig. 17 Schnitt von dem Embryo, Fig. 18 Schnitt durch das Kopfbende, Fig. 19 Schnitt durch die beiden Augenblasen und den Proamnionrest, Fig. 20 und 21 Schnitte im Bereiche der mesodermalen Amnionnaht, Fig. 20 vor, Fig. 21 hinter der vorderen Darmpforte; Fig. 22 Schnitt im Bereiche der seitlichen Amnionfalten, die einen stark ausgedehnten Abschnitt der Leibeshöhle enthalten und wegen der Drehung des Embryo auf die linke Seite (vgl. Fig. 20—22) etwas asymmetrisch sind. A. = Amnion; s. Af. (Fig. 22) = seitliche Amnionfalten; Ah. = Amnionhöhle; v. Az. (Fig. 17) = vorderer Amnionzipfel (bisher nur bei Wasservögeln beobachtet);

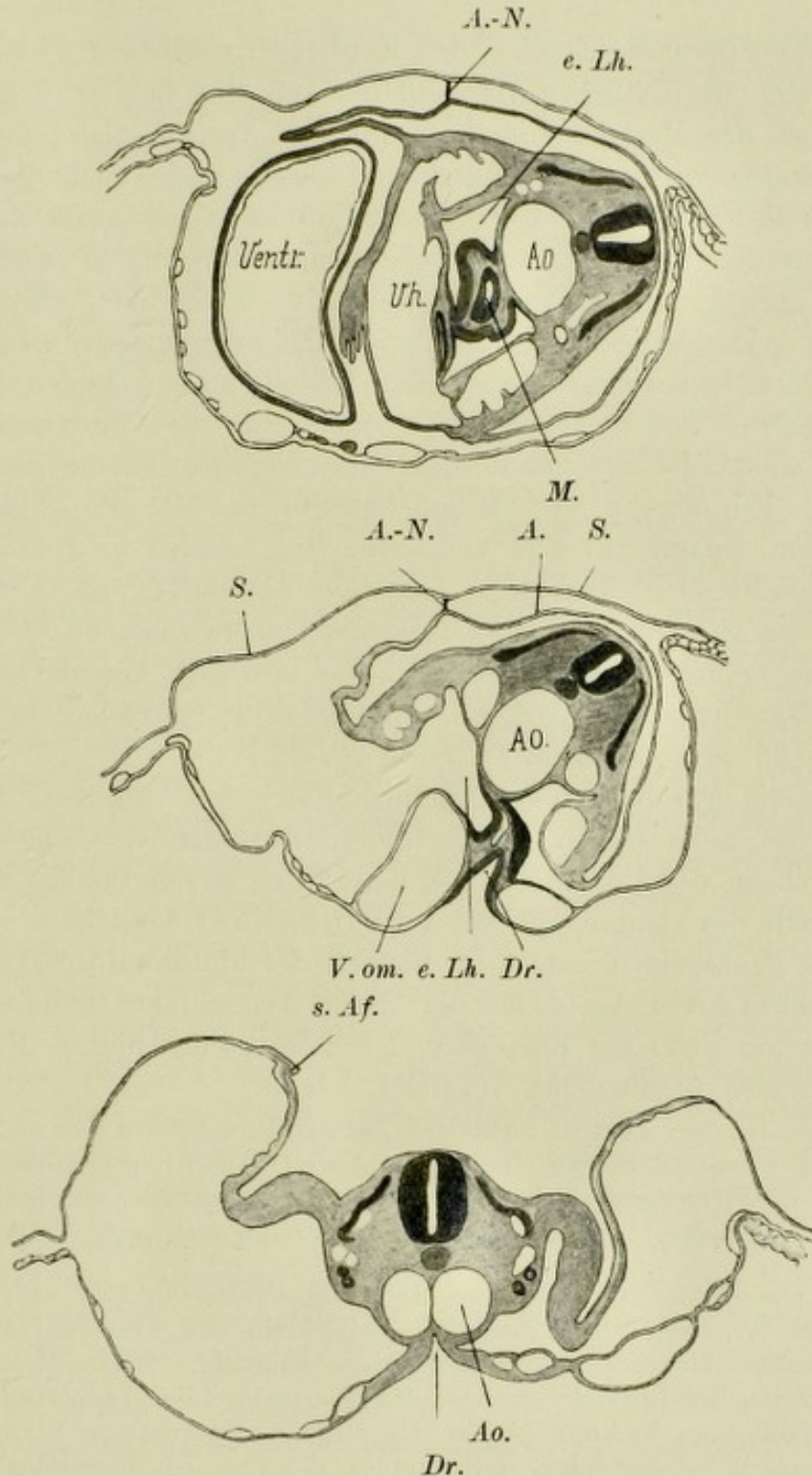


Fig. 20—22.

entsteht beim Vorwachsen des Mesoderms in das Proamnion nach Art einer Amnionnaht, durch lokales Unterbleiben der Verschmelzung der beiderseitigen Coelomhälften, und verbindet das vordere Amnionende mit der Dottersackwand). *A.-N.* = Amnionnaht; *Ao.* = Aorta (am Körperende, Fig. 22, noch paarig); *Dr.* = Darmrinne (Fig. 21 und 22); *Ds.* = Dottersackwand; *e. Lh.*, *e-e. Lh.* = embryonale und extraembryonale Leibeshöhle; *M.* = Magen; *Pa.* = Proamnionrest (in Fig. 19); *Ph.* = Pharynx; *S.* = Seröse Hülle; *Ventr.* = Ventrikel, *Vh.* = Vorhof des Herzens (Fig. 20); *V. om.* = Vena omphalomesenterica.

fallen aussieht und sich über den Kopf nach rückwärts schlägt. Erst dann treten die seitlichen Amnionfalten auf. Nun beginnt von beiden Seiten her das Mesoderm in die Kopfkappe vorzuwachsen und Ecto- und Entoderm zu trennen. Mit dem Mesoderm rückt auch die Leibeshöhle in das Proamnion vor¹⁾. Das Entoderm zieht sich dann mit dem visceralen Mesoderm aus der Kopfkappe des Amnion wieder vollständig zurück und breitet sich wieder flach auf dem Dotter aus. Die von beiden Seiten hervorwachsenden Mesodermmassen (Mesodermflügel) vereinigen sich wieder in der Mittellinie und bilden bis zur Nackengegend des Embryo wieder eine Naht, eine Fortsetzung der Mesodermnaht, die aus den seitlichen Amnionfalten hervorgegangen ist. Mit der Vereinigung der Mesodermflügel ist das Proamnion verschwunden. Solange es aber vorhanden ist, verläuft im freien Rande des vorwachsenden Mesoderms jederseits ein Gefäß des Dotterkreislaufs, Vena vitellina anterior dextra und sinistra (pag. 26).

Das Verhalten der Amnionnaht, der seitlichen Amnionfalten und des im Verschwinden begriffenen Proamnion an Querschnitten ist aus Fig. 17–22 zu entnehmen. (S. Seite 22, 23.)

Da die Ausbildung des Amnion infolge des Auftretens der vier Falten von allen Seiten her fortschreitet, treffen sich diese Falten schließlich an der Dorsalseite des Embryo an einem Punkte der Verschlusstelle des Amnion, die als Amnionnabel bezeichnet wird. Er liegt bei Sauropsiden immer im Bereich der hintern Körperhälfte, ja bei manchen Arten, bei denen die hintere Amnionfalte rudimentär ist, geradezu am Ende des Körpers und bezeichnet das hintere Ende der mesodermalen Amnionnaht. (Tafel I, Fig. 5.)

Bei manchen Formen zieht sich der Amnionnabel vor dem endgültigen Verschuß zu einem langen Gang, dem Amnionnabelgang, aus.

In der Mesodermis des Amnions gelangen etwa vom 5. Bruttage an (beim Hühnchen) glatte Muskelfasern zur Entwicklung, welche durch

¹⁾ Die Kopfkappe tritt beim Huhn verhältnismäßig spät auf; der aus Proamnion bestehende Teil derselben bleibt klein und wird bald durch das einwachsende Mesoderm zum Verschwinden gebracht. Bei anderen Sauropsiden, z. B. bei *Lacerta*, erreicht das Proamnion eine bedeutende Größe und umhüllt den Embryo bis in die Gegend der vorderen Extremitäten. Das Mesoderm wächst nicht mit gerader, sondern mit bogenförmiger Begrenzungslinie vor und umgreift das Proamnion derart, daß sich die beiden Mesodermhälften (Mesodermflügel) zunächst auf dem Fruchthof vor der Embryonalanlage treffen, verschmelzen und in die zwei Blätter spalten, so daß der Embryo mit seinem Proamnion eine Zeitlang von einem Coelomring umgeben wird. (Schema Tafel I, Fig. 3 u. 4 und Textfiguren 17 bis 22).

rhythmische Kontraktionen den Embryo in schaukelnde Bewegung versetzen. Gegen das Ende der Entwicklung verschwindet diese Muskulatur wieder größtenteils. Ihre Bedeutung ist unsicher. Gefäße kommen dem Amnion erst in der zweiten Hälfte der Bebrütung zu; sie wachsen vom Nabel aus in dasselbe hinein. Sein mit Rücksicht auf die geringe Dicke der Membran wenig intensiver Stoffwechsel erfolgt im wesentlichen durch Stoffaustausch mit den umgebenden Flüssigkeiten.

Die ectodermale Schichte der serösen Hülle läßt an ihrer Außenfläche meist noch eine Schichte von besonders differenzierten, namentlich bei *Sphenodon* und *Chamaeleo* sehr auffallenden Zellen unterscheiden (Telo-derm nach Mehnert); wahrscheinlich entsprechen sie dem Trophoblast der Säugetiere. Sie spielen vielleicht bei der Resorption des Eiweißes (siehe später pag. 31) und höchstwahrscheinlich bei der Ernährung des Embryo gewisser Arten wie Seps, die eine Art Placenta bilden, eine Rolle. (Vgl. das Kapitel Placentation.) Die seröse Hülle besitzt niemals eigene Gefäße.

Nunmehr bleibt noch das Verhalten des Entoderms und der Splanchnopleura außerhalb der Embryonalanlage zu betrachten. Am freien Rand und innerhalb des seitlich auswachsenden mittleren Keimblattes erfolgt, zum Teil noch vor der Spaltung in zwei Blätter, nach derselben aber ausschließlich im visceralen Blatt, im Bereiche des dunklen Fruchthofes die erste Bildung von Blut und Blutgefäßen. (Fig. 14.) Dies läßt den Unterschied zwischen den beiden Fruchthöfen noch stärker hervortreten; der dunkle Fruchthof wird dadurch zum Gefäßhof (*Area vasculosa*). Der Prozeß geht in der Art vor sich, daß Zellstränge, sogenannte Blutinseln, gebildet werden, deren äußerste Schichte zum Endothel eines Gefäßrohres wird, während der Inhalt sich in Blutzellen umwandelt. Nach einiger Zeit tritt in diesen Hämoglobin auf; sie sind nunmehr als rote Blutkörperchen zu bezeichnen (die roten Blutkörperchen der Sauropsiden bleiben zeit-lebens kernhaltig). Die aus den Blutinseln entstandenen Gefäße verbinden sich zu einem anfangs indifferenten Netze, das nach außen durch ein ringförmiges Gefäß, den Randsinus, abgeschlossen ist. Der Sinus liegt nahe dem jeweiligen freien Rande des Mesoderms und wird mit diesem über den Dotter vorgeschoben. (Vergl. die Schemata auf Tafel I.) Die Gefäße des Fruchthofes erscheinen früher als die im Embryo selbst. Sekundär wachsen sie durch den hellen Fruchthof dem Embryo entgegen und verbinden sich hier einerseits mit dem venösen Ende der Herzanlage, andererseits mit der zunächst paarigen Aorta. Nun erst kann der Kreislauf, der anfänglich ausschließlich Dotterkreislauf ist, beginnen. Dieser hat sofort eine doppelte, nutritive und respiratorische Funktion. Die erstere ist bedingt durch seine Entstehung in der Splanchnopleura, die dem Entoderm und

damit dem Dotter, der vom Entoderm aufgenommen wird, innig anliegt; die zweite wird durch die Ausbreitung der Gefäße über eine relativ große Fläche ermöglicht. Die Gefäße des Dotterkreislaufes werden als *Arteriae* und *Venae omphalomesentericae* (*omphalomesentericae*) oder *vitellinae* bezeichnet.

Zuerst treten zwei *Venae vitellinae anteriores* auf, die bei Tieren mit wohlentwickeltem Proamnion in den Rändern der in das Proamnion von der Seite her hineinwachsenden Mesodermflügel verlaufen und dadurch die Ausdehnung des Proamnion leicht erkennen lassen. Dann erst erscheinen die Arterien, bei Vögeln jederseits eine, deren Anfangsstück später zur *Arteria mesenterica superior* wird; bei Reptilien sind sie anfangs zahlreicher, wahrscheinlich metamer angeordnet, später gleichfalls auf ein Paar beschränkt. Das Auftreten einer einfachen *Vena vitellina posterior* und später von Begleitvenen der Arterien, dann das Verschwinden der rechten *V. vitellina anterior* (zugleich mit dem Verschwinden des Proamnion), schließlich bei Vögeln das Verschwinden des Randsinus, nach Maßgabe der Vollendung der Umwachsung des Dotters durch das Mesoderm, charakterisieren die Ausbildung des sekundären Dotterkreislaufs späterer Stadien. Lymphgefäße des Dottersacks sind noch nicht sicher erwiesen¹⁾.

Sobald Entoderm und Mesoderm den Dotter umwachsen und sich an seiner untern Seite wieder vereinigt haben, kann man von einem geschlossenen Dottersack sprechen²⁾. Derselbe besteht aus einer inneren entodermalen und äußeren mesodermalen Schichte und ist von der serösen Hülle durch die spaltförmige extraembryonale Leibeshöhle geschieden. Gegen den Darm des Embryo grenzt er sich durch einen Prozeß ab, der der Bildung des Amnion nicht unähnlich ist. Die Anlage des Darmes bildet zunächst eine Längsrinne (die Darmrinne), aus der Kopfdarm und Enddarm als Rohr durch Auswachsen hervorgehen (Schema Tafel I, Fig. 3 und 4). Der Eingang in diese wird als vordere und hintere Darmpforte bezeichnet. Die Kommunikation der Darmanlage mit dem Dottersack wird nun begrenzt: vorn und hinten durch die ventralen Lippen der Darmpforten, seitlich durch die Ränder der Darmrinne, die seitlichen Darmlippen (Schema Tafel I,

¹⁾ Ein Bild des Dotterkreislaufes, allerdings mit den für die Säuger giltigen Abweichungen, gibt Fig. 42.

²⁾ Die Mesodermränder vereinigen sich nicht vollständig. (Vgl. das Schema Tafel II, Fig. 7.) Auf die näheren Einzelheiten der Vorgänge am distalen Pol des Dottersackes kann hier nicht besonders eingegangen werden. (Vgl. hierüber Schauinsland oder die Originalarbeiten von Duval und H. Virchow.)

Fig. 2). Diese Lippen bestehen aus Entoderm und visceralem Mesoderm und vereinigen sich durch Entgegenwachsen, wobei in der vorderen Körperhälfte namentlich eine Verschmelzung der seitlichen Lippen, hinten ein Vorwachsen der hinteren Lippe vorliegt. Bei der Vereinigung der seitlichen Lippen verschmelzen wieder zunächst die Entodermflächen und lösen sich dann in einer dazu senkrechten Ebene, worauf die Mesodermplatten verschmelzen. Im Bereich der Regionen, welche später ein ventrales Mesenterium besitzen (primäres Zwerchfell, Lebergegend), bleibt diese Verschmelzung (ähnlich der mesodermalen Amnionnaht) eben zur Bildung dieses Mesenteriums bestehen, sonst schwindet sie. Die Trennung von Darm und Dottersack führt aber nicht zu einer vollständigen Lösung; an einer Stelle bleibt eine Verbindung erhalten, sie wird allmählich zu einem Gange, dem Dottergang (Ductus omphalo-entericus oder vitello-intestinalis), ausgezogen. (Schema Tafel I, Fig. 5 und 6.) Die Stelle seiner Anwachsung am Darne wird als Darmnabel bezeichnet. In der mesodermalen Wand des Ganges verlaufen die Vasa omphalo-mesenterica.

Der Dottersack der Amnioten, der rings von Leibeshöhle umgeben und innerhalb der serösen Hülle (des Chorion) eingeschlossen ist, unterscheidet sich von dem der Anamnier, z. B. der Selachier, welche gleichfalls einen freien gestielten Dottersack mit wohlausgebildetem Ductus omphalo-entericus besitzen, dadurch, daß er nur aus Entoderm und visceralem Mesoderm besteht, somit bloß einen Darmdottersack darstellt, während er bei den Selachiern noch von einem Hautdottersack, aus parietalem Mesoderm und Ectoderm zusammengesetzt, umgeben ist. Letzterer wird bei den Amnioten durch die seröse Hülle (das Chorion) vertreten.

Das Amnion bekleidet in späteren Stadien den Dottergang auf einer kurzen Strecke vom Hautnabel an. Mit dem Amnion ist in späteren Stadien der Allantoisstiel (pag. 29) verwachsen. So kommt es auch bei Sauropsiden zur Ausbildung eines kurzen Nabelstranges. Derselbe ist aber hier der Länge nach vom Coelom durchzogen, welches den Dottergang rings umgibt und das embryonale Coelom dauernd mit dem außerembryonalen in Verbindung setzt. (Tafel I, Fig. 6.)

Die weiteren Schicksale des Dottersackes der Sauropsiden mögen hier nur ganz kurz Erwähnung finden. Behufs Resorption der Dottermasse entwickelt sich an seiner Innenfläche ein sehr reich vascularisiertes Netzwerk von blattartig vorspringenden Leisten. (Siehe Schema Tafel II, Fig. 7.) Mit dem Schwunde des Dotters verkleinert sich der Dottersack immer mehr und schlüpft, kurz vor dem Auskriechen des Tieres aus dem Ei, durch den Hautnabel in die Bauchhöhle. Hier wird der Dotter durch Vermittlung von Leucocyten weiter resorbiert und stellt eine Reservenahrung für die erste Zeit des Freilebens dar. Größtenteils scheint der Dotterrest übrigens zur

Pigmentbildung verwendet zu werden. Ein Übertritt des Dotters durch den Dottergang in den embryonalen Darm und Resorption von hier aus, wie bei den Anamniern, kommt bei den Amnioten nicht vor.

Nur verhältnismäßig kurze Zeit hindurch ist der Dotterkreislauf imstande, das Sauerstoffbedürfnis des Embryo zu befriedigen. Einerseits mag hier die Doppelfunktion dieses Kreislaufs hinderlich sein; die Bahnen desselben sind mit Nährstoff erfüllt. Andererseits ist die Ausdehnung des Dottersackes keine besonders große; seine dorsale Seite ist von dem wachsenden Embryo bedeckt und von der Atmosphäre abgeschnitten, seine Größe nimmt mit dem Verbrauch der Nährstoffe

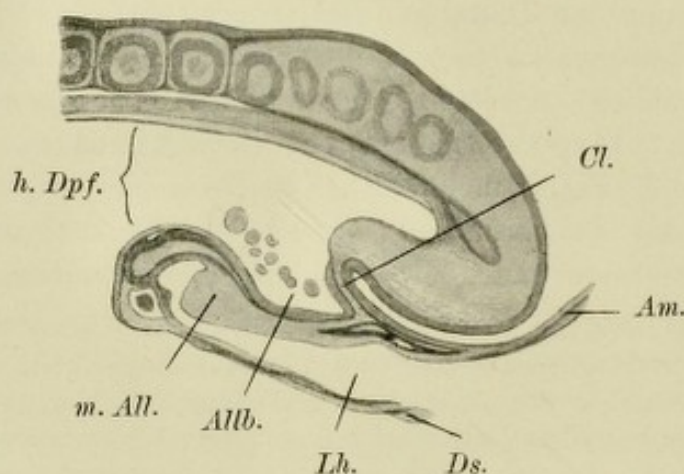


Fig. 23.

Früheres Stadium der Allantoisanlage vom Hühnchen, nach Gasser (1874), im Sagittalschnitt. Vergr. 50.

Allb. = Allantoisbucht, *m. All.* = mesodermaler Allantoishöcker, *Am.* = Amnion, *Cl.* = Cloakenmembran (nicht genau median getroffen), *h. Dpf.* = hintere Darmforts., *Ds.* = Dottersack, *Lh.* Leibeshöhle.

fortwährend ab. So wird die respiratorische Funktion von einem neuen Organ, der Allantois, übernommen. Auch sie hat daneben noch eine weitere Aufgabe, nämlich die Ausscheidungsprodukte der Urnieren und Nieren aufzunehmen. Daher rührt auch der ihr von K. E. v. Baer gegebene Name Harnsack.

Die Entwicklung der Allantois erfolgt von der ventralen Wand des Enddarmes, der Kloake, aus. Sie beginnt vor dem Schlusse des Amnion, beim Hühnchen am Ende des zweiten Tages, zu einer Zeit, wo die spätere ventrale Kloakenwand noch flach auf dem Dotter ausgebreitet ist, als kleine entodermale Ausstülpung und wird mit der Ausbildung des Enddarmes an die ventrale Kloakenwand verlegt. (Fig. 23 und Tafel I, Fig. 4.) Das sie bekleidende viscerele Mesoderm zeigt

anfangs eine starke Verdickung, die als Allantoishöcker bezeichnet wird, während der entodermale Hohlraum Allantoisbucht heißt. Der Höcker ragt in die embryonale Leibeshöhle vor, vergrößert sich sehr rasch (Fig. 24 und 25) und wird durch Ausdehnung der Allantoisbucht zur dünnwandigen Allantoisblase, die sich konstant nach rechts hin wendet und in die außerembryonale Leibeshöhle vorwächst, wo sie zwischen Amnion und Serosa sich entfaltet und durch den Widerstand der letzteren bald so abgeplattet

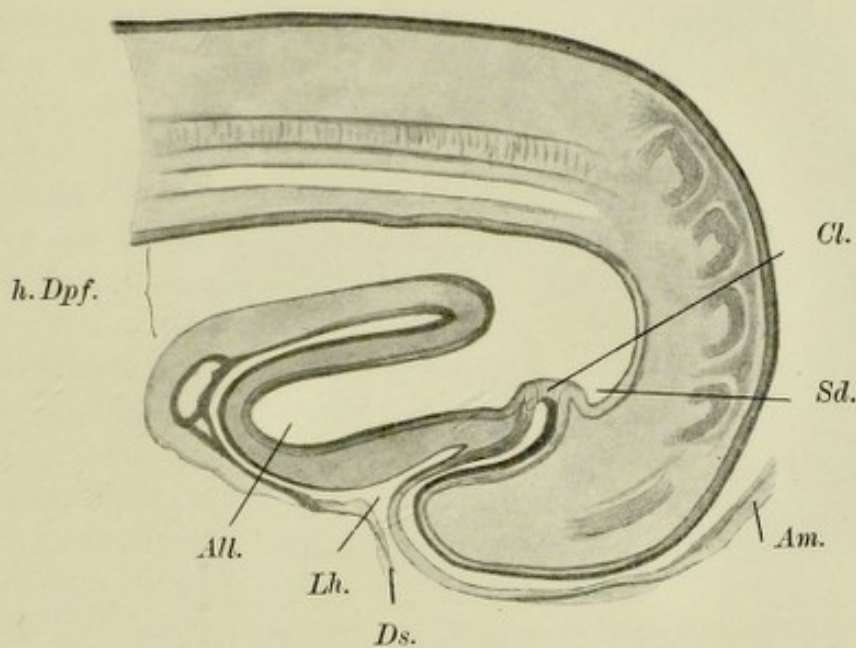


Fig. 24.

Späteres Stadium der Allantoisanlage vom Hühnchen (3–4 Tage bebrütet), im paramedianen Sagittalschnitt, nach Gasser (1874).
Vergr. 50.

All. = Allantois, *Am.* = Amnion, *Cl.* = Cloakenmembran, *h. Dpf.* = hintere Darmpforte, *Ds.* = Dottersack, *Lh.* = Leibeshöhle, *Sd.* = Schwanzdarm.

wird, daß man von einem äußeren und einem innern Allantoisblatte, dem respiratorischen und dem Muskelblatte nach Bonnet, sprechen kann. Durch einen hohlen Stiel, den Allantoisstiel mit dem Urachus (Harn gang), bleibt sie dauernd mit dem Enddarm verbunden. (Fig. 26 und Tafel I, Figur 5 und 6.)

Das Auswachsen der Allantois nach rechts gehört mit zu den ersten Vorgängen, welche die ursprünglich vollständige Körpersymmetrie stören, und welche mit der S-förmigen Krümmung des Herzens ihren Anfang nehmen. Es hängt damit zusammen, daß der Embryo sich regelmäßig so dreht, daß er mit seiner linken Seite dem Dotter aufliegt, mit der rechten der serösen

Hülle und der Eioberfläche zugewendet ist. (Vgl. Fig. 17—22 und Fig. 16.) Die Allantoisdrehung dürfte ihrerseits wieder für die später eintretende Drehung der Nabelschleife des Darmes von Bedeutung sein.

Bei einigen Reptilien wird die Allantois nicht als Entodermausstülpung, sondern als solider Mesodermhöcker angelegt. Dieser bekommt selbständig eine Höhlung, die sekundär sich mit dem Darm verbindet. Die späteren Stadien verhalten sich im wesentlichen wie beim Hühnchen.

Frühzeitig tritt das Gefäßsystem der Allantois auf. Die Arterien stellen die direkte Fortsetzung der beiden primitiven Aorten dar und gelangen längs des Allantoisstieles an die Blase: Arteria umbilicalis

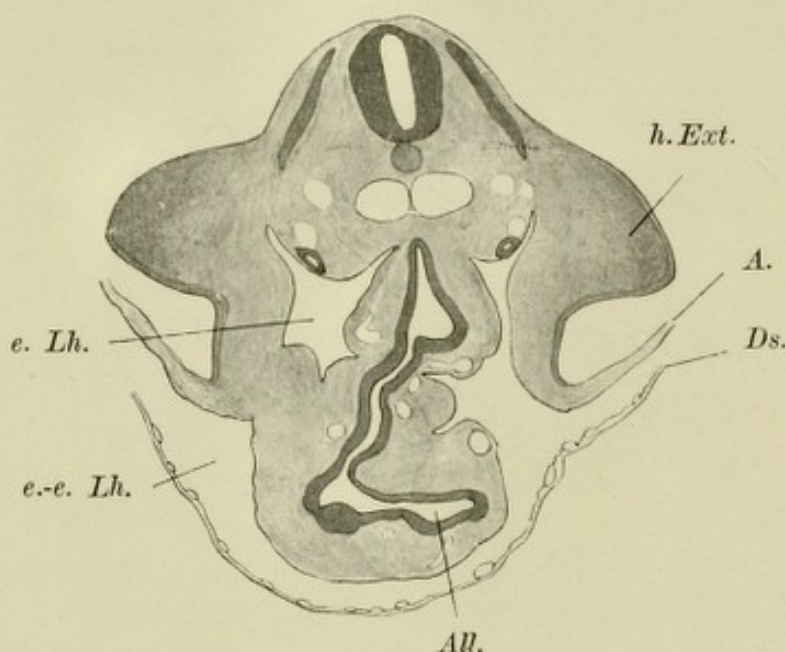


Fig. 25.

Querschnitt durch die Allantoisanlage eines Hühnerembryo, entsprechend Keibels Normaltafel Fig. 20. Vergr. 40.

A = Amnion, All. = Allantois, mit dem Darm in Zusammenhang, Ds. = Dottersackwand, h. Ext. = hintere Extremität, e. Lh., e.-e. Lh. = embryonale und extraembryonale Leibeshöhle.

dextra und sinistra. (Fig. 26.) Die beim Hühnchen auf der Allantois einfache V. umbilicalis verläuft gleichfalls längs des Allantoisstieles; sie ist in der Rumpfwand anfänglich rechts und links vorhanden, später auch hier einfach (nur links erhalten) und kehrt durch die Leberanlage zum Sinus venosus des Herzens zurück. Das Netz kleinerer Gefäße und ziemlich weiter Kapillaren wird namentlich in dem äußeren Allantoisblatte ein ungemein reichliches, so daß dieses Blatt nicht nur funktionell, sondern auch strukturell mit der Lunge (der Wand der Lungenalveolen) verglichen werden kann. Auch Lymph-

gefäße sind ziemlich reichlich vorhanden. Dotterkreislauf und Allantoiskreislauf, Vasa omphalomesenterica und Vasa umbilicalia, sind anfangs streng voneinander getrennt und treten erst verhältnismäßig spät an den Berührungsstellen der beiden Organe in kapillare Verbindung.

Sobald die Allantois die seröse Hülle erreicht hat, verwächst ihr äußeres Blatt mit dieser. Dabei breitet sie sich immer weiter und weiter längs der Serosa aus, so daß schließlich die ganze Serosa mit Ausnahme des dem Keime gegenüberliegenden Dotterpoles von der Allantois ausgekleidet ist und mit dieser respiratorischen Zwecken dient. (Schema Tafel I, Fig. 6 und Tafel II, Fig. 7.)

Wenn die seröse Hülle der Sauropsiden als Chorion bezeichnet wird, so kann die Verwachsungsstelle zwischen seröser Hülle und Allantois bereits Allanto chorion genannt werden. Doch kommt ein echtes Allanto chorion erst den Säugetieren zu, da erst bei diesen die Verwachsung größere physiologische Bedeutung erlangt. Der Hohlraum der Allantois nimmt gegen Ende der Brutzeit an Inhalt ab, der flüssige Inhalt wird durch Resorption eingedickt und enthält dann harnsaure Konkreme nte. Wenn die Allantois bis in die Gegend des spitzen Eipoles vorgedrungen ist, wo sich in späteren Stadien der eingedickte Eiweißrest findet, so breitet sie sich nicht weiter zwischen Dotter und Eiweiß aus, sondern dringt zwischen Schale und Eiweißrest vor, umwächst den letzteren unter Mitnahme ihres aus der serösen Hülle gebildeten Überzuges und bildet einen Sack, den Eiweißsack. (Schema Tafel II, Fig. 7.) Namentlich bei Singvögeln treibt die seröse Hülle dann Zotten, die in das Eiweiß vordringen, es resorbieren und dem Gefäßsystem der Allantois zur weiteren Beförderung übergeben. Mit Rücksicht auf diese Zottenbildung der Serosa und die resorbierende Funktion derselben im Vereine mit der Vaskularisierung der Zotten durch die Allantois hat Duval das Organ mit der Placenta



Fig. 26.

Embryo vom Kiebitz (*Vanellus cristatus*) mit Amnion und Allantois. Letztere hängt am Allantoisstiel, in dessen Wand die Vasa umbilicalia verlaufen, und ist auf der dem Chorion zugewendeten (hier nach unten gerichteten) Seite abgeflacht. Dottersack entfernt. Vergr. 5.

verglichen. Doch ist die Frage des Eiweißsackes noch nicht endgültig erledigt. (Vergleiche z. B. hierüber die jüngste Publikation von G. Spanpani, Ricerche sugli annessi fetali degli Uccelli e specialmente sul modo di occlusione della vescicola ombelicale e sul presunto organo placentoides in: Arch. Ital. Anat. Embr. Firenze Vol. 4, 1905.)

Die Phylogenese der Eihäute ist zum Teil noch wenig aufgeklärt. Ob das Amnion einem Einsinken des Embryo in den Dotter seine Entstehung verdankt, oder dem Vorwachsen und der Ausbreitung der Allantois, welche, in die außerembryonale Leibeshöhle vorgewachsen, sich auch über den Embryo hinweg ausbreiten mußte, um genügend respiratorische Oberfläche zu gewinnen, bleibt unentschieden¹⁾. Eher ist verständlich, wieso aus der ohnehin meist großen und dünnwandigen Harnblase etwa der Amphibien die Allantois hervorgehen konnte. Während der verlängerten Entwicklungsdauer im Ei gelangte sie, durch embryonalen Harn stark ausgedehnt, durch den Hautnabel hindurch in die außerembryonale Leibeshöhle und machte hier einen teilweisen Funktionswechsel mit zunehmender Wichtigkeit des Gefäßsystemes durch. Auch hier entziehen sich aber die Zwischenstadien unserer Kenntnis. Anamnier und Amnioten stehen sich heute ohne Bindeglieder gegenüber. Am leichtesten ist noch die Entstehung des Dottersackes als eines bruchsackartigen Anhangs des Darmes, der erst durch die große Masse des Dotters zur Ausbildung gelangt ist, zu erklären.

Literatur.

- O. Hertwig, Die Lehre von den Keimblättern. (Erschienen 1903). Hertwigs Handbuch, Bd. I, Teil 1, Jena 1906.
 H. Schauinsland, Die Entwicklung der Eihäute der Reptilien und der Vögel (Erschienen 1902). Hertwigs Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre, Bd. I, Teil 2, Jena 1906.
 F. Hochstetter, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der europäischen Sumpfschildkröte (*Emys lutaria marsili*). I. Über die Art und Weise, wie die Embryonen der Schildkröte ihre Hüllen abstreifen und wie die Jungen dieses Tieres das Ei verlassen. Denkschr. K. Ak. Wiss. Wien Bd. 81, 1907.

¹⁾ Eine dritte Hypothese über die Entstehung des Amnion verfiel Hubrecht (1895). Vergleiche hierüber später pag. 34.

II.

Keimblätter und Eihäute der Säugetiere.

Bereits eingangs wurde erwähnt, daß die Säugetiere aller Wahrscheinlichkeit nach von Tieren mit dotterreichen Eiern abstammen. Wir werden daher erwarten, daß die Bildung der Keimblätter und Eihäute in prinzipiell ähnlicher Weise verlaufe wie bei diesen, eine Erwartung, welche auch in vielen wesentlichen Punkten wenigstens bei einer ganzen Reihe von Arten zutrifft¹⁾. Andererseits haben die stark abgeänderten äußeren Verhältnisse, in welche die Eier beim Übergang zur Entwicklung im Uterus gerieten, tiefgreifende Veränderungen, die bis in die ersten Entwicklungsvorgänge zurückreichen, bedingt. Bedenkt man nun, daß die Grundzüge der Entwicklung, der Vorgang der Gastrulation und der Bildung des mittleren Keimblattes, schon bei den Sauropsiden stark abgeändert sind, so wird es begreiflich, daß angesichts der gehäuften Abänderungen bei den Säugetieren Feststellung und Deutung der Tatsachen auf ungemein große Schwierigkeiten stößt. Dazu kommen sehr große Unterschiede zwischen den einzelnen Arten, so daß die Vergleichung der Befunde zunächst oft kaum durchführbar erscheint. Gerade aus diesen Verschiedenheiten ergibt sich die Notwendigkeit, eine Reihe von Typen vorzuführen, um so mehr, als nur dadurch ein Rückschluß auf die hypothetischen Frühstadien der menschlichen Entwicklung ermöglicht wird.

Die Aufstellung einer weitgehenden Analogie der Keimblätter bei Sauropsiden und Säugern entspricht dem Standpunkt, den z. B.

¹⁾ Wenn hier von Vorfahren mit dotterreichen Eiern die Rede ist, so werden zumeist reptilienähnliche Formen gemeint. Tatsächlich haben, wie das folgende lehrt, die Vorgänge bei der Keimblatt- und Eihautbildung bei einer Reihe von Säugern mit denen der Sauropsiden große Ähnlichkeit. Andererseits sprechen wieder manche Momente der vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte eher für eine direkte Ableitung der Säuger von den Amphibien, so daß der Stammbaum der Amnioten schon auf der Stufe der Amphibienorganisation geteilt zu denken wäre.

O. Hertwig einnimmt. Hievon sehr abweichend sind die Ansichten Hubrechts, die hier kurz referiert werden mögen. Hubrecht denkt sich die Amnioten von viviparen Amphibien abstammend; von diesen seien die Sauropsiden und die drei Hauptgruppen der Mammalier, nämlich Monotremen, Marsupialier und Placentaler, als vier getrennte Stämme abzuleiten. Der Erwerb der Eihäute sei während des intra-uterinen Entwicklungsabschnittes dieser viviparen Tiere erfolgt, und zwar durch Abspaltung der Deckschichte der Amphibienepidermis, einer Schichte, welche dem vorstehend (pag. 25) genannten Teloderm homolog ist und bei Säugern als Trophoblast (pag. 60) bezeichnet



Fig. 27.

Drei in Furchung begriffene Eier der weißen Ratte, mit der Zona pellucida, auf dem Wege durch die Tube, $3\frac{1}{2}$ Tage nach der Befruchtung. Vergr. 120.

wird; sekundär sei dann der Dotterreichtum der Eier bei Sauropsiden und Monotremen aufgetreten. Danach wären Formen mit Entstehung der Amnionhöhle durch Dehiszenz (vergl. im folgenden Igel, Chiropteren etc.) als primitive anzusehen, und wäre die Ähnlichkeit zwischen Sauropsiden und manchen Mammaliern eine sekundär entstandene, eine sogenannte Konvergenzerscheinung. Doch muß hervorgehoben werden, daß gegen die Hubrechtsche Theorie, obwohl viele Tatsachen für dieselbe sprechen, noch eine Reihe von Einwänden möglich ist, und daß die Mehrzahl der Embryologen heute doch noch auf dem Boden der älteren Anschauung steht, nach welcher die Bildung des Amnion durch Faltung den ursprünglicheren Zustand darstellt.

Immerhin ist eine Reihe von Erscheinungen allen Säugetieren ge-

meinsam. Dahin gehört schon die Art der Furchung¹⁾. Mit Rücksicht auf die geringe Dottermenge ist die Furchung eine totale und wenigstens anfangs auch eine äquale (mit untereinander gleicher Größe der Furchungszellen)²⁾. (Fig. 27.) Das Ei durchläuft ein Morulastadium,

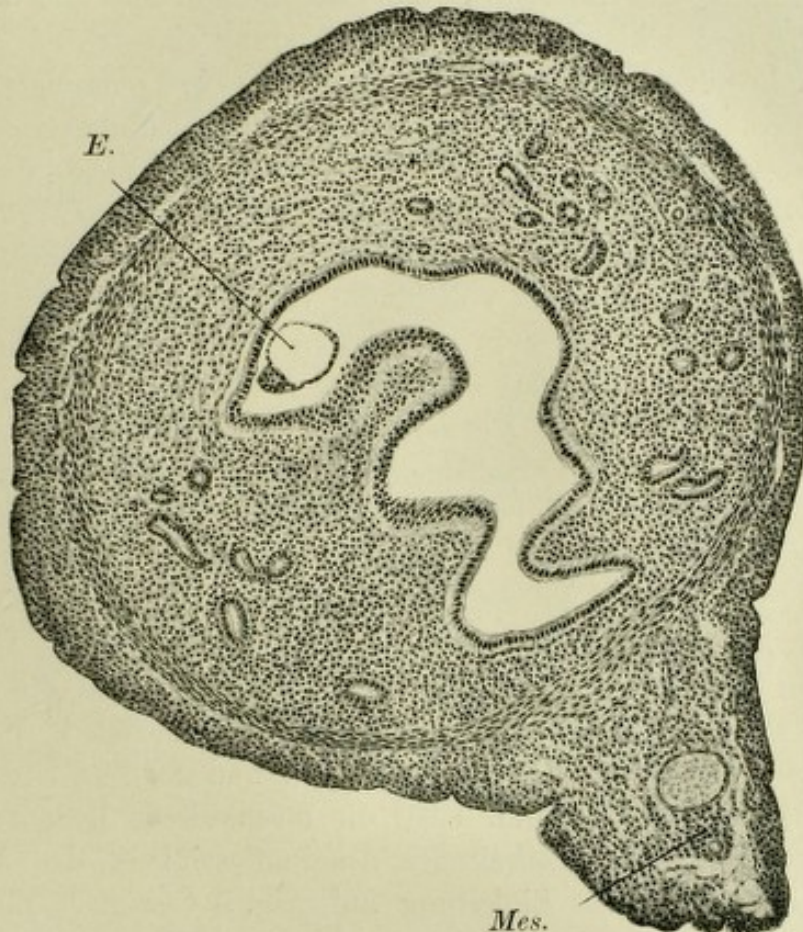


Fig. 28.

Querschnitt eines Uterus der Hausmaus mit einem an der Stelle der Implantation angelangten, aber noch nicht implantierten Ei (*E.*). Am Ei die Furchungshöhle und der Embryonalknoten erkennbar. *Mes.* = Mesometrium. Sublimat-Ameisensäure. Vergr. 100.

¹⁾ Der Satz hat für die Monotremen, die sich ja überhaupt durch eine singuläre Stellung auszeichnen, keine Geltung. Ihre dotterreichen Eier zeigen nur partielle Furchung. Das Amnion entsteht höchstwahrscheinlich durch Faltung. Dottersack und Allantois haben sich in die respiratorische Funktion geteilt. Die äußerste zottenlose Eihülle verdient nicht den Namen eines Chorion, sondern nur den einer serösen Hülle. Jedenfalls ist die Entwicklung der Monotremen der der Sauropsiden viel ähnlicher als der der anderen Mammalier. Im folgenden wird auf sie keine Rücksicht mehr genommen werden.

²⁾ Vgl. hierüber R. Hertwig, Der Furchungsprozess, in O. Hertwigs Handbuch der Entwicklungslehre, Bd. 1. (Erschienen 1903.)

welches durch das Auftreten einer exzentrisch gelegenen Furchungshöhle (Blastocoel) in das Stadium der einschichtigen Blastula mit einseitiger Anhäufung einer größeren Zellmasse, des Furchungskugellrestes oder Embryonalknotens, übergeht. (Fig. 28.) Von diesem geht die Bildung des Entoderms und des Embryo aus. Da aber bei manchen Formen schon hier die Amnionbildung einsetzt, so erfordert die weitere Besprechung der Entwicklung schon die Trennung nach einzelnen Typen. Dagegen sind die weiteren Entwicklungsstadien mit einmal ausgebildeten Eihäuten untereinander wieder nicht unähnlich. Überall sind Amnion und Chorion, Dottersack und Allantois vorhanden und bestehen aus denselben Keimblättern wie bei Sauropsiden. Das Amnion löst sich zumeist vollständig vom Chorion ab, so daß es nicht zur Ausbildung einer mesodermalen Amnionnaht kommt. Der Amnionsack ragt frei in das extraembryonale Coelom. Nur bei einzelnen Familien, wie bei den Huftieren und manchen Halbaffen, kommt es zur Bildung eines Amnionnabelganges. (Vgl. pag. 24.) Eine wichtige Ausnahme von der Regel bilden ferner auch die Primaten durch Ausbildung des Bauchstieles (Abschnitt 4). Selten schwindet das extraembryonale Coelom in späteren Entwicklungsstadien vollständig durch sekundäre Ausdehnung des Amnion und Verklebung mit dem Chorion. Im Bereiche des Hautnabels geht das Amnion in die Körperhaut über. Die beiden Blätter des Amnion wandeln sich in das stets einschichtige ectodermale Amnionepithel und das fibrilläre lockere Amnionbindegewebe um. Über die mechanische Bedeutung des Amnion und der in ihm enthaltenen Amnionflüssigkeit, des Amnionwassers, gilt das in der Einleitung auf pag. 5 Gesagte. Ein Proamnion, eine provisorische Umhüllung der vorderen Körperhälfte, die aus Ectoderm und Entoderm, ohne Beteiligung des Mesoderms, besteht (vergl. vorne pag. 18), kommt in sehr wechselnder Ausbildung vor. Es fehlt wahrscheinlich gänzlich bei Huftieren, dem Meeresschweinchen und den Primaten (s. Abschnitt 4), zeigt bei Carnivoren, Insectivoren, Chiropteren (vgl. Fig. 42) und manchen Nagern (Kaninchen, Ratte; s. Abschnitt 3) einen mittleren Grad der Ausbildung und erreicht bei manchen Marsupialiern (Didelphys) eine ganz außerordentliche Größe. In allen Fällen verschwindet es durch Einwachsen des Mesoderms später vollständig. Beim Kaninchen ist es übrigens eine sekundäre Bildung, da hier vor seinem Auftreten zunächst vor dem embryonalen Kopfe auf der Keimblase eine geschlossene Mesodermplatte besteht, die sekundär dehisziert, worauf der Kopf in die nur mehr aus Ectoderm und Entoderm bestehende Wand der Keimblase einsinkt (Strahl, Carius).

Das Chorion, die Zottenhaut¹⁾, vermittelt die Verbindung von Mutter und Frucht, wobei eine ungemeine Mannigfaltigkeit der Formen in Erscheinung tritt. Eine gewebliche Differenzierung der beiden Chorionschichten erfolgt bald nach der Chorionbildung; während das Chorionectoderm seinen epithelialen Charakter bewahrt und als Chorionepithel bezeichnet wird, wandelt sich das Mesoderm in das zunächst lockere Chorionbindegewebe um. Das Schicksal des ersteren, dessen Wucherungen die Zottenbildungen einleiten, und sein Verhalten zum mütterlichen Organismus, mit seinen vielfältigen Variationen, bildet den Hauptinhalt der Placentationslehre. Der Name wurde dem Chorion wohl hauptsächlich nach seinem Aussehen in frühen Entwicklungsstadien beim Menschen gegeben. Hier bildet es wirklich eine Zottenhaut (Fig. 172). Nur bei einem kleineren Teil der übrigen Säuger ist eine Isolierung von Zotten möglich, so beim Schwein, wo die Zotten so klein sind, daß sie das Chorion samtartig erscheinen lassen, beim Elephanten im Bereiche einer schmalen Zone, bei den Wiederkäuern mit gruppierten Zotten und freien Feldern dazwischen. Bei Raubtieren und Nagern z. B. bilden die Chorionwucherungen Blätter statt Zotten. Überdies erfolgt die Zottenbildung meist nicht im ganzen Chorionbereiche in gleicher Weise. In bestimmten Partien unterbleibt oft die Wucherung, oder die gebildeten Zotten schwinden wieder, und der betreffende Teil wird als Chorion laeve bezeichnet. Der Bezirk, auf dem sie dauernd vorhanden sind, bildet das Chorion frondosum und zugleich den fötalen Teil der Placenta.

Der Dottersack wird zu einem mindestens in den Anfangsstadien ziemlich ansehnlichen Organ, dessen Heranwachsen trotz des fehlenden Nährinhaltes ein wichtiges Argument für die Annahme seiner Vererbung von einem dotterreichen Vorstadium her bildet. Er ist hienach in gewissem Sinne zu den funktionslos gewordenen, aber doch vererbten rudimentären Organen zu rechnen. Allerdings übernimmt er oft sekundär andere Funktionen, die dann sein weiteres Bestehenbleiben oder seine weitgehende Ausbildung bedingen. (Vergl. besonders die Nager.) Mannigfaltig ist die morphologische Entwicklung der Allantois, die oft als mächtige Blase erscheint und als embryo-

¹⁾ Auch amniogenes Chorion genannt, mit Rücksicht darauf, daß es zugleich mit dem Amnion entsteht. Der Name ist auf pag. 7 erklärt. In den ersten Entwicklungsstadien, vor dem Auftreten der Zotten, wird es auch als seröse Haut, oder Serosa, wie bei den Sauropsiden, bezeichnet.

nales Harnreservoir fungiert, dagegen in anderen Fällen, wie beim Menschen und den Nagern mit Blätterumkehr, rudimentär bleibt und nur durch ihr Gefäßsystem eine allerdings hervorragende Bedeutung hat. Physiologisch ist dieses Gefäßsystem, aus dem die fötalen Gefäße der Placenta hervorgehen, der wichtigste Bestandteil der Allantois, die mit Rücksicht auf den Wegfall des Dotters bei Säugern neben der respiratorischen Funktion auch die Ernährung des Embryo zu vermitteln hat.

Endlich sind alle Säugetiere im Embryonalzustand durch den Besitz eines Nabelstranges, *Funiculus umbilicalis*, ausgezeichnet, in dem aber die Leibeshöhle (das Verbindungsstück zwischen embryonaler und außerembryonaler Leibeshöhle) sofort bei der Ausbildung des Stranges verloren geht¹⁾. Er besteht aus einer äußeren epithelialen, dem Amnionectoderm angehörigen Schicht, und einem bindegewebigen Grundgewebe, aus der Verschmelzung des parietalen Amnionmesoderms und des visceralen Allantoisgang- und Dottergangmesoderms hervorgegangen. In dieses Grundgewebe, das in eine besondere Bindegewebsart, die Whartonsche Sulze (vergl. den Abschnitt über den menschlichen Nabelstrang), umgewandelt wird, finden sich der Dottergang und die mit ihm im ehemals visceralen Mesoderm verlaufenden *Vasa omphalomesenterica*, ferner der Allantoisgang und die *Vasa umbilicalia*. In späteren Stadien sind aber nur die Umbilicalgefäße konstant zu finden, die übrigen Elemente gehen meist frühzeitig zugrunde oder sind nur in Resten nachweisbar. Übrigens wechselt das Verhalten nach den einzelnen Spezies; einiges darüber siehe im Kapitel Placentation.

Aus praktischen Gründen, mit Rücksicht auf die leichtere Darstellbarkeit, seien in der folgenden Einzeldarstellung der Typen der Eihautentwicklung nur die Frühstadien vorgeführt, während das Verhalten der Eihäute bei weiter fortgeschrittener Entwicklung im Zusammenhang mit der reifen Placenta besprochen werden soll.

¹⁾ Vgl. pag. 27. Die Ausbildung des Nabelstranges erfolgt, wie die des Nabels bei Sauropsiden (Schema 5 u. 6 auf Tafel I), durch Vorrücken der Keimfalten in die Konkavität der Darmlippen; sowie sich diese bis auf den Dottergang vereinigt haben, legen sich die Keimfalten, deren hintere mit der Allantois verwachsen ist, an den Dottergang an, verwachsen mit diesem und es erfolgt die Trennung der Coelomabschnitte. Mit der Verlängerung des Dotterganges verlängert sich, wenn auch langsamer, die vom Amnion gelieferte Bekleidung desselben und die Strecke, auf welcher das Coelom obliteriert ist. Der so entstandene Nabelstrang kann dann durch eigenes Wachstum eine beträchtliche Länge erreichen (Huftiere, Mensch etc.). Bei anderen Familien bleibt er kurz (Nager, Carnivoren).

1. Differenzierung der Keimblätter vor dem Auftreten des Amnion. Amnionbildung durch Faltung.

Der hier zu schildernde Typus, der nach seinem meist untersuchten Vertreter auch als Kaninchentypus bezeichnet werden könnte, findet sich weit verbreitet. Er kommt mit einzelnen mehr neben-

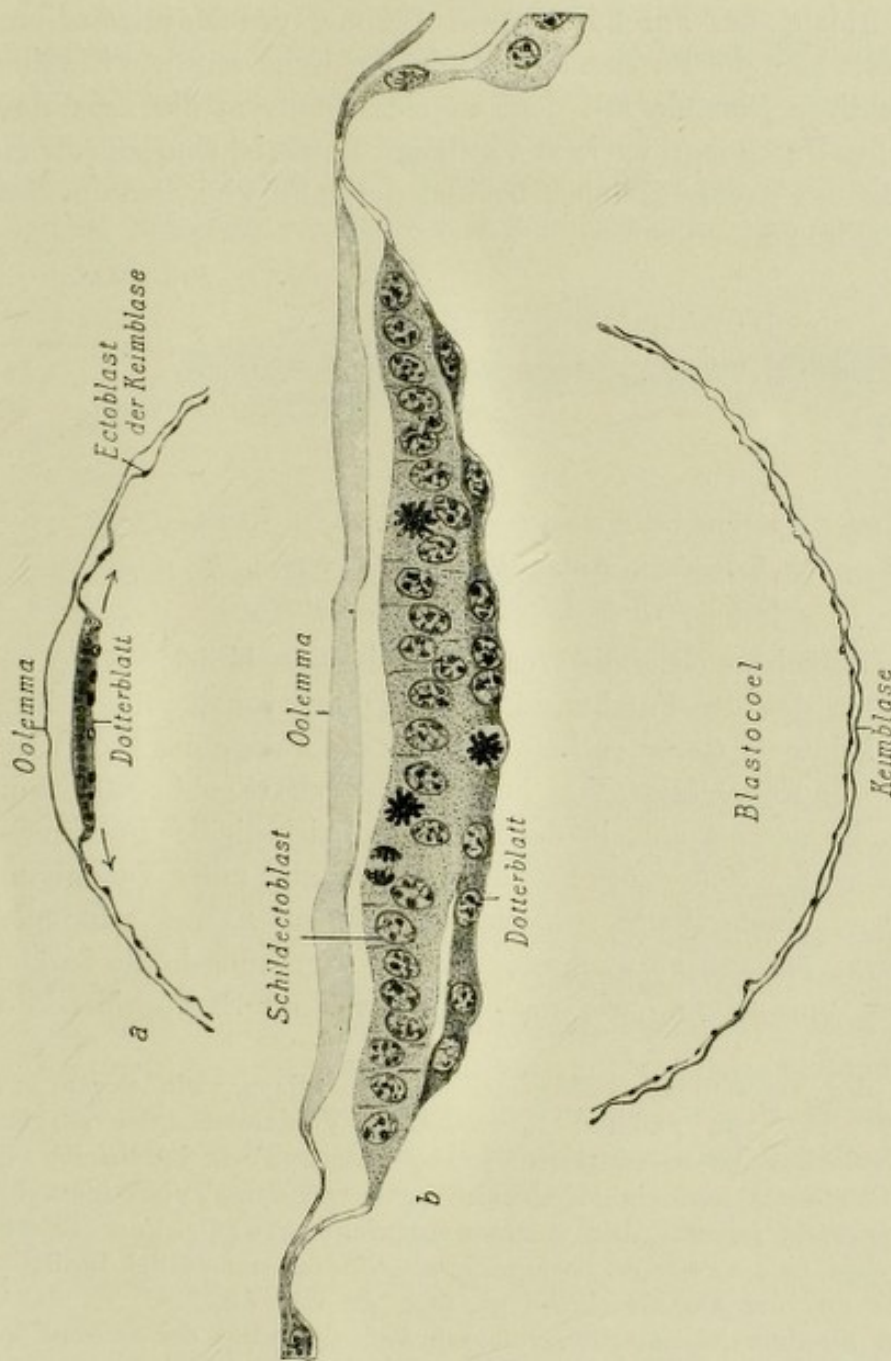


Fig. 29 a und b.
Zwei Medianschnitte durch den Embryonalschild und die Keimblase des Hundes (a) bei schwacher, und durch den Schild (b) bei starker Vergrößerung.
(Nach Bonnet, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte, 1907.)

sächlichen Abweichungen außer beim Kaninchen auch bei den Carnivoren, den Wiederkäuern, unter den Insectivoren z. B. bei Talpa

und Sorex¹⁾, dann bei Tarsius und vielleicht auch noch bei anderen, bisher noch nicht näher untersuchten Gruppen vor. Der Typus läßt sich auch am leichtesten an die Sauropsiden anschließen, obwohl namentlich die Vorgänge bis zum Auftreten des Primitivstreifens, infolge Mangels des Dotters, nicht unwesentlich verschieden sind. Als Grundlage der Darstellung diene das Kaninchen.

Nach Ablauf der Furchung, nach Bildung des Morulastadiums und dem Auftreten der Furchungshöhle ist der Keim auf dem Stadium der einschichtigen Blastula mit dem an einer Stelle in die Keimblase vorspringenden Furchungskugelrest angelangt. Damit ist eine bedeutende Vergrößerung des ganzen Keimes, bedingt durch Flüssigkeitsaufnahme, verbunden. (Fig. 28.)

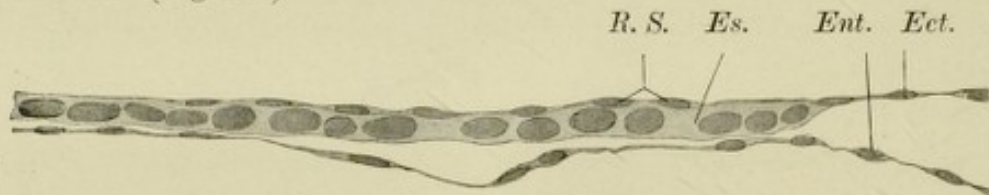


Fig. 30.

Zweiblättrige Keimscheibe vom Kaninchen. (Nach Kölliker, 1882.)

Ect. = Ectoderm der Keimblase, *Ent.* = Entoderm derselben, *Es.* = Embryonalschild, *R. S.* = Raubersche Deckschicht.

Die Zellschicht, welche die Wand der Keimblase bildet, besteht aus Ectoderm²⁾, in das der Furchungskugelrest (Embryonalknoten) eingeschaltet erscheint; letzterer enthält überdies die Anlage des Entoderms resp. der übrigen Keimblätter. Vom Furchungskugelrest geht zunächst die Bildung des Entoderms aus, in der Form, daß sich die der Furchungshöhle zugewendeten Zellen des Furchungskugelrestes unter Vereinigung zu einer Lage, einem Blatte, endothelartig abplatten und allmählich dem Ectoderm entlang vorwachsen, also die Furchungshöhle in ähnlicher Weise umwachsen, wie das Entoderm der Sauropsiden den

¹⁾ In der Darstellung Hubrechts, der allerdings, wie vorne ausgeführt (pag. 34), von anderen theoretischen Voraussetzungen ausgeht, wird das Kaninchen als besonders stark abgeänderte Form bezeichnet und für Talpa (und Sorex) auf einige Abweichungen von dem Typus (pag. 59) besonderes Gewicht gelegt. Die späteren Entwicklungsstadien der Eihäute beim Kaninchen sind zweifellos hochgradig abgeändert, namentlich bezüglich des Chorions und des Dottersackes (vgl. pag. 48 und 49).

²⁾ Das Stadium ist natürlich von den Anfangsstadien der Sauropsiden dadurch, daß das Ectoderm sofort einen geschlossenen Sack bildet, wesentlich verschieden. Über die Bezeichnung dieses Ectoderms als Trophoblast siehe pag. 60.

Dotter. (Fig. 29; vgl. übrigens auch Figur 62 und 67.) Im Bereiche des Furchungskugelrestes liegen beim Kaninchen¹⁾ die ectodermalen Zellen in zwei Lagen; die äußere ist eine ganz oberflächliche, endothelartige, rasch vergängliche Schicht, deren Elemente nicht einmal überall im Zusammenhang bleiben, die sogenannte Raubersche Deckschicht oder das Ectoderm (der Ectoblast) des Furchungskugelrestes; die innere ist eine aus mehr zylindrischen Zellen bestehende Schicht, das Ectoderm der Keimanlage. (Fig. 30.) Die erstere geht seitlich ohne Abgrenzung in das einschichtige platte Ectoderm der Keimblase über; letztere bildet den Embryonalschild, *Area embryonalis*, von anfangs rundlicher Begrenzung und etwa $\frac{1}{2}$ mm Durchmesser. Die Keimblase, die inzwischen zu einem Bläschen von 3–4 mm herangewachsen ist, besteht jetzt in

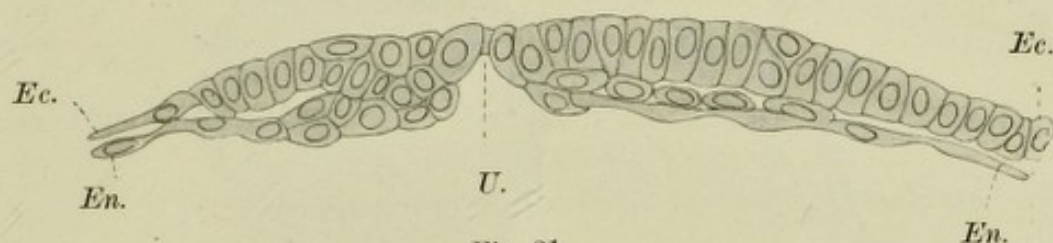


Fig. 31.

Medianschnitt durch die Embryonalanlage vom Maulwurf, am Beginn der Primitivstreifenbildung, nach Heape (1883).

Ec., *En.* = Ectoderm und Entoderm, *U.* = Urmund.

ihrer dorsalen Hälfte aus zwei Blättern, einem ectodermalen und einem entodermalen. Wenn das Entoderm bis an den gegenüberliegenden Pol der Keimblase vorgewachsen ist, was allerdings erst erfolgt, während im Embryonalschild sich die Bildung des mittleren Keimblattes vollzieht, ist der Hohlraum der Keimblase, der früher als Furchungshöhle, *Blastocoel*, aufzufassen war, nunmehr, da er von Entoderm ausgekleidet ist, als Urdarm zu betrachten. Somit ist anzunehmen, daß die Gastrulation bereits erfolgt ist, wenn auch beim Kaninchen ein Urmund, eine Öffnung im Ectoderm, von deren Rand aus man das Einwandern des Ectoderms annehmen könnte, nicht nachzuweisen ist. Bei anderen Arten, so beim Opossum (Selenka) und beim Maulwurf (Heape) (Fig. 31) wurde tatsächlich in so frühen Stadien eine Öffnung nachgewiesen, die den Furchungskugelrest durchsetzt, und an deren Rand die beiden primären Keimblätter zusammenhängen. Sie

¹⁾ Bei Marsupialiern und Carnivoren fehlt die Deckschicht; der Embryonalschild verschmälert sich am Rand in das platte Ectoderm der Keimblase (Fig. 29).

kann als Urmund aufgefaßt werden. Jedenfalls verschwindet sie wieder nach kurzem Bestand.

Während die Gastrula des Kaninchens annähernd Kugelform beibehält und nur etwa 5 mm Durchmesser erreicht, erlangen namentlich die Gastrulae der Wiederkäuer und des Schweines seltsame Formen. Sie wachsen noch im zweiblättrigen Stadium zu langen, dünnen Schläuchen, bis fast 50 cm Länge aus (Fig. 32) und

12 Tage und 21/2 Stunden alte Keimblase vom Schafe. Natürliche Größe. (Nach Bonnet, 1907.)

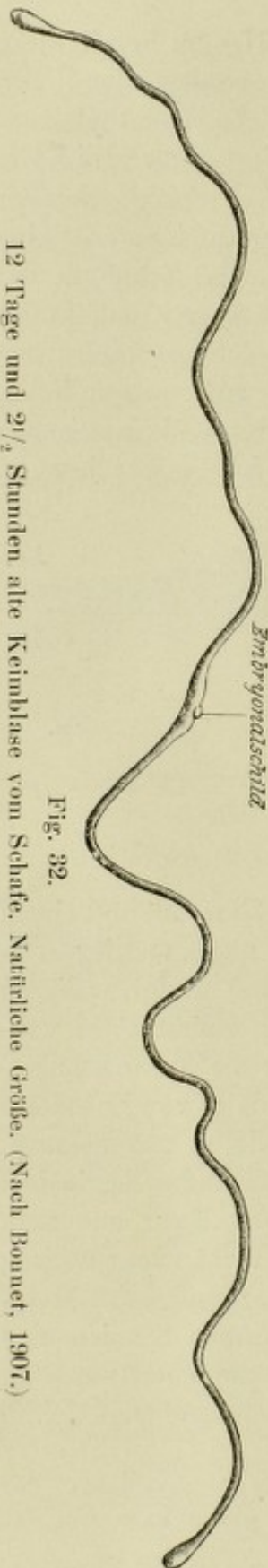


Fig. 32.

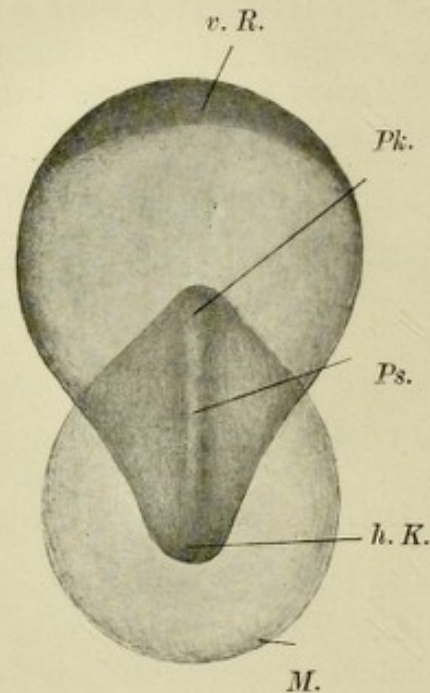


Fig. 33.

Embryonalschild und Primitivstreifen vom Kaninchen im Flächenbild, nach Kölliker (1882). Vergr. 34.

v. R. = vorderer Randbogen, *Pk.* = Primitivknoten, *Ps.* = Primitivstreifen, *h. K.* = hinterer Knoten des Primitivstreifens, *M.* = Mesoderm.

liegen vielfach gewunden im Uterus. (Der später aus dem Gastrulaschlauch hervorgehende Choriionsack wird beim Schwein bis anderthalb Meter lang.)

Die weiteren Entwicklungsvorgänge spielen sich zunächst am Embryonalschild ab. An diesem verschwindet die Raubersche Deckschicht, er wird mehrschichtig und länglich eiförmig, sein längster Durchmesser entspricht nunmehr der

Achse des Embryo, sein spitzer Pol dem hinteren Körperende¹⁾. Hier tritt in der Achse der Primitivstreifen (vgl. pag. 14) auf, der von rückwärts bald bis zur Mitte des Embryonalschildes reicht und eine mediane, rinnenförmige Einsenkung, die Primitivrinne, erhält (Fig. 33). Eine Verdickung am vorderen Ende des Streifens wird als Primitivknoten oder Hensenscher Knoten bezeichnet. Wie Schnittbilder lehren, besteht der Primitivstreifen aus einer Wucherung des Embryonalschildes, also des Ectoderms, von der aus sich zellige Elemente zwischen Ecto-



Fig. 34 und 35.

Querschnitt durch das hintere Ende einer Keimscheibe des Kaninchens mit 5 Urwirbeln. Nach C. Rabl (1889). Vergr. ca. 130.

Fig. 34 Schnitt durch den Primitivknoten. Fig. 35 Schnitt durch den Primitivstreifen.

derm und Entoderm einschieben und jederseits zu einem zunächst noch einfachen Blatt, dem Mesoderm, ordnen (Fig. 35). In der Gegend des Primitivknotens verwächst das Mesoderm sehr bald auch mit dem Entoderm (Fig. 34). Gleichzeitig wächst vom Primitivknoten aus der Kopffortsatz des Primitivstreifens in der Richtung des letzteren zwischen Ecto- und Entoderm vorwärts (Fig. 36), und in der Umgebung des Embryonalschildes differenzieren sich heller und dunkler Fruchthof, zunächst dadurch, daß im Bereich des ersteren das Ectoderm noch aus ganz platten Zellen besteht, während es im Bereich des dunklen Fruchthofes etwas höher geworden ist.



Fig. 36.

Schnitt durch die hintere Hälfte des Kopffortsatzes eines Kaninchenembryo von 7 Tagen 3 Stunden.

Nach C. Rabl (1889).

Während nun das Mesoderm auch vom Kopffortsatz aus sich seitlich ausbreitet und im Zusammenhang mit dem vorwachsenden

¹⁾ Der Embryonalschild orientiert sich beim Kaninchen mit seinem längsten Durchmesser parallel der Uterusachse, bei Carnivoren senkrecht zu derselben, ein Umstand, der für die Art der Verbindung von Fruchtblase und Uterus von Bedeutung ist.

Mesoderm des eigentlichen Primitivstreifens eine (beim Kaninchen) kontinuierliche Mesodermplatte auch vor dem Embryo bildet¹⁾, tritt im Kopffortsatz ein Kanal, der Chordakanal (Fig. 37), der im Primitivknoten mit einer nach außen offenen Mündung beginnt, auf²⁾. Der Kopffortsatz verschmilzt mit dem Entoderm, der Kanal dehisiert nach unten, seine dorsale Wand wird zur Chordaanlage, während sein Lumen in den zentralen Hohlraum der zweiblättrigen Keimblase einbezogen wird.

Die Vorgänge bei der Entstehung des Primitivstreifens, des Kopffortsatzes und des Chordakanals sind denen bei Sauropsiden so ähnlich, daß sie eine der wichtigsten Stützen für die Ableitung der

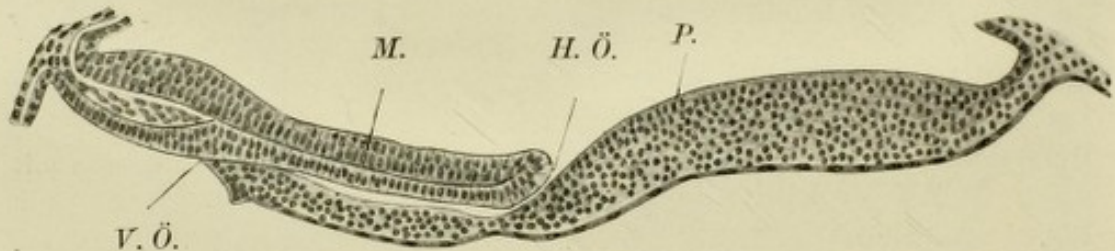


Fig. 37.

Embryo von *Vespertilio murinus* im medianen Längsschnitt mit durchgängigem Chordakanal. Nach E. Van Beneden (1888).

H. Ö., V. Ö. = hintere und vordere Öffnung des Chordakanals, M. = Medullarplatte; unmittelbar darunter, in der Decke des Chordakanals, die Chordaanlage, P. = Primitivstreifen.

Säugetiere von Vorfahren mit dotterreichen Eiern bilden. Auch für die Säuger ist demnach eine Zweiteilung des Gastrulationsprozesses (vergl. pag. 16) anzunehmen. Beim Säugetier ist sogar die Annahme, daß die Bildung der zweiblättrigen Keimblase einer Gastrulation entspreche, leichter zu stützen als bei Sauropsiden, da hier tatsächlich in einer Reihe von Fällen eine dem Urmund vergleichbare Öffnung im Embryonalschild nachgewiesen wurde (pag. 41). Andererseits ist auch beim Säugetier die Ähnlichkeit von Primitivstreifen, Kopffortsatz desselben und Chordakanal mit der Gastrulaeinstülpung und dem Urdarm niederer Vertebraten, namentlich Amphibien, eine unverkenn-

¹⁾ Das Mesoderm wird später vor dem Kopfe beim Kaninchen wieder defekt, der Fruchthof besteht dann nur aus Ectoderm und Entoderm. Es kommt also sekundär zur Ausbildung eines Proamnion (vgl. pag. 36).

²⁾ Der Chordakanal ist ziemlich allgemein nachweisbar, aber beim Kaninchen weniger deutlich ausgebildet als z. B. bei den Fledermäusen, von denen die beigegebenen Figuren herkommen.

bare. (Vergl. z. B. die Lehrbücher der Entwicklungsgeschichte von O. Schultze und Bonnet.)

Die einzelnen Untersucher haben diesen Erscheinungen gegenüber in sehr verschiedener Weise Stellung genommen. Für die Zerlegung der Gastrulation in zwei Phasen haben sich Hubrecht (in früheren

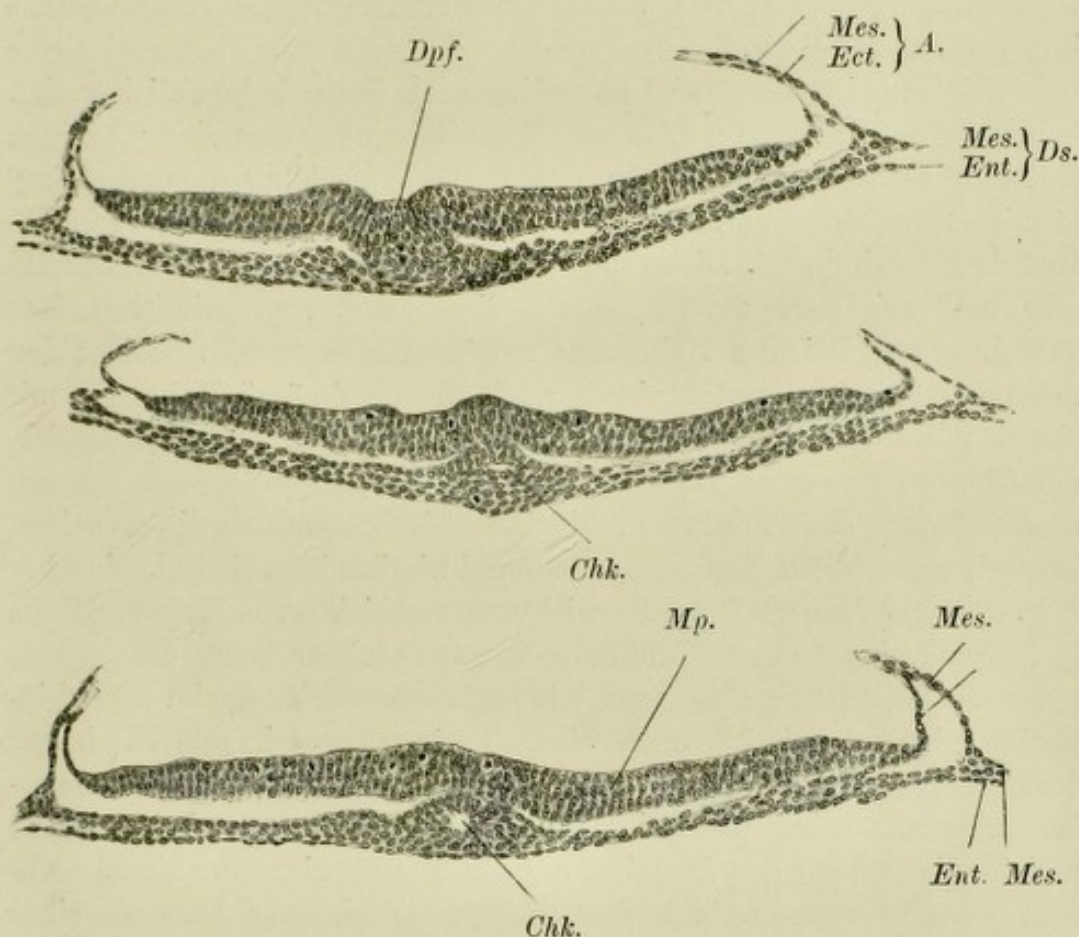


Fig. 38—40.

Drei Querschnitte durch einen Embryonalschild mit Primitivstreifen von *Vesperugo noctula*. Vergr. 100.

Fig. 38 Gegend des Primitivknotens, Fig. 39 knapp davor. Fig. 40 im Bereiche des Kopffortsatzes.

A. = Amnion, Chk. = Chordakanal, Ect., Ent., Mes. die Keimblätter, Dpf = Dotterpfropf, Ds. = Dottersack, Mp. = Medullarplatte.

Arbeiten), Keibel und Hertwig ausgesprochen; nach späteren Untersuchungen (an *Tarsius*, 1902) will Hubrecht aber nur die erste Entodermbildung als echte Gastrulation gelten lassen, während z. B. v. Kupffer, Van Beneden, C. Rabl, Bonnet, Éternod nur die Primitivstreifenbildung der Gastrulation vergleichen und das zuerst aufgetretene Entoderm als eine besondere Anpassung an den früher vorhandenen

Dotter, als eine besondere Dotterhülle betrachten. Es wurde daher auch als *Paraderm* (v. Kupffer) oder *Lecithophor* (Van Beneden) bezeichnet und der Embryonalknoten, sowie der aus ihm hervorgegangene Embryonalschild vor Auftreten des Primitivstreifens als Mutterboden aller embryonalen Keimblätter, also nicht als primäres Ectoderm, sondern als *Blastophor*, als eigentlicher Keimträger (Van Beneden), ihm gegenübergestellt.

Die Dinge werden beim Säugetier noch dadurch kompliziert, daß bei manchen Arten (Hund, Schaf, Reh, Spitzmaus und vielleicht auch anderen) auch eine außerhalb des Embryonalschildes gelegene ringförmige Zone des Entoderms, der Entoblastwall, an der Bildung des Mesoderms teilnimmt. Dieser „periphere Mesoblast“ verschmilzt sehr bald mit dem axialen oder peristomalen, vom Primitivstreifen ausgehenden. Bei der Spitzmaus und dem Hund und vielleicht den meisten Säugern nimmt übrigens auch das „primäre“ Entoderm mit einem vor dem kranialen Ende des Kopffortsatzes gelegenen Bezirk, der Chordaplatte nach Hubrecht oder Ergänzungsplatte nach Bonnet, an der Bildung der Chorda teil. Die theoretische Deutung dieser beiden Erscheinungen stößt heute noch auf Schwierigkeiten. Vergl. hierüber z. B. das neue Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte von Bonnet (1907).

Nach eingetretener Eröffnung des Chordakanales an dessen ventraler Seite gelangt man von seiner äußeren Öffnung im Primitivknoten ziemlich direkt durch einen kurzen Kanal in den Hohlraum der Keimblase. Da die Gegend des Knotens von den Medullarwülsten umfaßt wird und somit der Kanal vom Boden der Medullarrinne ausgeht und in die Anlage des Darmkanales leitet, entspricht der Kanal wohl dem *Canalis neurentericus* der Embryonen niederer Formen, einer Verbindung von Medullarrohr und Darm, die dort gleichfalls aus dem Urmund hervorgeht. Dieser Kanal ist auch beim Menschen nachgewiesen (Fig. 31 und 33 auf Tafel IV). Schon vor Schluß des Medullarrohres ist er stets verschwunden.

Im Mesoderm tritt nun die Differenzierung des medialen Teiles in Urwirbel, des lateralen in zwei Blätter, parietales und viscerales Mesoderm, welche die Leibeshöhle, das Coelom, zwischen sich einschließen, auf. (Vgl. pag. 18.) Wie bei Sauropsiden entsteht zunächst, aber hier selbständig, die Pericardialhöhle (Parietalhöhle), dann weiter rückwärts die übrige Leibeshöhle. Parietales und viscerales Mesoderm schließen sich dem Ectoderm, resp. Entoderm an. In dem letzteren entstehen im Bereiche des dunklen Fruchthofes die Blutinseln als erste Anlage des Gefäßsystems.

Zur selben Zeit beginnt (beim Kaninchen) das Ectoderm des dunklen Fruchthofes im Bereiche einer halbmondförmig die Embryonalanlage von hinten umgebenden Zone zu wuchern. Der so entstandene Ectodermwulst ist das erste Stadium der Placentabildung (siehe daselbst, Fig. 104).

Nun beginnt auch die Sonderung des Darmes vom Dottersack, zuerst im Bereiche des Kopfdarmes, und ziemlich gleichzeitig die Bildung der Amnionfalten. Alle diese Vorgänge haben große Ähnlichkeit mit denen der Sauropsiden. (Vgl. betreffs des Mesoderms pag. 18, der Blutinseln pag. 25, der Darmsonderung pag. 26.)

Die Amnionbildung geht auch bei vielen Säugern vom Proamnion aus. Das Nähere über dieses ist bereits auf pag. 36 und 44 angegeben. Die Kopfkappe des Amnion besteht dann wieder zunächst aus Ectoderm und Entoderm, die sekundär durch Einwachsen des Mesoderms getrennt werden. Die seitlichen und die hintere Amnionfalte (Schwanzkappe des Amnion) setzen sich natürlich aus Ectoderm und parietalem Mesoderm zusammen (Fig. 41). Mit ihrer Ausbildung beginnt auch durch Auftreten der Keimfalten die Sonderung des Embryonalkörpers von der Fruchtblase, und damit wird die Trennung der Leibeshöhle in embryonale und außerembryonale Leibeshöhle eingeleitet. Die Schlußstelle des Amnion liegt abweichend von dem Verhalten der Sauropsiden in der Regel etwa über der Mitte oder sogar im Bereiche der vordern Hälfte des

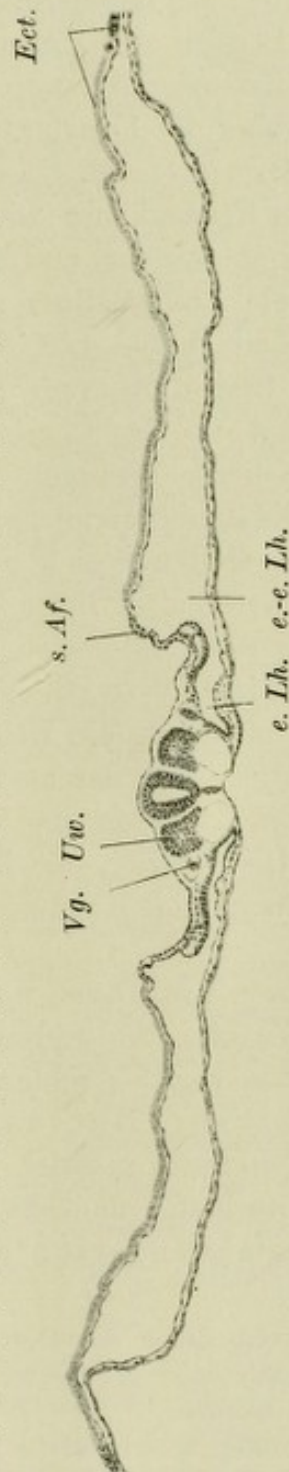


Fig. 41.

Schnitt durch einen Kaninchenembryo vom 9. Tag mit seitlichen Amnionfalten (s. Af.). Vergr. 40.

Der laterale Abhang der Falte ist an dem Präparate nicht von Ectoderm bekleidet (an der Zeichnung als breite graue Linie ergänzt), da der betreffende Ectodermabschnitt, der sich verdickt und die Anheftung der Keimblase an die Uteruswand vermittelt (Ectodermwulst), bei der Präparation im Uterus kleben blieb.

s. Af. = seitliche Amnionfalten, Ect. = verdicktes Ectoderm des Ectodermwulstes, e., e.-e. L. = embryonale und extraembryonale Leibeshöhle, Uw. = Uterus, Vg. = Vornierungsgang.

Embryo. (Die Schwanzkappe kann auch zeitlich der Kopfkappe vorangehen; so bei *Talpa* nach Strahl.)

Das Chorion, aus Ectoderm und parietalem Mesoderm gebildet, ist zunächst im Bereich des embryonalen Poles der Keimblase differenziert. Diese Differenzierung erstreckt sich bei verschiedenen Säugern verschieden weit über die Keimblase und ist abhängig von dem Verhalten des Mesoderms. (Vergl. Schema Tafel II, Fig. 8—11.) Dieses wächst z. B. beim Wiederkäuer wie bei den Sauropsiden bis an den Gegenpol der Keimblase vor und spaltet sich durchgehends in zwei Blätter, so daß ein vollständiges zweiblättriges Chorion, durch die extraembryonale Leibeshöhle von dem Inhalt des Chorionsackes getrennt, entsteht. Gleichfalls vom Entoderm, resp. dem Dottersack, vollständig getrennt ist das Chorion der Primaten, wenn auch die Entstehungsweise dieser Trennung eine andere ist (vgl. Abschnitt 4 dieses Kapitels). Bei Raubtieren umwächst das Mesoderm zwar das Entoderm, wird aber am Gegenpol nicht gespalten, der Dottersack bleibt dort mit dem Chorion verbunden. Bei anderen hierher gehörigen Ordnungen bleibt der Gegenpol mesodermfrei, ein typisches Chorion wird dort nicht entwickelt (Pferd, Vespertilioniden, Insectivoren). Beim Kaninchen wird nicht mehr als die Hälfte der Keimblase vom Mesoderm umwachsen, das Schicksal der anderen, nur aus den zwei einschichtigen Zellagen des Ectoderm und Entoderm bestehenden Hälfte ist analog dem bei Nagetierarten mit Blätterumkehr (siehe den folgenden Abschnitt) und wird im Kapitel Placentation der Nager zu besprechen sein.

Die Sonderung von Darm und Dottersack beginnt mit der Bildung des Kopfdarmes. Sie schreitet im Laufe der Entwicklung wie bei den Sauropsiden vor, bis schließlich die beiden Organe nur mehr durch den Dottergang, *Ductus omphalo-entericus*, der am Darmnabel¹⁾ in den Darm mündet, zusammenhängen. In der Wand des Dotterganges verlaufen zunächst die Gefäße des Dottersackes, die *Vasa omphalo-mesenterica*²⁾. Der Dottersack führt bei Säugern

¹⁾ Das proximale Stück des Dotterganges kann im Anschlusse an den Dünndarm bekanntlich beim Menschen und den Säugetieren als Meckelsches Divertikel erhalten bleiben.

²⁾ Der Dottergang schwindet in seinem proximalen Teil in der Regel sehr bald, wodurch der Darmnabel geschlossen wird; damit verschwinden meist auch die *Venae omphalo-mesentericae*, die aber in einzelnen Fällen, z. B. bei Nagern und Chiropteren (wo der Dottersack eine Funktion behält), erhalten bleiben. Die *Arteriae omphalomesentericae* verlaufen dann frei

meist den Namen Nabelblase oder Nabelbläschen, *Vesicula umbilicalis*. Der bei Säugern im Vergleich zu den Sauropsiden im allgemeinen viel geringere Größenunterschied zwischen Darm und Dottersack bedingt keine wesentlichen Unterschiede des Sonderungsvorganges gegenüber den Sauropsiden (vgl. pag. 26).

Das bereits besprochene periphere Verhalten des Mesoderms bringt es allerdings mit sich, daß der Dottersack nur bei einigen Formen, z. B. den Wiederkäuern und Primaten (vgl. Fig. 81), zu einem selbständigen, dem der Sauropsiden vergleichbaren Sacke wird, der vom Chorion vollständig getrennt ist. Beim Kaninchen, bei dem die Ausbreitung des Mesoderms eine geringe bleibt, wird der Dottersack später in sehr eigentümlicher Weise zu einer Art Fruchthülle umgewandelt, worüber man den Abschnitt III dieses Kapitels (Umkehr der Keimblätter) und den Abschnitt über die Nager im Kapitel Placentation vergleiche. Bei manchen Chiropteren, z. B. *Rhinolophus* und *Pteropus*, bildet der Dottersack gegen Schluß der Entwicklung einen vielfach gefalteten, drüsenartig auf der Placenta liegenden Körper. Auch bei den Carnivoren bleibt er bis zur Geburt als ansehnliches Gebilde erhalten. Über den sehr abweichenden Entwicklungsgang des Dottersackes beim Igel, bei *Tarsius* und bei den Primaten siehe Abschnitt 2 und 4 dieses Kapitels.

Um die den Dottersack betreffenden Verhältnisse zu erledigen, sei hier noch auf den Dotterkreislauf eingegangen (Fig. 42). Wie bei Sauropsiden vereinigen sich die Blutinseln zu einem Gefäßnetz, das sich mit dem des Embryo in Verbindung setzt. Der dunkle Fruchthof wird zum Gefäßhof, *Area vasculosa*. Die Dottersackwand übernimmt also auch hier die Rolle eines hämatopoetischen Organes, einer der Gründe für die weitere Vererbung des Organes, das mit dem Schwunde des Dotters seinem ursprünglichen Zweck entfremdet worden ist. Bei Tieren mit gut entwickeltem Dotterkreislauf hat dieser auch wenigstens eine Zeitlang respiratorische und nutritive Funktionen zu übernehmen. (Vergl. später den Abschnitt über omphaloide Placentation.)

durch die Bauchhöhle zum Nabel. Sie lösen sich übrigens nach dem Verschuß des Darmnabels auch von der seitlichen Darmwand und selbst von einem Teile des Mesenteriums los und gehen dann etwa von der Mitte oder selbst nahe der Wurzel des Mesenteriums aus der *A. mesenterica superior* hervor. Dadurch wird ihre Bezeichnung erst verständlich. Bei manchen Carnivoren und den Seehunden bleiben sie nach Verlust ihres Lumens als solide Stränge mit dem geschilderten Verlauf bis zur Geburt erhalten. Über Nabelstrangbildung s. pag. 38.

Im einzelnen weist aber dieser Kreislauf mancherlei Besonderheiten auf. Beim Kaninchen und bei Vespertilioniden z. B. bildet sich ein Randsinus, der von einer (auf dem Fruchthofe nur in der Einzahl vorhandenen, im Embryo doppelten) *A. omphalo-mesenterica* gespeist wird, also im Gegensatz zu den Sauropsiden arteriell ist, während der Abfluß des Blutes durch zwei *Vv. omphalo-mesentericae* erfolgt, deren Anfänge dem Randsinus parallel verlaufen. Diese Venen, die

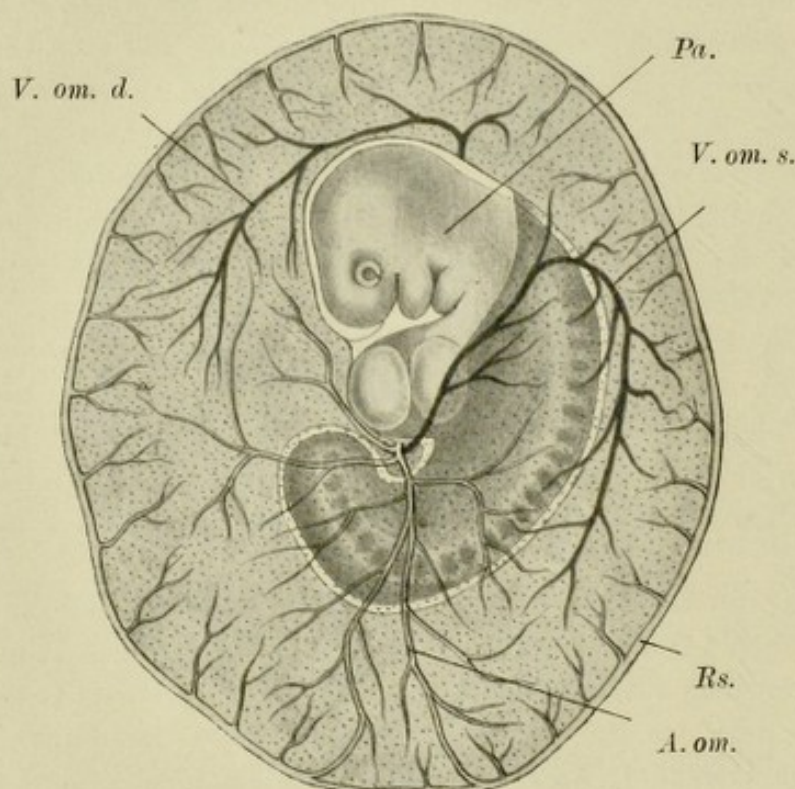


Fig. 42.

Dotterkreislauf von *Vespertilio murinus*, von unten (vom Dottersack aus) gesehen. Nach Van Beneden und Julin (1884).

Pa. = Proamnion, die vordere Hälfte des Embryo umhüllend, *A. om.* = Arteria omphalomesenterica, *V. om. d.* und *V. om. s.* = Vena omphalomesenterica dextra und sinistra, *Rs.* = Randsinus.

am Rande des Proamnion verlaufen, entsprechen somit den *Vv. vitellinae anteriores* der Sauropsiden. (Fig. 42.) Bei Carnivoren und Wiederkäuern fehlt der Randsinus. Bei Primaten (und dem Menschen) spielt der Kreislauf, außer für die Blutbildung, keine nennenswerte Rolle (siehe Abschnitt 4 dieses Kapitels).

Die Allantois tritt ihrer Bedeutung entsprechend frühzeitig auf. Ihre Entwicklung ist bei den meisten Säugern der bei Sauropsiden, namentlich Vögeln, sehr ähnlich. Zunächst tritt hinter dem eigent-

lichen Embryonalkörper, in Verbindung mit der hinteren Amnionfalte, ein mesodermaler Höcker auf, der bei Bildung des Schwanzdarmes an die ventrale Seite des Embryo umgeschlagen wird, und in den ein Divertikel des Entoderms einwächst. Mit der Drehung des Embryo nach rechts wächst die Allantois, aus Entoderm und visceralem Mesoderm bestehend, rechts vom Embryo in das extraembryonale Coelom, erreicht das Chorion und verwächst mit demselben. Dadurch wird die Verbindung des Embryo mit dem Chorion, die nach der Amnionbildung bei den meisten Formen (pag. 36) unterbrochen war, wieder hergestellt und ist die Möglichkeit der Placentabildung gegeben. Die Allantoisgefäße (*Vasa umbilicalia*) geben Zweige an die Chorionzotten ab und vascularisieren sie. Auch die *Vasa umbilicalia* verhalten sich im wesentlichen wie bei Sauropsiden; die zwei Arterien bilden die Fortsetzung der Aorta, die einfache Vene ist in der Leibeswand zunächst doppelt, rechte und linke Vena umbilicalis, doch bleibt nur die linke erhalten und wird in den Leberkreislauf einbezogen.

Im einzelnen finden wir auch in der Ausbildung der Allantois die mannigfachsten Zustände bei den Säugern. Die meisten besitzen dauernd eine hohle Allantoisblase, in der sogar harnsaure Konkremente (Pferd, Esel) vorkommen können. Bei Marsupialiern ist sie meist sehr klein, mit rudimentärem Gefäßsystem; beim Kaninchen hält sie sich an die Ausdehnung der Placenta; bei Raubtieren bekleidet sie schließlich das ganze Chorion von innen und umwächst das Amnion, so daß man nach Eröffnung des Chorion zunächst in den Allantoishohlraum gelangt. Auch bei Huftieren und Halbaffen erreicht sie eine sehr bedeutende Größe. Die Form der Allantois bei den Primaten einschließlich des Menschen wird im Abschnitt 4 dieses Kapitels gewürdigt. Bei den Nagern mit Blätterumkehr unterbleibt die Einwucherung des Entoderms in die mesodermale Anlage überhaupt, die rein mesodermale Allantoisknospe hat nur die Aufgabe, die Umbilicalgefäße zur Placenta zu leiten (s. den 3. Abschnitt dieses Kapitels). Nähere Angaben über das Verhalten beim reifen Fötus der verschiedenen Ordnungen folgen im Kapitel Placentation.

Literatur.

- O. Hertwig, Die Lehre von den Keimblättern (Erschienen 1903.) Hertwigs Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre, Bd. I, Jena 1906.
H. Strahl, Die Embryonalhüllen der Säuger und die Placenta, erschienen 1902, ebenda.
R. Bonnet, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte. Berlin 1907.

2. Entwicklung von Amnionhöhle (und Dottersackklumen) durch Dehiszenz innerhalb einer soliden Anlage (Igeltypus).

Bei einzelnen Insectivoren (*Erinaceus* und *Tupaja*) und den Chiropteren (*Vespertilio*, *Vesperugo* und andere Mikrochiropteren, sowie *Pteropus*) wird das Amnion nicht durch Faltung, sondern durch Aushöhlung einer soliden Anlage gebildet. Es tritt dann schon in einer sehr frühen Entwicklungsperiode auf.

Beim Igel (*Erinaceus europaeus*) nimmt die Keimblase mit Rücksicht auf die Raumverhältnisse im Uterus eine mehr längliche

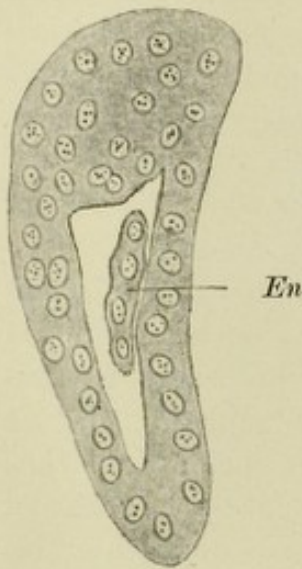


Fig. 43.

Ganz junger Igelembryo mit der Anlage des Entoderms (*En.*) als Zellplatte. (Nach Hubrecht, 1890.)

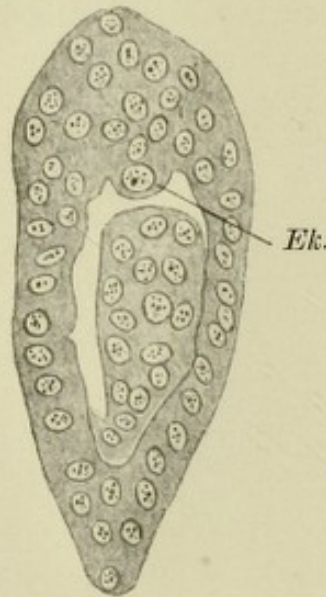


Fig. 44 und 45.

Zwei Schnitte durch einen Igelembryo mit soliden Entodermanlage und Embryonalknoten (*Ek.*) (Nach Hubrecht, 1890.)



Gestalt an (Fig. 43 bis 46). Der eine (antimesometral gerichtete)¹⁾ Pol derselben weist den gut ausgebildeten Embryonalknoten auf; dieser springt (Fig. 44, 46, 47) in der Achse des Gebildes deutlich in das Lumen desselben vor. Während nun das gesamte oberflächliche Ectoderm der Keimblase in lebhaftes Wuchern gerät und mehrschichtig wird (Fig. 47 bis 49), tritt im Bereich des Embryonalknotens eine

¹⁾ Der Uterus des Igels besteht wie der der meisten Säugetiere aus zwei langen dünnen Hörnern, die sich in der Mittellinie zu einem kurzen gemeinsamen Cervicalstück vereinigen. Jedes Horn besitzt eine mesometrale Kante, an welcher das Uterusgekröse (Mesometrium, entsprechend dem menschlichen Ligamentum latum) haftet, und eine freie, antimesometrale Kante.

Höhlung auf, aus der die Amnionhöhle¹⁾ hervorgeht, und welche an ihrer äußeren Seite von Ectoderm, das zur Placentabildung bestimmt

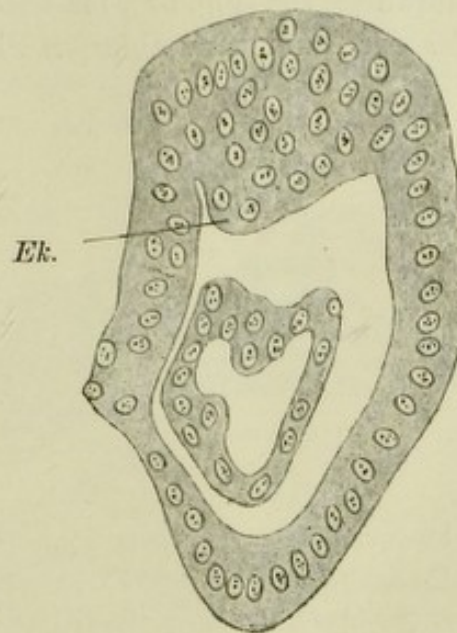


Fig. 46.

Zweiblättriger Igelembryo nach Auftreten des Lumens in der Entodermanlage.
(Nach Hubrecht.) *Ek.* = Embryonalknoten.

ist (Chorionectoderm), überwölbt wird (Fig. 48, 49 und 50). An der inneren Seite liegt eine Zellmasse, die das Ectoderm der Embryonalanlage und des Amnion darstellt. Nach dem Auftreten des Mesoderms

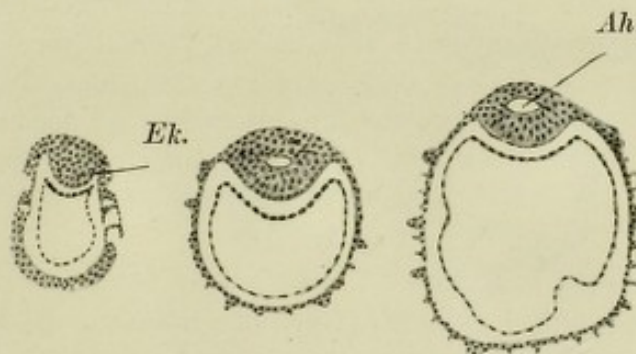


Fig. 47 bis 49.

Drei Keimblasen vom Igel, anschließend an Fig. 46, zur Darstellung der Entstehung der Amnionhöhle. (Nach Hubrecht, 1890.)

Ek. = Embryonalknoten, *Ah.* = Amnionhöhle. Entoderm zum Teil etwas geschrumpft und daher gefaltet.

¹⁾ Da in dieser Höhle zunächst auch noch der Hohlraum des zentralen Nervensystems (Hirnventrikel und Zentralkanal des Rückenmarkes) inbegriffen ist, wird der Raum auch Markamnionhöhle genannt.

schieben sich die Ränder dieses (embryonalen und) amniotischen Ectoderms zugleich mit dem parietalen Mesoderm an der Innenfläche des Chorionectoderms aufwärts vor (Fig. 51), bis durch Berührung und Verwachsung der Ränder das Amnion geschlossen wird (Fig. 52). Dann

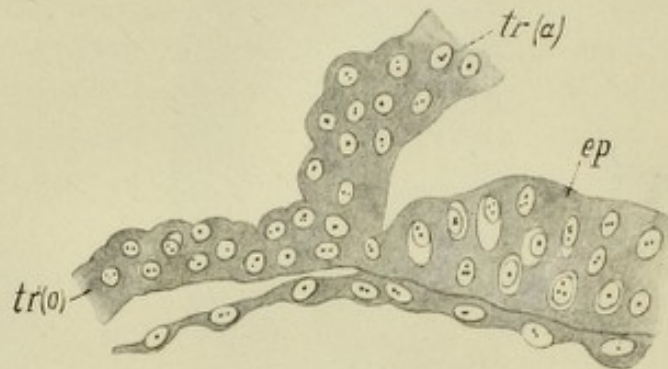


Fig. 50.

Rand des Embryonalschildes vom Igel in einem etwas älteren Stadium als Fig. 49. (Nach Hubrecht, 1890.) Embryonalschild und Trophoblast hängen zusammen. *ep.* = embryonales Ectoderm (Epiblast), *tr. (a)* = allantoider Trophoblast (Gegend der späteren Placenta), *tr. (o)* = omphaloider Trophoblast. Entoderm nicht bezeichnet.

wird es vom Chorion vollständig abgelöst. Erst nach Schluß des Amnion ist auch die mesodermale Schicht des Chorion vollständig geworden.

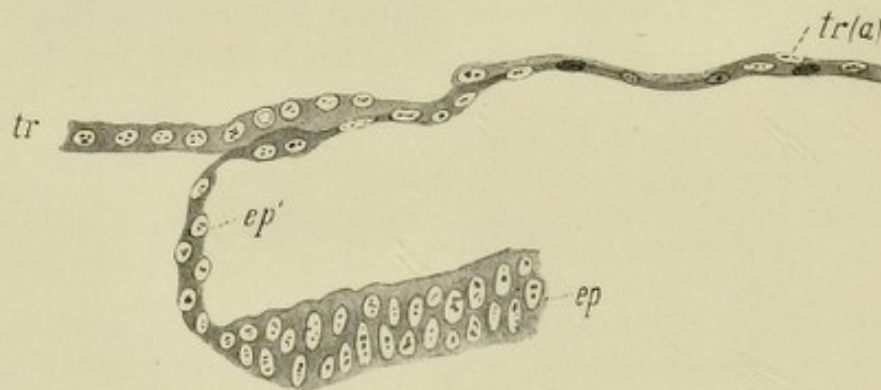


Fig. 51.

Rand des Embryonalschildes vom Igel, etwas älter als Fig. 50. (Nach Hubrecht, 1890.) Der Embryonalschild (*ep.*) ist durch eine neugebildete Ectoderm-lamelle (*ep'.*) (Anlage des Amnion) an den Trophoblasten (*tr.*) befestigt. Entoderm und das inzwischen gebildete Mesoderm weggelassen.

Bei *Vespertilio* ist der Vorgang nach den Untersuchungen von Van Beneden ähnlich. Hier ist schon frühzeitig das Ectoderm der Keimblase als geschlossene, auch über den Embryonalknoten (Blastophor, s. pag. 46) hinwegverlaufende Schicht (im Prinzip der Rauberschen

Deckschicht entsprechend) zu erkennen (Fig. 53). Im Embryonalknoten treten nun Lücken auf (Fig. 54), die zu einer einzigen größeren Höhle (der Amnionhöhle) zusammen fließen. Inzwischen wird das Ectoderm der Keimblase zweischichtig, die äußere Schicht verliert die Zellgrenzen und bildet ein Syncytium (Plasmodiblast), die innere besteht auch weiterhin aus getrennten Zellen (Cytoblast). Die Amnionhöhle bleibt dorsalwärts von dem Syncytium gedeckt, an der ventralen Seite wandelt sich der Embryonalknoten in den Embryonalschild um,

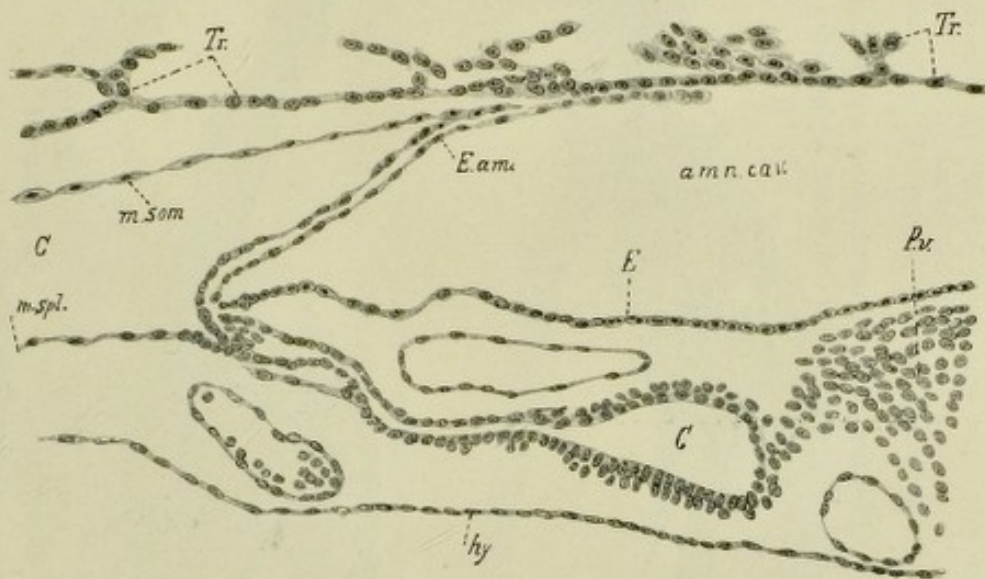


Fig. 52.

Vorwachsen des Amnion unterhalb des Trophoblastes beim Igel. (Nach Hubrecht 1890.) Amnion noch nicht geschlossen.

amn. cav. = Amnionhöhle, *C.* = Coelom, *E.* = Ectoderm des Embryo, *E. am.* = Ectoderm des Amnion, *hy.* = Entoderm (Hypoblast), *m. som.* und *m. spl.* = somatisches und splanchnisches (parietales und viscerales) Mesoderm, *P. v.* = Urwirbel (Protovertebra), *Tr.* = Trophoblast (Placentaranlage) mit Zottenbildung.

der an seiner Peripherie in die tiefe Schicht des Keimblasenectoderms (den Cytoblasten) übergeht (Fig. 54). Während nun das Syncytium in die mütterliche Schleimhaut vordringt und die Placentabildung einleitet, schiebt sich die Stelle, an welcher Embryonalschild und Cytoblast ineinander übergehen, unter dem Syncytium nach Art einer Amnionfalte vor (Fig. 55), bis die ganze Amnionhöhle von einem Blatt mit getrennten Zellelementen ausgekleidet ist und andererseits auch das dem Chorion angehörige Syncytium wieder durchwegs eine Unterlage von Cytoblast erhält. Auch bei Vespertilioniden dringt dann erst das Mesoderm zwischen Amnion und Chorion ein. (Über die späteren

Stadien vergleiche van der Stricht, der an *Vesperugo noctula* gewisse Modifikationen des hier beschriebenen Vorganges beobachtet hat.)

Wieder etwas stärker modifiziert ist die Amnionbildung bei

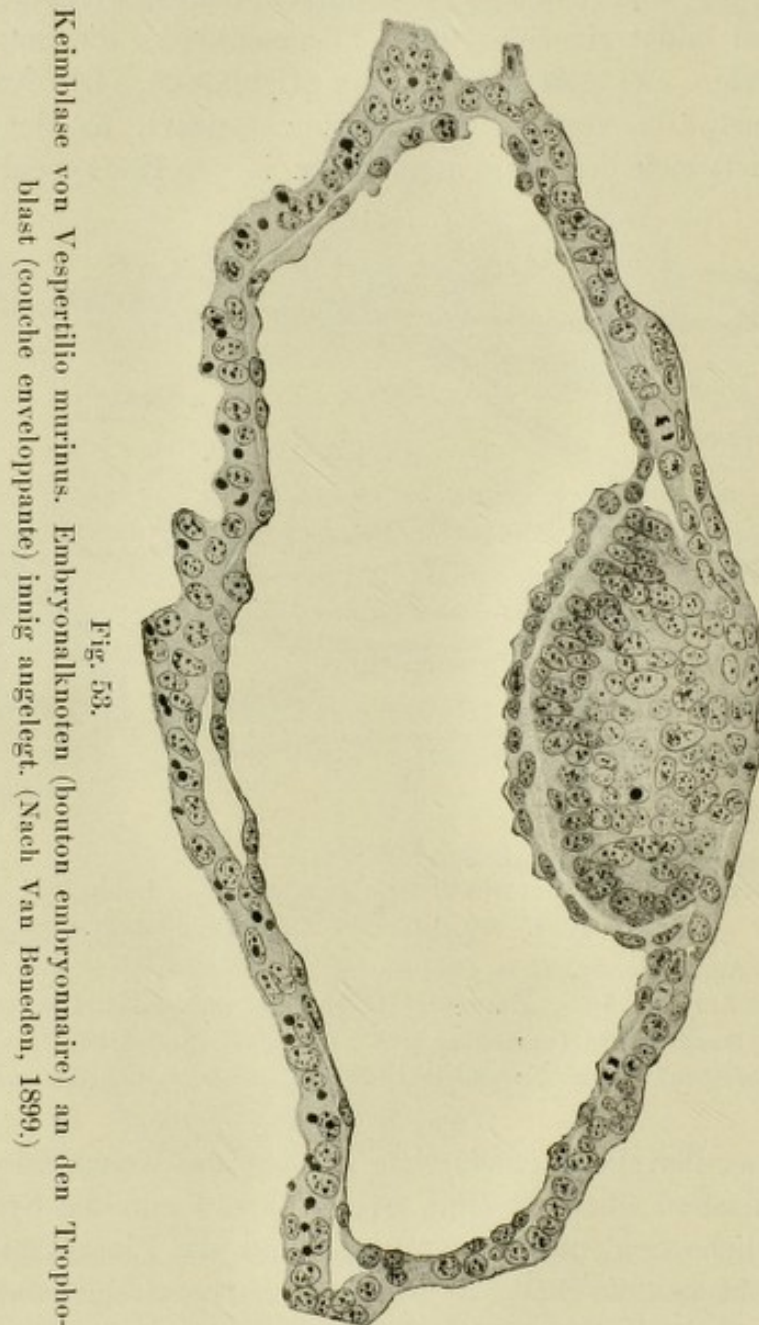


Fig. 53.

Keimblase von *Vespertilio murinus*. Embryonalknoten (bouton embryonnaire) an den Trophoblast (couche enveloppante) innig angelegt. (Nach Van Beneden, 1899.)

Pteropus (Fig. 56–58). Hier löst sich noch im Gastrulastadium die gesamte Ectodermmasse, welche die Anlage des Embryonalschildes und des Amnion enthält, von der äußern Ectodermis los und liegt als Kugel frei zwischen dieser und dem Entoderm (Fig. 56). In ihr entsteht exzentrisch die Amnionhöhle, die dorsalwärts zunächst

nur durch das Amnionectoderm geschlossen ist (Fig. 57). Der Mesodermbelag von Amnion und Chorion wächst wieder sekundär von der



Fig. 54.

Keimblase von *Vespertilio murinus*. Im Embryonalknoten und zwischen diesem und dem Trophoblast treten Lücken auf, die zur Amnionhöhle zusammenfließen. (Nach Van Beneden, 1899.)

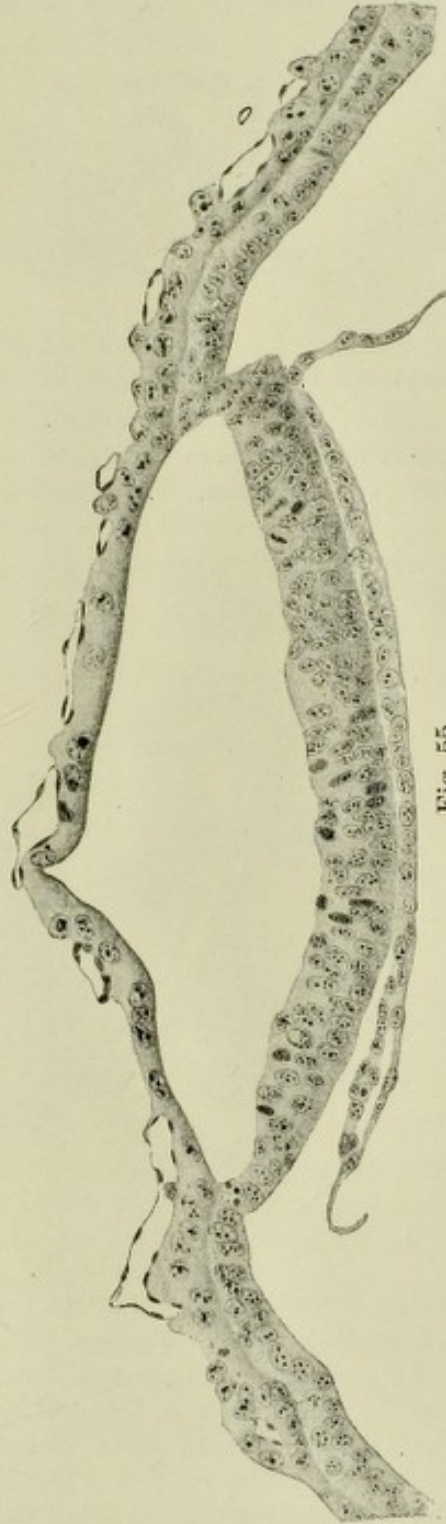


Fig. 55.

Keimblase von *Vespertilio murinus*. Zwischen Trophoblast und Embryonalschild die Amnionhöhle. Der Schild geht am Rand in die tiefere Schicht des Trophoblastes mit getrennten Zellelementen (Cytoblast, Cytotrophoblast), die über dem Embryonalschild fehlt, über und bildet hier eine Art Amnionfalte, die sich entlang der äußeren Trophoblastschicht mit syncytial verschmolzenen Zellen (Plasmodiblast, Syncytiotrophoblast) gegen die Mitte vorschiebt. (Nach Van Beneden, 1899.)

Embryonalanlage aus und zwischen die ectodermalen Anlagen dieser Hüllen hinein (Fig. 58).

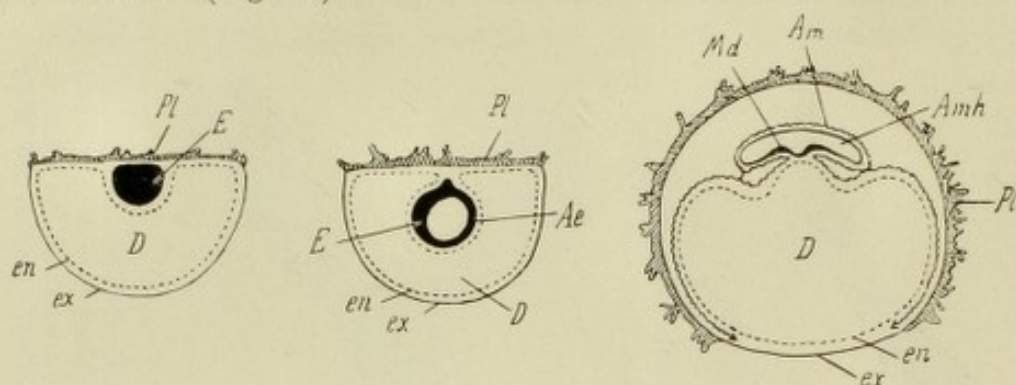


Fig. 56 bis 58.

Schemata zur Entwicklung von Pteropus. (Nach Selenka, 1892.)

Ae. = Proamnion, *Am.* = Amnion, *Amh.* = Amnionhöhle, *D.* = Dottersack, *E.* = Embryonalanlage, *en.* = Entoderm, *ex.* = Ectoderm, *Md.* = Medullarplatte, *Pl.* = Placentaranlage.

Eine Zwischenstufe nimmt Tupaja (Ordnung der Insectivoren) ein, da hier das Ectoderm des Embryo zunächst aus dem der Keim-

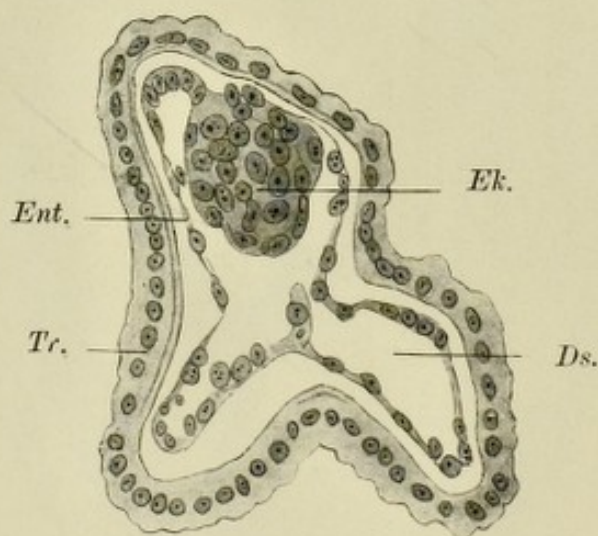


Fig. 59.

Zweiblättrige Keimblase von *Tupaja javanica*. (Nach Hubrecht, 1895.)

Embryonalknoten (*Ek.*) vom Trophoblast (*Tr.*) scharf geschieden. Das periphere Entoderm (*Ent.*) in Zusammenhang mit dem Embryonalknoten, an dessen ventraler Seite das Entoderm noch in Differenzierung begriffen ist. *Ds.* = Hohlraum des Dottersackes. Die ganze Blase etwas geschrumpft und daher gefaltet. Vergr. 260.

blase wie bei Pteropus ausgeschaltet (Fig. 59), dann aber zur Bildung des Embryonalschildes wieder eingeschoben wird (Hubrecht) (Fig. 60

und 61). Dabei geht der Teil des Keimblasenectoderms, der das embryonale Ectoderm deckt, zugrunde. Vorher schon tritt in der embryonalen Ectodermmasse häufig ein Spalt auf, dem entsprechend sich das embryonale Ectoderm förmlich aufklappt, so daß die Begrenzungsflächen des

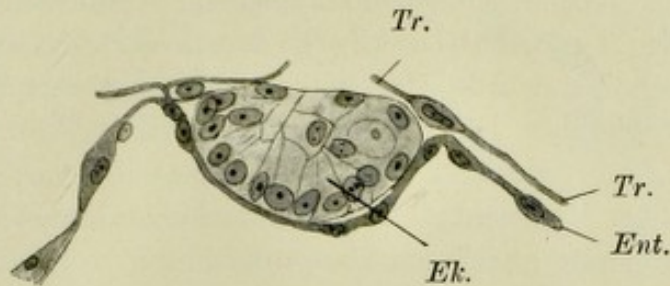


Fig. 60.

Keimblase von *Tupaja javanica* nach Isolierung des Entoderms (*Ent.*) vom Embryonalknoten (*Ek.*) und Einreißen des Trophoblastes (*Tr.*) dorsal von dem letzteren. (Nach Hubrecht, 1895.) Vergr. 260.

Spaltes zur Oberfläche des Embryonalschildes werden und somit den Boden der späteren Amnionhöhle bilden. Schließlich scheint sich das Amnion durch Faltung zu bilden. Annäherungen an diesen Vorgang

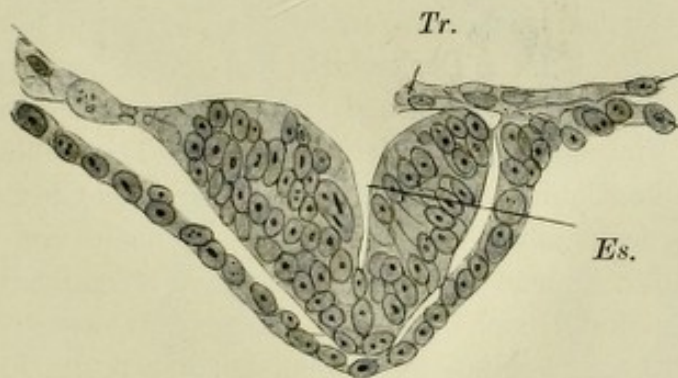


Fig. 61.

Beginn der Differenzierung und Ausbreitung des Embryonalschildes (*Es.*) von *Tupaja javanica*, unter Schwund des bedeckenden Trophoblastes (*Tr.*) und Anschluß des Embryonalschildes an die seitlichen Trophoblastbezirke. (Nach Hubrecht, 1895.) Vergr. 260.

sind übrigens sehr weit verbreitet, so beim Maulwurf, beim Schaf, beim Reh und beim Schwein, wo das embryonale Ectoderm von dem Ectoderm des Chorion sehr frühzeitig scharf abgegrenzt wird. Später geht der Teil des chorialen Ectoderms, welcher das embryonale Ectoderm überzieht, zugrunde, und das embryonale Ectoderm wird in die Oberfläche der Keimblase wieder eingeschoben und flach ausgebreitet. Reste

des chorialen Ectoderms können z. B. beim Schwein noch eine Zeitlang auf der Oberfläche des Embryonalschildes als Raubersche Deckschicht erscheinen. Das Amnion wird bei allen diesen Arten später durch Faltung gebildet.

Bei dem in Rede stehenden Typus der Amnionbildung läßt sich der Begriff des *Trophoblastes*¹⁾, der ja gerade für diese Gruppe zunächst geschaffen wurde (für den Igel durch Hubrecht), am besten klarlegen. Trophoblast ist das Ectoderm der Keimblase, im Gegensatz zu dem der Embryonalanlage und des Amnion (dem formativen Epiblast nach Hubrecht); es trennt sich bei Tieren wie Pteropus, Tupaja, Talpa, Sus gleich im Gastrulastadium vollständig von dem Ectoderm des Embryo und des Amnion, bei Erinaceus und Vespertilio zieht es schon in diesem Stadium in histologisch leicht erkennbarer, geschlossener Schicht über die ganze Keimblase hinweg²⁾. Der Trophoblast tritt in innige Beziehung zur mütterlichen Schleimhaut und vermittelt die Ernährung des Keimes, daher sein Name. Doch ist diese nutritive Funktion zumeist nur auf einen Teil des Trophoblastes beschränkt³⁾. Nach Entstehung der Mesodermis des Chorion wird der Trophoblast zum Chorionepithel. Die frühzeitige Abspaltung des Trophoblastes von der Keimanlage ist nach Hubrecht das Primäre; bei Tieren, bei denen sie nicht erfolgt (z. B. Kaninchen), liegt der Trophoblast als Raubersche Deckschicht auf der Keimanlage und geht in deren Bereich zugrunde, während auf dem Weg der Amnionbildung durch Faltung die seitlich vom Keim gelegenen Trophoblastabschnitte wieder zu einer kontinuierlichen Embryonalhülle, dem Chorionectoderm, geschlossen werden; dabei erst wird das embryonale und amniotische Ectoderm aus der Außenschicht der Keimblase ausgeschaltet.

Jedenfalls findet sich der hier dargestellte zweite Typus der Amnionbildung hauptsächlich bei Tieren, bei denen die Keimblase im

¹⁾ Τρέφειν, ernähren. Während die übrigen Zusammensetzungen mit dem Stamme -blast meist als Neutra gebraucht werden (Ecto- und Entoblast etc.), wird Trophoblast von den Autoren als Masculinum verwendet.

²⁾ Van Beneden hat diese Schicht gleichfalls der eigentlichen Embryonalanlage als „couche enveloppante“ gegenübergestellt und vom echten Ectoderm unterschieden.

³⁾ Hubrecht hat erst später den Begriff des Trophoblastes auf das ganze Chorionectoderm ausgedehnt; anfänglich (1890) verstand er darunter nur gewuchertes, verdicktes Chorionectoderm, soweit dieses für die Ernährung des Embryo Bedeutung gewinnt. Für den wuchernden Teil des Trophoblastes hat dann Minot den Ausdruck Trophoderm eingeführt (s. später die Einleitung des Kapitels Placentation).

Uteruslumen zunächst räumlich beengt ist und frühzeitig mittelst ihrer Oberfläche sich mit der Schleimhaut verbindet. Gerade dieser Beengung verdankt er seine Entstehung oder, nach Hubrecht, Erhaltung. Denn die Amnionbildung durch Faltung verlangt naturgemäß einen gewissen Spielraum für die vorwachsenden dünnen Keimblätter. Im Kapitel „Placentation der Nager“ wird auszuführen sein, wie dieser Spielraum z. B. für den Kaninchenkeim gewonnen wird.

Den gleichen Typus wie die Amnionbildung hat bei *Erinaceus*, vielleicht auf dieselben Ursachen zurückzuführen, auch die Dottersack-, resp. Entodermbildung (Hubrecht). Aus dem Furchungskugelrest sondert sich gegen die Furchungshöhle zu eine

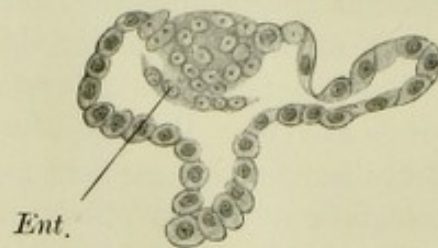


Fig. 62.

Gastrula von *Tarsius spectrum* mit eben abgespaltenem Entoderm (*Ent.*). Nach Hubrecht, 1902. Die Keimblase geschrumpft und daher gefaltet. Vergr. 260.

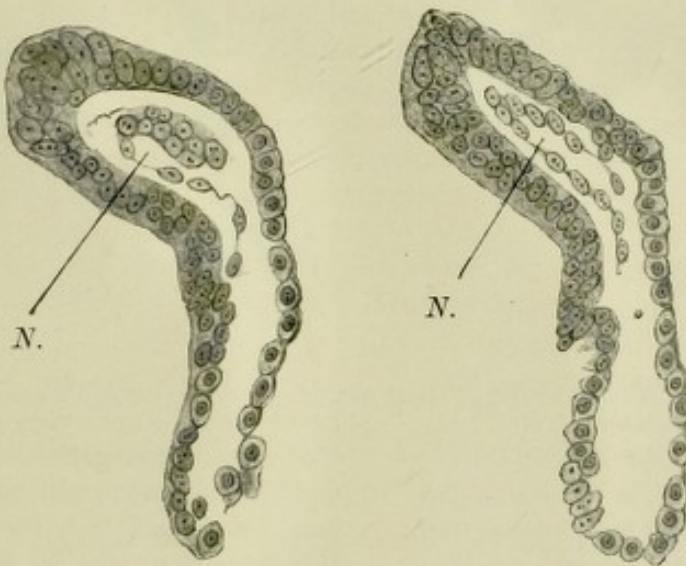


Fig. 63 und 64.

Zwei Querschnitte durch eine Gastrula von *Tarsius* „mit abgespaltenem Entoderm, welches sich bereits in Blasenform zusammenzulegen anfängt.“ (Nach Hubrecht, 1902.)

An diesen Schnitten „ist der Gegensatz zwischen dem Raum innerhalb der Keimblase, welcher von der Nabelblase angefüllt wird, und demjenigen, wo sich nachher die Mesoblastblase ausdehnen wird, besonders deutlich.“ Die Abplattung der Keimblase ist durch Schrumpfung bedingt. *N.* = Hohlraum der Nabelblase. Vergr. 260.

zunächst einschichtige (Fig. 43), dann mehrschichtige (Fig. 44 und 45) Zellmasse, die Entodermanlage. Sie bekommt einen zentralen Hohlraum (Fig. 46) und wächst dann rasch so weit, daß sich das

Entoderm, unter starker Abplattung, dem Ectoderm ringsum anlegt (Fig. 47—49). Durch Umwachsung seitens des visceralen Mesoderms und der Leibeshöhle wird dieses Entoderm später zum Dottersack.

Verwandt mit der hier geschilderten Entodermbildung ist die von *Tarsius*. Das Entoderm entsteht zwar nicht aus einer soliden Anlage, sondern als Blatt mit zunächst freiem Rand aus dem Furchungskugelrest (Fig. 62), wendet sich

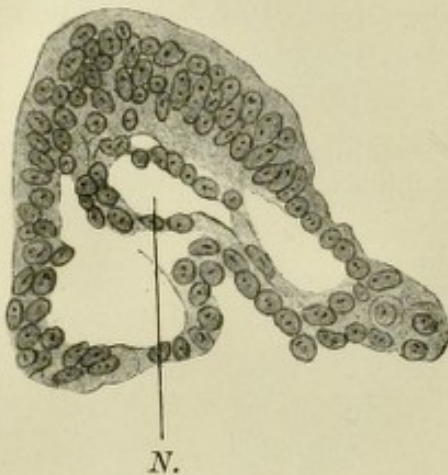


Fig. 65.

Keimblase von *Tarsius* mit geschlossener kleiner Nabelblase.

(Nach Hubrecht, 1902.) Vergr. 260.

Die ganze Keimblase etwas geschrumpft und daher an der Unterseite eingestülpt. N. = Hohlraum der Nabelblase. Zu beiden Seiten der Nabelblase das Blastocoel. — Das extraembryonale Coelom (die „Mesoblastblase“ von *Tarsius*) bildet ein besonderes, auf diesem Schnitt nicht getroffenes Bläschen.

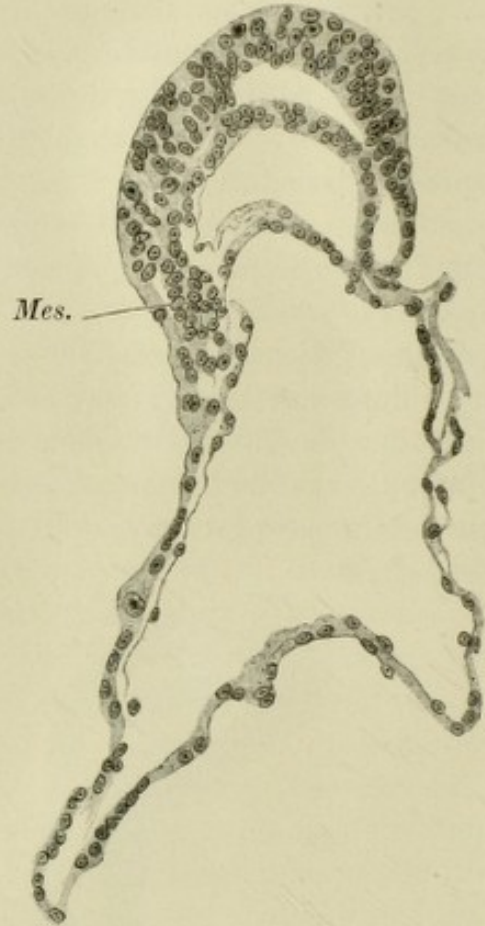


Fig. 66.

Längsschnitt durch eine eben (an der hier nach unten gekehrten Seite) mit der Uteruswand verklebte Keimblase von *Tarsius*. (Nach Hubrecht, 1902.) Der obere Hohlraum ist der des Nabelbläschens, der untere das extraembryonale Coelom. Die Form der Keimblase durch Schrumpfung etwas verändert. Vergr. 196. Mes. = ventraler Mesoblast.

aber mit dem freien Rand alsbald gegen das Lumen der Furchungshöhle (Fig. 63 und 64) und schließt sich zu einem kleinen Bläschen (Fig. 65), das an der Unterseite des Keimschildes befestigt und ringsum durch einen weiten Zwischenraum vom Ectoderm getrennt ist. Dadurch, daß das Bläschen vom visceralen, das Ectoderm vom parietalen Mesoderm bekleidet wird, wandelt sich dieser Zwischenraum in die

Leibeshöhle, das Bläschen aber in den Dottersack um. Dieser ist somit vom Anfang an auffallend klein (Fig. 65 und 66) und liegt dem Chorion nirgends an. Das Amnion von *Tarsius* entsteht dagegen nicht wie bei *Erinaceus* durch Aushöhlung, sondern durch Faltung.

Literatur.

- Hubrecht, A. A. W., Studies in mammalian embryology. I The placentation of *Erinaceus europaeus*. Quarterly Journal of Microscopical Science, Vol. 30, 1890.
- Die Phylogenese des Amnions und die Bedeutung des Trophoblastes. Verhandelingen Kon. Akad. van Wetenschappen, Amsterdam, II. Sect., Dl. IV, 1895. (Tupaja.)
- Furchung und Keimblattbildung bei *Tarsius spectrum*. *ibid.* Dl. VIII, 1902.
- Van Beneden, E., Recherches sur les premiers stades du développement du Murin (*Vespertilio murinus*). Anatom. Anzeiger Bd. 16, 1899.
- Van der Stricht, O., La fixation de l'oeuf de chauve-souris à l'intérieur de l'utérus (*Vesperugo noctula*). Anat. Anzeiger, Ergänzungsheft zu Bd. 16 (Verhandl. d. Anat. Gesellsch. 13. Vers.), 1899.
- Selenka, E., Studien über Entwicklungsgeschichte der Tiere. 5. Heft. (Darin 5. Keimbildung des Kalong [*Pteropus edulis*].) Wiesbaden 1892.
- Assheton, R., The segmentation of the ovum of the sheep, with observations on the hypothesis of a hypoblastic origin for the trophoblast. — The development of the pig during the first ten days. Quarterly Journal of Microscopical Science, Vol. 41, 1899.
- Ferner Heape für den Maulwurf, Bonnet für das Schaf, Keibel für das Reh. (Vgl. O. Hertwig, Handbuch.)

3. Erste Entwicklungsvorgänge bei typischer Blätterumkehr.

Als „Blätterumkehr“ wird ein Entwicklungsvorgang bezeichnet, bei dem der Embryonalschild, statt konvex zu bleiben, wie beim Kaninchen, einsinkt und konkav wird, so daß er die Wand eines Bläschens mit außen gelegenen Entoderm und innen gelegenen Ectoderm darstellt.

Dieser Typus findet sich bei einer Reihe von Nagern, nämlich bei Maus und Ratte, der Feldmaus (*Arvicola*), dem Meerschweinchen und *Geomys*, nicht aber beim Kaninchen (siehe vorne), dem Ziesel und Eichhörnchen. Im einzelnen weist er bei den verschiedenen Arten einige Modifikationen auf, so daß Maus und Ratte einerseits, das Meerschweinchen andererseits je eine Unterabteilung bilden, während die hier nicht näher zu besprechende Art der Blätterumkehr bei der Feldmaus nach v. Kupffer und bei *Geomys* nach Lee wieder etwas anders verläuft.

Wucherung des ectodermalen Teiles des Furchungskugelrestes einher. Dieser wird zu einem verhältnismäßig mächtigen Körper, dem Eizylinder oder Eizapfen (Sobotta), der nach außen und gegen die Furchungshöhle pfropfartig vorwächst und dabei seinen inneren Ento-

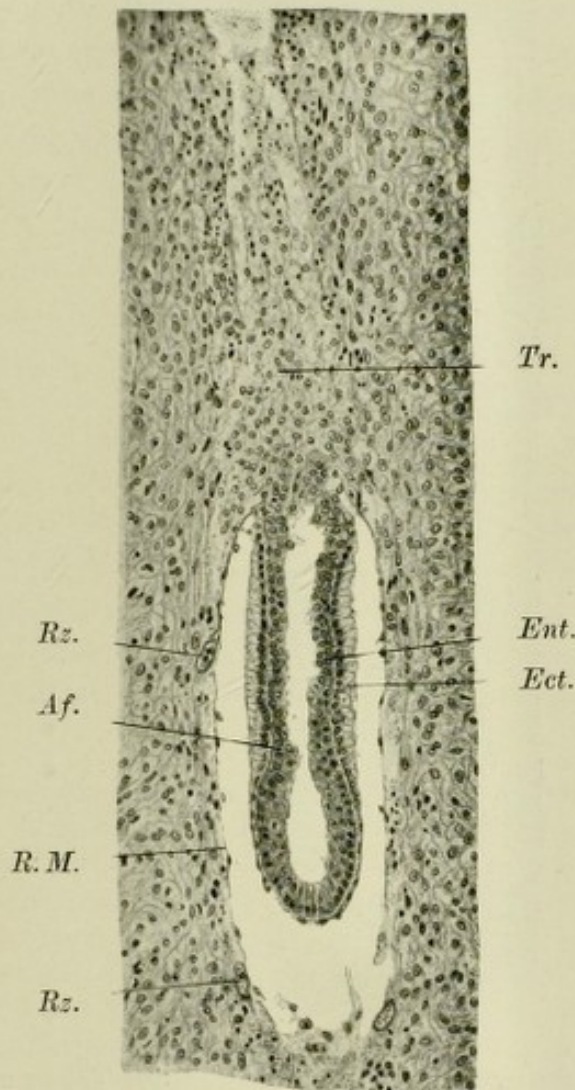


Fig. 68.

Embryonalanlage der weißen Ratte von $8\frac{1}{2}$ Tagen. Vergr. 100.

Af. = Amnionfalte, *Ect.* = Ectoderm, *Ent.* = Entoderm, *R. M.* = Reichert'sche Membran mit innen anliegenden parietalen Entodermzellen, *Rz.* = Riesenzellen, *Tr.* = Träger (Ectoplacentalconus).

(Vgl. auch das Schema Tafel II, Fig. 16.)

dermbelag vor sich herschiebt, in die Keimblase einstülpt (Fig. 67 und 68 und Schema Tafel II, Fig. 13, 14, 16). Die Entodermzellen bekleiden den Eizylinder in einfacher Lage (viscerales Dotterblatt) und wachsen auch als parietales Dotterblatt entlang der Außen-

wand der Keimblase vor, bilden aber höchstens ganz vorübergehend eine geschlossene Schicht (Sobotta, Melissenos). (Vergl. Schema Tafel II, Fig. 14). Das parietale Ectoderm der Keimblase degeneriert sehr frühzeitig größtenteils (hinfälliger Ectoblast). Einzelne Zellen vergrößern

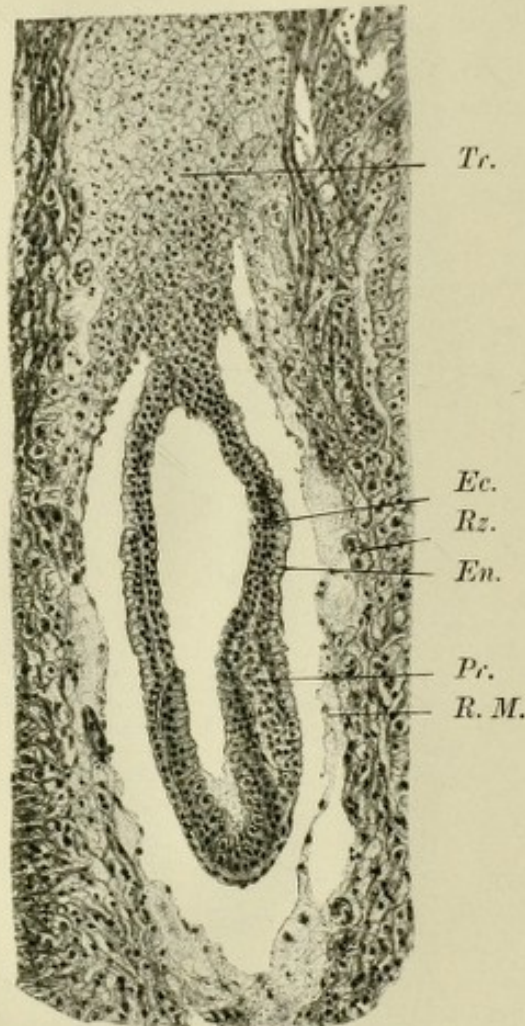


Fig. 69.

Keimblase der weißen Ratte von zirka $8\frac{1}{2}$ Tagen mit Anlage des Primitivstreifens. Vergr. 100. Die Figur steht umgekehrt wie das Übersichtsbild Fig. 115.

Ec. = Ectoderm, *En.* = (viscerales) Entoderm, *Pr.* = Primitivstreif, *R. M.* = Reichertsche Membran mit innen anliegenden parietalen Entodermzellen, *Rz.* = ectodermale Riesenzelle, *Tr.* = Träger (nicht vollständig dargestellt). Vgl. hiezu das Schema Tafel II, Fig. 17.

sich allerdings sehr beträchtlich und werden zu Riesenzellen, die das mütterliche Gewebe angreifen (Fig. 68, 69, 70; vgl. auch das Kapitel Placenta), die Mehrzahl der Zellen aber plattet sich zunächst endothelartig ab und verschwindet bald gänzlich, während nur eine Art Basal-

membran dieser Zellage, ein strukturloses Häutchen, das nach seinem Entdecker als Reichertsche Membran¹⁾ bezeichnet wird, zurückbleibt. (Fig. 68—72.) An der Innenfläche dieser Membran sitzen die parietalen Entodermzellen, die, wie vorne erwähnt, keine kontinuierliche Lage bilden. Die ganze Membran samt den ihr auflagernden Zellen geht in späteren Stadien samt der Decidua capsularis zugrunde. (Siehe das Kapitel über die Placentation der Nager.) Weiter nach einwärts von den parietalen Entodermzellen folgt der Hohlraum des Dottersackes, noch weiter einwärts das Entoderm des Keimes.

Innerhalb des länglich gewordenen Eizylinders tritt nun durch Auseinanderweichen der Zellen ein Hohlraum auf, die Ectodermhöhle, Ectoblasthöhle²⁾. (Fig. 68.) Die Zellmasse, welche ihn an der dorsalen Seite verschließt, wird von Selenka als Träger, von Duval als Ectoplacentarconus bezeichnet, ein Name, der auf ihren Beziehungen zur Placentabildung beruht. Er entspricht zusammen mit dem parietalen hinfalligen Ectoderm der Keimblase dem Trophoblast. Laterale und ventrale Wand der Ectodermhöhle werden von den übrigen Zellen des Eizylinders, die sich inzwischen zu einem regelmäßigen, schlauchartigen Ectodermblatte geordnet haben, ausgekleidet (Fig. 68). Im ventralen Teile desselben, also im Bereiche des ventralen Schlauchendes, ist die Anlage des embryonalen Ectoderms enthalten; hier

¹⁾ Die betreffende Membran wird von Kolster als feinfibrinöse Schichte bezeichnet, aber irrtümlicherweise vom mütterlichen Gewebe abgeleitet.

²⁾ Noch vor dem Auftreten der Ectodermhöhle macht sich im Eizylinder eine Trennung desselben in zwei Abschnitte in individuell verschiedener Weise bemerkbar. Manchmal zerfällt er vollständig in eine obere und eine untere Abteilung, manchmal deutet nur eine Einschnürung des Eizylinders (Schema Tafel II, Fig. 14) diese Teilung an. Es wird hiedurch das Ectoderm der Keimanlage und des Amnion schon frühzeitig gegen das Ectoderm des Trägers begrenzt. Die Ectodermhöhle tritt dann zumeist in den beiden Abteilungen selbständig auf (Schema Tafel II, Fig. 14) und fließt erst später zu einem einheitlichen Hohlraum zusammen; dabei verschwindet auch dann wieder die Trennung zwischen Keimblasenectoderm und Trägerectoderm, um erst wieder nach Schluß der Amnionfalten aufzutreten. Der ganze Vorgang ist als eine Vorstufe der beim Meerschweinchen zu beobachtenden Erscheinungen aufzufassen. — Bei ihrem ersten Auftreten kann die ganze Ectodermhöhle oder nur der periphere Teil auch durch einen feinen Spalt, der sich bald wieder schließt, von der Oberfläche des Eizylinders aus zugänglich sein. (Tafel II, Schema Fig. 15.) Diese Stelle entspricht dann dem Amnionnabelgang anderer Arten. Das gelegentliche Auftreten eines solchen Stadiums ist sehr geeignet, das Zustandekommen der ganzen Erscheinung der Blätterumkehr dem Verständnis näher zu bringen.

erfolgt die Bildung des Primitivstreifens (Fig. 69) und das Auswachsen des Mesoderms¹⁾. Gleichzeitig treten aus den einander gegenüber-

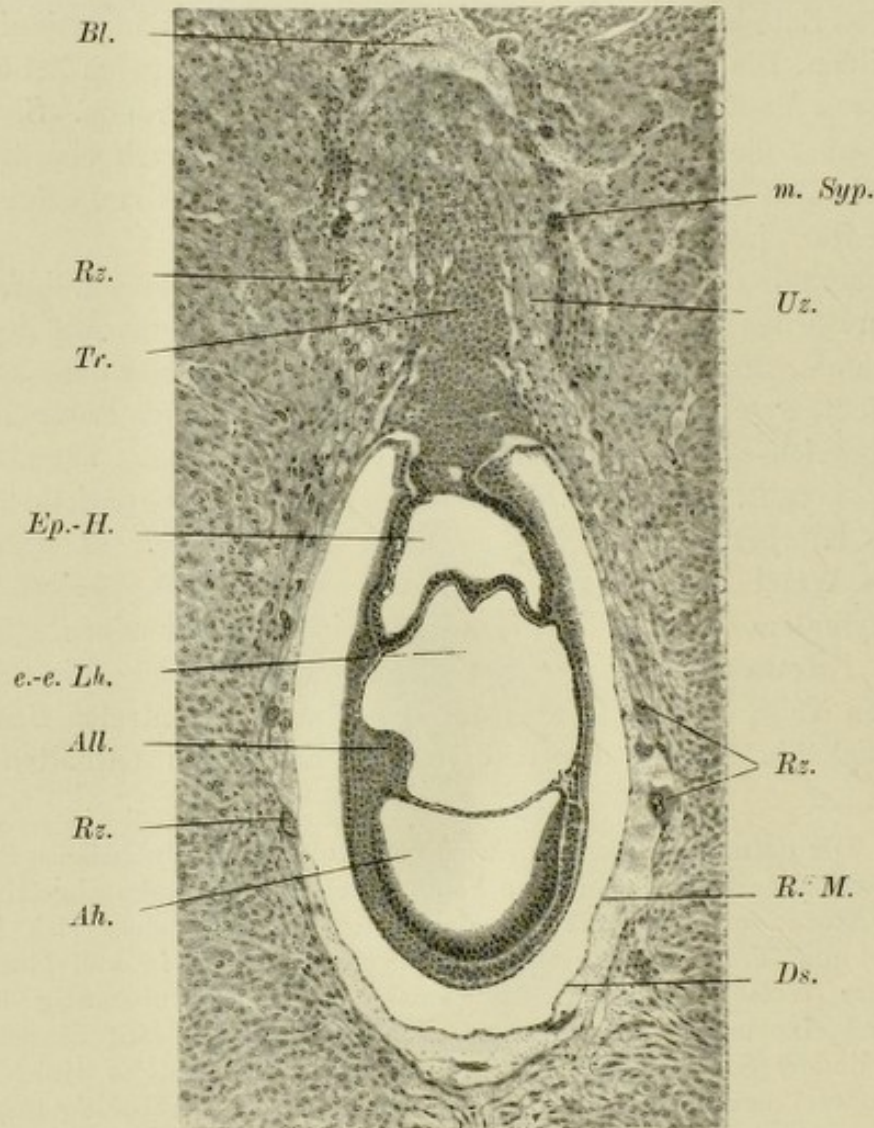


Fig. 70.

Keimblase der weißen Ratte von etwas über 9 Tagen, mit Anlage der Allantois. Vergr. 80.

Ah. = Amnionhöhle (Mark-Amnionhöhle), *All.* = Allantois, *Bl.* = Blut, *Ds.* = Dottersacklumen, *Ep.-H.* = Ectoplacentarhöhle, *e.-e. Lh.* = extraembryonale Leibeshöhle, *R. M.* = Reicherische Membran, *Rz.* = Riesenzellen, *m. Syp.* = mütterliches Sympasma, *Tr.* = Träger (Ectoplacentarconus). Vgl. hiezu das Schema Tafel II, Fig. 19.

¹⁾ In der Medianebene findet sich entsprechend der vorderen Hälfte der Embryonalanlage eine mesodermfreie Stelle, ein Proamnion (vergl. pag. 36 und Schema Tafel II, Fig. 19), doch verschwindet dasselbe später, indem das

liegenden Wänden des Ectoderm Schlauches Falten vor, die Amnionfalten (Fig. 68 u. 69 u. Schema Tafel II, Fig. 15), die sich etwas unterhalb der Mitte der Ectodermhöhle vereinigen und diese in zwei Hohlräume zerlegen, die ventral gelegene Markamnionhöhle und die dem Ectoplacentalconus zugewendete Ectoplacentalhöhle (falsche Amnionhöhle nach Selenka). Nunmehr trennt sich

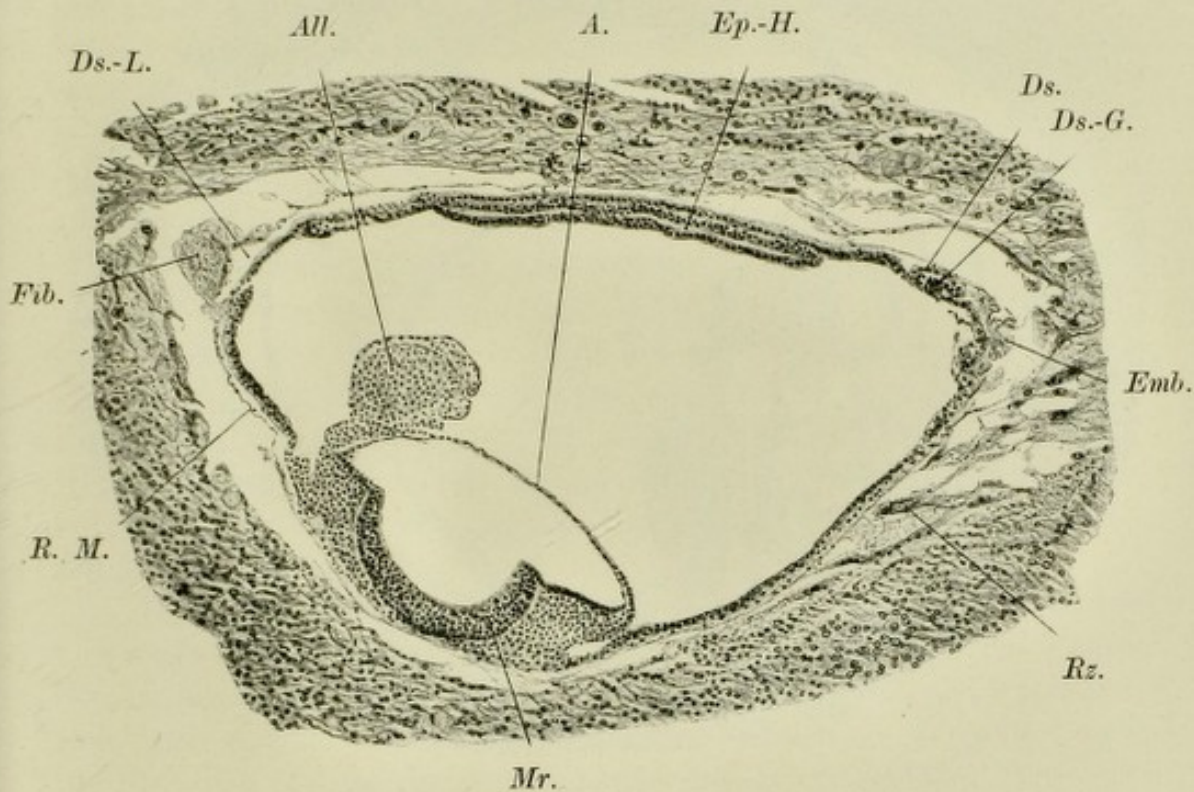


Fig. 71.

Querschnitt durch einen Rattenembryo mit 5 Urwirbeln, am Abgang der rein mesodermalen Allantois. Vergr. 80.

A. = Amnion, *All.* = Allantois, *Ds.* = Dottersack, *Ds.-G.* = Dottersackgefäß, *Ds.-L.* = Dottersacklumen, *Emb.* = Embryotrophe, *Ep.-H.* = Ectoplacentalhöhle, *Fib.* = Fibrincoagulum außerhalb der Reichertschen Membran, *Mr.* = Medullarrinne, *R. M.* = Reichertsche Membran, *Rz.* = ectodermale Riesenzelle. Das große Lumen im Zentrum ist die extraembryonale Leibeshöhle.

auch definitiv das Ectoderm des Keimes und des Amnion von dem des Trägers, respektive dem Trophoblast (dem Chorionectoderm). Das Mesoderm wuchert zwischen die beiden Ectodermanteile ein, und in ihm treten zunächst einige unregelmäßige Spalträume auf, die Anlage

Mesoderm in die betreffende Region vorwächst (vgl. besonders Ravn 1895). Ob das Proamnion hier von Anfang an besteht oder wie beim Kaninchen sekundär auftritt, erscheint noch nicht genügend geklärt.

der Leibeshöhle. (Schema Tafel II, Fig. 18). Diese wird bald zu einem größeren Hohlraum, den das Mesoderm als dünnes Blatt auskleidet (extraembryonales Coelom; Interamnionhöhle nach Selenka) (Fig. 70

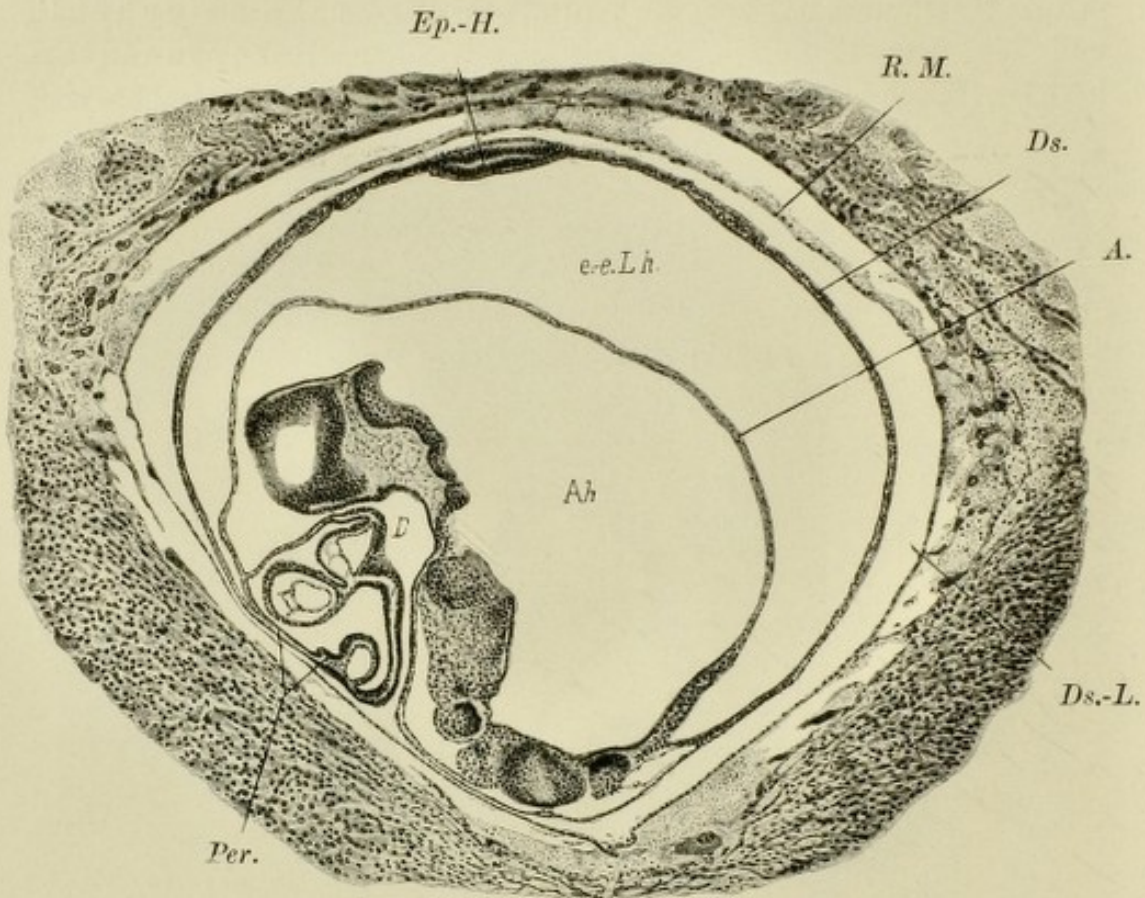


Fig. 72.

Sagittaler Längsschnitt durch einen Rattenembryo von $9\frac{3}{4}$ Tagen (9 Urwirbel). Kommunikation des Darmes mit dem Dottersack. Die mesometrale Seite des Uterus oben. Vergr. 50.

A. = Amnion, Ah. = Amnionhöhle, D. = Darm, Ds. = invertiertes inneres Blatt des Dottersackes, Ds.-L. = Dottersacklumen, e.-e. Lh. = extraembryonale Leibeshöhle, Ep.-H. = Ectoplacentalhöhle, Per. = Pericard, unten von Entoderm bekleidet, R. M. = Reichertsche Membran mit dem hinfalligen Entoderm (äußeres Blatt des Dottersackes). Nach außen von der Reichertschen Membran fötale Riesenzellen und Decidua.

und Schema Tafel II, Fig. 19). In das Coelom wächst die Allantois als solide Mesodermknospe ohne Beteiligung des Entoderms vor und erreicht den Ectoplacentalconus, um mit ihm in die Bildung der Placenta einzutreten. Die Ectoplacentalhöhle ist inzwischen durch Aneinanderlagerung ihrer Wände stark abgeplattet worden und verschwindet später. (Fig. 71 u. 72 und Schema Tafel II, Fig. 20.)

An der konvexen entodermalen Seite des Keimes tritt die von den Darmlippen begrenzte Darmrinne auf (Schema Tafel II, Fig. 20); durch Vereinigung der Lippenränder wird der Darm aus dem übrigen Entoderm, das hiedurch zum Dottersackentoderm wird, ausgeschaltet. Vor Schluß der Darmrinne kann man an Sagittalschnitten von Embryonen (Fig. 72) den direkten Übergang von Darmwand in Dottersackwand, der im Bereich der Darmpforten erfolgt, sehr gut direkt verfolgen. Der Dottersack besteht aus einem inneren Blatt, das mit nach außen gewendetem Entodermepithel die gesamte Embryonalanlage samt Amnion, außerembryonaler Leibeshöhle und Allantois umhüllt und an der fötalen Placentafläche haftet, und aus einem äußeren Blatt, das sehr rudimentär ist und nur aus der Reichertschen Membran mit den spärlichen außen aufsitzenden ectodermalen Riesenzellen und innen anliegenden, vereinzelt parietalen Entodermzellen besteht (Fig. 72). Das innere Blatt des Dottersackes bleibt zunächst durch den Ductus omphaloentericus mit dem Darm in Verbindung; Reste dieses Ganges sind auch im reifen Nabelstrang noch auffindbar. Innerhalb der Amnionhöhle erfolgt die Sonderung des Embryonalkörpers vom Amnion in typischer Weise durch Ausbildung der Keimfalten (Nabelfalten).

Die Verschiedenheiten im Entwicklungsgang des Meerschweinchens stellen eine weitere Steigerung der für die Mäuse beschriebenen Abweichung von der Regel dar. Schon bei der Implantation, bei welcher das Ei eine kugelige Zellmasse darstellt, sind die zentralen Zellen von der äußeren Zellage verschieden (Fig. 125 und 126); doch ist das Schicksal dieser Abschnitte noch nicht hinreichend verfolgt. Später findet sich ein Eizylinder, der in das Blastocoel und nach außen vorragt, und an dem seitlich der äußere Abschluß der Keimblase, das hinfällige Ectoderm, haftet (Fig. 73). Der mächtige Eizylinder besitzt aber später niemals eine einheitliche Ectodermhöhle, sondern teilt sich stets, so wie manchmal bei den Mäusen (pag. 67, Anm. 2), vorher in zwei Zellgruppen, die stark auseinanderweichen, den Ectoplacentalconus einerseits und das embryonale und amniotische Ectoderm andererseits (Fig. 74). Inzwischen wächst das viscerele Entoderm zu einem Schlauch von ziemlich bedeutender Länge aus, und da der hinfällige Ectoblast (das parietale Ectoderm der Keimblase) schon in diesem Stadium zugrunde geht, während ein parietales Entoderm wahrscheinlich überhaupt nicht zur Ausbildung gelangt, besteht die Keimblase nur aus einem langgezogenen Entodermsack, der durch den Ectoplacentalconus verschlossen ist und in seinem

Grunde das kugelige Ectoderm der Keimanlage und des Amnion enthält. Der Hohlraum des Entodermsackes ist dem Spalt zwischen den beiden primären Keimblättern oder, im Sinne der Gastrulationstheorie, dem Blastocoel zu vergleichen. Selenka bezeichnet ihn (sowohl vor der Auskleidung mit Mesoderm als nach derselben) als Interamnionhöhle.

Nach dem Schwinden des hinfalligen Ectoderms der äußeren Keimblasenwand wächst das Entoderm den Ectoplacentarconus entlang vor (Duval) und umhüllt ihn bis auf die Punkte, an welchen

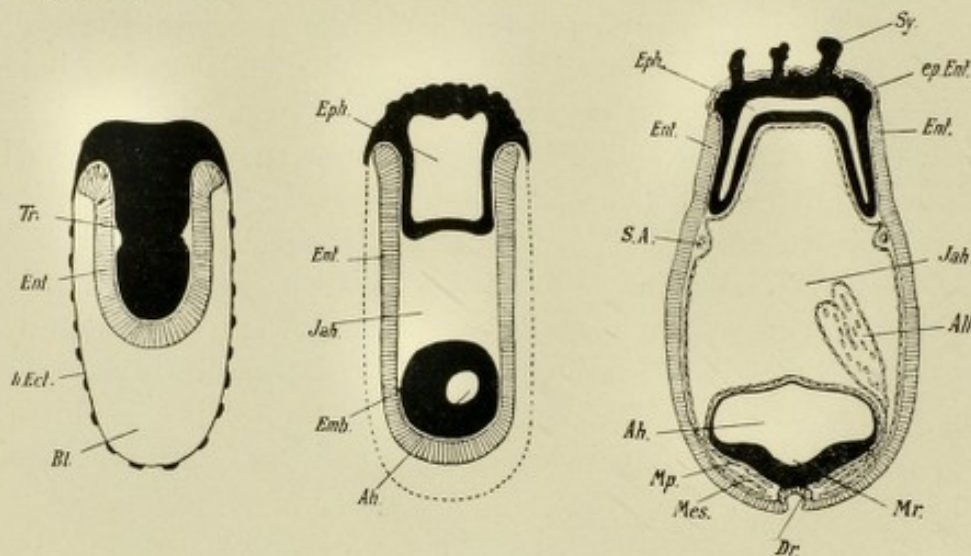


Fig. 73 bis 75.

Schemata zur Entwicklung des Meerschweineies. Nach Duval, 1890, etwas modifiziert.

Ah. = Amnionhöhle (Markamnionhöhle), All. = Allantois, Bl. = Blastocoel, durch Ausbildung des visceralen Entoderms in das (niemals geschlossene) Dottersacklumen übergehend, Dr. = Darmrinne, h. Ect. = hinfalliges Ectoderm, Emb. = Embryonalanlage, Ent. = Entoderm, ep. Ent. = ectoplacentäres Entoderm, Eph. = Ectoplacentarhöhle, Jah. = Interamnionhöhle, Mes. = Mesoderm, Mp. = Medullarplatte, Mr. = Medullarrinne, S. A. = Sinus terminalis, Sy. = Syncytiumsprossen, Tr. = Träger.

Syncytiummassen aus dem Ectoplacentarconus vorwachsen: ectoplacentäres Entoderm nach Duval, äußerste Zellage nach Herrmann und Stolper (Fig. 75 und Fig. 76). Vorher schon tritt sowohl im Ectoplacentarconus als im embryonalen Ectoderm selbständig je ein Hohlraum auf, Ectoplacentarhöhle, respektive Markamnionhöhle (Fig. 74), dann erst beginnt die Mesodermbildung. Das Mesoderm kleidet den Hohlraum zwischen den beiden Ectodermabschnitten allseitig aus und verwandelt ihn in das Exocoelom (Fig. 75; mit Jah. bezeichnet).

Sehr bald wird die Ectoplacentarhöhle in einen schmalen Spalt verwandelt, dadurch, daß die embryonalwärts gelegene Ectoderm-

lamelle sich in die Höhle einstülpt (Fig. 75 und 76). An dem vom Embryo abgewendeten Ende der Keimblase (dem placentaren Ende) liegen dann vier epithelartige Blätter übereinander: außen das ectoplacentäre Entoderm, dann das äußere und das innere Blatt der

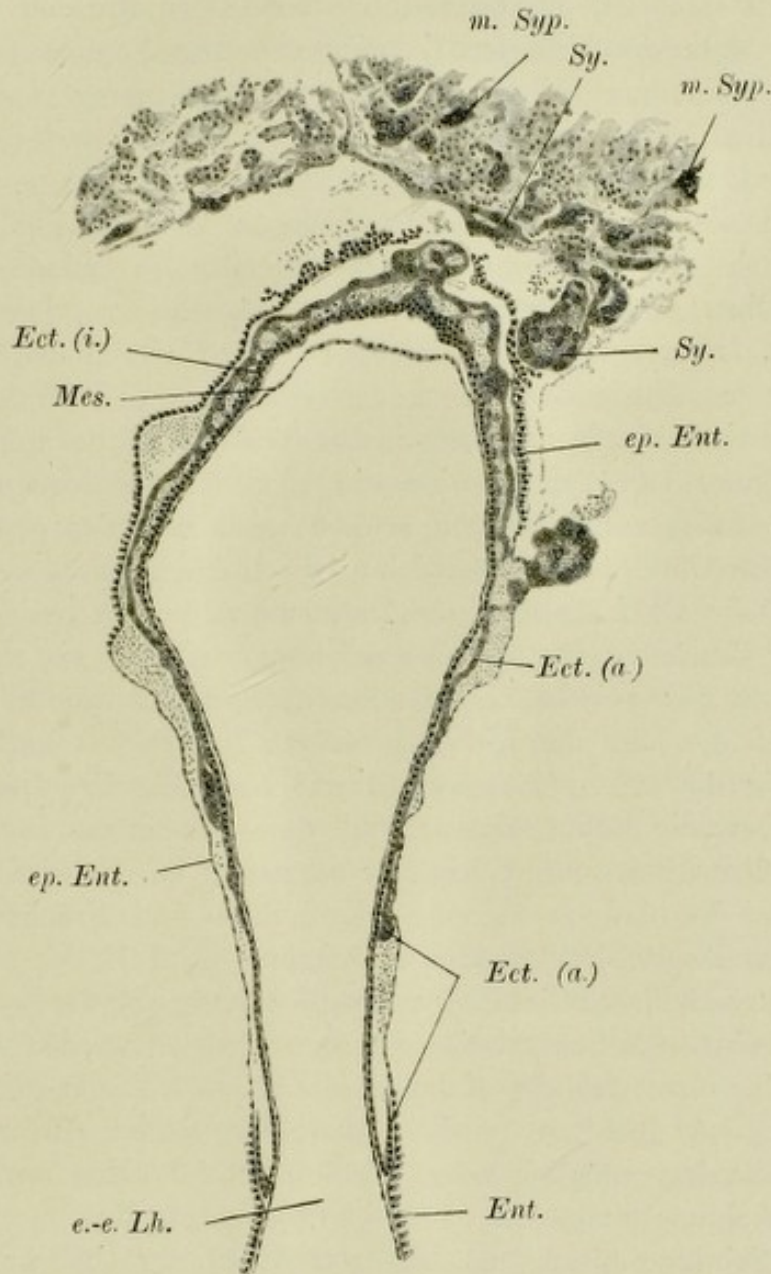


Fig. 76.

Placentarpol einer jungen Meerschweinchenkeimblase, etwa entsprechend dem Schema Textfigur 75. Vergr. 50.

Ect. (a) = äußeres Blatt der ectodermalen Begrenzung der größtenteils obliterierten Ectoplacentarhöhle, *Ect. (i.)* = inneres Blatt derselben, *Ent.* = Entoderm, *ep. Ent.* = ectoplacentäres Entoderm, *e.-e. Lh.* = extraembryonale Leibeshöhle, *Mes.* = Mesoderm, *Sy.* = ectodermales Syncytium, *m. Syp.* = mütterliches Symplasma.

Ectoplacentarhöhle, schließlich das Mesoderm (Fig. 76). Nun erfolgt die solide, rein mesodermale Allantoisbildung (Fig. 75, 129 u. 131) und die Weiterentwicklung im Wesen wie bei den Mäusen. (Das spätere Verhalten des Epithels der Ectoplacentarhöhle und des ectoplacentären Entoderms siehe bei der Darstellung der Placentation.)

Bei dem geschilderten Entwicklungsgang kommt es also tatsächlich, besonders bei den Mäusen, zur Ausbildung eines bläschenartigen Stadiums, in welchem, unter Vernachlässigung der leicht zu übersehenden äußeren Keimblasenwand, das Entoderm die äußere, das Ectoderm die innere Wand bildet (Schema Tafel II, Fig. 16). Daher rührt auch die Bezeichnung „Umkehr oder Inversion“ der Keimblätter. Die ersten Untersucher, welche präparativ vorgingen (Bischoff, Reichert), übersahen die hinfällige äußere Keimblasenwand und konnten das Zustandekommen des Stadiums nicht erklären. Erst bei vorgeschrittenerer mikroskopischer Technik wurde auf dem Wege der Anlegung von Schnittserien die Deutung gefunden (v. Kupffer, Selenka). In den Einzelheiten schließt sich die hier gegebene Darstellung für die Mäuse namentlich an die Untersuchungen von Sobotta, sowie an die 1907 erschienenen Darlegungen von Melissinos an.

Die Erklärung für das Zustandekommen einer so weitgehenden Abänderung des typischen Entwicklungsganges liegt wohl unter anderem darin, daß die Eier der hieher gehörigen Nagetiere sehr klein sind¹⁾ und wenig Reservestoffe enthalten, daß auch die Uteruslumina klein sind und wenig Raum bieten, und daß andererseits zur Erzielung größerer Fruchtbarkeit die Tragzeit sehr kurz ist. Es wird daher frühzeitig eine Verbindung zwischen Keimblase und Frucht hergestellt (vergl. das Kapitel Placentation), aber nur der Teil des Chorionectoderms, der zur Placentabildung verwendet wird, also der Ectoplacentarconus, und das Zellenmaterial für den Embryo werden weiter fortentwickelt, ohne daß der Keimblase Zeit und Raum gegeben wäre, um genügend groß zu werden, daß eine flache Ausbreitung der Embryonalanlage möglich wäre. Die letztere ist daher zur Abkürzung des Entwicklungsganges in die Keimblase eingestülpt.

O. Schultze nimmt an, daß der Anlaß zur Umkehr der Keimblätter darin gelegen sei, daß die Keimblase behufs rascherer Ernährung seitens der mütterlichen Schleimhaut in der Gegend der

¹⁾ *Geomys* (Lee 1906) paßt nicht recht in die Gruppe herein, da eine zweiblättrige große Keimblase gebildet wird, in der nachträglich Blätterumkehr auftritt.

Embryonalanlage mit der Schleimhaut verwachsen sei, und daß dann notwendigerweise eine Ablösung der Embryonalanlage von der Verwachsungsstelle in Form einer Einstülpung erfolgt sei, behufs Ermöglichung der Faltenbildungen, auf welchen die Formung des embryonalen Leibes beruht. (Medullarfalten, Darmfalten etc.)

Innerhalb der hier betrachteten Gruppe wiederholen sich die beiden Typen der Amnionbildung, die zur Aufstellung unserer ersten beiden Gruppen geführt haben. Bei den Mäusen entsteht das Amnion durch Faltung, beim Meerschweinchen durch Dehiscenz, was neuerlich darauf hinweist, daß raumbeschränkende Momente mit im Spiel sind. Morphologisch liegt übrigens die Sonderstellung des geschilderten Entwicklungstypus nicht so sehr in der „Umkehr“ der Keimblätter als in der frühzeitigen Rückbildung oder überhaupt unvollständigen Anlage des größten Teiles der Keimblasenwand (des späteren Chorion laeve anderer Arten). Dies wird tatsächlich bei keiner anderen Amniotengruppe beobachtet. Ein Einsinken der Keimanlage in die Keimblase dagegen kommt, wenn auch weniger hochgradig, auch bei anderen Säugern vor, namentlich bei solchen mit anfänglich räumlich beschränkter Entwicklung. So findet sich schon bei *Vespertilio* eine Andeutung hievon, und bei den anderen Formen mit Amnionbildung durch Dehiscenz, besonders beim Igel, aber auch bei *Pteropus* finden sich weitere Analogien. Überdies dürften die Primaten (siehe Abschnitt 4) ähnliche Vorgänge aufweisen. Die Unterdrückung der äußern Keimblasenwand ist nur eine weitere Konsequenz dieser Vorgänge, und insoferne stellt der hier behandelte Typus 3 nur eine Steigerung des zweiten Typus dar.

Für die weiter fortgeschrittenen Entwicklungsstadien des Inversionstypus ist allerdings das Verhalten des Dottersackes das auffallendste Merkmal. Der rings an der Placenta haftende Dottersack hüllt den Embryo von außen ein. Sein Epithel ist nach außen gewendet und hört auf der Placenta mit freiem Rande auf. Doch ist dieses Merkmal nicht nur für den Inversionstypus charakteristisch, denn es kommt (mit geringen Abänderungen; s. das Kapitel Placentation) allen Nagern, auch dem Kaninchen und Eichhörnchen, zu. Hier ist das spätere Verhalten des Dottersackes schon dadurch vorbereitet, daß das Mesoderm nicht das gesamte Entoderm umwächst, sondern nur die obere Hälfte der Keimblase. (Siehe pag. 48 und Schema Tafel II, Fig. 11.) Nur im Bereiche dieser Hälfte wird aus Entoderm und visceralem Mesoderm eine typische Dottersackwand gebildet. Diese sinkt dann mit dem ganzen Embryo in die untere, zweiblättrig gebliebene

Hälfte der Keimblase ein, wird also auch invertiert; der zweiblättrige Teil der Keimblase geht später, im Kontakt mit der mütterlichen Schleimhaut, zugrunde. Dadurch, daß der Embryo stärker wächst als der Durchmesser der Placenta, an deren Rand der Dottersack durch einen Chorionstreifen befestigt ist, wird auch hier der Dottersack invertiert und zu einer Hülle des Embryo ausgedehnt. (Vgl. Fig. 106 und die Darstellung der Placentation der Nager.)

Bei allen Nagern besitzt also schließlich dieser unvollständige Dottersack im Wesen die gleiche Form. Er bleibt stark vascularisiert. Seine entodermale, in die Epithelschicht umgewandelte Fläche, die der mütterlichen Schleimhaut zugewendet ist, nimmt aus dieser Nährstoffe auf, resorbiert also ähnlich einer Darmschleimhaut. Man findet daher auch immer seine Epithelzellen hoch und mit stark acidophilen (eosinophilen) Körnchen gefüllt. Dieser resorbierenden Tätigkeit verdankt er seine Erhaltung.

Literatur.

- Selenka, E., Die Blätterumkehr im Ei der Nagetiere. Studien über Entwicklungsgeschichte der Tiere, Heft 3, 1884. (Mäuse und Meerschweinchen.)
 Duval, M., Le placenta des rongeurs. Journal de l'anatomie et de la physiologie, Vol. 25—28, 1889—92. (Mäuse und Meerschweinchen.)
 Ravn, E., Über das Proamnion, besonders bei der Maus. Archiv f. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1895.
 Sobotta, J., Die Entwicklung des Eies der Maus vom Schlusse der Furchungsperiode bis zum Auftreten der Amniosfalten. Arch. f. mikrosk. Anatomie u. Entw., Bd. 61, 1903.
 Melissinos, K., Die Entwicklung des Eies der Mäuse (*Mus musculus* var. *alba* und *Mus rattus albus*) von den ersten Furchungsphänomenen bis zur Festsetzung der Allantois an der Ectoplacentalplatte. Arch. f. mikr. Anat. u. Entw. Bd. 70, 1907.
 Ochs, A., Die intrauterine Entwicklung des Hamsters bis zum Beginn der Herzbildung. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 89, 1908.

4. Erste Entwicklungsvorgänge bei den Primaten. (Mensch und höhere Affen.)

Über die ersten Entwicklungsvorgänge des Menschen und der höheren Affen liegen direkte Beobachtungen nicht vor. Es sind nur Rückschlüsse aus späteren Stadien möglich. Für den Menschen läßt uns hier die vergleichende Anatomie insofern im Stich, als von ihm sogar noch jüngere Stadien bekannt sind als vom Affen¹⁾. Soweit

¹⁾ Nur ein von Selenka 1903 beschriebenes Präparat vom Affen, ein aus der Tube stammendes, vierzelliges Furchungsstadium von *Macacus nemestrinus*, ist jünger als die jüngsten bekannten menschlichen Embryonen.

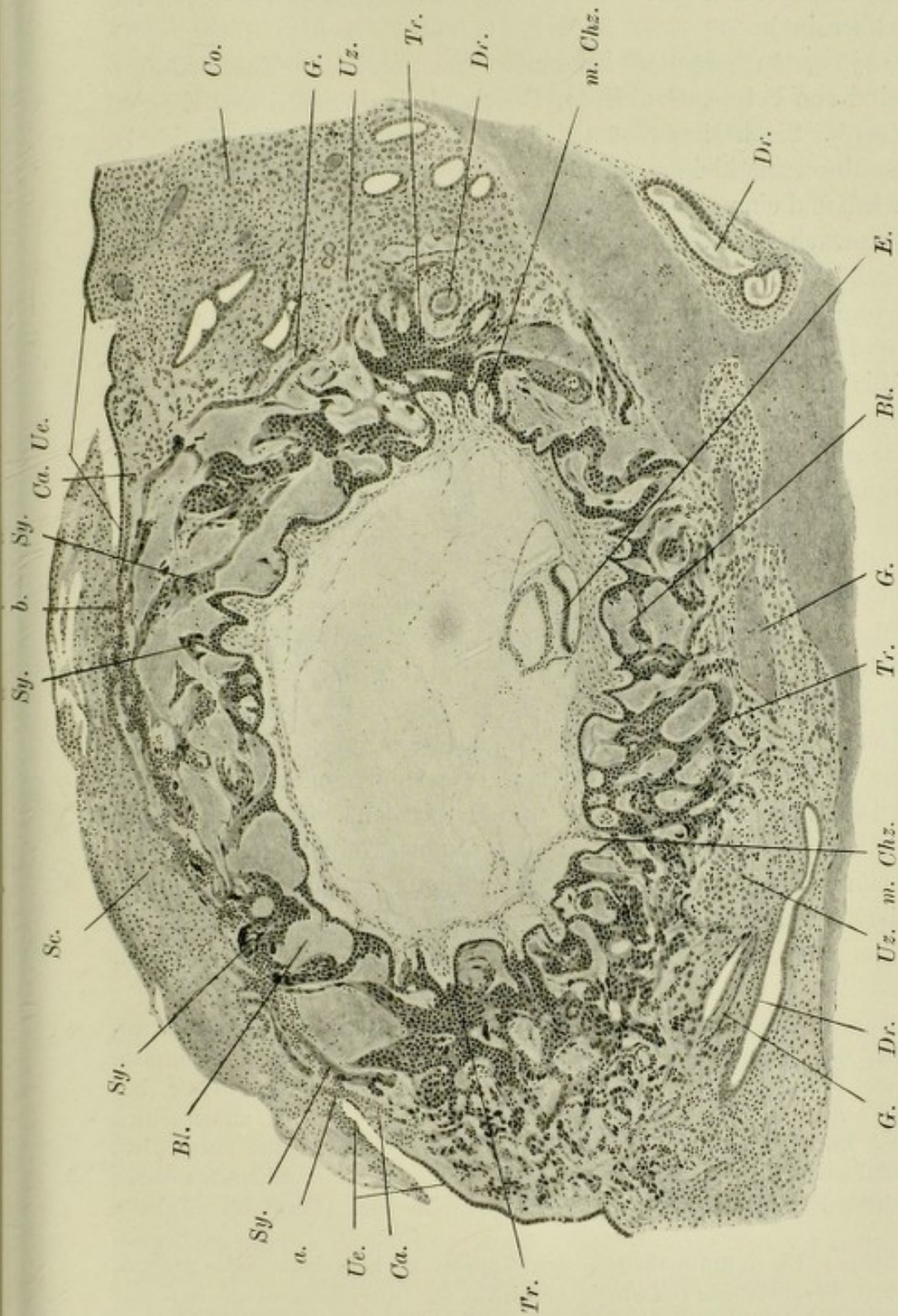


Fig. 77.

Übersichtsbild des Petersschen Eies mit der angrenzenden Zone der Uterusschleimhaut. (Nach Peters, 1899.) Vergr. ca. 50.
(Vgl. auch Tafel III, Fig. 30.)

Bl. = Blutlacunen, *Ca.* = Capsularis, *m. Chz.* = mesodermale Achse der ersten Chorionzotten, *Co.* = Decidua compacta, *Dr.* = Drüsen, *E.* = Embryo, *G.* = mütterliche Gefäße, *Sc.* = Schlupfgegend, *Sy.* = Syncytium, *Tr.* = Trophoblast, *Ue.* = Uterusepithel (links der eine Weisungsstrich nicht ganz vollständig), *Uz.* = Umlagerungszone. Von *a* bis *b* reicht die Lücke in der Capsularis.

übrigens Befunde über Affen vorliegen, stimmen sie mit denen am Menschen, abgesehen von den Placentationserscheinungen der niederen Spezies, überein¹⁾.

Die jüngsten genauer bekannten menschlichen Entwicklungsstadien sind von Peters, Graf Spee, Beneke, Keibel, Frassi und Eternod beschrieben²⁾. Sie besitzen sämtlich eine geschlossene Amnionhöhle, einen geschlossenen kleinen, aus Entoderm und Mesoderm bestehenden Dottersack³⁾ und ein vollständiges zweiblättriges Chorion, dessen Epithel mächtig gewuchert ist. Die Beschreibung des letzteren, des Trophoblastes, gehört in die Lehre von der Placentation. Das Mesoderm von Amnion und Chorion ist bei dem Petersschen Embryo breit verlötet (Fig. 77 und 78); diese Verlötung erstreckt sich über die caudale Seite des Amnion bis an die Embryonalanlage herunter (Tafel IV, Fig. 31). Bei den andern oben zitierten Embryonen, die durchwegs etwas älter sind, ist die mesodermale Verbindung von Amnion und Chorion bis auf diesen caudalen Teil gelöst (Tafel IV, Fig. 32). Aber gerade dieser Teil stellt eine relativ mächtige, breite mesodermale Verbindung des Keimes mit dem Chorion her (Bauchstiel, vgl. weiter pag. 85). Der Chorionsack ist viel größer als die Embryonalanlage samt dem Dottersack, so daß zwischen ihnen ein weiter Zwischenraum bleibt, der zumeist als extraembryonales Coelom aufgefaßt wird und von zahlreichen bindegewebsartigen Strängen, dem sogenannten *Magma reticulare*, durchzogen wird. (Fig. 77; die Deutung dieses letzteren Verhaltens soll im nachstehenden in etwas anderem Sinne versucht werden.) Die Mesodermblätter sind durchwegs nicht einschichtig, nicht kontinuierliche Zellagen im Sinne eines typischen Keimblattes, sondern, mit Ausnahme der eigentlichen Embryonalregion, bereits bindegewebig differenziert. Im Bereiche der Embryonalanlage ist zunächst (Embryo Peters) ein aus hohen Ectodermzellen bestehender Embryonalschild

¹⁾ Selenka hat 1903 eine Reihe von Schemen für die erste Primatenentwicklung gegeben, die als sehr vollkommen bezeichnet werden müssen.

²⁾ Ob die seinerzeit von Reichert, Breus, Allen Thompson etc. beschriebenen, aber nicht mit modernen histologischen Methoden untersuchten Embryonen noch jünger sind, wie von mancher Seite angenommen wird, steht nicht sicher fest, ist aber unwahrscheinlich, da der Durchmesser dieser Eier durchwegs größer war als der der oben zitierten. (Vergl. die Tabelle bei Peters.)

³⁾ Einige Eigentümlichkeiten des Entoderms bei einem sehr jungen, von Eternod beschriebenen Embryo scheinen für die Auffassung, daß das Dottersackentoderm von dem des Darmes verschieden sei (pag. 45 u. 46), zu sprechen.

und ein wenig deutlicher Primitivstreifen, später ein gut ausgebildeter Primitivstreifen mit Primitivrinne, ein offenbar aus einem Chordakanal hervorgegangener *Canalis neurentericus* und eine Medullarplatte vorhanden (Tafel IV, Fig. 31—33). An das Ectoderm der Keimanlage schließt sich ein ganz niedriges, endothelartiges Amnionectoderm. Ein kleiner *Proamnionbezirk* ist bei dem Petersschen Embryo vielleicht vorhanden, aber nicht sicher nachweisbar; bei älteren Embryonen fehlt er. Aus dem Dottersack geht schon bei den jüngsten Embryonen ein kurzer schlauchförmiger Gang hervor, der Allantoisgang, der sich in

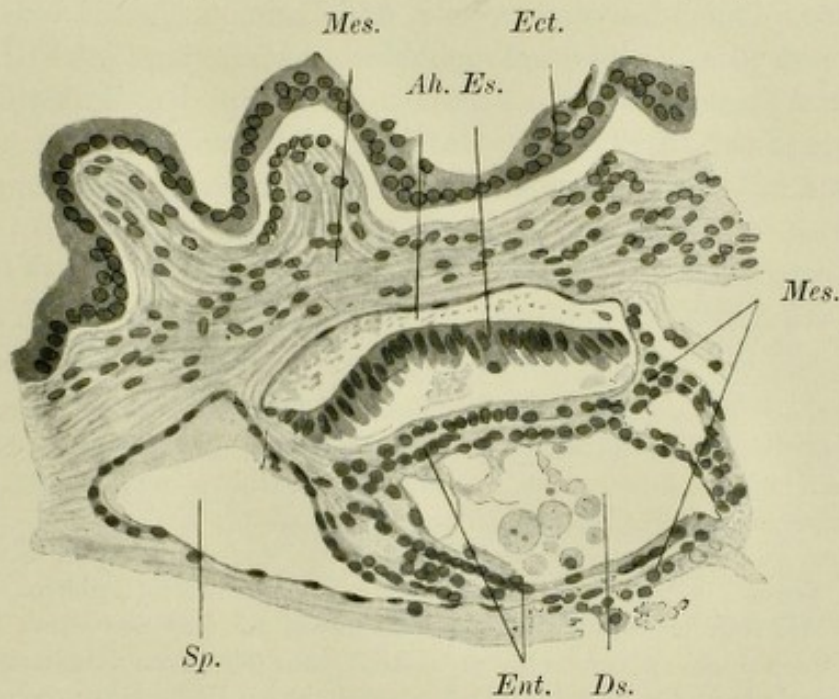


Fig. 78.

Embryonalanlage des Petersschen Eies. (Nach Peters, 1899.)

Ah. = Amnionhöhle, *Ds.* = Dottersack, *Ect.* = Ectoderm des Chorions (Trophoblast), *Ent.* = Entoderm, *Es.* = Embryonalschild, *Mes.* = Mesoderm, *Sp.* = Spalt-
raum (Coelom).

die mesodermale Verbindung zwischen Keimanlage und Chorion hinein erstreckt (Tafel IV, Fig. 31—35). Der Dottersack enthält einige schollenartige Gerinnsel (Fig. 78); in seiner Wand finden sich bei den älteren, hierher gehörigen Stadien die ersten Blutgefäße, so daß der Dottersack auch hier blutbildende Funktion besitzt. Für respiratorische Zwecke kann dieses Gefäßnetz nicht in Betracht kommen, da es nirgends mit dem Chorion in Berührung steht; doch werden die typischen Hauptstämme der *Vasa omphalo-mesenterica* ausgebildet, und auch die Entodermschicht des Dottersackes differenziert sich noch weiter. (Siehe den letzten Abschnitt über menschliche Placentation).

Als charakteristisch erscheinen von den angeführten Merkmalen namentlich das schon in so frühen Stadien, zur Zeit der Ausbildung des Primitivstreifens, geschlossene Amnion und die Kleinheit des Dottersackes, verglichen mit der Größe des Chorionsackes. Es liegt nahe, zur Erklärung des ersteren Verhaltens anzunehmen, daß die Amnionhöhle des Menschen und der höheren Affen durch Dehiszenz innerhalb einer soliden ectodermalen Zellmasse entstehe¹⁾. Dabei sind verschiedene Varianten möglich. Die erste Entwicklung kann, wie Hubrecht dies annimmt, ähnlich der beim Igel (pag. 52) verlaufen; es würde dann das embryonale und amniotische Ectoderm zunächst an der Innenseite der Trophoblastschale haften (Tafel III, Fig. 21 u. 22) und die Amnionhöhle zwischen dieser und dem Embryonalschild entstehen (Tafel III, Fig. 24); das Amnion würde dann wie beim Igel (Textfigur 52) unter dem Trophoblast vorwachsen, bis seine Ränder

¹⁾ Gegen die Annahme einer Bildung der Amnionhöhle durch Dehiszenz und für die Entstehung des Amnion durch Faltung spricht allerdings die Tatsache, daß bereits an einigen jungen Eiern Reste eines Ganges von der Chorionoberfläche gegen die Amnionhöhle oder eine zipfelförmige Verlängerung der Amnionhöhle in den Bauchstiel hinein gefunden wurden. So von Giacomini, Mall, Marchand (1903), Eternod, Beneke, angedeutet auch bei Cova (1907), ferner von Selenka beim Gibbon und von Keibel bei *Semnopithecus*. Doch ist bei einer Reihe anderer Embryonen, und zwar gerade bei den jüngeren, nichts derartiges zu finden (v. Spee, Siegenbeek, Keibel, Frassi und namentlich der jüngste bekannte Embryo, der von Peters). Danach ist wohl die Annahme gestattet, daß der Gang gelegentlich im nachhinein als Atavismus auftritt oder einen an bestimmter Stelle länger persistierenden, nachträglich ausgehöhlten Rest einer ectodermalen Amnionnaht (pag. 20) darstellt (Tafel III, Fig. 26). Eine solche muß z. B. bei *Vespertilio* ganz kurze Zeit hindurch trotz der Bildung der Amnionhöhle durch Dehiszenz bestehen und auch bei den Mäusen zur Zeit der Verschmelzung der Amnionfalten vorübergehend auftreten. Auch ist auf den Ectodermzapfen hinzuweisen, der bei *Pteropus* anfänglich vom Amnion gegen das Chorion sich erstreckt (Fig. 57). Selenka, der beim Gibbon im Bauchstiel eine selbständige schlauchförmige Höhle fand, dachte an einen der Ectoplacentarhöhle der Nager (pag. 69) entsprechenden Raum. Überdies finden wir z. B. bei *Tarsius*, daß ein solcher Gang am caudalen Ende des Embryo nachträglich durch Verschmälerung des caudalen Teiles der Amnionhöhle auftritt, während der Verschluß des durch Faltung gebildeten Amnion im Bereiche der vorderen Körperhälfte erfolgt (Hubrecht). Der Gang ist also zumindest bei *Tarsius* zweifellos kein Amnionnabelgang (pag. 24). Übrigens muß zugegeben werden, daß die seinerzeit von His und früher auch von Keibel vertretene Anschauung der Amnionbildung durch Faltung auch für den Menschen nicht ganz unmöglich erscheint. Keibel selbst äußert sich neuerdings (1906) sehr reserviert.

sich vereinigen (Tafel III, Fig. 27). Oder es kann (Selenka) ein Vorstadium ähnlich dem bei *Pteropus* (pag. 56) auftreten, wobei das embryonale und amniotische Ectoderm gleich vollständig vom Trophoblast getrennt wird (Tafel III, Fig. 23) und dann selbständig eine Amnionhöhle bekommt (Tafel III, Fig. 27). Auch das Auftreten der Amnionhöhle mitten im embryonalen Ectoderm (also nicht zwischen ihm und dem Trophoblast) vor vollständiger Loslösung vom Trophoblast ist denkbar (Tafel III, Fig. 25 und 26). Alle diese Prozesse sind, wie schon ausgeführt, nur graduell voneinander verschieden und wenigstens andeutungsweise auch innerhalb der Säuger weit verbreitet. Gemeinsam ist diesen Vorgängen die Ausscheidung des embryonalen und amniotischen Ectoderms aus dem des Chorion, also aus dem Trophoblast, schon zur Zeit der Gastrulation, und die Versenkung des embryonalen Ectoderms, das bei den Formen mit Amnionbildung durch Faltung zunächst oberflächlich ausgebreitet bleibt, in das Innere der Keimblase; und für diese durch Vergleichung erschlossene Versenkung des Ectoderms der Keimanlage, die zeitweilig zu einer konkaven Krümmung des Ectoderms des Embryo (ähnlich wie bei typischer Blätterumkehr der Nager) zu führen scheint (vergl. z. B. Schema Tafel II, Fig. 16 und Tafel III, Fig. 24), hat Selenka die Bezeichnung Entypie des Keimfeldes eingeführt¹⁾.

Erfolgt nun die Umwachsung der Amnionhöhle und des Chorions durch das (parietale) Mesoderm und das Vordringen der Leibeshöhle zwischen Amnion und Chorion, so werden Amnion und Keimanlage nicht vollständig vom Chorion abgelöst, sondern es bleibt eine breite mesodermale Verbindung der beiden Eihäute untereinander, sowie des hinteren Endes der Embryonalanlage mit dem Chorion stehen, eine Verbindung, die nicht in choriales und amniotisches Mesoderm zerlegt wird und der mesodermalen Amnionnaht der Sauropsiden (pag. 20) oder dem obliterierten, vergänglichen Amnionnabelstrang mancher Säuger

¹⁾ Nach Selenka (Menschenaffen, 3. Lieferung, Wiesbaden 1900) ist der Begriff der Entypie des Keimfeldes so weit zu fassen, daß er auch die typische Blätterumkehr der Nager einerseits, die Entwicklungsvorgänge bei Insectivoren (*Erinaceus*, *Talpa*) und Chiropteren (*Pteropus*, *Vespertilio*) andererseits mit umfaßt. Der Ausdruck „Keimblattumkehr“ ist für die vollständige „Umkrempelung“ der Keimblätter (wie bei Nagern) zu reservieren; Entypie ist ganz allgemein „die konkave Einsenkung des Keimschildes, durch welche eben zeitweilig das Entoderm als äußerer Belag des Ektoderms erscheint“, oder „die nicht durch Bildung typischer Amnionfalten geschehende, sondern schon während der Gastrulation erfolgende Abschnürung des Keimfeldes ins Innere der Eiblasenhülle (Chorion)“.

(Huftiere, pag. 36) vergleichbar ist. Ursprünglich (Fall Peters) erstreckt sich diese Verbindung über die ganze Dorsalfläche des Amnion (Tafel III, Fig. 28—30 und Tafel IV, Fig. 31), wird aber später durch Abspaltung des letzteren von vorne her eingeengt, so daß sie im Stadium der Figuren 32 und 33 auf Tafel IV auf das hintere Embryonalende beschränkt wird. Dort bleibt sie als Amnionstiel bestehen und bildet die Grundlage des Bauchstieles (pag. 85).

Gegen die Annahme einer weitgehenden Blätterumkehr wie bei Nagern spricht die Kleinheit des Dottersackes, das zweite Charakteristikum junger Primatenkeime, denn gerade der Dottersack wird bei Nagern, wo er den ganzen Keim umhüllt, besonders groß. Das Mißverhältnis zwischen Chorion und Dottersack führte Hubrecht zu der Annahme, daß die Entodermentwicklung nicht wie beim Kaninchen ablaufe, sondern so wie bei *Tarsius*¹⁾, daß das Entoderm also niemals dem Ectoderm ringsum anliege, sondern von vornherein sich unterhalb der Keimanlage, innerhalb der Furchungshöhle zu einem Bläschen, kleiner als die letztere, schließe (Tafel III, Fig. 22 u. 23). Aber auch eine solide Anlage des Entoderms als mindestens zweischichtige Zellmasse mit nachträglicher zentraler Lumenbildung wie beim Igel (Entstehung des Dottersacklumen durch Dehiscenz) betrachtet Hubrecht als möglich (Tafel III, Fig. 21 und 22). Die spätere Trennung des Darmes vom Dottersack und die Bildung eines Ductus omphaloentericus erfolgt beim Menschen in typischer Weise (vgl. pag. 48).

Einer besonderen Betrachtung bedarf noch die Frage der Bildung des Mesoderms und des Coeloms. Nach der allgemeinen Anschauung ist die Spaltung des Mesoderms in parietales und viscerales Blatt schon bei den jüngsten bekannten menschlichen Keimblasen aufgetreten²⁾ und der Dottersack mit der Embryonalanlage von einem weiten Exocoelom umgeben. Die Ausbildung des parietalen und des visceralen Mesoderms und sein Hervorwachsen aus der Embryonalgegend, entlang dem Chorion und dem Dottersack, wäre dann etwa wie in Tafel III, Fig. 26 und 28 zu denken. Die Fig. 28 würde dann auch gleichzeitig als Schema für die Entwicklungsstufe des Petersschen Embryo (Textfig. 77 u. 78) dienen können. Doch zeigt der Binnenraum

¹⁾ Diese gewöhnlich zu den Halbaffen gerechnete Spezies stellt Hubrecht zu den Primaten oder hält sie zumindest für nahe verwandt mit dem Vorfahren derselben. Allerdings entsteht bei *Tarsius* das Amnion durch Faltung (pag. 63).

²⁾ Nach Graf Spee (1889) tritt wahrscheinlich beim Menschen zuerst das extraembryonale Coelom und erst später das embryonale Coelom (zuerst die Pericardialhöhle) auf.

des Chorion gegenüber dem Befunde an anderen Amnioten die Eigentümlichkeit, daß er von zahlreichen mesodermalen Strängen, dem bereits erwähnten *Magma reticulare*, durchzogen ist. Überdies findet sich bei dem jüngsten menschlichen Embryo, dem von Peters, innerhalb dieses vermeintlichen Coeloms ein eigentümliches Bläschen (Fig. 77 u. 78), dessen Deutung bisher nicht versucht worden ist. Dieses Bläschen besteht (nach eigener Beobachtung¹⁾) aus einem jederseits von der Embryonalanlage gelegenen und bis an deren Ende reichenden Seitenteile und aus einem am vorderen Ende derselben befindlichen unpaaren queren Verbindungsstück (Tafel IV, Fig. 31). Nur auf der rechten Seite ist die endothelartige Wand des Bläschens fast durchwegs gut ausgebildet (Fig. 77 und 78); links ist sie im kranialen und caudalen Teil der Anlage deutlich, an dem von Peters abgebildeten Schnitt aber nur in ihrem medialen Abschnitt erkennbar (Fig. 77). Die laterale Wand ist — vielleicht im Zusammenhang mit der nicht ganz tadellosen Fixierung des Embryo — an dieser Stelle nicht nachweisbar. Im ganzen hat also das Bläschen die Form eines Hufeisens, dessen freie Enden dem caudalen Ende der Embryonalanlage entsprechen. Es ist nun möglich, daß wir in ihm die erste Anlage der extraembryonalen Leibeshöhle zu sehen haben, und daß das Mesoderm in dem beschriebenen Stadium erst am Beginne der Zerlegung in Blätter steht. Danach würde eine zunächst solide Mesodermwucherung den ganzen Raum zwischen den beiden primären Keimblättern ausfüllen (Tafel III, Fig. 27 und 29). Diese Mesodermwucherung wäre aber als aus sehr lockeren Zellmassen bestehend zu denken, zwischen denen sehr weite Interzellularlücken auftreten²⁾. Nur unmittelbar am Chorion wäre

¹⁾ Für die Erlaubnis zur Durchsicht und Rekonstruktion der Serie ist der Verfasser Herrn Professor H. Peters zu großem Danke verpflichtet. — Das Bläschen wurde auch von Peters gesehen und abgebildet (die Textfiguren 77 u. 78 sind Kopien seiner Figuren); mit Rücksicht auf den immerhin nicht tadellosen Erhaltungszustand des Objektes hat er aber eine Deutung nicht gegeben. Da jedoch gleich junge Stadien seither noch immer nicht zur Beobachtung gelangt sind, mag der Versuch einer weiteren Verwendung des Befundes gerechtfertigt sein.

²⁾ Mit dieser Auffassung scheint der Befund an einem menschlichen Ei, das auf der letzten Anatomerversammlung in Berlin (1908) von den Herren Bryce, Teacher und Kerr demonstriert wurde, übereinzustimmen. Das Ei ist wesentlich jünger als das von Peters. Der ganze Hohlraum der Trophoblastschale ist bis auf zwei kleine Epithelbläschen, die wohl als Embryonalschild mit dem Amnion und als Dottersack aufzufassen sind, von einer sehr lockeren Mesodermwucherung mit weiten, unregelmäßigen Inter-

die Mesodermwucherung von vorneherein dichter. Das Magma reticulare würde danach die Masse des ungeteilten Mesoderms darstellen, während die Zwischenräume zwischen den Fäden desselben in jungen Stadien bloß als Intercellularlücken zu deuten wären. Erst nach Erfüllung der ganzen Keimblase mit diesem lockeren Mesoderm (Tafel III, Fig. 29) würde von der Embryonalgegend aus die Exocoelombildung vor sich gehen (Tafel III, Fig. 30 und Tafel IV, Fig. 31). Im Laufe der weiteren Ausbreitung würde das Coelom allerdings wenigstens zunächst die Stränge des Magma reticulare bestehen lassen und umwachsen, so daß auch in etwas älteren Stadien diese Stränge erklärbar

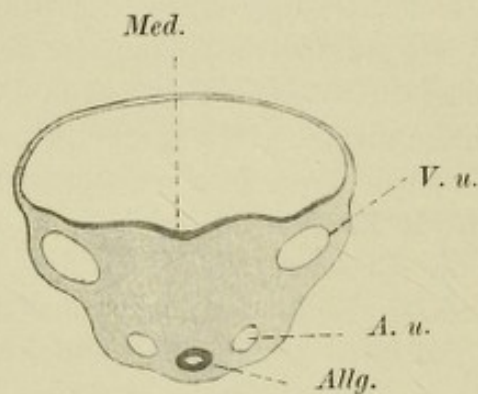


Fig. 79.

Etwas schematisierter Querschnitt des Bauchstieles eines jungen menschlichen Embryo (Embryo Lg., 2.15 mm lang). (Nach His 1885.)

Die Medullarrinne erstreckt sich in späteren Stadien, nach Auftreten der Schwanzknospe, nicht mehr bis auf den Bauchstiel. Abgesehen von dieser Rinne entspricht der abgebildete Schnitt einem Querschnitt längs der im Schema Tafel IV, Fig. 34, mit * bezeichneten Linie.

Allg. = Allantoisgang, A. u. = Arteria umbilicalis, V. u. = Vena umbilicalis, Med. = Medullarrinne.

wären. Gewöhnlich werden sie so aufgefaßt, daß sie als Mesodermbrücken zwischen den beiden Mesodermblättern betrachtet werden, die bei der Blätterspaltung stehen geblieben sind. Solche Stränge sind aber sonst bei der Spaltung des Mesoderms nirgends beobachtet.

Aus dem Entoderm entspringt die entodermale Anlage der Allantois in Form eines engen Ganges oder Schlauches. Ihr entspricht aber keine besondere mesodermale Anlage, der Gang wächst vielmehr sofort in die bestehen gebliebene mesodermale Verbindung des hinteren Embryonalendes mit dem Chorion (den Amnionstiel) ein. Er gelangt

cellularlücken erfüllt; das Stadium entspricht somit fast genau dem Schema Tafel III, Fig. 29.

bis an das letztere und hört hier mit blindem Ende auf (Tafel IV, Fig. 31 bis 35 und Tafel V, Fig. 36). Niemals erweitert er sich zu einer Blase, am allerwenigsten zu einer solchen, die frei in das Coelom vorragen würde. Er ist nur das Leitgebilde für die Allantoisgefäße (Umbilicalgefäße) und geht später bis auf den im Embryonalkörper verbleibenden Anteil, der einen Teil der Blase und den Urachus liefert, zugrunde. Überreste desselben finden sich aber selbst noch im reifen Nabelstrang; siehe den betreffenden Abschnitt.

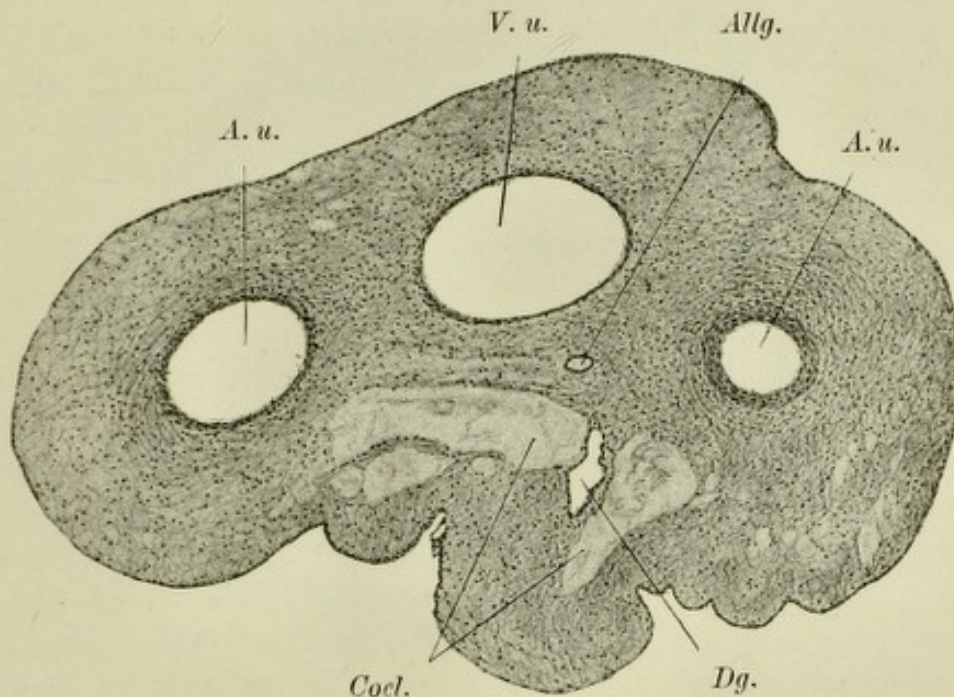


Fig. 80.

Nabelstrang eines Embryo von 26 mm größter Länge. Vergr. 50. Der obere Rand der Figur entspricht der caudalen Seite des Nabelstranges. (Orientiert wie Fig. 79.)

A. u. = Arteria umbilicalis, *Allg.* = Allantoisgang, *Coel.* = Coelomreste, *Dg.* = Dottergang, *V. u.* = Vena umbilicalis.

Durch das Einwachsen des Allantoisganges wird die Verbindung der Embryonalanlage mit dem Chorion, der Amnionstiel, zum Bauchstiel oder Haftstiel¹⁾. Dieser stellt also eine noch aus der Zeit der Amnionbildung her stehengebliebene, nicht sekundär durch Verwachsung entstandene mesodermale²⁾ Brücke vom hinteren Körper-

¹⁾ Der Name stammt von His und ist, wie die Schemata auf Tafel IV zeigen, ein recht anschaulicher.

²⁾ Ihrer Genese nach hätte diese Brücke aus parietalem Mesoderm zu bestehen; da aber der Allantoisgang in sie einwächst, muß sie auch die

ende zum Chorion dar, in welcher der Allantoisgang und die Nabelgefäße verlaufen, und welche an ihrer dorsalen Seite vom Amnion-epithel bekleidet ist, während an beiden Seiten des Bauchstieles und an seiner Ansatzstelle an das Chorion das Amnion als freie Membran entspringt. (Tafel IV, Fig. 34 und 35 und Textfigur 79). Er ist für Primatenembryonen bis zur Abgrenzung des Darmes vom Dottersack und zum Auftreten des Schwanzes charakteristisch. Während er anfangs

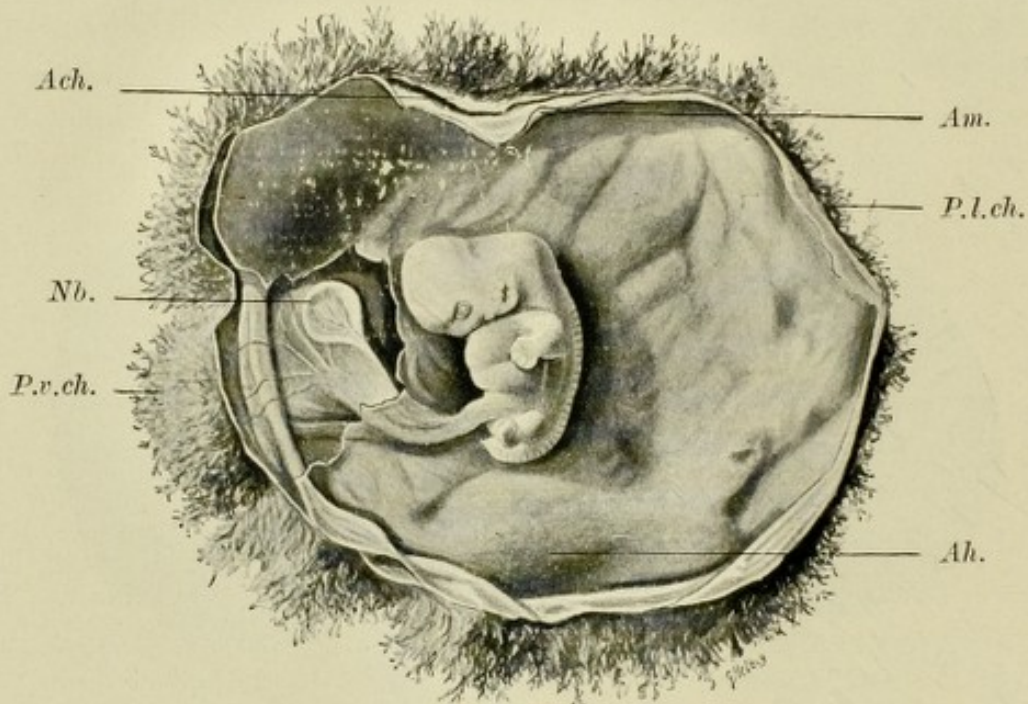


Fig. 81.

Eröffnete menschliche Fruchtblase von etwa sechs Wochen. Embryonallänge 1.4 cm. Vergr. nicht ganz 2:1. (Nach Bonnet, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte, 1907.)

Ach. = Allantochorion, *Ah.* = Amnionhöhle, *Am.* = Amnion, *Nb.* = Nabelblase, *P.l.ch.* = Pars laevis chorii, *P.v.ch.* = Pars villosa chorii. Das Entwicklungsstadium ist etwas älter als das des Schemas Tafel V, Fig. 36.

wie eine direkte caudale Verlängerung des Embryonalkörpers aussieht (Tafel IV, Fig. 32 und 33), wird er später von dem vorwachsenden Schwanz überlagert und mit zunehmender Abschnürung des Darmes vom Dottersacke an die ventrale Seite des Embryo umgeschlagen.

der Allantois zugehörigen Elemente des visceralen Mesoderms frühzeitig, schon bei ihrer Differenzierung, mitbekommen haben. Auch dieser Umstand spricht vielleicht dafür, daß das Mesoderm anfänglich als massive Wucherung (siehe oben pag. 82 ff.) angelegt wird.

(Tafel IV, Fig. 35). Erst jetzt verdient er eigentlich den Namen Bauchstiel. Sobald ein Ductus omphaloentericus gebildet ist, legen sich Dottergang und Bauchstiel und die seitlichen Keimfalten (pag. 18) aneinander (Vgl. Tafel IV, Fig. 35 und Tafel V, Fig. 36) und verschmelzen mit ihren Mesodermschichten, wodurch ein einheitlicher Nabelstrang gebildet wird. Der Bauchstiel wird also in den am Querschnitt caudal gelegenen Teil des Nabelstranges umgewandelt. (Fig. 80.) Die Verschmelzung der Mesodermplatten erfolgt aber zunächst in einiger Entfernung vom Nabel, so daß ein Coelomdivertikel, das Nabelstrangcoelom, anfänglich in den Nabelstrang hineinreicht. (Tafel V, Fig. 36 und Textfigur 80 und 203.) Dieses Coelom enthält bis zur sechsten Woche (beim Menschen) Dünndarmschlingen und bildet mit diesen die physiologische Nabelhernie, die auch den übrigen Säugern zukommt. Erst nach der Zurückziehung des Darmes in die Bauchhöhle schwindet das Coelom aus dem Nabelstrang vollständig. Auch am distalen Ende des Nabelstranges erfolgt die Vereinigung der Mesodermplatten unvollkommen und gibt Anlaß zur Entstehung der Schultzeschen Amnionfalte (siehe die Darstellung der reifen Placenta). Amnion und Amnionhöhle, Nabelstrang, Dottersack, Dottergang, Chorion und die infolge Ausdehnung des Amnionsackes (pag. 36) bereits auf einen Spalt reduzierte außerembryonale Leibeshöhle sind in Textfigur 81 in der Ausbildung dargestellt, die sie in der Mitte des 2. Monats erreichen.

Aus dem anfangs etwas unregelmäßigen Gefäßnetz des Haftstieles differenzieren sich zwei Arteriae und zwei Vv. umbilicales. Von den letzteren hat die rechte nur sehr kurzen Bestand und geht noch innerhalb des ersten Monates zugrunde. (Genaueres bei Eternod).

Die Histologie der Eihäute, des Nabelstranges und des Dottersackes in späteren Entwicklungsstadien ist im Anschlusse an die Besprechung der menschlichen Placenta dargestellt.

Literatur.

- Peters, H., Über die Einbettung des menschlichen Eies und das früheste bisher bekannte menschliche Placentationsstadium. Wien 1899.
- Spee, F. Graf, Beobachtungen an einer menschlichen Keimscheibe mit offener Medullarrinne und Canalis neurentericus. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abt. 1889.
- , Neue Beobachtungen über sehr frühe Entwicklungsstufen des menschlichen Eies. Ibid. 1896.
- Keibel, F., Ein sehr junges menschliches Ei. Ibid. 1890.

- Keibel, F., die äußere Körperform und der Entwicklungsgrad bei Affenembryonen. Menschenaffen, herausgegeben von E. Selenka, 9. Lieferung, Wiesbaden 1906.
- Frassi, L., Über ein junges menschliches Ei in situ. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 70, 1907 und Bd. 71, 1908.
- Selenka, E., Menschenaffen. 3. Lieferung. Entwicklung des Gibbon (*Hylobates* und *Siamanga*). Wiesbaden 1900. 5. Lieferung. Zur vergleichenden Keimesgeschichte der Primaten. Wiesbaden 1903. 9. Lieferung. Die äußere Körperform und der Entwicklungsgrad der Organe bei Affenembryonen, von Franz Keibel. Wiesbaden 1906.
- Eternod, A. Ch. F., Premiers stades de la circulation sanguine dans l'oeuf et l'embryon humains. Anatom. Anzeiger Bd. 15, 1899.
- , Il y a un canal notochordal dans l'embryon humain. ebenda Bd. 16, 1899.
- Marchand, F., Beobachtungen an jungen menschlichen Eiern. Anatom. Hefte, Bd. 21, 1903. (Gang vom Chorion gegen das Amnion.)
- His, W. Anatomie menschlicher Embryonen. Heft 1—3, Leipzig 1880—1885.
- Löwy, H., Die Rückbildung der Allantois beim Menschen. Archiv f. Anat. u. Phys., Anat. Abth. 1905.
-

III.

Die Placentation.

Als Placentation ist die innige Verbindung (Aneinanderlagerung oder Verwachsung) der Schleimhaut des mütterlichen Genitaltraktes mit embryonalen Anhangsorganen, in erster Linie mit dem Chorion, zu bezeichnen, zur Ermöglichung des Überganges von Nährstoffen von der Mutter auf die Frucht.

Sie kommt naturgemäß nur bei echt viviparen Tieren vor, nicht aber bei ovoviviparen (pag. 2), bei denen die von Schalen umhüllten Eier einen Teil der Entwicklung im mütterlichen Organismus durchmachen, da die Ausbildung einer Eischale zwar einen gewissen Gasaustausch zuläßt, aber enge Beziehungen zwischen Mutter und Frucht verhindert; doch entwickeln nicht alle viviparen Tiere eine Placenta (siehe unten). Ein Grundsatz, der bei allen Formen der Placentation gewahrt wird, ist der, daß das mütterliche und das kindliche Gefäßnetz immer strenge getrennt bleiben. Trotz der innigen Beziehung der beiden Netze zueinander, die sich meist ausbildet, und in der ja gerade der Wert der Placenta für den Stoffaustausch liegt, erfolgt dieser Austausch immer nur auf dem Wege der Diffusion durch die Gefäßwände oder durch aktive, resorbierende Tätigkeit der fötalen Zellen; eine direkte Mischung von mütterlichem und kindlichem Blute kommt niemals zustande¹⁾.

Unsere Definition enthält morphologische und physiologische Gesichtspunkte. Zu den ersteren gehören die Forderungen, daß sich die Placentation im Genitaltrakte abspielen muß²⁾, daß fötale An-

¹⁾ Dieses Verhalten ist auch für die Pathologie von hoher Bedeutung. Die Placenta bildet ein Filter, das auch für kleinste corpusculäre Elemente wie die Bakterien undurchlässig ist, solange die letzteren nicht durch eigene Wachstumsenergie die Scheidewand zwischen den beiden Kreisläufen durchbrechen.

²⁾ Gewisse pathologische Fälle, die namentlich beim Menschen, seltener auch beim Tier (z. B. beim Kaninchen) vorkommen, wie Ovarial- und Abdominalgravidität, würden eine besondere Betrachtung erfordern.

hangsorgane daran teilnehmen und daß die beiderseitigen Kreisläufe dabei intervenieren müssen; das physiologische Merkmal ist der Stoffaustausch. Einseitige Betonung des letzteren Merkmales führt dazu, Einrichtungen, die nur mehr eine sehr entfernte Ähnlichkeit mit der Placentation haben, mit unter diesen Begriff zu fassen. Bei den Anamniern kommen diesbezüglich die merkwürdigsten Anpassungen vor. So entwickeln sich die Eier von *Zoarces viviparus*, einem Knochenfisch, in einem Sack, der das Ovarium einschließt und mit der Tube kommuniziert. In diesem Sack schlüpfen die Embryonen aus und ernähren sich eine zeitlang von zerfallendem mütterlichem Gewebe und extravasiertem Blut (Kolster 1905). Bei den Seenadeln und Seepferdchen werden die Eier in Bruttaschen an der Bauchseite des Männchens abgelagert und von gefäßreichen Papillen der Haut umwachsen und mit Sauerstoff versorgt. Bei der Wabenkröte entwickeln sich auf dem Rücken des Weibchens Brutnischen für die einzelnen Eier durch Proliferation der Haut. Bei einzelnen viviparen *Gymnophionen* entwickeln die Jungen im Uterus besondere larvale Anhangsorgane, welche die Ernährung vermitteln. (Peters 1875.) *Salamandra maculosa* und *atra* sind vivipar, die Embryonen atmen (wie die der meisten viviparen Selachier) mittels äußerer Kiemenbüschel und beziehen ihren Sauerstoff aus der Flüssigkeit, welche den Uterus erfüllt, und in der sie schwimmen; die Ernährung erfolgt aber auf Kosten des Dottersackes. *S. atra* entwickelt in jedem Uterushorn nur einen Embryo, der die übrigen zerfallenden Eier verschluckt. (Wiedersheim). Bei dem schwanzlosen Batrachier *Rhinoderma* werden die Eier in den Kehlsack des Männchens abgelegt und bleiben hier bis zur Metamorphose; nach dem Verbrauch des Dotters verkleben sie mit ihrer Rückenhaut ziemlich innig mit der Wand des Sackes und werden durch Diffusion ernährt. (Bürger 1905.) Gerade dieser letztere Vorgang ist physiologisch dem der Placentation gleichwertig, so daß man von trächtigen Männchen sprechen könnte.

Die einfachsten Formen der Placentation finden wir schon bei Anamniern, bei lebend gebärenden Selachiern (*Carcharias*, *Mustelus*) und Knochenfischen (*Anableps*). Hier liegt der Dottersack der Uteruschleimhaut innig an, sendet Fortsätze in ihre Vertiefungen und Falten, verklebt mit ihr und vermittelt durch sein Gefäßsystem den Gasaustausch zwischen Mutter und Frucht, während die Ernährung auf Kosten des Dotters geschieht¹⁾.

¹⁾ Wir können hienach auch physiologisch zwei Typen der Placentation unterscheiden, einen mit bloß respiratorischer Funktion, wie in den hier

Eine Placenta im engeren Sinne setzt aber ein fötales Chorion als dasjenige Organ, welches sich der mütterlichen Schleimhaut zunächst anlegt, voraus und kann demgemäß nur bei Amnioten vorkommen. Hauptsächlich sind dies die viviparen Säugetiere. Doch kommen auch einigen viviparen Sauriern¹⁾ Einrichtungen zu, welche als echte Placenten zu betrachten sind. Aber nicht alle Säuger entwickeln ein Chorion, das sich mit der Uterusschleimhaut verbindet; bei den meisten Marsupialiern liegt der Fruchtsack frei im Uteruscavum. Da das Chorion derselben überdies keine Zotten entwickelt, kann es auch als seröse Hülle, wie bei den Sauropsiden, bezeichnet werden. Die Marsupialier werden daher den übrigen Säugetieren, den *Mammalia choriata* oder *placentalia*, als *Mammalia achoria* oder *aplacentalia* gegenübergestellt²⁾.

Die erstere Gruppe kann dann weiter unterteilt werden. Tiere, deren Chorion überall Zotten trägt und durch die ganze Gravidität in Funktion erhält, werden als *Choriata* im engeren Sinne bezeichnet. Diejenigen Formen aber, bei denen nur ein bestimmter Chorionbezirk die Zotten ausbildet oder dauernd behält, während der größte Teil des Chorions im reifen Zustand zottenfrei (glatt) ist, werden ihnen als *Placentalia* im engeren Sinne gegenübergestellt. Da hierbei eine Differenzierung des Chorion in verschiedenwertige Abschnitte auftritt, sind die letzteren Formen als höherstehend zu betrachten.

Das Chorion besitzt seinem Entwicklungsgange nach keine eigenen Gefäße, diese werden ihm durch Verwachsung mit einem der beiden

erwähnten Fällen, und einen zweiten, in dem die Placenta Respiration und Ernährung vermittelt. Ihm gehören die Placenten aller höheren Formen an.

¹⁾ Bei *Seps chalcides* und etwas weniger hoch entwickelt auch bei *Gongylus ocellatus* wird die Serosa an zwei einander gegenüberliegenden Punkten durch Zottenbildung zum Chorion; sie wird hier einerseits vom Dottersack, andererseits von der Allantois aus vascularisiert, verklebt innig mit der mütterlichen Schleimhaut und vermittelt die Ernährung des Embryo. (Giacomini 1891, 1906.)

²⁾ Allerdings ist diese Gegenüberstellung heute nicht mehr voll aufrecht zu erhalten. Bei einer Reihe von Marsupialiern (*Dasyurus*, *Perameles*) ist das Chorion wenn auch nicht durch Zotten, so durch besonders hohes Epithel ausgezeichnet und verlötet sich mit der Uteruswand. Die Vascularisation erfolgt entweder nur von seiten des Dottersackes oder auch durch die Allantois. — Die geringe Bedeutung des Chorions (der Serosa) bei Marsupialiern hängt damit zusammen, daß die Embryonen noch sehr unreif und klein geboren werden und sich im Beutel der Mutter weiter entwickeln.

vascularisierten fötalen Anhangsorgane, Allantois und Dottersack, zugeführt und dringen dann in die Chorionzotten vor. Dementsprechend lassen sich zwei Arten der Placentation unterscheiden: die *allantoide* und die *omphaloide*. Die erstere kommt (wenn wir die Verhältnisse bei Marsupialiern fortab außer acht lassen) allen Placentaliern zu, die letztere findet sich, vorübergehend und oft sehr rudimentär, in einer Reihe von Ordnungen (Perissodactyla, Carnivora, Insectivora, Chiroptera, Rodentia), aber meist nicht bei allen Spezies der Gruppen¹⁾. Eine wesentliche Bedeutung kommt ihr niemals zu. Als eine Modifikation der allantoiden Placentation ist die der Primaten (einschließlich des Menschen) aufzufassen, da bei ihr nicht die rudimentäre Allantois selbst, sondern nur ihre Gefäße auf dem Wege des Bauchstieles (pag. 85) das Chorion erreichen und sich in demselben verbreiten.

Je nach der Art der Vascularisation wird dann das Chorion als *Allantochorion* oder als *Omphalochorion* bezeichnet.

Die Anlagerung der Allantois an das Chorion ist zwar die Vorbedingung für die Ausbildung einer allantoiden Placenta, führt aber meist nicht in der ganzen Ausdehnung dieser Anlagerung tatsächlich dazu. Die Placentabildung erfolgt auch bei ausgedehnter Verlötung von Allantois und Chorion meist nur auf einem beschränkten Areale (z. B. Carnivoren). Ähnliches gilt für den Dottersack.

Hubrecht und in noch schärferer Betonung sein Schüler Resink stellen sich in bezug auf die Frage der Herkunft der Gefäße des Chorions auf einen andern Standpunkt. Sie nehmen an, daß im Laufe der Phylogenese der Trophoblast frühzeitig mit einem selbständig Gefäße entwickelnden Mesoblast in Verbindung trat, und daß diese gefäßführende Zone erst sekundär zur entodermalen Allantoisblase Beziehungen gewann. Sie stützen sich dabei namentlich auf die Vorgänge bei im System hochstehenden Gruppen (besonders bei den Primaten), deren Entwicklung sie in dieser Hinsicht als primitiv betrachten. Bei tiefer stehenden Formen finden wir allgemein, daß das Chorion erst nach Verwachsung mit der Allantois und nur soweit, als deren Gefäße vordringen, vascularisiert wird.

Wollen wir nun nach den bisherigen Ausführungen eine Definition der Säugerplacentation aufstellen, so müßte dieselbe etwa folgendermaßen lauten: *Placentation* ist die innige Verbindung

¹⁾ Von den im folgenden behandelten Rodentia kommt sie nur dem Kaninchen zu, und auch hier wird sie niemals vascularisiert, ist also kaum als Placenta zu bezeichnen. (Vergl. darüber den Abschnitt über die Placentation der Nagetiere.)

(Aneinanderlagerung oder Verwachsung) der Uterusschleimhaut mit dem Chorion, das von der Allantois (oder dem Dottersack) aus vascularisiert wird, zur Vermittlung der Atmung und Ernährung des Embryo und zur Abfuhr der von ihm gebildeten Zersetzungsprodukte.

Die Ernährung des Embryo erfolgt, wenn auch hauptsächlich, so doch nicht ausschließlich auf dem Wege des Überganges von Nährstoffen aus dem mütterlichen Blut. Vielfach besitzt das Chorionepithel auch die Fähigkeit, Produkte der mütterlichen Schleimhaut, darunter selbst korpuskuläre Elemente aufzunehmen und, oft nach einer Art Verdauungsprozeß, dem fötalen Kreislauf zuzuführen. Von Bonnet sind diese zur Resorption gelangenden Massen als *Embryotrophe*¹⁾ bezeichnet worden. Die Embryotrophe besteht bei tiefer stehenden Placenten hauptsächlich aus dem Sekret der Uterindrüsen, das oft in verhältnismäßig großen Mengen geliefert wird, geformte Elemente, wie Fettkörnchen und Eiweißkristalle, enthält und als Uterinmilch bezeichnet wird. Hiezu kommen zerfallende rote und weiße Blutkörperchen, die von Blutergüssen herrühren, Epithelien, zerfallendes Bindegewebe und andere Bestandteile der mütterlichen Schleimhaut. Die Resorption von Embryotrophe kommt sowohl innerhalb der Placenta selbst als außerhalb derselben, im Bereiche des nicht in die Placenta einbezogenen Chorion, oder durch Vermittlung des invertierten Dottersackes, wie bei den Nagern, vor. Diese Resorption außerhalb der Placenta bezeichnet Strahl als *paraplacentäre Ernährung*.

Kolster stellt als Bestandteile der Embryotrophe bei tiefer stehenden Placenten (Semiplacenten; s. später) fest: 1. Lymphoides Transsudat, 2. Oberflächen- und Drüsensekret, 3. Leukocyten, 4. Fett, 5. Glycogen, 6. Uterinstäbchen (wohl Eiweißkristalle), 7. Abgestoßene Drüsenepithelien, 8. Erythrocyten und deren Derivate, 9. Bindegewebe (letzteres nur bei einem Teil der Semiplacenten). Punkt 1, 2, 3 und 6 treten bei höheren Placenten immer mehr zurück, Punkt 8 immer mehr in den Vordergrund.

Gerade die ersten Stadien der Placentation sind fast überall durch eine besonders auffällige Embryotrophe ausgezeichnet. Die mannigfachen Zerstörungen mütterlichen Gewebes, die bei höheren Placentarformen dem Ausbau der Placenta vorhergehen, werden zu meist auf diesem Wege für den Embryo nutzbar gemacht. Bei vielen Placentaliern, darunter auch beim Menschen, kann man so förmlich zwei Stadien der Placentation, die ohne scharfe Grenze in-

¹⁾ Τροφή Nahrung oder Speise. Das Wort ist also Femininum. Englische Autoren verwenden in gleichem Sinne das lateinische *Pabulum*.

einander übergehen, unterscheiden: ein früheres mit überwiegender Embryotrophe, namentlich bis zur Ausbildung der Choriongefäße, und ein späteres mit überwiegender Ernährung auf dem Wege der Diffusion zwischen den Kreisläufen.

In der Definition sind zwei Arten von Verbindung der mütterlichen und fötalen Elemente angegeben: Aneinanderlagerung und Verwachsung. Die Art dieser Verbindung ist von großer Bedeutung für das mütterliche Gewebe bei der Geburt; in dem ersteren Falle wird bei Ausstoßung des Chorion¹⁾ die Aneinanderlagerung einfach gelöst, die mütterliche Schleimhaut bleibt bei der Geburt unverletzt; in dem zweiten Falle erfolgt die Trennung innerhalb der mütterlichen Schleimhaut, es werden die mit dem Chorion verwachsenen Teile derselben mit ausgestoßen. Das Epithel, Teile des Bindegewebes und der Drüsen der Uterusschleimhaut gehen verloren, Blutgefäße derselben werden eröffnet, es wird eine Wundfläche in der Uterusschleimhaut erzeugt. Die zur Abstoßung bestimmte Schleimhaut wird als *Membrana decidua* oder *Decidua* schlechtweg (hinfällige Haut) bezeichnet. Je nachdem sie zur Ausbildung gelangt oder nicht, werden die Säugetiere nach einer älteren Einteilung in *Deciduata* und *Adeciduata* unterschieden. Die ersteren sind im allgemeinen die höherstehenden. Naturgemäß stellt ja eine so weit gehende Reaktion der Uterusschleimhaut wie die Deciduabildung eine höhere Stufe der Anpassung dar.

Hienach ergibt sich folgende Einteilung der Säugetiere:

A. Ovipare Säuger: Monotremen.

B. Vivipare Säuger:

1. Achoria oder Aplacentalia: Marsupialier.

2. Choriata oder Placentalia im weitern Sinne.

a) Choriata im engeren Sinne (siehe pag. 91), die zugleich sämtlich *Adeciduata* sind: z. B. Schwein und Einhufer.

¹⁾ Bei den allermeisten Säugern werden Eihäute und Placenta nach der Geburt des Fötus ausgestoßen und daher als Nachgeburt oder *Secundinae* bezeichnet; der Nabelstrang wird meist von der Mutter durchgebissen. Viele Muttertiere (*Carnivora*, *Rodentia*) fressen die Nachgeburt auf. Beim Maulwurf (Hubrecht) und den choriaten Marsupialiern (Hill; Anmerkung pag. 91) bleibt die Placenta im Uterus und wird resorbiert; solche Uteri werden einem eigenen, dem *contradeciduaten* Typus zugerechnet. Bei Tupaja (Van Herwerden 1905) nekrotisiert die Placenta in situ und wird stückweise ausgestoßen, während ein kleiner Teil der Resorption verfällt. Die Uteri des *contradeciduaten* Typus sind *uteri retinentes*, die übrigen *uteri ejicientes* (Strahl).

b) Placentalia im engern Sinne.

I. Adeciduata, soweit sie nicht schon in der vorigen Gruppe enthalten sind, z. B. die Wiederkäuer.

II. Deciduata, z. B. Carnivora, Chiroptera, Rodentia, Primaten und Mensch.

Zu den Adeciduaten sind zu rechnen: die Cetacea, Sirenia, Suidae, Equidae, die Wiederkäuer, einzelne Edentata wie Manis, dann Tapirus, Hippopotamus, die Lemuriden, zu den Deciduaten ein Teil der Edentata, die Carnivora, Pinnipedia, Hyrax, Elephas, die Insectivora, Rodentia, Chiroptera, Tarsius, die Primaten mit dem Menschen.

Doch läßt sich diese Einteilung nicht für die Systematik verwenden, da oft einander nahestehende Formen verschiedene Typen aufweisen, und da einzelne ihrer übrigen Organisation nach höher stehende Ordnungen, wie die Lemuriden, eine verhältnismäßig einfache adeciduata Placenta besitzen. Dazu kommen noch weitere Schwierigkeiten. Es finden sich, wie eigentlich selbstverständlich, Übergänge zwischen den Gruppen. So wird bei einzelnen zu den Adeciduaten gestellten Tieren (z. B. mindestens bei einem Teil der Wiederkäuer, wie Schaf und Hirsch) wenigstens ein Teil des mütterlichen Epithels im Laufe der Gravidität zerstört und muß nach der Geburt regeneriert werden. Ferner kommen, wenn auch selten, beide Placentartypen nebeneinander vor (der zu den Insectivoren gehörige Centetes nach Strahl), und schließlich hat bei einer Reihe von hochorganisierten Formen, wie bei den Nagern, das mütterliche Gewebe, das allerdings während der Entwicklung vielfach zerstört wurde, am Aufbau der reifen Placenta einen nicht mehr nennenswerten Anteil, so daß hier von einer Decidua kaum gesprochen werden kann (Strahl). Doch werden auch bei diesen noch durch die Geburt Epitheldefekte in der Uterusschleimhaut gesetzt und mütterliche Blutgefäße eröffnet. Das letztere Merkmal hat Strahl für eine exaktere Einteilung verwertet. Er unterscheidet die Placenten in solche, „bei welchen inter oder post partum mütterliche Gefäße nicht eröffnet oder ausgeschaltet zu werden brauchen, und in solche, bei denen dies geschieht.“ Die ersteren bezeichnet er als Halbplacenten, *Semiplacentae*, die zweiten als Vollplacenten oder *Placentae verae*. Die Vollplacenten finden sich bei den Deciduaten obiger Einteilung. Wenn auch für die Systematik ebensowenig brauchbar, hat diese Einteilung den Vorzug, daß sie nicht mit ihrem Einteilungsprinzip in Widerspruch gerät, in Fällen, wie z. B. bei den Nagern¹⁾.

¹⁾ Neuerlich (1907; Titel s. beim Abschnitt Insectivora) hat Strahl

Gegen die Bezeichnung *Semiplacenta*, im Gegensatz zur *Placenta vera* hat später Robinson eingewendet, daß es eigentlich nicht angehe, die erstere Gruppe schon in der Namengebung als nicht vollwertig hinzustellen. Er stellt sich auf einen entwicklungsgeschichtlichen Standpunkt, unterscheidet Formen, bei denen es zu einer bloßen Anlagerung des Chorion an die Uterusschleimhaut kommt, und andere, bei denen das Chorion mit dem mütterlichen Gewebe unter teilweiser Zerstörung desselben eine innige Verbindung eingeht und bezeichnet die Formen als „*apposed placentae*“ und „*conjoined placentae*“. In ungefähr gleicher Bedeutung verwendet Assheton¹⁾ die Ausdrücke *Placenta plicata* und *Placenta cumulata*. Auch er geht genetisch vor und nimmt das Verhalten des Trophoblastes (pag. 60 und 102) als Grundlage. Wird dieser nur in Falten gelegt oder in Zotten mit einschichtigem Epithel ausgezogen, ohne sich zu verdicken, so haben wir die erste Form vor uns; bei massiger Wucherung und Verdickung des Trophoblastes und Lacunenbildung in demselben für das mütterliche Blut liegt die zweite Form vor. Für die Carnivorenplacenta mit erhaltenem mütterlichem Endothel, aber gewuchertem Trophoblast müßte allerdings eine Art Mittelstellung angenommen werden. Praktisch fallen alle diese Gruppierungen mit der von Strahl aufgestellten zusammen. Bezüglich weiterer Ausführungen über die Möglichkeit der Einteilung der Placenta nach neuen Gesichtspunkten sei auf das Schlußkapitel verwiesen.

Die weitere Unterabteilung der Hauptgruppen geschieht dann nach Strahl nach der Art der Verteilung der Zotten auf dem Chorion; die wichtigsten Unterabteilungen sind in der ersten Hauptgruppe *Semiplacenta* (*Placenta apposita* oder *plicata*) *diffusa* bei gleichmäßig verteilten Zotten, z. B. beim Schwein, und *Semiplacenta multiplex* bei gruppenweiser Ausbildung der Zotten zu sogenannten *Kotyledonen*, z. B. bei den meisten Wiederkäuern. In der zweiten Hauptgruppe unterscheiden wir eine *Placenta vera* (*conjugata* oder *cumulata*) *zonaria* bei gürtelförmiger Anordnung, z. B. bei den Carnivoren mit Ausnahme der Marderarten, und eine *Placenta discoidalis*, bei scheibenförmiger Ausbildung des Mutterkuchens, z. B. bei den Insectivoren, Chiropteren, Rodentien, Primaten und dem Menschen. Die letztere Form ist die höchststehende, bei ihr tritt das mütterliche Gewebe als Bestandteil der Placenta und die Aufnahme

seine Definition ein wenig geändert, indem er „als Vollplacenten diejenigen zusammenfaßt, bei welchen post partum die mütterliches Blut führenden Räume der Placenta abgelöst und ausgestoßen werden, und als Halbplacenten diejenigen, bei denen das nicht geschieht“. Damit werden alle Placenten des *contradeciduaten* Typus (s. pag. 94) von vorneherein zu den *Semiplacentae* gestellt (*Talpa*, *Tupaja*), ohne Rücksicht auf den Placentarbau.

¹⁾ Literaturangabe s. bei der Placenta der Wiederkäuer.

von Embryotrophe am weitesten in den Hintergrund. Die hier beispielsweise genannten Formen sind zugleich die am häufigsten bei vergleichenden Placentarstudien untersuchten und werden daher in der speziellen Darstellung Berücksichtigung finden.

Die discoidalen Placenten teilt Strahl dann noch weiter nach der Art der Anordnung der mütterlichen Bluträume ein in „Labyrinthplacenten, bei denen die mütterlichen Gefäße in getrennten, einzelnen Bahnen verlaufen, und Topfplacenten (*Placentae olliformes*), bei welchen das mütterliche Gefäßsystem durch einen Blutsinus vertreten ist“. Bei der Topfplacenta bildet mütterliches Gewebe (*Decidua*) den Boden und die Seitenwände des Topfes, das Chorion (die Chorionplatte) den Deckel; von der Chorionplatte gehen die Zotten aus, die in den „Topf“ hineinhängen, und zwischen welchen sich der mütterliche Blutraum findet. Zu den Labyrinthplacenten gehören die der Nager, Insectivoren und Chiropteren, zu den Topfplacenten vor allem die des Menschen und der höchststehenden Affen, während Igel, *Tarsius* und die niedrigen Affen wahrscheinlich Übergangsformen aufzuweisen haben.

Eine zusammenfassende Darstellung erfordern nun noch die für die Placentation typischen histologischen Vorgänge, die morphologischen Elemente, die sich am Aufbau einer Placenta beteiligen können, und die Nomenklatur derselben.

Bei allen höherstehenden Placenten kommt es sowohl am fötalen wie am mütterlichen Gewebe zu sehr energischen Wachstumsphänomenen einerseits, zu Gewebsdegenerationen andererseits. Hiedurch werden histologische Bilder erzeugt, die sonst mindestens der normalen Histologie gänzlich fremd sind. Namentlich finden sich sehr häufig vielkernige Protoplasamassen, die mütterlichen oder fötalen Ursprungs sein können und entweder durch (meist amitotische) Kernteilung ohne nachfolgende Plasmateilung oder durch Verschwinden der Zellgrenzen zwischen ursprünglich getrennten Zellterritorien entstehen. Diese vielkernigen Protoplasamassen können den Anfang einer Degeneration, einer Einschmelzung des Gewebes darstellen und sind dann die erste Stufe eines rückschreitenden Vorganges, oder sie sind der Ausdruck einer besonders gesteigerten Wachstumsenergie des Gewebes und finden sich namentlich da, wo das Gewebe befähigt ist, anderes Gewebe zu vernichten und zu resorbieren. Im mikroskopischen Bild gleichen sich aber diese verschiedenen Formen oft ungemein; und nur eine Verfolgung ihrer Entstehung und ihres weiteren Schicksals — Vorgänge, die oft zeitlich sehr nahe beisammen liegen und zur Feststellung die Untersuchung eines großen Materiales voraussetzen — kann Aufklärung bringen. In der Literatur sind nun für diese vielkernigen Plasmamassen sehr verschiedene Bezeichnungen im Gebrauch, teils

infolge ungenauer Begriffsbestimmung für den einzelnen Namen, teils infolge verschiedener Anschauungen der Autoren über die Herkunft der Elemente. Namentlich die Ausdrücke Syncytium, Plasmodium¹⁾, Symplasma werden — oft als Synonyme — verwendet. Nun verdanken wir aber Bonnet eine begriffliche Sonderung dieser Gewebsformen und eine konsequente Nomenklatur, die allgemein durchgeführt werden sollte.

Nach Bonnet (Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte, 1907) sind Syncytien „kernhaltige, durch Verschmelzung ursprünglich getrennter Zellen entstandene, sich lebhaft färbende Plasmamassen, Plasmodien dagegen entstehen durch wiederholte Kernteilung ohne gleichzeitige Zellteilung.... Stets.... sind Syncytien und Plasmodien lebensfähige und aktive Bildungen, begabt mit besonders regem Stoffwechsel, mitunter auch mit histolytischen oder phagocytären Eigenschaften und wohl auch mit amöboider Bewegungsfähigkeit. (Ihr Vorkommen im Chorionectoblast zur Aufnahme der Embryotrophe hat also nichts Überraschendes.) Sie können nachträglich wieder in getrennte Zellterritorien zerfallen... Etwas ganz anderes sind durch nachträgliche Verwischung ursprünglich scharfer Zellgrenzen, Verklumpung und stärkere Tinktion auffallende kernhaltige Massen, welche aber die unverkennbaren Spuren beginnender Degeneration erkennen lassen. Diese Vorstufen beginnenden Zerfalles werden schließlich der Embryotrophe beigemischt oder direkt von dem fötalen Chorionsyncytium gefressen und dienen passiv zur Ernährung der Frucht.“ Diese degenerierenden Massen bezeichnet Bonnet als Symplasma.

Im allgemeinen stammen nun Syncytien und Plasmodien hauptsächlich von fötalen, Symplasmen aber von mütterlichen Geweben; doch wird diese Regel gelegentlich durchbrochen, und zur scharfen Begriffsbestimmung muß der Bezeichnung noch das Beiwort „foetale“ oder „maternum“, sowie ein Hinweis auf das Stammgewebe hinzugefügt werden. So gelangen wir zur Aufstellung der Begriffe Syncytium foetale epitheliale, Syncytium maternum glandulare, Symplasma maternum epitheliale et conjunctivum etc.

¹⁾ Der letztere Ausdruck wird von den meisten neueren Autoren fast nur für vielkernige Massen fötalen Ursprungs gebraucht, dagegen in manchen, namentlich älteren Arbeiten aber gerade für solche, die aus dem Uterusepithel hervorgegangen sind. Nach der oben gegebenen strengeren Einteilung ist die Abstammung von fötalen oder mütterlichen Elementen für den Begriff Plasmodium nicht charakteristisch.

Ganz streng läßt sich übrigens auch diese Begriffsbestimmung nicht durchführen, denn das Chorionectoderm z. B. liefert zumeist durch Verschmelzung der Zelleiber ein Syncytium, das dann einerseits durch Neuaufnahme von Zellen, nach Art eines echten Syncytiums, andererseits wahrscheinlich durch eigene Kernteilung als Plasmodium weiterwächst. Es werden also die beiden Bezeichnungen häufig als synonym verwendbar bleiben. Echte, aus einer einzigen Zelle hervorgegangene Plasmodien spielen bei der Placentation jedenfalls nur eine untergeordnete Rolle.

Riesenzellen schlechtweg oder genauer bezeichnet vielkernige Riesenzellen sind Plasmamassen mit mehreren oder zahlreichen Kernen, die sich nicht prinzipiell, sondern nur durch ihren kleinern Umfang von den Syncytien, Plasmodien und Symplasmen unterscheiden und daher wie diese genetisch einzuteilen sind. Daneben kommen wenigstens in manchen Placenten auch noch einkernige Zellen vor, die durch besondere Massigkeit des Plasmas und Größe des Kernes auffallen und als einkernige Riesenzellen zu unterscheiden sind.

Als Endprodukte der Degeneration von Zellmassen finden wir ferner in vielen Placenten mehr oder weniger homogen aussehende Streifen oder Schollen, die sich mit Plasmafarbstoffen lebhaft färben und gewöhnlich als Fibrin bezeichnet werden (ohne aber histologisch die charakteristischen Fibrinreaktionen zu geben; näheres bei Darstellung der menschlichen Placenta).

Sämtliche Bestandteile der mütterlichen Schleimhaut können bei der Placentation weitgehende Umwandlungen erfahren: das Uterusepithel, die Drüsenepithelien, das Bindegewebe, die Gefäße. Das Oberflächenepithel kann intakt bleiben, wuchern oder zugrunde gehen oder unter Verlust der Zellgrenzen zu Symplasmen zusammenfließen. Der Vorgang wird gelegentlich als *Syndesmose* bezeichnet. Die Riesenzellen gewisser Placentarformen dürften so entstehen. Die Drüsen können eine lebhaft sekretorische Tätigkeit entwickeln, Embryotrophe liefern oder andererseits größtenteils zerstört werden. Ihre Epithelien können Syncytien bilden, sie können andererseits soweit abgeplattet oder gedehnt werden, daß sie wie Endothelien aussehen. Das Drüsenlumen kann überdies extravasierte Blutkörperchen enthalten, wodurch eine Verwechslung mit Blutgefäßen sehr nahegelegt wird. Das Bindegewebe wird unter dem Einfluß des Eies, besonders des Chorionepithels, oft in eigentümlicher, in der Einzelbeschreibung zu besprechender Weise verändert; dieses veränderte Bindegewebe bezeichnet Hubrecht als *Trophospongia*, Nolf als *Paraplacenta*

Beim Menschen und den höchststehenden Affen¹⁾ reagiert das Bindegewebe auf die Gravidität durch Umwandlung seiner Zellen in Deciduazellen; über ihren Bau siehe die Darstellung der menschlichen Placentation. Die Blutgefäße zeigen teils Wucherungen, teils werden sie durch fötale Zellen zerstört. Auch ihr Endothel kann sich in vielkernige Syncytien umwandeln. Bei der Zerstörung der mütterlichen Gefäßwand kann das mütterliche Blut frei in das Gewebe extravasieren, gerinnen und von den Chorionzotten resorbiert werden oder in Bahnen übertreten, welche bloß von fötalen Elementen begrenzt werden. Im allgemeinen aber tritt das mütterliche Gewebe in der reifen Placenta desto mehr zurück, je höher die Organisationsstufe der betreffenden Tierart ist.

Die räumliche Ausdehnung tiefgehender Veränderungen der mütterlichen Schleimhaut entspricht im allgemeinen der Größe der Placenta²⁾. Bei den Adeciduaten betreffen diese Veränderungen den größten Teil des Uterus, bestehen aber hauptsächlich in stärkerer Durchblutung und lebhafterer sekretorischer Tätigkeit, die eine Art Hypertrophie der Schleimhaut zur Folge hat. Bei den Deciduaten beginnen die Veränderungen an der Stelle, an welcher das Ei zunächst mit der Uterusschleimhaut verwächst, und von der die Placentabildung ausgeht. Diese Stelle wird als die Implantationsstelle, der Vorgang der Anheftung selbst als Implantation (Einbettung, Einnistung des Eies) bezeichnet. Die Schleimhautveränderungen gehen dann meist dem Wachstum der Placenta parallel und treten außerhalb des Placentarbereiches selbst nur in geringerem Maße auf. Bei einer Reihe von Tieren wird das ganze Ei von veränderter mütterlicher Schleimhaut rings umschlossen und so eine sogenannte *Decidua capsularis* gebildet. Im einzelnen ist der Vorgang wieder je nach der Spezies

¹⁾ In der Säugetierreihe kommen echte Deciduazellen nach Strahl sonst nur noch bei der Katze unterhalb der Placenta selbst vor. Decidua-ähnliche Zellen finden sich aber im Laufe der Entwicklung mehrfach (Hund, Nager).

²⁾ Ganz unverändert bleibt kein Teil der Uterusschleimhaut. Ja man kann sagen, daß bei den Deciduaten auch die nicht in die Placenta einbezogenen Teile der Schleimhaut mindestens ebenso große Veränderungen erleiden wie die zur Placenta gehörige Schleimhaut bei Adeciduaten; nur treten diese Veränderungen gegenüber denen in der Placenta zurück, immerhin aber kommt es z. B. zu sehr ausgedehnten Zerstörungen des Uterusepithels; vgl. die Placentation des Kaninchens und der Chiropteren. Und bei den Formen mit Capsularisbildung (vgl. Mäuse, Meerschweinchen, Mensch) wird die gesamte Uterusschleimhaut weitgehend verändert.

verschieden (vergleiche die Nager, Erinaceus, die Anthropoiden und den Menschen). Beim Menschen und den Menschenaffen wird übrigens die ganze Uterusschleimhaut ohne Rücksicht auf die Ausdehnung der Placenta in Decidua umgewandelt und nach der Geburt größtenteils ausgestoßen (siehe die Darstellung der menschlichen Placentation.)

Bonnet unterscheidet (Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte, 1907) drei Typen der Entwicklung, je nach der Lage der Fruchtblase im Uterus zur Zeit der Placentabildung: zentrale, exzentrische und interstitielle Entwicklung. Bei der zentralen Entwicklung liegt die Fruchtblase bis zur Geburt in der Mitte des Cavum uteri. Sie kommt bei den Aplacentaliern vor, wo keine innigere Verbindung zwischen Mutter und Frucht eintritt, ferner bei Adeciduaten mit Semiplacenten, aber auch bei Deciduaten mit Vollplacenten; hier kommt sie namentlich bei solchen mit rings um Chorion und Uteruswand laufender (ringförmiger) Implantation vor, wie bei Carnivoren, aber auch bei einseitiger Implantation, wie beim Kaninchen, bei Insektenfressern wie Talpa und Sorex, bei Chiropteren und niederen Affen. Bei der exzentrischen Entwicklung „gerät der Keim entweder, wie man vom Igel weiß, in eine zwischen zwei gewucherten Schleimhautfalten befindliche Furche, deren Eingang sich dann durch ein Blutcoagulum schließt, oder wie bei der Maus, in ein flaschenartiges Divertikel, dessen Eingang verwächst und sich so von der Uterushöhle trennt“. In beiden Fällen wird der Keim von der Uterushöhle abgeschlossen, das Uterusepithel degeneriert; der Keim wird dann ringsum von Decidua umhüllt, also eine Decidua capsularis gebildet.

Bei der interstitiellen Entwicklung dringt der Keim unter Zerstörung des Uterusepithels in die Uterusschleimhaut selbst ein und entwickelt sich „in ihr, zwischen den Drüsen und Gefäßen, außerhalb des Cavum uteri, also interstitiell“. Eine Teilnahme des Uterusepithels an der Placentabildung ist somit von vornherein ausgeschlossen. Der zwischen dem sich vergrößernden Keim und der Uterushöhle stehende Teil der Schleimhaut wird zur Decidua capsularis. Nachgewiesen ist dieser Entwicklungstypus für eine Reihe von Nagern, so für das Meerschweinchen und Geomys (Lee, 1906); für den Menschen und die höheren Affen ist derselbe höchstwahrscheinlich.

Eine Decidua capsularis kann nur nach dem zweiten oder dritten Typus entstehen, eine Placenta vera nach allen drei Typen, während die Semiplacentae alle dem ersten Typus folgen müssen.

Der Raum, in welchem das Ei (der Chorionsack) liegt, wird als

Eikammer bezeichnet. Für die Lage der Eikammer gelten naturgemäß dieselben Gesichtspunkte wie für die eben erörterten Entwicklungstypen.

Die fötalen Elemente, die sich am Aufbau der Placenta beteiligen, sind das Chorionepithel, das Chorionbindegewebe und Blutgefäße, die, wie bereits ausgeführt, meist von der Allantois geliefert werden. Über die beiden letzteren ist wenig zu sagen. Das Bindegewebe ist zumeist ein sehr weitmaschiges, mit sehr feinen Fibrillen und großen, von Flüssigkeit erfüllten Lücken; es bildet die Grundlage, das Gerüst der Chorionzotten, in die es allerdings zumeist erst einwächst, wenn die Zotten vom Epithel sozusagen präformiert sind. (Vgl. die Einzeldarstellungen.) Innerhalb des Bindegewebes verlaufen die Blutgefäße, durchwegs geschlossene, vom Endothel ausgekleidete Röhren.

Viel mannigfaltiger sind die Erscheinungen am Chorionepithel, und dem entspricht auch die reiche, zumeist von Hubrecht eingeführte Terminologie für seine einzelnen Erscheinungsformen.

Das Chorionepithel wird als *Trophoblast* bezeichnet; dieser ist, wie auf pag. 60 ausgeführt wurde, als das Ectoderm der Keimblase (im Gegensatz zu dem Ectoderm der Embryonalanlage und des Amnion) zu definieren. Bei den Adeciduaten bleibt er im allgemeinen als einfaches Epithel erhalten. Bei den Deciduaten kann er durch Wucherung mächtige Zellmassen erzeugen. Im Kontakt mit dem mütterlichen Gewebe wandelt er sich häufig, namentlich an der Oberfläche größerer trophoblastischer Zellmassen, in ein *Syncytium* (nach der Hubrechtschen Terminologie *Plasmodium*) um und wird dann als *Plasmoditrophoblast* (Vernhout) oder kurzweg, nach van Beneden, *Plasmodiblast*, richtiger jetzt *Syncytiotrophoblast* bezeichnet, während diejenigen Teile, welche die Zellgrenzen noch erkennen lassen, als *Cytotrophoblast* gegenübergestellt werden. Durch Anlagerung des chorialen Mesoderms wird er zum *Diplotrophoblasten*, durch nachfolgende Verbindung mit Allantois oder Dottersack zum allantoiden oder omphaloiden *Diplotrophoblasten*.

Bei den deciduaten Tieren besitzt gerade der Trophoblast, namentlich der des späteren Placentarbezirkes, die Eigenschaft, mütterliches Gewebe aufzulösen oder doch weitgehend umzuwandeln. Durch einseitige Hervorhebung dieser Eigenschaft ist die Verwendung des Ausdruckes „Trophoblast“ in der Placentalliteratur gelegentlich eine von der ursprünglichen Bedeutung abweichende geworden. Trophoblast

ist aber ein morphologischer Begriff; er kommt nach Hubrechts Auffassung allen Säugern, auch den Adeciduaten, zu, überzieht die ganze Keimblase und kann sich auch der mütterlichen Schleimhaut gegenüber vollständig passiv verhalten, wie die Tatsache beweist, daß das Chorion nur im Placentarbereich (und in dem der Decidua reflexa, soweit eine solche gebildet wird) mit der Schleimhaut verschmilzt. Daher hat Minot im Gegensatz zum Trophoblasten als Ganzes für denjenigen Teil desselben, welcher der mütterlichen Schleimhaut gegenüber aktive, gewebeauflösende Eigenschaften entfaltet, den Ausdruck *Trophoderm* eingeführt. Wuchernden Trophoblasten im allgemeinen, also den ectodermalen Anteil der Placenta, nennt Resink mit Duval *Ectoplacenta*¹⁾. Die erste Trophoblastwucherung, die die Implantation bewirkt, aber noch nicht vom Mesoderm des Embryo durchwachsen ist und noch keine geregelten Beziehungen zur mütterlichen Schleimhaut und zu deren Gefäßsystem besitzt, fällt nach Duval in die „*période de formation de l'ectoplacenta*“ (am besten mit Anlage der Ectoplacenta zu übersetzen), und wird von Resink als *Praeplacenta* bezeichnet.

In die Trophoblastwucherung dringt das Mesoderm mit fötalen Gefäßen ein, und die nunmehr aus Diplotrophoblast bestehende Placenta nennt Resink *Euplacenta*, während Duval hier noch zwei Stadien unterscheidet, die „*période du remaniement de l'ectoplacenta*“, Periode der Umformung, und die „*période de l'achèvement de l'ectoplacenta*“, Periode der Vollendung. Die beiden Stadien sind nach Untersuchungen an Nagern aufgestellt und haben auch für diese Berechtigung, sind aber nicht zu verallgemeinern.

Die Lehre vom Bau der Placenta kann heute nur auf genetischer Basis dargestellt werden; die Erscheinungen am mütterlichen und am kindlichen Organismus müssen nebeneinander für einzelne Entwicklungsstufen behandelt werden.

Angesichts der Fülle gleichzeitig ablaufender Erscheinungen ist es aber meist ungemein schwer, das Schicksal einzelner Elemente zu verfolgen, die erhobenen Befunde zu deuten. Daraus erklärt sich die Menge von Widersprüchen, welche die Placentaliteratur bietet, und welche einer zusammenhängenden Darstellung große Schwierigkeiten entgegenstellt. Die Schilderung auf den nachfolgenden Blättern schließt sich — soweit möglich, auf Grund eigener Anschauung — der am besten beglaubigt erscheinenden unter oft zahlreichen Möglichkeiten an. Mit

¹⁾ Die Ectoplacenta besteht somit aus Trophoderm.

Rücksicht auf die leichtere Darstellbarkeit ist auch das Verhalten der übrigen fötalen Organe in späteren Entwicklungsstadien, soweit von Interesse, mit der Beschreibung der Placenta vereinigt.

Literatur (zusammenfassende Darstellungen der Placentation).

- O. Schultze, Grundriß der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Säugetiere, Leipzig 1897.
- H. Strahl, Die Embryonalhüllen der Säuger und die Placenta. Hertwigs Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere, Bd. I, Teil 2. Jena 1906 (erschienen 1902).
- A. Robinson, Lectures on the early stages in the development of mammalian ova and on the formation of the placenta in different groups of Mammals. Journal of Anatomy and Physiology, Vol. 38, 1904.
- R. Assheton, siehe bei den Wiederkäuern.
- R. Bonnet, Über Syncytien, Plasmodien und Symplasma in der Placenta der Säugetiere und des Menschen. Monatschr. f. Geb. u. Gyn., Bd. 18, 1903. (S. auch bei den Carnivoren.)
— Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte, Berlin 1907.
- R. Kolster, Über die Zusammensetzung der Embryotrophe der Wirbeltiere. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Bd. 16 für 1906, Wiesbaden 1907.
- J. Disse, Die Eikammer bei Nagern, Insektivoren und Primaten. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Bd. 15 für 1905, Wiesbaden 1906.
- A. J. Resink, s. p. 293; A. A. W. Hubrecht, s. p. 63 u. 179.

Literatur über Placenten bei Reptilien.

- E. Giacomini, Sulla maniera di gestazione e sugli annessi embrionali del *Gongylus ocellatus* Forsk. Memorie R. Acc. d. Science Bologna, ser. VI, t. III, 1906.

A. Semiplacentae.

a) Semiplacenta diffusa. Typus: Das Schwein.

Beim Schweine finden wir eine der einfachsten Placentarformen, die überhaupt vorkommen. Die Verbindung zwischen Uterusschleimhaut und Chorion ist eine so lockere, daß die Ablösung des letzteren bei der Geburt ohne jede Verletzung der Schleimhaut erfolgt. Auch während der Gravidität ist diese Ablösung jederzeit möglich (Fig. 83). Das Schwein ist also ein typischer Adeciduat.

Aus der schlauchförmigen Gastrula (pag. 42) wird eine Fruchtblase, deren Chorion an Länge noch zunimmt und schließlich bis $1\frac{1}{2}$ m lang werden kann. Sie ist in vielfache Windungen gelegt. Durch die Anlagerung und nachträgliche Ausdehnung der Allantois

wird der Sack wieder etwas kürzer, die Allantois erreicht aber die anfangs blasig aufgetriebenen Enden des Sackes nicht; infolgedessen sterben diese Enden ab (Fig. 82) und bilden schlappe, gefäßlose, braunverfärbte, von Detritus erfüllte Anhängsel des Sackes. Ihr Flüssigkeitsgehalt verringert sich, schließlich sehen die Chorionenden

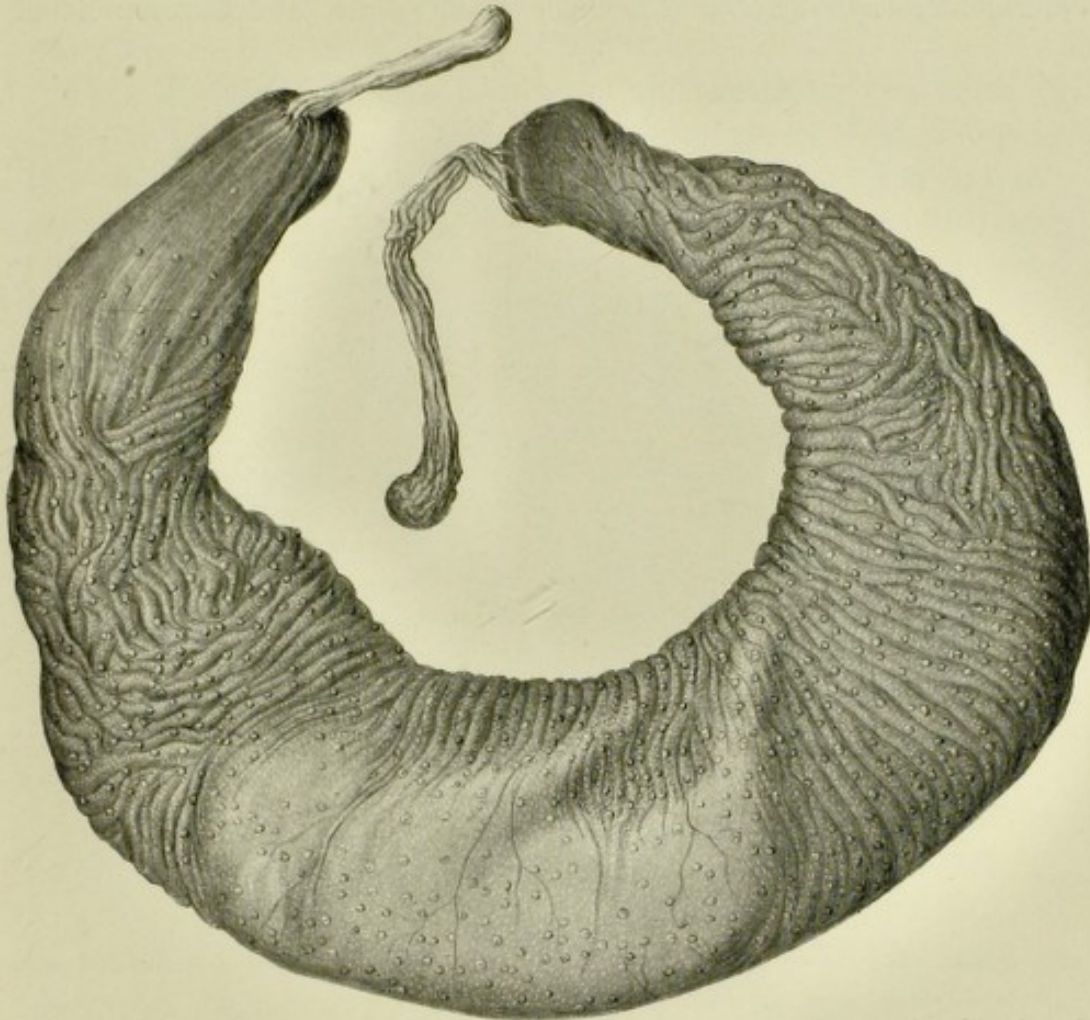


Fig. 82.

Chorionsack vom Schwein, unverletzt aus dem Uterus herausgenommen. Dargestellt sind die Falten des Chorion, die Zotten, die Areolae und die abgestorbenen Chorionenden. Länge des Embryo bei gestrecktem Kopf 19 cm.
 $\frac{1}{2}$ natürl. Gr.

fast wie vertrocknet aus. Zwischen benachbarten Chorionenden findet sich ein schmutzig gefärbter Brei, der gleichfalls aus Detritus besteht.

Im übrigen ist das Chorion ziemlich regelmäßig in Falten gelegt und sieht, mit freiem Auge von außen betrachtet, samtartig aus. Dies rührt von einem dichten Besatz mit kleinen kurzen Zöttchen oder richtig quer verlaufenden Fältchen mit aufgesetzten Höckerchen her

(Fig. 84). Sie sind gefäßhaltig und greifen in rinnenförmige Vertiefungen der Uterusschleimhaut ein (Fig. 85). Bei fortschreitender Gravidität vermehrt sich die Zahl der Fältchen, und es treten auf ihnen neue seitliche Sprossen auf (vergl. Fig. 87). Das Chorionepithel ist so wie das der Uterusschleimhaut durchwegs gut erhalten und einschichtig, zylindrisch. Zwischen Schleimhaut und Chorion findet

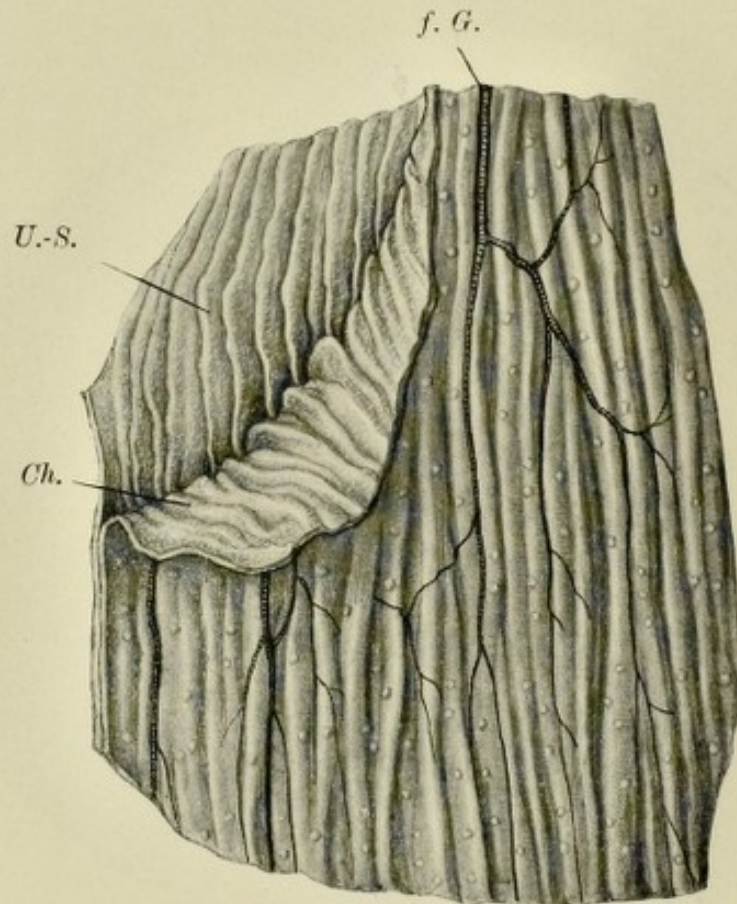


Fig. 83.

Uteruswand und Chorion vom Schwein. Länge des Embryo 12 cm. Nat. Größe. Das Chorion (*Ch.*) läßt sich leicht ablösen. An seiner Innenseite, dem Embryo zugewendet, springen die hier noch verhältnismäßig kleinen Chorionblasen vor.
f. G. = fötales Gefäß, *U.-S.* = Uterusschleimhaut.

sich die an konservierten Objekten geronnene Uterinmilch (Fig. 86).

Eine Differenzierung innerhalb des Chorion besteht darin, daß an der Außenseite zwischen den Zotten zahlreiche, weißgrau erscheinende verdickte Stellen, die *Areolae*, auftreten (Fig. 82 u. 84). Die Zotten sind radiär um diese Stellen angeordnet. Die *Areolae* passen in Vertiefungen der Schleimhaut, in deren Bereich Drüsen münden, und in denen sich die Uterinmilch anhäuft. Hier findet eine stärkere Resorption derselben

statt. In älteren Stadien stülpt sich das Epithel im Zentrum der Areolae gegen das Chorionbindegewebe ein, und es entstehen so die Chorionblasen, die sich auch gegen den Chorionsack vorwölben und einen Durchmesser von $\frac{1}{2}$ cm und mehr erreichen können (Fig. 83). Sie erscheinen mit klarer Flüssigkeit erfüllt und von ganz niedrigem Epithel ausgekleidet. Sie münden mittels eines engen Ganges an der Außenfläche des Chorion.

Die Uterusschleimhaut zeigt eine im Verlauf der Gravidität zunehmende Dicke, die auf Auflockerung und seröse Durchtränkung, sowie Wucherung der reichlich sezernierenden Uterindrüsen und stärkere Blutfüllung zurückzuführen ist (Fig. 85 und 87). Die Ernährung

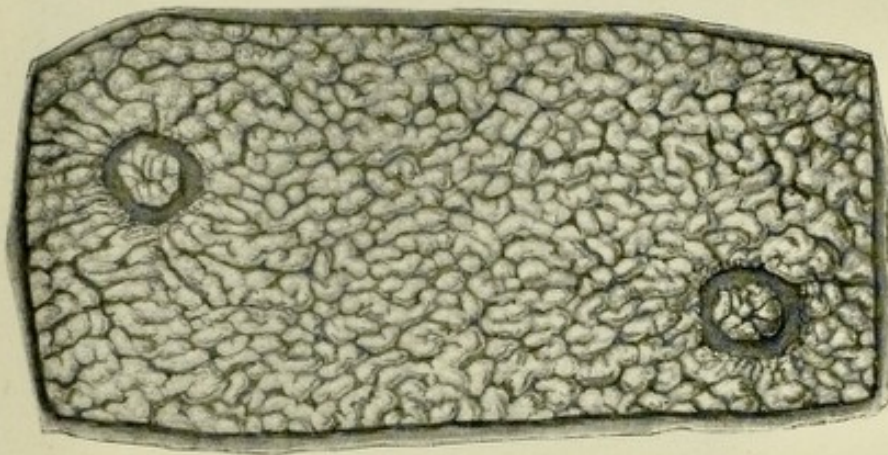


Fig. 84.

Uterine Fläche des Chorion vom Schwein mit zwei Areolae, den Eingängen in die Chorionblasen, und der Form der Zotten. Länge des Embryo 19 cm. Vergr. 10.

des Embryo erfolgt teils durch Drüsensekretion, teils wohl auch dadurch, daß die nährstoffhaltige Flüssigkeit, welche eine Art Ödem der Schleimhaut erzeugt, durch die Oberfläche austritt und vom Chorion resorbiert wird. Auch die Atmungsgase nehmen ihren Weg durch diese Flüssigkeit.

Die Allantois umwächst nicht den ganzen Embryo; sie erreicht einerseits, wie schon erwähnt, die Enden des Chorion nicht, andererseits bleibt die Dorsalseite des Embryo und des Chorion ein Gebiet, in welches bloß das Mesoderm der Allantois mit den Gefäßen, das Lumen aber nicht eindringt¹⁾. Schließlich verödet der Hohlraum der

¹⁾ Das Verhalten der Allantois ist sehr ähnlich dem bei Wiederkäuern; vgl. das Schema Fig. 93 auf pag. 116.

Allantois durch Aneinanderlagerung und Verwachsung ihrer Wände. Gleichzeitig dehnt sich das Amnion, das anfänglich als Blase in die außerembryonale Leibeshöhle vorragt, stark aus, legt sich seinerseits

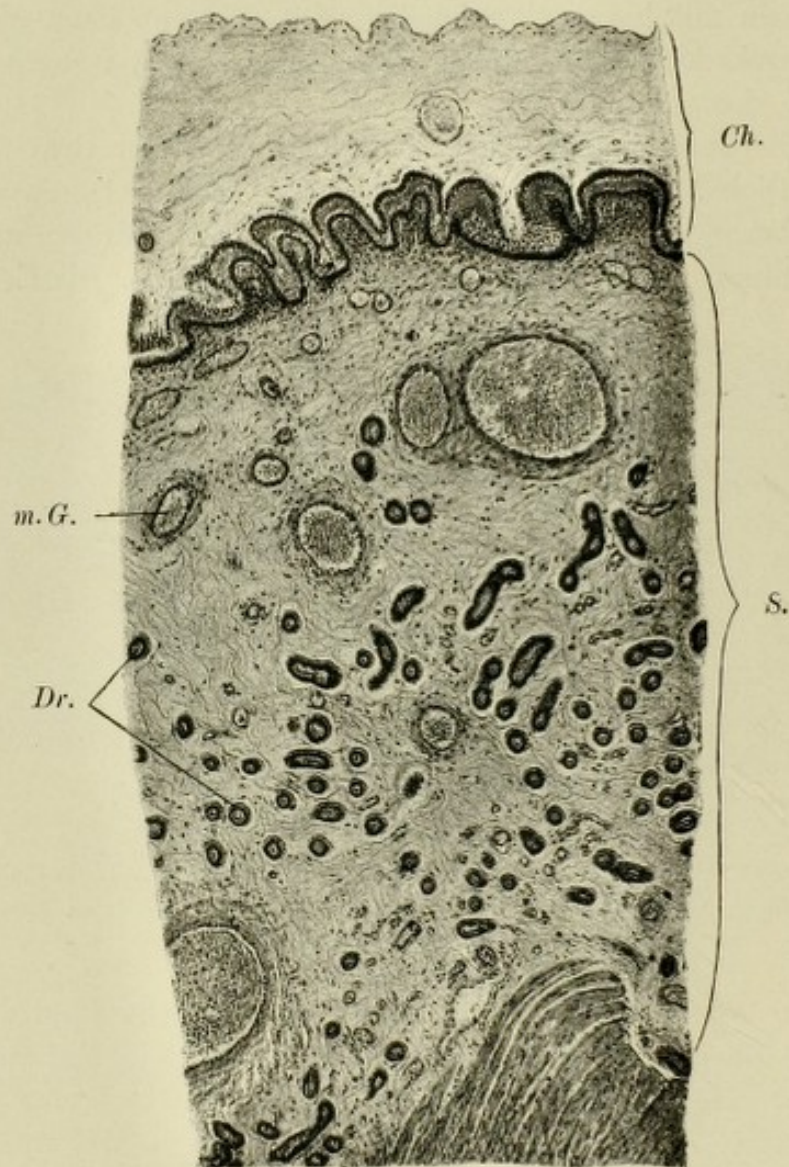


Fig. 85.

Chorion und Uteruswand beim Schwein. Länge des Embryo 27 mm. Pikrin-Sublimat. Vergr. 50.

Ch. = Chorion, *Dr.* = Drüsen, *m. G.* = mütterliche Gefäße, *S.* = Schleimhaut des Uterus.

gleichfalls an Allantois und Chorion an und verwächst mit ihnen, so daß man bei einem älteren Embryo nach Durchtrennung des Fruchtsackes sofort in die Amnionhöhle gelangt.

Der anfänglich bläschenförmige Dottersack bildet sich in der Form zurück, daß er zu einem stark gefalteten, bei Embryonen bis zu etwa 10 *cm* Länge 1 *cm* im Durchmesser haltenden Gebilde wird, das vor der Entfaltung wie eine kompakte drüsenartige rötlich-gelbe Masse aussieht. In späteren Stadien verschwindet der Dottersack gänzlich.

Die Tragzeit beträgt vier Monate, die Zahl der Embryonen

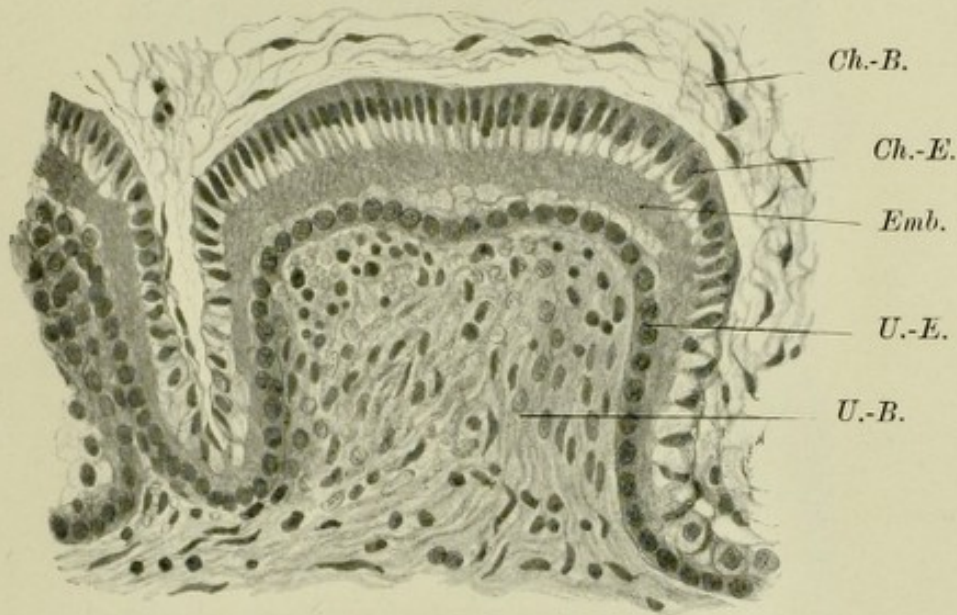


Fig. 86.

Detail zu Fig. 85 (rechts oben). Ineinandergreifen von Chorion und Schleimhaut. Vergr. 350.

Ch.-B. = Chorionbindegewebe, *Ch.-E.* = Chorionepithel, *Emb.* = Embryotrophe, *U.-B.* = Uterusbindegewebe, *U.-E.* = Uterusepithel.

schwankt zwischen 8 und 14. Häufig gehen Embryonen intrauterin unter fettiger Degeneration zugrunde.

Denselben Placentartypus wie das Schwein weisen auch die Einhufer (Pferd und Esel) auf, bei denen die Zotten aber mehr büschelförmig angeordnet sind, mit relativ glatten Stellen dazwischen, ferner die Halbaffen mit gut ausgebildeten Chorionblasen, die Wal-fische, einzelne Zahnarme, Tapir, Hippopotamus und Camelus.

Literatur.

O. Schultze, H. Strahl, R. Bonnet, R. Kolster, s. vorne pag. 104.
E. Bujard, Les appendices choriaux (crêtes et villosités) dans les semi-placentas diffus. Bibliogr. anat. t. 16, 1907.

R. Kolster, Weitere Beiträge zur Kenntnis der Embryotrophe bei Indeciduaten. Anat. Hefte Bd. 20, 1903.

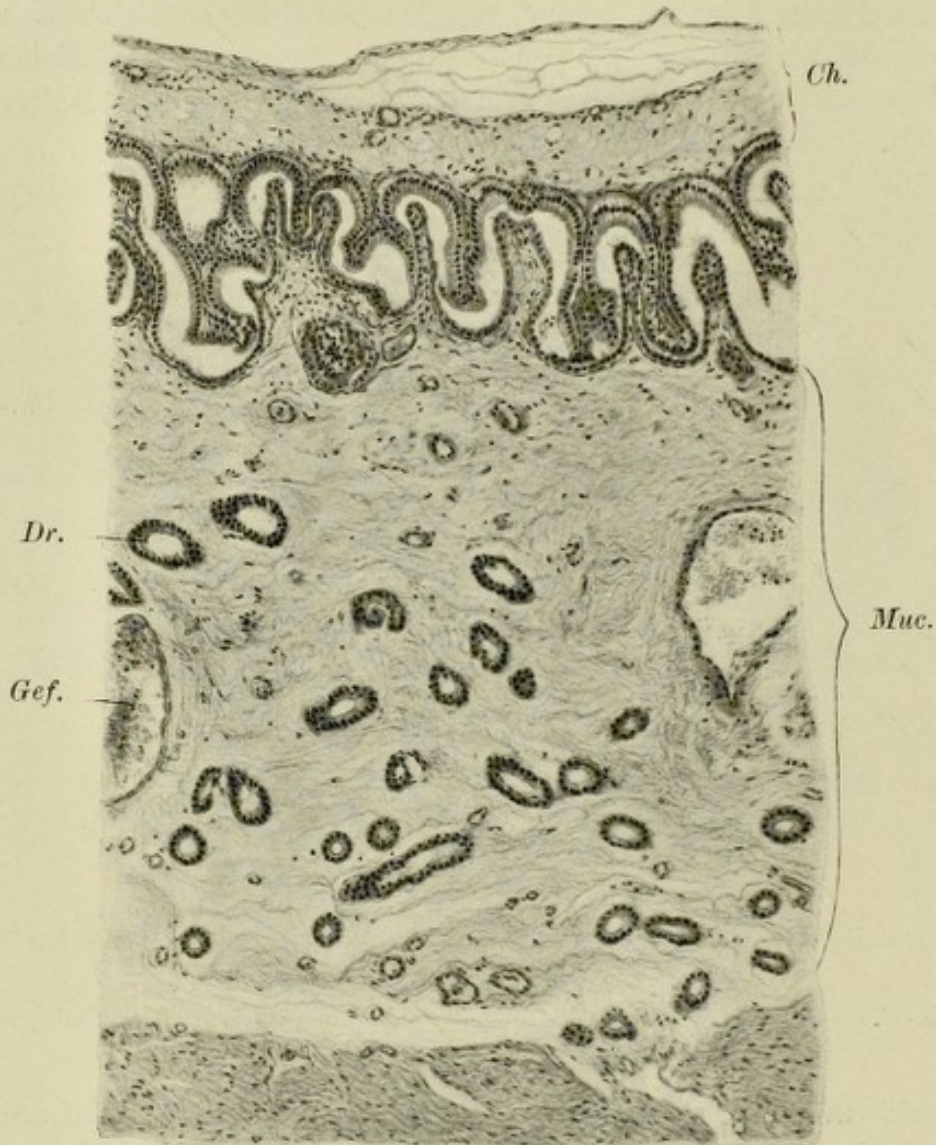


Fig. 87.

Chorion und Uteruswand vom Schwein. Länge des Embryo 12 cm.
Pikrin-Sublimat. Vergr. 90.

Ch. = Chorion (etwas geschrumpft, daher dem Uterusepithel nicht ganz anliegend), *Dr.* = Uterindrüse, *Gef.* = Gefäß, *Muc.* = Mucosa uteri.

b) Semiplacenta multiplex der Wiederkäuer.

Bei den meisten Wiederkäuern, namentlich bei allen einheimischen Arten, sind die Chorionzotten nicht gleichmäßig verteilt, sondern in einzelnen isolierten Gruppen angeordnet und erreichen dann bedeutende Längen (Fig. 88). Diese Zottengruppen werden als Cotyle-

donen bezeichnet. Sie entwickeln sich an den Stellen, welche den Carunculae der Uterusschleimhaut gegenüberliegen. Diese sind runde oder längliche Felder, die schon im nicht graviden Uterus als Schleimhautverdickungen zu erkennen sind. In diese Felder wachsen die Zotten dicht nebeneinander als fingerförmige Auswüchse ein und

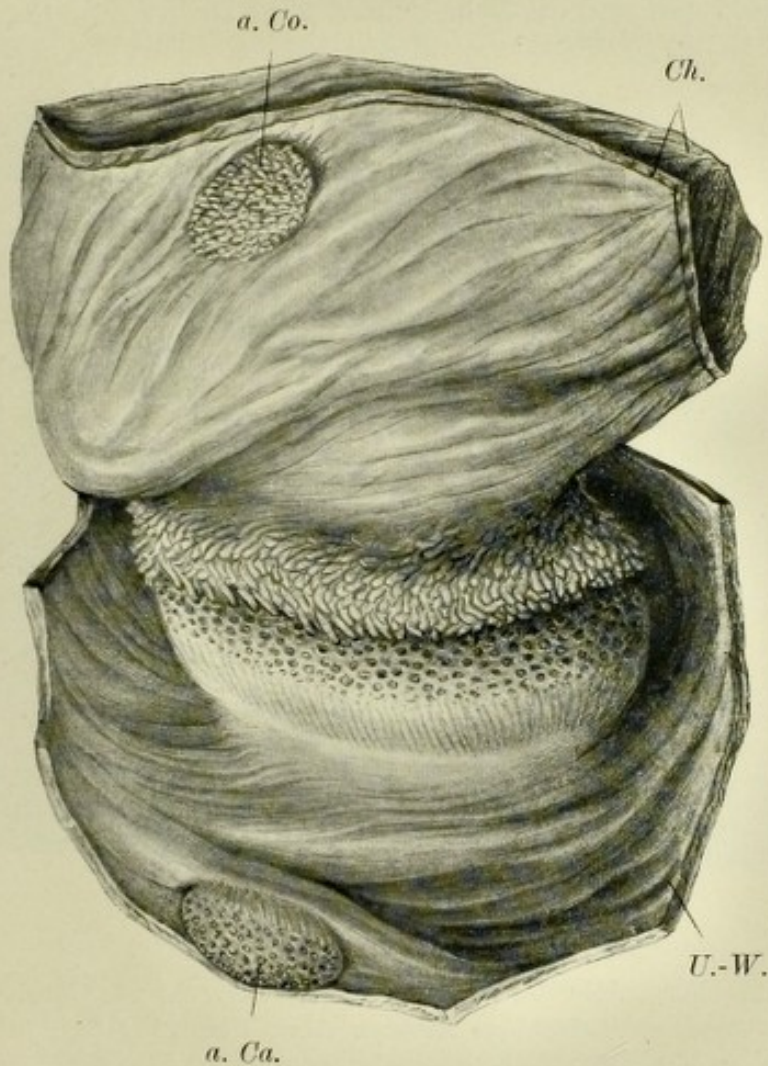


Fig. 88.

Semiplacentom vom Hirsch, Zotten zum Teil aus der Karunkel herausgezogen. Länge des Embryo ca. 20 cm. Vergr. $1\frac{1}{4}$.

a. Ca. = accessorische Caruncula, *a. Co.* = accessorischer Cotyledo,
Ch. = Chorion, *U.-W.* = Uteruswand.

treiben das Epithel des Uterus vor sich her, wobei zwischen den einzelnen Zotten schmale Brücken von Bindegewebe und Uterusepithel stehen bleiben und die Carunculae auf dem Querschnitt wie eine Bienenwabe mit den Zotten in den Zellen aussehen (Fig. 90 und 91). Verzweigungen der Zotten kommen nur in geringem Maße zustande.

Cotyledo und Caruncula bilden (nach Strahl) zusammen ein *Placentom* (oder *Semiplacentom*). Doch wird von manchen Autoren das ganze Gebilde gleichfalls als *Cotyledo* bezeichnet. Bei der Geburt werden die Zotten aus den Nischen herausgezogen, was meist schon früher ohne besondere Schwierigkeit gelingt¹⁾, die *Carunculae* werden wieder größtenteils rückgebildet, und die Schleimhaut wird an der betreffenden Stelle,

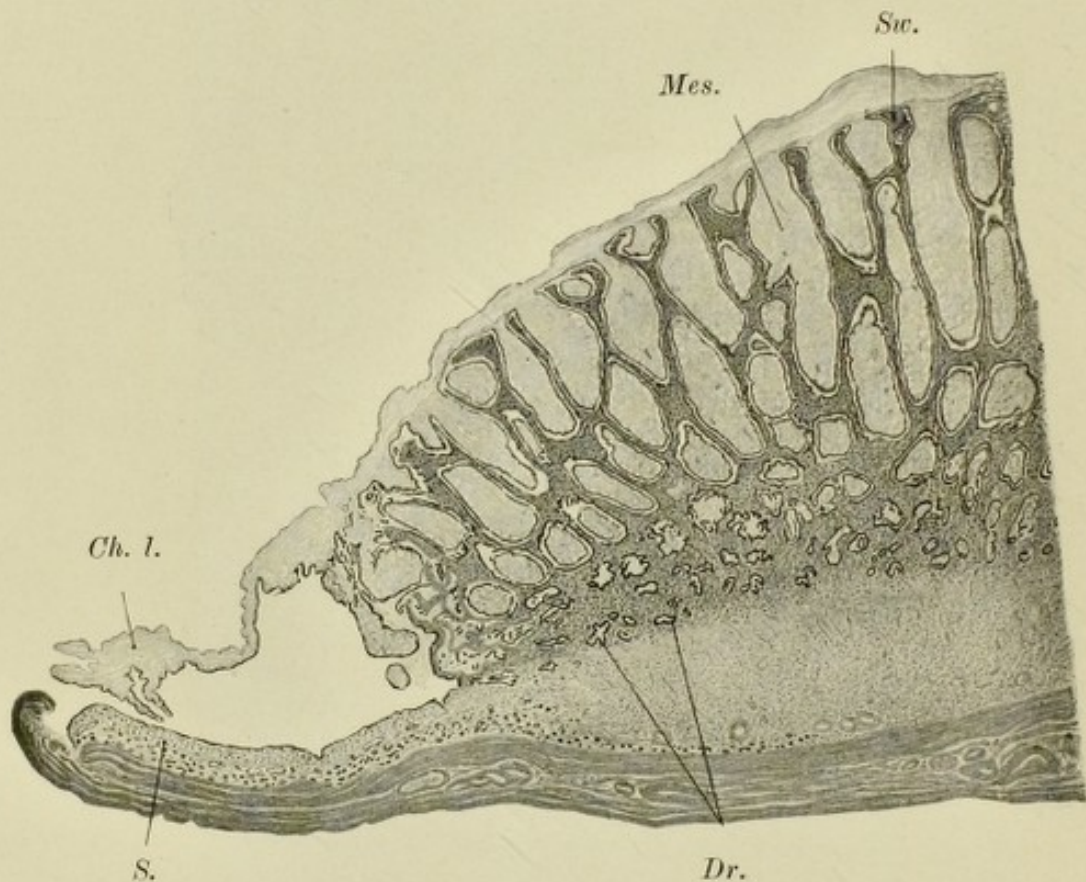


Fig. 89.

Schnitt durch ein Semiplacentom vom Hirsch, senkrecht zur Chorionoberfläche, Länge des Embryo 6 cm. Vergr. 7.

Ch. l. = Chorion laeve, *Dr.* = Drüsen, *Mes.* = Mesoderm der Chorionzotten, *S.* = Uterusschleimhaut, *Sw.* = mütterliche Scheidewand zwischen zwei Zottenfächern.

soweit an ihr Veränderungen vorhanden waren, regeneriert. Häufig bleibt eine schwarze Verfärbung der Karunkeln zurück, als Folge der

¹⁾ Die Lösung der Placenta erfolgt bei den einzelnen Arten verschieden leicht. Beim Hirsch gelingt das Herausziehen der Zotten auch in vorgerückteren Stadien der Gravidität ohneweiters (Fig. 88), beim Schaf ist dies gegen Ende der Gravidität viel schwerer oder überhaupt nur teilweise möglich. (Fig. 92).

Blutextravasate, die während der Gravidität oder Geburt an diesen Stellen aufgetreten waren.

Die von der Allantois aus vascularisierten Chorionzotten besitzen zunächst ein einfaches Epithel. Später geht dieses Epithel bei den bisher genauer untersuchten Formen stellenweise, namentlich an den Zottenspitzen, Wucherungen ein; doch finden sich hier Unterschiede zwischen den einzelnen Arten. Auch die mütterliche Schleimhaut

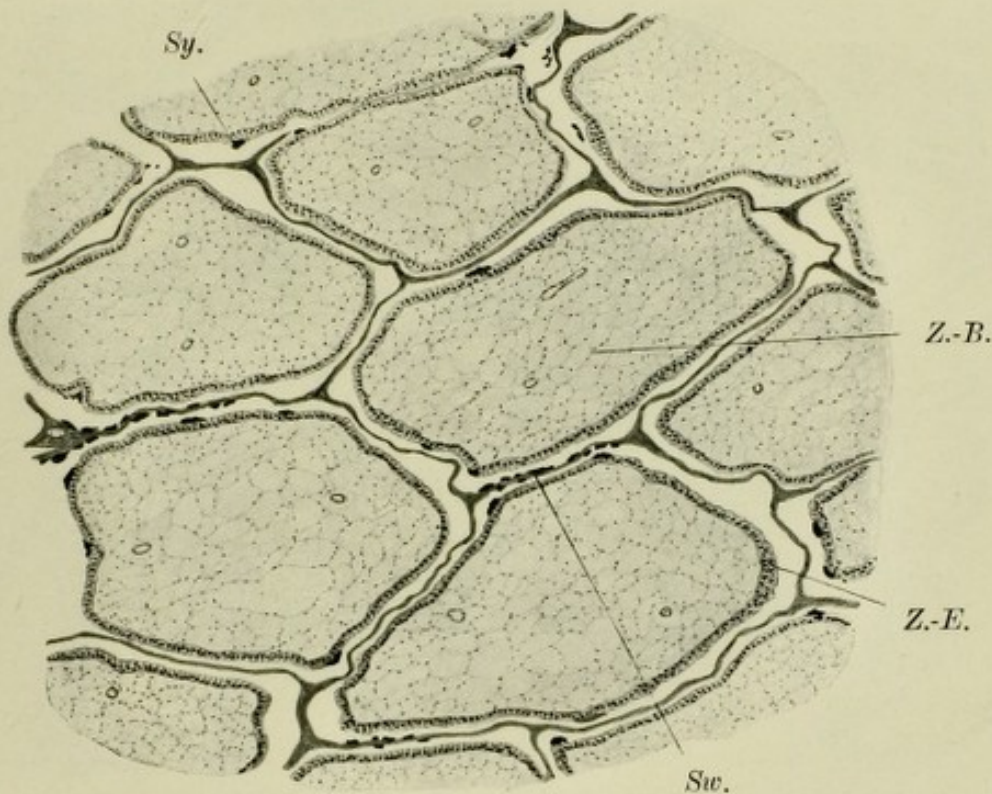


Fig. 90.

Flachschnitt durch ein Semiplacentom aus demselben Uterus (von der Hirschkuh) wie Fig. 88, nahe der Chorionoberfläche. Vergr. 30.

Sw. = mütterliche Scheidewand zwischen zwei Zottenfächern, größtenteils ohne Epithel, Sy. = Symplasma (Rest des mütterlichen Epithels), Z.-B. = Zottenbindegewebe, Z.-E. = Zottenepithel.

bleibt nicht vollkommen intakt, sondern macht verschiedenartige Degenerationsprozesse durch, so daß diese Placenten eigentlich nicht mehr als reine Adeciduatenformen hingestellt werden können.

Bei den Wiederkäuern ist die Sekretion der Uterusschleimhaut während der Gravidität eine besonders reichliche. Das Sekret, das Eiweißkörper und Fett, aber auch abgestoßene Teile der mütterlichen Schleimhaut enthält, besitzt eine milchartige Beschaffenheit und wird als Uterinmilch bezeichnet.

Beim Hirsch, der von Strahl genauer untersucht wurde, beginnt das anfänglich glatte Chorion bei einer Länge des Embryo von etwa 3 cm gegenüber den Karunkeln Zotten zu treiben, die sich in Schleimhautkrypten mit zunächst wohl erhaltenem Epithel einsenken. Die anfänglich unverzweigten Zotten teilen sich später mehrfach

Z.-B. Z.-E. M.E. M.B.

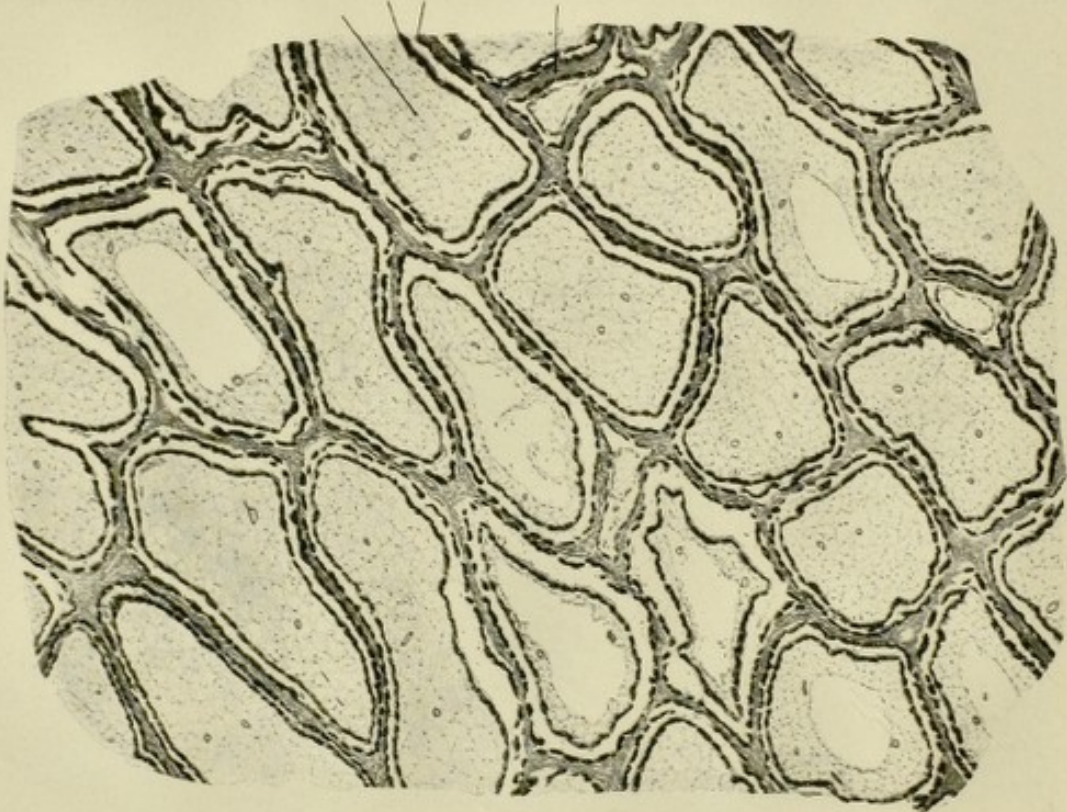


Fig. 91.

Objekt der Fig. 90. Flachschnitt durch die Mitte des Semiplacentoms. Die Zottenquerschnitte infolge Verzweigung der Zotten kleiner als in Fig. 90, mütterliches und fötales Epithel erhalten. Im mütterlichen Epithel Symplasmabildung (bei dieser Vergrößerung nicht erkennbar). In den Zotten vielfach weite Lymphräume. Vergr. 30.

M. B. = mütterliches Bindegewebe, *M. E.* = mütterliches Epithel, *Z.-B.* = Zottenbindegewebe, *Z.-E.* = Zottenepithel.

(Fig. 89), so daß man in Flachschnitten der Placentome nahe der fötalen Oberfläche viel weniger Zottenquerschnitte findet als in tiefen Schichten (vergl. Fig. 90 und 91); doch verlaufen alle Zweige der Zotten untereinander parallel gegen die Muscularis uteri. Mit zunehmender Stärke der Zotten werden die Scheidewände zwischen den mütterlichen Krypten immer schmaler. Bei fortschreitender Gravidität erfolgt Symplasmabildung und Zerfall des mütterlichen Epithels in

der dem Fötus näheren Hälfte des Placentoms (Fig. 90), und daran anschließend auch Degeneration und Zerfall des bindegewebigen Teiles der Kryptenscheidewände; die zerfallenden Teile werden als Embryotrophe vom Chorionepithel resorbiert. Im basalen Teile des Placentoms bleibt die mütterliche Schleimhaut intakt (Fig. 89) und zeigt deutliche Sekretionserscheinungen; die Zottenspitzen, die mehrschichtiges Epithel tragen, tauchen in Massen von Embryotrophe, welche den Fundus der Krypten ausfüllen.

Für das Schaf verdanken wir Assheton eine sehr genaue Darstellung der Placentation, die mancherlei Besonderheiten zeigt. Hier

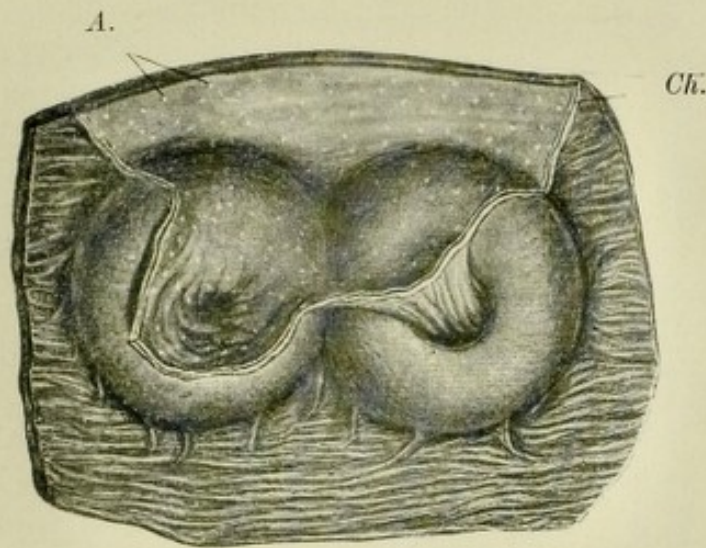


Fig. 92.

Zwei Semiplacentome vom Schaf. Länge des Embryo 14 cm (Scheitel-Steißlänge). (Natürliche Größe.)

A. = Amnion mit weißen Amnionzotten, Ch. = Chorion, darunter die Uterusschleimhaut.

bildet der Trophoblast vielfach eine oberflächliche syncytiale Schicht, Syncytiotrophoblast; das Uterusepithel geht in ausgedehntem Maße zugrunde, das fötale Syncytium tritt in innige Verbindung mit dem mütterlichen Bindegewebe, einzelne Chorionzotten tauchen in extravasiertes Blut. Das zwischen den Karunkeln gelegene Uterusepithel, das zugrunde gegangen ist, wird noch vor der Geburt größtenteils regeneriert. Im Bereich der Karunkeln erfolgt diese Regeneration erst nach der Geburt. Ein großer Teil der Zotten steckt so fest in den Karunkeln, daß er nicht herausgezogen werden kann, sondern abreißt und in loco resorbiert wird. Das Schaf hat also einen teils deciduaten, teils addeciduaten, teils contradeciduaten (pag. 94) Placentartypus, und

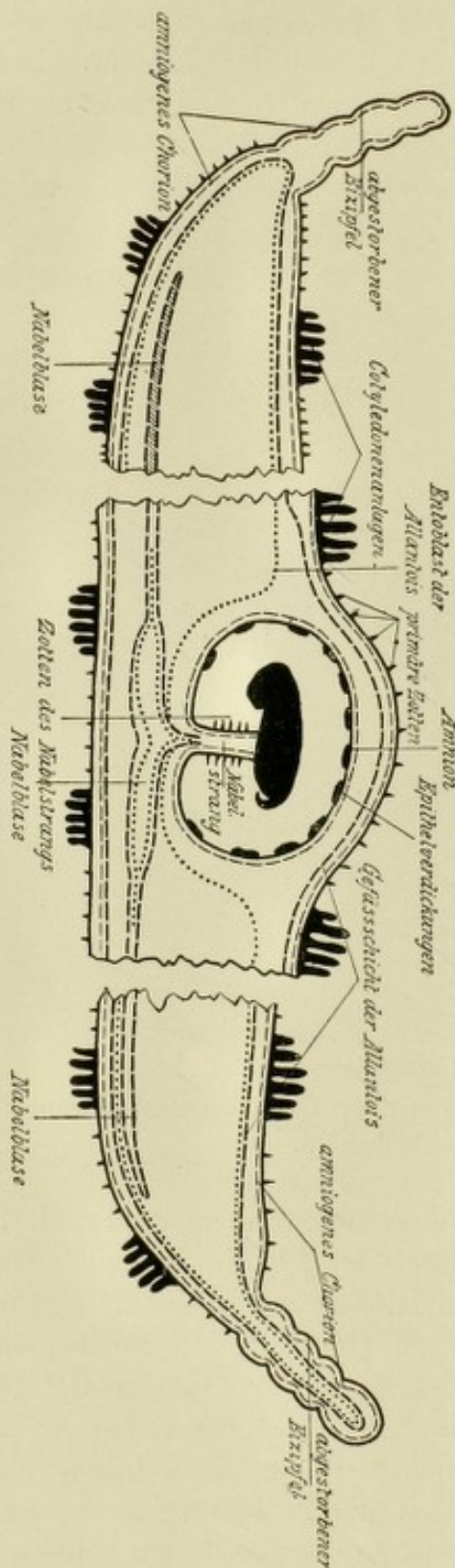


Fig. 93.

Schema der Embryonalanhänge der Wiederkäuer. Die zwischen den Enden und dem Mittelstück der Fruchtblase gelegenen Teile sind ausgeschnitten zu denken. (Nach Bonnet, 1907.)

seine Placenta bildet einen Übergang von den Semiplacentae zu den Placentae verae.

Nach Jenkinson sind die Epitheldegenerationen beim Schaf nicht so ausgedehnt als Assheton dies angibt; aber auch nach seiner Darstellung wird mütterliches Epithel, Bindegewebe und Blut als Embryotrophe vom Trophoblast aufgenommen. — Die in den Allantoissack einragenden oder frei in ihm liegenden Konkreme (Hippomanes) entstehen aus der Uterinmilch und stülpen Chorion und Allantois von außen her ein; der Stiel, an dem sie dann hängen, kann durchreißen. — Nach Strahl und Martin wird der fötale Teil bei der Geburt auch aus den Karunkeln vollständig ausgestoßen, das Schaf ist also hienach nicht contradiduat. Die Verkleinerung der Karunkeln und die Epithelregeneration im Bereiche derselben ist erst etwa nach vier Wochen beendet.

Zahl und Form der Placentome sind bei den einzelnen Spezies verschieden. Beim Schaf kann ihre Zahl über 100 betragen. Der Rand der Karunkeln ist wallartig aufgeworfen, daher der Name

Gebärmutternäpfe. Die Zotten dringen in die zentrale Ver-

tiefung ein und verteilen sich radiär in der Karunkel (Fig. 92). Bei der Kuh sind 80—120 knopfartige Karunkeln (Gebärmutterknöpfe) vorhanden. Bei den Cerviden ist die Zahl nur gering, sie beträgt beim Reh nur 3—5, beim Hirsch etwa 10—12. Neben den großen Placentomen kommen gelegentlich auch kleine accessorische vor (Fig. 88). Die Form ist gleichfalls knopfartig, die Zotten sind über die ganze Oberfläche der Karunkel verbreitet (Fig. 88). Die absterbenden Chorionenden, Amnion, Allantois und Dottersack verhalten sich im wesentlichen wie beim Schwein. (Vgl. Fig. 82). Doch können hier auch die Enden des Allantoissackes von dem nekrotisierenden Prozeß betroffen und in die abgestorbenen Chorionenden eingeschlossen werden. Das Amnionepithel gerät herdweise in Wucherung und bildet die sogenannten Amnionzotten (Fig. 92 und 93), die z. B. beim Schaf über das ganze Amnion verbreitet sind, beim Hirsch bloß auf dem Nabelstrang vorkommen.

Die Tragzeit beträgt bei der Kuh 10 Monate, bei Schaf und Ziege 5 Monate, beim Hirsch 9 Monate. Beim Reh (aber nicht beim Hirsch) erfolgt Befruchtung und Furchung im Juli oder August, die Weiterentwicklung bleibt dann aber bis ungefähr in den Oktober unterbrochen (Bischoff, Keibel). Die Geburt erfolgt im Mai, also nach 9 Monaten. Die Zahl der Jungen beträgt bei allen Arten meist eines, selten mehr als zwei.

Literatur.

- Strahl, H., Über die Semiplacenta multiplex von *Cervus elaphus*. Anatom. Hefte Bd. 31, 1906.
- Assheton, R., The morphology of the ungulate placenta, Philosoph. Transact. Royal Soc., Ser. B, Vol. 198, 1906.
- Jenkinson, S. W., Notes on the histology and physiology of the placenta in Ungulata. Proceed. Zool. Society London 1906, Vol. 1.
- H. H. Rörik, Berechnung der Oberfläche der Uteruskarunkeln (Semiplacenta materna) beim Rind. Arch. f. wiss. u. prakt. Tierheilkunde, Bd. 33, 1907.
- H. H. Rörik u. A. Guillebeau, Die Oberfläche der Semiplacenta materna beim Rind. Anatom. Anz. Bd. 32, 1908.
- R. Kolster, s. pag. 104 und 110.
- *Ledermann, Über den Bau der Kotyledonen im Uterus von *Bos* in verschiedenen Schwangerschaftsperioden. Inaug. Diss. Berlin 1903.
- H. Strahl u. P. Martin, Die puerperale Involution des Uterus beim Schaf. Anat. Anz. Bd. 32, 1908.

B. Placentae verae.

a) Placenta zonaria. Typus: Die (meisten) Carnivoren.

Die beiden am häufigsten untersuchten Formen, Hund und Katze, verhalten sich prinzipiell ähnlich, wenn auch im Detail Unterschiede vorkommen. Gemeinsam ist beiden die Ausbildung der Chorionzotten entsprechend einer ringförmigen Zone der schon frühzeitig etwas länglich gewordenen Fruchtblase und das Verhalten von Dottersack und Allantois. Außerhalb der Placentarzone bleibt die glatte Wand des Fruchtsackes von spärlichen Umbilicalgefäßen versorgt und von hohem, zylindrischem Ektoderm überzogen, das dem unveränderten Uterusepithel anliegt, eventuell mit ihm verklebt und wahrscheinlich (Strahl) in geringem Maße an der Ernährung des Fötus teilnimmt¹⁾. Die Vascularisation der Zotten erfolgt von der Allantois aus, die das Amnion umwächst und sich ringsum an die Innenfläche des Chorion anlegt. Die ringförmige Zone, in welcher Zotten ausgebildet werden, ist anfangs relativ sehr breit, so daß nur kleine Felder an den Polen der Keimblase glatt sind, später bleibt die zottentragende Zone im Wachstum verhältnismäßig zurück, und die gürtelförmige Placenta nimmt nur eine mittlere Zone der Fruchtblase ein. Der Dottersack wird zwar vom Mesoderm rings umwachsen, aber vom Chorion nicht vollständig abgespalten, da die Leibeshöhle nicht rings um den Dottersack vordringt (pag. 48 und Tafel II, Fig. 9, Tafel V, Fig. 37); der mit dem Dottersack verlötete Teil des Chorions stellt ein Omphalochorion dar. Das Gefäßnetz des Dottersackes, das frühzeitig gut ausgebildet ist, besitzt keinen Sinus terminalis.

Die Uterusschleimhaut der **Hündin** besitzt im Stadium der Brunst zwei Arten von Drüsen: lange, schlauchförmige Drüsen, bis an die Muscularis reichend, und kurze, auf eine oberflächliche Schicht beschränkte Krypten. Das Schicksal der beiden ist verschieden, namentlich die letzteren gehen im Laufe der Entwicklung gänzlich in die Placenta auf. Die Anheftung des Eies an die Schleimhaut, die Implantation, erfolgt in einer ringförmigen Zone, entsprechend der Wucherung des Chorionepithels und der späteren Placentarform, etwa am 15. Tage nach der Befruchtung, noch vor dem Schluß des Amnion²⁾. Schon kurz vorher ist sowohl das Oberflächenepithel des Uterus, wie

¹⁾ Die Endzipfel der Fruchtblase bleiben zunächst mesoderm- und gefäßfrei (Schultze). Später verwachsen auch sie mit der Allantois.

²⁾ Nach dem Schlusse desselben (ca. am 24. Tag) wird die Placentabildung über der Embryonalanlage nachgeholt (Duval).

die äußere Schichte des Chorionectoderms zu einer vielkernigen Masse, einem Symplasma epitheliale maternum, resp. einem Syncytium epitheliale foetale zusammengefloßen. Das mütterliche Symplasma verschließt auch die Drüsen- und Kryptenmündungen. Gerade an diesen erfolgt die erste Berührung von Syncytium und Symplasma, die alsbald von dem Zugrundegehen und der Resorption des mütterlichen Symplasmas gefolgt ist. Das gleiche Schicksal erfährt kurz darauf das ganze Uterusepithel des Placentarbereiches. Nun wächst das fötale Syncytium, der Trophoblast, von Duval als Ectoplacenta bezeichnet, der fortlaufend durch neuen Zuwachs von den basalen, noch nicht syncytial verschmolzenen Zellen des Chorionepithels verstärkt wird, zu Vorsprüngen, „Zotten“¹⁾, aus, die immer weiter in die Schleimhaut vordringen; dabei wird auch das Bindegewebe derselben angegriffen. Innerhalb desselben sind besonders in der Umgebung der Gefäße große protoplasmareiche „Deciduazellen“ aufgetreten, die sich dem vorwachsenden Syncytium anschließen und in ihm aufgehen, so daß diesem Syncytium nunmehr auch mütterliche Elemente bindegewebiger Herkunft beigemischt sind. Die mütterlichen Gefäße werden nicht zerstört, sondern unter Erhaltung des Endothels vom Syncytium rings umwachsen. Diese Schichte der Schleimhaut, in welcher die Zerstörung des mütterlichen Gewebes und der Aufbau der fötalen „Zotten“ vor sich geht, wird von Strahl als Umlagerungsschicht oder Umlagerungszone bezeichnet. In das Syncytium dringt von der embryonalen Seite her das Chorionmesoderm mit den fötalen Gefäßen vor. Aus der gegenseitigen Durchdringung von Syncytium und Mesoderm entsteht das Placentarlabrynth.

Inzwischen sind in den mittleren Schleimhautschichten die Drüsenlumina sehr stark ausgeweitet worden und bilden die spongiöse Schichte der Placenta. In diese von abgefallenen Zellen und Sekret erfüllten Drüsenräume tauchen die Spitzen der Zotten ein und resorbieren aus ihnen wahrscheinlich Embryotrophe. Daneben kommt auch noch die Resorption extravasierten mütterlichen Blutes in Betracht, die namentlich in späteren Entwicklungsstadien von Bedeutung ist. (Siehe unten.) Die tiefsten Drüsenlagen werden verhältnismäßig wenig verändert.

Nach der hier gegebenen Darstellung, die auf einer der jüngsten über den Gegenstand veröffentlichten Publikationen beruht (Schoenfeld), besteht also das Syncytium, welches die Hauptmasse der Placenta

¹⁾ Diese Vorsprünge sind annähernd blattförmig; s. im folgenden.

bildet, im wesentlichen aus dem Chorionectoderm, während das Uterusepithel zugrunde geht. Begründet wurde diese Anschauung durch Duval, dem sich auch andere Autoren anschlossen (Fleischmann, Heinricius). Allerdings läßt Schoenfeld im Gegensatz zu Duval auch mütterliche Elemente, die Deciduazellen, an der Bildung des Syncytiums teilnehmen. Nach Bonnet wird ein Teil des Chorionepithels und das Uterusepithel zu Symplasma; beide Symplasmaarten gehen im Laufe der Entwicklung zugrunde. Der erhaltene Teil des Chorionepithels legt sich in einfacher Schicht an stehengebliebene Balken von mütterlichem, decidual umgewandeltem Bindegewebe, das die mütterlichen Gefäße umgibt, an und bildet mit ihm die sogenannten Placentarlamellen (s. unten). Dieses Bindegewebe verliert verhältnismäßig früh seine Zellgrenzen, wird also zu Symplasma conjunctivum maternum, während das Chorionepithel erst in der reifenden Placenta zum Syncytium (epitheliale foetale) wird.

Hieraus ergibt sich allerdings ein ziemlich weitgehender Unterschied in der Auffassung der ganzen Placenta zwischen Schoenfeld und Bonnet; nach dem ersteren Autor stößt das Chorionepithel, der Trophoblast, unmittelbar an das mütterliche Gefäßendothel und wird bei seiner Wucherung nur durch hinzugetretene mütterliche Deciduazellen (bindegewebiger Herkunft) ergänzt, nach Bonnet grenzt das mütterliche Endothel an Decidua und erst diese an das fötale Epithel. In späteren Stadien der Placentarentwicklung ist das letztere nach Bonnet von der Decidua nicht zu unterscheiden; in der reifen Placenta ist die Deciduaschicht Bonnets stark verdünnt und tritt in den Hintergrund.

Die Anschauung Duvals, daß das Uterusepithel zugrunde gehe, kehrt auch in seiner Darstellung der Genese anderer Vollplacenten (bei Nagern und Chiropteren) wieder und wird auch von den meisten anderen Untersuchern dieser und der anderen höheren Säugerordnungen, vielfach unbestritten, vertreten. So kann man einheitlich für alle Vertreter der sogenannten Deciduaten, für alle Vollplacenten, annehmen, daß die Epithelmassen, welche die oft vielgestaltigen „Zotten“ bekleiden, fötalen Ursprungs sind. Die Carnivoren nehmen aber jedenfalls dadurch eine Sonderstellung ein, daß in ihrer Zottenbekleidung mütterliches Gewebe eine Rolle spielt, und daß die mütterlichen Gefäßendothelien erhalten bleiben.

Die bisher geschilderten Vorgänge verlaufen verhältnismäßig rasch innerhalb weniger Tage. Von da ab bleibt der Placentarbau im wesentlichen, bis zum Ende der Gravidität, unverändert, die Abkunft

der einzelnen Bestandteile nicht mehr erkennbar. Man kann dann an der Hundeplacenta im Durchschnitt (Fig. 94 und Tafel V, Fig. 38)

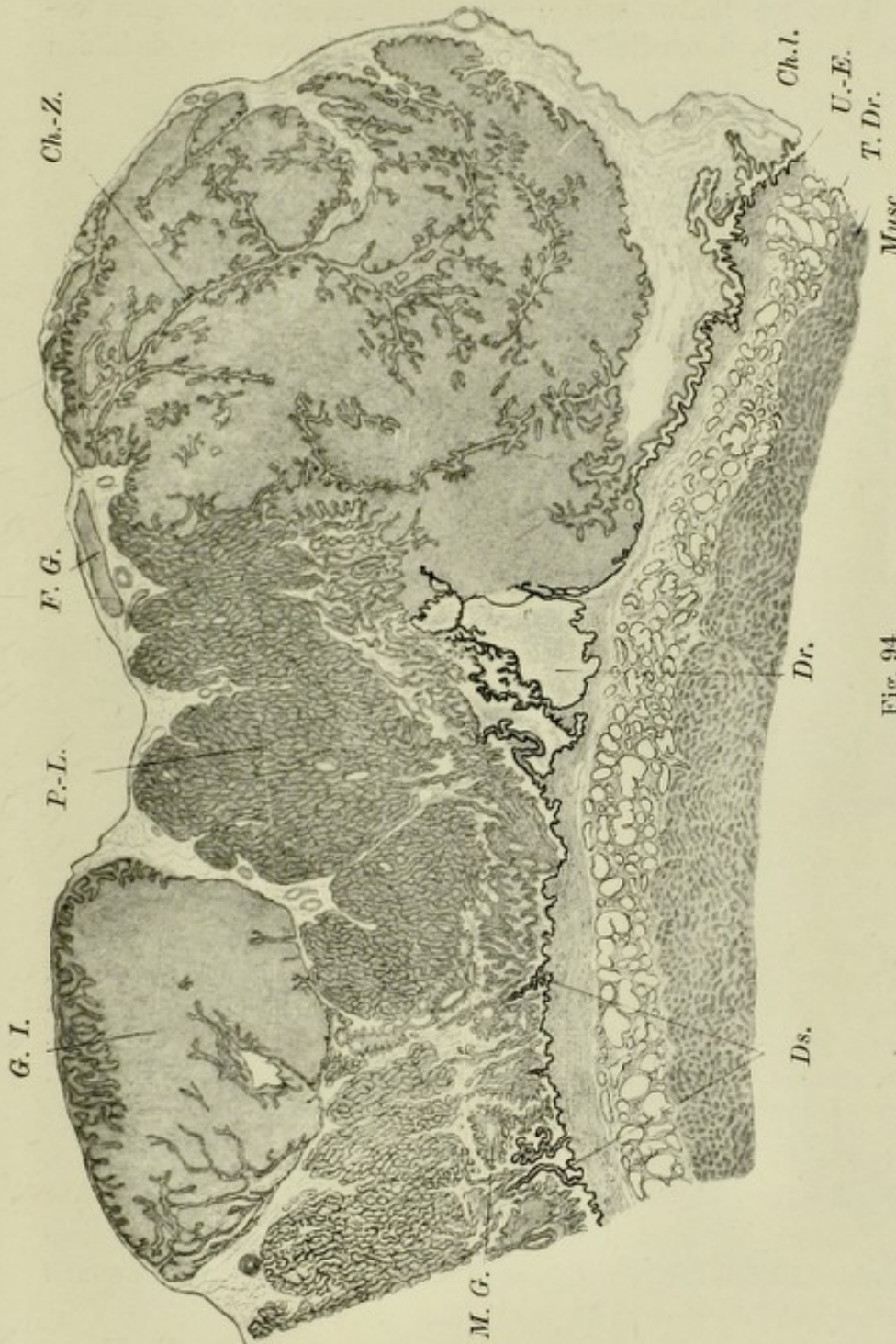


Fig. 94.

Placentarrand vom Hund, nahe der Reife, mit dem grünen Saum im Querschnitt. Uterus der Fig. 103. Zenkersche Flüssigkeit. Vergr. 8.

Ch. l. = Chorion laeve, *Ch. Z.* = Chorionzotten im grünen Saum (Randhaematom), *Dr.* = ampullärer Drüsenraum der spongiosen Schicht mit Embryotrophe, *Ds.* = Drüsensepta, *F. G.* = foetales Gefäß, *G. I.* = Grüne Insel (Labyrinthhaematom), *M. G.* = mütterliches Gefäß, *Musc.* = Muscularis uteri, *T. Dr.* = tiefe Drüsenschicht, darüber die Drüsenschicht, *U. E.* = Uterusepithel.

drei Schichten unterscheiden: das Chorionmesoderm, das Placentarlabyrinth und die spongiöse Drüsenschicht. Unter-

halb der letzteren liegt, erst in älteren Stadien (wie oben in Fig. 94) deutlich, eine schmale, bindegewebige, deciduaähnliche Platte, die Drüsendeckschicht, welche von den Drüsen durchbohrt wird. Erst unterhalb derselben finden sich die Fundusabschnitte der stark geschlängelten Drüsen, deren Epithel hier fast unverändert ist; sie bilden

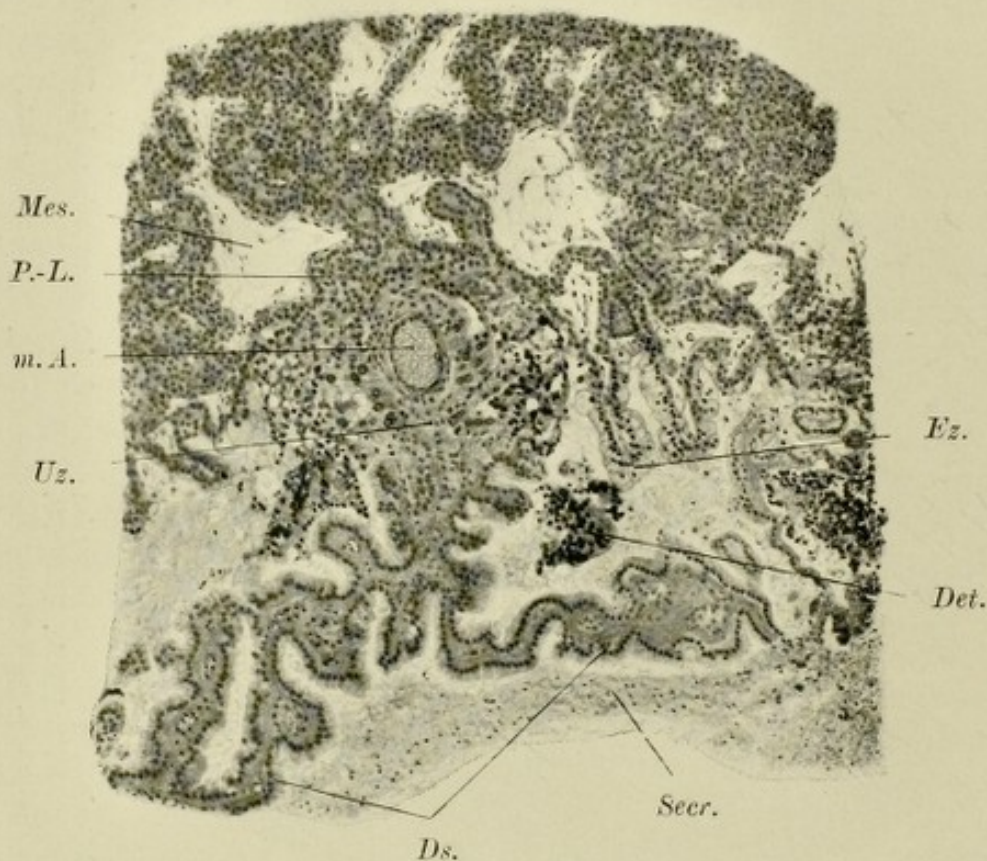


Fig. 95.

Übergang einer mütterlichen Arterie in das Placentarlabyrinth beim Hund (Größe des Embryo 42 mm Scheitel-Steißlänge). Sublimat-Essigsäure. Vergr. 80. *Det.* = Detritus, aus mütterlichem Gewebe stammend (Embryotrophe), *Ds.* = Drüsenseptum, *Ez.* = Epithelzellen der basalen (äußeren) Labyrinthfläche, *m. A.* = mütterliche Arterie, *Mes.* = Mesoderm des Chorion, *P.-L.* = epitheliale Placentarlamellen, *Secr.* = Drüsensecret (Embryotrophe), *Uz.* = Umlagerungszone am Eintritt eines mütterlichen Gefäßes in das Placentarlabyrinth.

die Schicht der Drüsenknäuel oder die tiefe Drüsenschicht. Auf diese folgt sofort die Muscularis uteri. Drüsendeckschicht und tiefe Drüsenschicht bleiben bei der Geburt erhalten und können zusammen als subplacentäre Schicht bezeichnet werden.

Vom Chorionmesoderm gehen mesodermale Fortsätze, die Bindegewebskerne der „Zotten“ mit den fötalen Gefäßen, in das Placentarlabyrinth ab (vergl. den Horizontalschnitt durch die ähnlich gebaute

Placenta der Katze Fig. 102); nur sind beim Hund die Epithelmassen plumper und weniger regelmäßig begrenzt, und die Bindegewebskerne

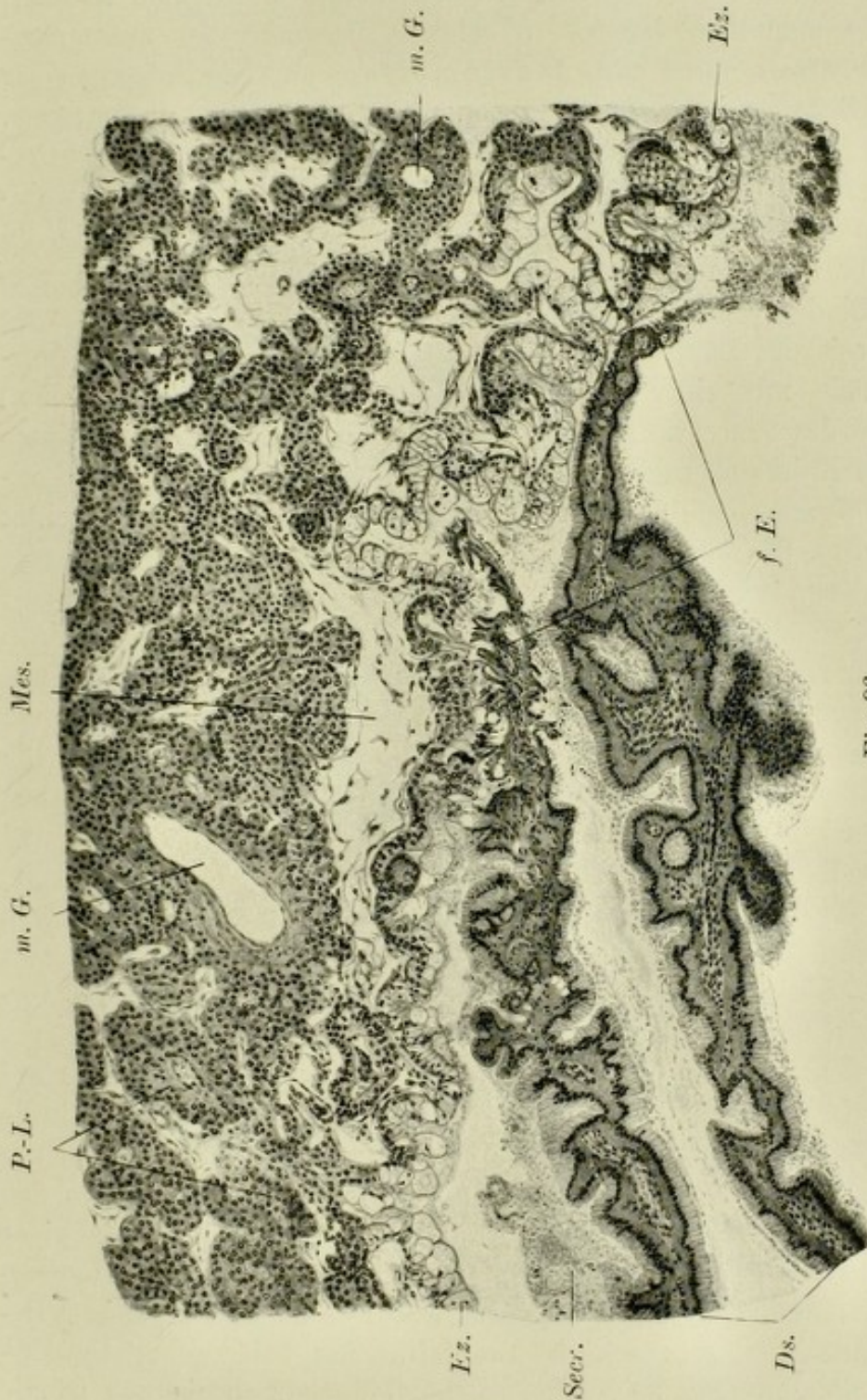


Fig. 96.

Verhältnis des Placentarlabyrinthes zu den Drüsensepten in der Hundeplacenta. Objekt der Fig. 95. Vergr. 90.
Ds. = Drüsensepten, *f. E.* = freie, epithellose Enden der Drüsensepten, *Ez.* = Epithelzellen der äußeren Labyrinthfläche, durch resorbiertes Drüsensekret (*Secr.*) stark gebläht, *m. G.* = mütterliche Gefäße, *Mes.* = Mesoderm des Chorion, *P.-L.* = Placentarlamellen.

sind nicht rundlich, sondern mehr plattgedrückt. Im ganzen sehen beim Hunde Flachschnitte nicht wesentlich anders aus als die Quer-

schnitte, z. B. Fig. 96. Zwischen diesen Bindegewebskernen liegen die Epithelmassen des Placentarlabyrinthes, welche die Zwischenräume, mit Ausnahme des für die mütterlichen Gefäße bestimmten Raumes, vollständig ausfüllen. Sie bilden schmale untereinander zusammenhängende Blätter, die Placentarlamellen, und bestehen aus einer kontinuierlichen vielkernigen Protoplasamasse ohne Zellgrenzen, einem Syncytium. In dasselbe sind die Verzweigungen der mütterlichen Gefäße, die durchwegs nur aus einem einfachen, aber wohl erhaltenen Endothelrohr bestehen, ringsum eingeschlossen. (Fig. 96 und Fig. 101 von der Katze.) Nur gelegentlich kommen noch vereinzelte Bindegewebszellen in Begleitung dieser Endothelrohre vor; an der Basis des Labyrinthes finden sich auch noch stärkere mütterliche Gefäße mit einer Muscularis. An der basalen (mütterlichen) Oberfläche des Placentarlabyrinths nehmen die Zellen des Syncytiums deutlichen Epithelcharakter an, lassen Zellgrenzen erkennen und erscheinen durch resorbiertes Drüsensekret (Embryotrophe) mächtig gebläht (Fig. 95 und 96). Diese basale Oberfläche ist gegen die weiten Drüsenräume der spongiösen Schichte gerichtet.

Es sind also keine freien isolierbaren Zotten im Placentarlabyrinth vorhanden, sondern nur Blätter von Syncytium mit eingeschlossenen mütterlichen Gefäßen, die foetale Bindegewebskerne umgeben und untereinander vielfach, wirklich labyrinthisch, zusammenhängen. Die zwischen den Gefäßsystemen zum Austausch gelangenden Stoffe haben das mütterliche Endothel, das Syncytium, das fötale Bindegewebe und das fötale Endothel zu durchdringen.

Die spongiöse Schicht besteht aus den enorm erweiterten Drüsenräumen, deren Zwischenwände zu ganz dünnen Platten geworden sind. Meist endigen diese Platten mit freien Rändern, die ihr Epithel verloren haben und Degenerationserscheinungen des Bindegewebes zeigen. Diesen freien Rändern liegt dann das Chorionepithel unmittelbar auf (Fig. 96). In den Zwischenwänden der Drüsen verlaufen aber auch die für das Placentarlabyrinth bestimmten mütterlichen Gefäße. An diesen Stellen ist das Labyrinth an die spongiöse Schicht befestigt, so daß die Drüsenwände hier wie Mesenterien fungieren. In der Nähe eines solchen Gefäßübertrittes stößt dann das Drüsenepithel und das mütterliche Bindegewebe an das Syncytium, wobei es zu mannigfaltigen Degenerationen und gegenseitiger Durchdringung heterogener Gewebs-elemente kommt (Fig. 95). Eine solche Gewebsdurchdringung ist als Umlagerungszone zu bezeichnen (Strahl). Den Inhalt der Drüsenräume bildet reichliches Sekret, das bei der Fixierung feinkörnig ge-

rinnt, mit Fettkörnchen, die auch in den Epithelzellen massenhaft enthalten sind. In die offenen Drüsenräume hängt die basale Fläche des Placentarlabyrinths hinein (Fig. 94 und 96). Bei der Geburt erfolgt die Lösung der Placenta entweder in der spongiösen Schicht, wobei die dünnen Scheidewände der Drüsen durchrissen werden, oder an der Grenze zwischen fötalen und mütterlichen Geweben, wo ohnehin, mit Ausnahme der Stellen des Gefäßübertrittes, nur Aneinanderlagerung besteht. Dort löst sich die Placenta späterer Stadien auch bei Präparation fixierter Stücke sehr leicht ab. Die Regeneration der Uterusschleimhaut nach der Geburt erfolgt von der subplacentären Schichte und vom Placentarrande her, verläuft aber, unter Ausstoßung des in den Epithelzellen enthaltenen massenhaften Fettes, zum Teil auch unter Abfall der Zellen selbst, ziemlich langsam.

Eine große Rolle spielt das extravasierte mütterliche Blut. Es bildet an den beiden freien Rändern der ringförmigen Placenta einen breiten, kontinuierlichen randständigen Gürtel, der zwischen Uteruswand und Chorion liegt (Fig. 94 und 103), und in dem der Blutfarbstoff in eigentümliches, dunkelgrünes Pigment (Hämochlorin nach Meckel) umgewandelt ist, den „grünen Saum“ der Hundeplacenta (das Randhämatom nach Bonnet). Auch auf der Oberfläche der gürtelförmigen Placenta kommen solche grüne Blutextravasate, „grüne Inseln“ (Labyrinth-Haematome nach Bonnet), vor. Zusammenfassend sind alle diese Extravasate nach Bonnet als *embryotrophische Placentarhämatome* zu bezeichnen. In diese geronnene und zerfallende Blutmasse, die am Rande der Placenta basal von erhaltenem mütterlichem Epithel begrenzt ist, tauchen reichlich Chorionzotten ein, welche mit ihrem Epithel die Zerfallprodukte aufnehmen (Fig. 94). Von mancher Seite (Duval) wird übrigens angenommen, daß das Blut direkt in das fötale Syncytium hinein ergossen werde. Strahl und Bonnet sind der Ansicht, die oben vertreten ist, daß das Blut zwischen Uteruswand und Chorion liege. Allerdings erfolgt der erste Bluterguß in der Regel in mütterliches Gewebe (Bonnet); später aber, bei neuen Nachschüben der Blutung, wird das Chorion abgehoben, so daß es nur die Begrenzung der Blutmasse bildet. Dabei dehnt sich das Randhämatom im Laufe der Gravidät gegen die Placenta selbst aus und bezieht immer neue Drüsenkammern der spongiösen Schicht in sich ein.

Bei der **Katze**, für welche eingehendere Untersuchungen aus jüngster Zeit fehlen, verläuft die Placentation im wesentlichen offenbar ganz ähnlich. Die Wucherung des Chorionepithels und die Zerstörung des

Uterusepithels sowie die Resorption desselben durch das Chorion-epithel ist sehr ausgesprochen. (Fig. 98). An dieser Figur ist auch die Umwandlung des Uterusepithels in Symplasma (mit intensiv gefärbten, verklumpten, dicht gelagerten Kernen) und die deciduale Veränderung des Uterusbindegewebes dargestellt. In solchen jungen

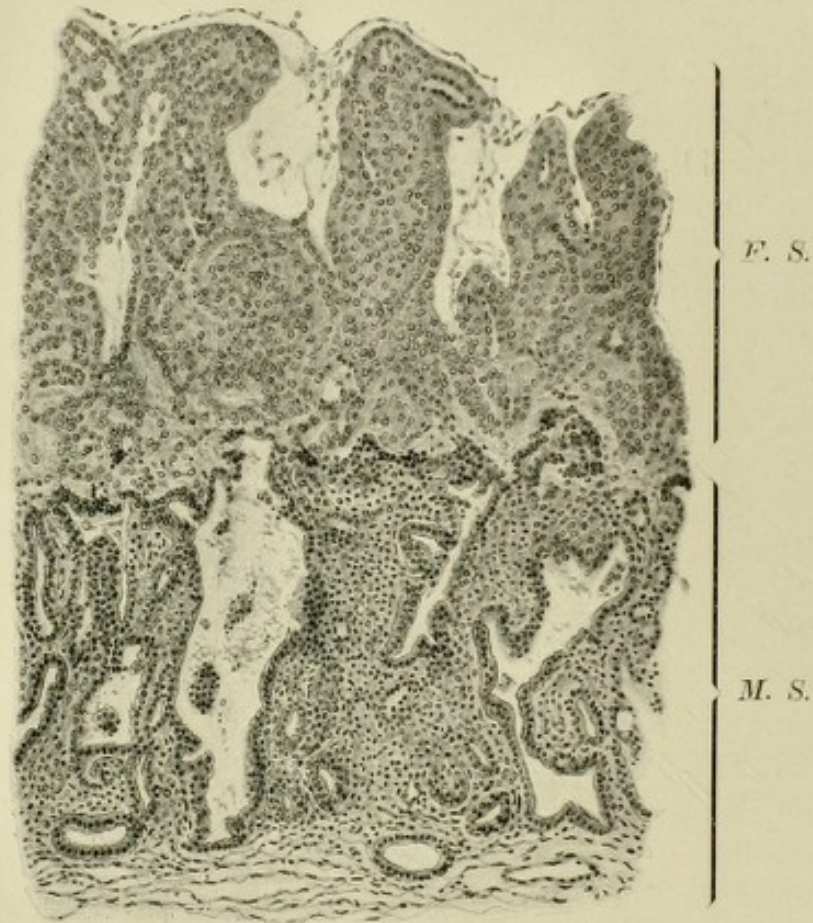


Fig. 97.

Querschnitt der Placenta eines Katzenembryos von 8 mm gr. Länge. Zenker-Formol. Vergr. 80.

F. S. = Foetale Schicht (Placentalabyrinth), *M. S.* = mütterliche Schicht (Drüsen-schicht). Zwischen beiden die Umlagerungszone.

Stadien (Fig. 97) haben die verhältnismäßig plumpen Wucherungen des Chorion am Querschnitt ungefähr dieselbe Höhe wie die spongiöse Drüsen-schicht. Später wird die Drüsen-schicht durch weitere Resorption der Drüsenscheidewände viel niedriger, das Placentalabyrinth nimmt an Dicke bedeutend zu (Fig. 99 und 100). Leichter als an der Hundeplacenta gewinnt man hier den Eindruck, daß die Bonnet'sche Auffassung der Zellschicht, welche die mütterlichen Gefäße im Placental-

labyrinth umgibt (Fig. 101), als mütterliches Symplasma conjunctivum berechtigt sei. Namentlich ist in der Gegend der Umlagerungszone der Übergang des Bindegewebes der Drüsenscheidewände in diese Schichte ziemlich leicht zu verfolgen. Auch in Fig. 98 ist die histologische Ähnlichkeit der Decidua mit dem Trophoblasten und ihr teil-

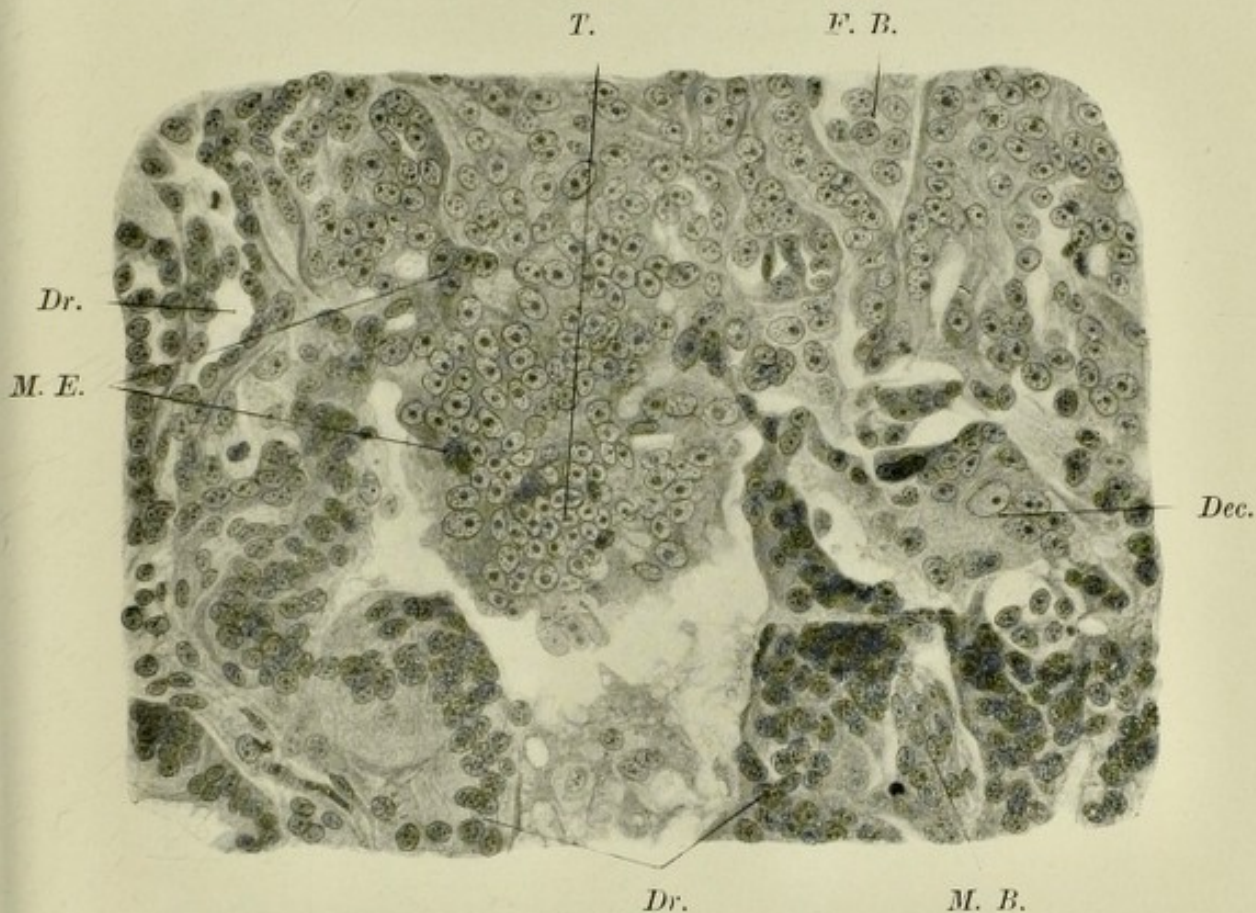


Fig. 98.

Aus demselben Schnitt wie Fig. 97. Umlagerungszone der Placenta (Katzenembryo von 8 mm gr. Länge). Vergr. 350.

Dr. = Uterusdrüsen, zum Teil von Embryotrophe erfüllt, *F. B.* = Foetales Bindegewebe (Mesoderm), *M. B.* = mütterliches Bindegewebe, *M. E.* = mütterliche Epithelzellen, im Trophoblast untergehend, an der Grenze desselben vielfach in Symplasma verwandelt, *T.* Trophoblast, *Dec.* = mütterliche, trophoblastähnliche Deciduazellen.

weiser Anschluß an die Trophoblastmassen nachweisbar. (Im Bilde rechts.) Übrigens fehlt bei der Katze die starke Erweiterung der basalen Drüsenabschnitte, und damit ist die spongiöse Schichte weniger deutlich als beim Hund. Eine Drüsendeckschicht und eine tiefe Drüsenschicht wird nicht gebildet. Im Drüsensfundus verschmelzen die Zellen teils zu Symplasmen, teils zerfallen sie und erfüllen zusammen mit

Leukocyten das Lumen. Auch hier wird der Drüseninhalt durch die Chorionzotten resorbiert. Diese selbst sind etwas anders angeordnet als beim Hund, so daß die Unterscheidung der Placentarlabyrinthe auch am Schnitt möglich ist. Namentlich sind die Syncytiumblätter

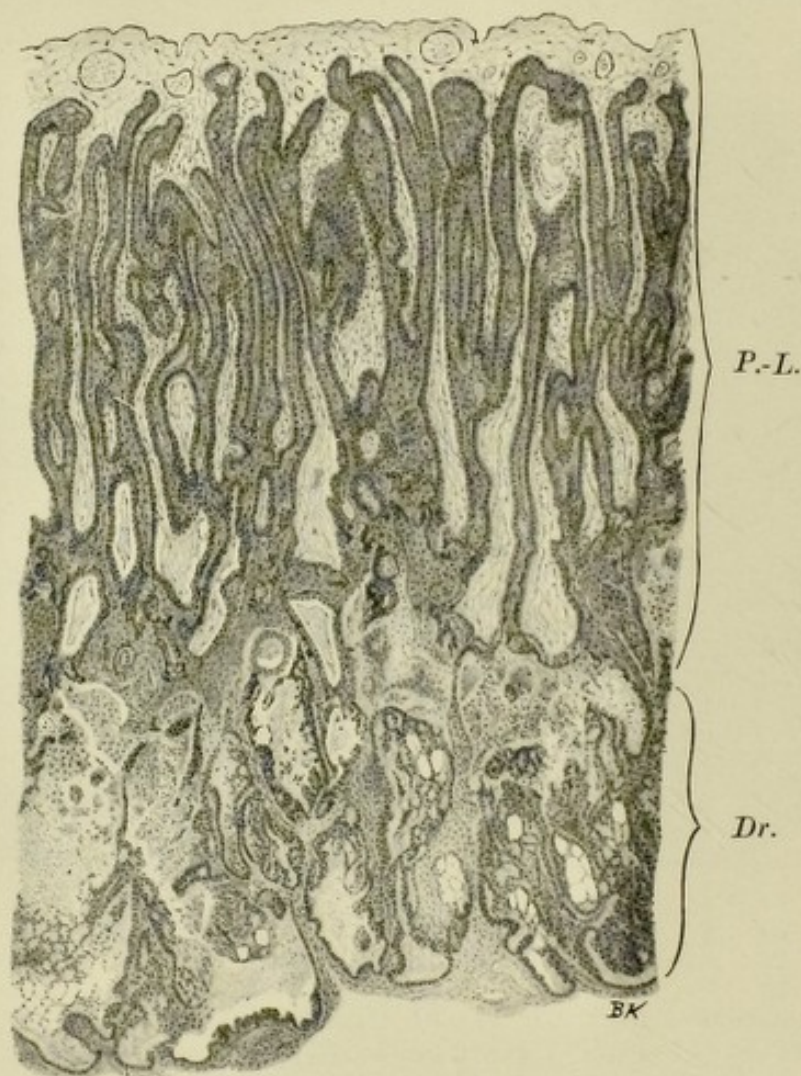


Fig. 99.

Placenta eines Katzenembryo von 20 mm gr. Länge. Zenker-Formol. Vergr. 40. *Dr.* = Drüsenschicht, *P.-L.* = Placentarlabyrinth. Zwischen beiden die Umlagerungszone.

bei der Katze etwas schmaler und etwas regelmäßiger angeordnet. (Fig. 102.) Auch ist bei der Katze die Trennung zwischen Placentarlabyrinth und Drüsenschicht in späteren Stadien weniger scharf als beim Hund, es bleibt eine Art Umlagerungszone mit Gerinnung und Fibrinbildung erhalten (Fig. 99 und 100). Die Blutextravasate haben eine viel

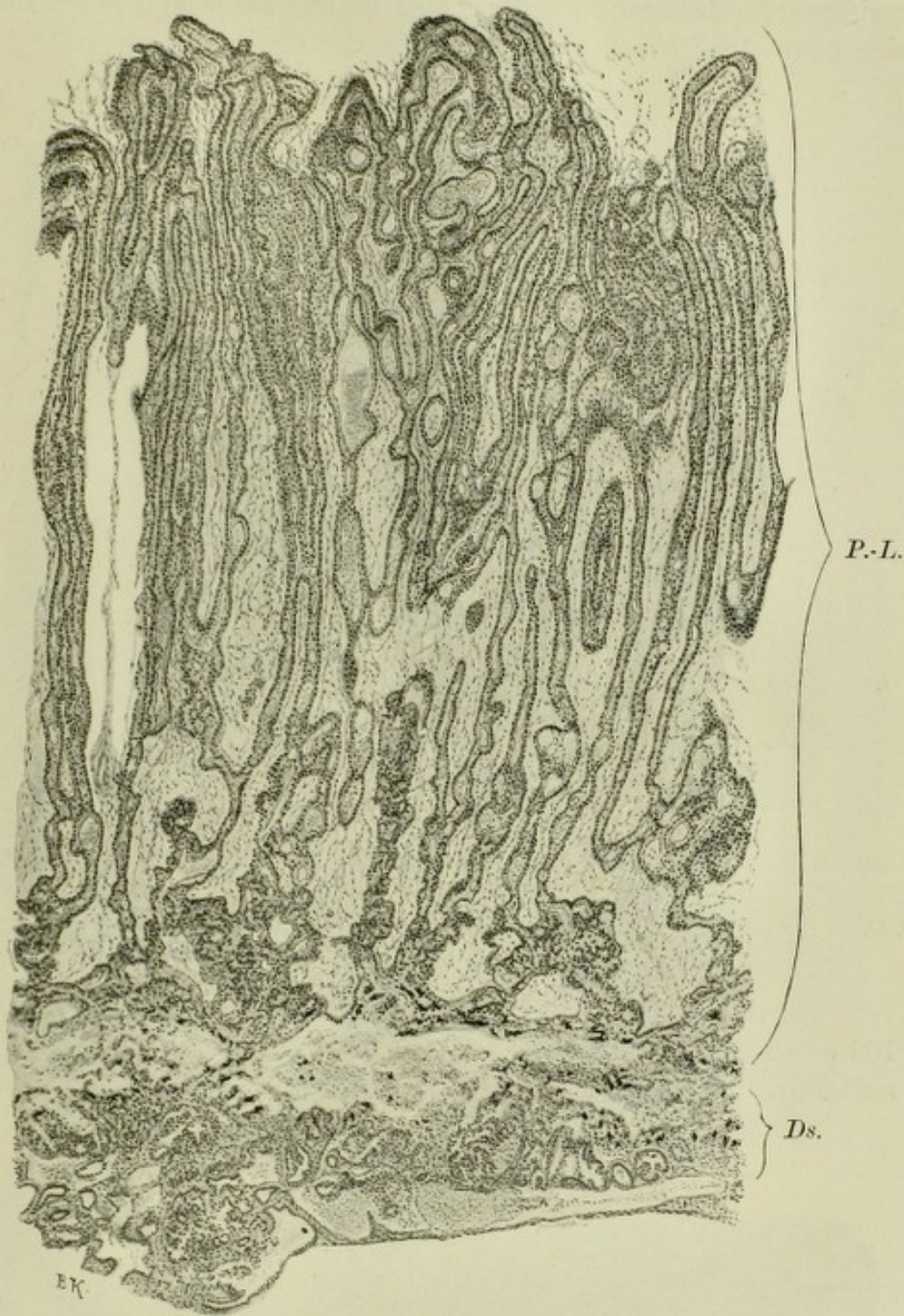


Fig. 100.

Querschnitt durch die Placenta der Katze in der Mitte der Gravidität. Länge des Embryo 5 cm. Pikrinsublimat. Vergr. 40.

Ds. = Drüsen-schicht, *P.-L.* = Placentarlabyrinth. Zwischen beiden die Umlagerungszone.

Grosser, Eihäute und Placenta.

geringere Ausdehnung, behalten eine braune Farbe und beschränken sich hauptsächlich auf die erste Hälfte der Gravidität.

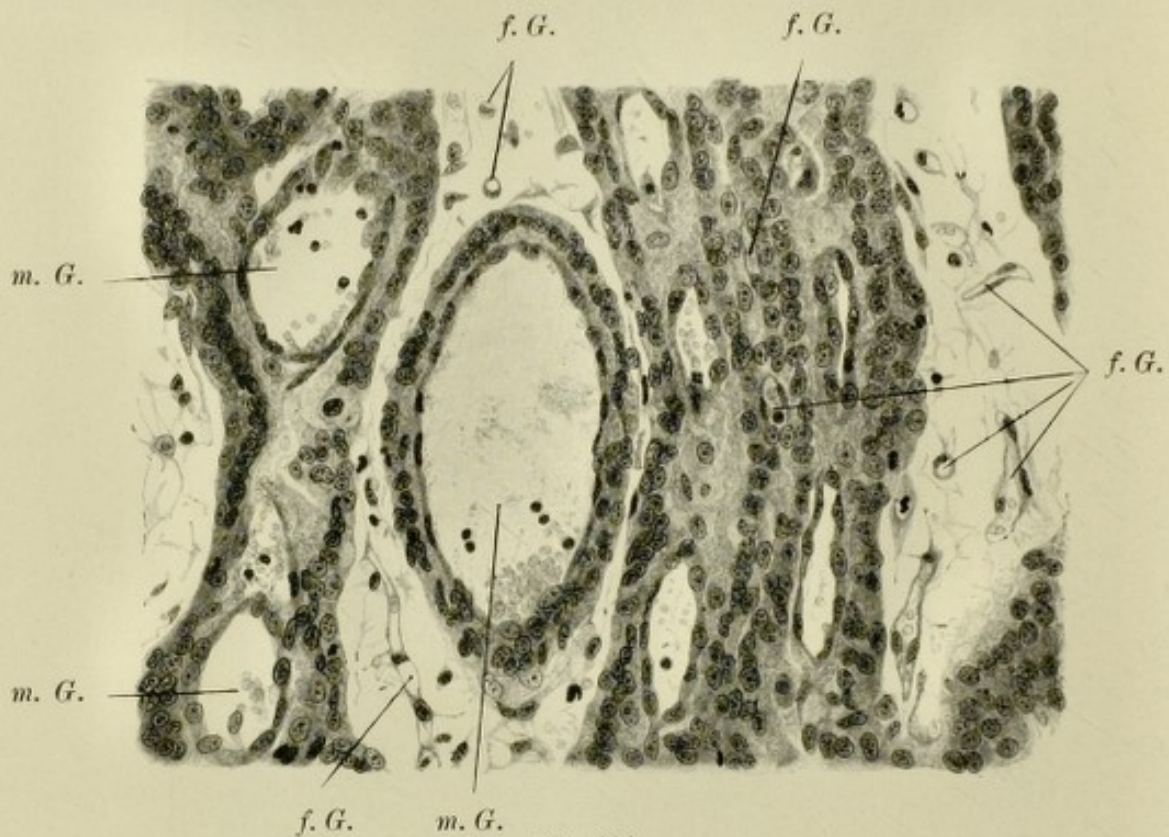


Fig. 101.

Detail aus dem Zentrum des Placentarlabyrinthes von Fig. 100. (Katzenembryo von 5 cm.) Vergr. 300.

f. G. = foetale Gefäße, *m. G.* = mütterliche Gefäße mit Endothel, von Syncytium umgeben.

Bei der Eröffnung des reifen Fruchtsackes eines Carnivoren (Fig. 103 und Tafel V, Fig. 37) gelangt man neben der ringförmigen Placenta, nach Durchtrennung der Uteruswand mit ihrem wohl erhaltenen Epithel,



Fig. 102.

Flachschnitt durch das Placentarlabyrinth eines Katzenembryo von 20 mm gr. Lg. (Placenta der Fig. 99.) Zenker-Formol. Vergr. 40.

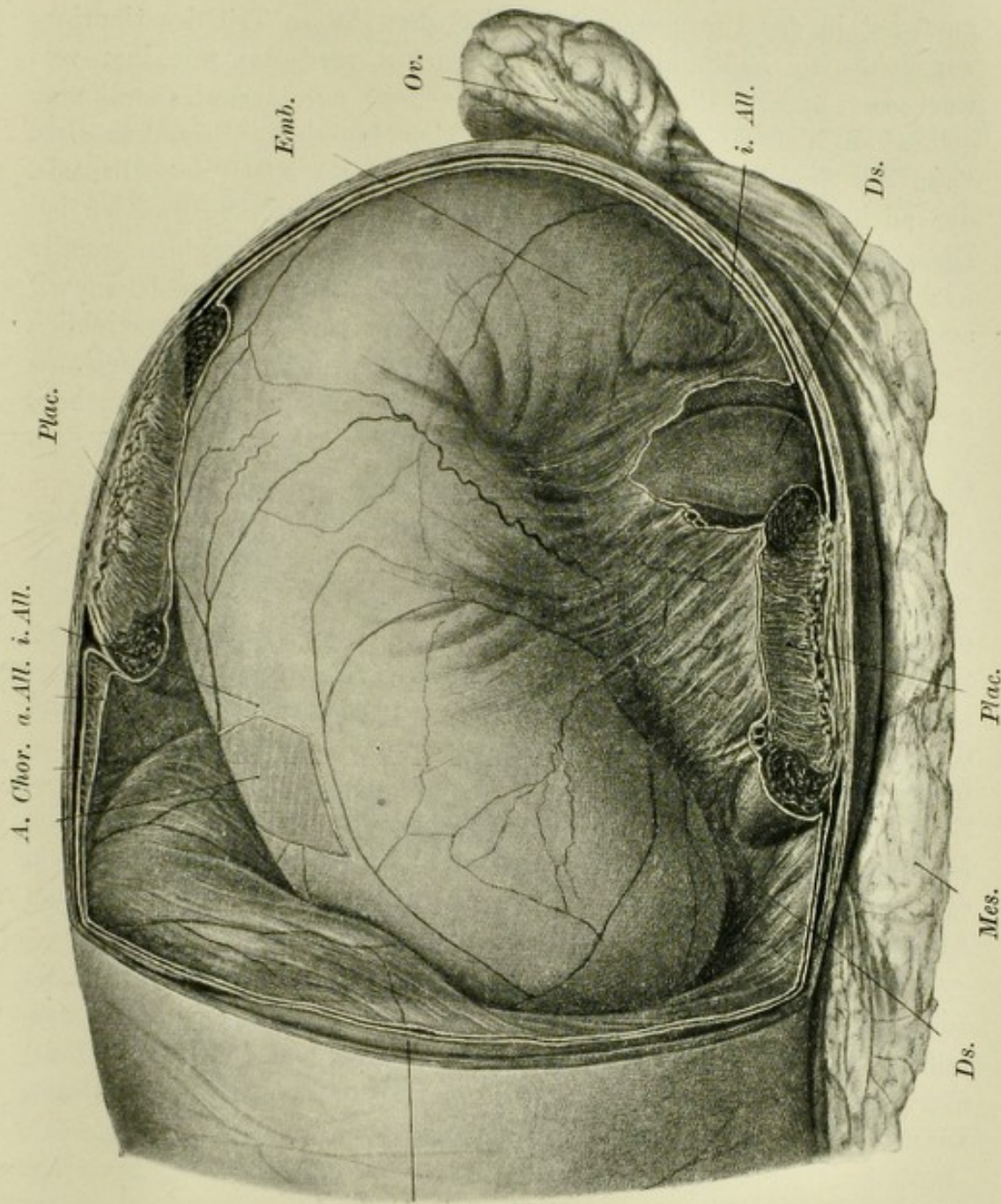


Fig. 103.

Nabezu reifer Fruchtsack vom Hund. Etwas vergrößert.

A. = Amnion (durch Entfernung eines Stüekes der Allantois bloßgelegt), *a. All.* = äußeres Allantoisblatt, *Chor.* = *S.* = Chorion laeve, *Ds.* = Dottersack, *Emb.* = Kopf des Embryo, von Amnion und innerem Allantoisblatt bedeckt, *i. All.* = inneres Allantoisblatt, *Mes.* = Mesometrium, *Ov.* = Ovarium, *Plac.* = Placenta, *S.* = Schleimhautseptum zwischen zwei Fruchtsäcken (unvollständig).

Vgl. auch das Schema Tafel V, Fig. 37.

zunächst in das Uteruscavum und hat den glatten Teil des Chorions vor sich. Bei Eröffnung des Chorionsackes wird das mit ihm verwachsene äußere Blatt der Allantois mit durchtrennt, und man gelangt in den Hohlraum der Allantois. Innerhalb desselben liegt dann der Amnionsack, mit welchem das innere Blatt der Allantois, das auch Gefäße zur Ernährung des Amnion führt, verwachsen ist. Die ringförmige Placenta selbst löst sich, wie beschrieben, relativ leicht von der Uteruswand ab. An der mesometralen Seite finden wir auch noch in vorgeschrittenen Stadien der Gravidität den reichlich vaskularisierten, nach der Längsachse des Uterus in zwei Zipfel ausgezogenen Dottersack, der von der Allantois nicht mit umwachsen wird, sondern, wie schon eingangs betont, an der Außenseite mit dem Chorion verbunden bleibt.

Beim Hunde beträgt die Tragzeit 58—62 Tage, bei der Katze etwa 65 Tage.

Auch andere Carnivoren-Placenten stimmen in ihrem Bau mit den eben beschriebenen prinzipiell überein. Die Blutextravasate erreichen aber bei ihnen oft eine noch viel bedeutendere Größe. Sie bilden ausgedehnte Blutbeutel, namentlich bei der Fischotter und dem Dachs. Bei den Musteliden ist die Placenta nach Strahl in früheren Stadien gürtelförmig, wird aber später durch Atrophie des Zwischengewebes in zwei scheibenförmige Placenten geteilt. Für die Musteliden betont Strahl ganz besonders das teilweise Erhaltenbleiben des syncytial umgewandelten Uterusepithels und seine Teilnahme am Aufbau des Placentarlabyrinthes.

Zusammenfassend muß für die Carnivoren-Placenten nochmals betont werden, daß bei ihnen die Embryotrophe (in Form von zerfallenden mütterlichen Geweben, Drüsensekret und Blutextravasaten) eine ganz außerordentlich große Rolle spielt und die Ernährung durch Diffusion gelöster Stoffe vielleicht übertrifft.

Literatur.

- Assereto, L., Sopra una particolarità di stuttura delle cellule epiteliali cilindriche dell' ectoderma del corion nella placenta della gatta. Boll. Soc. Med. Chir. Pavia 1905.
- , Recherche sul grasso nella placenta. Arch. di Ostet. e Ginec. 13. 1906.
- Bauer, F., Der puerperale Uterus des Frettchens. Anat. Hefte Bd. 15, 1900.
- Bonnet, R., Beiträge zur Embryologie des Hundes. Zweite Fortsetzung. Anatom. Hefte, Bd. 20, 1903.
- , Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte, Berlin 1907.

- Melissenos, C., Über die Fettkörnchen und ihre Bedeutung in der Placenta bei den Nagern und bei der Katze. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 67, 1906.
- Schoenfeld, H., Contribution à l'étude de la fixation de l'oeuf des mammifères dans la cavité utérine, et des premiers stades de la placentation. Archives de Biologie, Tome 19, 1903. (Vorläuf. Mitth. in Annales Soc. Méd. Gand. 1903.)
- Strahl, H., in Hertwigs Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbelthiere, Bd. I, Teil 2, Jena 1902. (Dasselbst auch die ältere Literatur.)
- Strahl, H., Der puerperale Uterus der Hündin. Anat. Hefte Bd. 5, 1895.

b) Placenta discoidalis.

In dieser Gruppe sind die wichtigsten und meist untersuchten Placenten vereinigt. Es gehören hieher die Nager, Insectivoren und Chiropteren, der schon mehrfach genannte Halbaffe Tarsius, die Affen und der Mensch. Das Uterusepithel geht, wenigstens nach den Angaben der überwiegenden Mehrzahl der Untersucher, zugrunde, entweder sofort bei der Implantation oder nachdem es einige Zeit bestanden und selbst Proliferationserscheinungen gezeigt hat (z. B. einzelne Insectivoren, wie Sorex). Regelmäßig scheint überdies das Endothel der mütterlichen Gefäße zugrunde zu gehen, das mütterliche Blut zirkuliert in Räumen, die nur von fötalen Elementen, syncytial veränderten Abkömmlingen des Chorionectoderms (Syncytiotrophoblast), umgeben sind. Hier übernimmt also das fötale Syncytium die gerinnungshemmende Eigenschaft, die sonst dem Gefäßendothel innewohnt. Die Form der mütterlichen Blutbahnen ist aber eine sehr wechselnde; von engen capillarartigen Kanälen, wie bei der Mehrzahl der Formen, bis zu einem weiten, die ganze Placenta durchsetzenden Raume, dem intervillösen Raum, in welchen die Chorionzotten frei hineinhängen, wie bei den Affen und dem Menschen, finden sich hie und da Übergänge (pag. 97). Die Ernährung erfolgt hauptsächlich durch Stoffaustausch zwischen den Kreisläufen; die direkte Aufnahme von Schleimhautsekreten oder zerfallenden mütterlichen Geweben kommt zwar in den Anfangsstadien wahrscheinlich allgemein vor, spielt aber in der späteren Graviditätszeit im Placentarbereich selbst höchstens bei Talpa eine Rolle. Außerhalb des Placentarbereiches wird Embryotrophe bei zahlreichen Formen während der ganzen Gravidität durch die Eihäute aufgenommen, so durch den Dottersack bei den Nagern, durch das Chorion laeve bei den Chiropteren. Bei den höchsten Formen (Affen und Mensch) entfällt diese paraplacentäre Ernährung (vgl. pag. 93).

1. Nagetiere.

Die Placenten der Nagetiere gehören zu den am meisten untersuchten und werden wohl auch mit Rücksicht auf die leichte Zugänglichkeit des Objektes noch fernerhin vielfach Gegenstand der Unter-

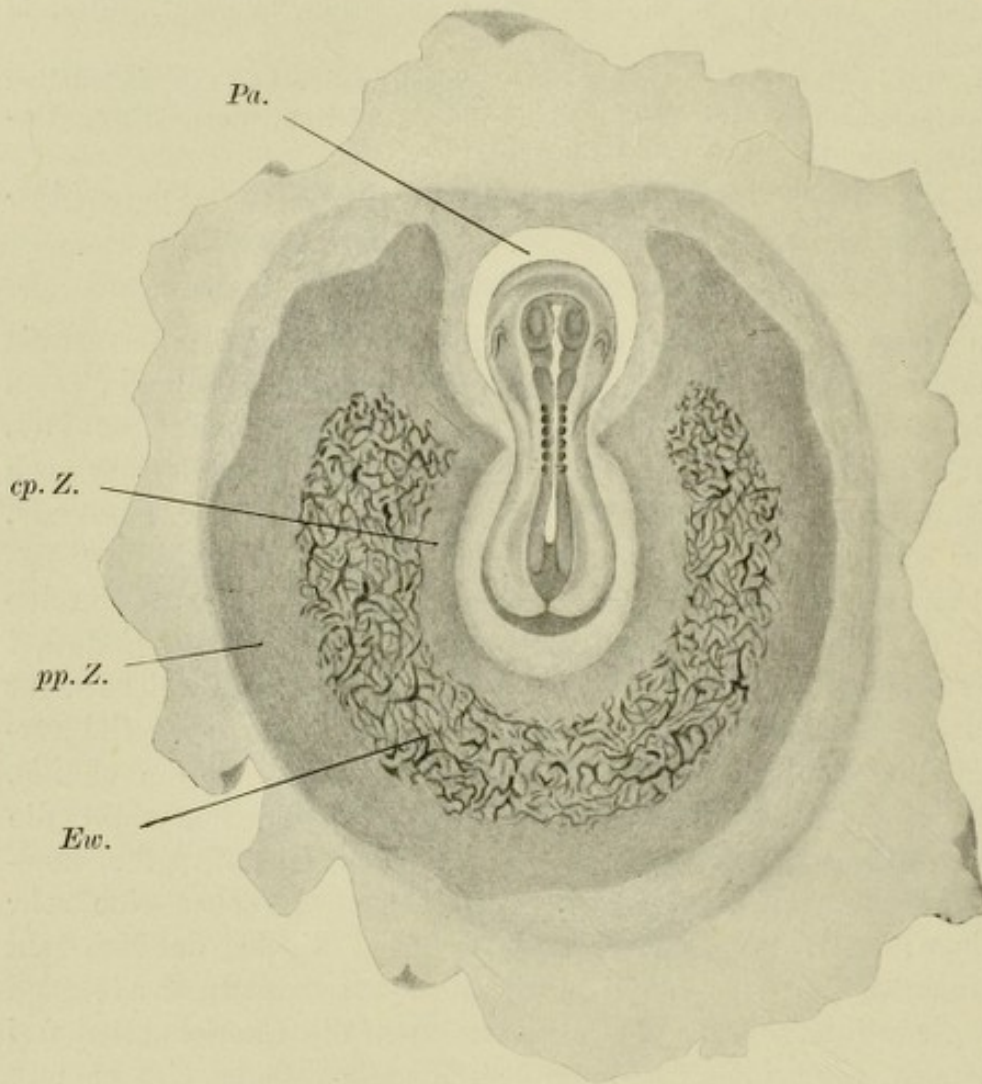


Fig. 104.

Kaninchenembryo mit 5 Urwirbeln und Fruchthof. Nach Van Beneden und Julin (1884).

Ew. = Ectodermwulst (Placentarzone), *Pa.* = Proamnion, *cp. Z.* = centropalcentäre Zone, *pp. Z.* = peripalcentäre Zone (einwärts, resp. auswärts vom Ectodermwulst).

suchung und des experimentellen Studiums bleiben. Mit Rücksicht hierauf mag eine etwas eingehendere Darstellung derselben wünschenswert erscheinen.

Wie bei der Keimblattbildung läßt sich auch bei der Placentation innerhalb der Ordnung der Nagetiere eine Reihe von Typen

unterscheiden. Die Leporiden, Muriden und Subungulaten zeigen je ihre eigenartige Implantation, und auch die fertigen Placenten lassen sich an mancherlei besonderen Charakteren erkennen. Auch die hier nicht näher behandelten Placenten exotischer Nagetiere besitzen vielfach besondere Merkmale. Im Prinzip aber weisen die reifen Placenten Übereinstimmung des Baues auf.

Beim **Kaninchen** lassen sich im Uterus schon vor der Implantation sechs ziemlich regelmäßige Längswülste oder Falten der Schleimhaut unterscheiden: zwei liegen an der mesometralen Seite (vgl. pag. 52 Anm.) und liefern die mütterliche Placenta; sie werden auch mütterliche *Kotyledonen* oder *Placentarwülste* genannt. (Daher die zweilappige Form der reifen Placenta.) Die zwei lateralen werden (nach Minot) als *Peri-placenta*, die zwei antimesometralen als *Ob-placenta* bezeichnet.

Die Placentabildung beginnt einerseits im Bereiche der erstgenannten mesometralen Wülste mit Verdickung derselben, andererseits an der Keimblase mit Wucherung des Ectoderms. Diese erfolgt im Bereiche des dunklen Fruchthofes, zu beiden Seiten des Embryo, entsprechend dessen hinterer Hälfte, in Form von zwei sichelförmigen, bald hinter der Embryoanlage sich hufeisenartig verbindenden Verdickungen des Chorionectoderms (Fig. 104; Ectodermwulst nach Kölliker, ectoplacentäres Hufeisen nach Van Beneden, Wucherung des Trophoblastes nach Hubrecht). Diese verdickte Stelle überzieht sich mit einer syncytialen Schicht, die aus zusammenfließenden Ectodermzellen hervorgeht. Gleichzeitig verschwinden im Uterusepithel die Zellgrenzen, dieses verwandelt sich in ein zunächst noch Flimmerhaare tragendes Symplasma. Im Verlaufe des achten Graviditätstages heftet sich das Ei im Bereiche seines Ectodermwulstes mittels seines syncytialen Überzuges an die beiden mesometralen Uteruswülste. Dabei wird zunächst der Flimmersaum des Uterusepithels, dann dieses selbst zerstört oder, wenigstens zunächst, in die Drüsenmündungen zurückgedrängt; die Drüsen werden hiedurch verschlossen (Fig. 105).

Diese Art der Anheftung an zwei besondere Schleimhautfalten bedingt es, daß die Embryonalanlage in die Rinne zwischen den beiden zu liegen kommt und den nötigen freien Raum für die weiteren Faltungsprozesse im Embryonalbereich, namentlich für die Ausbildung der Amnionfalten, zur Verfügung behält (Fig. 105)¹⁾.

¹⁾ In der Tiefe des Spaltes zwischen den beiden Cotyledonen unterhalb der Placenta findet sich daher nach Duval (Fig. 106) anfangs ein

In der Uterusschleimhaut beginnt zu dieser Zeit eine Vermehrung und Erweiterung der Gefäße und die Umwandlung der Bindegewebszellen in der nächsten Umgebung der Gefäße (der Gefäßscheiden) in große glycogenhaltige Zellen. Diese Zellen werden auch als Deciduazellen bezeichnet, ohne denen vom Menschen direkt vergleichbar zu sein, und umgeben namentlich die tiefen Gefäße in mehrschichtiger Lage.

Das fötale Syncytium dringt nun, durch neuen Zuwachs seitens des Chorionepithels fortlaufend verstärkt, teils in die Drüsenräume vor, wobei die Epithelzellen zerstört und wahrscheinlich resorbiert werden, teils in das Bindegewebe, das gleichfalls zerfällt, zum Teil nach vorheriger Bildung von vielkernigen Riesenzellen und Symplassen. Das Syncytium gelangt an die Gefäße, zerstört und resorbiert die glycogen-

haltigen Zellen und schließlich auch das Gefäßendothel, das vorher noch degenerative Erscheinungen (Aufblähung etc.) zeigt. Es finden also auch hier verschiedenartige Pro-

zesse, die in die Kategorie der Embryotropie gehören, statt. Von den

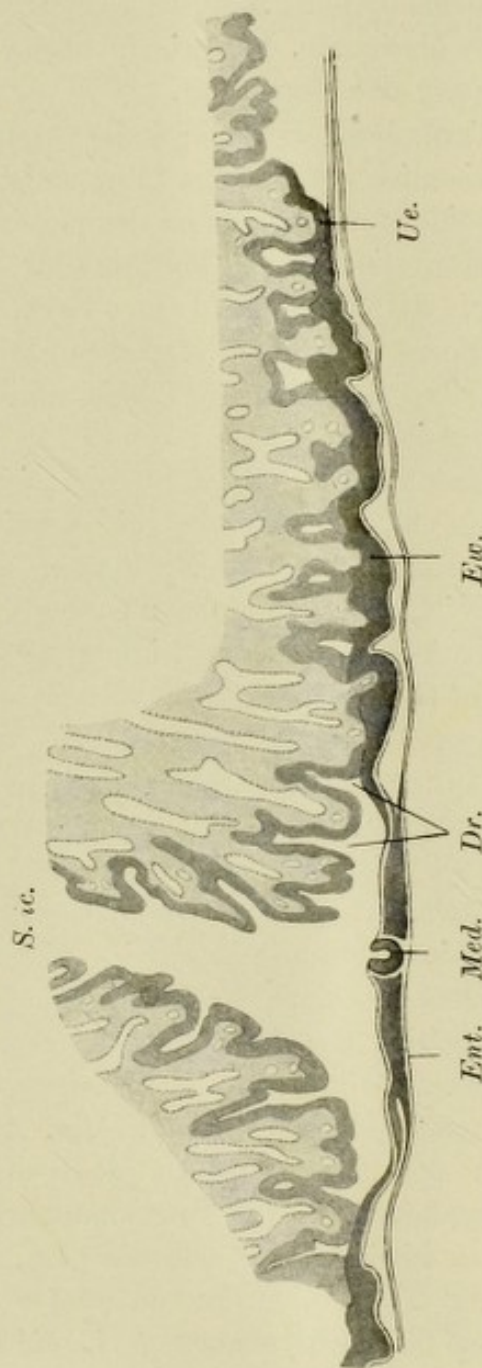


Fig. 105. Eben implantierte, 8½ Tage alte Keimscheibe vom Kaninchen, mit 6 Urvirbeln. Nach Duval, 1889. Vergr. 36.

Dr. = Uterindrüsen, Ent. = Entoderm, Ee. = Ectodermwulst, Med. = Medullarrinne, S. ic. = Sulcus intercotyledonaris, Ue. = Uterusepithel.

Raum, der einem durch die Implantation abgeschnürten Teil des Uteruscavum entspricht (Sulcus intercotyledonaris); dieser Raum ist später nicht mehr nachweisbar.

eröffneten Gefäßen aus wölben sich Buchten, mit mütterlichem Blut gefüllt, in das Syncytium vor, das Blut gräbt sich förmlich in demselben seine Bahnen. Dabei scheinen mütterliche Leukocyten, die nebst-

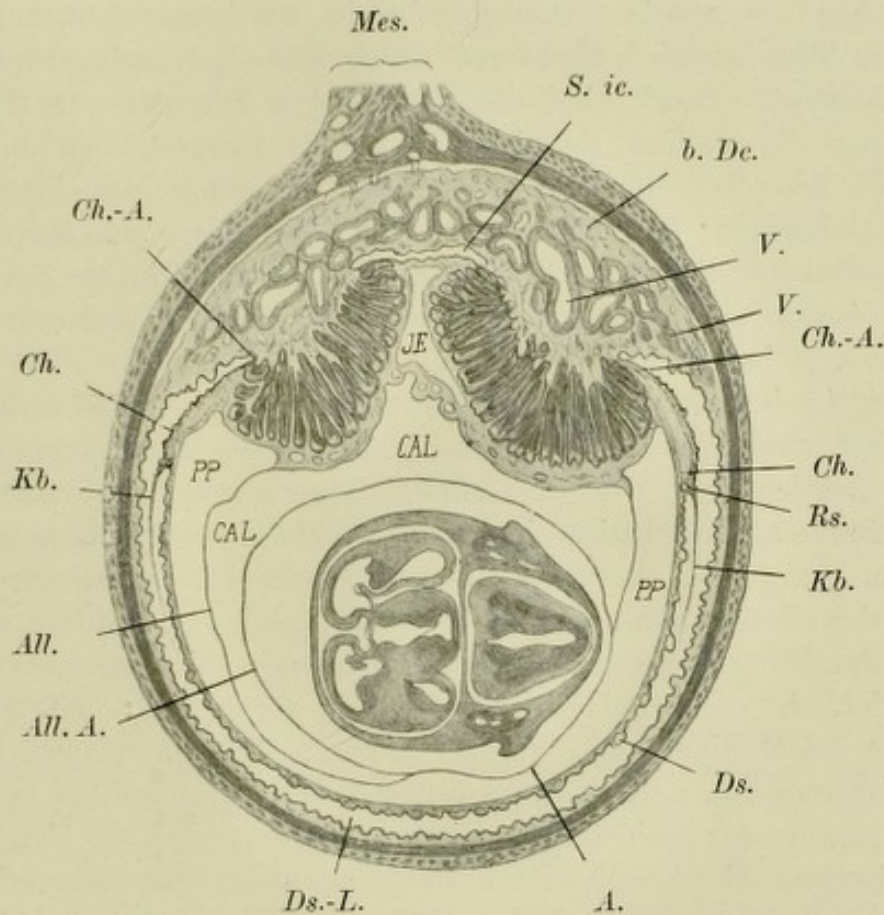


Fig. 106.

Querschnitt durch eine Fruchtkammer vom Kaninchen mit Embryo vom 17. Tage. (Nach Duval 1890.) Vergr. 3. (Bezeichnungen etwas verändert.)

A. = Amnion, All. = Allantois, CAL. = Cavum allantoidis, Ch. = Chorion laeve, Ch.-A. = Ansatz des Chorion laeve an die Cotyledonen, b. De. = basale Deciduaschicht, Ds. = Dottersack, Ds.-L. = Dottersacklumen, IE. = Intercotyledonarhöhle, Kb. = Rest der nur aus Ecto- und Entoderm bestehenden unteren Hälfte der Keimblase, Mes. = Mesometrium, PP. = extraembryonales Coelom, Rs. = Rand-sinus, S. ic. = Sulcus intercotyledonaris, V. = venöse Sinus der mütterlichen Placenta.

bei auch die Wegschaffung eines Teiles der zerfallenden Massen zu besorgen haben dürften, mitzuwirken. Die ganze Zone, in welcher diese Vorgänge sich abspielen, wird als Zwischenschicht oder Umlagerungsschicht bezeichnet.

Die mütterlichen Bluträume innerhalb des Syncytiums erhalten untereinander Zusammenhänge und bilden so ein geschlossenes, kapillarähnliches Netz. Vom neunten Tage an dringt von der fötalen Seite her das choriale Bindegewebe in das Syncytium vor, vom zehnten Tage an wird dieses von Blutgefäßzweigen seitens der Allantois versorgt. Damit sind die wesentlichen Elemente der Placenta gegeben; die weitere Entwicklung betrifft hauptsächlich die fötale Schicht, neue Teile der mütterlichen Schleimhaut werden später nicht mehr einbezogen; die Umlagerungsschicht, die durch die Anwesenheit von zerfallendem mütterlichem Gewebe und von fötalem Syncytium ohne eingewandertes Mesoderm charakterisiert ist, verschwindet bis auf ganz geringe Reste.

Auf seiten der Obplacenta, die, wie erwähnt, der Placenta gegenüberliegt, findet auch eine Anheftung des Eies an die Schleimhaut statt, zeitlich sogar der Placentabildung vorangehend. Schon am siebenten Tag verschmilzt hier das Ectoderm mit dem zum Symplasma gewordenen Uterusepithel und treibt Sprossen in dasselbe, die wohl der Ernährung des Eies dienen. Nach der Haftung an der Placentarstelle ist dann das Ei an zwei gegenüberliegenden Stellen befestigt. In der Obplacenta treten sehr große Zellen auf, „Riesenzellen“ nach Minot, mit enormen Kernen, die nach Schoenfeld vom Chorionectoderm, nach anderen Autoren vom Uterusepithel oder dem Bindegewebe der Schleimhaut stammen; sie verbreiten sich in der Schleimhaut bis in die Nähe der Placenta. Späterhin geht das gesamte Oberflächenepithel des Uterus und auch die oberflächliche Partie der Drüsen mit dem zwischenliegenden Bindegewebe, soweit dieses nicht, namentlich in der Nähe der Placenta, in „Deciduazellen“ umgewandelt ist, zugrunde. Dabei treten ausgedehnte Symplasmen, mit sehr zahlreichen Kernen, die aus dem Uterusepithel stammen, auf. (Fig. 109, rechts an der Uterusinnenfläche, nicht näher bezeichnet.)

Schon in der zweiten Hälfte der Gravidität beginnt aber die Regeneration des Uterusepithels von den Drüsenresten aus; vom Rande der Placenta her schiebt sich das Cylinderepithel unter dieselbe¹⁾, so daß die Placenta eine Art Stiel bekommt, durch welchen

¹⁾ Bei diesem Vordringen des Epithels wird ein Teil der degenerierten und von Fibrin durchsetzten oberflächlichen Schichten des (mütterlichen) Unterbaues der Placenta abgetrennt und bleibt der Unterfläche der Placenta, resp. der Außenfläche des Chorion angelagert, so daß Schnitte der reifenden Placenta Bilder geben, die an das Bestehen einer Decidua capsularis denken lassen könnten. Doch ist diese sekundäre Abspaltung

ihr die Gefäße zugeführt werden. Bei der Geburt wird dieser Stiel durchrissen, und durch die Kontraktion des Uterus wird die Wundfläche so verkleinert, daß sie auch gleich nach der Geburt oft nur schwer mit freiem Auge zu sehen ist. Der Uterus ist damit sofort wieder für eine neue Gravidität bereit; tatsächlich finden wir bei allen Nagern, daß die Weibchen sofort nach dem Wurf wieder belegt werden und konzipieren.

Auch von der Keimblase geht zugleich mit dem Oberflächenepithel des Uterus ein großer Teil zugrunde; es ist der Bezirk, in dem Ectoderm und Entoderm aneinandergelagert bleiben und nicht durch einwachsendes Mesoderm getrennt werden (vgl. pag. 48, Fig. 106 und 109 und Schema Tafel II, Fig. 11 u. Tafel V, Fig. 39). Nur ein Stückchen des Randes dieses Blattes bleibt in der Gegend der Mesodermgrenze (und des Sinus terminalis) erhalten (vgl. unten pag. 141). Bei dieser Auflösung der gegenüber von der Placenta gelegenen Keimblasenwand geht selbstverständlich auch die antimesometrale Haftung der Keimblase an der Obplacenta zugrunde.

Auch die Darstellung der Kaninechenplacentation schließt sich wie die der Carnivorenplacentation an die Ergebnisse Schoenfelds an. Aber auch hier gilt betreffs des Uterusepithels, was bei den Carnivoren gesagt wurde. Duval und Opitz vertreten eine mit der vorgetragenen im wesentlichen identische Anschauung; auch Marchand und Maximow leugnen die Beteiligung des Uterusepithels, die Strahl annimmt, doch läßt der erstere das fötale Syncytium zunächst zugrunde gehen und das definitive aus dem nichtsyncytialen Ectoderm und dem mütterlichen Gefäßendothel hervorgehen, während nach Maximow nur an der Oberfläche der Placenta die Gefäßwand rein fötal sein, in der Tiefe aber noch Endothel enthalten soll.

Eröffnen wir einen Uterus in späteren Stadien der Gravidität von der antimesometralen Seite her (Fig. 107), so stoßen wir nach Durchtrennung der Schleimhaut (mit regeneriertem Epithel) zunächst auf die Epithelfläche des nach außen umgestülpten Dottersackes (pag. 75), der ein wohlentwickeltes Gefäßnetz (*Vasa omphalo-mesenterica*) besitzt. Die Gefäße gehen von einem Punkte der Kuppe des Sackes radiär ab; dieser Punkt markiert die Ansatzstelle des obliterierten Ductus omphalo-entericus (Dottersacknabel). Am Rande des Dottersackes, der durch den Sinus terminalis markiert wird, anastomosieren die Dottersackgefäße mit denen der Allantois. Die Oberfläche des Sackes

einer Decidualage nicht mit der schon bei der Implantation erfolgenden Capsularisbildung zusammenzuwerfen.

ist mit kleinen, vascularisierten Zöttchen besetzt, die sich in die Schleimhaut einsenken. Die Epithelzellen des Dottersackes sind mit Körnchen erfüllt, die sich mit Eosin lebhaft rot färben und aus Embryotrophe

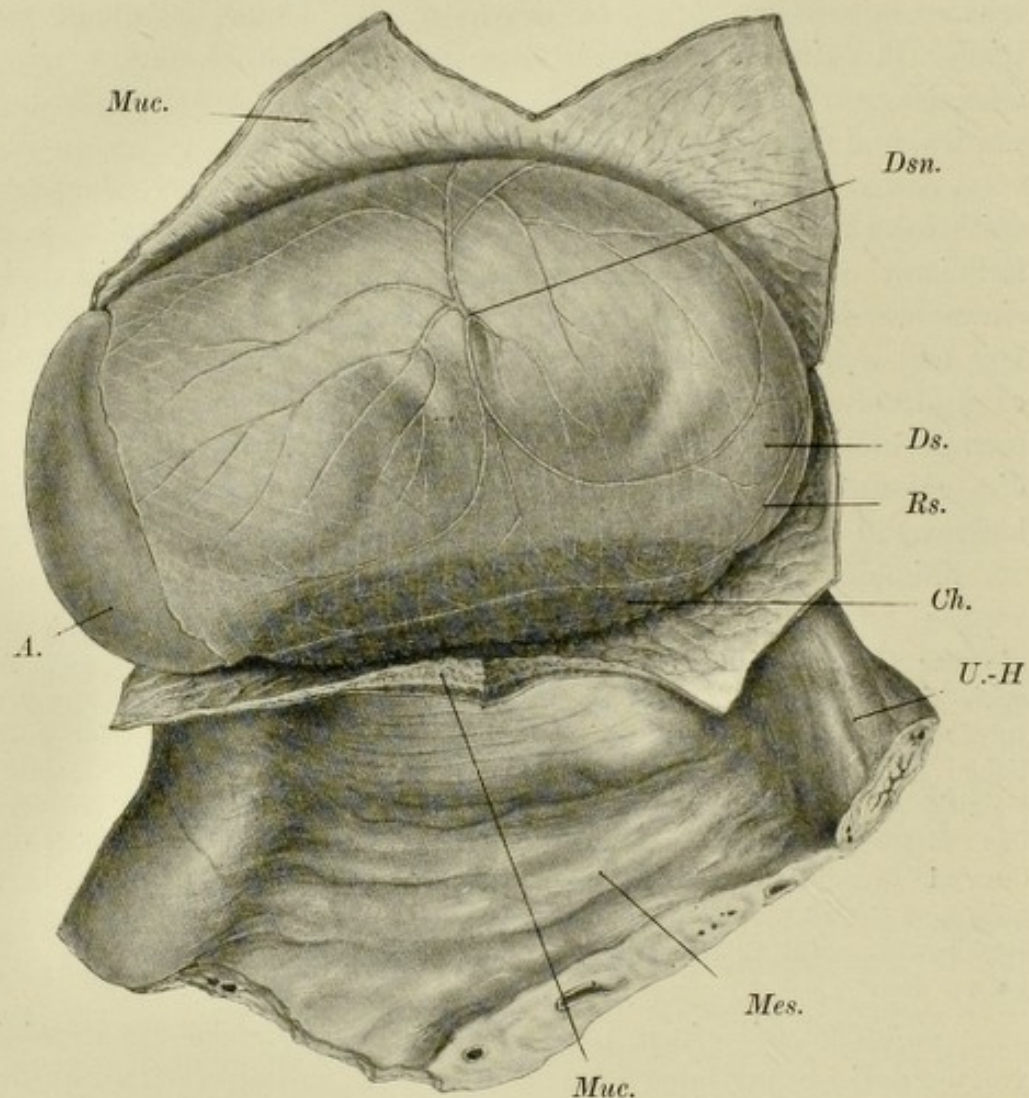


Fig. 107.

Fruchtsack vom Kaninchen in der zweiten Hälfte der Gravidität nach Durchtrennung der Uteruswand. (Länge des Embryo ca. 5 cm.) Vergr. $1\frac{1}{2}$.

A. = Amnion, durch teilweise Entfernung des Dottersackes bloßgelegt, Ch. = Chorion, Ds. = Dottersack, Dsn. = Dottersacknabel, Mes. = Mesometrium, Muc. = Mucosa uteri, Rs. = Randsinus des Dottersackes (Sinus terminalis), U.-H. = Uterushorn zwischen zwei Fruchtkammern.

bestehen. Der Dottersack resorbiert somit während der ganzen Gravidität die Produkte der mütterlichen Schleimhaut und verdankt dieser Fähigkeit seine Erhaltung, resp. Differenzierung. Vom Sinus terminalis ¹⁾

¹⁾ Der Sinus terminalis (Fig. 109 und Tafel V, Fig. 39) erreicht

erstreckt sich (Fig. 107 und 109 und Tafel V, Fig. 39) in den Winkel zwischen Uteruswand und Placenta das Chorion, soweit es ohne in die Placenta aufzugehen erhalten geblieben ist (*Chorion laeve*). Von der Gegend des *Sinus terminalis* geht noch ein Rest der ehemals

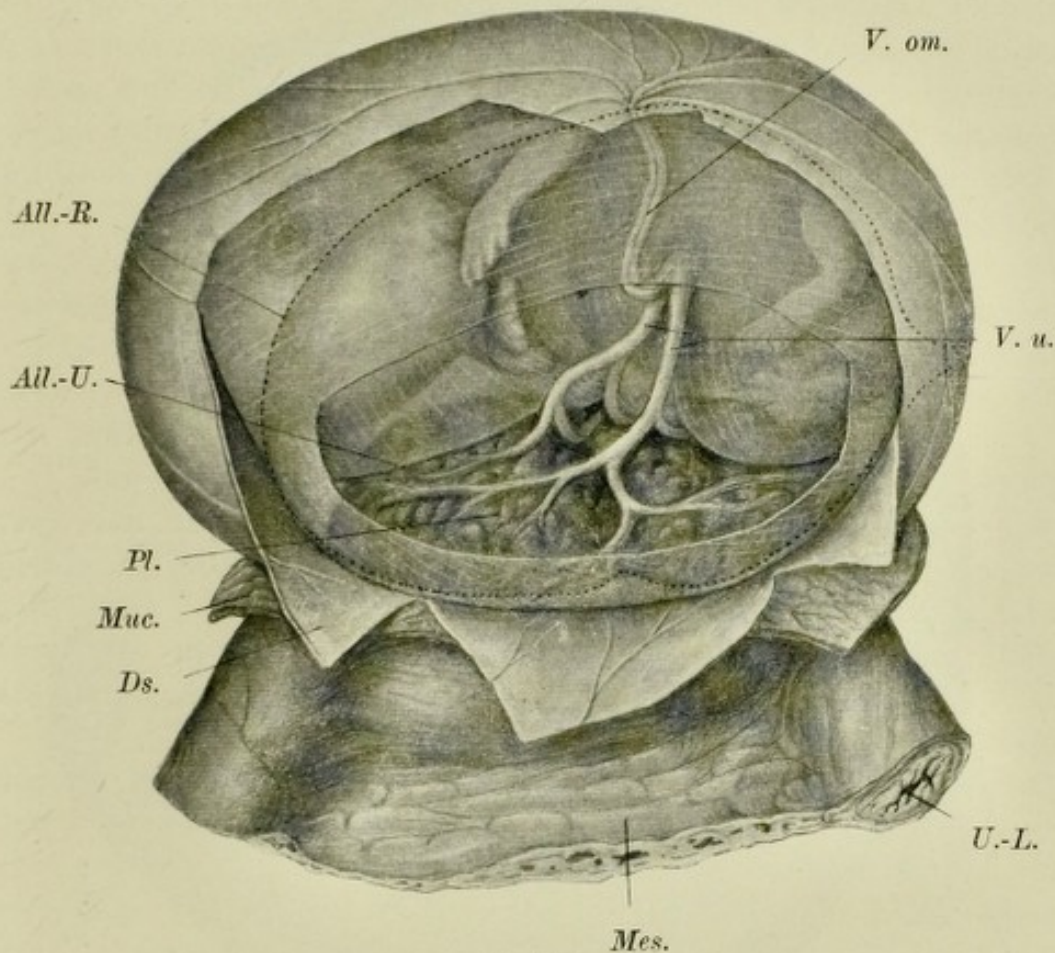


Fig. 108.

Objekt der Fig. 107 nach Eröffnung des Dottersackes und Wegnahme eines Teiles der vorderen Allantoiswand. Der Embryo vom Amnion umhüllt. Vergr. $1\frac{1}{2}$.

All.-R. = Allantoisrand (punktiert), *All.-U.* = Umschlagstelle der Allantois auf die Placenta, *Ds.* = Dottersackwand, *Mes.* = Mesometrium, *Muc.* = Mucosa uteri, *Pl.* = foetale Placentarfläche, vom distalen Allantoisblatt bedeckt, *U.-L.* = Uteruslumen, *V. om.* = Vasa omphalomesenterica, *V. u.* = Vasa umbilicalia.

äußern Keimblasenwand, aus Ectoderm und Entoderm bestehend, ab (Fig. 106 und 109 und Schema Tafel V, Fig. 93). Nach Eröffnung des

nicht ganz den Chorionrand, sondern bleibt auf das innere Blatt des Dottersackes ein wenig hereingerückt. Die Spaltung des Mesoderms, die ursprünglich am *Sinus terminalis* Halt macht (vgl. pag. 48 u. 25), überschreitet somit in späteren Stadien den *Sinus* um eine kurze Strecke. Dieser selbst bekommt später eine Art niederen Gekröses.

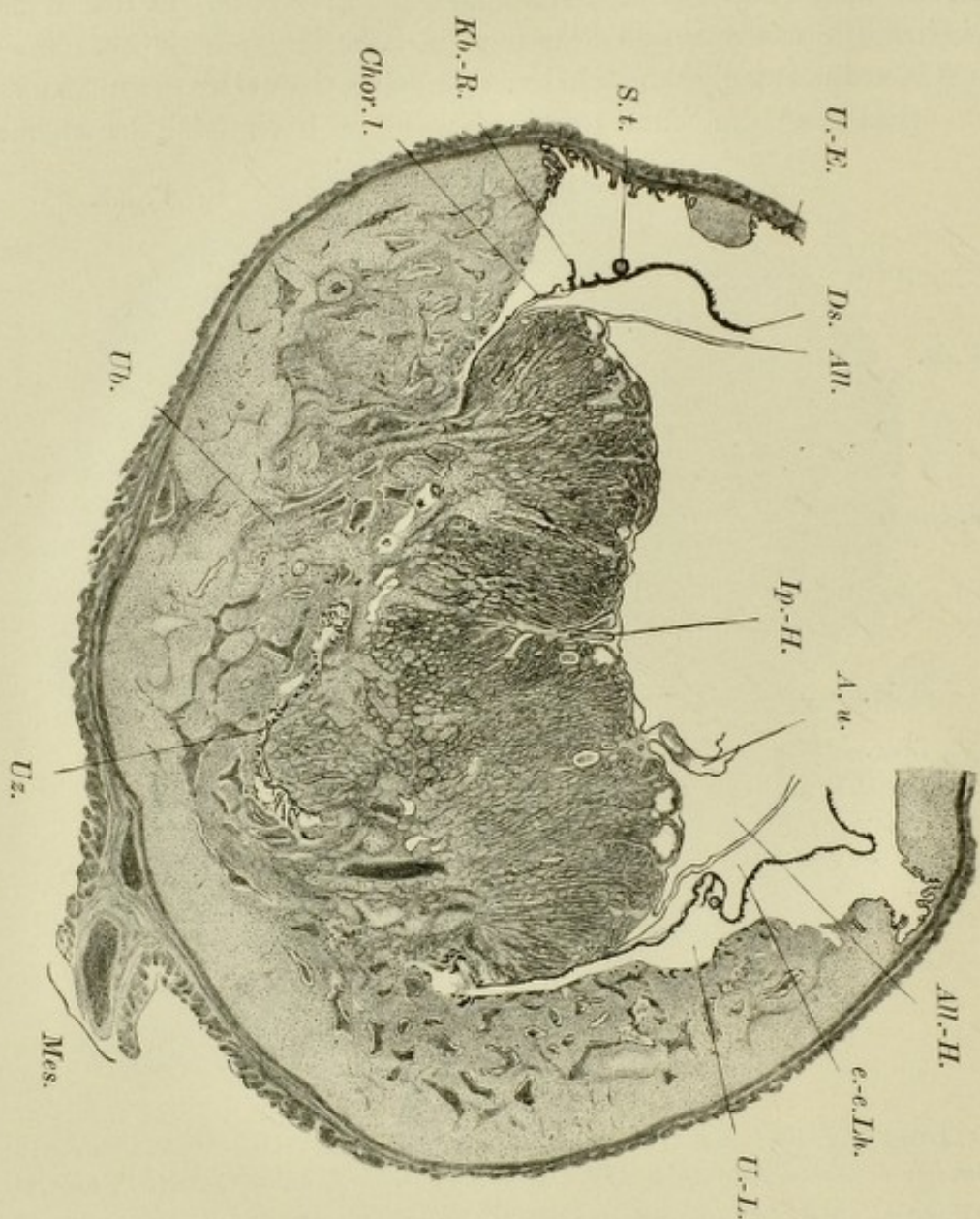


Fig. 109.

Querschnitt der Placenta
eines Kaninchenembryo
von 23 mm größter Länge.
Formol. Vergr. 61/2.

A. u. = Arteria umbilicalis
(an dieser Stelle die Wand
der Allantoisangeschnitten),
All. = Allantoiswand, *All.-H.* = Allantoishohlraum,
Chor. l. = Chorion laeve,
Ds. = Dottersack, *e.-e. Lh.*
= extraembryonale Leibes-
höhle, *Ip.-H.* = Interecto-
placentarhöhle, *Kb.-R.* =
Keimblasenrest, aus Ecto-
und Entoderm bestehend,
Mes. = Mesometrium, *S. t.*
= Sinus terminalis, *U. b.* =
Unterbau (Decidua subpla-
centalis), *U.-E.* = Uterus-
epithel, *U.-L.* = Uterus-
innen; neben dem Wei-
sungsstrich Symplasmen
mütterlich-epithelialer Her-
kunft, *U. z.* = Umlagerungs-
zone. Vergl. dazu Schema
Tafel V, Fig. 39.

Dottersackes (Fig. 108) gelangen wir in die außerembryonale Leibeshöhle, in welcher der Amnionsack mit dem Embryo liegt¹⁾. Nur an seiner mesometralen, der Placenta zugewendeten Seite ist das Amnion mit der Allantois verwachsen, deren Hohlraum sich über die Placenta erstreckt. Diese selbst ist zweilappig, entsprechend den beiden Wülsten der Uterusschleimhaut, an denen die Implantation erfolgte. Die beiden Hälften sind durch eine Furche geschieden, aber durch eine Substanzbrücke verbunden, die in der Tiefe der Furche gelegen und aus dem mittleren, caudal vom Embryo gelegenen Teile des Ectodermwulstes (pag. 135) hervorgegangen ist. Vor dieser Substanzbrücke und oberhalb derselben ist die Furche zwischen den beiden Lappen nach oben durch die Allantois abgeschlossen und bildet die Interectoplacentalhöhle (Duval), ein bei der Anlagerung der Allantois abgetrenntes Stück der außerembryonalen Leibeshöhle. (Fig. 106 und 109 und Schema Tafel V, Fig. 39.)

Am Querschnitt (Fig. 109) finden wir unterhalb der Placenta einen aus mütterlichem Gewebe bestehenden Unterbau, der weite Gefäße mit dicken, aus „Deciduazellen“ bestehenden Wandungen enthält. Diese Zellen sind glycogenhaltig; im Laufe der fortschreitenden Gravidität werden sie zum Teil eingeschmolzen, so daß die Dicke des Unterbaues später etwas abnimmt.

In der Mitte des Unterbaues, unterhalb des Sulcus intercotyledonaris, finden sich noch in der Mitte der Gravidität (Fig. 109) Reste der Umlagerungszone, namentlich größere Syncytiummassen, die aber, wie erwähnt, in der reifen Placenta aufgebraucht sind. Nur einzelne Züge von Syncytium strahlen dann noch zwischen die Glycogenzellen des Unterbaues ein.

Die Placenta selbst, das Placentarlabyrinth, ist durch bindegewebige embryonale Septen namentlich an der foetalen Oberfläche in einzelne Läppchen gegliedert (Fig. 108 und 109); in den Septen verlaufen die stärkeren Zweige der Umbilicalgefäße. Innerhalb der Läppchen finden sich die „Zotten“, die aber wieder diesen Namen nicht verdienen. Sie bestehen aus abwechselnden Schichten oder Blättern von embryonalem Bindegewebe und von Syncytium, den Ectoplacentalsträngen, welche die hier endothellosen kapillarähnlichen Gefäßräume für das mütterliche Blut umgeben. Die

¹⁾ Das extraembryonale Coelom enthält beim Kaninchen eine sehr eiweißreiche Flüssigkeit, die bei Eröffnung der Fruchtblase in sublimathältigen Fixierungsmitteln in groben Flocken gerinnt.

fötalen Kapillaren mit ihrem durchwegs wohlerhaltenen Endothel legen sich von beiden Seiten innig an das Syncytium an (Fig. 110). An manchen Stellen fehlt sogar der syncytiale Überzug der mütterlichen Gefäßräume, diese reichen bis unmittelbar an das fötale Endothel heran, wodurch natürlich besonders günstige Verhältnisse für den Stoffwechsel geschaffen sind. Auf Längsschnitten der Korydonen erscheinen die „Zotten“ als parallele Streifen, auf Querschnitten und allgemein an der Oberfläche der Korydonen sind sie eigentümlich verbogen und ineinander geschachtelt (nach Strahl mäandrisch verkrümmt; Fig. 109).

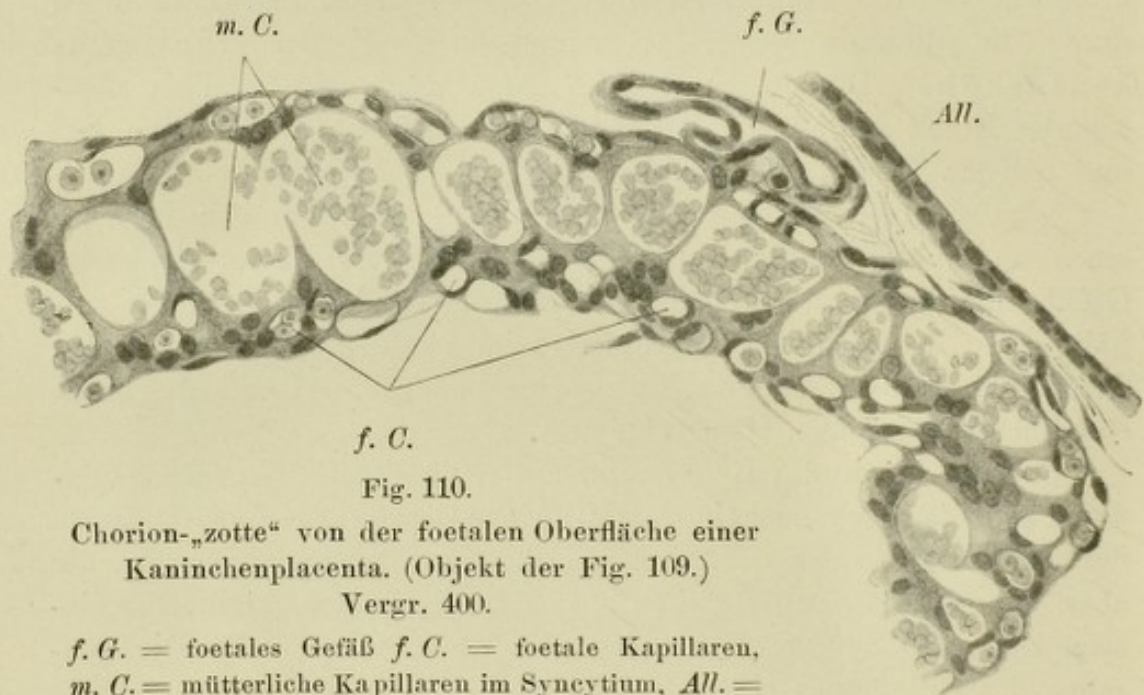


Fig. 110.

Chorion-„zotte“ von der foetalen Oberfläche einer Kaninchenplacenta. (Objekt der Fig. 109.)

Vergr. 400.

f. G. = foetales Gefäß *f. C.* = foetale Kapillaren,
m. C. = mütterliche Kapillaren im Syncytium, *All.* =
Allantoisepithel.

Anders gestaltet sich der Entwicklungsgang bei Nagern mit **Blätterumkehr**, wenn auch der Bau schließlich ein ähnlicher wird. Hier findet sehr frühzeitig, schon unmittelbar nach Ablauf der Furchung, an der antimesometralen Seite des Uterus die Implantation statt; das Ei gelangt unter Zerstörung des Uterusepithels in die Schleimhaut selbst und wird von einer aus dem Bindegewebe derselben hervorgegangenen Umhüllung, einer Decidua capsularis, umgeben. Diese verwächst dann mit der mesometralen Seite, von der aus sie reichlich vascularisiert wird, und löst sich von der antimesometralen Seite wieder ab. In späteren Entwicklungsstadien verdünnt sie sich, wird gefäßlos und verschwindet schließlich ebenso wie die Außenwand der Keimblase (pag. 66 u. 67). Ihre Entstehung ist wohl auf ähnliche Gründe

zurückzuführen wie das Auftreten der Blätterumkehr selbst (vergl. pag. 74). Die Epithelregeneration ist schon während der Gravidität eine sehr weitgehende; die Placenta ist in späteren Stadien gestielt wie beim Kaninchen. Im einzelnen sind aber wieder verschiedene Typen zu unterscheiden.

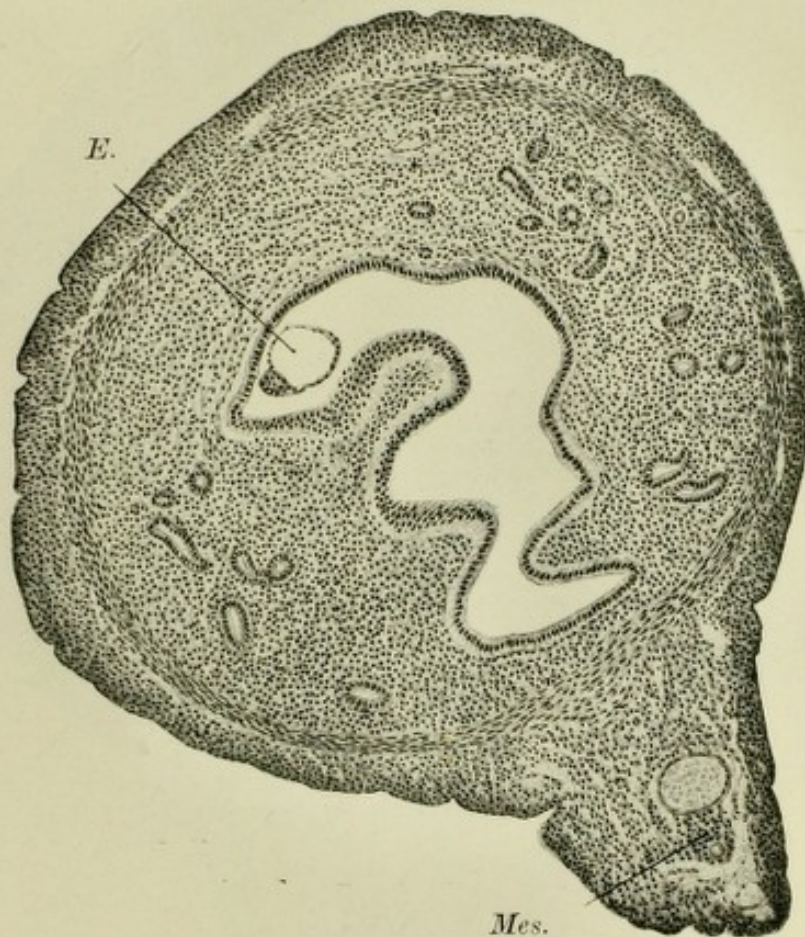


Fig. 111.

Querschnitt eines Uterus der Hausmaus mit einem an der Stelle der Implantation angelangten, aber noch nicht implantierten Ei mit Furchungshöhle und Embryonalknoten. Vergr. 100.

E. = Ei, *Mes.* = Mesometrium.

Bei **Maus** und **Ratte** erfolgt die Implantation antimesometral, in der Tiefe einer schlauchförmigen Krypte, welche sich innerhalb der an einzelnen Stellen zur Implantation vorbereiteten, gewucherten und verdickten Uterusschleimhaut (des Eibuckels) ausbildet (Fig. 111 und 112). Das Ei steht in diesem Stadium auf der Entwicklungsstufe der Blastula, mit beginnender Differenzierung des Entoderms (Fig. 113). Die Implantation erfolgt in der Weise, daß rings um das Ei das Epithel

der Krypte zuerst zu einem Symplasma wird und dann verschwindet¹⁾. Dabei wird in der Tiefe der Krypte zunächst ein Epithelbezirk abgeschnürt (Fig. 113), der aber später ebenso wie der mesometrale Teil des Epithels der Krypte bald degeneriert und verschwindet (Fig. 114

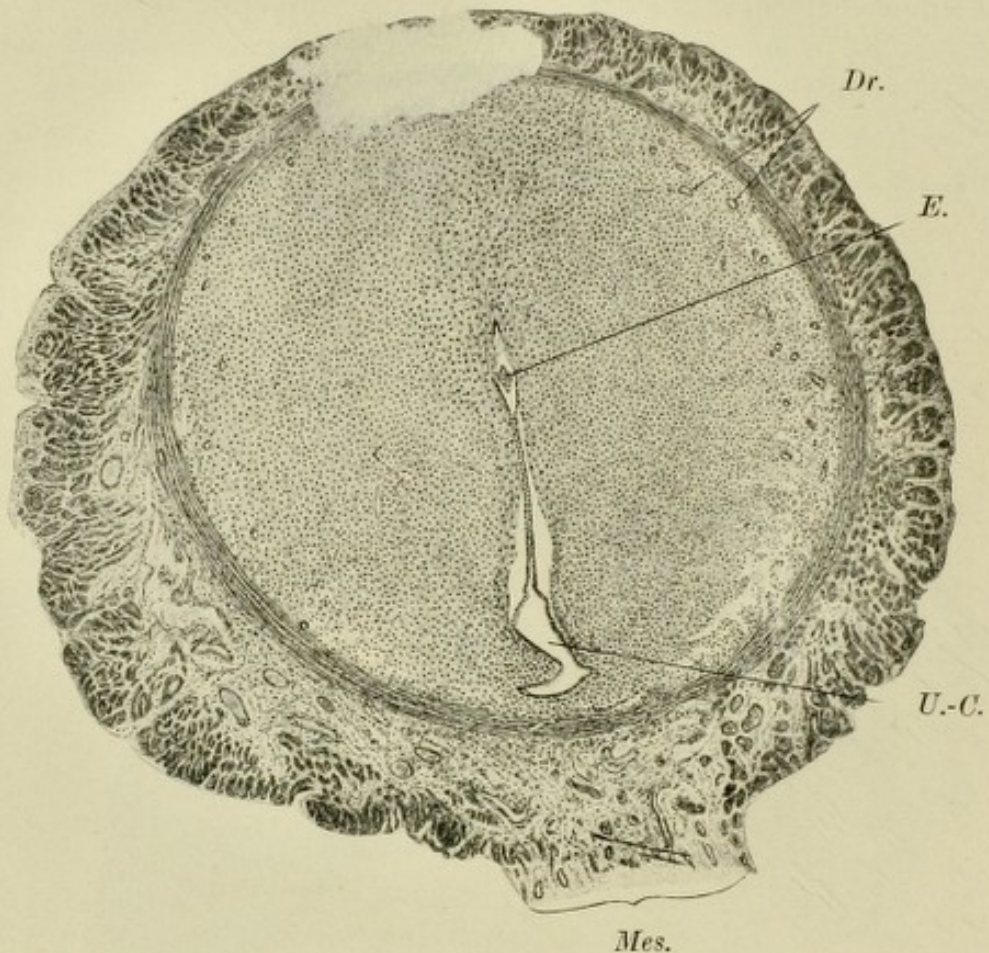


Fig. 112.

Längsschnitt durch die Implantationskrypte eines Uterus der weißen Ratte mit Keimblase von 6 $\frac{1}{2}$ Tagen. Vergr. 30. Vgl. hierzu das Detailbild Fig. 113. *Dr.* = Uterindrüsen, *E.* = Embryonalanlage, *Mes.* = Mesometrium, *U.-C.* = Uteruscavum.

und 115). Die Bindegewebszellen der Schleimhaut werden in unmittelbarer Umgebung des Eies gleichfalls zerstört und resorbiert; in

¹⁾ Die Implantation ist also eine ringförmige. Auf Längsschnitten durch die Krypte scheint sich das Ei an den gegenüberliegenden Wänden derselben anzusetzen, weshalb die Implantation der Maus auch als doppelt bezeichnet wurde. Tatsächlich ist aber diese Bezeichnung nicht richtig. Bonnet nennt die hier vorliegende Form der Implantation, wie vorne (pag. 101) ausgeführt wurde, eine exzentrische, weil sie in einer seitlichen Bucht des Uteruslumens erfolgt.

etwas größerer Entfernung wandeln sie sich in große deciduaähnliche Zellen um. (Fig. 115—117.) In die Implantationskrypte und in das Lumen des Uterus, das sich mesometral von dem Eibuckel findet, wird häufig mütterliches Blut ergossen, das offenbar als Embryotrophe

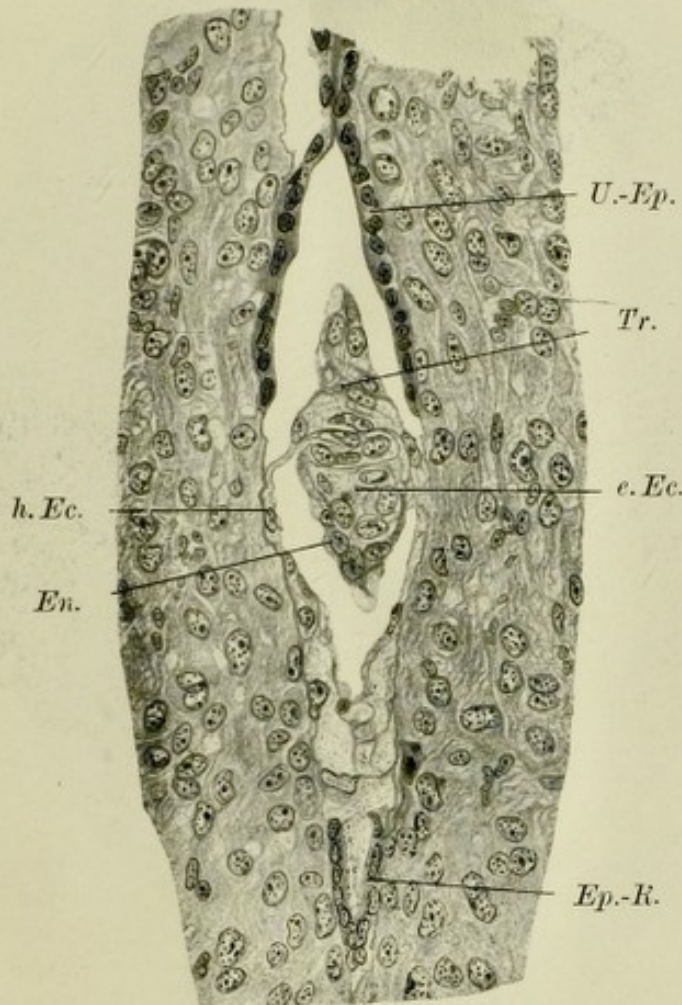


Fig. 113.

Keimblase der weißen Ratte von $6\frac{1}{2}$ Tagen zur Zeit der Implantation. Die Figur steht umgekehrt wie das Übersichtsbild Fig. 112. Vergr. 350.

e. Ec. = Ectoderm der Embryonalanlage, *h. Ec.* = hinfälliges (parietales) Ectoderm der Keimblase, *En.* = Entoderm, *Ep.-R.* = Epithelrest am Grunde der Implantationskrypte (vgl. pag. 145), *Tr.* = Träger (Ectoplacentalconus), *U.-Ep.* = Uterusepithel (gleichfalls der Implantationskrypte angehörig).

dient. (Fig. 115 und 116.) Mit dem Heranwachsen des Eibuckels verschwindet aber dieses Uteruslumen unter Verlust seiner Epithelzellen gänzlich, und der Buckel steht nun in ununterbrochenem Zusammenhang mit der mesometralen Seite, wodurch ihm auf direktem Wege

reichliche neugebildete Blutgefäße zugeführt werden¹⁾. Nun dringt das Uteruslumen von beiden Seiten her an der antimesometralen Seite im Uterusbindegewebe vor und löst den Eibuckel samt dem Ei von

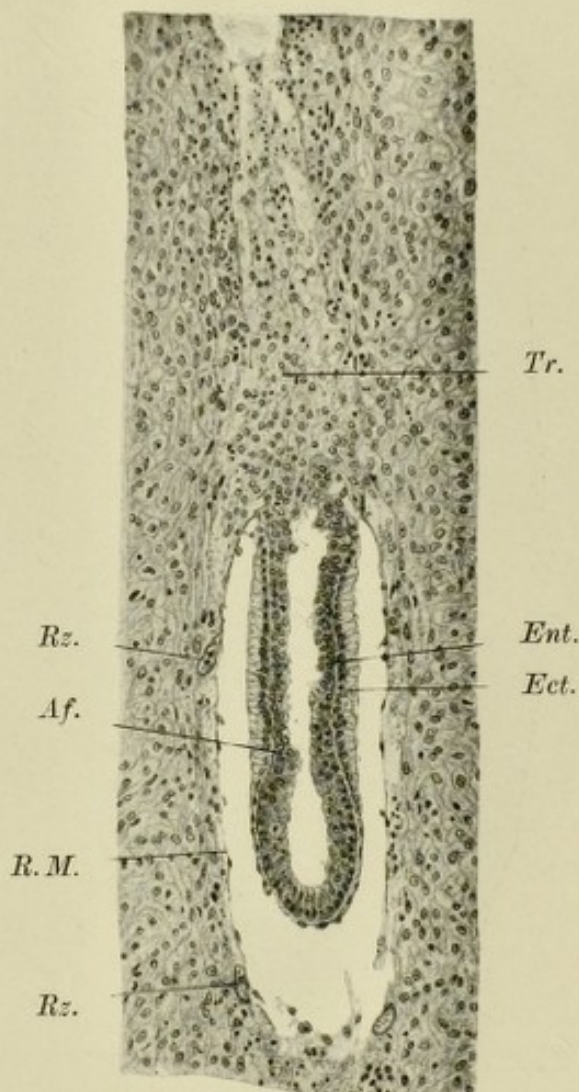


Fig. 114.

Embryonalanlage der weißen Ratte von $8\frac{1}{2}$ Tagen. Die mesometrale Seite oben. Vergr. 100.

Af. = Amnionfalte, *Ect.* = Ectoderm, *Ent.* = Entoderm, *R. M.* = Reichertsche Membran mit innen anliegenden parietalen Entodermzellen, *Rz.* = Riesenzellen, *Tr.* = Träger.

¹⁾ Gewöhnlich wird angegeben, daß der Buckel mit der mesometralen Seite „verwachsen“. Berücksichtigt man aber den geringen Durchmesser des exzentrisch gelegenen Uteruslumens (Fig. 112 und 115), so kann sein Verschwinden und die Verwachsung seiner bindegewebigen Wände nicht gut als „Anwachsung“ bezeichnet werden.

dieser Seite ab.¹⁾ Diesem Vordringen des Epithels geht eine Degeneration des Bindegewebes, das an Stelle des späteren Lumens liegt,

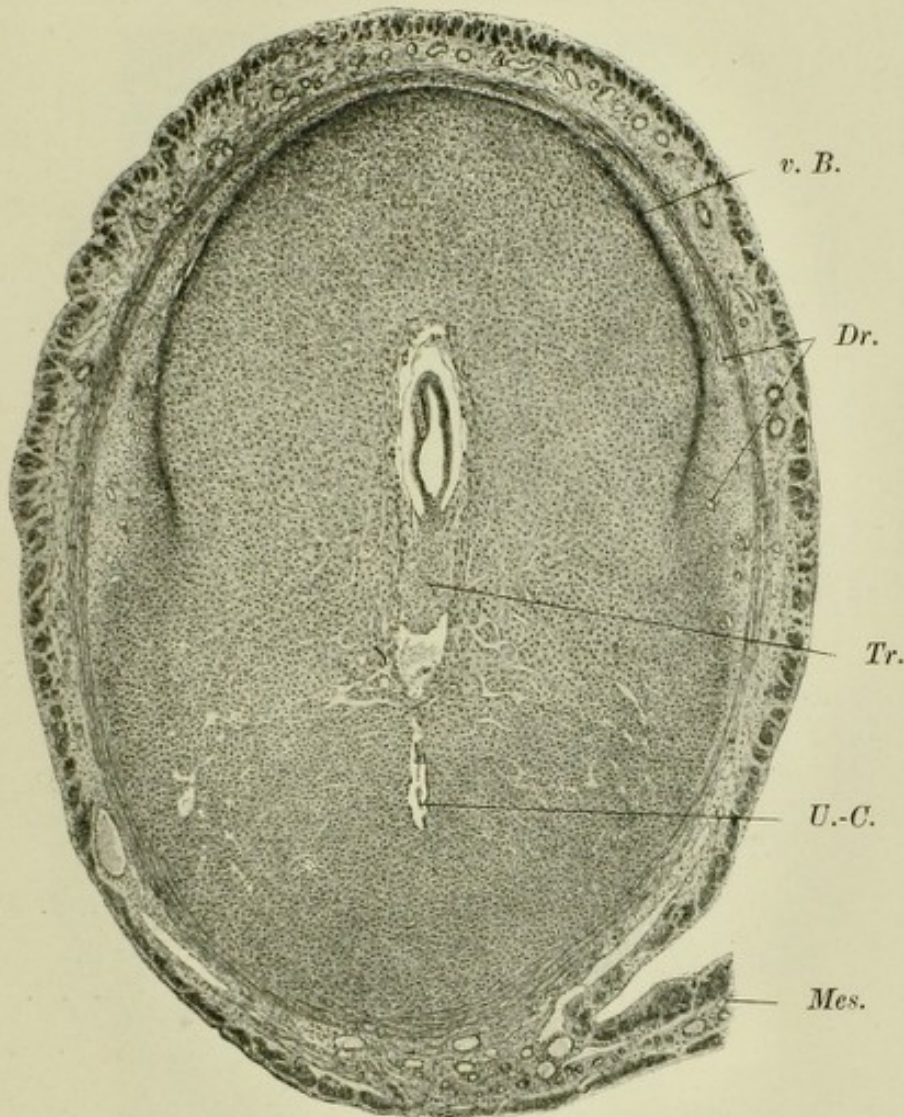


Fig. 115.

Querschnitt des Uterus einer weißen Ratte mit Keimblase von 8½ Tagen.
(Vgl. Detailbild Fig. 69.) Vergr. 30.

v. B. = verdichtetes, degenerierendes Bindegewebe, in dessen Bereich später die Lösung des Eibuckels von der antimesometralen Uteruskante erfolgt, *Dr.* = Uterindrüsen, *Mes.* = Mesometrium, *Tr.* = Träger, *U.-C.* = Uteruscavum mit degenerierendem Epithel.

¹⁾ Sobotta leitet das neugebildete antimesometrale Uteruslumen aus den basalen Abschnitten der Uterindrüsen ab, die sich an der Peripherie des Eibuckels finden (Fig. 112 und 115); die Drüsenlumina verbreitern sich und fließen untereinander und mit den zwischen je zwei Eibuckeln erhalten gebliebenen Resten des Uteruslumens zusammen (Verhandl. Anat. Ges., Berlin 1908).

voraus; das Gewebe erscheint mikroskopisch dichter, mehr homogen und intensiv färbbar (Fig. 115). Die Neubildung des Lumens erfolgt

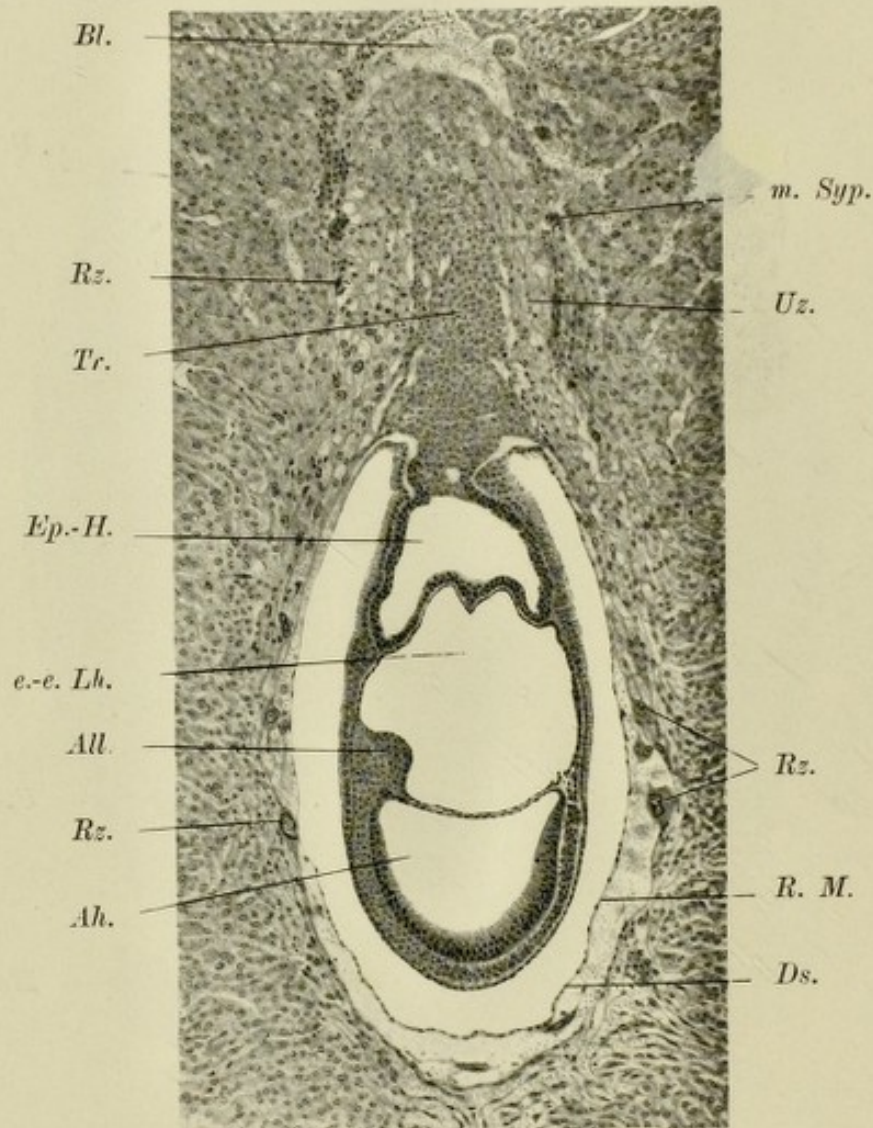


Fig. 116.

Keimblase der weißen Ratte von etwas über 9 Tagen, mit Anlage der Allantois.
Die mesometrale Seite oben. Vergr. 80.

Ah. = Amnionhöhle (Mark-Amnionhöhle), *All.* = Allantois, *Bl.* = Blut an Stelle des Lumens der Implantationskrypte, *Ds.* = Dottersacklumen, *Ep.-H.* = Ectoplacentalhöhle, *e.-e. Lh.* = extraembryonale Leibeshöhle, *R. M.* = Reichertsche Membran, *Rz.* = Riesenzellen, *m. Syp.* = mütterliches Sympasma, *Tr.* = Träger.

in einer breiten, fast die Hälfte des Eibuckels umfassenden Zone (Fig. 115 und 120). Dadurch wird eine wandständige Schicht der antimesometralen Decidua mit den erhaltenen Fundusabschnitten der

Drüsen von einer einwärts gelegenen, der Fruchtblase kappen- oder deckelartig aufsitzenden Schicht, der *Decidua capsularis*, getrennt. So liegt dann das Ei, vom Uteruslumen und seinem Epithel



Fig. 117.

Detail zu Fig. 116 (rechts oben). Vergr. 200.

B.-L. = Blutlacunen, *Dec.* = Decidua, *Ds.* = Dottersacklumen, *Ec.* = Ectoderm der Ectoplacentarhöhle, *En.* = Entoderm, *p. En.* = parietales Entoderm und Reichertsche Membran, *m. Syp.* = mütterliches Sympylasma (Riesenzellen mütterlicher Herkunft), *Uz.* = Umlagerungszone.

völlig getrennt, in der Tiefe der decidual veränderten mütterlichen Schleimhaut.

Der Capsularis zugewendet ist das hinfällige parietale Ectoderm der dünnen äußeren Keimblasenwand (pag. 64). Aus diesem Ectoderm

gehen aber einzelne Zellen hervor, die das mütterliche Gewebe angreifen und dabei, unter starker Vergrößerung des Kernes, zu mächtigen Zellkörpern, einkernigen Riesenzellen¹⁾, heranwachsen (Fig. 114 und 116). Unter dem Einfluß der Dehnung durch das größer werdende Ei wird die Capsularis verdünnt (Fig. 120) und zur Degeneration gebracht; dabei verliert sie sehr bald das gegen das neugebildete

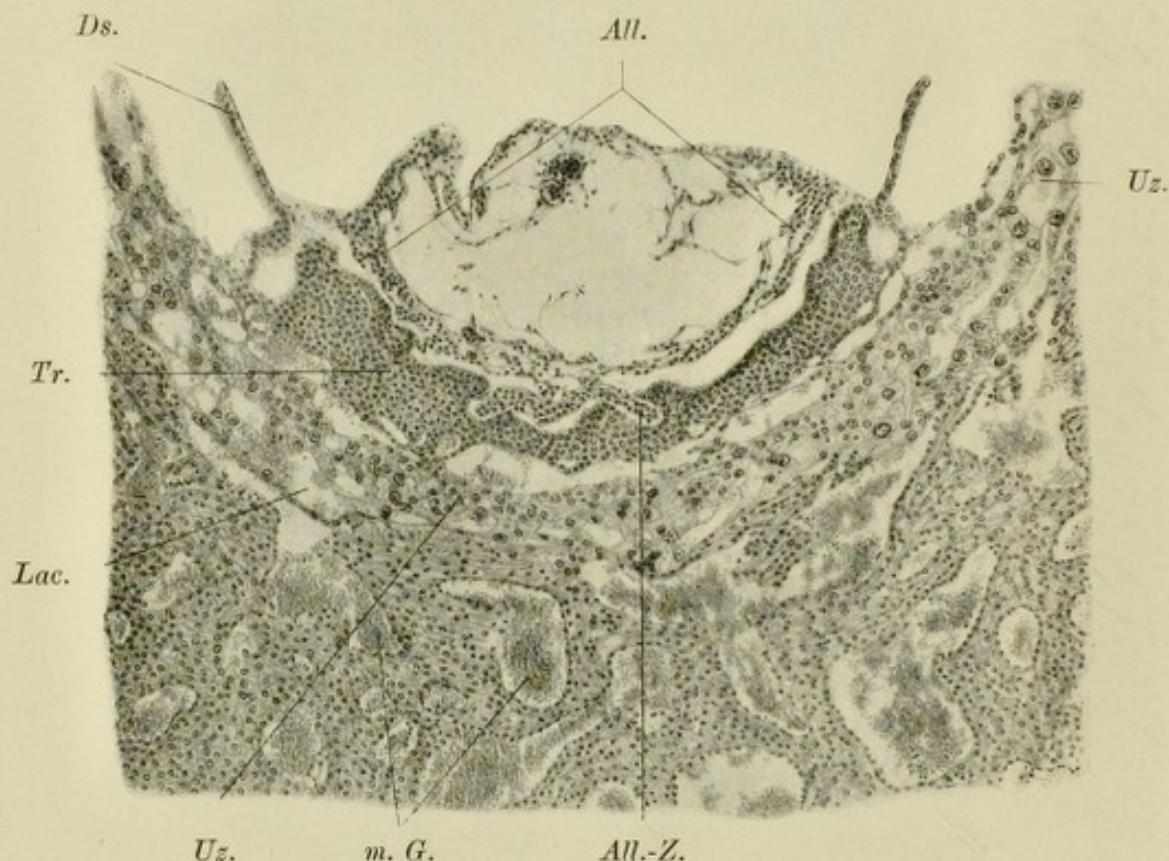


Fig. 118.

Anlagerung der Allantois an den Träger bei der weißen Ratte. Embryo von zehn Tagen (gestreckt ca. 2 mm lang). Die mesometrale Seite unten. Vergr. 70. *All.* = Allantois, *All.-Z.* = Allantoiszotten, *Ds.* = Dottersack, *Lac.* = Lacunen mit mütterlichem Blut, *m. G.* = mütterliche Gefäße in der Decidua, *Tr.* = zelliger Trophoblast, *Uz.* = Umlagerungszone.

Uteruslumen gewendete Epithel. Unter Mitwirkung der Riesenzellen schwindet sie, namentlich auf der Eikuppe, bald gänzlich, ebenso wie

¹⁾ Disse leitet nach Untersuchungen an der Feldmaus (*Arvicola*) ähnliche Zellen mit Bestimmtheit von der Decidua ab, spricht ihnen aber gleichfalls die Fähigkeit zu, die Decidua zu zerstören und die Eikammer zu vergrößern; er bezeichnet sie als *Deciduofracten*. Die ectodermale Abkunft der Zellen bei Ratte und Maus vertreten Sobotta und Melissinos.

diese Riesenzellen selbst und die übrigen Reste der äußeren Keimblasenwand (Reichertsche Membran und deren innerer Belag von Entodermzellen; vgl. pag. 67). Schon bei einer Länge des Embryo von 15 mm fehlen alle diese Gebilde auf der Eikuppe, an der antimesometralen Seite; und nur am Placentarrand finden sich noch Reste von ihnen. Wo Capsularis und hinfällige Keimblasenwand fehlen, liegt der

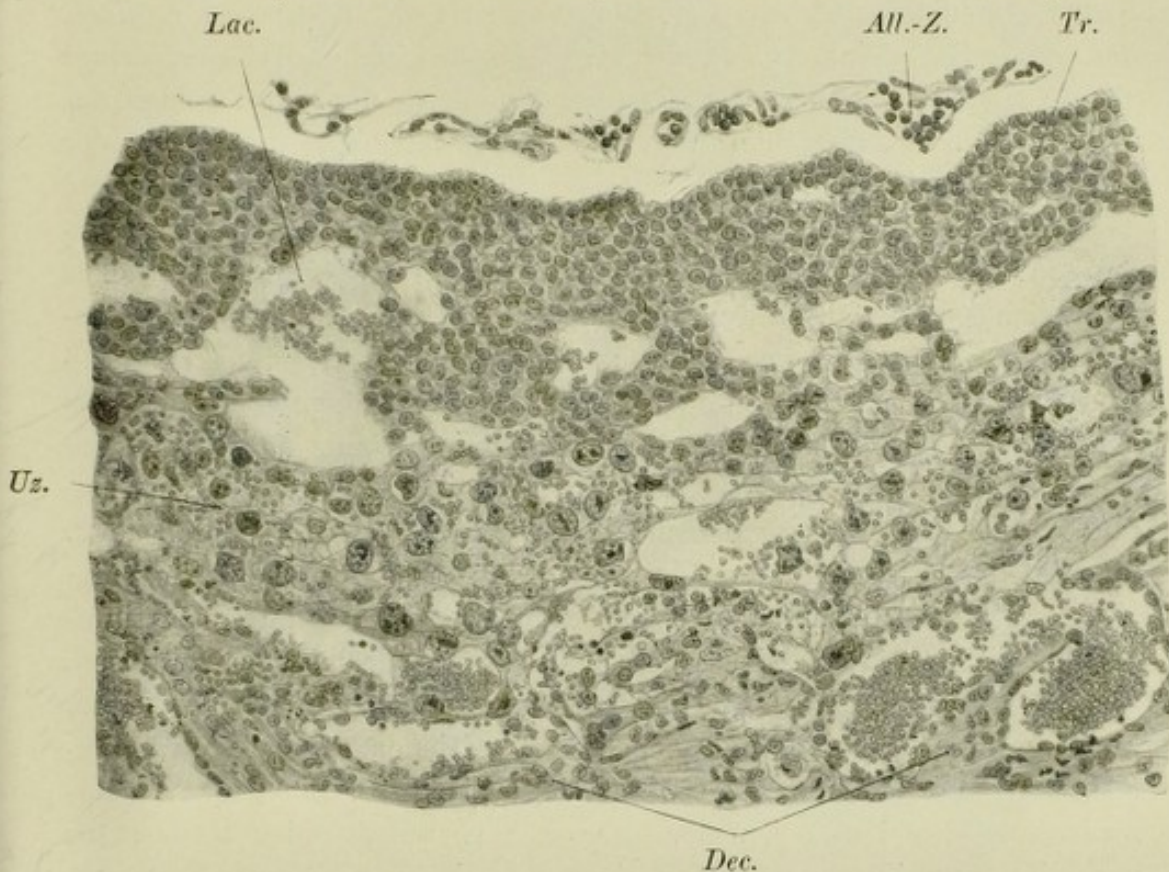


Fig. 119.

Placenta eines Rattenembryo von 10 Tagen (gestreckt ca. 2 mm lang). Aus derselben Serie wie Fig. 118. Die mesometrale Seite unten. Vergr. 200.

All.-Z. = Allantoiszotten, Dec. = Decidua, Lac. = mütterliche Blutlacunen, Tr. = Trophoblast, Uz. = Umlagerungszone.

invertierte Dottersack dem antimesometral neugebildeten Uterusepithel unmittelbar an (Fig. 122). Auch hier kommt es zur Entleerung von Sekret in den Uterushohlraum und zur Resorption desselben durch den Dottersack (paraplacentäre Ernährung). Besonders reichlich ist die Sekretion in den Strecken, in denen der Dottersack mit Falten und Zotten besetzt ist, also nahe der Placenta (siehe weiter unten).

Die Keimblase hat sich von vornherein so eingestellt, daß der aus Trophoblast bestehende Träger oder Ectoplacentarconus meso-

metralwärts gerichtet ist (Fig. 112). Er bildet anfänglich eine nahezu zylindrische oder walzenförmige Epithelmasse, aus getrennten hellen Zellen mit wenig färbbarem Protoplasma bestehend (Fig. 113 und 114). Unter seinem Einfluß, der vielleicht anfänglich mehr in einer Fermentwirkung wie in einem aktiven Vordringen der Zellen besteht, gehen die oberflächlichen Deciduaschichten zugrunde (Fig. 116 und 117), zum Teil nach Sympiasmabildung (mütterliche Riesenzellen); Gefäße werden eröffnet, das mütterliche Blut ergießt sich zwischen Decidua und Träger, dringt aber auch in diesen selbst ein und bildet so die erste Anlage der Blutlacunen. Dabei gehen augenscheinlich zunächst auch Teile der oberflächlichen Trägerschichten unter Quellung und Aufblähung der Kerne zugrunde (Fig. 117). Es kommt zur Ausbildung einer Zone, in der zerfallendes mütterliches und fötales Gewebe sowie extravasiertes mütterliches Blut sich gegenseitig durchdringen, und die demnach als Umlagerungszone bezeichnet werden kann. In etwas späteren Stadien (Fig. 118 und 119) ist diese Veränderung der peripheren Trägerzone gleichfalls kenntlich; von Degeneration der Zellen ist aber nur mehr wenig zu sehen, die Zellen sind in intensiver resorbierender Tätigkeit begriffen und vielfach mit aufgenommenen mütterlichen Blutkörperchen beladen. Die Zellen sind bedeutend größer als die übrigen Trophoblastelemente, sie wandeln sich in die Riesenzellen älterer Placenten um. Syncytiumbildung ist an ihnen aber noch nicht mit Sicherheit nachzuweisen, so daß die Wände der mütterlichen Blutlacunen, die bis in tiefere, nicht veränderte Trophoblastschichten vordringen, zunächst von getrennten Zellelementen ausgekleidet sind (Fig. 119). Die ganze Trägermasse hat sich inzwischen an ihrer dem Ei aufsitzenden Basis stark verbreitert und ist aus der zylindrischen in eine kegelförmige Form mit mesometral gerichteter Spitze übergegangen. Die Ectoplacentarhöhle, die mit zunehmender Ausdehnung der Leibeshöhle auf einen schmalen Spalt reduziert wurde (Fig. 72), verschwindet unter Aneinanderlagerung und Verlötung der Wände.

Bis zu diesem Moment besteht der fötale Teil der Placentaranlage nur aus dem Trophoblast (der Ectoplacenta nach Duval; Stadium der Praeplacenta nach Resink); nunmehr, am zehnten Tag, dringt auch das embryonale, von der Allantois vascularisierte Bindegewebe in den Trophoblast vor, zerlegt ihn in einzelne Züge (*période de remaniement de l'ectoplacenta* nach Duval) und leitet die Bildung der fertigen Placenta ein. Fig. 118 und 119 stellen das erste Eindringen des Bindegewebes, Fig. 120 und 121 ein späteres Stadium dieses Prozesses dar. Erst während des weiteren Vorwachsens des embryo-

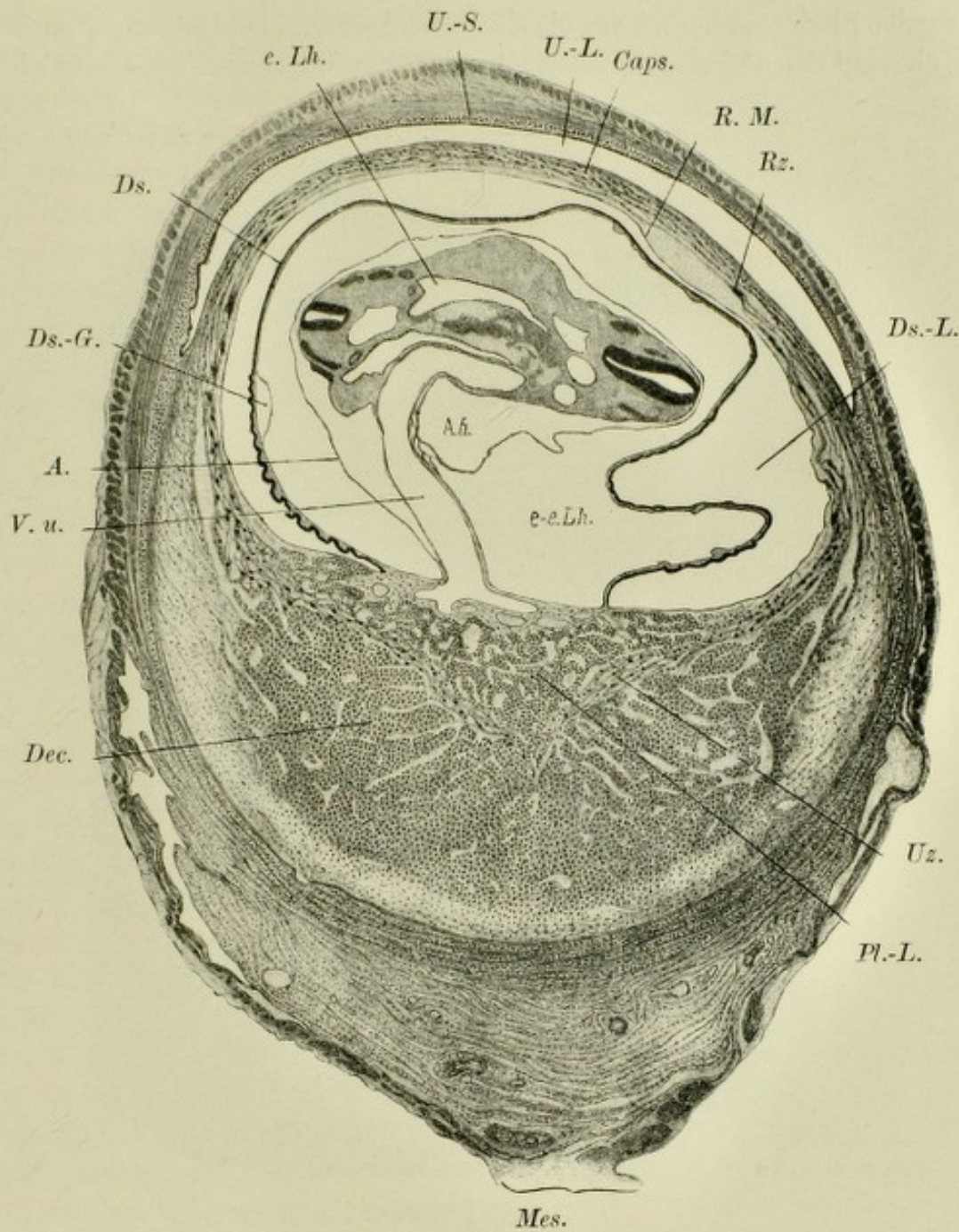


Fig. 120.

Querschnitt eines Uterus der weißen Ratte mit $3\frac{3}{4}$ mm langem Embryo.
Zenkersche Flüssigkeit. Vergr. 20.

A. = Amnion, Ah. = Amnionhöhle, Caps. = Decidua capsularis, Dec. = Decidua subplacentalis, Ds. = Dottersack, Ds.-G. = Dottersackgefäß, Ds.-L. = Dottersacklumen, e. Lh. = embryonale Leibeshöhle, e-e. L. = extraembryonale Leibeshöhle, Mes. = Mesometrium, Pl.-L. = Placentarlabyrinth, R. M. = Reichertsche Membran, Rz. = ectodermale Riesenzelle, U.-L. = Uteruslumen, U.-S. = Uterusschleimhaut, Uz. = Umlagerungszone, V. u. = Vena umbilicalis.

nenalen Bindegewebes werden die vielschichtigen Trophoblastmassen successive auf diese Bindegewebsfortsätze („Zotten“) ausgebreitet, und gleich-

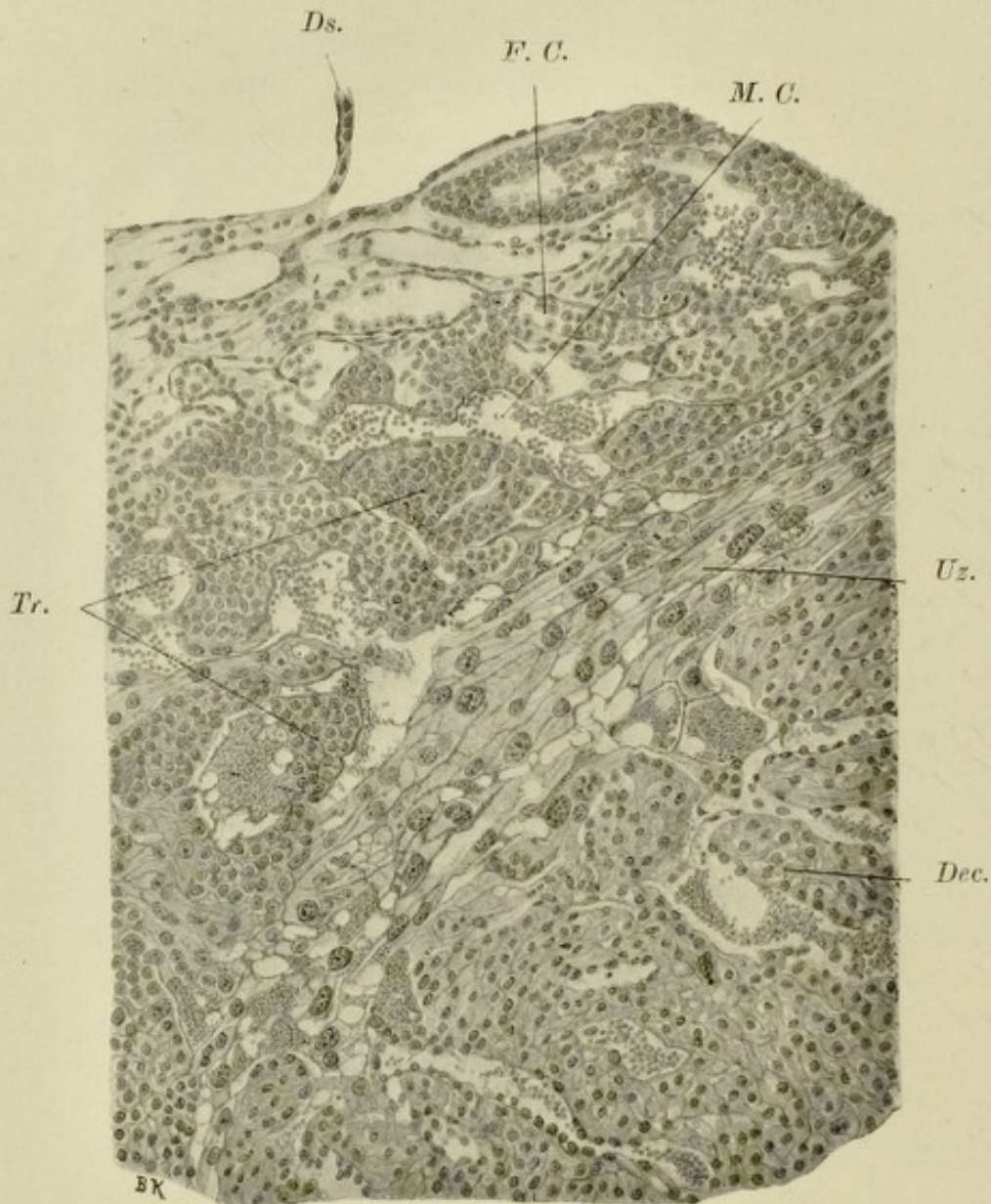


Fig. 121.

Detailbild zu Fig. 120. Ansatzstelle des Dottersackes auf der Oberfläche der Placenta (rechts vom Nabelstrang). Vergr. 120.

Ds. = Dottersack, links davon die extraembryonale Leibeshöhle, rechts das Lumen des Dottersackes, *Dec.* = Decidua subplacentalis, *F. C.* = foetale Capillare, *M. C.* = mütterliche Capillare, *Tr.* = Trophoblastmassen mit syncytialer Oberfläche, *Uz.* = Umlagerungszone (Riesenzellenschicht).

zeitig setzt (Fig. 121) die Umwandlung der Trophoblastmassen, die an die mütterlichen Lacunen grenzen, im Syncytium ein. Das Syncytium

tritt also relativ sehr spät auf. Mütterliche und fötale Blutbahnen sind zu dieser Zeit leicht daran zu unterscheiden, daß die ersteren kernlose, die letzteren noch kernhaltige rote Blutkörperchen enthalten. Das fötale Bindegewebe macht aber bei seinem Vordringen an der einstigen Umlagerungszone Halt; dessen Elemente sind nunmehr zu einer Lage großer abgeplatteter Zellen geworden, die die Grenze des fötalen Teiles der Placenta darstellen (Riesenzellenschicht). (Fig. 120 und 121.) Degenerationerscheinungen sind an ihnen nur mehr spärlich nachweisbar; immer noch ist aber an diesen Zellen ein reicher Gehalt an aufgenommenen roten Blutkörperchen, sowie das Vordringen gegen die Decidua und deren successiver Abbau nachweisbar. Sämtliche Zellen der Schicht sind nunmehr vom Trophoblasten abzuleiten, die mütterlichen Elemente sind hier verschwunden. Nach außen von der Riesenzellenschicht findet sich eine dicke Lage reich vascularisierter Decidua mit ziemlich großen Zelleibern (Fig. 121). Die starke Aufblähung dieser Zellen und die geringe Färbbarkeit, die wir in der reifen Placenta finden, und die wohl auf einen Glycogengehalt zurückzuführen ist, tritt aber erst in späteren Stadien auf.

Der auch fötal vaskularisierte Teil der Placenta bildet nunmehr das Placentarlabirynth. In ihm geht die Verzweigung des fötalen Mesoderms und die syncytiale Umwandlung des Cytotrophoblasten weiter, bis der letztere aufgebraucht ist und das Placentarlabirynth eigentlich nur mehr aus einem feinen Syncytiumnetz besteht, in dessen relativ weiten Maschen das mütterliche Blut liegt, während in den

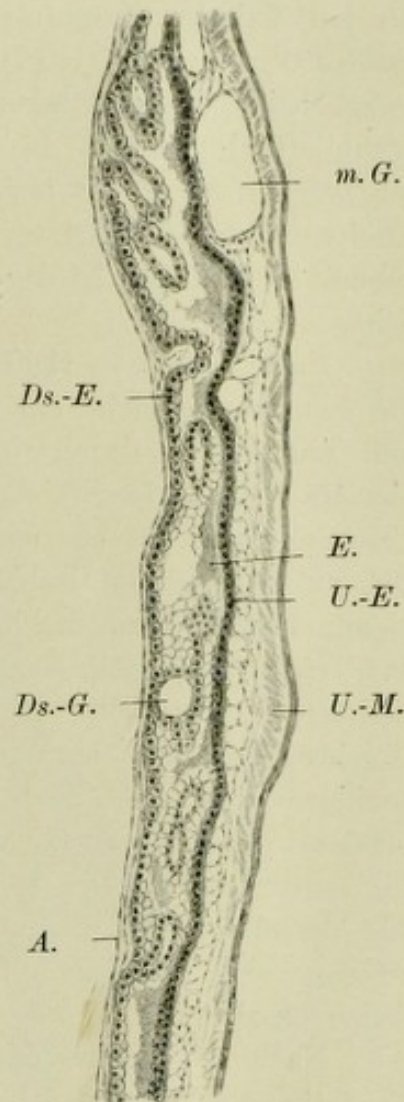


Fig. 122.

Wand der reifen Fruchtblase der weißen Ratte nahe der Placenta. Fruchtblase geschlossen in Formol fixiert. Vergr. 80.

A. = Amnion, Ds.-E. = Dottersackepithel, Ds.-G. = Dottersackgefäß, E. = Embryotrophe, m. G. = mütterliches Gefäß, U.-E. = Uterusepithel, U.-M. = Uterusmuskulatur.

syncytialen Scheidewänden die Kapillaren mit ihrem Endothel verlaufen (*période d'achèvement de l'ectoplacenta* nach Duval; Fig. 124). An gut fixierten Präparaten kann man noch in späten Embryonalstadien die beiden Gefäßsysteme auch nach ihren Blutkörperchen unterscheiden; die fötalen Blutkörperchen sind etwas größer und granuliert (Fig. 124). In dem Syncytium finden sich Kerne von sehr verschiedener, oft bedeutender Größe, namentlich an denjenigen Knotenpunkten des Netzes, an denen etwas größere Plasmamassen angehäuft sind. Damit ist der definitive Zustand der Placenta im wesentlichen erreicht.

Nach Jenkinson (1902) fixiert sich das Ei ungefähr am 6. Tag; die Allantois erreicht den Träger am 11. Tag, Allantoisbindegewebe und Trophoblast durchdringen sich gegenseitig im Verlaufe des 12. bis 15. Tages. Ungefähr am 11. Tag erfolgt die Abtrennung der Capsularis von der Uteruswand durch Vordringen des neuen Lumens. Bis auf kleine Unterschiede stimmen die oben gegebenen Daten hiemit gut überein. Nach demselben Autor tritt an der Oberfläche des Trägers frühzeitig Syncytium auf, das später wieder in getrennte Zellterritorien zerfällt; an den für vorliegende Darstellung benützten Objekten gelangte ein solches Stadium nicht zur Beobachtung. Jenkinson beschreibt auch die Umwandlung eines Teiles des Trophoblastes in ein Glycogenlager; dasselbe ist wohl identisch mit unserer Umlagerungszone. Die größeren mütterlichen Arterien durchsetzen, wie derselbe Autor hervorhebt, die Placenta in der Mitte und verzweigen sich an der fötalen Oberfläche; die mütterlichen Venen liegen basal.

Nach dem Schwunde der Decidua capsularis ist der Bau der Fruchtkammer der des Kaninchens ziemlich ähnlich. Nach Durchtrennung der Uteruswand, die Epithel trägt, gelangen wir von der antimesometralen Seite her zunächst in das Uteruscavum, in dem sich geringe Mengen von Embryotrophe finden, und haben den Dottersack mit seinem Gefäßnetz vor uns. Der Dottersack haftet aber unmittelbar an der fötalen Fläche der Placenta, etwas einwärts vom Rande (Fig. 123 und Tafel V, Fig. 40), ein Chorionrest wie beim Kaninchen fehlt hier. Mit dem Dottersack ist in späteren Stadien das Amnion verwachsen, so daß eine offene, außerembryonale Leibeshöhle nicht aufzufinden ist. Ein Hohlraum der Allantois fehlt gleichfalls, da ja die Allantois nur als solide mesodermale Anlage auftritt. Die Placenta ist einfach discoidal. Auswärts vom Dottersackansatz ist sie an der fötalen Oberfläche von epithelartigen, teils kubischen, teils abgeplatteten

Resten des Entoderms bekleidet. Am Rande der discoidalen Placenta finden sich noch längere Zeit, manchmal bis zum Schlusse der Gravi-

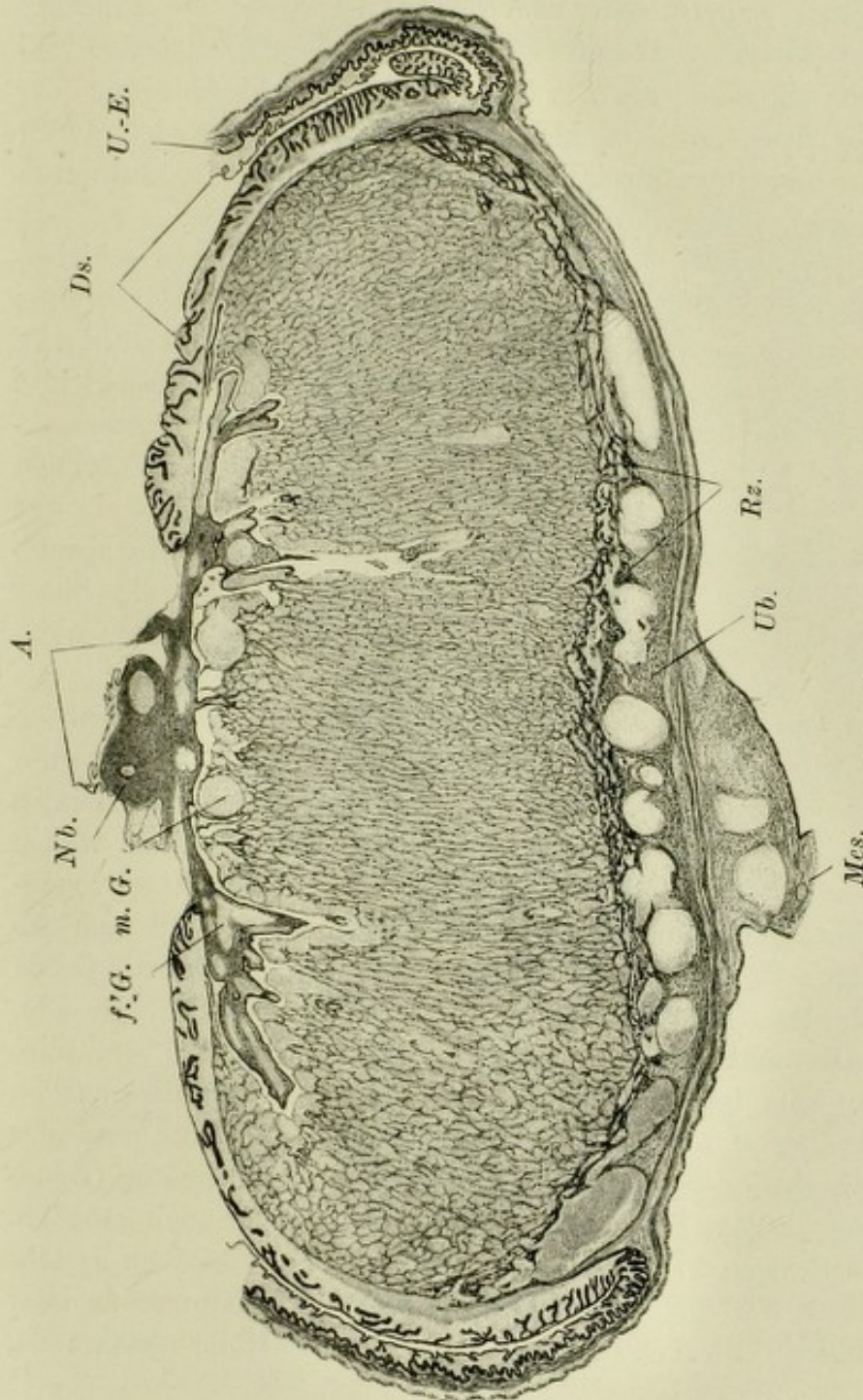


Fig. 123.

Beinahe reife Placenta der weißen Ratte im Querschnitt. Vergr. 13.

A. = Amnion, *Ds.* = Dottersack, *f. G.* = foetale Gefäße; längs derselben dringen die in der Figur weiß gelassenen Entodermis in die Placenta ein, *m. G.* = mütterliches Gefäß, *Mes.* = Mesometrium, *Nb.* = Nabelstrangansatz, *Rz.* = Riesenzellen der Umlagerungszone, *Ub.* = mütterlicher Unterbau, *U.-E.* = Uterusepithel. Der Rest der Decidua capsularis ist bei dieser Vergrößerung nicht erkennbar; vgl. das Schema Tafel V, Fig. 40.

dität, Reste der äußern Keimblasenwand (der Reichertschen Membran mit vereinzelt entodermalen Epithelien) und der Capsularis, die

frei in das Uteruscavum vorragen¹⁾. Der Dottersack selbst zeigt nahe dem Ansatz an die Placenta einen reichen Besatz von Falten und Zotten (Fig. 122 und 123), während seine Konvexität nahezu glatt ist. Das Uterusepithel schiebt sich vom Rande her unter die Placenta und sogar eine Strecke weit auf die untere Fläche derselben, so daß sie in späteren Stadien eine Art Stiel bekommt. Bei Ablösung der Placenta bleibt dann nur ein kleiner Epitheldefekt, der sich durch die Kontraktion der Uterusmuskulatur weiterhin verkleinert und durch Regeneration rasch gedeckt wird.

Neben dem Ansatz des Dottersackes an die Placenta schieben sich, längs der großen fötalen Gefäße hin, Divertikel des Entoderms in die oberflächlichen Schichten der Placenta vor (*entodermale Sinus* nach Duval), die von demselben Epithel ausgekleidet sind, das die Oberfläche der Placenta lateral vom Dottersackansatz bedeckt. In Fig. 123 sind sie neben den stärkeren fötalen Gefäßen weiß ausgespart; im Schema Tafel V, Fig. 40 sind sie gut erkennbar. In diese Sinus hinein erfolgt Transsudation eines eiweißhaltigen Plasmas aus den mütterlichen Gefäßen, die an die Sinus grenzen; die Sinus dienen damit wohl wieder der Aufnahme von Embryotrophe.

Auf dem Durchschnitt besteht die Placenta (Fig. 123) deutlich aus zwei Schichten, einem dicken Placentarlabrynth, welches die Hauptmasse des fötalen Syncytiums mit den mütterlichen und fötalen Gefäßen enthält, und einem Unterbau. Dieser setzt sich aus weiten venösen mütterlichen Gefäßräumen, aus degenerierenden glycogenhaltigen Deciduazellen und mütterlichen Symplassen und aus fötalen einkernigen Riesenzellen, die vielfach eine ganz kolossale Größe erlangen und der Umlagerungszone früherer Stadien entsprechen, zusammen. Die mütterlichen Gefäße besitzen hier noch teilweise ihr Endothel, teils ist dasselbe geschwunden, und die Riesenzellen bilden unmittelbar die Wand des Gefäßes. Bis zum Schlusse der Gravidität verschwinden übrigens die mütterlichen Elemente (Endothelien, Glycogenzellen, Symplassen) aus dieser Schicht noch gänzlich. Fötale Gefäße dringen in die Schicht nicht vor. Der Unterbau besteht also am Schlusse nur mehr aus den Resten der Umlagerungszone oder Riesenzellschicht, die, wenn auch allmählich an Höhe abnehmend,

¹⁾ An der Placenta der Fig. 123 sind diese Reste nur mehr bei stärkerer Vergrößerung als unbedeutende Anhänge nachweisbar; vgl. das Schema Tafel V, Fig. 40.

bis an das Ende der Gravidität erhalten bleibt. Zwischen ihr und der Muscularis uteri ist dann noch eine ganz dünne Schicht in die Länge gezogener und platt gedrückter, nicht decidual veränderter Bindegewebszellen zu unterscheiden. — Das fötale Syncytium des Placentarlabyrinthes ist nicht in Zotten oder Blätter ab-



Fig. 124.

Placentarlabyrinth einer nahezu reifen Placenta der weißen Ratte. (Objekt der Fig. 123.) Pikrinsublimat. Vergr. 400.

En. = Endothel, *f. C.* = foetale Capillaren, *m. B.* = mütterliche Bluträume, *Sy.* = Syncytium.

geteilt wie beim Kaninchen, sondern nur streckenweise von stärkeren Ansammlungen des fötalen Bindegewebes mit den größeren embryonalen Gefäßen und den Entodermsinus durchzogen. Im übrigen bildet das Syncytium, wie vorne ausgeführt, ein Netz, dessen Maschen an Schnitten senkrecht zur fötalen Fläche der Placenta ein wenig in die Länge gezogen erscheinen, während an Flachschnitten auch eine

radiäre Streckung der Maschen in den Randpartien wenigstens angedeutet erscheint.

Beim **Meerschweinchen** implantiert sich das Ei (Graf Spee) im Laufe des 7. Tages gleichfalls an der antimesometralen Seite, die

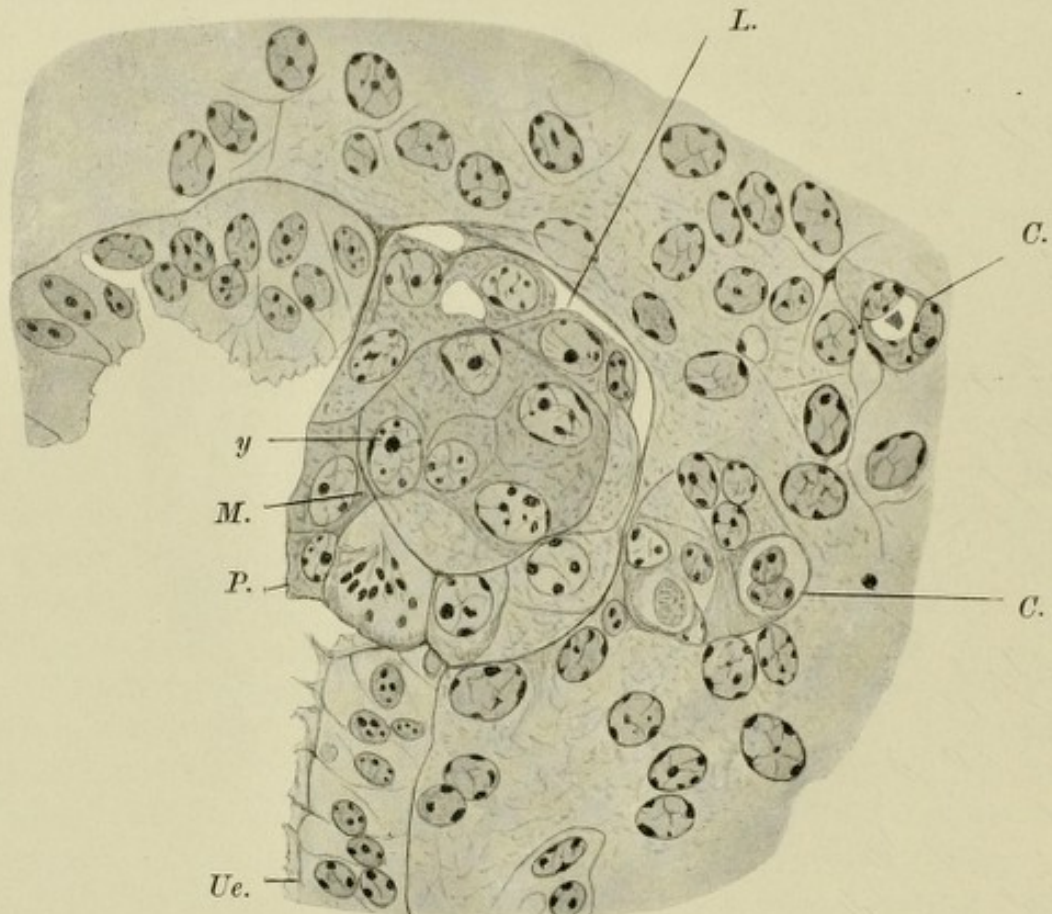


Fig. 125.

Ei vom Meerschweinchen in Implantation, 6 Tage, 12 $\frac{1}{2}$ Stunden nach dem Belegen. (Nach Graf Spee, 1901.) Vergr. 540.

Das Ei „besteht aus einer Mantelschicht (*M*) und einer darin eingeschlossenen kugeligen Masse (*y*), aus großen (im frischen Zustande) reichlich Fetttropfen enthaltenden Zellen. Eine schmale Lücke (*L*) trennt stellenweise das Ei von der Bindegewebsgrenze.“ *C.* = Capillaren, *P.* = Placentarpol des Eies (Stelle, von der später die Placentarbildung ausgeht, im Gegensatz zu dem gegenüberliegenden Implantationspol), *Ue.* = Uterusepithel.

Implantation ist aber nicht an eine Schleimhautfurche oder Crypte gebunden, sondern findet auf der freien Oberfläche statt. In der Regel haftet das Ei nur an einer Stelle der Schleimhaut (Fig. 125 und 126), manchmal aber gleichzeitig an zwei gegenüberliegenden Punkten in einer Furche, so daß man dann von doppelter Implantation sprechen

kann (Fig. 127). Durch die Anlagerung des Eies an das Uterusepithel wird dieses zerstört und das unterhalb der Implantationsstelle

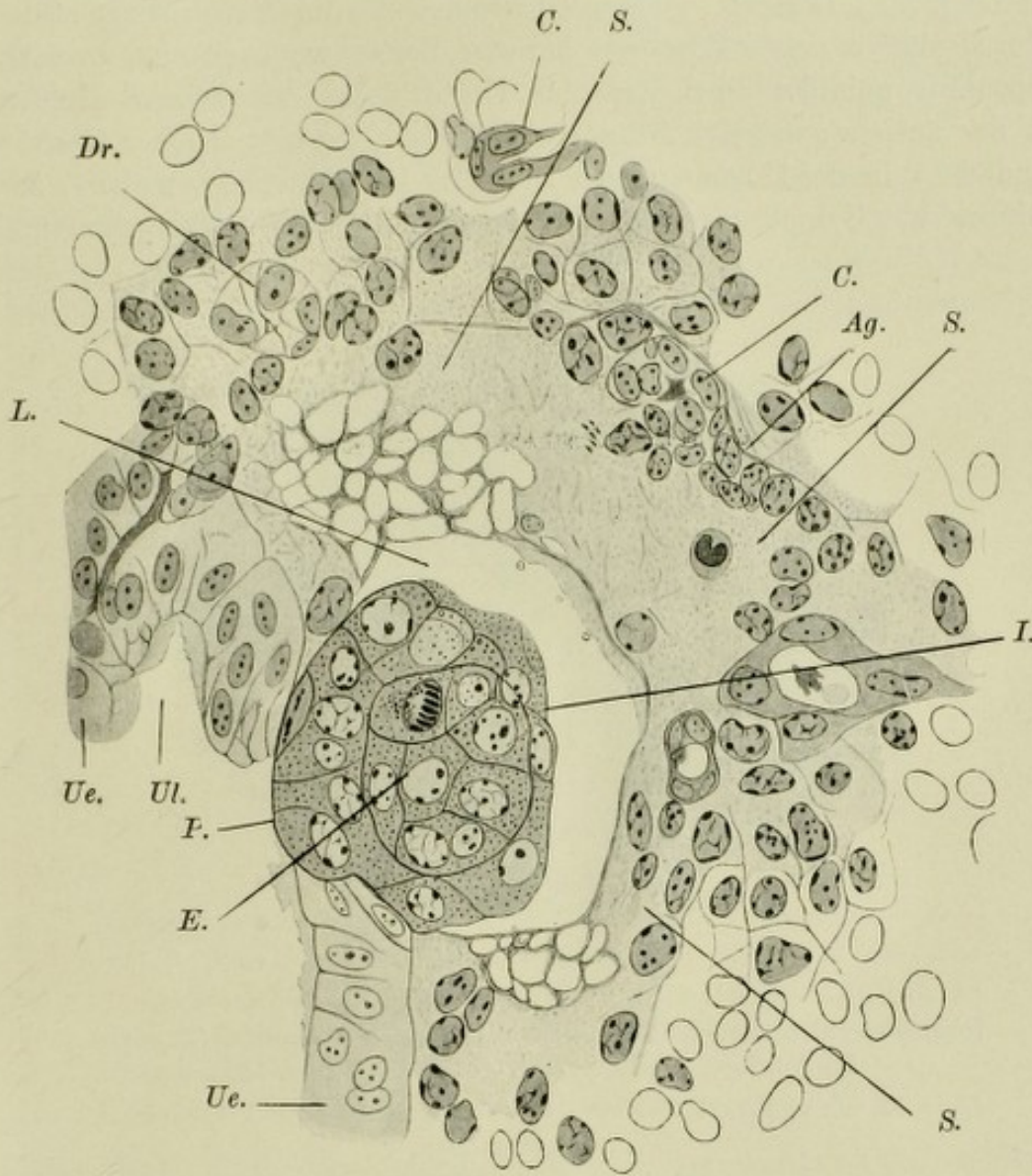


Fig. 126.

Ei vom Meerschweinchen, gleich alt wie das der Fig. 125. Nach Graf Spee. Vergr. 460.

Ag. = Assimilationsgrenze des Eies (zwischen bindegewebigem Symplasma und getrennten Deciduazellen), *C.* = Capillaren, *Dr.* = Drüse, *E.* = Ei, *I.* = Implantationspol des Eies, *L.* = Lücke zwischen Ei und Gewebe, *P.* = Placentarpol des Eies, *S.* = bindegewebiges Symplasma, *Ue.* = Uterusepithel, *Ul.* = Uteruslumen.

gelegene Bindegewebe verflüssigt, so daß das Ei in einen Hohlraum („Saftraum“) hineingelangt, über dem sich nach dem Durchtritt des Eies das Epithel wieder schließt. Die Schleimhaut reagiert wieder

auf die Implantation durch die Ausbildung eines mächtigen Schleimhautbuckels aus Deciduagewebe, des Eibettes, das (Fig. 128 und 129) mesometral anwächst und antimesometral durch Vordringen des Uterusepithels sich ablöst wie bei der Ratte, wodurch eine Decidua capsularis gebildet wird und das Uteruslumen mit seinem Epithel an der antimesometralen Seite neu entsteht. Im mütterlichen Gewebe kommt es in der Umgebung des Eies (im Implantationshof) zur Bildung von Symplassen, die aus dem Bindegewebe hervorgehen und

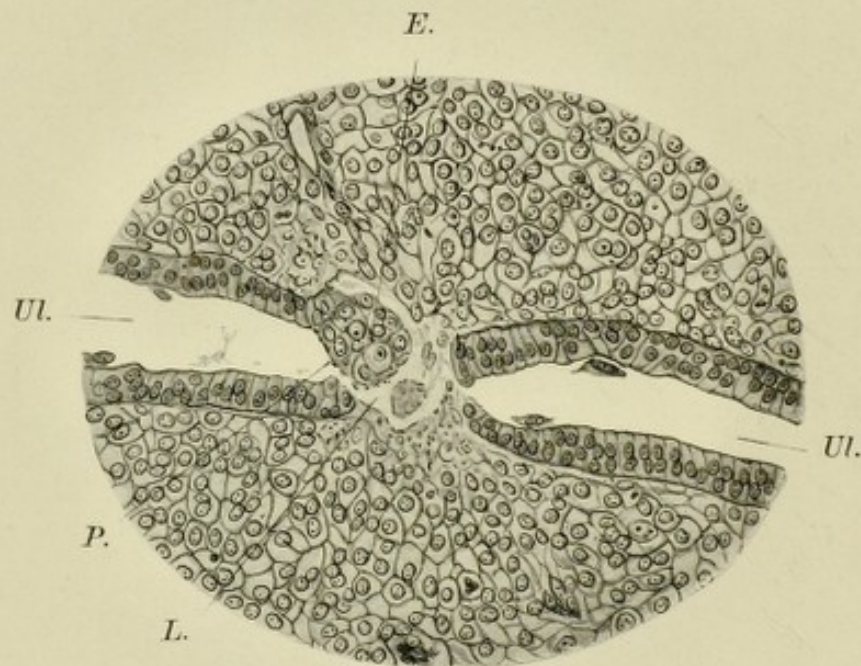


Fig. 127.

Ei vom Meerschweinchen, 6 Tage 14 Stunden nach der Befruchtung, an zwei gegenüberliegenden Stellen des Uteruslumens (doppelt) implantiert. Nach Graf Spee. 1901. Vergr. 140.

E. = Ei, *L.* = Lücke zwischen Gewebe und Ei, *P.* = Placentarpol, *Ul.* = Uteruslumen.

dem Untergange verfallen sind, also eine Degenerationserscheinung darstellen. Peripher von den Symplassen bildet sich eine Art Granulationsgewebe aus, an das sich außen das Deciduagewebe, aus den Bindegewebszellen durch eine Art Aufblähung hervorgegangen, anschließt.

Das implantierte Ei bleibt nicht in der Nähe des Uterusepithels liegen, sondern rückt tief in das Eibett hinein, und die Syncytiumbildung spielt sich ferne vom Uterusepithel ab, so daß eine Beteiligung des letzteren an der Syncytiumbildung ganz ausgeschlossen ist (Herrmann und Stolper). Überhaupt liegt das Ei nahezu frei in dem

Saftraum, der durch die Auflösung des mütterlichen Gewebes entstanden ist, und durchläuft nun die ersten Stadien der Keimblattbildung bis zum Auftreten des Mesoderms und der Bildung der extraembryonalen Leibeshöhle, also etwa bis zu dem in Fig. 75 dargestellten Stadium (abgesehen von der Ausbildung der Allantoisanlage).

Zu dieser Zeit besteht das mesometral gerichtete (placentare) Ende der schlauchförmigen Keimblase, wie vorne auf pag. 73 ausgeführt, aus vier Schichten (Fig. 130). Außen liegt das ectoplacentäre Entoderm, auf dieses folgt das äußere Blatt des Ectoplacentarconus,

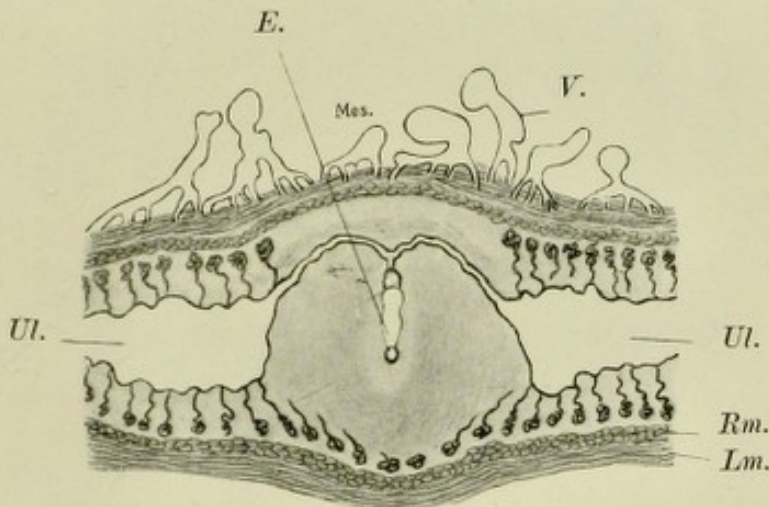


Fig. 128.

Axialer Längsschnitt durch eine Fruchtblase des Meerschweinchens vom 9. Tag. Nach Duval, 1892. Antimesometrale Implantation des Eies und Bildung des Eibuckels. Vergr. 6 bis 7.

E. = Ei, *Mes.* = Mesometrium, *Lm.* = Längsmuskulatur, *Rm.* = Ringmuskulatur des Uterus, *Ul.* = Uteruslumen, *V.* = Vene des Uterus im Mesometrium.

dann, durch Reste der Ectoplacentarhöhle getrennt, das innere Blatt, dann das (parietale) Mesoderm. Nun setzt die Syncytiumbildung ein und damit auch das phagocytäre Vordringen des Eies in die Schleimhaut, während bis dahin nur eine Art chemischer (fermentativer) Auflösung mütterlichen Gewebes vor sich gegangen sein dürfte.

Die Syncytiumbildung nimmt (Herrmann und Stolper) ihren Ausgang vom äußeren Blatt des Ectoplacentarconus, während das innere Blatt getrennte Zellbezirke erkennen läßt (Fig. 130)¹). Das

¹) In einem früheren Stadium läßt sich auch vom inneren Blatt ausgehende Syncytiumbildung nachweisen, später bis zur vollständigen Verwischung der Scheidung beider Blätter nicht mehr.

Syncytium durchbricht an verschiedenen Stellen das ectoplacentäre Entoderm (plasmodiale [richtiger syncytiale] Wurzeln der Ectoplacenta nach Duval, Fig. 129 und 131), dringt in das Deciduagewebe vor, eröffnet mütterliche Gefäße und belädt sich mit roten Blutkörperchen; das Blut gräbt sich lacunäre Bahnen im Syncytium.

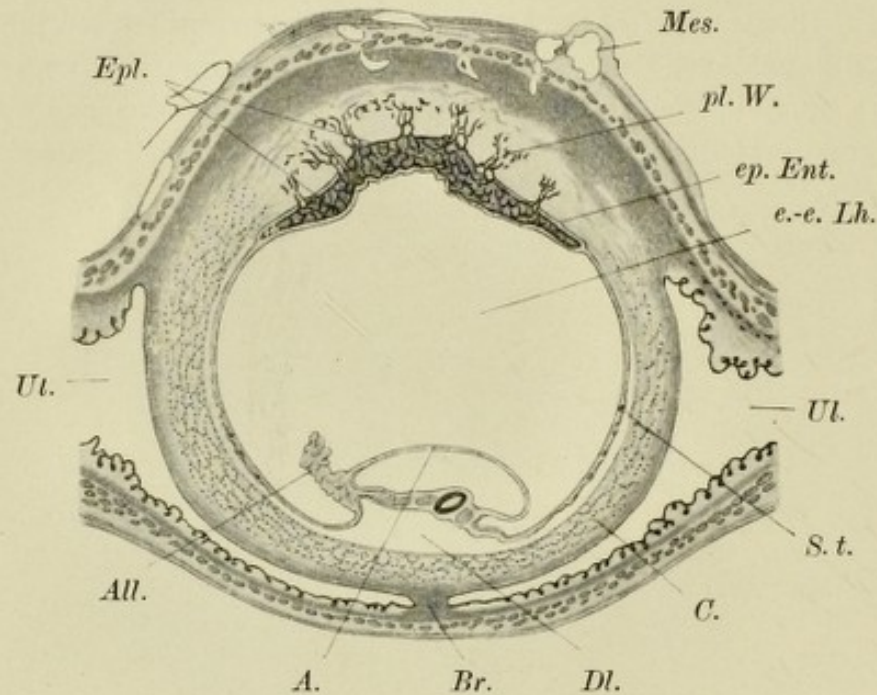


Fig. 129.

Axialer Längsschnitt durch die Fruchtblase des Meerschweinchens vom 14. Tag. Nach Duval, 1892. Mesometrale Anwachsung und antimesometrale Ablösung des Eibuckels; Bildung der Capsularis. Vergr. $6\frac{1}{2}$.

A. = Amnion, All. = Allantois, Br. = letzte Brücke zwischen antimesometraler Uteruswand und der sich ablösenden Capsularis, C. = Capsularis, Dl. = Darm- und Dottersacklumen, ep. Ent. = ectoplacentäres Entoderm, Epl. = Ectoplacenta (in deren Mitte der Beginn der centralen Excavation), e.-e. Lh. = extraembryonale Leibeshöhle, Mes. = mesometrale Seite mit Uterusgefäßen, S. t. = Sinus terminalis, Ut. = Uteruslumen, pl. W. = plasmodiale Wurzeln der Ectoplacenta.

Die anfänglich nur an einigen Punkten (durch vorwachsendes Syncytium) erfolgte Haftung des Eies verwandelt sich unter starker Verbreiterung des placentaren Eipoles in eine breite Anlagerung, es bildet sich eine mächtige syncytiale Wucherung (Trophoblastwucherung), die zahlreiche mütterliche Lacunen enthält und eiwärts von einer Schicht von Zellen mit deutlichen Grenzen, dem Derivat des innern

Blattes des Ectoplacentalconus, sowie vom Mesoderm bedeckt ist.
(Période de formation de l'ectoplacenta nach Duval.)

Unterhalb des von Lacunen durchsetzten Syncytiums kommt es zur Ausbildung einer ausgesprochenen Umlagerungszone, die namentlich

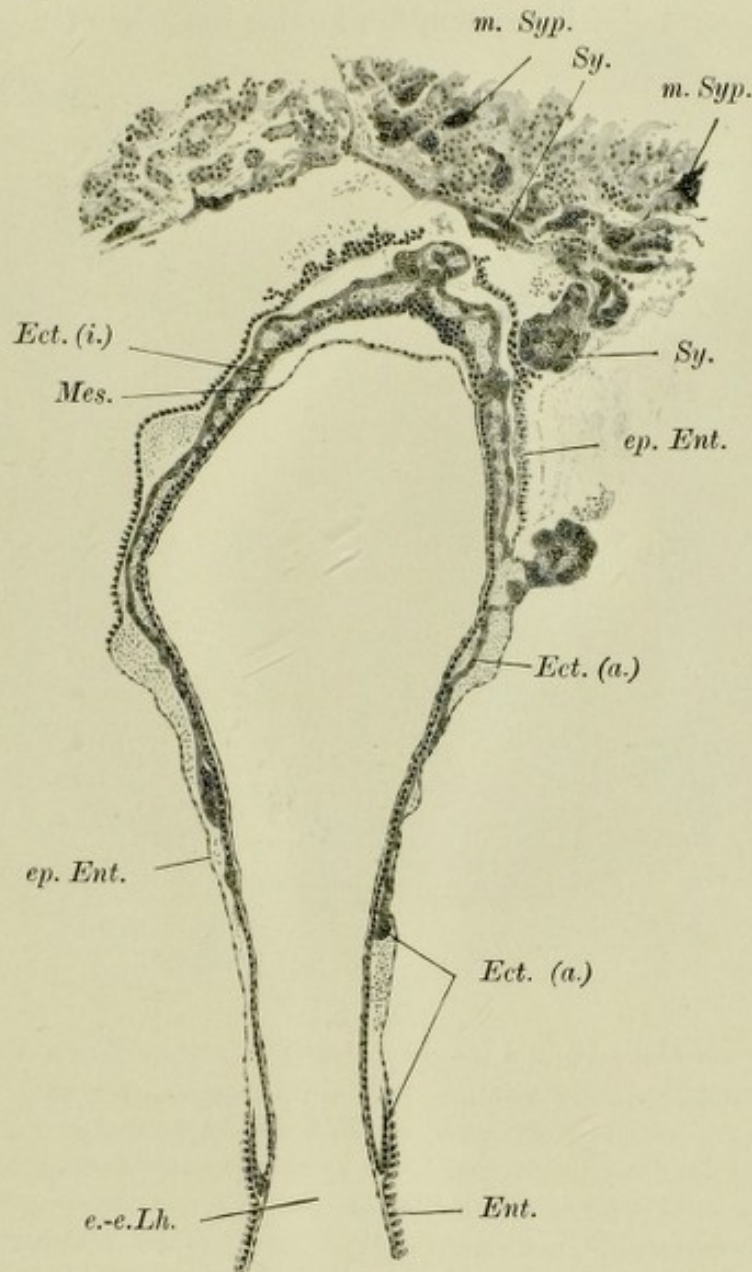


Fig. 130.

Placentarpol einer jungen Meerschweinchenkeimblase, etwa entsprechend dem Schema Textfigur 75. Vergr. 50.

Ect. (a.) = äußeres Blatt der ectodermalen Wand der Ectoplacentalhöhle, *Ect. (i.)* = inneres Blatt derselben, *Ent.* = Entoderm, *ep. Ent.* = ectoplacentäres Entoderm, *e.-e. Lh.* = extraembryonale Leibeshöhle, *Mes.* = Mesoderm, *Sy.* = ectodermales Syncytium, *m. Syp.* = mütterliches Sympasma.

in etwas späteren Stadien (Fig. 131) sehr deutlich ist. Lange Züge von Syncytium, die oben genannten plasmodialen Wurzeln, dringen tief in das mütterliche Gewebe vor; zwischen ihnen finden sich mütterliche Symplasmen und zerfallende Deciduazellen. Zwischen den Wurzeln ist die äußerste (fötale) Syncytiumlage in eine besondere Grenzschicht

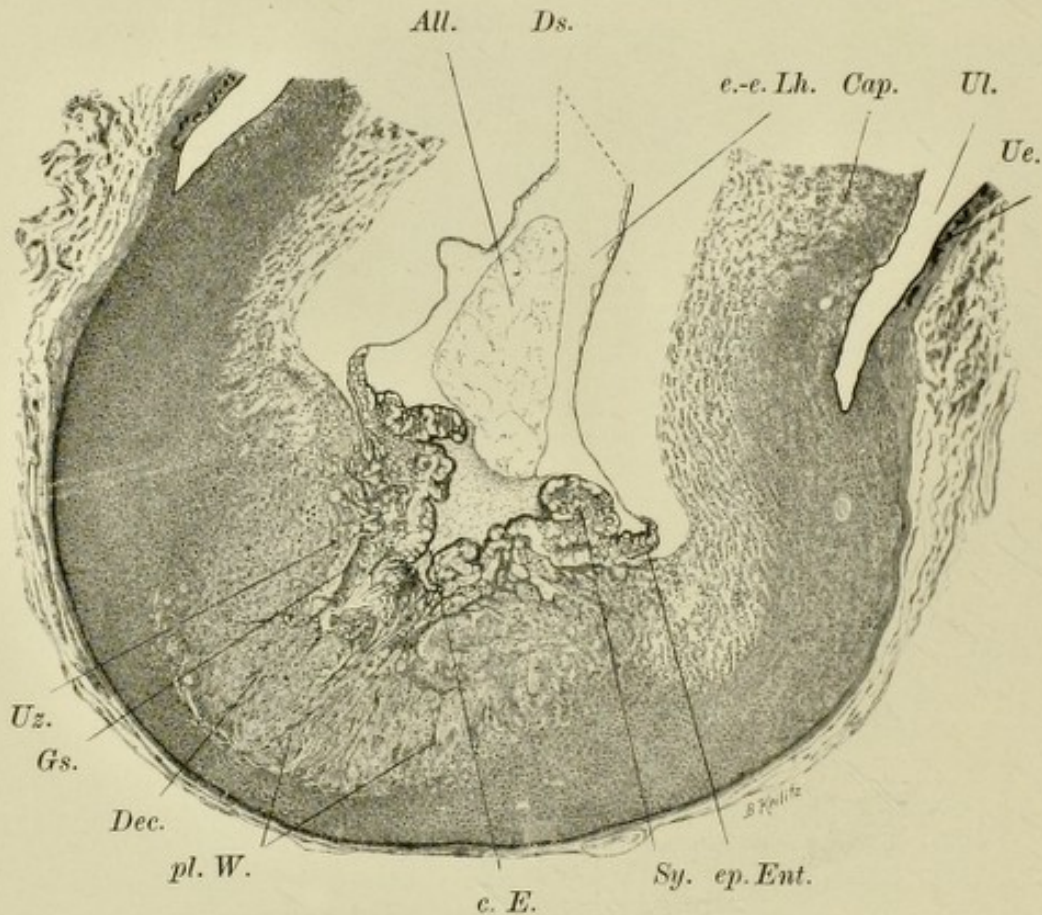


Fig. 131.

Placenta eines $2\frac{1}{3}$ mm langen Meerschweinchenembryo. Vergr. 12.

All. = Allantois, *Cap.* = Capsularis, *Dec.* = Decidua subplacentalis, *Ds.* = Dotter-sack, *c. E.* = centrale Excavation, *ep. Ent.* = ectoplacentäres Entoderm, *Gs.* = Grenzschicht des Syncytiums, *e.-e. Lh.* = extraembryonale Leibeshöhle, *Sy.* = Syncytium mit Blutlacunen, *Ue.* = Uterusepithel, *Ul.* = Uteruslumen, *Uz.* = Umlagerungszone, *pl. W.* = plasmodiale Wurzeln in der Umlagerungszone.

mit riesigen Kernen und reichlichem, stark vacuolisiertem Plasma umgewandelt (Fig. 131).

Sobald die rein mesodermale Allantois die Placentaranlage erreicht, dringt das Mesoderm mit den fötalen Gefäßen in diese Anlage ein¹⁾

¹⁾ Zu dieser Zeit besteht, wie Herrmann und Stolper betonen, eine ziemlich weitgehende Analogie zwischen der Meerschweinplacenta und der

(Période de remaniement nach Duval). Das Vordringen erfolgt am raschesten in der Mitte der Placentaranlage, so daß die Placenta von

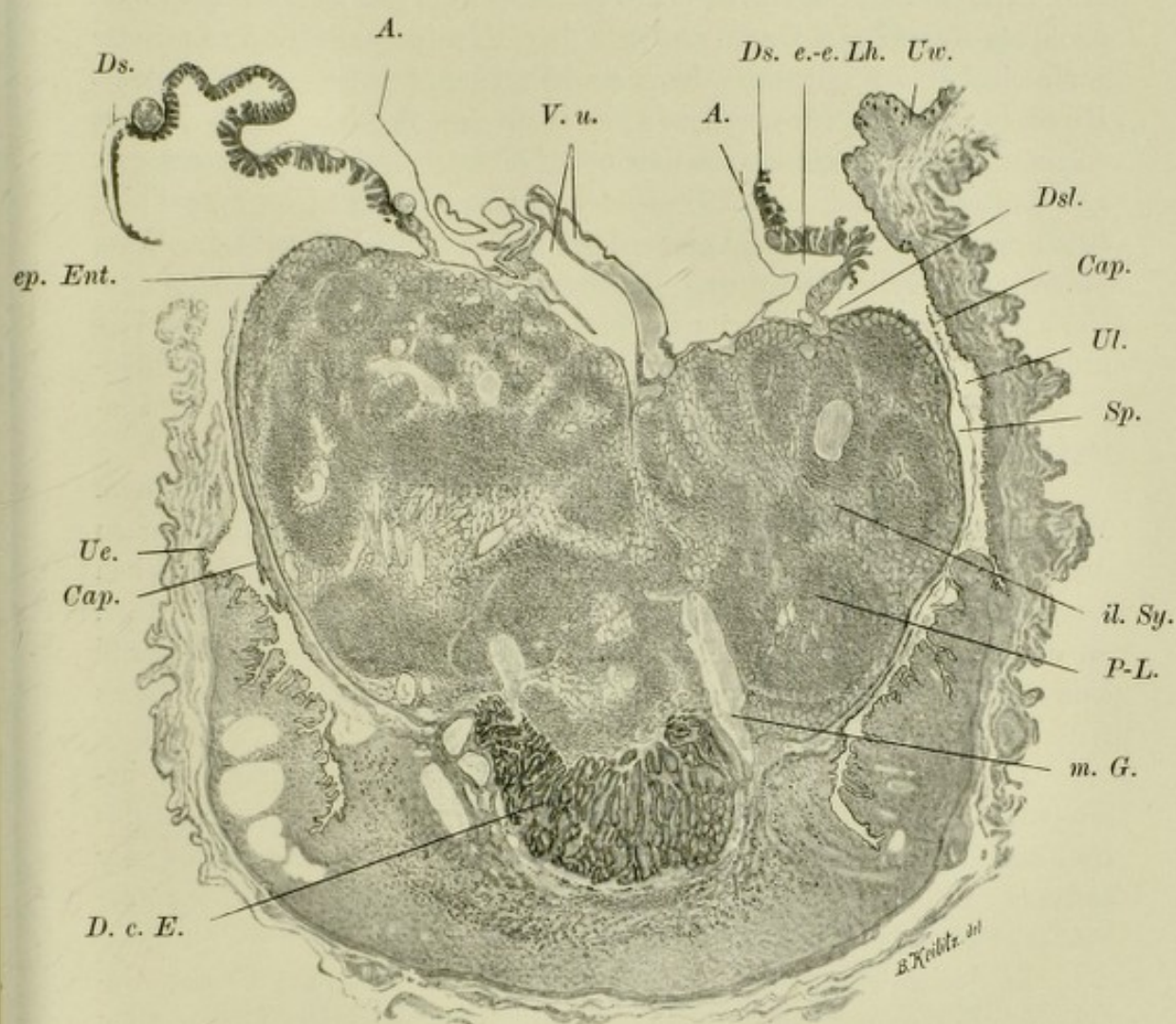


Fig. 132.

Placenta vom Meerschweinchen aus der zweiten Hälfte der Gravidität (Embryo 34 mm lang). Vergr. 7.

A. = Amnion, Cap. = Capsularis, D. c. E. = Dach der centralen Excavation (Unterbau der Placenta), Ds. = Dottersack, Dsl. = Dottersacklumen, ep. Ent. = ectoplacentäres Entoderm mit Zottenbildung, m. G. = mütterliches Gefäß, e.-e. Lh. = extraembryonale Leibeshöhle, P-L. = Placentarlabyrinth, Sp. = Spalte zwischen Placenta und Capsularis, dem Dottersacklumen entsprechend, il. Sy. = interlobuläres Syncytium, Ue. = Uterusepithel, Ul. = Uteruslumen, Uw. = Uteruswand, V. u. = Vasa umbilicalia, Vgl. auch das Schema Tafel VI, Fig. 41.

des Menschen, da bei beiden die Zotten, respektive deren Äquivalente von einem Syncytium und einer dem Mesoderm unmittelbar anliegenden Schicht mit getrennten Zellen (Langhanssche Schicht beim Menschen) bekleidet sind.

einer mesodermalen Achse (Duval) durchsetzt erscheint (Fig. 131); die ectodermale Anlage wird durch das Mesoderm förmlich ausgehöhlt, und daher bezeichnet Duval den vom Mesoderm eingenommenen Raum auch als *centrale Excavation* der Placenta, das verbreiterte Ende der Achse mit dem hier stark verdünnten Ectodermbelag als *Dach* der *centralen Excavation*. Im Bereich dieses Daches wächst das Mesoderm zu schmalen, auf dem Querschnitt zottenartigen, gefäßhaltigen Blättern aus, die beiderseits von einem nicht syncytialen ectodermalen Epithel (wohl einem Derivat des inneren Blattes der Ectoplacentalhöhle) bekleidet sind und breite, papillenartige Abschnitte der Umlagerungszone zwischen sich fassen (Fig. 132; bei schwacher Vergrößerung erscheinen die Mesodermblätter mit dem doppelten Epithelbelag nur als schmale, dunkle Striche im lichterem Gewebe der Umlagerungszone).

In der übrigen Placenta (im Placentarlabyrinth) erfolgt mit dem Vordringen des Mesoderms eine Zerlegung in einzelne Läppchen, zwischen denen Züge des ursprünglichen Syncytiums mit den mütterlichen Lacunen erhalten bleiben (Fig. 132 und Tafel VI, Schema 41). Auch an der oberen und seitlichen Fläche der Placenta findet sich dauernd eine solche Zone von Syncytium mit Lacunen. (*Interlobuläres* und *Randsyncytium*.)

Zugleich mit dem Einwachsen des Mesoderms erfolgt ein bedeutendes Breiten- und Dickenwachstum der Placenta. Durch das Breitenwachstum wird der Ansatz des invertierten Dottersackes, der anfangs (Fig. 131) am Rande der Placenta erfolgte, auf die fötale Fläche verschoben (Fig. 132).

In das Zentrum der letzteren dringen die stärkeren fötalen Gefäße in Begleitung einer etwas reichlicheren Mesodermmenge ein; interlobulär liegen die größeren mütterlichen Blutbahnen. Die Läppchen zeigen an Flachschnitten eine Art Radiärstellung um das Zentrum, die mesodermale Achse, in welcher die größeren fötalen Gefäße verlaufen; doch zeigt das Mesoderm in späteren Stadien im Bereiche der Achse keine so auffallende Entfaltung mehr, wie etwa in Fig. 131, sondern beschränkt sich auf eine mäßig stark entwickelte bindegewebige Gefäßscheide.

Das eteoplacentäre Entoderm ist durch die „plasmodialen Wurzeln“ in einzelne Bezirke zerlegt worden. Die näher der Achse der Placenta gelegenen Teile werden bei der breiten Anlagerung der Placenta an die Decidua zwischen Ectoderm und Decidua eingeschlossen (Fig. 129) und scheinen später restlos zu verschwinden. Die Randteile dieses Entoderms überziehen die Seitenflächen und die Randzone der

fötalen Placentarfläche auswärts vom Dottersackansatz und bilden hier ein vielschichtiges Epithel, an dessen Oberfläche die Zellen eigentümliche zotten- oder papillenartige Wucherungen eingehen, aber ohne mesodermale Zottenachsen (Fig. 132 und Tafel VI, Schema 41). Die Entodermwucherung der Placentaraußenfläche samt der Zottenbildung ist am deutlichsten in der Mitte der Gravidität; gegen Ende derselben wird die Schicht niedriger, die Zotten undeutlich. (Fig. 133.)

Unter dem Entodermbelag der Placentaroberfläche stellt sich eine eigentümliche Umwandlung der periphersten Syncytiumlage ein. (Fig. 133.) Die Kerne erscheinen stark vergrößert, wie gebläht, und die einzelnen

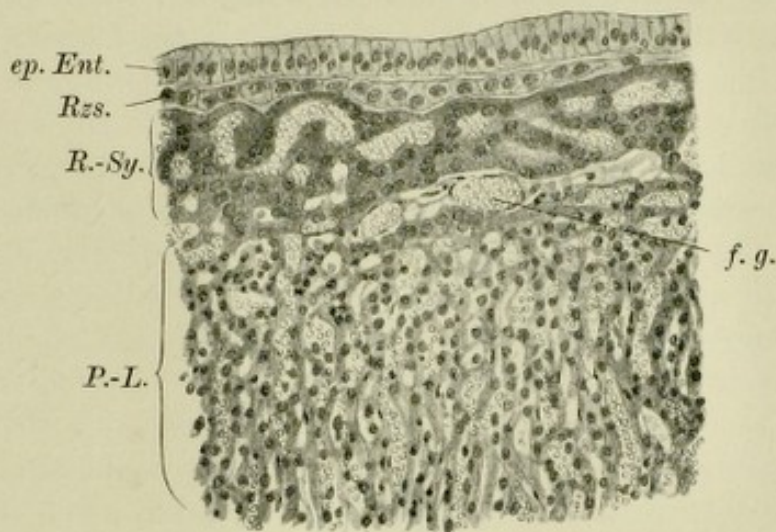


Fig. 133.

Seitenfläche einer nahezu reifen Meerschweinchen-Placenta
(Embryo 100 mm lang). Vergr. 150.

ep. Ent. = ectoplacentäres Entoderm, *f. G.* = fötales Gefäß, *P.-L.* =
Placentar-Labyrinth, *Rzs.* = ectodermale Riesenzellenschicht,
R.-Sy. = Randsyncytium.

Zellterritorien sondern sich wieder. Die Umwandlung beginnt schon zur Zeit des Einwachsens des Mesoderms, zuerst an der Basis der Placenta, und diese periphere Ectodermzone erscheint zunächst (vor Auftreten der Zellgrenzen) wie eine seitliche Fortsetzung der vorne auf pag. 168 genannten Grenzschiechte des Syncytiums. Später, in der Mitte der Gravidität, wenn die Entodermzotten den Höhepunkt ihrer Entwicklung erreicht haben, bildet die periphere Ectodermzone eine ein- bis zweischichtige epithelartige Lage von „Riesenzellen“ (Duval), die besonders an den Seitenflächen der Placenta deutlich ist, und an die sich zentralwärts das Randsyncytium mit Lacunen, peripher das

ectoplacentäre Entoderm anschließt. In der reifen Placenta ist, wie das Entoderm, auch diese Zone deutlich rückgebildet. (Fig. 133.)

Gegen Ende der Gravidität degeneriert wieder die Capsularis, die schon im Stadium der Fig. 132 auf eine schmale Schicht reduziert erscheint; der invertierte Dottersack liegt der Uterusschleimhaut unmittelbar an und dient der paraplacentären Ernährung. Wieder ist er in der Nähe der Placenta mit Falten und Zotten reich besetzt und reichlich vascularisiert. Im Placentarlabyrinth tritt eine weitgehende Verdünnung der Scheidewände zwischen mütterlichen und fötalen Blutbahnen ein, so daß vielfach nur eine einzige zarte Membran zwischen den langgezogenen Gefäßen zu sehen ist; die interlobulären Syncytiumstraßen bleiben erhalten und bedingen den Läppchenbau der Placenta. Die ganze Placenta wird wieder vom Uterusepithel unterwachsen und gestielt. In der Stielgegend finden sich bis zum Schluß die eigentümlichen Zotten des „Daches der zentralen Excavation“, doch stark verändert. Die breiten Massen der Umlagerungszone zwischen den Zotten degenerieren zu einer fast homogenen Substanz, die fötalen Gefäße scheinen zu obliterieren, die Epithellagen selbst wandeln sich in zerfallende Symplasmen um. Die Reste des Daches bilden den Unterbau der reifen Placenta.

Beim Vergleich der Implantationsvorgänge ergibt sich, daß bei den Nagern sehr verschiedene Typen vorliegen. Die breite Anheftung der Kaninchenkeimblase erinnert an tiefstehende Formen. Die einfache Implantation des Meerschweincheneies, das sich durch das Epithel in die Schleimhaut eingräbt, ist von großer Bedeutung für unsere Vorstellungen über den analogen Vorgang beim Menschen. Aber auch die Vorgänge bei der Implantation des Mäuseeies wurden für die menschliche Implantation theoretisch verwertet. Starke Unterschiede weist die Ausbildung der Decidua in frühen Stadien auf, verschieden ist auch die Form der Zotten, aber das Wesen der Bildung und des Baues des Placentarlabyrinthes ist bei allen Formen dasselbe.

Andererseits besteht eine ganze Reihe von morphologischen Unterschieden zwischen den Fruchthüllen und der Placenta der einzelnen Arten auch in späteren Stadien der Gravidität, so daß eine Bestimmung der Zugehörigkeit eines vorliegenden Präparates zu einer der genannten Gruppen in jedem Stadium der Gravidität möglich erscheint.

Beim Kaninchen setzt sich der invertierte Dottersack, der durch einen Randsinus begrenzt ist, in das Chorion fort; dieses haftet an

der Unterseite der Placenta. Auf der fötalen Oberfläche der Placenta findet sich die hohle Allantois. Die Placenta selbst besteht aus zwei, durch eine breite Substanzbrücke verbundenen Lappen (Kotyledonen) und besitzt eine grob gekörnte Oberfläche, entsprechend ihrem Aufbau aus einzelnen Läppchen. Der einheitliche Nabelstrang ist nur kurz; im Bereiche der Allantoisblase trennen sich die aus ihm stammenden Gefäße und verlaufen einzeln. (Fig. 108.)

Bei Ratte und Maus haftet der Dottersack an der fötalen Oberfläche der Placenta, ein Stück einwärts vom Rande. Das Zentrum der Placenta ist im frischen Zustand dunkler gefärbt als der von Entoderm überzogene Rand. Ringsum an der Seitenfläche finden sich größere oder geringere Reste der Capsularis. Im übrigen erscheint die Placenta glatt, in späteren Placentarstadien knopfartig, ein Läppchenbau ist an ihr nicht nachzuweisen. Die ganze Placenta stellt ihrem Aufbau nach ein einziges Läppchen dar. Ein Allantoishohlraum fehlt. Am Durchschnitte finden sich die längs der fötalen Gefäße vordringenden Entodermsinus und der Unterbau mit seinen Riesenzellen.

Beim Meerschweinchen haftet der Dottersack gleichfalls an der fötalen Oberfläche der Placenta und läßt eine von Entoderm bekleidete Randzone frei. Die Capsularisreste sitzen im Winkel zwischen Placenta und Uteruswand. Der mittlere Teil der Placentaroberfläche zeigt deutlichen Läppchenbau. Ein Allantoishohlraum fehlt auch hier. Auf dem Schnitt sind die Läppchen mit den syncytialen Zwischenzonen und der eigentümliche, aus dem Dach der centralen Excavation hervorgegangene Unterbau sowie das mehrschichtige ectoplacentäre Entoderm mit Zottenresten und einer Unterlage von Riesenzellen erkennbar. Im Wesen entspricht jedes Läppchen der Meerschweinplacenta der ganzen Placenta einer Ratte. Als neue Einrichtungen kommen beim Meerschwein noch der Unterbau und die eigentümlichen Bildungen der Placentaroberfläche (Entodermzotten, Riesenzellenschicht und Randsyncytium) hinzu, dagegen fehlen die Entodermsinus. Der Nabelstrang ist bei Ratte und Meerschwein länger als beim Kaninchen und läßt sich bis an die Placenta verfolgen, was mit dem Fehlen des Allantoishohlraumes zusammenhängt.

Die Capsularis von Maus, Ratte und Meerschwein ist von der des Menschen in einer Reihe von Punkten verschieden. Sie entsteht erst längere Zeit nach der Implantation, durch Ablösung des Eibuckels von der antimesometralen Seite, nicht wie beim Menschen gleich durch den Implantationsvorgang selbst, und verwächst nicht mit der gegenüberliegenden Uteruswand wie beim Menschen. Anfangs ist das

Gewebe, das in sie einbezogen wird, reich vascularisiert und der Nährboden des Eies, während sie beim Menschen für die Ernährung des Eies immer nur von untergeordneter Bedeutung ist. Schließlich ist ihr Gewebe reichlich genug, um durch seinen Zerfall bei der Ernährung des Eies eine Rolle spielen zu können, während beim Menschen diese Aufgabe ganz in den Hintergrund tritt. Die Bedeutung, welche die Erkenntnis ihrer Entstehung für die Beurteilung menschlicher Implantationsvorgänge erlangt hat, liegt aber darin, daß hier zum ersten Male die Möglichkeit einer Capsularisbildung durch Eindringen des Eies in die bindegewebige Decidua, ohne Umwachsung des Eies durch Schleimhautfalten und ohne Beteiligung des Uterusepithels, festgestellt wurde.

Die Tragzeit beträgt beim Kaninchen 28 Tage, bei der Maus 21 Tage, bei der Ratte 5 Wochen, beim Meerschweinchen 9 Wochen. Die Muttertiere werden nach dem Wurf sofort wieder belegt, eine neue Gravidität tritt aber nach Herrmann und Stolper (beim Meerschwein) nur ein, wenn die Jungen gesäugt werden, weil nur dadurch die Involution des Uterus soweit erfolgt, daß eine neuerliche Haftung der Eier möglich ist. Bei Wegnahme oder Absterben der Jungen oder auch wenn das Muttertier nicht sofort wieder belegt wird, tritt die nächste Brunstperiode (bei Maus und Meerschwein) erst wieder nach 21 Tagen ein.

Literatur.

- Hauptwerk: M. Duval, Le placenta des Rongeurs. Journal de l'Anatomie et de la Physiologie, T. 27—30, 1889—1892. Vergl. ferner Strahl (s. pag. 104).
- Schoenfeld, H., Contribution à l'étude de la fixation de l'oeuf des mammifères dans la cavité utérine et des premiers stades de la placentation. Archives de Biologie, T. 19, 1903. (Kaninchen.)
- Chipman, W. W., Observations on the placenta of the rabbit with special reference to the presence of glycogen, fat and iron. Studies fr. the Victoria Hospital, Montreal, Vol. 1, 1902.
- Burckhard, F., Die Implantation des Eies der Maus in die Uterusschleimhaut. Arch. mikr. Anat. Bd. 57, 1901.
- Jenkinson, J. W., Observations on the histology and physiology of the placenta of the mouse. Tijdschr. Nederl. Dierkund. Vereeniging, Ser. 2, Deel 7, 1902.
- D'Erchia, F., Über die Einbettung des Eies und die Entwicklung und den Bau der Allantois- und Dottersackplacenta bei der weißen Maus. Zeitschr. f. Geb. u. Gyn., Bd. 44, 1901.
- Kolster, R., Zur Kenntnis der Embryotrophe bei Vorhandensein einer Decidua capsularis. Anat. Hefte Bd. 22, 1903 (weiße Maus).

- Disse, J., Die Vergrößerung der Eikammer bei der Feldmaus (*Arvicola arvalis*). Arch. mikr. Anat. Bd. 68, 1906.
- Melissenos, C., Über die Fettkörnchen und ihre Bedeutung in der Placenta bei den Nagern und der Katze. Arch. mikr. Anat. 67, 1906.
- Assereto, L., Ricerche sul grasso nella placenta. Arch. di Ost. e Gin. Bd. 13, Napoli, 1906. (Cavia).
- Spee, F. Graf, Die Implantation des Meerschweincheneies in die Uteruswand. Zeitschr. f. Morph. u. Anthr., Bd. 3, 1901.
- Herrmann, E., und Stolper, L., Zur Syncytiogenese beim Meerschweinchen. Sitzber. K. Akad. d. Wissensch. Wien. Bd. 114, 1905.
- Stolper, L., u. Herrmann, E., Die Rückbildung der Arterien im puerperalen Meerschweinchenuterus. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 63, 1904.
- * Assheton, R., On the foetus and placenta of the spiny mouse (*Acomys cahirinus*). Proc. Zool. Soc. London 1905.
- * Lee, Th. G., The early development of *Geomys bursarius*. Brit. Med. Journ. 1906. (Vorläuf. Mitteilung.)
- * Muller, F., De wederzijdsche verhouding tusschen Ei en Uterus bij de knaagdieren meer in het bijzonder bij *Sciurus vulgaris*. Tijdschr. Nederl. Dierk. Vereeniging, Deel 9, 1905.
- Rejsek J., Anheftung (Implantation) des Säugetiereies an die Uteruswand, insbesondere des Eies von *Spermophilus citillus*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 63, 1904.
- Strahl, H., Eine Placenta mit einem Mesoplacentarium. Anat. Anz. 26, 1905. (*Dasyprocta Aguti*.)
- Zur Kenntnis der Placenta von *Tragulus javanicus*. Anat. Anz. 26, 1905.

2. Insectivoren.

Die Insectivoren sind zwar der Untersuchung nicht sehr leicht zugänglich, weil schwierig zu beschaffen, und dürften sich auch (vielleicht mit Ausnahme des Igels) für ein experimentelles Studium, etwa der Placentarphysiologie, wegen der Schwierigkeit der Haltung der Tiere kaum eignen, doch sind ihre Placenten für die Theorie der Placentation von hoher Bedeutung geworden, was ihre kurze Besprechung rechtfertigen mag.

Bei *Talpa* (Maulwurf) bleibt, nach Strahl, das Uterusepithel wenigstens größtenteils erhalten, es wird syncytial umgewandelt und von den Zotten, die unter Vermeidung der Drüsen in die Schleimhaut vordringen, eingestülpt. Die Zotten bleiben fingerförmig, mit spärlicher Verzweigung auch in späteren Stadien, und werden von der Allantois vascularisiert, die Placenta liegt antimesometral. Nach der später erschienenen Abhandlung von Vernhout geht das Epithel

des Uterus zugrunde, das Syncytium ist fötalen Ursprungs¹⁾. Die mütterlichen Gefäße setzen sich in lacunäre Bluträume des Trophoblastes fort, besitzen also nur fötale Wandungen, die syncytiale Schicht derselben wird allerdings später sehr dünn und ganz endothelähnlich. Das mütterliche Gewebe wird durch große, vom Trophoblast stammende einkernige Riesenzellen, Deciduofracten, zerstört. Die Drüsenmündungen bleiben erhalten und werden vom Chorion mittels kuppelförmiger Chorionblasen überwölbt. (Nach Strahl findet hier eine Resorption von Drüsensekret statt.) Der Dottersack bleibt dem Chorion angelagert und reichlich vascularisiert, doch findet eine Ausbildung von Zotten nicht statt. (Omphaloide Placentation.) Nach der Geburt des Fötus (meist zwei in jedem Uterushorn) wird die Placenta nicht ausgestoßen, sondern in loco resorbiert (contradeciduater Typus, pag. 94).

Bei *Sorex* (Spitzmaus) wuchert, nach Hubrecht, das Uterusepithel vor Anlagerung des Eies (an die antimesometrale Seite) beträchtlich und bildet einen dicken Wulst, geht aber kurz darauf im Kontakt mit dem Chorion wieder vollständig zugrunde. Die Implantation erfolgt zunächst zu beiden Seiten des Embryonalschildes, dann wird das Amnion durch Faltung gebildet, dann implantiert sich das Chorion auch dorsal vom Amnionsack. Das Chorionepithel entwickelt wieder an seiner Oberfläche einen syncytialen Abschnitt, der in die Schleimhaut eindringt, die mütterlichen Gefäße arrodiert und ein System von endothellosen Kanälen liefert, in denen das mütterliche Blut zirkuliert, während die tieferen Schichten des Chorionepithels (der Cytotrophoblast) mit embryonalem Bindegewebe (und Allantoisgefäßen) als Zotten in das Syncytium eindringen. Der Bau der Placenta in späteren Entwicklungsstadien ist dem der Rattenplacenta bis zu einem gewissen Grade ähnlich²⁾. In späteren Stadien findet sich im Dottersack und stellenweise auch im Chorion laeve ein intensiv grünes Pigment. Lebhaft gefärbte Stoffe kommen übrigens

¹⁾ In der Arbeit von Vernhout werden zuerst die Bezeichnungen Cytotrophoblast und Plasmoditrophoblast angewendet.

²⁾ Nach Hubrecht und nach einer mir vorliegenden Fruchtblase von *Sorex araneus* haftet das Chorion laeve späterer Stadien nicht am Placentarand, sondern auf der fötalen Placentarfläche, ähnlich wie der Dottersack der Ratte. Der Ursprung des Chorion verschiebt sich während des Vordringens der Allantoiszotten über die fötale Placentarfläche nach einwärts, oder es verbreitert sich die Placenta nach außen vom Chorionansatz. — Das Chorion laeve zeigt wie bei *Vespertilioniden* (siehe folgendes Kapitel) Zeichen reichlicher Aufnahme von Embryotrophe.

auch bei anderen, namentlich exotischen Insectivoren, in den Eihäuten vor, so ein goldgelbes Pigment bei *Chrysochloris*.

Die Placentation von *Erinaceus* (Igel) spielt in der Geschichte der Placentationslehre deswegen eine Rolle, weil ihre Darstellung durch Hubrecht (zeitlich die erste Schilderung der Entwicklung einer Insectivorenplacenta) bahnbrechend für die ganze moderne Auffassung der Eiimplantation und des Placentarbaues höherer Säugerordnungen geworden ist. Die Implantation des sehr kleinen Eies erfolgt anti-mesometral in einer Schleimhautfurche, unter Zerstörung des Uterusepithels. Das Ei wird gegen das Uteruscavum zum Teil durch Blutcoagula abgeschlossen. Die Ränder der Schleimhautrinne verkleben und verwachsen dann, wobei die Coagula mit dem Ei vom Uteruslumen abgeschnürt werden; dadurch wird eine *Decidua capsularis* gebildet. Das Ectoderm (der Trophoblast) beginnt mächtig zu wuchern und arrodirt die mütterlichen Gefäße, deren Blut sich in Lacunen des Trophoblastes ergießt. In späteren Stadien werden diese Lacunen auffallend weit, wodurch die fötalen Zotten durch größere Zwischenräume getrennt erscheinen und eine Vorstufe eines intervillösen Raumes, wie beim Menschen, zustandekommt. Eine omphaloide Placentation besteht nur am Anfang der Entwicklung.

Eine neue Bearbeitung der Placentation des Igels durch Resink unter der Leitung Hubrechts hat einige Angaben, die Hubrecht in seiner ersten Darstellung gemacht hatte, richtiggestellt. So wird das Gewebe in der Umgebung des Eies, das Hubrecht als *Trophospongia* bezeichnet und von der Uterusschleimhaut abgeleitet hatte, jetzt dem Trophoblasten zugerechnet. Die Trophoblastschale besitzt eben beim Igel eine sehr auffallende Dicke (Fig. 134). Damit werden auch die großen Zellen dieser Schichte, die Hubrecht als *Deciduofracten* bezeichnet und von *Deciduazellen* abgeleitet hatte, jetzt dem Trophoblasten zugerechnet. Der Name *Trophospongia*, der ein mütterliches Gewebe bezeichnen soll, kann nunmehr auf den seinerzeit als „decidual swelling“ bezeichneten Teil der Uterusmucosa, der durch ödematöse Schwellung und Bluterguß ausgezeichnet ist, übertragen werden. Diese *Trophospongia* ist aber wenig charakteristisch. Ein Einfressen des Eies in die Uterusmucosa findet nicht statt; nur die oberflächlichen Lagen derselben gehen bis zur Eröffnung der Gefäße zugrunde. Syncytien treten erst nach Ablauf der ersten Entwicklungsvorgänge, viel später als die Blutlacunen, auf, und zwar nur in dem Teil der Placenta, in den die Allantoiszotten eindringen. Die Umwandlung in Syncytium erfolgt parallel mit dem Vordringen des Mesoderms, also ähnlich wie dies vorne

(pag. 156) für die Ratte geschildert wurde, und betrifft den gesamten fötal vaskularisierten Trophoblasten. Die tiefste Schicht der Placenta bleibt der ursprünglichen Trophoblastwucherung (vor dem Einwachsen der Allantoisgefäße) ähnlich und erhält kein foetales Mesoderm (wie bei der Ratte). Dort werden die Lacunen, die mütterliches Blut führen,

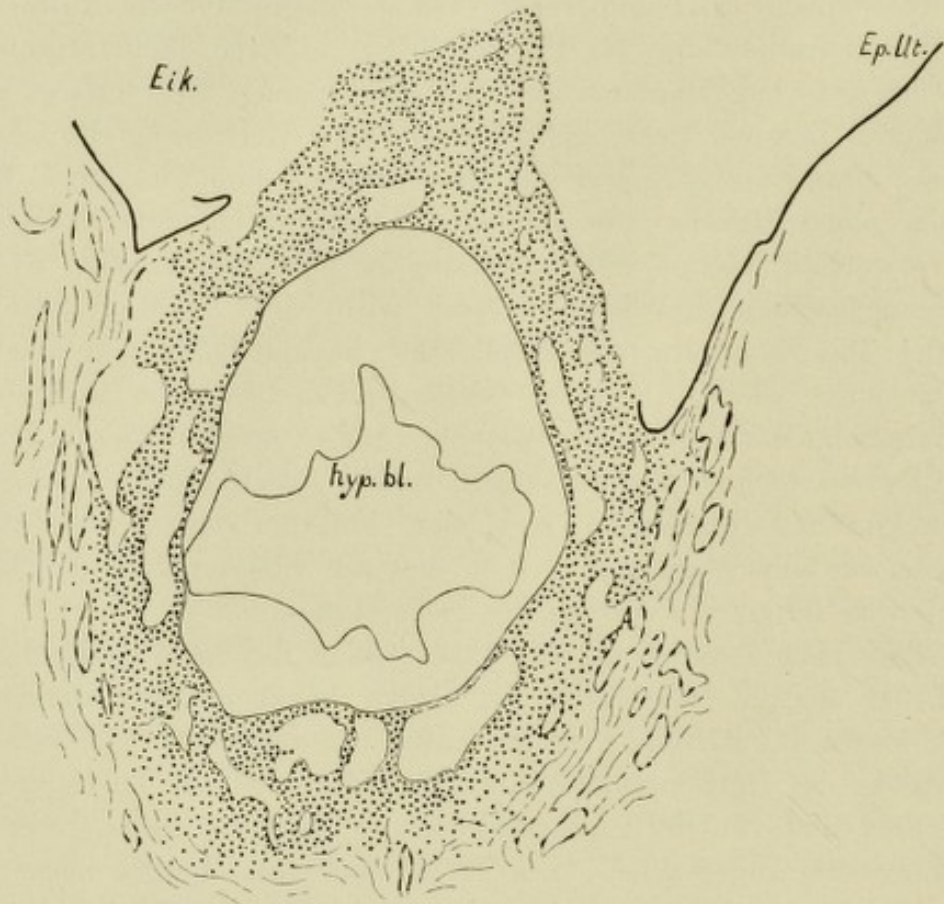


Fig. 134.

Junge, implantierte Keimblase vom Igel. Nach Resink, 1903.

„Der enorme ectoplacentäre Mantel grenzt frei an das Lumen der Eikammer. Das Uterusepithel ist an dieser Stelle nicht vorhanden. Bei A (in die Figur eingeschrieben) communicieren mütterliche Capillaren mit ectoplacentären Lacunen. Das Endothel der mütterlichen Capillaren ist hypertrophiert.“ *Eik.* = Eikammer,

Ep. Ut. = Uterusepithel, *hyp. bl.* = Hypoblastblase (Dottersack).

später von endothelartigen, aus dem Trophoblasten hervorgegangenen Zellen ausgekleidet.

Literatur.

Strahl, H., Untersuchungen über den Bau der Placenta. V. Die Placenta von *Talpa europaea*. Anat. Hefte, Bd. 2, 1892.

Vernhout, Über die Placenta des Maulwurfs (*Talpa europaea*). Anat. Hefte, Bd. 5, 1894.

- Hubrecht, A. A. W., Studies in mammalian embryology. I. The placentation of *Erinaceus europaeus*, with remarks on the phylogeny of the placenta. Quarterly Journal Micr. Science, Vol. 30, 1890.
- De placentatie van de Spitzmuis (*Sorex vulgaris*). Verhand. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam, Dl. 3, 1893.
- Resink, A. J., Embryologische Onderzoekingen. 1. Bijdrage tot de placentatie van *Erinaceus europaeus*. Tijdschrift Nederl. Dierkund. Vereenig., Dl. 7, 1903.
- Strahl, H., Der uterus puerperalis von *Erinaceus europaeus*. Verhandl. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam, Dl. 13, 1907.
- Van Herwerden, M., Die puerperalen Vorgänge in der Mucosa uteri von *Tupaja javanica*. Anatom. Hefte, Bd. 32, 1907.

3. Chiroptera (Fledermäuse).

Bei den einheimischen *Vespertilioniden* erfolgt die Implantation antimesometral, und auch die Placenta wird antimesometral ausgebildet, was wohl damit zusammenhängt, daß sich an der antimesometralen Kante des Uterus besonders starke Gefäße finden. Auch hier gehen mütterliches Epithel und Gefäßwand im Kontakt mit dem Chorionectoderm, dessen Oberfläche syncytial wird, zugrunde. Auch hier zirkuliert das mütterliche Blut in syncytialen Kanälen, die sich zeitweilig zu ziemlich großen Blutsinus ausdehnen, später aber wieder in engere Kanäle zerlegt werden. Der fötale Teil der Placenta besteht aus einem System von Lamellen, die senkrecht zur Oberfläche gestellt sind und abwechselnd aus fötalem Bindegewebe mit den fötalen Gefäßen und aus Syncytium mit den mütterlichen Lacunen bestehen (Fig. 135 und 136). Das Uterusbindegewebe wandelt sich im Placentarbereich, soweit es nicht gleichfalls zerstört wird, in eine Art Decidua um. Mit dem Wachstum der Placenta hält ihre Verbindung mit der Unterlage nicht gleichen Schritt, so daß die Placenta in späteren Stadien, ähnlich wie bei Nagern, gestielt erscheint; dabei vergrößert sich die Placenta in den Innenraum des Chorionsackes hinein und greift seitlich innerhalb dieses Sackes über die Implantationsstelle hinaus (Fig. 135; noch deutlicher in späteren Entwicklungsstadien), so daß sie an ihrer Unterfläche teilweise vom Chorion laeve überzogen erscheint¹⁾. Auf dem Durchschnitt der Placenta fallen an der fötalen Seite weite mütterliche Gefäßräume mit syncytialer Wandung auf. (Fig. 135.) Es sind dies die zuführenden, arteriellen, mütterlichen Gefäße.

¹⁾ Dieser Überzug von Chorion mit seinem vielschichtig gewordenen Epithel wird von einzelnen Autoren für Decidua gehalten und als rudimentäre Decidua capsularis aufgefaßt.

Die mütterlichen venösen Bahnen liegen an der Basis der Placenta. Somit ist in der Chiropterenplacenta ein sehr regelmäßiger Kreislauf des mütterlichen Blutes von der fötalen zur mütterlichen Seite ausgebildet. Diese Anordnung der Gefäße ist schon im Gefäßsystem der nichtgraviden Uterusschleimhaut vorgebildet und läßt sich während

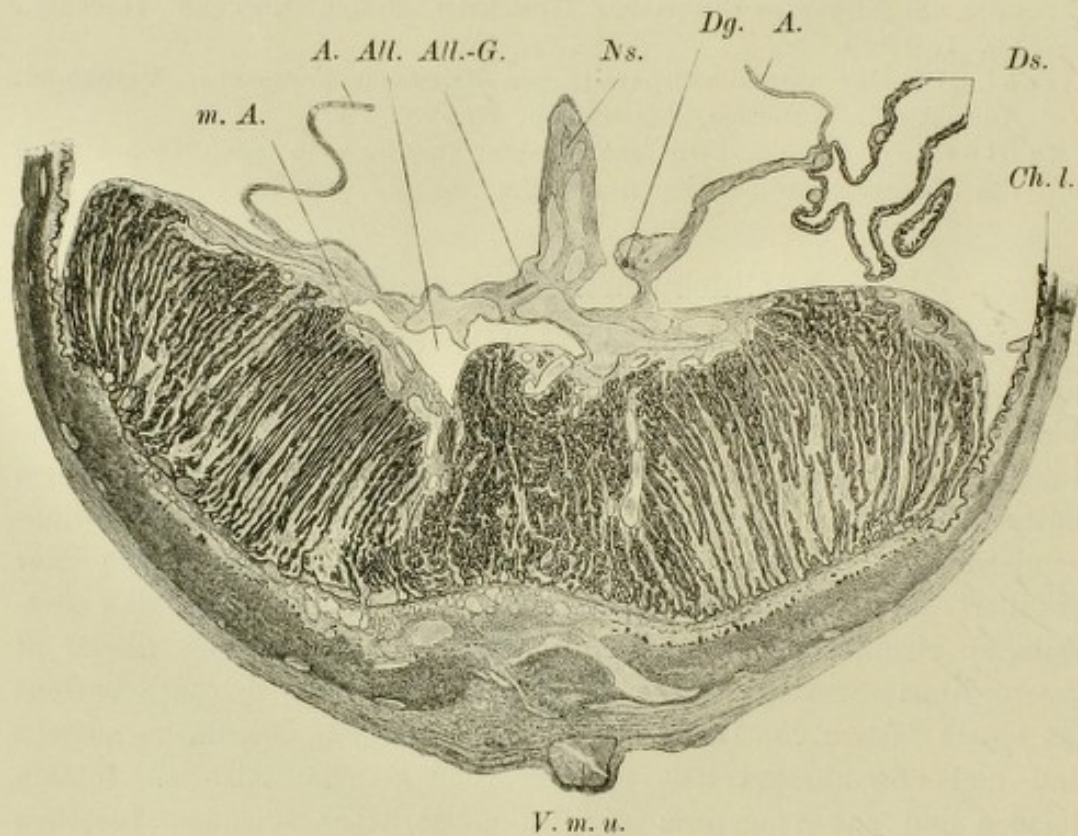


Fig. 135.

Querschnitt der Placenta von *Vespertilio murinus*. Länge des Embryo $11\frac{1}{2}$ mm.
Zenkersche Flüssigkeit. Vergr. 13.

A. = Amnion, All. = Allantois, All.-G. = Allantoisgang, Ch.l. = Chorion laeve,
Dg. = Dottergang, Ds. = Dottersack, m. A. = mütterliche Placentararterie, Ns. =
Nabelstrang, V. m. u. = Vena marginalis uteri (antimesometral gelegen).

der Entwicklung Schritt für Schritt bis zur Umwandlung in das placentale Gefäßsystem verfolgen (Nolf)¹⁾.

Das Chorion ist außerhalb des Placentarbereiches zunächst gefäßlos, wird aber später durch dünne, vom Placentarrande vorwachsende

¹⁾ Die Anordnung der zuführenden mütterlichen Blutgefäße an der fötalen Seite der Placenta und die Ableitung des mütterlichen Blutes an der entgegengesetzten Seite kommt auch bei anderen Placenten mit engem mütterlichem Kanalsystem vor. So bei Insectivoren und Nagern (vgl. pag. 158).

Umbilicalgefäße bis auf eine kleine Stelle am mesometralen Pol vascularisiert (O. Schultze); an dieser letzteren Stelle bleibt das Entoderm des Dottersackes mit dem Chorionepithel, ohne zwischenliegendes Mesoderm (pag. 48), soweit nicht in späteren Stadien einzelne

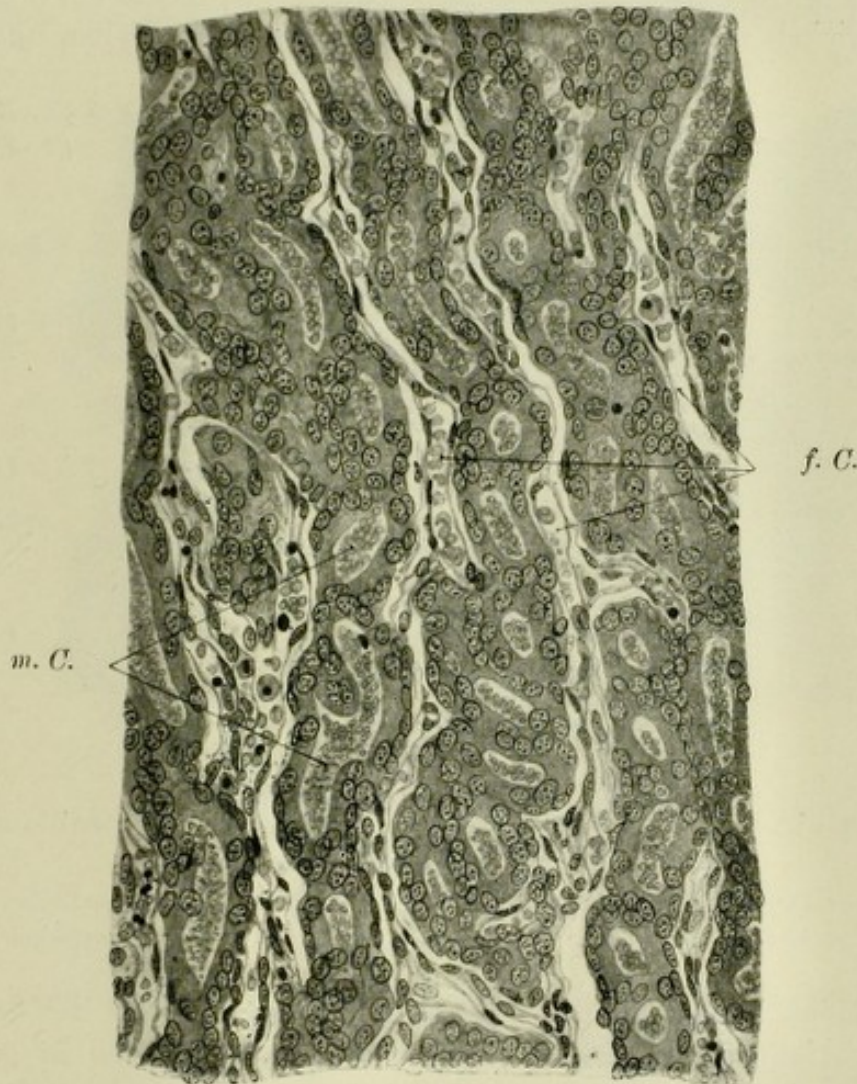


Fig. 136.

Aus dem Schnitt der Fig. 135. Placentarlabyrinth von *Vespertilio*. Vergr. 350.

f. C. = fötale Capillaren, *m. C.* = mütterliche Capillaren.

Gefäßchen einwachsen, verbunden (Omphalochorion), und kleine gefäßarme Zöttchen dringen hier gegen die Schleimhaut vor (omphaloide Placentation). Die Uterusschleimhaut hat ihr Epithel auch außerhalb des Placentarbereiches verloren. Die oberflächlichen Bindegewebsschichten zerfallen, die Drüsen sind in Sekretion begriffen und ent-

leeren das Sekret an die Schleimhautoberfläche. Das ihr gegenüberliegende hochzylindrische Chorionepithel zeigt histologisch deutliche Spuren der Aufnahme von Embryotrophe. (Fig. 137). Nach Durchtrennung des Chorion¹⁾ gelangt man in die außerembryonale Leibeshöhle, in welcher der gefaltete große Dottersack zu finden ist. (Fig. 135). Er entwickelt sich bis an das Ende der Gravidität weiter und dient

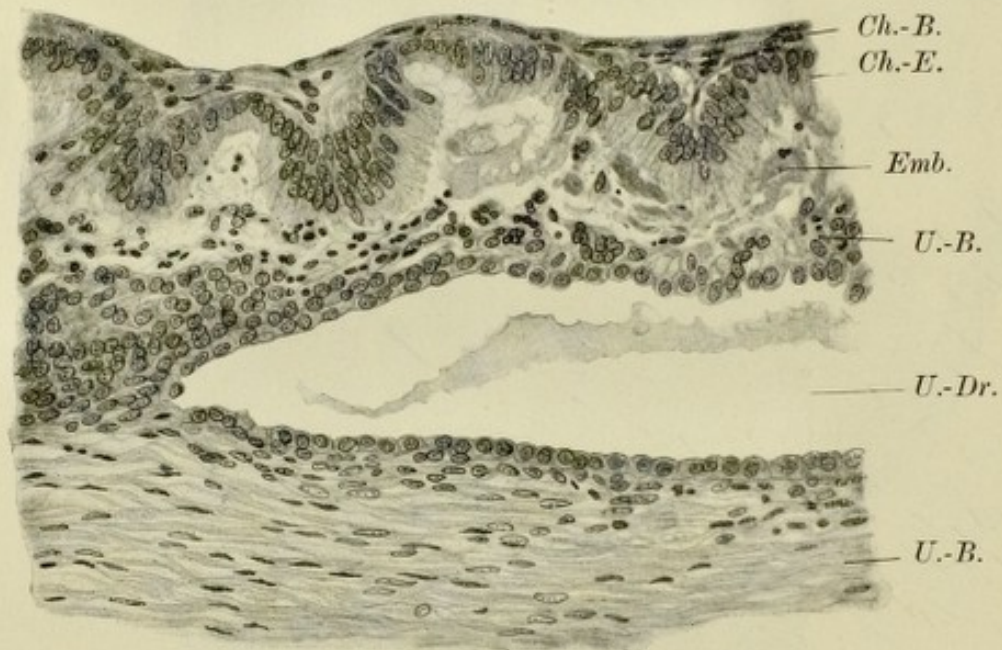


Fig. 137.

Detail zu Fig. 135. Chorion laeve und Uteruswand von *Vespertilio murinus*.
Länge des Embryo $11\frac{1}{2}$ mm. Vergr. 300.

Ch.-B. = Chorionbindegewebe, *Ch.-E.* = Chorionepithel, *Emb.* = Embryotrophe,
U.-B. = Uterusbindegewebe, *U.-Dr.* = Uterindrüse. Das Uterusepithel fehlt.

wahrscheinlich dauernd der Resorption von Stoffen aus der das Exocoelom erfüllenden Flüssigkeit. Sein entodermales Epithel ist gut entwickelt und zylindrisch. Aber auch die ihn von außen bekleidende

¹⁾ Der Bau des Fruchtsackes späterer Stadien erinnert an den der Nager. Hier wie dort gelangt man nach Durchtrennung der Uteruswand in einen das Ei umgebenden Spalt, der nur in der Gegend des Placentarsitzes fehlt, und dem das Ei eine epithelbedeckte, vascularisierte Membran als äußerste Fruchthülle zuwendet. Die Membran ist an der Placenta befestigt. Nur stellt diese Membran bei den Chiropteren das Chorion mit erhaltenem ectodermalem Epithel, bei Nagern den invertierten Dottersack mit entodermalem Epithel dar. In beiden Fällen aber sind diese Epithelien zur Aufnahme von Embryotrophe bestimmt, und physiologisch ist die Analogie der Einrichtungen eine sehr weitgehende.

Splanchnopleura wandelt sich in ihrer oberflächlichen Schicht in ein hohes echtes Epithel um. (Fig. 138). Es ist dies der einzig bekannte Fall, in dem sich das Mesodermblatt eines fötalen Anhangsorganes in ein echtes Epithel umwandelt. Wahrscheinlich hat dieses gleichfalls die Aufgabe zu resorbieren. Duval, der diese Umwandlung zuerst beschrieben hat, stellt sie in Parallele mit anderen epithelialen Bildungen

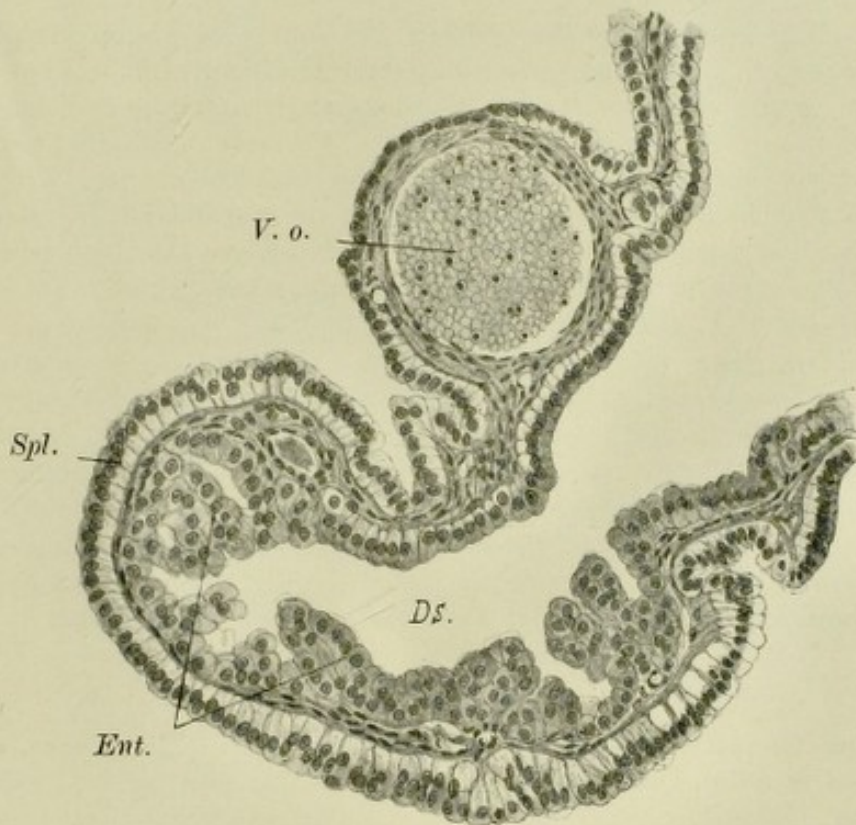


Fig. 138.

Detail zu Fig. 135. Wand des Dottersackes von *Vespertilio murinus*.
(Länge des Embryo $11\frac{1}{2}$ mm). Vergr. 200.

Ds. = Dottersacklumen, *Ent.* = Entoderm des Dottersackes, *Spl.* = Splanchnopleura desselben; darunter fibrilläres Mesoderm, *V. o.* = Zweig der Vena omphalomesenterica.

des Mesoderms, wie sie namentlich innerhalb der Leibeshöhle, im Bereiche der Urogenitalanlagen, auftreten. Der Hohlraum der Allantois bleibt klein und beschränkt sich auf die Mitte der Placenta. (Fig. 135). Das Amnion erstreckt sich den Nabelstrang entlang und über einen Teil der placentaren Oberfläche (Fig. 135). Die Chiropteren besitzen somit einen verhältnismäßig langen, gut ausgebildeten Nabelstrang, in dem neben den Resten des Dotterganges und des Allantoisganges

auch die Umbilicalgefäße und die Vasa omphalo-mesenterica zu finden sind.

Bei den einheimischen Rhinolophiden und den exotischen Megachiropteren ist der Placentarbau im wesentlichen ähnlich. Der Dottersack wird zu einem besonders mächtigen drüsigen Organ, das gefaltet auf der Placentaroberfläche, vom Amnion bedeckt, liegen bleibt. Das Chorion laeve ist weniger differenziert, sein Epithel niedriger.

Nach einer mir vorliegenden jungen Placenta eines Megachiropteren (*Cynonycteris*) erfolgt das Dickenwachstum derselben nicht wie bei Vespertilioniden gegen das Innere des Chorionsackes, sondern so, daß der Chorionansatz an der fötalen Oberfläche der Placenta verbleibt und von der Uteruswand abgehoben wird, ähnlich wie bei *Sorex*, pag. 176. — Nach Selenka wird bei *Pteropus* das Ei nach der (excentrischen) Implantation bis über den Äquator hinaus von einer schalenartigen Deciduaawucherung umwachsen und so eine rudimentäre Decidua capsularis gebildet.

Bei einem Teil der einheimischen Chiropteren, besonders bei den Vespertilioniden, findet die Begattung im Herbst statt, das Sperma überwintert im Uterus, Ovulation und Befruchtung erfolgen aber erst im Frühling. Bei *Vesperugo noctula* wird der Cervicalkanal des Uterus nach der Befruchtung unter Verlust seines Epithels vollkommen bindegewebig verschlossen und muß im Frühjahr während des Ablaufes der Gravidität vom Uteruskörper aus neu gebildet werden. (Vgl. Großer, Verhandlungen der anatom. Gesellschaft 1902.) Bei anderen einheimischen Arten (Rhinolophiden) kann die Befruchtung fakultativ im Frühjahr oder Herbst erfolgen.

Literatur.

Vgl. hierüber Strahl in Hertwigs Handbuch der Entwicklungslehre. (Van Beneden et Julin, Duval, Nolf, O. Schultze, Van der Stricht, Frommel, Selenka, Göhre.)

Ferner Duval, M., Sur la vésicule ombilicale du murin. Comptes rendus de l'Acad. des Sciences. Paris, T. 124, 1897.

4. Primates (Affen).

Das Studium der Affenplacenten hat bisher nicht den erwarteten Aufschluß über die ersten Vorgänge bei der Implantation und die Möglichkeit des Rückschlusses auf die analogen Verhältnisse beim Menschen gebracht. Einerseits sind die jüngsten bekannten Stadien nicht wesentlich jünger oder vielleicht sogar relativ älter als die jüngsten untersuchten menschlichen Eier, andererseits kommen große Unterschiede innerhalb der Ordnung vor. Die Verhältnisse bei den Anthropoiden scheinen denen beim Menschen sehr ähnlich zu sein; ihnen kommt auch eine vollständige Decidua capsularis zu. Bei nie-

deren Affen der alten Welt ist die Implantation im allgemeinen eine doppelte (Fig. 139), ähnlich wie in Ausnahmefällen beim Meer-

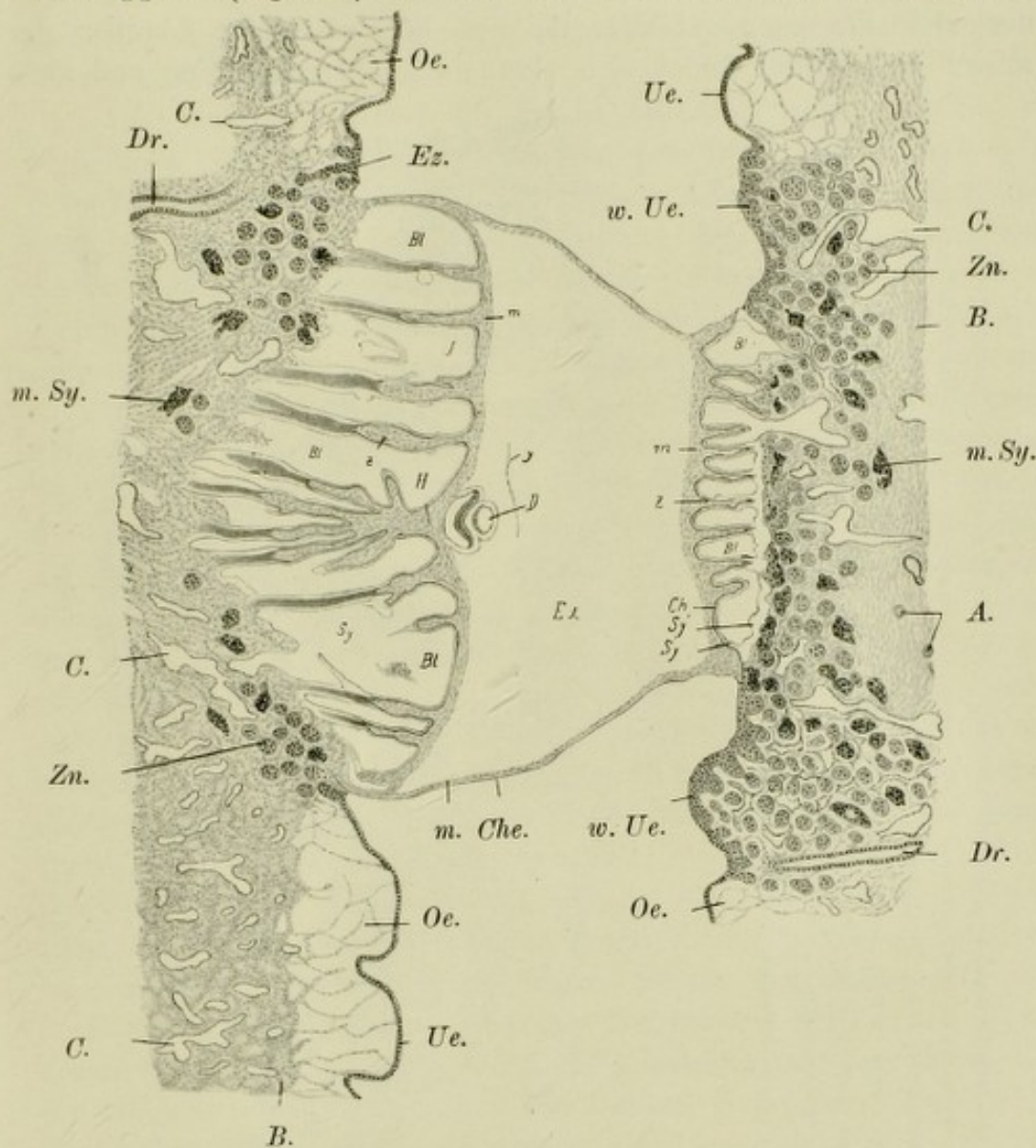


Fig. 139.

Doppelt implantierte Fruchtblase von *Cercopithecus cynomolgus*. Nach Selenka, 1900. Links die primäre, rechts die sekundäre Placenta. Vergr. 23.

A. = Arterien, B. = Bindegewebe des Uterus, Bl. = mütterliches Blut, C. = erweiterte Capillaren, Ch. = Chorion (frondosum), Che. = Epithel des Chorion laeve, D. = Dottersack, Dr. = Drüsen in teilweisem Zerfall, Ez. = Epithelzapfen, H. = Haftstiel des Embryo, I. = intervillöser Raum, m. = Mesoderm des Chorion, Oe. = Oedem der Uterusschleimhaut, Sy. = Syncytium, Sy' (rechts) zusammenhängende Syncytiumplatte, nur von Capillaren durchbrochen, m. Sy. = angeblich mütterliches Syncytium, aus Zellnestern hervorgehend, Ue. = Uterusepithel, w. Ue. = wucherndes Uterusepithel, y = Mesodermblatt im Exocoelom (Ex.); vermutlich zufällige Bildung, Z. = Zotten, Zn. = Zellennester.

schwein (pag. 162), an den einander gegenüberliegenden Flächen der Uterusschleimhaut. Es werden zwei Zottenfelder des Chorion und zwei discoidale Placenten gebildet. Bei den höherstehenden Familien der altweltlichen Affen findet sich eine einfache Implantation und auch

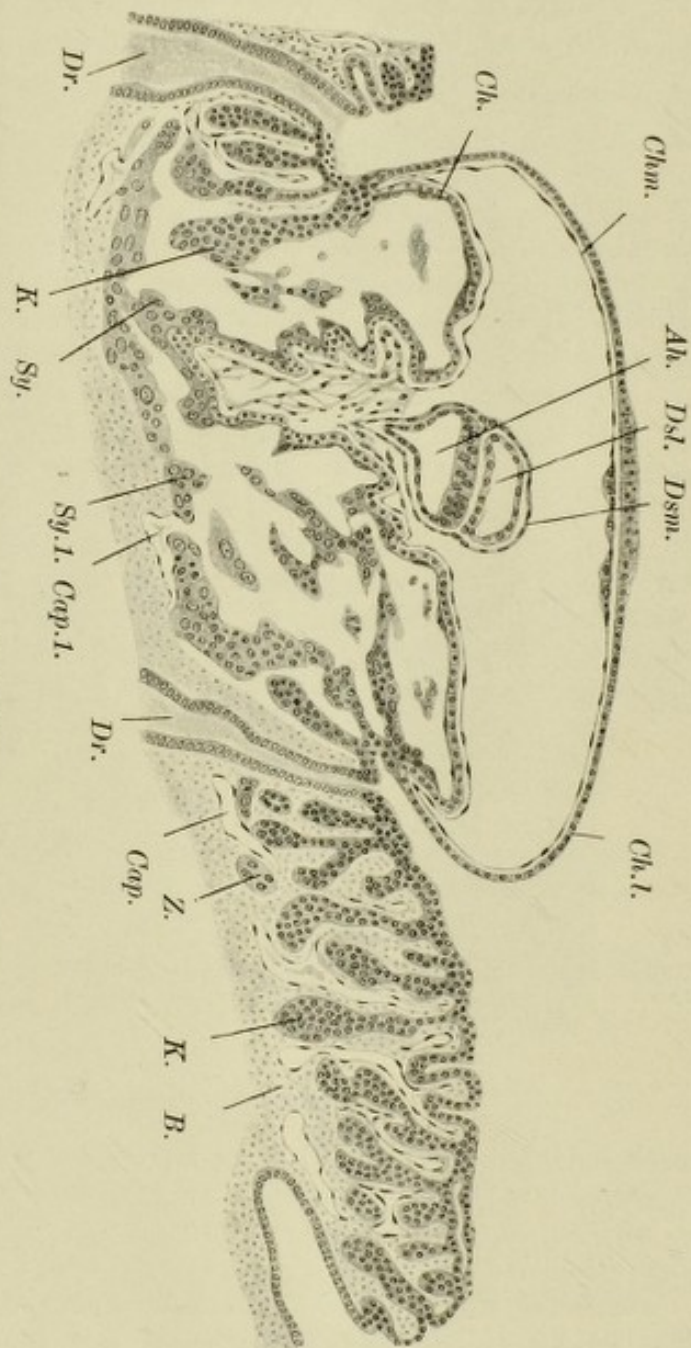


Fig. 140.

Junge Keimblase von *Semnopithecus prunosus*. (Nach Selenka, 1903.) Vergr. 110.

Ab. = Amnionhöhle (mit Amnionzipfel), *B.* = Bindegewebe der Uterusmucosa, *Cap. 1* = Capillare, die sich in den intervillösen Raum öffnet, *Ch. l.* = Chorion laeve, *Chm.* = Chorionmesoderm, *Dr.* = Drüse, *Dsl.* = Dottersackklappen, *Dsm.* = Dottersackmesoderm, *K.* = kolbenförmige Wucherung des Uterusepithels, später in Zellnester zerfallend, *Sy. 1* = foetales Syncytium, *Sy. 1* = Syncytium, angeblich aus mütterlichen Zellnestern hervorgegangen, *Z.* = Zellnester, aus dem Uterusepithel stammend.

nur eine Placenta (Fig. 140). Das Ei gräbt sich aber nicht wie beim Menschen (und wahrscheinlich den Anthropoiden) in die Schleimhaut ein, sondern legt sich ihr bloß an. Die Bildung einer Decidua capsularis kommt aber doch, wenn auch nicht vollständig, zustande. Bei

den amerikanischen Affen kommt bloß eine einfache discoidale Placenta¹⁾ vor, eine *Decidua capsularis incompleta* (in jungen Stadien vielleicht sogar eine vollständige *Capsularis*) kommt auch ihnen zu (Strahl und Happe).

Ob das Uterusepithel bei der Implantation zugrunde geht, ist heute noch nicht sicher entschieden. Von einer Reihe von Autoren, u. a. Selenka, Strahl u. Happe, wird für niedere Affen eine Teilnahme des syncytial veränderten Epithels am Aufbau der Placenta angegeben. Andererseits gibt Duckworth, dessen Befunde viel besser zu den an anderen Tieren gewonnenen Ergebnissen passen, nach Untersuchung eines sehr jungen, aber nicht sehr gut erhaltenen Stadiums von *Macacus nemestrinus* mit Bestimmtheit an, daß das Uterusepithel zugrunde gehe, ohne Syncytium zu bilden, und daß die Ectodermmassen des Chorion an der Oberfläche ein Syncytium foetale epitheliale erzeugen; dieses hat die Fähigkeit, mütterliches Gewebe anzugreifen. Mesodermale Zotten sind an dem Präparat noch nicht ausgebildet. Nach Duckworth soll übrigens dieses Syncytium eine temporäre Bildung darstellen und an dem Aufbau einer älteren Placenta nicht mehr teilnehmen. Für einen Teil der amerikanischen Affen (*Cebus*, *Myocetes*) geben Strahl und Happe die Abstammung des Syncytiums vom Uterusepithel als wahrscheinlich an, während beim amerikanischen Brüllaffen (*Alouatta*) nach Strahl (1906) das Syncytium fötalen Ursprungs ist; hier ist anfangs das ganze Chorionectoderm syncytial umgewandelt, ein Cytotrophoblast fehlt. Die Form der Chorionzotten entspricht, je höher die untersuchte Form steht, desto mehr der menschlichen, indem die mütterlichen Bluträume bei den höheren Formen immer weiter werden und immer mehr sich der Form des intervillösen Raumes (pag. 214) nähern. Bei *Tarsius* (über dessen systematische Stellung vergl. die Anmerkung auf pag. 82) werden die mütterlichen Bluträume nur von fötalem Syncytium ausgekleidet (Hubrecht). Der intervillöse Raum ist aber wenig entwickelt, die Placenta älterer Embryonen diesbezüglich der des Igels ähnlich.

Dottersack und Allantois verhalten sich ganz ähnlich wie beim Menschen. Auch das extraembryonale Coelom schwindet, wie beim Menschen, in späteren Entwicklungsstadien durch Ausdehnung des Amnion und Verlötung mit dem Chorion.

¹⁾ Gegenüber der Placenta findet sich nach Strahl und Happe eine Wucherung der Uterusschleimhaut, welche der Wucherung an der Placentarstelle entspricht, an der aber keine Haftung des Eies erfolgt. Die Autoren bezeichnen diese placentaähnliche Schleimhautwucherung als *Placentoid*.

Literatur.

- Selenka, E., Menschenaffen. 3. Lieferung. Entwicklung des Gibbon (*Hylobates* und *Siamanga*), Wiesbaden 1900.
- , 5. Lieferung. Zur vergleichenden Keimesgeschichte der Primaten. Als Fragment herausgegeben von Fr. Keibel. Wiesbaden 1903.
- 7. Lieferung. Primaten-Placenten, von H. Strahl, Wiesbaden 1903.
- 8. Lieferung. Über die Placenta der Schwanzaffen, von H. Strahl und H. Happe, Wiesbaden 1905.
- Strahl, H., Über Placentarsyncytien. Verh. Anat. Ges. zu Rostock 1906, Anat. Anz. Bd. 29, Ergänzungsheft. (Handelt von *Myrmecophaga*, *Dendrohyrax* und *Aluata caraya*.)
- , Doppelt-diskoidale Placenten bei amerikanischen Affen. Anatom. Anz. Bd. 26, 1905.
- Strahl, H., und Happe, H., Neue Beiträge zur Kenntnis von Affenplacenten. Anat. Anz. Bd. 24. 1904.
- Duckworth, W. H., The histology of the early placenta of *Macacus nemestrinus*. Proc. Cambridge Phil. Soc. Vol. 14, 1907.
- Kurz, W., Der Uterus von *Tarsius spectrum* nach dem Wurf. Diss. Gießen. Wiesbaden 1904. (Auch Angaben über die reife Placenta.) Auch Anat. Hefte Bd. 23, 1904.

C. Die menschliche Placentation.

Der Verbindung des menschlichen Eies mit der Schleimhaut des Corpus uteri, der Implantation, geht eine Reihe von Veränderungen an dieser Schleimhaut voraus, Veränderungen, die dazu bestimmt erscheinen, die Implantation zu erleichtern und für die erste Ernährung des Eies Sorge zu tragen. Diese Erscheinungen entsprechen den bei Tieren während der Brunst auftretenden Veränderungen der Uterusschleimhaut (pag. 198) und bilden beim Menschen einen Teil der als menstruellen Zyklus beschriebenen Vorgänge. Es erscheint dementsprechend notwendig, den Bau der Schleimhaut des nicht graviden Uterus während der einzelnen Phasen der Menstruation in Kürze zu verfolgen.

1. Die normale Uterusschleimhaut und die menstruellen Erscheinungen an derselben.

Die Schleimhaut des Corpus uteri besteht aus dem Epithel, den Drüsen und dem bindegewebigen Stroma mit den Gefäßen. Muskulatur kommt in ihr, außer an den Gefäßen, nicht vor. Eine Submucosa fehlt; die Verbindung mit der darunter liegenden Schicht, der *Muscularis uteri*, ist eine sehr innige, so daß die Schleimhaut nicht für sich vollständig abgelöst werden kann. Dieses Faktum ist namentlich

für die während und nach der Geburt sich abspielenden Prozesse von großer Wichtigkeit.

Das Epithel ist einschichtig, kubisch oder cylindrisch, mit einem labilen und schwer konservierbaren Flimmerbesatz¹⁾. Die Drüsen, die von demselben Epithel ausgekleidet werden, sind einfache oder nur wenig verzweigte Schläuche; zwei bis drei Drüsenschläuche können sich zu einer gemeinsamen Mündung vereinigen. Diese Schläuche durchsetzen zumeist die ganze Dicke der Mucosa und reichen mit ihren Enden bis zwischen die oberflächlichen Bündel der Muskelschicht, die nicht mit einer glatten, ebenen Grenzfläche gegen die Mucosa abgesetzt ist, sondern zwischen ihren Grenzbündeln vielfache Buchten und einspringende Winkel zur Aufnahme des Fundusabschnittes der Drüsen mit dem ihn umgebenden bindegewebigen Schleimhautstroma aufweist. Diese gegenseitige Durchdringung von Muscularis und Mucosa erklärt die feste Anheftung der letzteren. Die Zahl der Drüsen ist keine besonders große. Der durch die Flimmerhaare erzeugte Flüssigkeitsstrom ist gegen das Lumen der Drüse und im Uteruslumen selbst gegen die Cervix uteri gerichtet. Das Stroma der Schleimhaut besteht aus verhältnismäßig plasmareichen Bindegewebszellen, die teils spindelförmig, teils ästig, teils rundlich erscheinen, mit dazwischen liegenden feinen, leimgebenden Fäserchen²⁾. Es ist also im ganzen relativ zellreich und enthält in wechselnder Zahl Lymphocyten, besonders in der Umgebung der Gefäße. Blut- und Lymphgefäße sind in reichlicher Menge vorhanden. (Vergl. v. Ebner, Handbuch der Gewebelehre, 1902.) Die wenig massige Ausbildung definitiver Bindegewebsstrukturen ist von großer Bedeutung für die Umwandlungsfähigkeit der Schleimhaut.

Die Schleimhaut des Corpus uteri befindet sich beim geschlechtsreifen Weibe niemals im vollkommenen Ruhezustande³⁾. Auf eine Periode

¹⁾ Nach Mandl (Centralbl. Gynaek., 1908) kommt außer Flimmer-epithel im Uterus auch nicht flimmerndes, secernierendes Epithel vor. Postmenstruell fehlen die Flimmerhaare, und das ganze Epithel secerniert. Wo vorhanden, sind die Flimmerhaare nicht auffallend labil.

²⁾ Nach Björkenheim bilden die ziemlich reichlichen, sehr feinen Fäserchen ein dichtes Netzwerk, das bei Eintritt der Geschlechtsreife gleichsam aufgelockert wird, und in dem später, wahrscheinlich im Zusammenhang mit Geburten, reichlich gröbere Fasern auftreten. Elastische Fasern sind nur in der Schleimhaut klimakterischer Uteri regelmäßig in etwas größerer Menge zu finden. Auch Hitschmann und Adler haben eine ziemlich große Menge feiner und feinsten Bindegewebsfasern dargestellt.

³⁾ Die hier gegebene Darstellung hält sich in ihren tatsächlichen Angaben durchwegs an die letzterschienene Abhandlung von Hitschmann und Adler.

der Wucherung folgt sofort eine solche der Rückbildung, auf diese wieder die Wucherung, usw. Wucherung und Rückbildung bilden zusammen einen menstruellen Zyklus, der im allgemeinen genau 28 Tage umfaßt. Der Zyklus beginnt mit einer etwa 14tägigen, ganz langsamen und allmählichen Dickenzunahme der Schleimhaut. Dieser Zeitraum wird als Intervall zwischen zwei Menstruationen oder als intermenstrueller Abschnitt bezeichnet. Während des Intervalls ist die Schleimhaut wenigstens nahezu in Ruhe; sie zeigt dann den Bau, der in der Histologie als der der normalen Schleimhaut beschrieben wird. Das Intervall geht ohne scharfe Grenzen in eine Zeit intensiver Schleimhautwucherung und Schwellung, den prämenstruellen Abschnitt, der etwa sechs bis sieben Tage umfaßt, über. Auf dem Höhepunkte der Schwellung treten Schleimhautblutungen auf, die zur Entleerung des Blutes aus dem Genitaltrakt führen — die eigentliche Menstruation, die etwa drei bis fünf Tage anhält und zum Abschwellen und zur Rückbildung der Schleimhaut führt. Die restlichen Tage des Zyklus werden dann als postmenstrueller Abschnitt von vier bis sechs Tagen Dauer zur Wiederherstellung der während der Menstruation mehrfach verletzten und durchbluteten Schleimhaut verwendet.

Entsprechend den einzelnen Abschnitten des menstruellen Zyklus ist die Schleimhaut auch histologisch charakterisiert. Im Intervall (sogenannte normale Schleimhaut) ist die Mucosa im Durchschnitt etwa 2 mm dick, im frischen Zustand graurötlich gefärbt, mit ziemlich glatter Oberfläche, in der man mit der Lupe die Drüsenmündungen als feine Öffnungen in Abständen von 0.1—0.2 mm erkennen kann. Die Drüsen verlaufen spiralig oder korkzieherartig geschlängelt, zu meist etwas schräg zur Oberfläche (Fig. 142). Die basalen, an die Muscularis heranreichenden Enden der Drüsen sind häufig gegen den eigentlichen Drüsenschlauch abgebogen. Auf dem Querschnitt ist das Lumen glatt und rund, aber wenigstens in der ersten Hälfte des Intervalls leer. Zellvermehrung kommt in der ersten Hälfte des Intervalls vor. Die Drüsenzellen sind plasmareich und homogen, mit sauren Farbstoffen färbbar (acidophil) (Fig. 146 und 152). Die Bindegewebszellen des Stromas sind spindelförmig oder, namentlich nahe der Oberfläche, sternförmig, mit großen, chromatinreichen Kernen, und so dicht gedrängt, daß das Gewebe bei schwacher Vergrößerung durch seinen Kernreichtum an adenoides Gewebe erinnert (Fig. 155). Übrigens sind auch echte lymphoide Zellen im Gewebe in der Regel, wenn auch nur in geringer Anzahl, vorhanden, und auch follikelartige An-



Fig. 141.



Fig. 142.

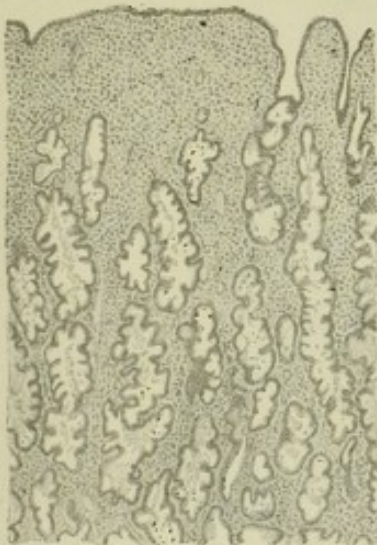


Fig. 143.



Fig. 144.

Fig. 141 bis 144.

Übersichtsbilder über die verschiedenen Phasen der Uterusschleimhaut. (Nach Hitschmann und Adler.)

Fig. 141. Postmenstruelle Schleimhaut, 1 Tag nach der Menstruation. — Fig. 142. Intervall. — Fig. 143. Prämenstrueller Zustand. — Fig. 144. Dritter Tag der Menstruation mit Abstoßung der obersten Schicht.

häufungen derselben sind nicht selten. Im ganzen ist dieses Gewebe dem jugendlichen oder embryonalen Bindegewebe vergleichbar.

Fig. 145.



Fig. 146.



Fig. 147.



Fig. 148.

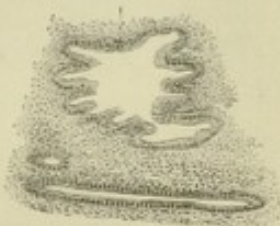


Fig. 149.



Fig. 145 bis 149.

Die Drüsenformen der einzelnen Menstruationsphasen bei gleicher Vergrößerung. (Nach Hitschmann und Adler.)

Fig. 145. Postmenstruelle Drüse, schmal, gestreckt. — Fig 146. Intervalldrüse, geschlängelt, weiter geworden. — Fig. 147. Prämenstruelle Drüse, weit, mit sekundären Alveolen, in Sekretion. — Fig. 148. Menstruationsdrüsen, dritter Tag der Periode, eine noch vom prämenstruellen Typus, die anderen kollabiert und rückgebildet. — Fig. 149. Drüse aus einer jungen Decidua, weit, mit sekundären Alveolen, in Sekretion.

Schon gegen Ende des Intervalls treten an Drüsen und Stroma Veränderungen auf. Das letztere wird lockerer und namentlich an der

Oberfläche von Flüssigkeit durchtränkt, ödematös. Die Drüsenzellen werden höher und breiter, die Schlängelung der Drüsen wird infolge

Fig. 150.



Fig. 151.



Fig. 152.



Fig. 153.

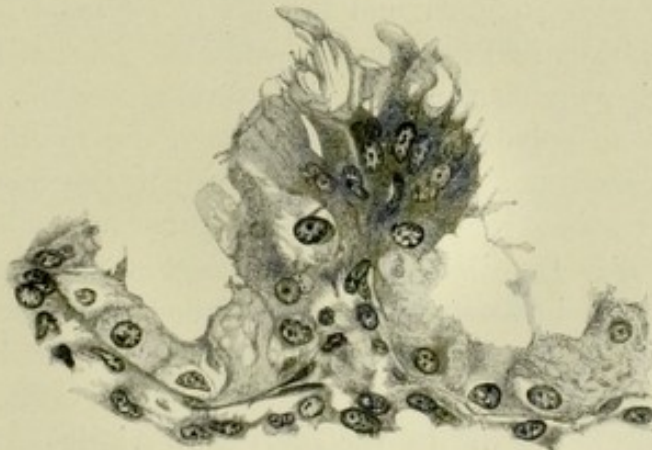


Fig. 150 bis 153.

Die Drüsenepithelien der verschiedenen Menstruationsphasen bei gleicher Vergrößerung (Immersion). (Nach Hitschmann und Adler.)

Fig. 150. Postmenstruelle Epithelien. — Fig. 151. Intervall. — Fig. 152. Ende des Intervalls. — Fig. 153. Prämenstruelle Epithelien.

dieser Massenzunahme der Zellen eine noch ausgesprochenere. In den Zellen lassen sich acidophile Granula nachweisen, der Zellsaum erscheint wie aufgefasert, im Drüsenlumen erscheint etwas acidophiles Sekret (Fig. 146 und 152).

Im prämenstruellen Stadium erfolgt nun eine bedeutende Dickenzunahme der Schleimhaut. Sie ist durch die stärkere Durchfeuchtung der Schleimhaut mit Blutplasma (das Ödem), sowie dadurch bedingt, daß sämtliche histologische Elemente der Schleimhaut heranwachsen und sich vergrößern. Sehr auffällig ist dies an den Drüsen; die Vergrößerung der Drüsenzellen bedingt die Bildung von Falten und Buchten der Drüsenwand, wobei in die Falten das bindegewebige Schleimhautstroma papillenartig vorragt (Fig. 143, 146 und 153). Die Vergrößerung der Drüsenzellen aber ist einerseits aus der Quellung, namentlich der Kerne, andererseits aus der Bildung von Sekret, das nun nicht mehr acidophil ist, sondern deutliche Schleimreaktion gibt und sich auch im Innern des Uterus findet, zu erklären. Durch die Entleerung des Sekretes wird die Begrenzung der Zelle gegen das Drüsenlumen unregelmäßig buchtig, wie zerfranst. Durch Schlängelung, Buchtenbildung und Sekretfüllung rücken die Drüsenlumina viel enger aneinander und verdrängen das bindegewebige Stroma, so daß man den Eindruck einer Vermehrung der Zahl der Drüsenschläuche selbst gewinnt. Während nun die Drüsenveränderung sich hauptsächlich im basalen Teil der Schleimhaut findet, wird die oberflächlichere Schicht zum vornehmlichen Sitz der Stromaveränderung. Die Stromazellen schwellen an, werden rundlich und bekommen ein helles, mit Plasmafarben weniger färbbares Protoplasma, während gleichzeitig auch die Kerne größer, wie gequollen, und weniger färbbar werden. Die Stromaelemente nähern sich dadurch den Zellformen, die für die Gravidität charakteristisch sind und dort als Deciduazellen bezeichnet werden; die Stromazellen gehen somit während des prämenstruellen Stadiums in Vorstufen der Deciduazellen über (Fig. 156 und 157).

So bilden sich im Laufe des prämenstruellen Abschnittes in der Schleimhaut zwei Schichten aus: eine tiefere, drüsenreiche, welche durch die weiten Drüsenlumina ein schwammartiges Gefüge zeigt und damit (in Anlehnung an die für die Zeit der Gravidität gebräuchlichen Bezeichnungen) als spongiöse Schicht bezeichnet werden kann, und eine oberflächliche, welche die mehr gerade verlaufenden Endstücke der Drüsen sowie die decidua-ähnlichen Stromazellen enthält und die kompakte Schicht darstellt (Fig. 143). Allerdings ist dieser Unterschied weniger scharf als in der Gravidität. Gegen Ende des prä-

menstruellen Abschnittes zeigt sich noch eine weitere wichtige Veränderung an der Schleimhaut: die vermehrte Blutfülle und die starke Ausdehnung der Blutgefäße, besonders der Kapillaren. Makroskopisch erweist sich die Schleimhaut während dieser Zeit stark angeschwollen und verdickt (bis auf 7 bis 8 mm und mehr) und knapp vor der Menstruation durch die Blutfüllung lebhaft rot gefärbt.

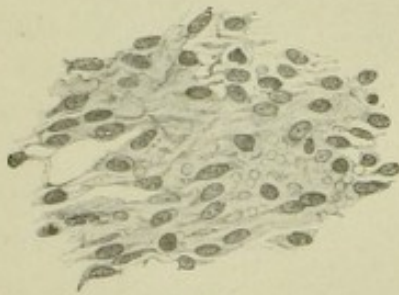


Fig. 154.

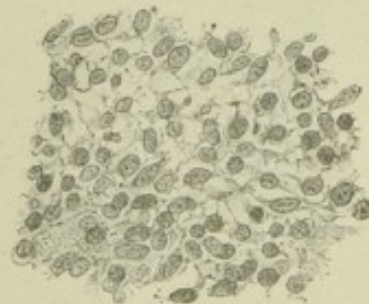


Fig. 155.

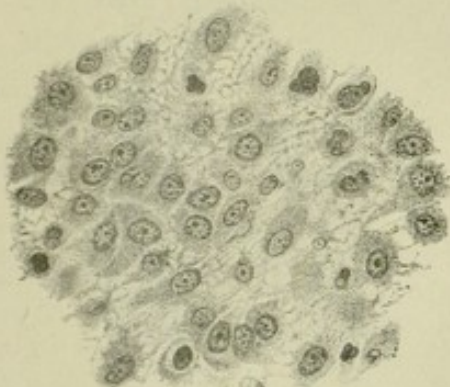


Fig. 156.

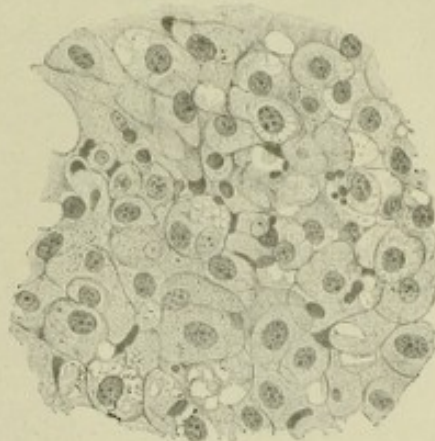


Fig. 157.

Fig. 154 bis 157.

Die zyklischen Wandlungen der Stromazellen der Uterusmucosa. (Nach Hirschmann und Adler.)

Fig. 154. postmenstruelles Verhalten, Fig. 155. Intervall, Fig. 156. prämenstruell (5—6 Tage vor der Menstruation), Fig. 157. unmittelbar vor der Menstruation.

Die strotzende Füllung der Gefäße führt bald zu kleinen Blutaustritten. Diese werden immer größer und beginnen zu konfluieren. Dadurch „wird vielfach der Zusammenhalt des Gewebes gesprengt“, die Stromazellen werden isoliert, weiße Blutkörperchen wandern in das Gewebe aus. An der dem Uteruslumen zugewendeten Fläche zeigen sich kleine Epithelabhebungen, die durch Blutungen bedingt sind (subepitheliale Hämatome), und Zerreißen des Epithels; das Blut kann

in das Uteruscavum abfließen, und die eigentliche Menstruation beginnt (Fig. 158).

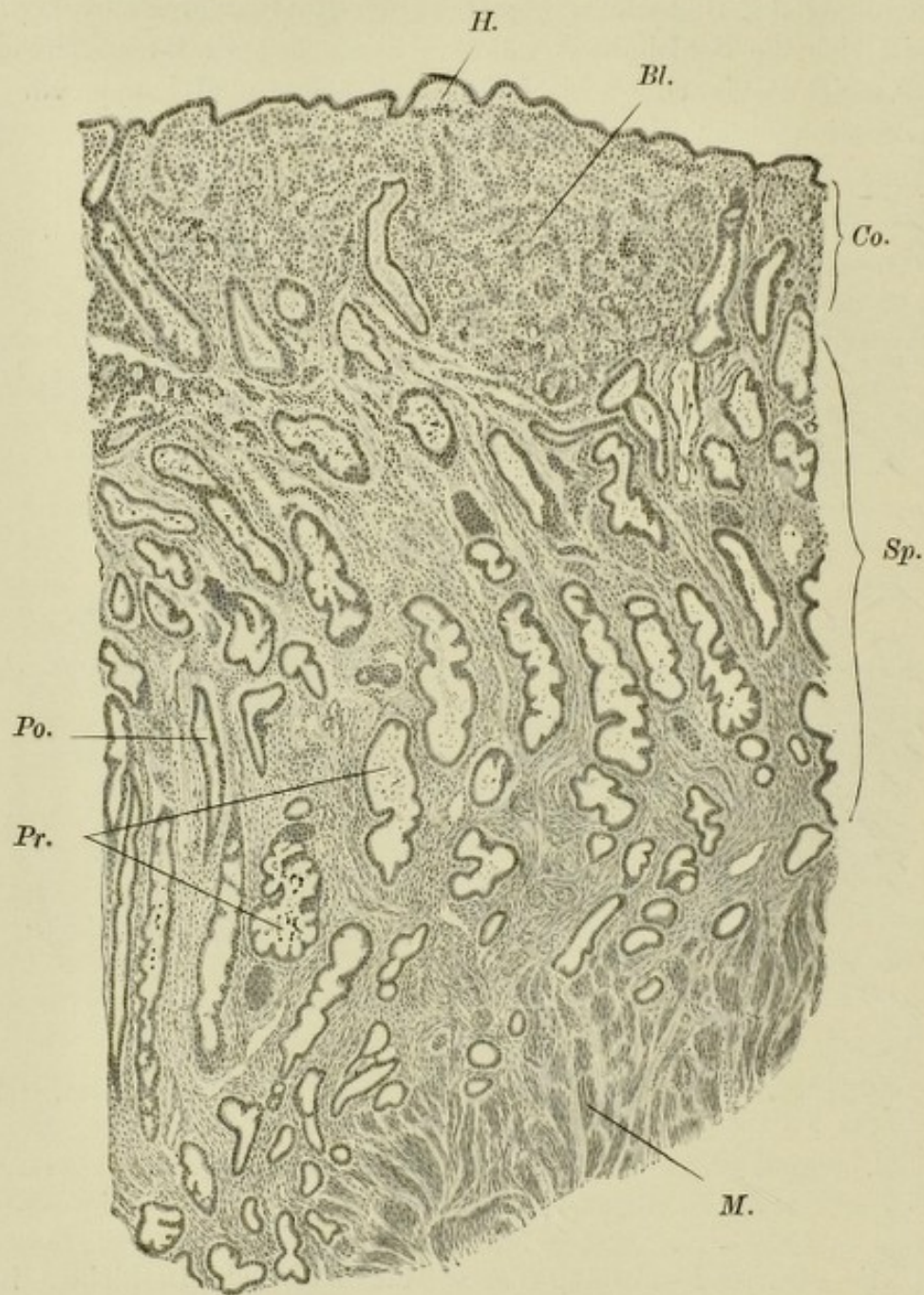


Fig. 158.

Uterusschleimhaut vom ersten Tag der Menstruation. (Nach Hitschmann und Adler.)

Bl. = Blutungen in der Compacta, *Co.* = Compacta, *H.* = Hämatom unter dem Epithel, *M.* = Muscularis, *Po.* = postmenstrueller Drüsentypus, *Pr.* = prämenstrueller Typus, *Sp.* = Spongiosa.

Mit dem Eintritt derselben erfolgt sehr rasch eine Abschwellung der ganzen Schleimhaut, die neben der Möglichkeit des Abströmens von Blut und Blutplasma hauptsächlich durch die Entleerung der Drüsen bedingt ist. Diese gehen dabei in offenbar sehr kurzer Zeit aus der geblähten und gebuchteten Form in eine ganz gerade verlaufende mit engem oder ganz kollabiertem Lumen über (Fig. 144 und 148). Die früher stark sekretgefüllten Zellen entleeren sich und werden schmal; ein großer Teil derselben wird aber offenbar abgestoßen. Manchmal liegen reichlich desquamierte Zellen in den Drüsen, vermutlich diejenigen, deren Kerne besonders stark gequollen waren. Von den geblähten Stromazellen geht ein Teil zugrunde und wird verflüssigt und ausgestoßen oder durch Leukocyten verdaut und fortgeschafft; andere, weniger stark veränderte verkleinern sich und kehren wieder zur Form der Bindegewebszellen zurück.

Das Oberflächenepithel wird mit der kompakten, oberflächlichen Schleimhautschicht in wechselndem Ausmaß abgestoßen. Gelegentlich können beide vielleicht größtenteils erhalten bleiben (wie dies heute die Mehrzahl der Autoren annimmt), andererseits aber können sie auch bei normaler Menstruation so gut wie vollständig verloren gehen (Fig. 144), wobei wehenartige Kontraktionen der Uterusmuskulatur zur Ablösung der mehr starren, gequollenen Oberflächenschicht beitragen können. Immer aber wird noch während der Menstruation die oberflächliche Schicht mit dem Epithel wieder regeneriert.

So finden wir am Schlusse der Menstruation und nach derselben, im postmenstruellen Stadium, eine niedrige Schleimhaut mit gerade verlaufenden Drüsen und kleinen, langen, spindeligen Stromazellen, aber mit regenerierten Epitheldefekten und nur geringen Resten von Blutergüssen in dem Schleimhautstroma, an deren Wegschaffung Leukocyten tätig sind. Die gerade verlaufenden engen Drüsen und die schwächtigen Stromazellen sind die Hauptcharaktere der postmenstruellen Schleimhaut (Fig. 141, 145, 150 und 154). Nach wenigen Tagen sind die Überreste der abgelaufenen Menstruation beseitigt, die Drüsen werden weiter und beginnen sich zu schlängeln, die Stromazellen werden etwas succulenter, und die Schleimhaut gelangt wieder zu einer relativen Ruheperiode, der des Intervalls, in welcher sich wieder ganz allmählich die lebhaften Wucherungsvorgänge des prämenstruellen Abschnittes vorbereiten. Doch finden sich postmenstruell und in der ersten Hälfte des Intervalls immer zahlreiche Mitosen in den Drüsenzellen, offenbar zum Ersatz der in der Menstruation zugrunde gegangenen Drüsenepithelien.

Die prämenstruelle Veränderung der Schleimhaut stellt eine Art Reifungsprozeß, eine Art Vorbereitung für die Aufnahme eines befruchteten Eies dar. Die Auflockerung der Schleimhaut, die Blutfülle, die vermehrte Drüsentätigkeit, die Blähung der Stromazellen, die Ausbildung zweier Schleimhautschichten sind hier die wesentlichsten Momente. Der prämenstruelle Abschnitt stellt somit den physiologisch wichtigsten Teil des gesamten menstruellen Zyklus dar, während der durch seine Begleiterscheinungen auffallendste und zeitlich am besten begrenzte Abschnitt, die eigentliche Menstruation, an physiologischer Bedeutung wesentlich zurücksteht. Sie ist nur der Ausdruck der Rückbildung von Vorbereitungen zur Aufnahme eines befruchteten Eies, Vorbereitungen, die durch das Ausbleiben des Eies gegenstandslos geworden sind.

Den Veränderungen der Uterusschleimhaut geht während des menstruellen Zyklus eine ganze Reihe von somatischen und psychischen Erscheinungen des weiblichen Organismus parallel. Vor Eintritt der Menstruation sind im allgemeinen sämtliche Funktionen gesteigert, um während derselben rasch abzusinken und am Schlusse derselben einen Tiefstand zu erreichen. Die genauere Darstellung dieser Vorgänge würde den Rahmen dieses Lehrbuches überschreiten.

Den Vorgängen im menstruellen Zyklus entspricht die Brunst der Tiere. In bezug auf die Schleimhautveränderung ist aber (z. B. bei Huftieren und Raubtieren) der Brunst der prämenstruelle Abschnitt und nicht die eigentliche Menstruation an die Seite zu stellen, trotzdem die Begleiterscheinungen der Brunst (Hyperämie, drüsige Sekretion und Blutabgang aus dem Genitale) eher denen der Menstruation ähnlich sind. Aber während beim Tier die Möglichkeit der Empfängnis (Imprägnation) auf die Brunstperiode beschränkt ist, ist beim Menschen gerade während der Menstruation eine Imprägnation fast ausgeschlossen. Wahrscheinlich gelingt es den Spermatozoen zu meist nicht, durch die Sekrete des menstruierenden Uterus in die proximalen Abschnitte des Genitalkanales einzudringen. Beim Tier fällt die Vermehrung der Libido sexualis mit der Brunst zusammen; diese dauert dann lange genug, um für die Befruchtung, Tubenwanderung und Implantation des Eies Zeit zu lassen. Beim Menschen ist die übrigens selten sehr deutliche Steigerung der Libido nicht auf den prämenstruellen Abschnitt, sondern auf den Anfang des Intervalls verschoben. Dem Menschen ganz analog verhalten sich die höheren Affen. Auch hier findet sich ein typischer rhythmischer Ablauf der Phänomene im Genitale. Allerdings stehen diese Erscheinungen

nicht ganz ohne Vergleichspunkte bei niederen Säugetieren da. Zu-
meist ist die Brunst wohl an eine bestimmte Jahreszeit gebunden,
doch finden wir bei den kleineren Tieren mit großer Fruchtbarkeit,
namentlich bei den Nagern, daß die Brunst regelmäßig in meist drei-
wöchigen Intervallen für kurze Zeit, etwa einen Tag, wiederkehrt,
während in der Zwischenzeit eine Befruchtung ausgeschlossen ist. Auch
hier ist aber das Brunstphänomen dadurch auffallend, daß die
Uterusschleimhaut zur Zeit der Belegbarkeit des Weibchens noch nicht
zur Implantation reif ist, sondern erst während der Tubenwanderung
des Eies heranreift.

Literatur.

- Hitschmann, F. und Adler, L., Der Bau der Uterusschleimhaut des
geschlechtsreifen Weibes mit besonderer Berücksichtigung der Menstrua-
tion. Monatschrift f. Geburtshilfe u. Gynäkologie, Bd. 27, 1908.
Björkenheim, E. A., Zur Kenntnis der Schleimhaut im Uterovaginal-
kanal des Weibes in den verschiedenen Altersperioden. Anatom. Hefte,
Heft 105, Bd. 35, 1908. (Nur Oberflächenepithel und Schleimhaut-
stroma, ohne eingehendere Berücksichtigung der Menstruation.)
Über die Brunst der Tiere und die dabei auftretenden Veränderungen
vergl. Kolster (s. pag. 104 und 110), Bonnet (s. pag. 132), Stol-
per und Herrmann (pag. 175), ferner
Königstein, H., Die Veränderungen der Genitalschleimhaut während
der Gravidität und Brunst bei einigen Nagern. Arch. f. d. ges. Physiol.,
Bd. 119, 1907.
* Van Herwerden, M., Bijdrage tot de kennis van den menstrueelen
cyclus. Tijdschr. Nederl. Dierkund. Vereeniging, Deel 10, 1906.
Marshall, Fr. H. A. and Jolly A., The oestrous cycle in the dog.
Philos. Transact. Ser. B, Vol. 198, 1906.

2. Zeitlicher und örtlicher Verlauf der Befruchtung und der ersten Entwicklungsvorgänge.

Die Spermatozoen dringen aus der Vagina entlang dem alkalisch
reagierenden Schleimpfropf, der normalerweise aus dem Ostium
uteri externum vorragt, in das Uteruscavum ein und gelangen, in
dem spaltförmigen Lumen des Uterus aufwärtswandernd, unter Über-
windung des Flimmerstromes der Epithelien des Genitaltraktes in die
Tube. Für die Berechnung des Zeitraumes, der zur Überwindung
dieses Weges notwendig ist, besitzen wir keine genaueren Anhalts-
punkte; nach der Schnelligkeit der Bewegung der Spermatozoen unter
dem Mikroskop würde allerdings schon eine Stunde zur Zurücklegung
des Weges genügen. In der Pars ampullaris tubae, wo das Falten-

werk der Schleimhaut am reichlichsten entwickelt ist, scheinen sie Halt zu machen, längere Zeit zu verweilen und tagelang, vielleicht wochenlang, befruchtungsfähig zu bleiben. Doch kommt es mindestens gelegentlich vor, daß die Spermatozoen auch die Tube überschreiten und bis an das Ovar oder in die freie Bauchhöhle gelangen.

Das reife Ei tritt nach der Ruptur des Graafschen Follikels, umgeben von der Corona radiata und der Zona pellucida, in die Tube ein und wird wahrscheinlich in der Pars ampullaris befruchtet. Durch den Flimmerstrom in der Tube wird es dann weiter abwärts geleitet und macht während dieser Zeit wahrscheinlich die Furchungsstadien durch. Dabei geht die Corona radiata verloren, und auch die Zona pellucida dürfte auf dem Wege bis in den Uterus aufgelöst werden. Die Wanderung des Eies durch die Tube und einen Teil des Uterus bis zur Stelle der Anheftung erfordert jedenfalls einen Zeitraum von mehreren Tagen.

Nach den diesbezüglichen Erfahrungen am Tier und unter Berücksichtigung der Länge der menschlichen Tube ist dieser Zeitraum auf etwa 8 bis 10 Tage (nach Minot 8 Tage) zu schätzen. Während dieser Zeit ernährt sich das Ei von dem Dottervorrat der Eizelle, vielleicht auch, namentlich im Uterus, vom Drüsensekret, während es den nötigen Sauerstoff aus dem die Schleimhäute befeuchtenden Serum entnimmt.

Über die Zeit, die ein befruchtetes Ei braucht, um vom Ovarium in den Uterus zu gelangen und mit der Anheftung an die Schleimhaut zu beginnen, liegen für das Tier folgende Angaben vor: bei der Maus braucht das Ei, nach Sobotta, 5 Tage, nach Jenkinson ca. 6 Tage, beim Meer-schweinchen nach Graf Spee 7 Tage, beim Kaninchen nach Schoenfeld 7 (— 8) Tage, bei Katze und Hund, bei Schwein und Schaf nach Bonnet 8—10 Tage. Im allgemeinen erfolgt die Wanderung um so schneller, je kleiner das Ei ist. Das menschliche Ei dürfte bei seiner Implantation allerdings noch ziemlich klein sein, kleiner als das des Kaninchens, der Carnivoren und Wiederkäuer; dafür ist aber die Tube beim Menschen verhältnismäßig lang, und die obige Schätzung, die etwas höher ist als die sonst in der Regel angenommenen Zahlen (5—7 Tage) (vergl. Pfannenstiel), dürfte daher begründet sein.

In der gynäkologischen Literatur wird dieser Zeitraum auffallenderweise meist nicht berücksichtigt und die seit der Implantation verstrichene Zeit als das Alter des Eies bezeichnet. So erklären sich die sehr niedrigen Schätzungen des Alters vieler junger Eier. Peters' Präparat z. B. wurde 3 Tage nach dem Ausbleiben der zu erwartenden Menstruation (nach dem Suicid der Trägerin) gewonnen. Er selbst

schätzt sein Alter auf etwa 4 Tage. Berücksichtigt man aber, daß ein Tag vielleicht nicht ausreicht, um die herannahende Menstruation zu inhibieren (vgl. später pag. 205), so gelangt man zur Annahme, daß das Ei mindestens seit etwa 5 Tagen eingebettet und unter Hinzurechnung des Zeitraumes für die Wanderung des Eies in der Tube im ganzen etwa 2 Wochen alt ist, eine Schätzung, die mit der der meisten Embryologen annähernd übereinstimmt.

Auch sonst ist die übliche Altersangabe der gynäkologischen Literatur meist so zu verstehen, daß das Alter nach dem berechneten Beginn der ersten ausgebliebenen Menstruation bestimmt wird. Danach wird ja auch die gesamte Schwangerschaftsdauer berechnet. Doch ist solchen Altersangaben eben immer, im Sinne obiger Ausführung, noch der Zeitraum für die Wanderung des Eies durch die Tube und die Zeit, die zwischen Anheftung und Beginn der zu erwartenden Menstruation verstreichen muß, hinzuzurechnen, im ganzen also etwa 10 Tage bis 2 Wochen und gelegentlich vielleicht noch mehr.

Rechnen wir zu dem Zeitraum, den das Ei zur Durchwanderung der Tube braucht, noch die Zeit, welche die Spermatozoen ihrerseits zum Vordringen in die Tube benötigen, respektive während welcher sie dort befruchtungsfähig verweilen können, so gelangen wir zu der Annahme, daß durchschnittlich etwa 9–14 Tage von der Cohabitation bis zur Implantation des Eies vergehen. Wird die prämenstruelle Periode, wie dies im vorhergehenden Kapitel geschehen ist, als die zur Anheftung des Eies bestimmte angesehen, so muß der Follikelsprung normalerweise etwa in die Mitte des Intervalles fallen.

Merkwürdigerweise sind wir, wie über so viele Punkte der Physiologie des weiblichen Genitales, hierüber nicht genauer orientiert. Die älteren Physiologen glaubten, daß der Follikelsprung mit der Menstruation zusammenfallen müsse, die neueren Beobachtungen lehren, daß er an jedem beliebigen Tage des menstruellen Zyklus erfolgen könne, ohne daß sich bis jetzt aus den spärlichen Beobachtungen eine besondere Häufung der Fälle in einer bestimmten Phase ableiten ließen. In einer der zuletzt erschienenen Arbeiten (Ancel et Villemain 1907) wird übrigens angenommen, daß die Ovulation durchschnittlich 12 Tage vor der Menstruation erfolge; dieser Zeitpunkt würde sehr gut mit den oben gegebenen Daten übereinstimmen.

Andererseits würde die obige Darstellung voraussetzen, daß die Cohabitation in der ersten Hälfte des Intervalles stattfinden

müßte, um Befruchtung zu erzielen; doch lehrt die Erfahrung, daß so ziemlich jede Cohabitation, ohne Rücksicht auf den Zeitpunkt des menstruellen Zyklus, wenigstens gelegentlich zur Gravidität führen kann. Darüber aber, wann die Cohabitation am häufigsten von Gravidität gefolgt ist, fehlen wieder sichere Beobachtungen. In Übereinstimmung mit obiger Darstellung ist aber die Tatsache, daß die Libido sexualis beim Weibe nach der Menstruation, in der ersten Hälfte des Intervalles, am größten zu sein pflegt.

Gerade die Beobachtungen über Inkonstanz des Zeitpunktes des Follikelsprunges und der Conceptionsmöglichkeit lehren übrigens, daß gegenüber den oben als Durchschnittswerte aufgestellten Zeiträumen auch große individuelle oder zufällige Schwankungen vorkommen können. Wahrscheinlich erstreckt sich einerseits die Lebensfähigkeit der Spermatozoen über einen oft sehr langen Zeitraum, und es mögen sich vielleicht manchmal Spermatozoen in der Tube auch über eine Menstruation hinaus erhalten. Andererseits ist auch eine Haftung des Eies im Intervall, also an der noch nicht zur Implantation vorbereiteten Schleimhaut, vielleicht nicht ausgeschlossen. Möglicherweise wird in solchen Fällen gerade durch die erfolgte Implantation ein Reiz gesetzt, der die Reifung der Schleimhaut, die prämenstruelle Veränderung, beschleunigt; andererseits mag eine Reihe von heute noch dunklen pathologischen Prozessen zu einer solchen „zur Unzeit“ erfolgenden Implantation in Beziehung stehen (vergl. später die Besprechung der atypischen Placentarformen).

Literatur s. bei H. Sellheim, Physiologie der weiblichen Geschlechtsorgane, in Nagels Handbuch der Physiologie, Bd. 2, 1907, und bei Pfannenstiel.

3. Die Implantation.

Das gefurchte Ei gelangt in das Uteruscavum und setzt sich an irgendeiner Stelle, zumeist aber an der hinteren oder vorderen Wand des Uterus, in deren oberer Hälfte, zwischen den Drüsenmündungen fest. Die Stelle der Implantation bestimmt den Sitz der Placenta. Die Anheftung erfolgt wahrscheinlich in ganz ähnlicher Weise (v. Herff, Peters) wie beim Meerschweinchen (vgl. pag. 162). Unter dem Einflusse des Kontaktes mit der äußeren Zellschichte des Eies, wohl infolge von Fermentwirkung, die vom Ei ausgeht, werden die oberflächlichen Schichten der Schleimhaut, Epithel und Bindegewebe, gelöst, und das Ei dringt (Schema 45, Tafel VI) durch ein selbstgeschaffenes Loch in die Schleimhaut ein, bis es unter die Oberfläche der Schleimhaut ver-

sunken ist und wahrscheinlich mitten in der kompakten Zone der Schleimhaut (pag. 194) liegen bleibt. Hierbei werden vielleicht sofort Blutgefäße eröffnet, oder das Ei dringt an einer Stelle ein, an der, schon als Vorstufe der kommenden Menstruation, ein Blutextravasat in der Schleimhaut vorhanden war (Leopold). Jedenfalls bezieht das Ei aus dem zerstörten mütterlichen Gewebe und aus dem mütterlichen Blut sofort reichliche Nährstoffe, welche nun zu rascher, mächtiger Wucherung des Eies, vor allem des Chorionectoderms, respektive Trophoblastes führen. Die an der Schleimhautoberfläche gesetzte Lücke wird durch ein noch einige Zeit nachweisbares Gerinnsel (Gewebspilz nach Peters, Schlußcoagulum nach Bonnet, Fibrindecke oder Fibrindeckel nach Leopold) geschlossen (Fig. 166). Das Ei ist nunmehr ringsum von mütterlichem Gewebe oder seinen Produkten umgeben und vom Uterushohlraum getrennt und kann von allen Seiten her Nährstoffe aufnehmen (Schema 46 und 47, Tafel VI).

Allerdings muß hier nochmals betont werden, daß diese Vorgänge nicht direkt beobachtet, sondern nur aus dem Befund an etwas älteren menschlichen Eiern, namentlich dem von Peters, und aus dem Vergleich mit dem Tier erschlossen sind. Auch heute noch ist eine, wenn auch kleine Minorität von Forschern von der Richtigkeit dieser Ansicht nicht überzeugt. Die Tatsache, daß das Ei sehr bald von mütterlicher Schleimhaut rings umgeben ist, wird allerdings von allen anerkannt; doch halten einzelne immer noch an der Möglichkeit fest, daß das Ei etwa wie beim Igel sich in einer Furche oder Rinne festsetze, und daß die Ränder der Rinne über dem Ei verwachsen (vgl. hiezu pag. 207). Die ältere Embryologie nahm geradezu an, daß das Ei auf der Schleimhautoberfläche liegen bleibe und von einem Schleimhautwall, der sich über das Ei hinwegwölbe und über demselben zusammenwachse, eingeschlossen werde. Daher der ältere Name *Decidua reflexa* für die von der Schleimhaut gelieferte Umhüllung des Eies, die jetzt (vgl. pag. 205) richtiger und ohne Bezug auf die Art ihrer Entstehung als *Decidua capsularis* bezeichnet wird. Übrigens gewinnt die hier vorgetragene Anschauung stetig neue Anhänger.

Bei der Annahme der Implantation in einer Furche oder durch Umwallung des Eies wäre auch ein Erhaltenbleiben des Uterusepithels und eine Anteilnahme desselben an dem Aufbau der Placenta denkbar. Tatsächlich ist diese Annahme lange Zeit gemacht worden, während nach der heute wohl allgemein vertretenen Auffassung das Uterusepithel wie bei allen höheren Säugern zugrunde geht. Nach der oben gegebenen Darstellung ist eine Beteiligung des Epithels am Placentaraufbau überhaupt ausgeschlossen, da das Ei ja subepithelial mitten in der Mucosa liegt.

Über die Kräfte, welche das Ei zum Eindringen in die Schleimhaut veranlassen, herrscht noch wenig Klarheit. Die Schwerkraft kann es nicht sein; denn erstens kommt sie beim Ei wohl überhaupt nicht in Betracht, weil es zu klein ist, zweitens kann die Implantation an

jeder beliebigen Stelle des Uterus, also auch gegen die Schwerkraftswirkung erfolgen. Aber auch der Uterusinnendruck (Pfannenstiel) kann nicht gut zur Erklärung herangezogen werden, da ja die vom Ei aufgelösten Teile der Schleimhaut nicht weggeschafft, sondern zum Teil vom Ei aufgenommen werden, zum Teil wenigstens zunächst an Ort und Stelle liegen bleiben. Wahrscheinlich ist doch dabei irgendeine aktive Beteiligung des Eies, eine amoeboide Tätigkeit der obersten Zellschichten, für die wir auch noch in späteren Stadien Anhaltspunkte haben (pag. 214 und 222), und die vom Ei ausgehende vorne bereits erwähnte Fermentwirkung maßgebend.

Die Dauer der Implantation, die beim Meerschweinchen (nach Graf Spee) etwa 8 Stunden beträgt, wird von Pfannenstiel auf etwa einen Tag veranschlagt. Der Durchmesser des Eies ist zu dieser Zeit jedenfalls noch ein sehr kleiner, vielleicht etwa gleich 0.2 mm^1 .

4. Einteilung der Decidua. Die Decidua vera (parietalis).

Die Implantation erfolgt, wie oben angeführt wurde, wahrscheinlich kurz vor Eintritt der Menstruation. Sie bewirkt dann, durch einen noch unbekannten Mechanismus, das Ausbleiben derselben und die weitere Entwicklung der prämenstruell veränderten Schleimhaut, ihre Umwandlung in die für die Gravidität charakteristische Schleimhaut, in Decidua²).

¹) Pfannenstiel schätzt den Durchmesser auf etwa 1 mm . Wenn wir aber an der Vorstellung von der Kleinheit des menschlichen Eies in den Anfangsstadien der Entwicklung und der Bildung von Amnionhöhle und Dottersack durch Dehiscenz festhalten (siehe Kapitel II, Abschnitt 4), so ist die Bildung des Blastocoels vor der Implantation des Eies unwahrscheinlich. Auch beim Meerschweinchen implantiert sich das Ei vor Bildung des Blastocoels. Damit ist aber auch die Notwendigkeit der Annahme eines kleinen Eidurchmessers bei der Implantation, etwa wie beim Meerschweinchen (Fig. 125 und 126) oder wenig mehr, gegeben. Eine dickere Trophoblastschale kann sich wohl erst während oder nach der Implantation entwickeln, weil erst dann die Ernährungsbedingungen des Eies für eine solche Wucherung hinreichend günstige sind. Auch Peters bezeichnet den Durchmesser von 1 mm nur als obere Grenze, mit Rücksicht auf die Größe der Lücke im Uterusepithel bei seinem Präparat, und läßt die Möglichkeit einer viel geringeren Eigröße offen; Graf Spee (1905) veranschlagt den Eidurchmesser zur Zeit der Implantation auf etwa 0.2 mm .

²) Membrana decidua, die hinfällige Haut, die bei der Geburt ausgestoßen wird (vergl. pag. 94).

Wahrscheinlich bedarf dieser Einfluß der Implantation auf die übrige Schleimhaut einer gewissen Zeit, um zur Geltung zu gelangen. Wenn sich das Ei (sei es, daß es zu spät aus dem Follikel befreit oder befruchtet worden oder zu langsam in den Uterus gewandert ist) erst knapp vor dem zu erwartenden Eintritt der Menses implantiert hat, so ist dieser Eintritt wohl nicht mehr aufzuhalten, und das Ei wird bei der Menstruation mit ausgestoßen. Es ist dies wohl einer der zahlreichen Gründe, warum beim Menschen verhältnismäßig so wenig Eier zur Entwicklung gelangen, während beim Tier eine Copulation zur Brunstzeit fast mit mathematischer Sicherheit von Gravidität gefolgt ist. Möglicherweise sind Menses, bei denen zu spät implantierte Eier verloren gehen, besonders reichlich. Daß ein implantiertes Ei eine regelrechte Menstruation überdauert, ist sehr unwahrscheinlich.

Wie bereits hervorgehoben, wandelt sich beim Menschen (und den anthropoiden Affen) die gesamte Uterusschleimhaut in Decidua um. (Vgl. hiezu die Schemata Tafel VI, Fig. 42—44.) Die Weiterentwicklung der einzelnen Abschnitte derselben ist aber verschieden je nach der Beziehung zur Implantationsstelle und zum Ei selbst. Da das Ei nach der Implantation mitten in der Schleimhaut liegt, haben wir eine zwischen dem Ei und der Muscularis liegende Schichte, die *Decidua basalis* (früher *Decidua serotina* genannt) und eine das Ei vom Uteruscavum trennende Schichte, die *Decidua capsularis* (früher *Decidua reflexa*; vergl. pag. 203 und 228) zu unterscheiden. Die Decidua in der Umgebung des Eies, seitlich von demselben, wird *Randdecidua*, *Decidua marginalis*, genannt. Die übrige Decidua, welche den ganzen Rest des Uteruskörpers innen auskleidet, wird als *Decidua vera* oder, nach einem kürzlich von Bonnet eingeführten charakteristischen Namen, als *Decidua parietalis* bezeichnet. *Decidua basalis*, *capsularis* und *marginalis* stehen unter dem unmittelbaren Einfluß des Eies und werden durch dasselbe weiter verändert. Die Darstellung dieser Veränderungen ist in den folgenden Kapiteln gegeben. Hier ist zunächst die weitere Entwicklung der *Decidua vera* (*parietalis*) zu betrachten.

Die *Decidua parietalis* junger Stadien ist makroskopisch durch ihre Dicke (bis gegen 1 cm), ihren Blutreichtum und durch ein System von Furchen ausgezeichnet, welche die Schleimhaut in einzelne Felder von durchschnittlich etwa 1 cm Seitenlänge und weniger einteilen. (Fig. 159.) Seichtere Furchen können noch eine weitere Unterteilung in kleinere Felder bewirken. Die Drüsenmündungen sind (Webster) hauptsächlich in der Tiefe der Furchen zu erkennen; im Uteruslumen

findet sich (Reichert) eine milchige Flüssigkeit, wohl Drüsensekret, das bis zur erfolgten Implantation als Embryotrophe gedient haben mag, später aber nutzlos geworden ist.

Die Ausbildung der Furchen und Felder ist wohl auf das Dicken-

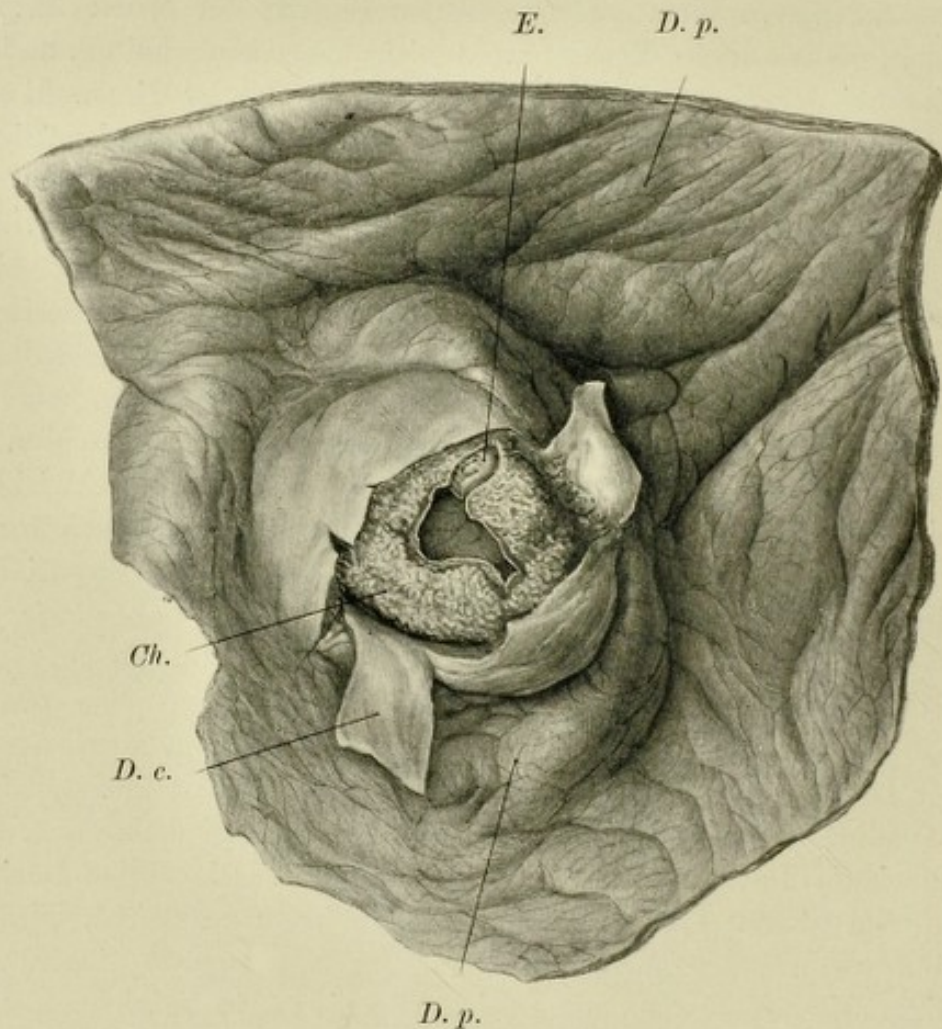


Fig. 159.

Zirka dreiwöchentliche Gravidität. Das Ei mit der ganzen Decidua ausgestoßen, Decidua capsularis und Chorion durchtrennt, intervillöser Raum und extraembryonale Leibeshöhle eröffnet. Vergr. $1\frac{1}{4}$.

Ch. = Chorion, *D. c.* = Decidua capsularis, *D. p.* = Decidua parietalis, *E.* = Embryo im Amnion.

wachstum der Mucosa bei beschränktem Raum, also auf eine Art Knickung der Schleimhaut zurückzuführen. Es ist nichts darüber bekannt, daß schon die prämenstruell geschwellte Schleimhaut, in welcher ja die Implantation erfolgt, diese Felderung aufweisen würde; im Gegenteil, sie ist in der Regel glatt, und die Felderung

kann geradezu als Schwangerschaftssymptom angesehen werden¹⁾. Ist aber die Schleimhaut zur Zeit der Implantation wirklich glatt, so entfällt auch die von verschiedenen Seiten gemachte Annahme, daß

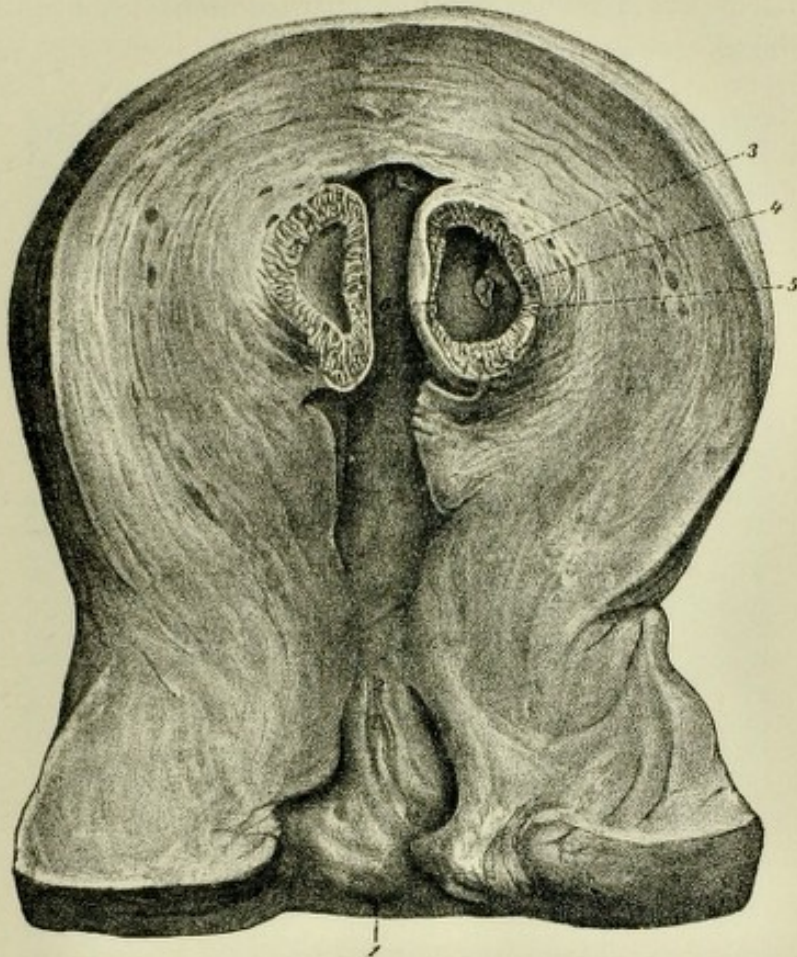


Fig. 160.

Junges menschliches Ei der zweiten Woche. Nach einem Präparat von Hitschmann und Lindenthal, aus Schauta, Lehrbuch der gesamten Gynäkologie. Natürliche Größe.

1 äußerer Muttermund, 2 innerer Muttermund, 3 Eihöhle, 4 Embryo, 5 Decidua basalis, 6 Decidua capsularis. Decidua vera (parietalis) nicht bezeichnet.

das Ei sich gelegentlich in einer Furche implantieren könne (pag. 203).

¹⁾ Gerade dieses Symptom erscheint berufen, jeden, der die Gelegenheit zur Ausführung von Sektionen hat, auf die Möglichkeit einer sehr jungen Gravidität aufmerksam zu machen. Das Ei selbst ist zu dieser Zeit sehr schwer erkennbar und wird sicher übersehen, wenn es nicht besonders und sehr aufmerksam gesucht wird. Im Falle Peters erschien das Ei nur wie eine stecknadelkopfgroße, etwas lichtere Stelle der Schleimhaut. Bei der Seltenheit und dem großen Wert der Präparate ist aber die Beteiligung aller berufenen Kreise an solcher Nachforschung sehr wünschenswert.

Die jüngsten bekannten Eier (Peters, Leopold, Graf Spee) waren immer zwischen den Furchen, in einem Schleimhautfeld implantiert. Dort war eben die Mucosa besonders geschwellt (unter dem Einfluß des Eies), und die Knickungsfurchen entwickelten sich nachträglich in der Umgebung.

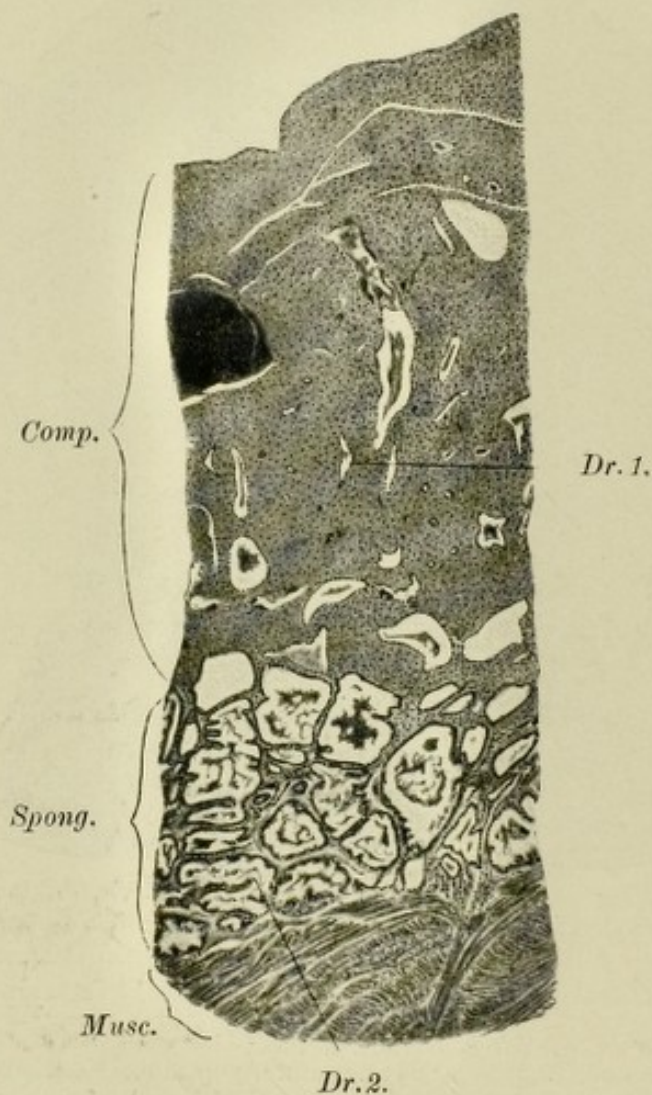


Fig. 161.

Decidua vera (parietalis) aus dem zweiten Monat. Fall der Fig. 170. Vergr. 12.

Comp. = Dec. compacta, *Spong.* = Dec. spongiosa, *Musc.* = Muscularis uteri. *Dr. 1.*, *Dr. 2.*, vgl. die Detailbilder Fig. 162 und 163.

Wir konnten schon an der prämenstruellen Schleimhaut zwei Schichten unterscheiden, eine kompakte oberflächliche und eine spongiöse tiefe Schicht. Diese beiden Schichten markieren sich noch schärfer, und wir können von einer *Decidua compacta* und *De-*

cidua spongiosa (oder *ampullaris*) sprechen (Fig. 161 u. 176). Die *Decidua compacta* ist der Hauptsitz für die Umbildung des Bindegewebes in die charakteristischen *Deciduazellen*, die etwa vom Ende der zweiten Woche an zur vollen Entwicklung gelangt sind; sie enthält überdies die mehr gerade verlaufenden Endstücke der

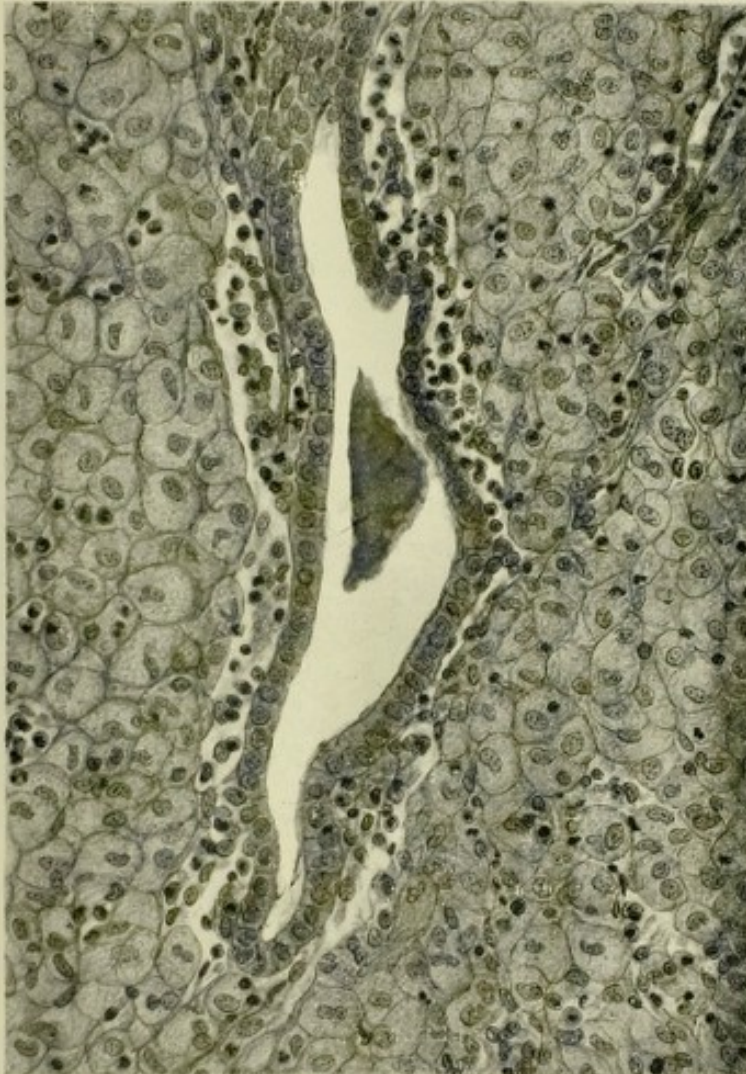


Fig. 162.

Detail zu Fig. 161, der mit Dr. 1 bezeichnete Drüsenausführungsgang in der *Decidua parietalis compacta* im zweiten Monat. In der Drüse Sekret, ringsherum typische *Deciduazellen* und spärliche Leukocyten. Vergr. 350.

Drüsen. Die *Deciduazellen* sind große, helle, bläschenförmige Zellen bis zu 50 μ im Durchmesser, die entweder rundlich oder durch gegenseitige Abplattung polygonal erscheinen und den Eindruck epithelialer oder epitheloider Zellen machen, namentlich eine gewisse oberflächliche Ähnlichkeit mit Leberzellen besitzen. (Fig. 162.) Sie

gehen aus den Stromazellen der Schleimhaut hervor und sind von Strecke zu Strecke noch mit solchen Stromazellen, die Teilungs- und Wucherungserscheinungen zeigen, untermischt. Die reifen Deciduazellen zeigen höchstens direkte Kernteilung und sind, als fertig differenzierte Zellformen, keiner weiteren Aus- oder Rückbildung fähig. Sie gehen entweder noch während der Schwangerschaft (in der zweiten Hälfte) zugrunde und werden durch neu gebildete Zellen ersetzt oder, was

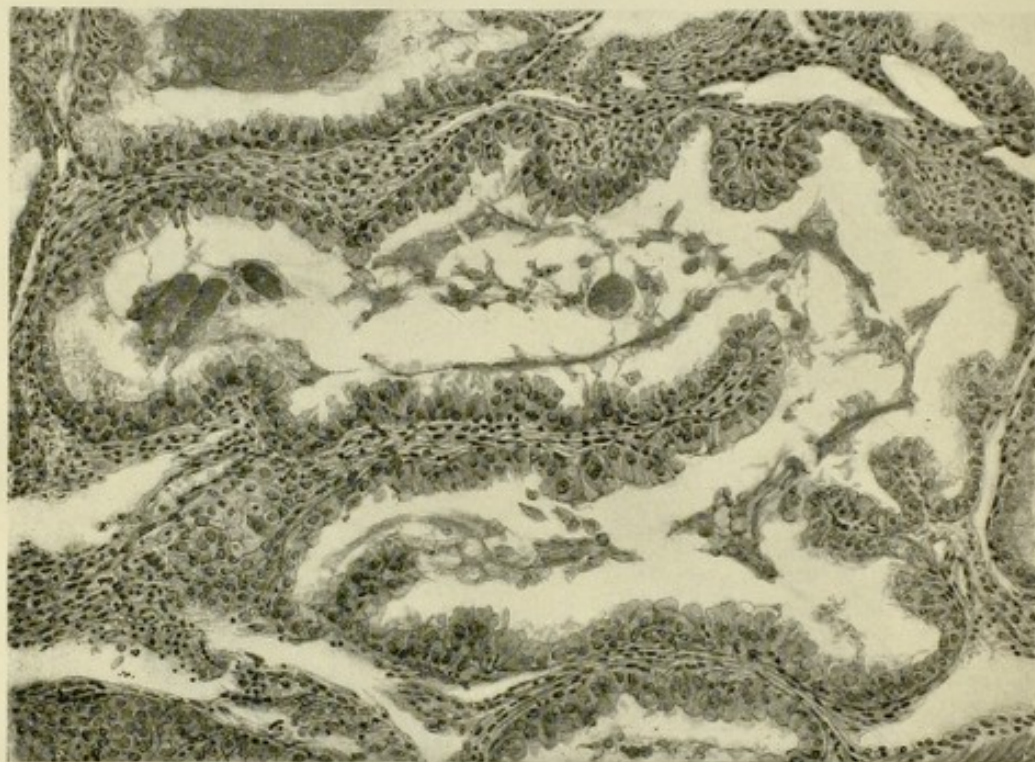


Fig. 163.

Detail zu Fig. 161. Die mit Dr.2 bezeichnete Drüse der Decidua parietalis spongiosa. Vergr. 150. An der Wand der Drüse epitheltragende Papillen, im Lumen Sekret.

vielleicht für die Mehrzahl derselben zutrifft, sie werden bei und nach der Geburt abgestoßen. Schon vom vierten Monat an werden sie übrigens wieder insgesamt kleiner (Pfannenstiel) und mehr spindelförmig, parallel der Oberfläche angeordnet. In der Compacta finden sich ferner stets stark erweiterte, strotzend gefüllte Blutgefäße, die nach dem Bau der Wandung teils als Arterien und Venen, teils als Kapillaren aufzufassen sind. (Fig. 162.) Blutextravasate sind nicht vorhanden.

Die Deciduazellen sind als Abkömmlinge der deciduaähnlichen Zellen der praemenstruellen Schleimhaut (vgl. pag. 194) aufzufassen. Doch sind bei

junger Gravidität (Fall Peters) die Zellen der Decidua parietalis weniger weit differenziert als knapp vor Eintritt der Menstruation. Diese Erscheinung ist wohl wieder ein Beweis dafür, daß der durch die (rechtzeitige) Implantation gesetzte Reiz den Reifungsprozeß der Schleimhaut, der unbeeinflusst zur menstruellen Blutung führt, verzögert. (Vgl. pag. 204.)

In der Decidua spongiosa (Fig. 163 u. 149) bilden die Drüsen den wichtigsten Bestandteil. Sie sind am Anfang der Schwangerschaft durchwegs stark erweitert, unregelmäßig in ihrer Querschnittsfigur und

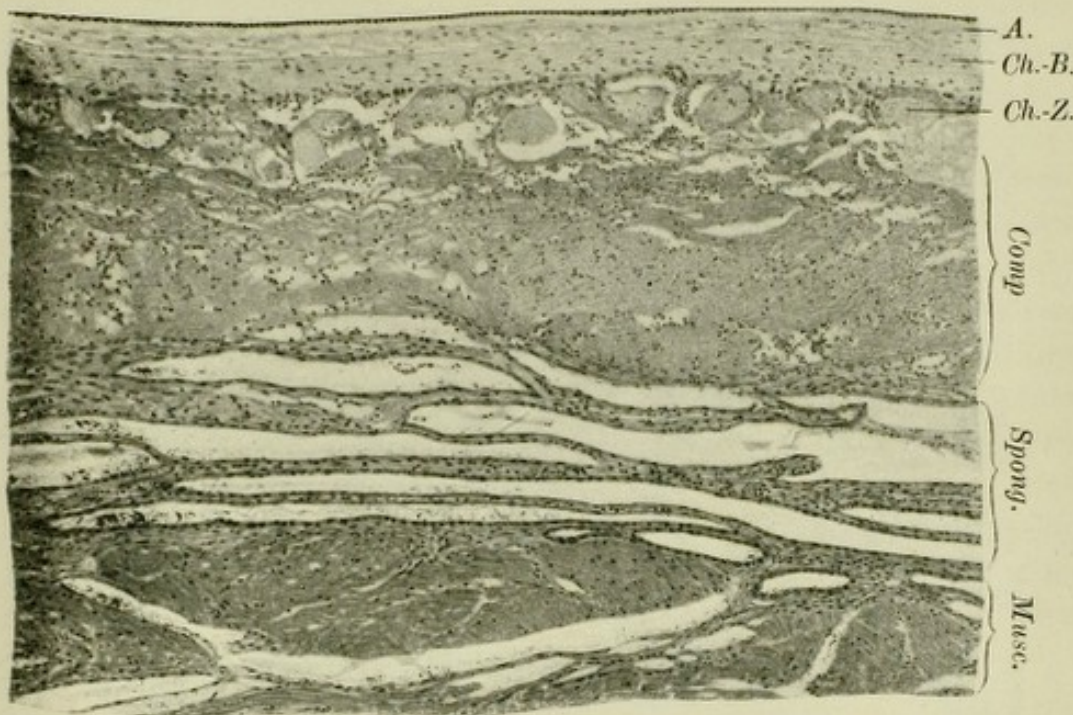


Fig. 164.

Eihäute und Uteruswand gegenüber der Placenta im vierten Monat; Fall der Fig. 180. (Embryo $13\frac{1}{2}$ cm Scheitelsteißlänge). Vergr. 80.

A. = Amnion, Ch.-B. Chorionbindegewebe, Ch.-Z. = rückgebildete Chorionzotten, Comp. = Decidua parietalis compacta und Capsularis, Spong. = Decidua parietalis spongiosa, Musc. = Muscularis uteri. Vgl. des Detailbild Fig. 175.

mit Sekret erfüllt. Die Epithelwucherung hat dazu geführt, daß das Epithel papillenartig mit kleinen Höckern in das Lumen der Drüse vorragt; die Zellen sind hoch zylindrisch, mit heller Randzone, an vielen Stellen läßt sich das austretende Sekret direkt nachweisen. Zwischen den Drüsen liegen nur ganz schmale Bindegewebssepten mit vereinzelt Deciduaazellen. Nur stellenweise, namentlich in der Umgebung der Gefäße, die in die Compacta aufsteigen, finden sich breitere Bindegewebszonen. Nach dem zweiten Schwangerschaftsmonat

verschwinden allmählich die Epithelpapillen in den Drüsen, die Drüsenräume selbst werden infolge Dehnung der ganzen Decidua im Zusammenhang mit der Größenzunahme des Uterus niedrig und breit. Die Epithelien werden immer mehr gedehnt und niedrig, schließlich endothelähnlich und selbst lückenhaft oder defekt (vergl. Fig. 164). Die Drüsenräume selbst erscheinen als langgezogene, parallel der Uteruswand verlaufende Spalten mit sehr dünnen Zwischenwänden,

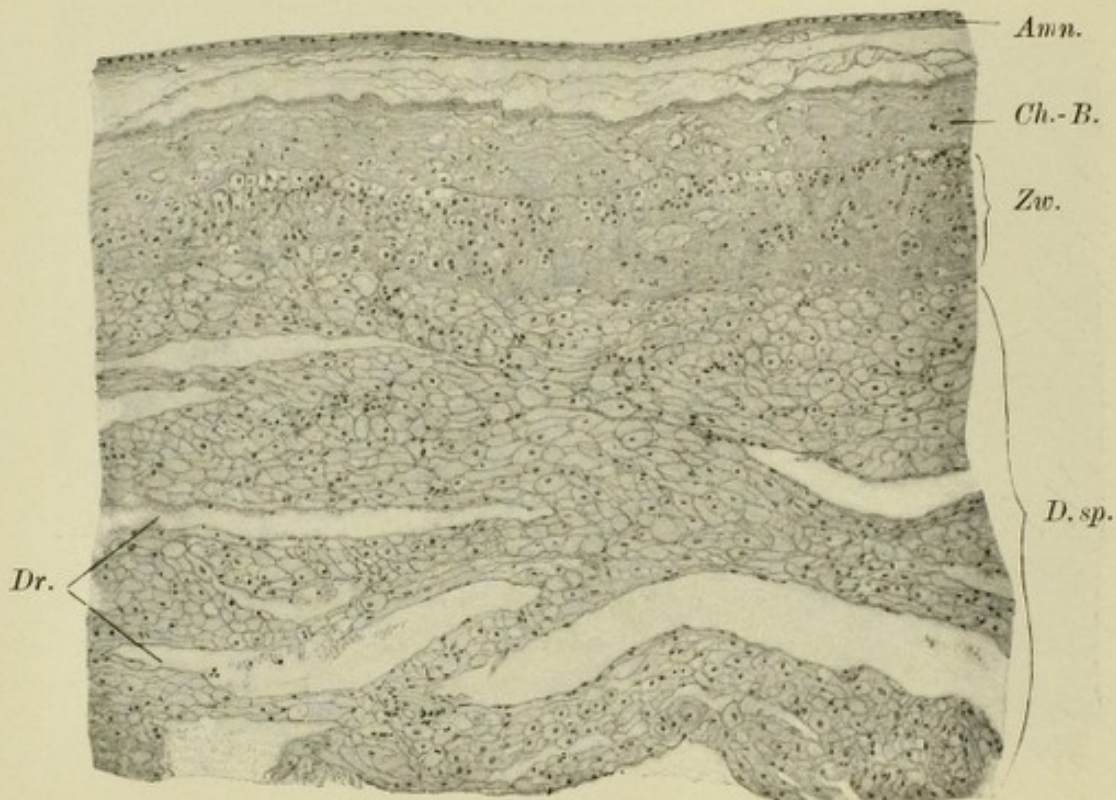


Fig. 165.

Spontan geborene reife Eihäute mit anhängender Decidua im Schnitt. Vergr. 90.

Amn. = Amnion, *Ch.-B.* = Chorionbindegewebe, *Zw.* = Zwischenzone (Chorionepithel, Zottenreste, Decidua capsularis und Decidua parietalis compacta), *D. sp.* = Decidua parietalis spongiosa, *Dr.* = Drüsenreste.

einem Venenplexus nicht unähnlich. Da diese dünnen Wände leicht abreißen, ist die Ablösung der Decidua bei Abortus oder bei der Geburt, die im Bereich der Spongiosa erfolgt, verständlich. Nur die tiefsten, zwischen die Unebenheiten der Oberfläche der Muscularis hineinreichenden Drüsenabschnitte bleiben mit dem umgebenden Bindegewebe verhältnismäßig wenig verändert, mit kubischem Epithel, erhalten, als Ausgangspunkt für die Regeneration der Uterusschleimhaut nach der Geburt.

Leukocyten finden sich in nicht besonders großer Zahl in der ganzen Decidua, am häufigsten noch in den tieferen Schichten, gelegentlich auch in der Compacta (Fig. 162).

Das Oberflächenepithel der Decidua zeigt frühzeitig Degenerationserscheinungen. Es verliert den Flimmersaum, wird niedrig und schließlich platt und langgezogen. Auch tritt Sympiasmabildung durch Verlust der Zellgrenzen auf. Gegen Ende des 3. Monates ist das Epithel gewöhnlich verschwunden.

Gleichzeitig, auch noch im 3. Monat, verschwindet der ohnehin nur virtuelle Spaltraum des Uteruslumens, der „perionale“ Raum (der um das Ei gelegene Raum) nach Webster. (Schema Tafel VI, Fig. 43 und 44.) Die Decidua capsularis, die in ihrer Ausdehnung dem Wachstum des Eies folgt und größtenteils ohnehin des Epithels entbehrt (siehe später), legt sich an die Decidua vera innig an, und ihre Reste verwachsen mit der letzteren. Da, wo die Capsularis ganz geschwunden ist, kommt das Chorion unmittelbar an die Vera zu liegen. Diese zeigt dann bis zum Ende der Schwangerschaft langsam fortschreitende Reduktionserscheinungen, so daß sie schließlich nur mehr 1–2 mm dick ist. Namentlich die Compacta, die stellenweise fast verschwindet, weist hyaline Degenerationen mit Verschmelzung und Zerfall der Zellen auf¹⁾. Die Spongiosa mit ihren langgezogenen Drüsenräumen bleibt besser erhalten. (Fig. 165.) Diese Drüsenräume sind infolge Einschmelzung und Verschlusses der in der Compacta gelegenen Drüsenendstücke als geschlossen zu betrachten.

5. Trophoblast, intervillöser Raum und Syncytium. Die Chorionzotten. Einteilung des Chorions.

Gleichzeitig mit dem Eindringen des Eies in die Schleimhaut oder kurz nach demselben beginnt die Wucherung des Chorionectoderms oder Trophoblastes. Der Trophoblast hat die Fähigkeit, mütterliches Gewebe zu zerstören und dessen Reste, sowie die Nährstoffe des Blutes zu resorbieren und dem Wachstum des Eies dienstbar zu machen.

Beim Menschen besitzt anfangs der gesamte Trophoblast, das gesamte Chorionectoderm, diese Fähigkeit. Er fungiert also zunächst in seiner ganzen Ausdehnung als Trophoderm im Sinne Minots (pag. 103). Beim Tier fanden wir wenigstens in der Regel das Trophoderm auf den

¹⁾ Die in der älteren Literatur vielfach vertretene Meinung einer fettigen Degeneration der Vera trifft höchstens in Ausnahmefällen zu.

Placentarbezirk beschränkt. Der Mangel einer Differenzierung des Trophoblastes in aktiven und inaktiven Teil beim Menschen ist wohl die Hauptursache dafür, daß in der gynäkologischen Literatur öfter nicht das morphologische, sondern das physiologische Moment (die Befähigung der Phagocytose) bei Verwendung des Begriffes Trophoblast in den Vordergrund gestellt und irrtümlicherweise auch anderes Gewebe als das Chorionectoderm, sofern es nur die Fähigkeit besitzt, Nachbargewebe zu vernichten, als Trophoblast bezeichnet wurde.

Nach der Anschauung von Peters und Hubrecht bildet der Trophoblast zunächst eine dicke Lage von Zellen mit deutlichen Zellgrenzen (Cytotrophoblast). Von dieser „Trophoblastschale“ des Eies gehen sehr bald balkenartige Züge und Sprossenbildungen in das mütterliche Gewebe hinein. Wahrscheinlich erfolgt gleichzeitig mit den Sprossenbildungen die Umwandlung der oberflächlichen Trophoblastschichten in ein Syncytium, entsprechend der Erscheinung, daß Syncytien überhaupt bei energischer Zelltätigkeit auftreten. Die syncytialen Sprossen erreichen die mütterlichen Gefäße und eröffnen sie, das Blut, das unter einem gewissen Drucke steht, strömt aus und dringt seinerseits gegen die Trophoblastschale vor, wobei es diese in einzelne Balken und Züge verteilt und selbst in unregelmäßigen, größtenteils nur von syncytialem Trophoblast ausgekleideten Räumen strömt (Schema Tafel III, Fig. 30, Tafel VI, Fig. 46 und 47 und Fig. 166—169).

Die so gebildeten, nur aus Trophoblast bestehenden Balken und Stränge stellen die erste Anlage der Chorionzotten (Villi choriales) oder die Primärzotten dar. Sie sind zunächst noch mesodermfrei. Die zwischen ihnen gelegenen unregelmäßigen Bluträume sind die Anlagen des Zwischenzottenraumes oder intervillösen Raumes. Dieser ist somit nur von fötalem Syncytium ausgekleidet; das letztere schließt an den Stellen, an welchen die mütterlichen Gefäße angefressen werden, an die in Degeneration begriffenen Gefäßendothelien an.

Gerade diese ersten Entwicklungsvorgänge stehen aber noch im Mittelpunkt der Diskussion. Es fehlt nicht an Stimmen, welche auch heute noch das Syncytium vom mütterlichen Endothel ableiten (Pfannenstiel) und somit im intervillösen Raum nicht ein von rein fötalen Elementen begrenztes, sondern ein aus dem mütterlichen Gefäßsystem direkt ableitbares Kanalsystem erblicken. Disse will neuerlich nicht nur das Syncytium, sondern die gesamte sogenannte Trophoblastschale von der Decidua ableiten. Auch vom Uterusepithel, von den Deciduazellen oder vom Drüsenepithel wurde das Syncytium gelegentlich abgeleitet¹⁾. Aber der Vergleich mit dem Tier (s. die

¹⁾ Eine eingehende Zusammenstellung der verschiedenen Auffassungen findet sich bei Frassi (1908).

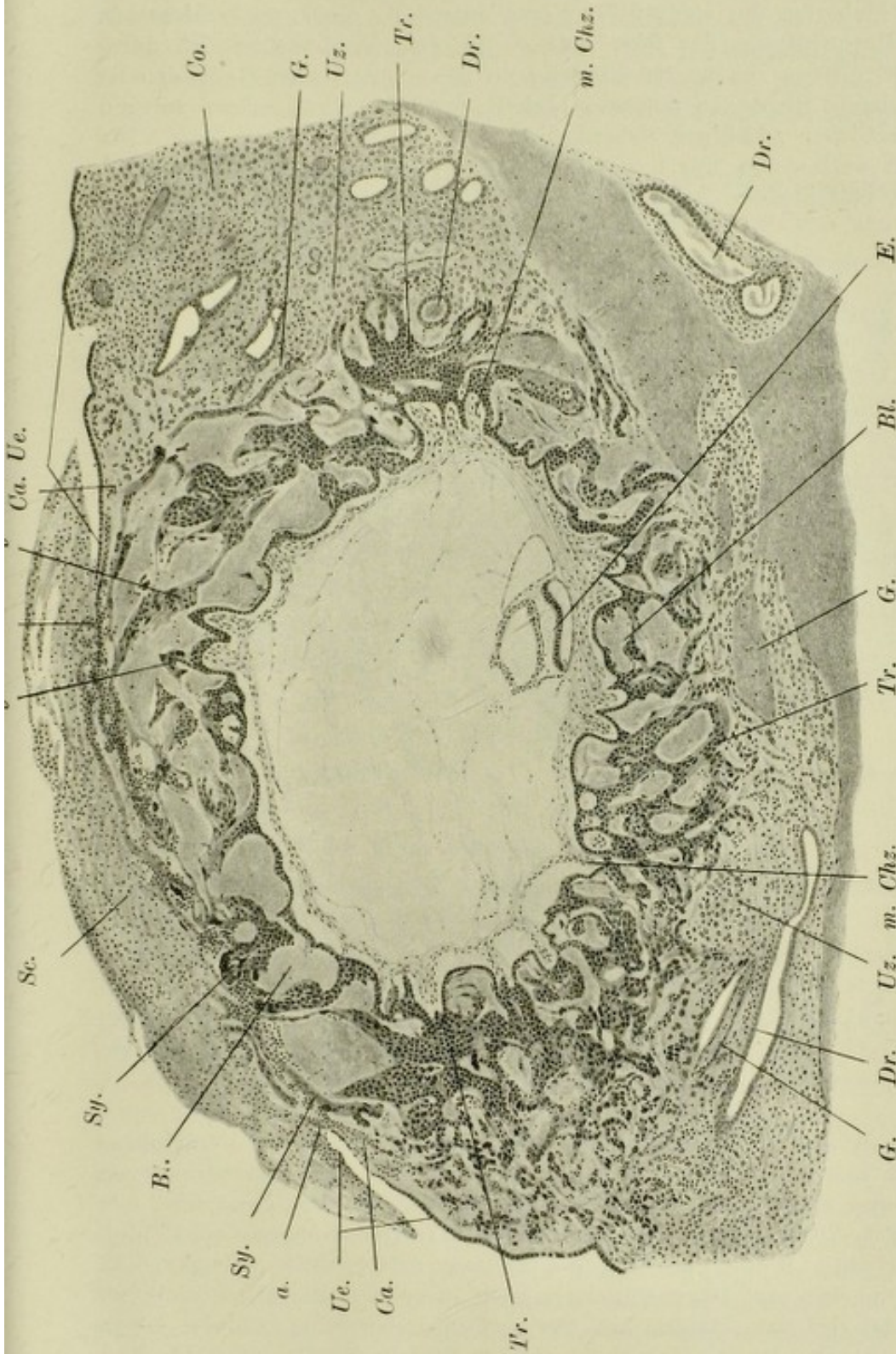


Fig. 166.

Übersichtsbild des Petersschen Eies und der angrenzenden Zone der Uterusschleimhaut. (Nach Peters, 1899.) Vergr. ca. 50.
Vgl. auch das Schema Tafel VI, Fig. 47.

Bl. = Blutlacunen, *Ca.* = Capsularis, *m. Chz.* = mesodermale Achse der ersten Chorionzotten, *Co.* = Decidua compacta, *Dr.* = Drüsen, *E.* = Embryo, *G.* = mütterliche Gefäße, *Sc.* = Schlußcoagulum (Peters' Gewebepilz), *Sy.* = Syncytium, *Tr.* = Trophoblast, *Ue.* = Uterusepithel (links der eine Weisungsstrich nicht ganz vollständig), *Uz.* = Umlagerungszone. Von *a* bis *b* reicht die Lücke in der Capsularis.

anderen discoidalen Placenten) spricht zu laut gegen diese Annahme. Früher, bevor noch die heutige Implantationstheorie Geltung hatte, war man auch meist der Meinung, der intervillöse Raum entspreche einem abgeschlossenen Teil des Uteruslumens, das Blut gelange in denselben nachträglich durch einen nicht genauer bekannten Vorgang an den mütterlichen Gefäßen oder bilde überhaupt nicht den normalen Inhalt des Raumes, sondern sei nur ein gelegentlicher zufälliger Nebebefund.

Aber auch wenn das Syncytium vom Trophoblasten abgeleitet wird, sind noch verschiedene Arten seiner Entstehung möglich. Die obige An-

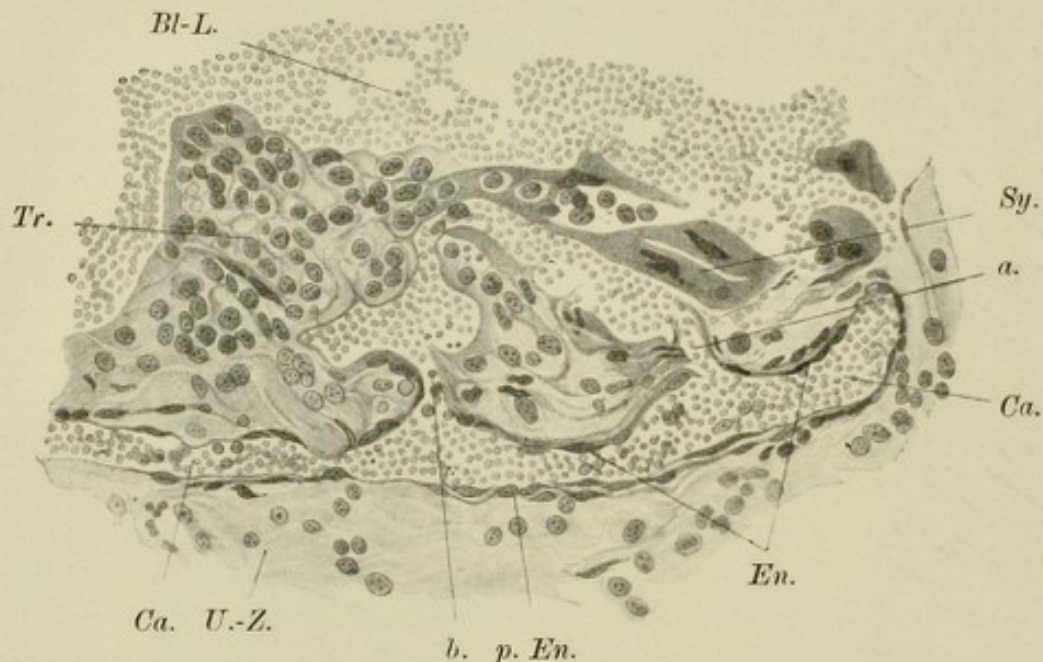


Fig. 167.

Bildung des intervillösen Raumes bei dem Petersschen Ei.

(Nach Peters, 1899.)

„Das Capillarrohr besitzt auch noch an der dem Trophoblast zugekehrten Wand eine Endothelwand, die von dem in die Lacunen eingebrochenen Blute an zwei Stellen (a u. b) durchbrochen erscheint. *Tr.* = Trophoblast, *U.-Z.* = Umlagerungszone, *Ca.* = Capillare, *p. En.* = peripheres Endothel, *En.* = trophoblastwärts gelegenes Endothel, *Bl.-L.* = Blutlacune, *Sy.* = Syncytium.“

schauung, daß die Syncytiumbildung der Ausdruck intensiven Vordringens gegen das mütterliche Gewebe sei, deckt sich mit der Darstellung von Hubrecht und Bonnet; Peters dagegen nimmt an, daß das Syncytium aus dem zelligen Trophoblasten (den Cytotrophoblasten) erst unter dem Einfluß des mütterlichen Blutes, also nach Eröffnung der Gefäße, entstehe, und zwar durch eine Art Degenerationsvorgang. Nun ist allerdings nicht zu leugnen, daß bei dem Petersschen Präparat das Syncytium zumeist — ja vielleicht ausnahmslos — mit mütterlichem Blut in Berührung steht, und daß sich im Syncytium an vielen Stellen Vacuolen und geblähte, stark

veränderte Kerne finden¹⁾. In späten Stadien (siehe die Darstellung der reifenden Placenta) geht das Syncytium tatsächlich einer langsamen Auflösung entgegen, und schon am Beginn der Entwicklung mögen Teile desselben vielfach zugrunde gehen, sobald ihre Leistungsfähigkeit erschöpft ist. Andererseits ist gerade hier wieder der Vergleich mit dem Tier naheliegend, wonach das vom Trophoblasten gebildete Syncytium eine progressive, nicht eine regressive Gewebsform darstellt.

Jedenfalls fällt dem Syncytium eine von Peters besonders hervor gehobene, sehr wichtige Aufgabe zu: es verhindert ebenso wie normales Gefäßendothel die Gerinnung des mit ihm in Berührung befindlichen mütterlichen Blutes und ermöglicht dadurch überhaupt eine Zirkulation im intervillösen Raum. Wir fanden dieselbe Eigenschaft des Syncytiums bereits bei so ziemlich allen discoidalen Placenten, auch da, wo nicht ein großer intervillöser Raum, sondern ein enges, mit mütterlichem Blut erfülltes Kanalsystem vorhanden ist.

Übrigens scheint die gerinnungshemmende Eigenschaft nicht dem Syncytium allein, sondern (vielleicht in geringerem Grade) auch dem zelligen Trophoblast zuzukommen. Wenigstens sehen wir an Eiern am Anfang der Gravidität auch Trophoblastmassen ohne oder mit unvollständiger Syncytiumbekleidung an der Begrenzung des intervillösen Raumes teilnehmen. So im Bereich der Zellsäulen, der Zellinseln und des basalen Ectoderms (siehe später; vgl. auch das Schema Tafel III, Fig. 30 und Textfigur 169).

In die Trophoblaststränge beginnt nun vom Innern des Eies her das Mesoderm einzuwachsen. Der Beginn dieses Einwachsens ist beim Petersschen Embryo (Fig. 166 und Schema Tafel III, Fig. 30) zu erkennen. Die Primärzotten erhalten so einen bindegewebigen Kern und werden dadurch in die *Secundärzotten*²⁾ oder eigentlichen

¹⁾ Das Syncytium im Petersschen Ei weicht übrigens in manchen Punkten von dem Syncytium etwas älterer Stadien ab. Es enthält vielfach außerordentlich große, vielleicht zugrunde gehende Kerne und erscheint an manchen Punkten wie eine Vorstufe des sogenannten Placentarfibrins. Bei etwas älteren Eiern sind solche Degenerationen am Syncytium nicht nachweisbar. Endgültige Klärung ist wohl auch hier erst von der Untersuchung weiterer Präparate zu erwarten.

²⁾ Marchand (1903) faßt diesen Begriff anders. Er nennt die ausgebildeten Zotten mit ihrem mesodermalen Kern *Primärzotten* bis zum Momente des Eindringens der fötalen Blutgefäße. Hirschmann und Lindenthal (1902) und ähnlich auch Pfannenstiel (1903) sprechen von *Secundärzotten* im Momente der Ausbildung des typischen zweischichtigen Zottenepithels, während Zotten mit reicherem Trophoblastbelag noch als *Primärzotten* bezeichnet werden.

Chorionzotten (Villi choriales) umgewandelt. (Vgl. auch Fig. 168 und 169.) Mit diesem Einwachsen des Mesoderms ist eine Vergrößerung und Verlängerung der Zotten verbunden, und die anfäng-

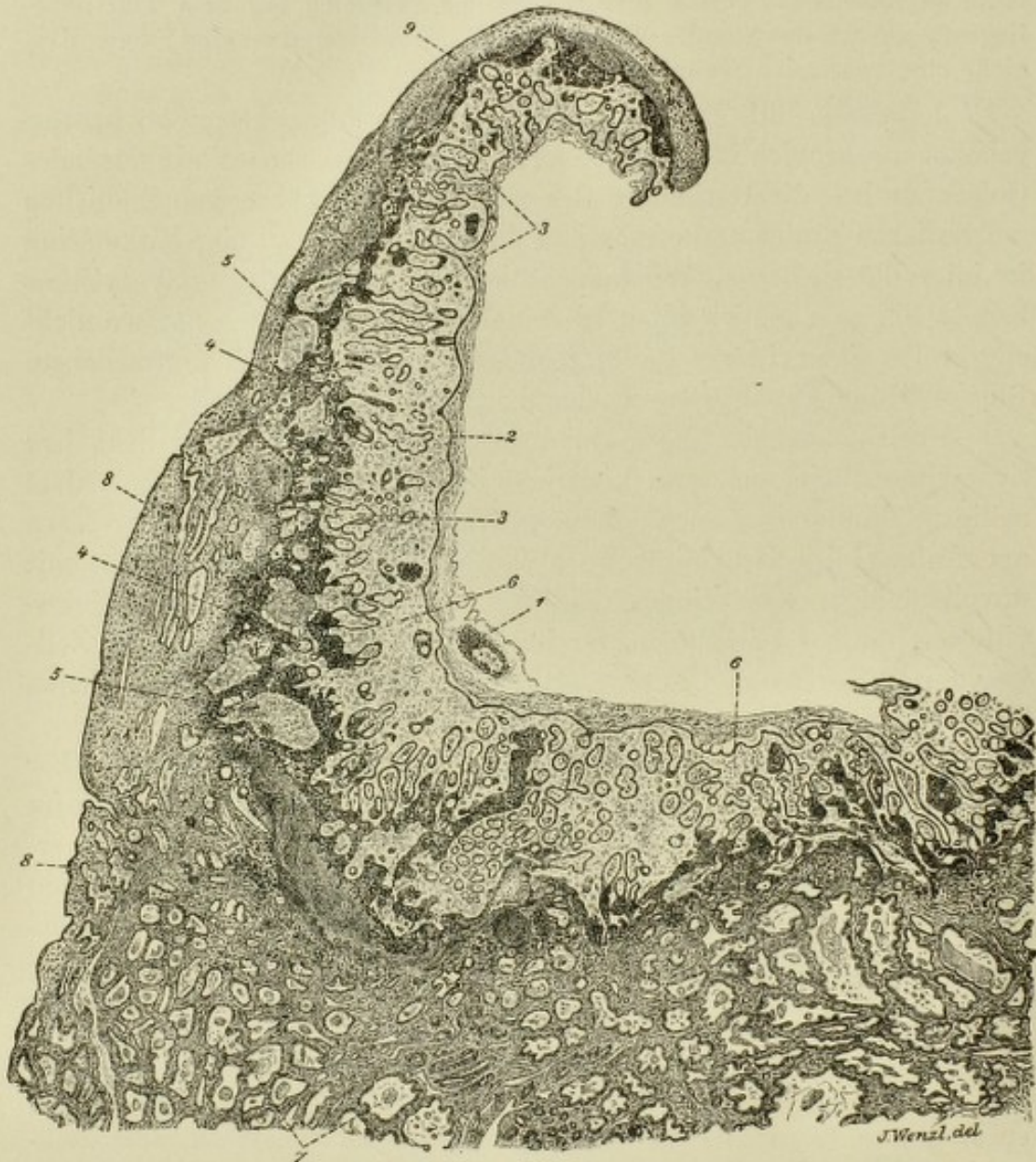


Fig. 168.

Das Ei der Fig. 160 bei Lupenvergrößerung. Nach einem Präparat von Hitschmann und Lindenthal, aus Schauta, Lehrbuch der gesamten Gynäkologie. 1 = Embryo, angeschnitten, 2 = Chorionplatte, 3 = Zotten, 4 = Trophoblast, 5 = vom Trophoblast arroderte mütterliche Capillaren, 6 = intervillöser Raum, 7 = Uterindrüsen in der Decidua basalis, 8 = Decidua capsularis, 9 = Kuppe der Capsularis; hier sind die Zotten bereits ohne Zusammenhang mit dem mütterlichen Gewebe.



Fig. 169. Das Ei der Fig. 160 und 168 bei starker Vergrößerung, zur Darstellung der Bildung des intervillösen Kreislaufes. Partie aus der Capsularis, nahe der Basalis. Aus Schauta, Lehrbuch.

1 = Chorionplatte, 2 = das Epithel der- selben, 3 = Zotten; dazwischen Blut des intervillösen Raumes. Das Epithel der Zotten bereits auf zwei Reihen reduziert. 4 = Trophoblast an der Peripherie der Zotten, 5 = mütterliche Capillaren, gegen das Ei zu von Trophoblast substituiert, 6 = Umwandlung des Bindegewebes in Deciduaellen, 7 = Uterusepithel, bereits etwas niedriger geworden.



Fig. 170.

Placentaranlage aus dem zweiten Monat. Uterus per operationem gewonnen. Embryo von 28 mm Scheitelsteißlänge. Fall der Fig. 161, 175 und 178. Vergr. 15. *Ch.-P.* = Chorionplatte, *Dr.* = Drüsen, *b. E.* = basales Ectoderm, *Hz.* = Haftzotte, *M.* = Muscularis uteri, *m. A.* = mütterliche Arterie in einem Placentarseptum (decidualer Pfeiler), *N. F.* = Nitabuchscher Fibrinstreifen, *R. F.* = Rohrscher Fibrinstreifen, *Z.-I.* = Zellinsel.

lich in vielfachen Lagen aufgeschichteten Trophoblastzellen werden mit Ausnahme der periphersten Anteile über das Mesoderm in gleichmäßiger, einfacher Lage ausgebreitet. Über dieser Zellschicht liegt dann, wieder zumeist mit einfacher Kernreihe, das Syncytium (Fig. 171).

Die bindegewebige Zottenachse geht vom (parietalen) Mesoderm des Chorions aus. Zwischen den Zottenursprüngen ist dieses Mesoderm vom intervillösen Raum durch dasselbe Epithel geschieden, das die

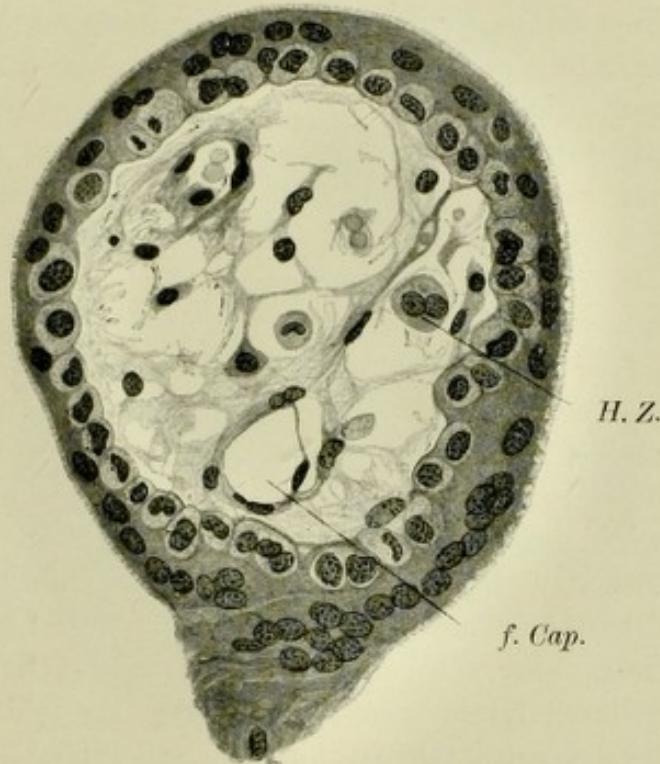


Fig. 171.

Detail aus Fig. 170. Chorionzotte aus dem zweiten Monat, mit Bürstenbesatz des Syncytiums. Vergr. 400.

f. Cap. = foetale Capillare, *H.-Z.* = Hofbauersche Zelle.

Zotten tragen. Mesoderm und Epithel bilden die Chorionmembran oder Chorionplatte, von der die Zotten entspringen (Fig. 170 u. 173).

Dieser doppelte, aus dem Chorionectoderm hervorgegangene Zellbelag, das Chorionepithel oder Zottenepithel, ist für die Chorionzotten der ersten Schwangerschaftsmonate charakteristisch. Die tiefere Schicht, mit deutlichen Zellgrenzen, wird als die Zellschicht oder nach ihrem Entdecker als Langhanssche Schicht bezeichnet, die oberflächliche zumeist einfach als Syncytium, aber auch als Syncytialschicht oder Deckschicht. Beide zusammen stellen

den Diplotrophoblasten der Hubrechtschen Nomenklatur dar, aus Cyto- und Plasmoditrophoblast bestehend (Fig. 171).

Das Syncytium der Zotten zeigt bei Eiern des ersten Monates oder der ersten zwei Monate noch eine Reihe beachtenswerter Eigentümlichkeiten (vgl. Friolet). Dahin gehört die bereits erwähnte Vacuolenbildung, die ebenso ein Ausdruck der Degeneration wie der Resorption von Stoffen sein kann. Ferner finden wir an der dem intervillösen Raum zugewendeten Seite des Syncytiums bei gut konservierten Präparaten einen feinen Saum, der sich bei stärkeren Vergrößerungen in eine Art Bürstenbesatz auflöst, wie er funktionierenden Drüsenzellen zukommt (Fig. 171). Die Härchen desselben sind starr, also keine Flimmerhärchen (Van Cauwenberghe). Auch hier ist er wohl der Ausdruck einer aktiven, wahrscheinlich resorbierenden Funktion des Syncytiums. Blutkörperchen und körperliche Elemente überhaupt werden vom Syncytium nicht aufgenommen; dagegen finden sich in demselben namentlich in jungen Stadien als Zeichen der Resorption Fettröpfchen, basophile Körnchen und Mitochondrien (Marchand, Van Cauwenberghe). Nach dem letzteren Autor soll zwischen Syncytium und Zellschicht eine tiefe Syncytialmembran und unterhalb der Zellschicht eine Basalmembran oder Glashaut vorkommen. Schließlich zeigt die Oberfläche des Syncytiums oft unregelmäßige vielkernige Höcker und Sprossen (Proliferationsknoten), die bei entsprechender Schnittführung als freie Syncytiummassen im intervillösen Raum erscheinen, aber gelegentlich auch zweifellos sich ablösen und in den intervillösen Raum und selbst weiter ins mütterliche Gefäßsystem gelangen können (Deportation syncytialer Elemente nach Veit). Sie sind wohl der Ausdruck der amöboiden Beweglichkeit, die aller Wahrscheinlichkeit nach dem Syncytium zukommt¹⁾ (Fig. 174).

¹⁾ Diese abgelösten fötalen Syncytiummassen können im mütterlichen Gefäßsystem oft weit verschleppt werden, gehen aber wohl in der Regel bald zugrunde. Kollmann zieht sie zur Erklärung eines sehr merkwürdigen, noch wenig gekannten Phänomens, das den Namen Telegonie (Fernzeugung) führt, heran. Tierzüchter behaupten, daß eine Schwangerschaft auf die Eigenschaften der später geborenen Nachkommen nicht ohne Einfluß bleibe. Wird ein rassereines Weibchen z. B. vom Pferd von einem nicht rassereinen Männchen oder von einem Zebra gedeckt und trägt es einmal einen Mischling aus, so liefern auch spätere Würfe, von rassereinen Männchen stammend, angeblich wenigstens gelegentlich wieder Mischlinge. Ebenso kann eine weiße Frau, deren erstes Kind von einem Neger stammt, später angeblich auch mit weißen Männern Kinder zeugen, die einzelne Negermerkmale tragen. Es ist die Rassenreinheit der Mutter durch die vorausgehende

Mitotische Kernteilungen kommen im Syncytium nicht vor; direkte Teilungen werden von Van Cauwenberghe beschrieben, sind aber selten. Das Syncytium vermehrt sich beim Wachsen der Zotten wohl durch Aufnahme von Zellmaterial aus der tieferliegenden Zellschicht. Tatsächlich schwindet diese in der zweiten Hälfte der Gravidität mehr und mehr. Während ihres Bestehens sind Mitosen in ihr, wenn auch meist spärlich, nachweisbar. In den noch nicht zu einer Schicht aus-

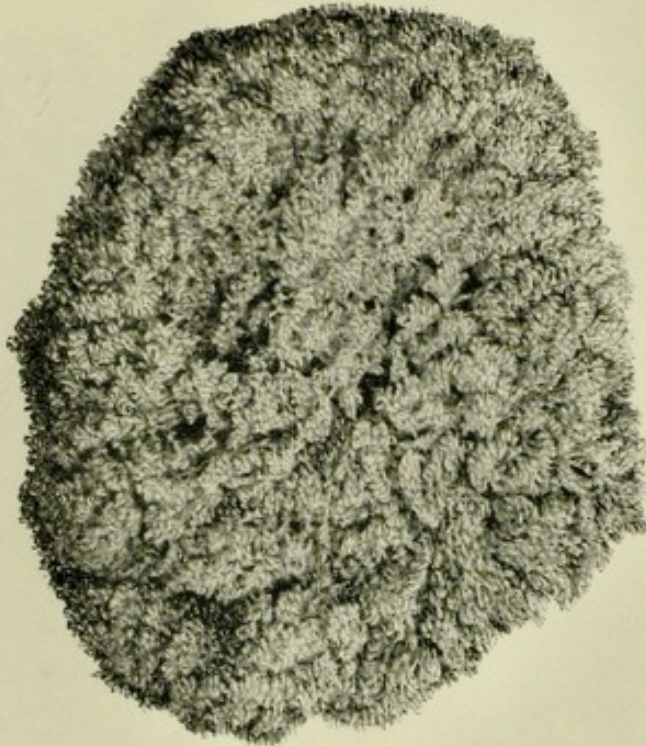


Fig. 172.

Abortivei vom Anfang des zweiten Monates, im ganzen abgegangen.
Vergr. $1\frac{1}{2}$.

gebreiteten Trophoblastmassen ganz junger Stadien sind sie viel reichlicher.

In das Mesoderm der Zotten, das Zottenstroma, dringen sehr bald vom Haftstiel aus Gefäße, die vom Gefäßnetz der Allantois abzuleiten sind, ein (pag. 85 u. 92). Auch Lymphgefäße kommen im Zottenstroma vor. Bildung roter Blutkörperchen ist bis jetzt in der

Schwangerschaft verdorben worden. Kollmann nimmt nun an, daß dies durch solche abgelöste fötale Teile, die mütterliche und väterliche Vererbungssubstanz enthalten müssen, geschehen könne. Doch wird die ganze Erscheinung von neueren Untersuchern (Heape, Ewart) geleugnet.

Placenta nicht sicher nachgewiesen. Regelmäßig finden sich im Zottenstroma bei Eiern der ersten Schwangerschaftsmonate große, protoplasmareiche Zellen (Fig. 171), auf die in letzter Zeit wieder Hofbauer aufmerksam gemacht hat, deren Bedeutung aber noch unklar ist.

An der peripheren oder mütterlichen Wand des intervillösen Raumes bleiben zunächst Trophoblastmassen, die nicht durch eingewuchertes Mesoderm zu einem Zottenepithel ausgebreitet sind, haften.



Fig. 173.

Schnitt durch das Chorion eines einmonatlichen Abortiveies (Embryo von 9 mm größter Länge). Vergr. 40.

Chp. = Chorionplatte, *Zi.*, *Zi. 1* = Zellinseln.

Sie stellen an manchen Punkten des intervillösen Raumes einen mehrschichtigen Epithelbelag desselben dar und sind von Langhans als basales Ectoderm bezeichnet worden (Fig. 169 und 170). Aus solchen Zellmassen bestehen auch die an der Wand befestigten Enden der Zottenbäume. Die festgehefteten Zottenendstücke werden als Haftzotten oder Haftwurzeln (Fig. 169, 170, 182 und 183) von den anderen, frei im intervillösen Raum flottierenden Zottenenden, den freien Zotten, unterschieden. Die wandständigen Trophoblastmassen

selbst werden — unter dem Einfluß des seitlich andrängenden Blutes des intervillösen Raumes, vielleicht auch infolge eines durch die Haftzotten ausgeübten Zuges — zu säulenartigen Verbindungen der Haftzotten mit der Uteruswand, den Zellsäulen (Fig. 169 u. 170), die wir bis in den zweiten und dritten Monat finden. Die Zotten haften übrigens noch im zweiten Monat ziemlich locker an der Wand der Eikapsel. Bis zu diesem Alter können die Eier relativ leicht aus der

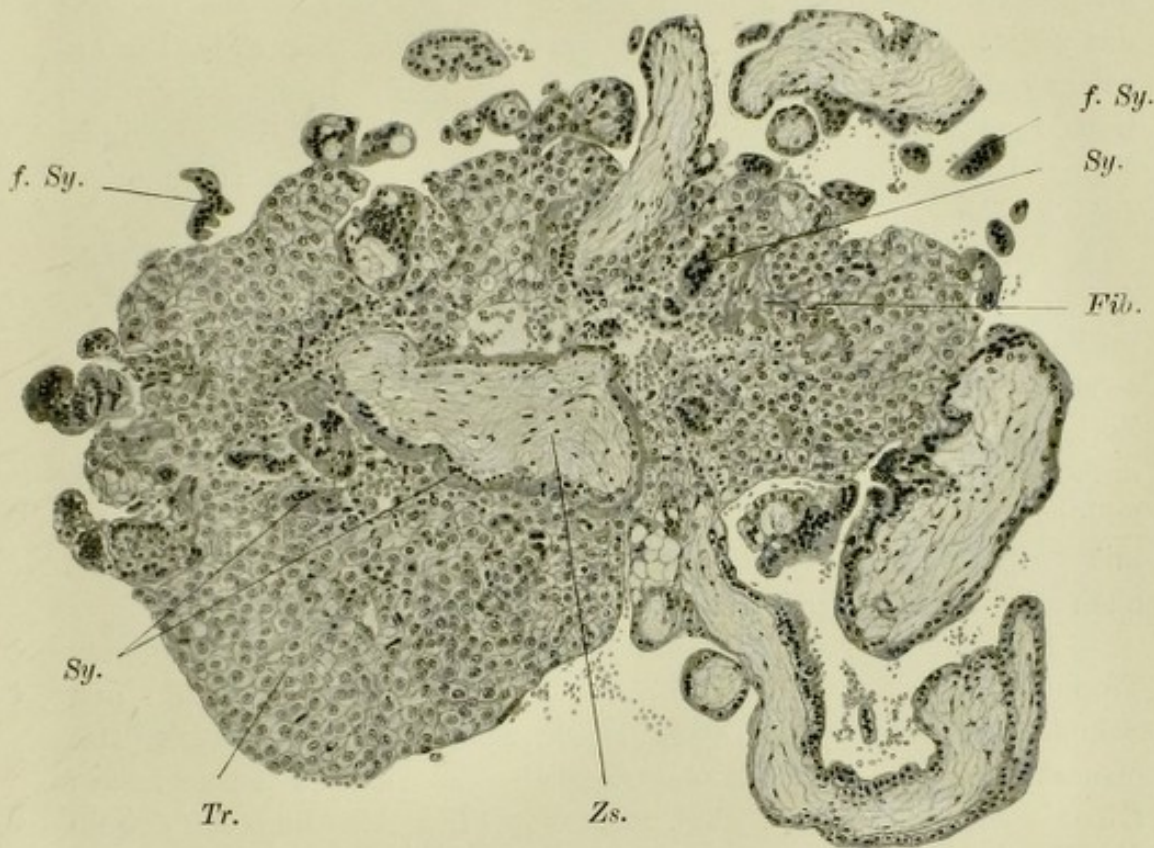


Fig. 174.

Detail zu Fig. 173. Die mit *Zi.1* bezeichnete Zellinsel. Vergr. 100.

Fib. = Fibrinoid, *Sy.* = Syncytium, *f. Sy.* = „freie“ Syncytiumsprossen, *Tr.* = Trophoblastmassen (deciduaähnlich), *Zs.* = bindegewebiges Zottenstroma.

Eikammer herausgehoben werden oder gehen bei Abortus im ganzen, oft ohne Eröffnung des Chorionsackes, ab (Fig. 172). Die innigere Befestigung der Haftzotten setzt eben eine größere Reduktion des Trophoblastes voraus. In der reifenden Placenta geht diese Reduktion noch viel weiter, bis zum gänzlichen Untergang der fötalen Elemente an der Zottenspitze (siehe später).

Auch mitten im intervillösen Raum finden sich bei jungen Eiern immer Trophoblastmassen, die nicht in Zottenüberzug verwandelt

wurden, aber mit Zottenenden in Zusammenhang stehen. Es sind die Zellinseln oder Zellknoten (Fig. 170, 173, 174 u. 178), auch als großzellige Inseln bezeichnet. Die Zellen, die sie zusammensetzen, sind meist durch ihre Größe und ihr gequollenes Aussehen auffallend. Letzteres ist wohl der Grund, weshalb sie von vielen Autoren für abgelöste Deciduastücke gehalten und als deciduale Inseln bezeichnet werden; doch ist das Vorkommen wirklicher Deciduainseln sehr zweifelhaft. Gewöhnlich finden sich in den Inseln auch die Derivate des zelligen Trophoblastes, Syncytium und Fibrin (Fig. 174). Die Angaben von v. Franqué und Vassmer, wonach in den Inseln gelegentlich Gefäße nachweisbar sein sollen — ein Befund, der ihre deciduale Natur sicherstellen würde, — wird von Giese (1905) auf Trugbilder zurückgeführt.

Die Zotten zeigen wohl schon von allem Anfang an dadurch, daß das Mesoderm nach verschiedenen Richtungen in die unregelmäßigen Trophoblastbalken einwächst, eine gewisse baumartige Verzweigung. Diese wird im Laufe der Schwangerschaft immer reichlicher. Zotten-Anastomosen kommen aber nicht vor, die Zottenzweige enden immer für sich. Auch die Zahl der Haftzotten nimmt jedenfalls allmählich zu, teils wohl durch Verwachsung ursprünglich freier Zotten mit der peripheren Wand des intervillösen Raumes, teils vielleicht auch durch Teilung von Haftzotten.

Entsprechend der ursprünglichen, das ganze Ei umfassenden Trophoblastwucherung erfolgt auch die Ausbildung der Primär- und Sekundärzotten auf der ganzen Oberfläche des Chorions¹⁾. Das menschliche Ei besitzt also anfänglich ein ringsum ausgebildetes Chorion frondosum. (Vgl. auch Fig. 178.) Allerdings ist sowohl die Trophoblastwucherung als auch dementsprechend die Zottenentwicklung an der der Decidua basalis zugewendeten Seite des Eies mit Rücksicht auf die beste Ernährung dieser Stelle von Anfang an am reichlichsten, z. B. beim Petersschen Ei (Fig. 166 und Schema Tafel III,

¹⁾ An einigen jungen Eiern (Präparate von Reichert, Mall und Keibel; vergl. Pfannenstiel) war die Ausbildung der Zotten keine gleichmäßige; so bildeten im Reichertschen Falle, der in den meisten Lehrbüchern der Entwicklungsgeschichte abgebildet wird, die Zotten nur einen äquatorialen Gürtel auf dem Chorion. Es ist aber doch fraglich, ob solche Objekte als normal anzusehen sind. Besonders mag dies für das Reichertsche Ei gelten, das nach seiner Größe keinesfalls gar so jung ist (vgl. pag. 78). Auch ist gerade ein äquatorialer Zottengürtel mit dem Implantationsmechanismus kaum zu vereinigen.

Fig. 30 und Tafel VI, Fig. 47). Aus demselben Grunde entwickelt sich an der basalen Seite auch die Embryonalanlage (v. Franqué und Peters). Von dieser aber, resp. von der Anheftungsstelle des Bauchstieles an das Chorion, gehen die embryonalen Gefäße aus, so daß wieder die Basalzotten, die dem Embryo näher sind, früher Gefäße erhalten und im Vorteil sind. Nur sie sind weiterhin imstande, aus der reich vascularisierten Eiunterlage Nährstoffe zu beziehen. Im weiteren

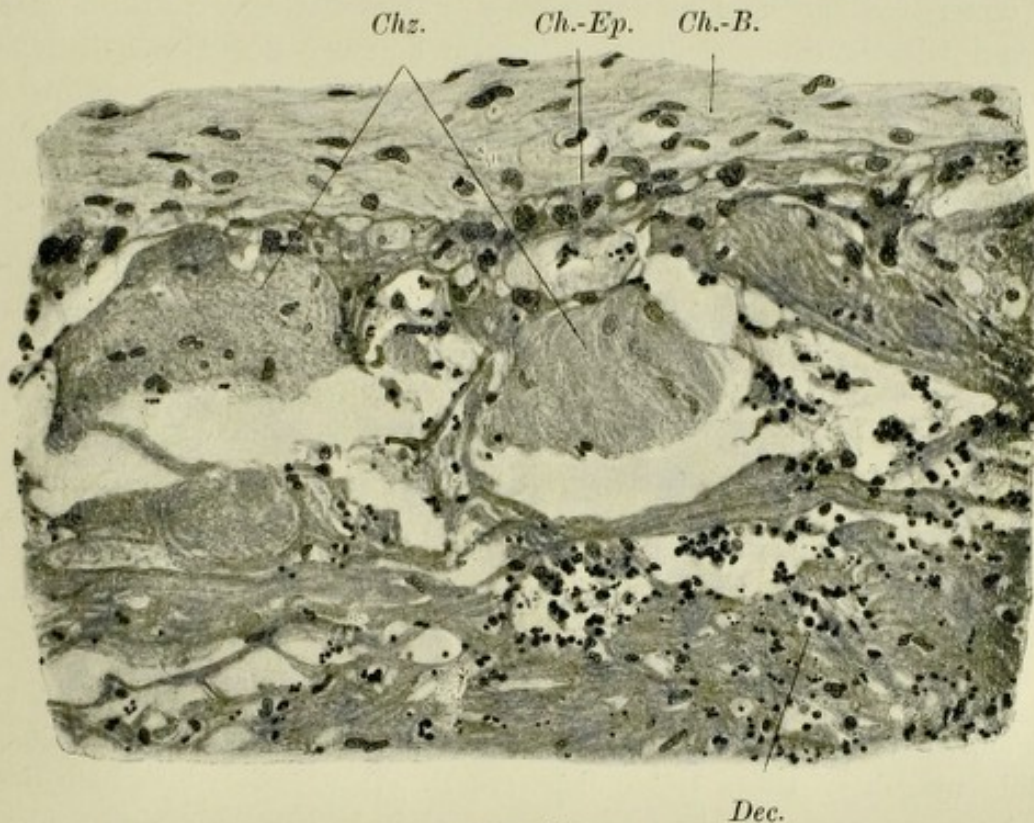


Fig. 175.

Detail zu Fig. 164. Die degenerierten (bei der Herstellung des Präparates etwas geschrumpften) Zotten des Chorion laeve im 4. Monat. Vergr. 300.

Chz. = Chorionzotten, *Ch.-Ep.* = Chorionepithel, *Ch.-B.* = Chorionbindegewebe, *Dec.* = Decidua capsularis und parietalis compacta, mit Leukocyten.

Verlaufe der Schwangerschaft bleiben daher nur die basalen Zotten erhalten und entwickeln sich weiter, die des übrigen Chorions, also der größere Teil, atrophieren etwa vom dritten Monat an und sind dann makroskopisch nicht mehr nachweisbar. (Tafel VI, Fig. 44.) Dieser Teil des Chorions wird dann als Chorion laeve dem erhalten gebliebenen Chorion frondosum gegenübergestellt. Das letztere wird zur Placenta foetalis.

Gewöhnlich zeigen (vgl. Pfannenstiel) schon Eier der vierten Woche am oberen Capsularispol deutlich eine kahle Stelle, ja schon

am Ende der zweiten Woche nach der Implantation beginnt dort die Rückbildung. Die Zotten atrophieren, der intervillöse Raum verödet. Beides steht zweifellos im Zusammenhang mit der Degeneration der Capsularis (siehe den nächsten Abschnitt). Das Epithel der Zotten selbst geht zugrunde, die Zottengefäße verschwinden, das Stroma degeneriert hyalin (Fig. 164 und 175). Dagegen bleibt das Epithel der Chorionplatte zwischen den Zottenursprüngen erhalten und ist auch noch an den reifen Eihäuten in den meisten Fällen nachweisbar (Fig. 165). Vasa nutrientia, die vom Fötus stammen, kommen dem Chorion, nach Hyrtl, wenigstens in seinen Randteilen, bis zum fünften oder sechsten Monat zu. Auch später sind sie gelegentlich (Fig. 202) nachweisbar. Im allgemeinen wird das Chorion laeve durch Diffusion von der Vera aus, der es nach dem Schwinden der Reflexa anliegt, ernährt.

Erfolgt die Atrophie der Zotten des Chorion laeve nicht gleichmäßig, sondern bleiben Zotteninseln bestehen, so entstehen Nebenplacenten (*Placentae succenturiatae*), die von sehr wechselnder Zahl und Größe sein können. Sehr selten wird die ganze Placenta in eine Summe kleiner Placenten aufgelöst. Manchmal ist der Übergang in das Chorion laeve ein allmählicher, dann besitzt die reife Placenta keinen scharfen Rand, sondern verschmälert sich successive.

6. Decidua basalis und Umlagerungszone; Decidua marginalis und capsularis.

Das Ei ist nach dem Eindringen in die Schleimhaut wahrscheinlich von einer mit Flüssigkeit und geronnenem Blut erfüllten Höhle umgeben. Diese Höhle liegt (vergl. Pfannenstiel) innerhalb der Decidua compacta, mehr oder weniger tief, je nach der auflösenden Kraft des Trophoblastes, ein Umstand, der vielleicht auf die Entwicklung mancher atypischer Placentaformen (siehe später Abschnitt 7) nicht ohne Einfluß bleibt. Gegen das Uteruscavum ist die Höhle durch das bereits erwähnte Schlußcoagulum, den Gewebspilz Peters', abgeschlossen; rasch aber nähern sich die Ränder der Einbruchspforte des Eies und verwachsen miteinander. Nur das Schlußcoagulum markiert noch eine Zeitlang die Implantationsstelle (Leopold). Die Decidua basalis unterhalb des Eies, die Decidua capsularis oberhalb desselben sind nunmehr gegeben.

Die Wand des so geschlossenen Raumes besteht im wesentlichen aus Deciduagewebe, dessen innerste Schichten unter dem histolytischen Einflusse des Eies in Degeneration begriffen sind. In diese degenerierende Schicht dringt, unter teilweiser syncytialer Umwandlung, der

inzwischen gebildete Trophoblast vor, in unregelmäßigen Zügen sich in das mütterliche Gewebe eindringend und vielfach mit demselben sich innig durchdringend, Drüsen und Gefäße arrodierend. So entsteht in der Umgebung des Eies ein fast unauflösliches Gewirr von mütterlichen und fötalen Elementen, in dessen Bereich der Trophoblast unter dem Einflusse des andrängenden mütterlichen Blutes Schritt für Schritt seine Primärzotten ausbildet. Diese Zone hat Peters sehr treffend unter Übernahme eines von Strahl für die Carnivorenplacenten eingeführten Namens als Umlagerungszone bezeichnet.

Pfannenstiel leitet die Gewebselemente der Umlagerungszone durchwegs von der Mucosa uteri her. Er bezeichnet die Zone zusammen mit der Trophoblastschicht des Eies, im Anschluß an die ältere Auffassung der Placentation des Igels durch Hubrecht (vgl. pag. 177), als Trophosphäre, als den Bereich, in welchem die Ernährung des Eies sich vollzieht.

Die degenerativen Vorgänge in der Umgebung des Eies äußern sich hauptsächlich in Form der „Coagulationsnekrose“, welche zur Bildung von homogenen, mit sauren Farbstoffen stark färbbaren Massen führt. Diese Massen stehen dem Faserstoff des Blutes, dem Fibrin, oder dem unter pathologischen Verhältnissen auftretenden Hyalin nahe und werden in der Placentationslehre allgemein Fibrin genannt, geben aber nicht die charakteristischen histologischen Fibrinreaktionen; mit Rücksicht hierauf sind sie wohl besser als Fibrinoid oder fibrinoide Substanz zu bezeichnen. Schon in den jüngsten menschlichen Eiern finden wir Fibrinoidmassen, die, entsprechend der Umlagerungszone, eine Tendenz zu streifenförmiger, der Oberfläche des Eies parallel laufender Entwicklung zeigen. Nur an dem Peterschen Ei ist das Fibrinoid nicht sicher nachweisbar, am ehesten als Endprodukt der Umwandlung des Trophoblastes, deren Zwischenstufe das Syncytium darstellt; nach diesem Präparat scheint also das zuerst auftretende Fibrinoid aus dem Syncytium hervorzugehen¹⁾. Auch später noch ist der Trophoblast wohl die Hauptquelle der in der wachsenden und reifen Placenta vorkommenden Fibrinoidmengen (vgl. Abschnitt 7); doch ist eine Beteiligung der Decidua an diesen Degenerationsvorgängen als sichergestellt zu betrachten. Dazu kommt vielleicht noch echter Fibrinniederschlag aus dem mütterlichen Blut an Stellen, wo keine

¹⁾ Auch Marchand (1903) läßt die Anfänge des „Fibrins“ aus dem Syncytium entstehen. Für die (wenigstens teilweise) Abstammung des Fibrins vom Trophoblasten tritt ferner eine Reihe von Autoren ein (Hitschmann und Lindenthal, Guicciardi, Schickele, Giese).

gerinnungshemmende Gefäßwand besteht. Besonders solche Fibrinmengen enthalten häufig eingeschlossene rote Blutkörperchen.

Von diesen Fibrinoidablagerungen ist namentlich eine stets sehr charakteristisch lokalisiert. Sie bildet eine fast kontinuierliche, hauptsächlich von den mütterlichen Gefäßen durchbrochene Zone innerhalb der Deciduaschicht, die unter dem intervillösen Raum erhalten geblieben ist, und wird als Nitabuchscher Fibrinstreifen (Fibrinoidstreifen) bezeichnet. Basalwärts grenzt derselbe an typisches Decidua-gewebe, gegen den intervillösen Raum ist er von degenerierender Decidua, von basalem Ectoderm, von Zellsäulen mit Haftzotten bedeckt oder selbst vollständig freigelegt (Fig. 170).

Neben dem Nitabuchschen Streifen kommt weniger regelmäßig noch ein zweiter, unmittelbar an den intervillösen Raum angrenzender Fibrinstreifen, der Rohrsche Streifen (Fig. 170), vor. (Über den Langhansschen oder subchorialen Fibrinstreifen siehe Abschnitt 7.)

Langhans und seine Schule hält den Nitabuchschen Streifen für die Grenze zwischen fötalem und mütterlichem Gewebe und leitet daher das gesamte, einwärts gelegene Gewebe vom fötalen Ectoderm ab. Die Bezeichnung basales Ectoderm (siehe vorne pag. 224) wurde ursprünglich für diese ganze Schicht verwendet, doch ist hier wahrscheinlich auch noch ein Rest von degenerierender Decidua vorhanden.

Schließlich ist noch des Vorkommens von Leukocyten, die überall bei lebhaften Wucherungen und bei Degenerationsvorgängen erscheinen, zu gedenken. Sie finden sich in der gesamten Decidua basalis und dürften sich, nach Frassi, am stärksten in der Nähe des Eies ansammeln, aber die Grenze des wie ein Parasit in die Schleimhaut eindringenden Eies nicht überschreiten können. Damit bilden sie ein Hilfsmittel zur Bestimmung dieser Grenze. Wenn sie zerfallen, dienen sie wohl als Embryotrophe.

Eine ausgesprochene Umlagerungszone kommt aber nur den jüngsten Eiern zu, bis zur Vollendung des Einwachsens des Mesoderms in den Trophoblasten, also bis zur Ausbildung der Secundärzotten. Mit der Verteilung des Trophoblastes auf diese schwindet auch die geschlossene Umlagerungszone, und nur die Stellen, an welchen Trophoblastreste vorhanden sind, also namentlich im Bereich der Haftzotten, zeigen noch weiterhin, wenigstens eine Zeitlang, ihre Charaktere.

Mit dieser zeitlich begrenzten Dauer der Umlagerungszone hängt einerseits die Frage der Ernährung des Eies, andererseits die des Wachstums der Eikammer auf das innigste zusammen. Denn mit dem

Schwinden der Umlagerungszone tritt die zerstörende, phagocytäre Tätigkeit des Trophoblastes in den Hintergrund.

Bis dahin erfolgte die Ernährung des Eies hauptsächlich durch aufgelöstes und zerfallendes mütterliches Gewebe, also durch Embryotrophe. Mit der Ausbildung der Zotten, des intervillösen Raumes und des Zottenkreislaufs tritt die Resorption der Nährstoffe aus dem mütterlichen Blut, die weiterhin die fötale Ernährung beherrscht, in den Vordergrund. Es wird die erste Phase der Ernährung des Eies (pag. 93) durch die zweite abgelöst.

Die zweite Frage, die des Wachstums der Eikammer, ist heute noch nicht vollständig entschieden. Die Decidua capsularis, welche anfangs fast flach über das Ei hinwegzieht, wird später vorgewölbt, und schon Eier von drei Wochen ragen fast bis zum Äquator aus der Schleimhaut heraus, wobei der Durchmesser der Fruchtkapsel sich vervielfacht hat. In den ersten Stadien, solange der Trophoblast noch lebhaft tätig ist, erfolgt diese Vergrößerung zweifellos durch seitliches Vordringen des Trophoblastes in die umgebende Decidua marginalis, also durch Aufspaltung derselben in Decidua basalis und capsularis. Damit wird der als marginal zu bezeichnende Teil der Decidua immer weiter hinausgeschoben, es werden immer neue Teile der Decidua parietalis zur Randdecidua. Ein schlagender Beweis hiefür ist jüngst von Frassi geliefert worden; dieser konnte nachweisen, daß sich am Rande der von ihm beschriebenen jungen Eikapsel Drüsen finden, die seitlich an einer begrenzten Stelle eröffnet wurden, und in welche vom intervillösen Raum aus Blut eingedrungen war (vergl. hiezu Schema Tafel VI, Fig. 47). Bei weiterem Fortschreiten des Prozesses wäre die oberflächliche Hälfte der Drüsen in die Decidua capsularis, die tiefe in die Decidua basalis einverleibt worden.

Dieser Befund ist der erste exakte Nachweis einer früher oft behaupteten, aber nie streng bewiesenen und stets ganz anders gedeuteten Erscheinung, des Zusammenhanges von Drüsenlumina mit dem intervillösen Raume oder, wie man früher sagte, der Ausmündung von Drüsen in denselben. Man legte früher auf solche Angaben großes Gewicht, in der Meinung, darin den Beweis für die Entstehung des intervillösen Raumes aus einem abgeschnürten Teil des Uteruscavums (siehe vorne pag. 203 u. 216), also für eine oberflächliche Anlagerung, nicht Einsenkung des Eies, finden zu können. Übrigens sind solche Drüseneröffnungen wohl stets nur sehr vorübergehend nachweisbar, da die nächstgelegenen Drüsenepithelien jedenfalls sehr bald danach zugrunde gehen und die eröffneten Drüsenenden durch Detritus oder den erhalten gebliebenen Teil der Epithelien wieder verschlossen werden.

Mit dem Schwinden größerer Trophoblastmassen, also etwa am Ende des ersten Schwangerschaftsmonates, hört aber die Möglichkeit

der weiteren Aufspaltung der Decidua parietalis auf, das Wachstum der Decidua basalis und capsularis kann fortan nur mehr ein interstitielles sein. Nun hat aber die Eikapsel im Verhältnis zur Größe des gesamten Uterus noch nicht die Ausdehnung und breite Anheftung an die Wand erfahren, die sie später zeigt (Schema Tafel VI, Fig. 44, u. Textfig. 160 u. 180). Es ist heute noch nicht mit Sicherheit bekannt, in welcher Weise die Vergrößerung der Anheftungsfläche vor sich geht.

Hitschmann und Lindenthal, denen das Verdienst einer scharfen Formulierung dieses Problems gebührt, nehmen an, daß die Vergrößerung der Decidua basalis und damit der Placenta durch Heranziehung der Randpartien der Decidua capsularis und der ihnen entsprechenden Chorionzotten, also durch eine Art Aufrollung und Ausbreitung der Decidua capsularis, erfolge. Der exakte Nachweis dieses Vorganges steht noch aus. Andere Autoren (Pfannenstiel) nehmen wenigstens für spätere Stadien gerade im Gegenteil ein Hinaufziehen von basalen Zotten auf die Capsularis und ihr Zugrundegehen an.

Die Lösung dieser Frage dürfte auf Grund nachfolgender Erwägung zu finden sein: Mit dem Einwachsen des Mesoderms in die Trophoblastschale, also mit dem ersten Auftreten der Sekundärzotten, ist, wie auch Hitschmann und Lindenthal hervorheben, die Zahl der Zottenstämme bereits gegeben; denn es ist sehr unwahrscheinlich, daß später noch aus der Chorionplatte Zotten vorwachsen. In späteren Stadien findet nur eine immer reichere Verzweigung der einzelnen Zottenbäume statt, aber auch in der reifen Placenta ist die Zahl der Stämme eine beschränkte, der Zahl der Cotyledonen entsprechend. Zählungen der Zottenstämme junger und mittlerer Entwicklungsstadien sind bisher nicht publiziert worden. Aber ein ungefährer Vergleich der Zahl der auf dem Querschnitt des Petersschen Eies (Fig. 166) basalwärts abgehenden Zotten mit der Zahl der Cotyledonen, die in den Durchmesser einer reifen Placenta fallen, scheint zu ergeben, daß schon in so frühen Stadien die basale Seite des Eies ungefähr ebensoviel Zotten tragen dürfte wie später, und daß die Placenta vom Schwinden des Trophoblastes angefangen nur mehr interstitiell wächst.

Gegen das Vorkommen einer Aufspaltung der Decidua parietalis und überhaupt einer Verschiebung der Grenzen der einzelnen Deciduaabschnitte in späteren Stadien spricht vielleicht auch das Auftreten und weitere Verhalten des sogenannten Randsinus der Placenta. Wir finden nämlich, etwa vom 2. Monat an, an der Grenze von Decidua basalis und parietalis im Deciduagewebe oft einen ziemlich weiten mütterlichen Blutsinus (Fig. 176), der an vielen Stellen mit dem intervillösen Raum zusammenhängt und auch an der reifen Placenta nachweisbar ist (siehe später). Eine Verschiebung der Grenze der Decidua basalis würde eine successive Einbeziehung des Randsinus in den inter-

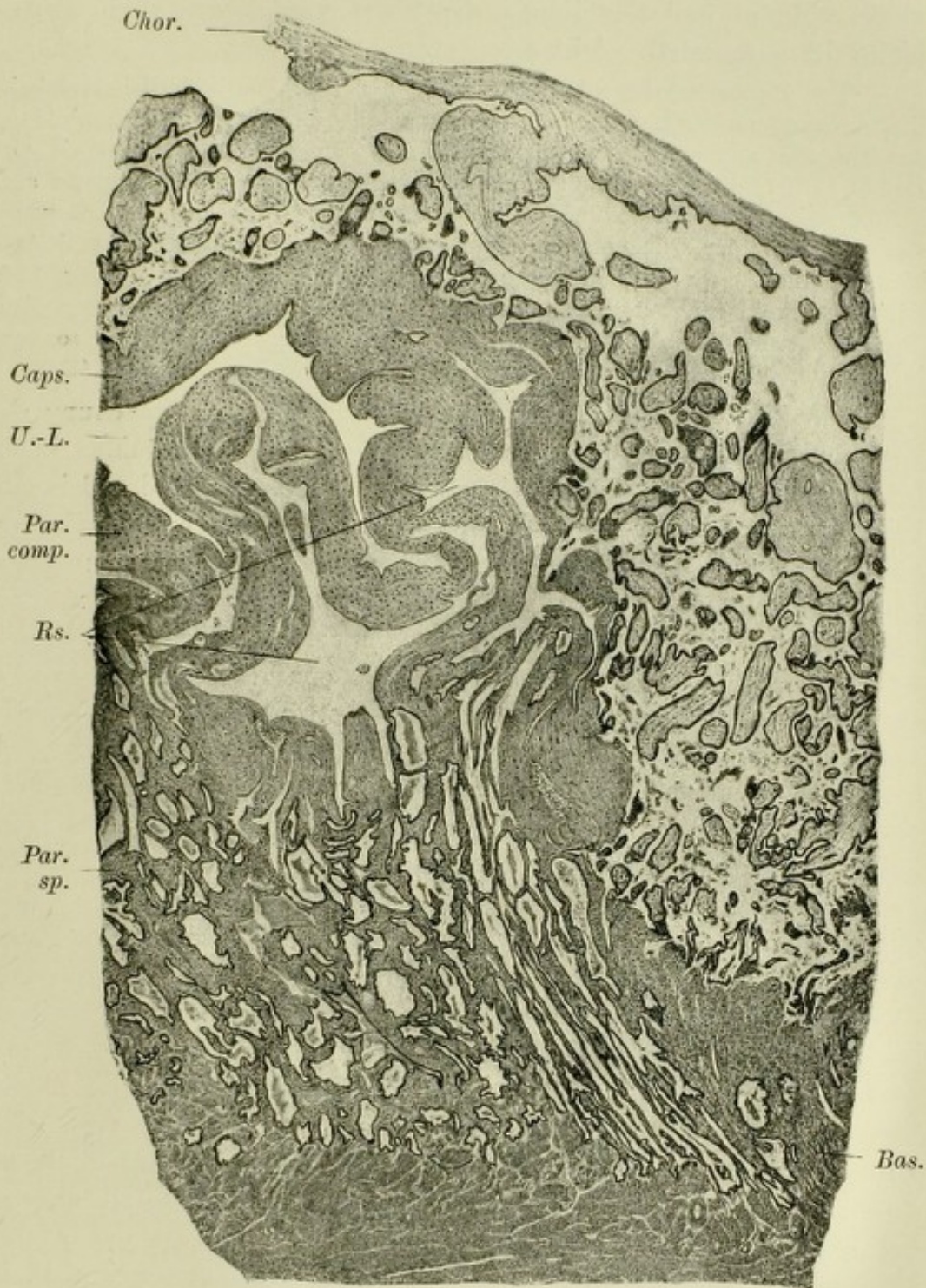


Fig. 176.

Placentarrand im zweiten Monat. Fall der Fig. 170. Vergr. 15.

Bas. = Decidua basalis, *Caps.* = Decidua capsularis, *Chor.* = Chorionplatte, *Par. comp.*, *Par. sp.* = Decidua parietalis compacta und spongiosa, *Rs.* = Randsinus der Placenta, *U.-L.* = Uteruslumen.

villösen Raum und Neubildung des Sinus voraussetzen; ein Beweis hierfür ist gegenwärtig nicht erbracht.

Der Randsinus ist allerdings nicht als eine kontinuierliche, einheitlich entstandene Vene aufzufassen; er entsteht durch Anastomosenbildung der am Placentarrand austretenden Venen. In einer neuen Arbeit von Budde (1907) wird er geradezu als Randteil des intervillösen Raumes aufgefaßt und soll durch sekundäre Verödungsprozesse des nach innen, gegen das Zentrum der Placenta anschließenden Abschnittes des intervillösen Raumes eine Art Selbständigkeit bekommen. Für alle Fälle (z. B. Fig. 176) trifft dies wohl nicht zu, doch scheint es allerdings die Regel darzustellen. Der Sinus geht niemals gleichmäßig rings um die ganze Placenta, sondern in individuell wechselnder Ausdehnung um $\frac{1}{4}$ — $\frac{7}{8}$ des Umfanges (Budde).

Die Erwähnung des Randsinus führt uns zur Besprechung der Kreislaufverhältnisse im intervillösen Raum. Die vorliegenden Beobachtungen sind zum Teil scheinbar sehr widersprechend. Bei den beiden jüngsten Präparaten, denen von Peters und Leopold, die von Fällen von Selbstmord durch Vergiftung (Kalilauge, Peters; Phosphor, Leopold) stammen, war der intervillöse Raum strotzend von mütterlichem Blut erfüllt, bei jungen Präparaten anderer Autoren (z. B. Frassi) war er zumeist fast oder ganz leer, selbst wenn der Uterus in toto exstirpiert wurde (vgl. Fig. 170); und so findet man ihn auch an abortiv ausgestoßenen Eiern späterer Stadien, bis zur Bildung einer deutlich begrenzten Placenta (Fig. 173). Gegen den ersterwähnten Befund wurde eingewendet, daß infolge der Vergiftung und der damit zusammenhängenden Blutüberfüllung der Beckenorgane abnorme Verhältnisse vorlägen — ein Einwand, der wohl eine gewisse Berechtigung haben dürfte; doch ist auch der Mangel an Blut im intervillösen Raum gewiß nicht der Ausdruck normaler Verhältnisse, zumal die Einmündung von mütterlichen Gefäßen in denselben unzweifelhaft nachgewiesen ist. Frassi, der auf diese Tatsachen zuletzt hingewiesen hat, hebt mit Recht hervor, daß gerade diese häufige Blutleere des intervillösen Raumes, die früher vielfach ganz anders gedeutet wurde (vgl. auch vorne pag. 216), einen Beweis für einen geregelten Kreislauf in diesem Raume trotz seiner sehr unregelmäßigen buchtigen Gestalt abgebe. Sie beweise nur, daß nach Aufhören des Blutzufusses der Abfluß eben noch sehr vollständig möglich sei¹⁾. Veranlaßt sei er z. B. in

¹⁾ Selbst im intervillösen Raum der reifen Placenta findet sich bei mikroskopischer Untersuchung Blut keineswegs in großen Mengen oder auch nur in allen Abschnitten desselben. Auch hier ist offenbar bei der Geburt oder schon durch die letzten Wehen des Uterus in Fällen, in denen die Placenten in situ untersucht wurden, das Blut ausgepreßt worden. V. Herff

seinem Falle (Exstirpation des schwangeren Uterus) durch Druck auf den Uterus während der Operation und durch die Kontraktionen der Muskulatur während der Fixierung des Präparates.

Jedenfalls ist aber der Kreislauf im intervillösen Raum gegenüber dem im mütterlichen Gefäßsystem ein sehr verlangsamter. Mit Rücksicht auf die Form und Ausdehnung des Raumes ist dies auch selbstverständlich.

Vorne wurde auseinandergesetzt, daß der intervillöse Raum in seinen Anfangsstadien ringsum von Trophoblast resp. von dem aus ihm hervorgegangenen Syncytium ausgekleidet sei, und daß das Syncytium bis an die Endothelien der einmündenden Gefäße heranreiche. Später finden sich Fibrinoidmassen in der Wand. (Nach Waldeyer soll sich das Endothel der einmündenden mütterlichen Gefäße eine Strecke weit an der Außenwand des Raumes vorschieben, dieser Befund ist aber seither nicht mehr bestätigt worden.) Trotzdem übrigens das mütterliche Blut streckenweise weder mit Endothel noch mit Syncytium, den beiden gerinnungshemmenden Geweben, sondern mit Fibrinoid in Berührung ist, treten Gerinnungen nur allmählich und verspätet (pag. 229 und Abschnitt 7) ein.

Bei der Art der Entstehung und anfänglichen Vergrößerung des intervillösen Raumes ist es begreiflich, daß die Zerstörung des mütterlichen Gewebes nicht an der ganzen Peripherie gleichmäßig erfolgt. Es zeigt sich, daß hier und dort, besonders in der Umgebung von Arterien, Pfeiler von mütterlichem Gewebe stehen bleiben, neben denen die Zerstörung tiefer vorgedrungen ist¹⁾. Solche Pfeiler reichen auch bei jungen Stadien häufig bis nahe an die Chorionoberfläche (Fig. 170) und werden als deciduale Pfeiler bezeichnet. Die Pfeiler gehen später in die Septa der reifen Placenta über.

Die Vorgänge an der Decidua basalis sind übrigens nicht ausschließlich degenerativer Natur. Es findet trotz der vielfachen Zerstörungen im ganzen doch mit dem Wachstum der Eikammer und der Placenta eine Massenzunahme (namentlich Flächenvergrößerung) der Decidua basalis statt, die nicht ausschließlich auf die Einbeziehung neuer Abschnitte der Decidua vera (parietalis) zurückgeführt werden

legt überhaupt und wohl mit Recht großes Gewicht auf die Wirkung der Uteruskontraktionen als unterstützendes Moment für den intervillösen Kreislauf. Solche Kontraktionen erfolgen, wenn auch nicht sehr intensiv, als Schwangerschaftswehen während der ganzen Gravidität.

¹⁾ Ob auch vollständige Ablösung von Deciduastücken vorkommt, ist zweifelhaft; s. pag. 226 über Zellinseln.

kann. Auch an der reifen Placenta bildet die Decidua basalis eine oft ziemlich dicke Schicht, und die decidualen Septen erreichen eine verhältnismäßig bedeutende Höhe. Die Deciduazellen werden also fortlaufend ersetzt und ergänzt.

Ein Teil der Basalis, nämlich die noch vorhandenen Reste der Compacta und die decidualen Pfeiler, resp. die Septa placentae, also

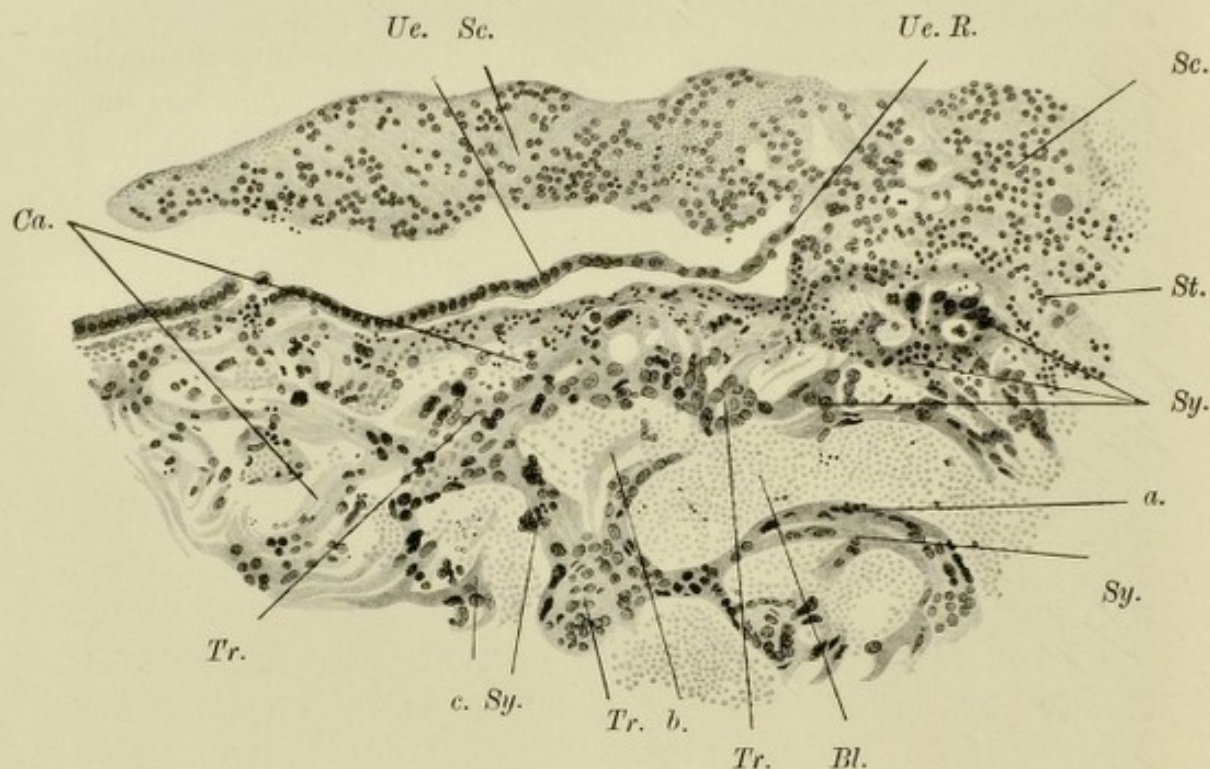


Fig. 177.

Kuppe des Petersschen Eies. (Nach Peters 1899.)

Bl. = Blutlacunen, Ca. = Capsularis, Sc. = Schlußcoagulum, St. = Stiel desselben, Sy. = Syncytium, Tr. = Trophoblast, Ue. = Uterusepithel, Ue. R. = aufgekrem-
pelter Rand desselben, a. = Trophoblastkerne im Syncytium, b. und c. Vorstufen
des Syncytiums (schleierförmige Trübung in den Blutlacunen).

die Abschnitte, die in innigem Kontakt mit den Zotten stehen und der Wand des intervillösen Raumes angehören, werden später bei der Geburt mit dem Chorion ausgestoßen. Zusammen mit dem erhalten gebliebenen Chorion frondosum (der Placenta foetalis) bilden sie die reife Placenta und werden für sich meist als Placenta materna bezeichnet. Nach Koelliker sind sie richtiger als Decidua placentalis zu bezeichnen, während unter dem Ausdruck Placenta materna die gesamte Decidua basalis zu verstehen ist, die in eine Pars caduca (sive Decidua placentalis) und eine Pars non caduca s. fixa placentae maternae zerfällt.

Die *Decidua capsularis* (reflexa) oder *Capsularis* schlechtweg besteht kurz nach der Einbettung nur aus den über das eingedrungene Ei überhängenden Rändern der vom Ei gesetzten Schleimhautverletzung (siehe Schema Tafel VI, Fig. 46 und 47). Diese Ränder sind anfangs durch das Schlußcoagulum verbunden (Fig. 166 u. 177). Sehr bald wird die Öffnung durch ein von den Rändern aus gebildetes

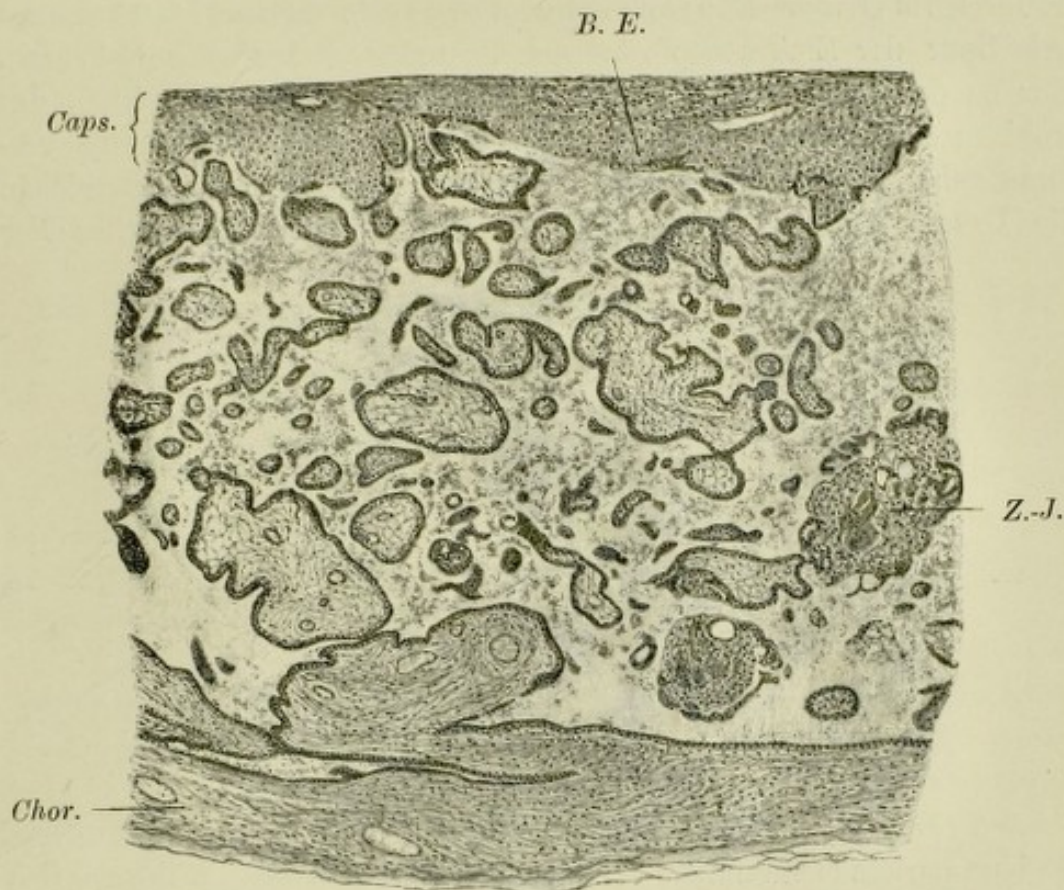


Fig. 178.

Eikapsel an der Konvexität im zweiten Monat. (Objekt der Fig. 170.) Vergr. 35.
B. E. = basales Ectoderm, *Caps.* = *Decidua capsularis*, *Chor.* = Chorion (laeve),
Z.-J. = Zellinsel.

Gewebe geschlossen. Infolge von Vergrößerung des Eies beginnt die *Capsularis* sich kuppelförmig über demselben emporzuwölben. Durch Heranziehung und Aufspaltung der *Decidua parietalis* wird sie wenigstens in der ersten Zeit der Schwangerschaft vergrößert; später hört diese Zunahme auf, die *Capsularis* wird mit dem Wachstum des Fruchtsackes mehr und mehr gedehnt.

Der Ausdruck dieser Vorgänge ist der jeweilige histologische Bau der *Decidua capsularis*. In den ersten Stadien, wie bei Peters'

Ei (Fig. 166 und 177) noch nicht geschlossen, besteht sie später aus einer dünnen Deciduaschicht mit eindringendem Trophoblast (Fig. 178). Das Epithel der Uterusoberfläche bekleidet sie nur eine Strecke weit, nicht einmal bis an den Rand der Einbruchspforte, die durch Fibrin verschlossen ist. Etwas später ist eine Öffnung nicht mehr nachweisbar; an ihrer Stelle findet sich entweder ein narbenartiges, zellarmes und fibrinreiches Gewebe (Reichertsche Narbe), oder es ist überhaupt jede Spur der Einbruchspforte verschwunden (Präparat von Frassi). Nur an den Randteilen der Capsularis findet sich Uterusepithel, das wohl successive mit der Dehnung der Membran immer weiter verloren geht; und noch weniger weit gegen die Konvexität zu reichen die Drüsen, die aus herangezogenen und abgespaltenen Teilen der

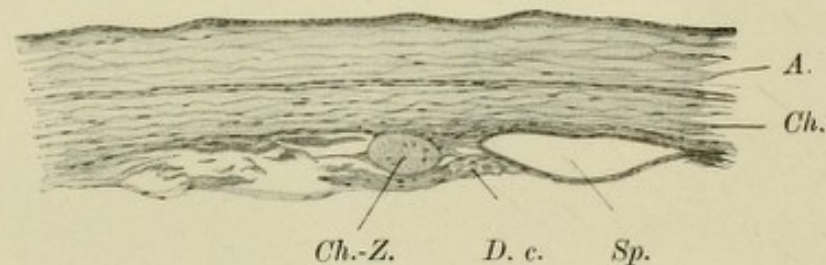


Fig. 179.

Eihäute und Decidua capsularis vor dem inneren Muttermund im 4. Monat der Gravidität. (Objekt der Fig. 180.)
Vergr. 70.

A. = Amnion, *Ch.* = Chorion laeve, *Ch.-Z.* = rückgebildete Chorionzotte, *D. c.* = Decidua capsularis, *Sp.* = Spaltraum (Rest des intervillösen Raumes?).

Decidua parietalis stammen. Im allgemeinen sind Gefäße in ihr spärlich vorhanden, besonders fehlen sie an der Kuppe. An dem Präparat von Frassi besteht sie aus zwei Schichten, die sich durch die Form der Deciduazellen unterscheiden. Die innere Schicht enthält überdies Fibrin. „Dies Fibrin tritt besonders an der Grenze beider Schichten manchmal recht deutlich in die Erscheinung.“ (Nitabuchscher Fibrinstreifen.) Meist ist übrigens, auch schon bei ganz jungen Eiern, die Kuppe der Capsularis einer Degeneration unter reichlicher Hyalin- und Fibrinbildung verfallen. Auch die Reichertsche Narbe ist wohl nichts anderes als der Beginn dieser Degeneration. Die Degeneration schreitet dann successive fort, die Capsularis wird mit der Rückbildung der Zotten auf der Convexität des Eies mehr und mehr nekrotisch und gedehnt, legt sich, wie vorne dargestellt, der Vera an und schwindet schließlich; sie wird resorbiert. Ihr Verhalten läßt sich wohl am besten an dem

Punkt konstatieren, an dem sie das Chorion gegenüber dem Ostium internum uteri überzieht, da sie dort nicht mit der Vera verschmelzen kann (Fig. 179). Bei Untersuchung dieser Stelle ergibt sich, daß schon im vierten Monat nur mehr ganz spärliche, langgezogene und flachgedrückte Reste des Gewebes mit einzelnen Spalträumen, die vielleicht vom intervillösen Raum abzuleiten sind, noch vorhanden sind. Nach vereinzelt Angaben soll sie sich allerdings auch am Ende der Gravidität als Zellstreifen nachweisen lassen, doch beruht dies wohl auf einem Irrtum.

Die Rolle der Capsularis ist also eine sehr kurze. Nur für die Implantation und allererste Ernährung des Eies ist sie von Bedeutung; später verliert sie dieselbe gänzlich.

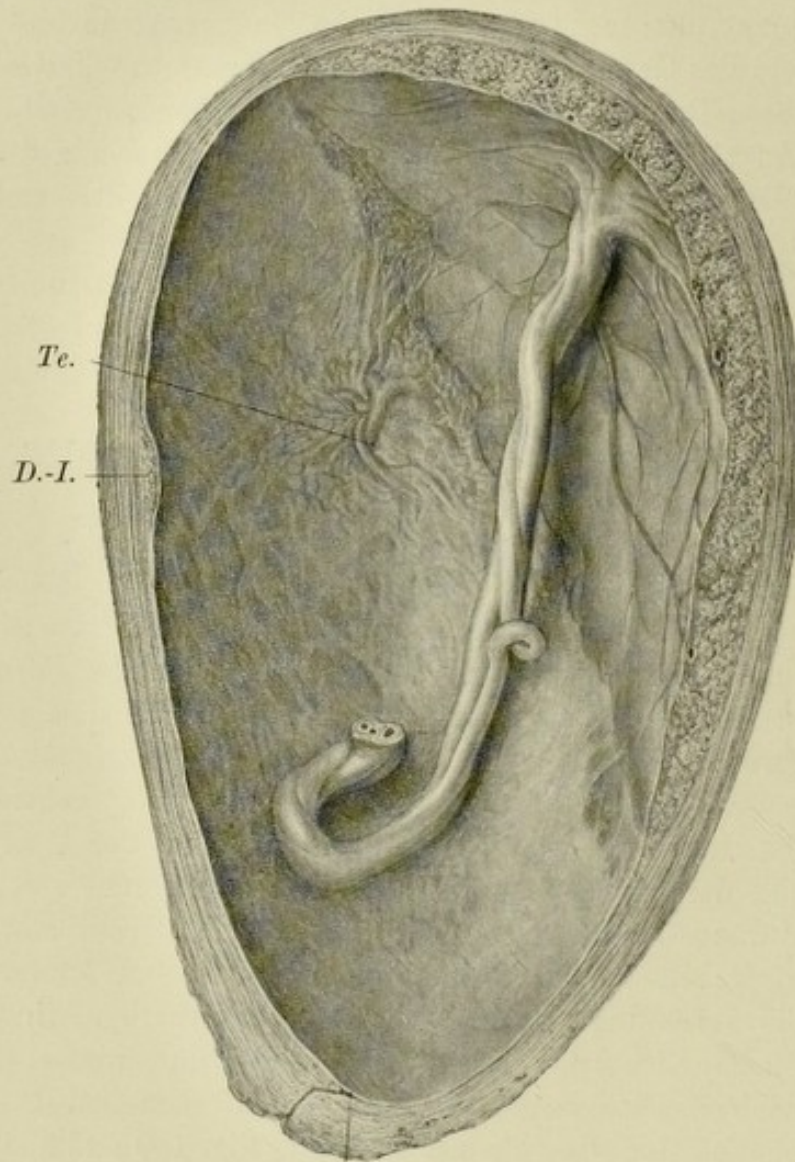
7. Die reife Placenta; zur Biologie des placentaren Stoffwechsels.

Erst wenn im Bereich der Decidua capsularis und des späteren Chorion laeve sich die Chorionzotten rückgebildet haben, bezeichnen wir den basalen Teil der Fruchtkapsel als Placenta. Er besteht aus der fötalen und der mütterlichen Placenta. Bezüglich der Form und der Größe der Placenta in den einzelnen Entwicklungsstadien ist kurz Folgendes hervorzuheben:

Die Placenta ist zunächst stark gekrümmt, entsprechend der Kugelform des Uterus im zweiten und dritten Monat der Gravidität. Die Innenfläche der Placenta ist napfförmig vertieft, und erst gegen Ende der Schwangerschaft, wenn der Uterus sich streckt und mehr birnförmig wird, mit leicht abgeplatteter Vorder- und Hinterwand, wird auch die Vertiefung der Placenta weniger auffällig. Ihre Ausdehnung ist anfänglich eine sehr beträchtliche und nimmt in der ersten Zeit noch rascher zu als die des Uterus. Um den 4. Monat ist die Ausdehnung der Placenta am größten (Fig. 180 und 181); die Placenta bedeckt dann (v. Herff) nahezu die Hälfte des Uterus. Später bleibt sie dem Gesamtuterus gegenüber in der Flächenausdehnung zurück, gewinnt aber wesentlich an Dicke. Der Mechanismus dieser Wachstumsdifferenzen (Verschiebung des Placentarrandes oder Verödung der Randpartien) ist noch nicht klargestellt (vergl. pag. 232).

Der Sitz der Placenta, der durch die Stelle der Implantation bestimmt wird, ist ungefähr ebenso oft an der vorderen als an der hinteren Wand des Uterus zu suchen, in seiner oberen Hälfte, nicht selten extramedian oder auf den Fundus uteri übergreifend. Selten deckt die Placenta die Mündung einer Tube (Tubeneckenplacenta),

oder sie sitzt seitlich unterhalb der Tube. Noch seltener ist tiefer Sitz der Placenta mit Bedeckung des Ostium uteri internum (Placenta praevia).



O. u. i.

Fig. 180.

Rechte Hälfte eines in toto fixierten operativ gewonnenen Uterus im vierten Monat der Gravidität. Embryo von $13\frac{1}{2}$ cm Scheitel-Steißlänge. $\frac{3}{5}$ natürl. Gr.

D.-J. = Insel mit guterhaltener Decidua (Drüsen zum Teil noch mit hohem Epithel und sekrethaltig), *O. u. i.* = Ostium uteri internum, *Te.* = Tubenecke.

Nach Holzapfel fand sich unter 107 Fällen die Placenta 42 mal vorne, 45 mal hinten, beides einschließlich der Fälle von extramedianem Sitz und Übergreifen auf den Fundus, 14 mal in einer Tubenecke,

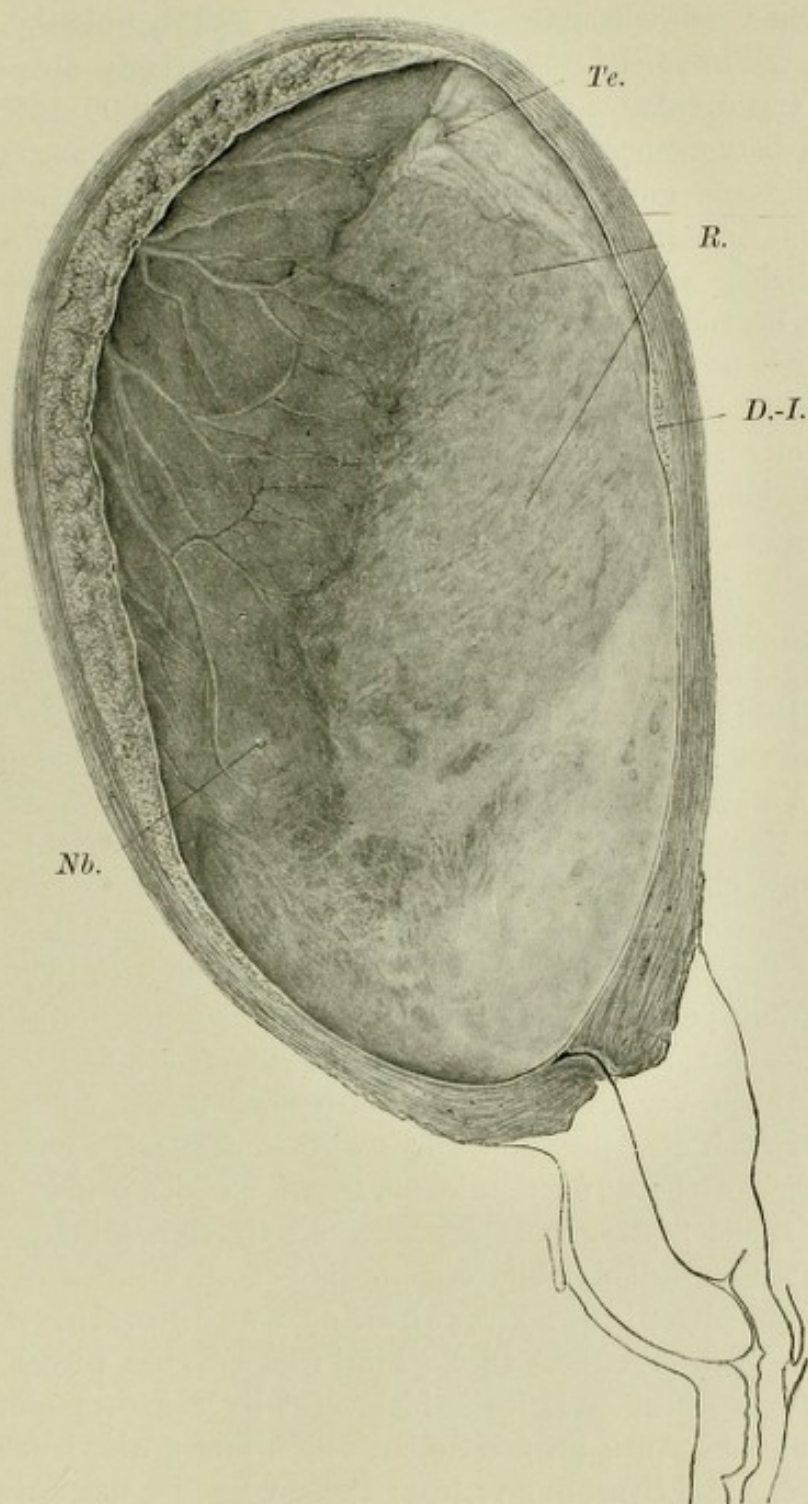


Fig. 181.

Linke Hälfte des Uterus der Fig. 180. $\frac{3}{5}$ natürl. Gr.

Cervix und Vaginalansatz nach Leopold, Uterus und Kind, ergänzt. *D.-I.* = Insel gut erhaltener Decidua, *Nb.* = Nabelbläschen, *Te.* = Tubenecke, *R.* = dunkelgefärbter Teil des Corion laeve mit Resten des intervillösen Raumes.

Grosser, Eihäute und Placenta.

5 mal „rein“ seitlich unter der Tube, ein Fall betraf eine Placenta praevia. Letztere ist übrigens, wie eine Statistik über größeres Material ergibt, relativ noch viel seltener. (1 : 1500—1600 nach Schauta). Sie kann hervorgehen aus einer Placenta reflexa (siehe pag. 253) oder, wie Hitschmann und Lindenthal ausführen, aus abnorm tiefer Implantation des Eies im Uterus, nahe dem Ostium uteri internum, oder auch vielleicht aus doppelter Implantation desselben an den einander gegenüberliegenden Uteruswänden, wie dies beim Meerschweinchen gelegentlich beobachtet wird (pag. 162).

Die fötale Placenta besteht aus der Chorionplatte und den Chorionzotten. Beide besitzen ein feinfaseriges Stroma aus fibrillärem oder gallertähnlichem Bindegewebe, aus dem parietalen Mesoderm des Embryo hervorgegangen. In diesem Stroma liegen die fötalen Gefäße mit typischem Bau der Gefäßwand. Platte und Zotten zeigen zunächst durchwegs den doppelten Epithelbelag, Langhanssche Zellschicht und Syncytium. Die mütterliche Placenta besteht aus der Decidua basalis mit den Deciduapfeilern (Septa placentae).

An den beiden Schichten des Chorionepithels machen sich nun weitere Veränderungen im Sinne einer regressiven Metamorphose geltend. Zunächst schwindet die Zellschicht als geschlossene Lage (Fig. 189), zum Teil wohl durch Dehnung beim weiteren Wachstum der Zotten, wodurch die Zellen isoliert werden, zum Teil auch durch Übergang ihrer Zellen in das Syncytium, also durch fortlaufende Syncytiumbildung; auch direkter Untergang der Zellen dürfte vorkommen¹⁾. Vereinzelte, der Langhans'schen Schicht entsprechende Zellen finden sich aber nach Van Cauwenberghe auch noch in der reifen Placenta.

Aber auch die Syncytiumschicht wird stark gedehnt und schwindet allmählich, zunächst an der Chorionplatte zwischen den Zottenursprüngen. An ihrer Stelle tritt etwa in der Mitte der Gravidität Fibrin auf, und dieses Fibrin (Fibrinoid) bildet dann einen fortlaufenden Streifen auf dem Chorion, den Langhansschen oder subchorialen Fibrinstreifen. (Vgl. Fig. 188.) Dieses Fibrin ist offenbar wieder teils aus den zugrundegehenden Epithelschichten, teils aus dem mütterlichen Blut abzuleiten. Auch an den Zotten selbst finden wir vielfach Fibrinausscheidung und Syncytiumverlust; stellenweise ist das Zottenstroma bloßgelegt, und zumeist sind diese Stellen mit Fibrinniederschlägen

¹⁾ Die Autoren, welche umgekehrt die Langhanssche Schicht aus dem Syncytium hervorgehen lassen, nehmen ein Aufhören dieser Abspaltung der Langhansschen Schicht für die späteren Stadien an.

bedeckt. Vielfach ist geradezu eine Zottengruppe in Fibrin eingeschlossen und wie zusammengebacken, unter Verlust des Epithelmantels. (Vgl. Fig. 185 und 187.)

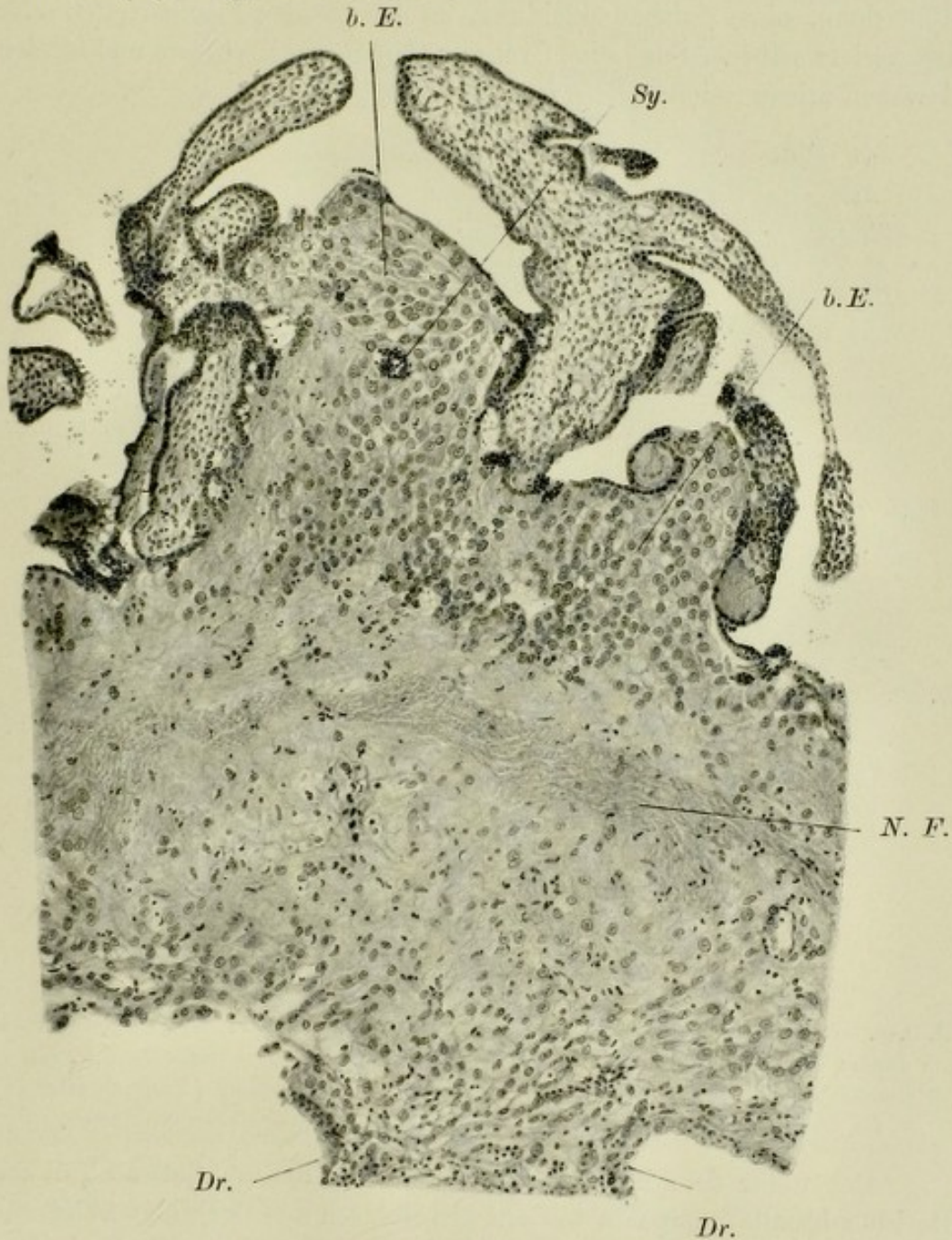


Fig. 182.

Haftzotten der Placenta im vierten Monat. Fall der Fig. 180. (Embryo $13\frac{1}{2}$ cm Scheitel-Steißlänge). Vergr. 80.

b. E. = basales Ectoderm, *Dr.* = Drüsen, *N. F.* = Nitabuchscher Fibrinstreifen, *Sy.* = Syncytium.

Auch die Haftzotten verlieren allmählich die noch als Zellsäulen vorhandenen gewesenen Trophoblastreste (pag. 225), wobei wieder vielfach Fibrinoid gebildet wird (Fig. 182 und 183). Das Zottenbindegewebe stößt dann, ohne Epithelbekleidung, an den basalen Fibrinstreifen oder degeneriert selbst, so daß eine Grenze zwischen mütterlichen und fötalen Geweben wieder nicht mehr feststellbar wird.

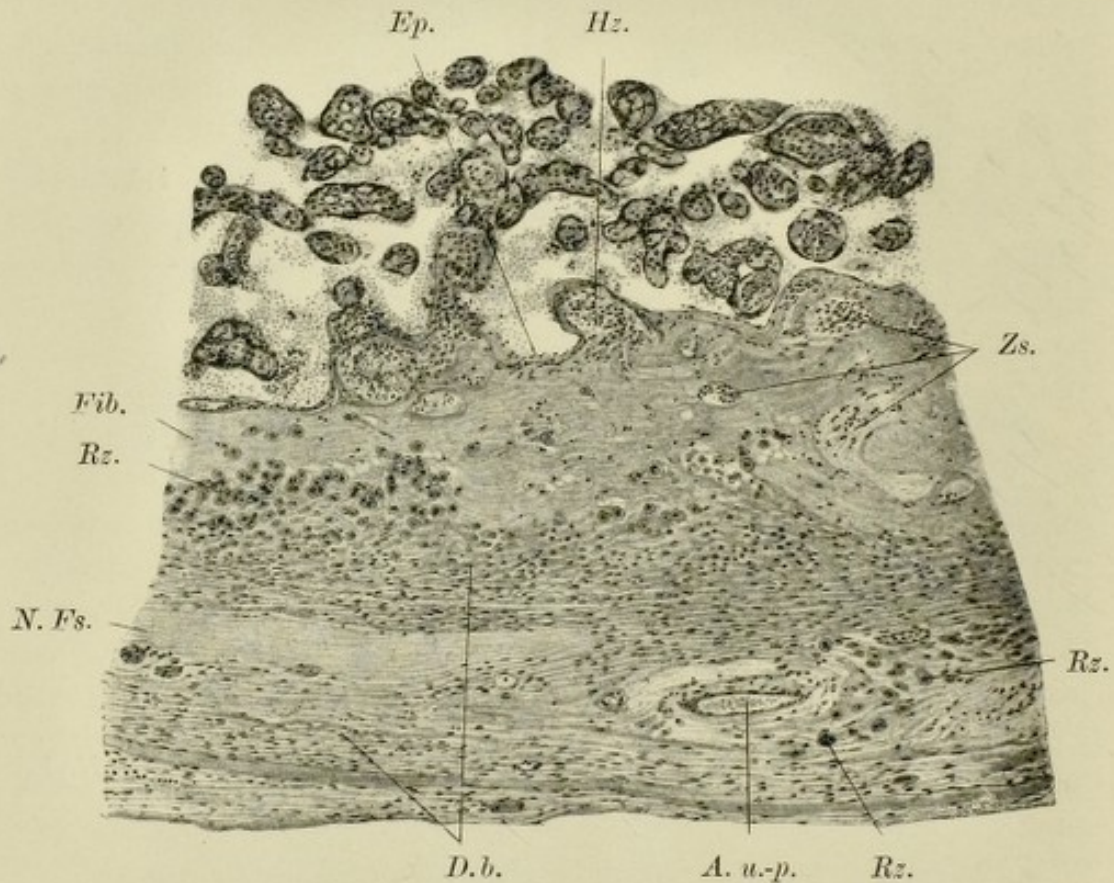


Fig. 183.

Basalplatte der reifen geborenen Placenta. Vergr. 70.

A. u.-p. = Arteria uteroplacentalis, *D. b.* = Decidua basalis, *Ep.* = Epithelreste am Boden des intervillösen Raumes, *Fib.* = Fibrin, *Hz.* = Haftzotte, *N. Fs.* = Nitabuchscher Fibrinstreifen, *Rz.* = einkernige Riesenzellen (Trophoblastreste), *Zs.* = bindegewebiges Stroma von in Fibrin eingeschlossenen Zotten.

Der unter dem intervillösen Raum erhalten gebliebene Teil der Decidua basalis compacta besteht histologisch aus Deciduagewebe und zwischenliegenden Fibrinschichten, deren eine den Nitabuchschen Streifen darstellt, mit aufgelagerten degenerierenden Trophoblastresten (Resten des basalen Ectoderms) und Riesenzellen (pag. 255). Diese vorläufig mehr unregelmäßige kompakte Gewebszone unter dem intervillösen Raum wird als Winkler'sche Basalplatte bezeichnet

(Fig. 183 u. 188). Von der Basalplatte gehen Platten, aus decidualem Gewebe bestehend, gegen das Chorion ab, die *Septa placentae*. Sie ragen als Scheidewände in den intervillösen Raum hinein und

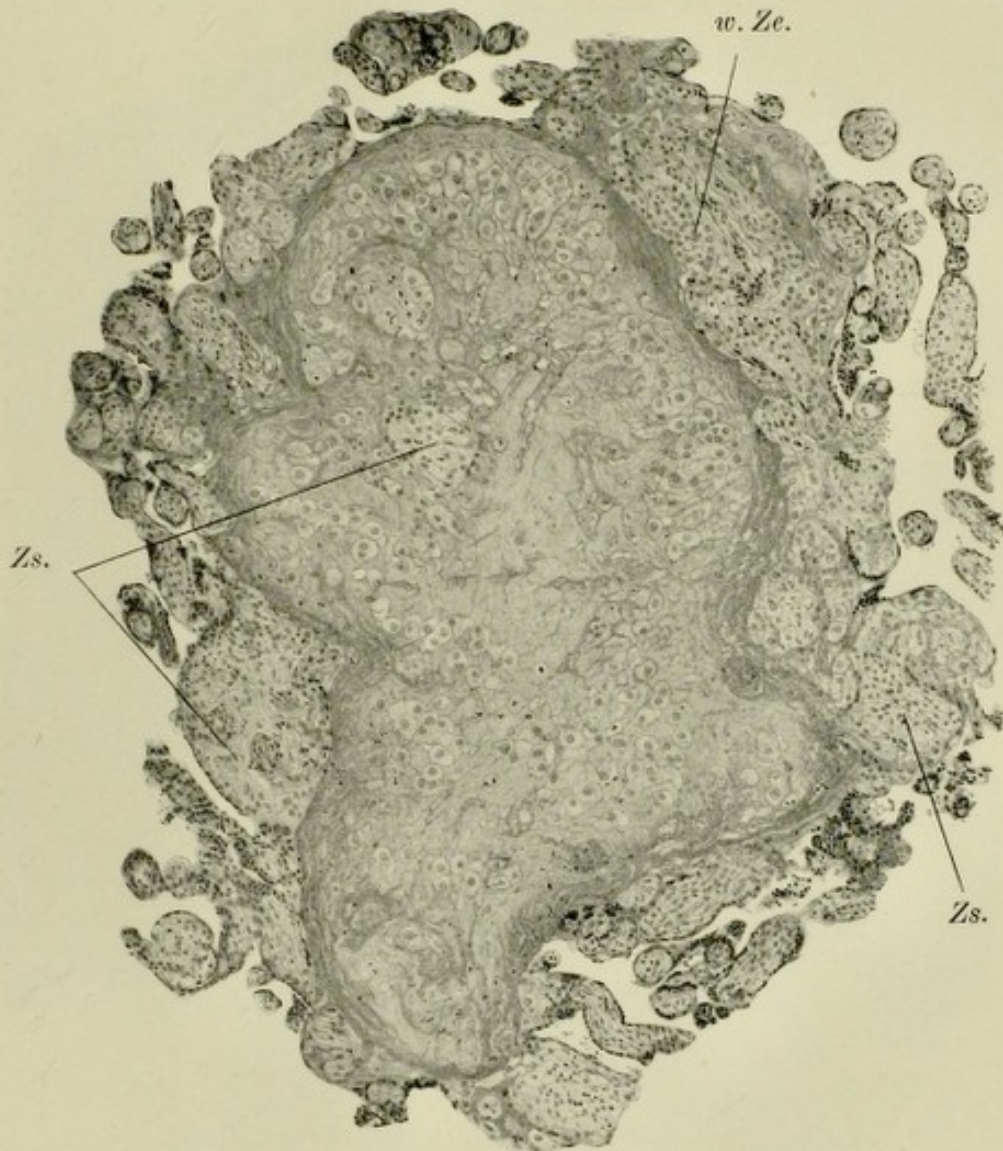


Fig. 184.

Kleiner Fibrinknoten aus einer reifen Placenta, zwischen verbackenen Zotten, mit degenerierenden Trophoblastmassen. Vergr. 90.

w. Ze. = wuchernde Zottenepithelien, *Zs.* bindegewebiges Zottenstroma.

sind aus den früher beschriebenen decidualen Pfeilern hervorgegangen. Sie sind immer reichlich von Trophoblast durchwuchert. In ihnen verlaufen die korkzieherartig gewundenen mütterlichen Arterien, während die mütterlichen Venen zwischen den Septen, an der Basis der Placenta, beginnen. (Vgl. Schema Tafel VI, Fig. 48 und Textfigur 193).

Die Zellinseln sind verschwunden, respektive in Fibrinoid umgewandelt worden. Überhaupt nehmen die Fibrinoidmengen während der

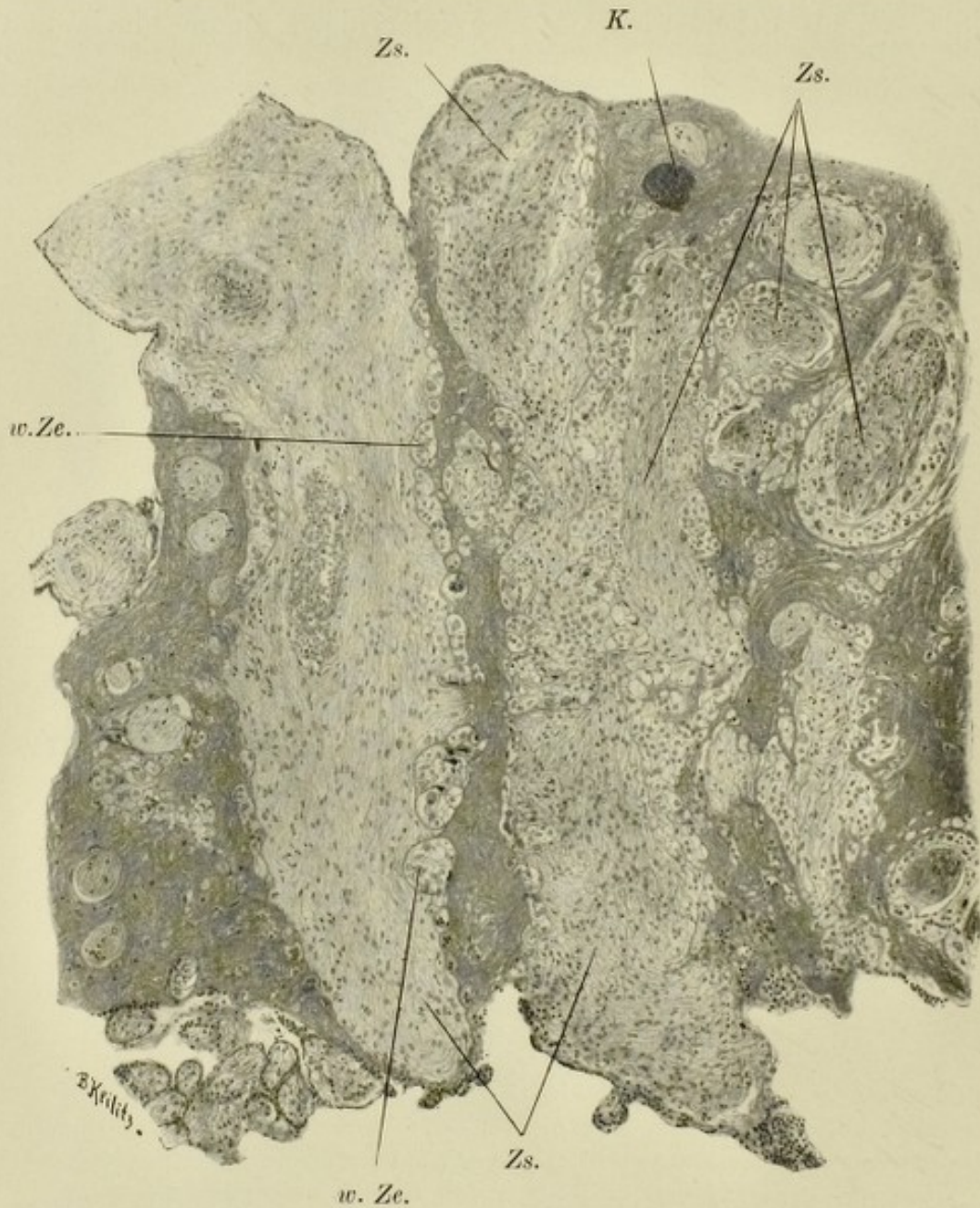


Fig. 185.

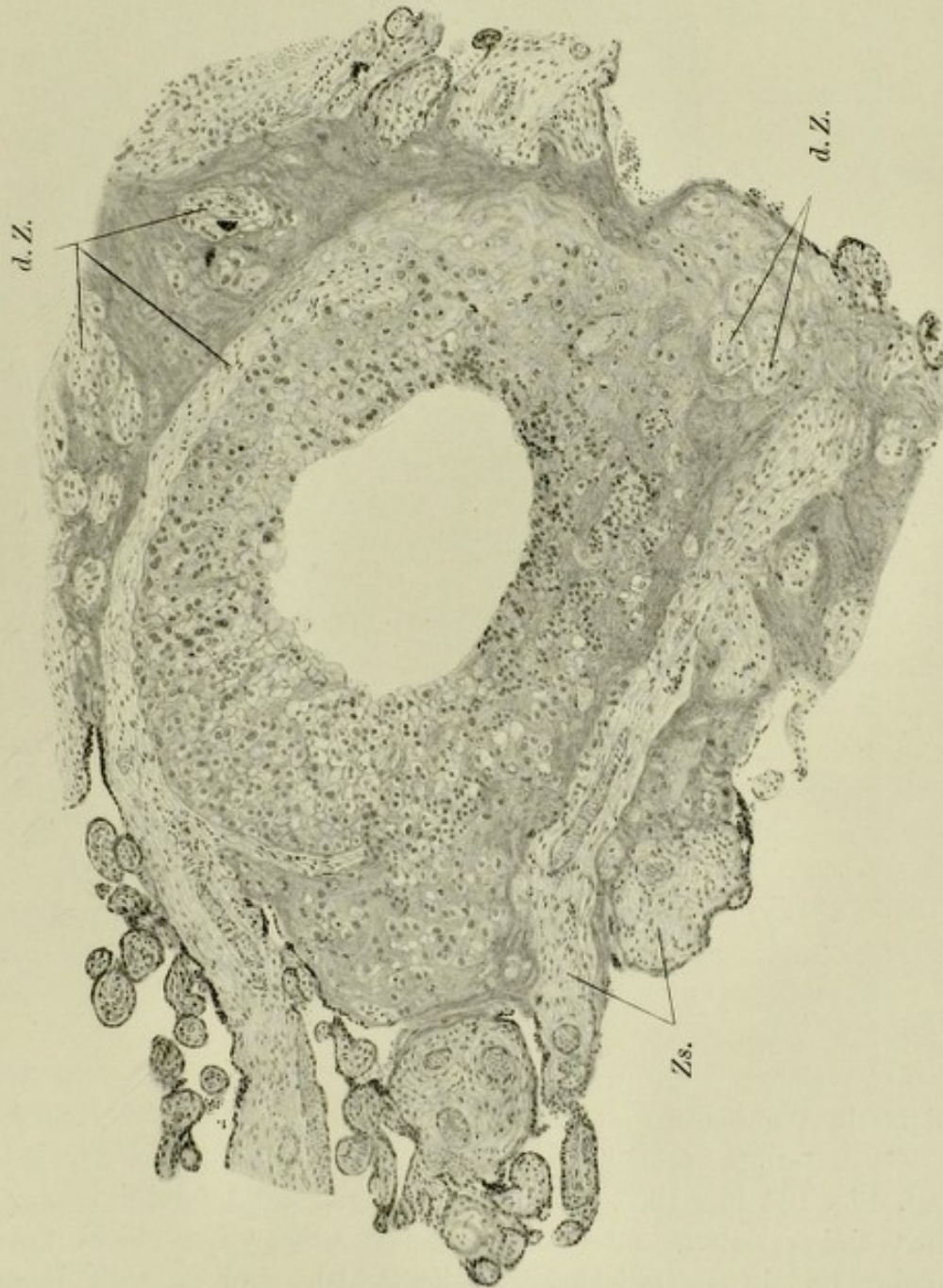
Fibrinoidbildung zwischen verklebten Zotten der reifen Placenta, mit Wucherung und Degeneration der Zottenepithelien (des Trophoblastes). Vergr. 90.

K. = Kalkablagerung, *w. Ze.* = wuchernde Zottenepithelien, *Zs.* = bindegewebiges Zottenstroma.

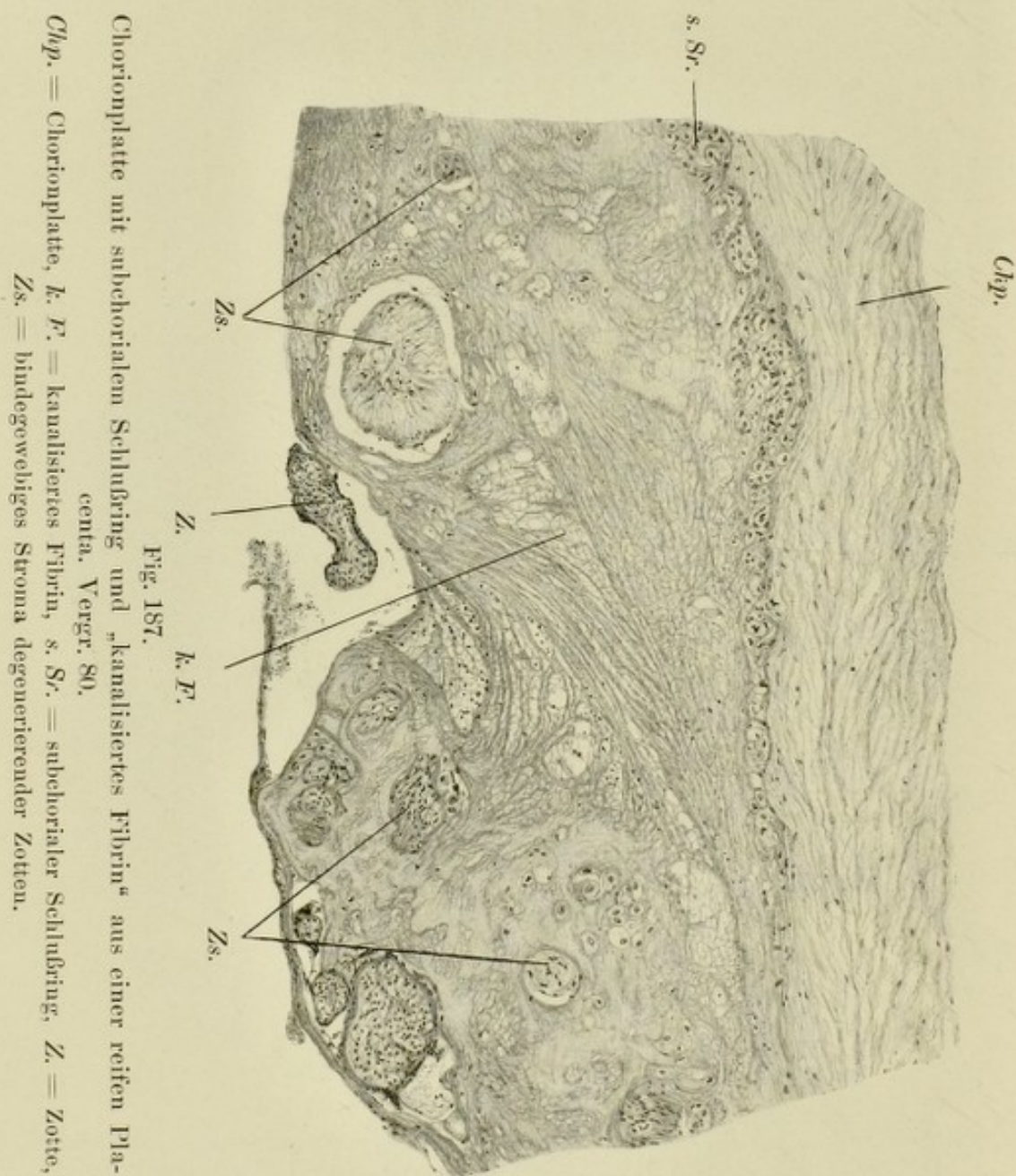
Gravidität fortwährend zu; wenn sie makroskopisch leicht sichtbare größere Massen bilden, stellen sie die durch ihre weiße Farbe auffallenden weißen Infarcte dar.

Fig. 186.
Kleine Cyste aus einer
reifen Placenta, in einem
Fibrinknoten. Rings um
die Cyste degenerierende
Trophoblastmassen.
Vergr. 90.

d. Z. = degenerierende
Zotten, *Zs.* = bindegewe-
biges Zottenstroma.



Die Entstehung der weißen Infarcte ist, wie vieles andere in der Placentalehre, heute noch strittig. Stets scheint das Zottenepithel hieran beteiligt zu sein, und man hat oft geradezu den Eindruck, als ob das Zottenepithel das Fibrinoid ausscheiden und schließlich selbst



in demselben untergehen würde, ähnlich wie bei manchen Knorpeln die Zellen selbst schließlich in der Grundsubstanz verschwinden (vergl. Fig. 184 und 185). Bei den Anfängen der Infarectbildung verkleben einige Zotten unter Schwinden der Syncytiumschicht untereinander, und in der zwischenliegenden Schicht sind dann die degene-

rierenden Epithelzellen, meist einzeln und der Langhansschen Schicht vergleichbar, nachzuweisen. Die Degeneration kann noch weitergehen und zur Auflösung des Produktes, zur Cystenbildung (Fig. 186), führen. Solche Cysten sind dann oft von abgeplatteten, endothelartigen Langhanszellen ausgekleidet. — Die Infarctbildung führt aber jedenfalls zu Störungen im Kreislauf und damit wahrscheinlich auch zur Fibrinbildung aus dem Blut. Bei weiterem Wachstum der Infarcte werden die Zotten ringsum vom Fibrin umschlossen, und es können so große Bezirke, selbst ganze Kotyledonen, in kompakte Massen verwandelt werden.

Als „kanalisiertes Fibrin“ beschrieb Langhans 1877 ein „Gewebe“, das sich in der zweiten Hälfte der Schwangerschaft in ausgedehntem Maße namentlich an der placentaren Seite der Chorionplatte findet.

„Das Eigentümliche dieses Gewebes besteht darin, daß seine Grundsubstanz zahlreiche größere und feinere Kanäle enthält, welche bei aller Verschiedenheit der Form und Anordnung darin übereinstimmen, daß sie keine deutlichen Zellen enthalten, sondern höchstens nur Körnchen und kernartige Körper, und vielfach sogar völlig leer sind.“ Über seine Herkunft ist vielfach gestritten worden. Es ist wie das übrige Fibrin hauptsächlich auf degenerierenden Trophoblast (die Epithellage der Chorionplatte) und auf Fibrinniederschlag aus dem Blute zurückzuführen. Gerade die Schichtung des Gewebes spricht für successive Ablagerung; die Spalten zwischen den Schichten entsprechen den Kanälen, die ihr Aussehen zum Teil Schrumpfungen bei der Fixierung ihrer Entstehung verdanken. Der subchoriale Teil desselben ist nichts anderes als der durch angelagertes Fibrin verbreitete Langhanssche Fibrinstreifen. Jedenfalls besteht keine scharfe Grenze zwischen dem kanalisiertem Fibrin und den weißen Infarcten.

Der intervillöse Raum hat sich vergrößert und ist höher, die ganze Placenta ist, wie schon erwähnt, dicker geworden (Fig. 188). Dies ist wohl auf das Längenwachstum der Zottenbäume zurückzuführen. Ihm geht ein Wachstum, ein Höherwerden der Septen parallel.

Pfannenstiel nimmt einen etwas anderen Mechanismus des Dickenwachstums der Placenta an. Nach ihm dringen die Zotten in die Venenöffnungen am Boden des intervillösen Raumes ein und weiten diese aus, das deciduale Gewebe in der Umgebung der Venen geht zugrunde, der intervillöse Raum wird so hauptsächlich durch Ausweitung von Gefäßlichtungen vergrößert, aber nicht durch aktive Trophoblastwirkung, sondern passiv, durch Degeneration der Wandungen. Diesen neu gebildeten Raum bezeichnet er als sekundär-intervillösen Raum und unterscheidet ihn von



Fig. 188.

Schnitt durch die ganze Dicke einer geborenen, reifen Placenta. Vergr. 7.

Ch.-P. = Chorionplatte mit dem Langhansschen Fibrinstreifen,
D. bas. = Decidua basalis (hier sehr dünn), *f. A.* = fötale
 Arterie, *Z.-St.* = Zottenstamm.

dem primär-intervillösen Raum, den er (pag. 214) durch Ausweitung von mütterlichen Gefäßen mit syncytialer Umwandlung der Wandungen entstehen läßt. Diese Art der Vergrößerung des Raumes würde aber eine sehr energische Proliferation der Decidua basalis compacta voraussetzen, da dieselbe anfangs nicht dicker ist als später, also die durch Ausweitung ihrer Gefäßlichtungen verloren gehenden Schichten durch eigene Wucherung immer ersetzen müßte. Auch andere Schwierigkeiten, wie die Frage der Befestigung der Haftzotten, sprechen gegen diese Annahme. Das Vordringen der Zotten in die mütterlichen Gefäße ist allerdings unbestreitbar (vgl. Fig. 193).

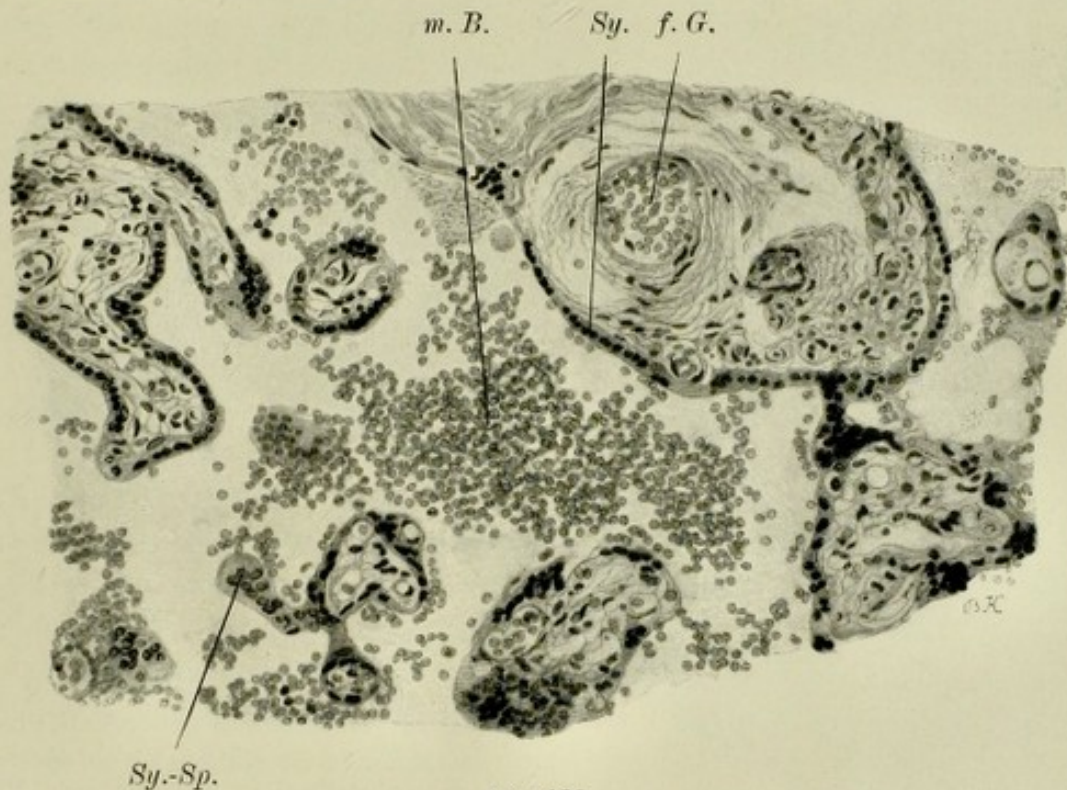


Fig. 189.

Aus der reifen (geborenen) Placenta. Formol. Vergr. 250.

f. G. = fötales Zottengefäß, *m. B.* = mütterliche Blutkörperchen im intervillösen Raum, *Sy.* = Syncytium, *Sy.-Sp.* Syncytiumsprosse.

Nicht vollständig geklärt sind die Wachstumsverhältnisse am Rande der Placenta. Im allgemeinen wird angenommen, daß die randständigen Zotten ein stärkeres Wachstum nach der äußeren Seite zeigen und die Randdecidua unterminieren. Diese soll dann an der Chorionplatte ein Stück weit gegen die Mitte der Placenta sich erstrecken und hier den decidualen subchorialen Schlußring Waldeyers bilden. Winkler beschrieb seinerzeit eine kontinuierliche subchoriale Deciduaschicht für die ganze Placenta und nannte sie Schlußplatte. Eine solche Platte existiert nun keinesfalls. Aber auch der Schlußring kann nicht decidualer Natur sein. Er besteht (Fig. 187 u. 190) aus

großen blasenförmigen, vielfach degenerierenden Zellen, auf welchen immer Fibrin, das dem Langhansschen Fibrinstreifen entspricht, gelagert ist.

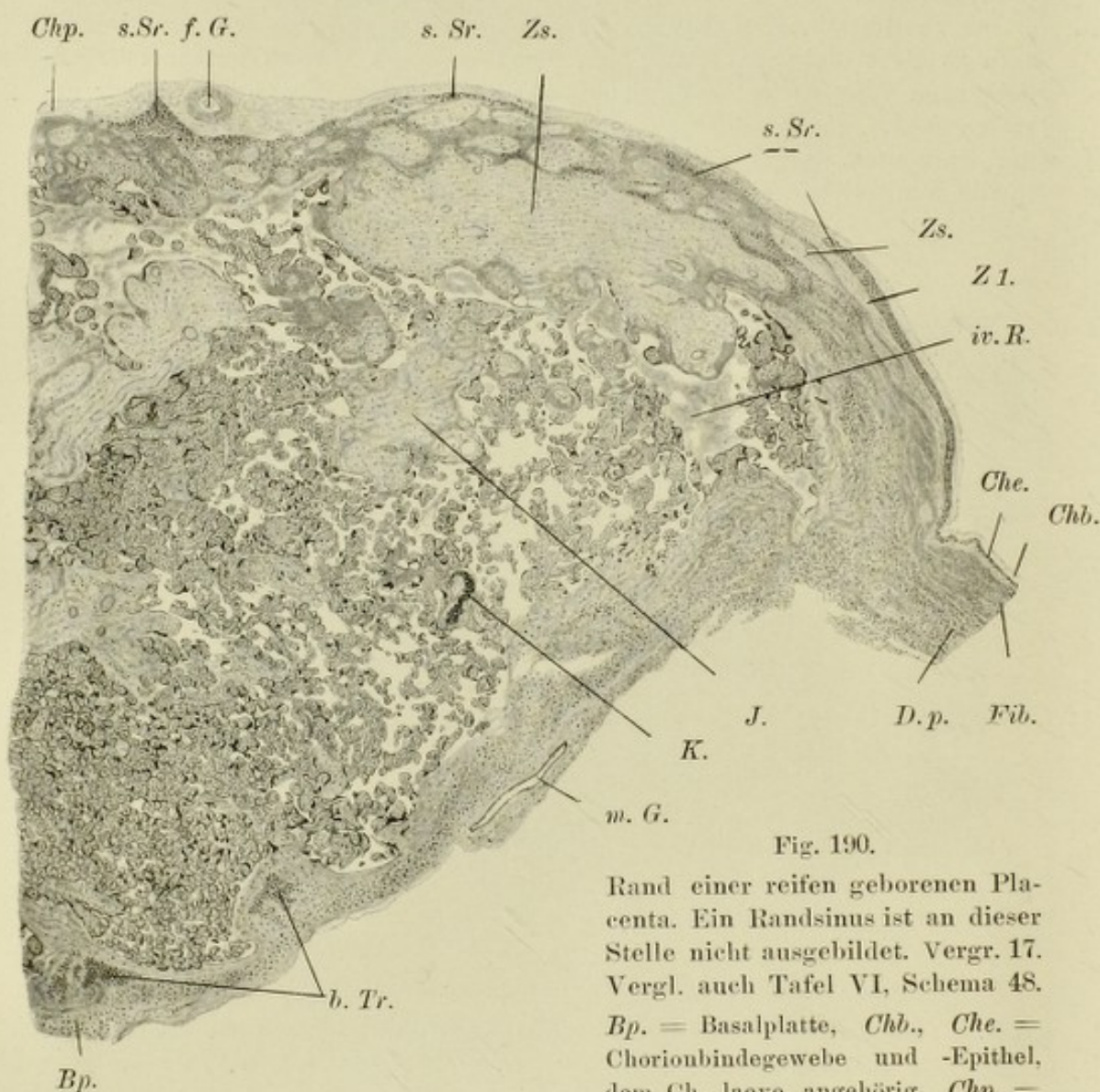


Fig. 190.

Rand einer reifen geborenen Placenta. Ein Randsinus ist an dieser Stelle nicht ausgebildet. Vergr. 17. Vergl. auch Tafel VI, Schema 48.

Bp. = Basalplatte, *Chb.*, *Che.* = Chorionbindegewebe und -Epithel, dem *Ch. laeve* angehörig, *Chp.* =

Chorionplatte, *D. p.* = Decidua parietalis (und capsularis), *Fib.* = Fibrin, *f. G.*, *m. G.* = fötales und mütterliches Gefäß, *J.* = Infaret, *K.* = Kalkablagerung, *iv. R.* = intervillöser Raum, *s. Sr.* = subchorialer Schlußring, vielfach unterbrochen, *b. Tr.* = basale Trophoblastreste, *Zl.* = Zottenstamm, der den subchorialen Schlußring durchsetzt, *Zs.* = bindegewebiges Zottenstroma.

Die Zugehörigkeit der Zellen zur Decidua ist bisher wohl nur aus ihrem histologischen Aussehen erschlossen worden, ein Beweis für die Abkunft von der Randdecidua ist nicht geliefert. Auffallend ist nun, daß man regelmäßig im Bereich der Schlußplatte Zotten (funktionierende oder atrophisch gewordene) von der Chorionplatte abgehen sieht (vgl.

Fig. 190, Schema Tafel VI, Fig. 48 und auch das Schema der reifen Placenta in Bonnets Lehrbuch 1907), so daß also eine Entstehung der Platte durch Unterminierung der Randdecidua nicht gut denkbar erscheint. Eine solche Unterminierung ist auch an Placentarrändern vom zweiten Monat ab niemals nachweisbar. Man müßte geradezu ein aktives Vorwachsen der Decidua längs der Chorionplatte annehmen. Doch ist in Stadien, in welchen der Langhanssche Fibrinstreifen am Rand noch nicht ausgebildet ist, von einer solchen Deciduaplatte oder von Wachstumsvorgängen an der Randdecidua nichts zu sehen, und endlich ist auch das Aussehen der Zellen keineswegs für ihre deciduale Herkunft beweisend. Man findet an vielen Stellen der reifenden Placenta Trophoblastreste, welche vor ihrer Umwandlung in Fibrinoid gleichfalls ganz deciduaähnliche Rückbildungsstadien durchmachen. Es ist daher am wahrscheinlichsten, daß der subchoriale Schlußring überhaupt nicht decidualen Ursprungs ist, sondern den letzten Rest des Ectoderms der Chorionplatte darstellt, der sich unter dem Langhansschen Fibrinstreifen am Rande der Placenta länger erhalten hat als in der Mitte.

Hier mag auch eine kurze Bemerkung über zwei atypische Placentarformen Platz finden: die *Placenta capsularis*, häufiger *Reflexplacenta* genannt, und die *Placenta marginata*. Bei der ersteren bleibt ein Teil der Decidua capsularis mit den entsprechenden Chorionzotten von der Rückbildung verschont. Diese Decidua wird dann reich vascularisiert und bildet den Boden des entsprechenden Abschnittes des intervillösen Raumes. Stets ist nur ein Teil der Placenta als *Reflexplacenta* ausgebildet. Er läßt sich auch vor Eintritt der Geburt und vor Lösung der Placenta leicht von der Unterlage abheben; nach der Geburt wird er ohne wesentliche Schleimhautverletzung ausgestoßen. Praktisch hat diese Form hauptsächlich dann Bedeutung, wenn sie sich vor den inneren Muttermund legt und ein Geburtshindernis bildet. Die zweite Form, die *Placenta marginata*, findet sich dann, wenn das Chorion laeve nicht am Rande der Placenta selbst, sondern etwas einwärts davon beginnt. Es liegt dann entweder diesem Rande frei auf oder ist an ihn angewachsen und deckt die unter ihm verschwindenden Gefäße der fötalen Placentarfläche, die für den periphersten Teil der Placenta bestimmt sind¹⁾.

¹⁾ Von der *Placenta marginata* ist die *Placenta circumvallata* (Fig. 200) zu unterscheiden, bei welcher das Chorion gleichfalls einwärts vom freien Rande der Placenta beginnt, wobei aber deutlich ein wallartiger, wie umgeschlagen aussehender Ansatz des Chorion zu erkennen ist. Diese

Beide Formen sind nach ihrer Entstehungsursache noch nicht recht aufgeklärt. Vielleicht hängt ihr Vorkommen mit der Tiefe der Implantation des Eies in die Decidua (pag. 228) zusammen. Diese aber mag wieder bedingt sein durch mehr oder weniger normale Beschaffenheit der Schleimhaut, durch die Beziehung des Zeitpunktes der Implantation zum menstruellen Zyklus, durch die größere oder geringere auflösende Kraft des Eies beim Eindringen in die mütterliche Schleimhaut je nach dem Zeitraum, der zwischen der Ausstoßung des Eies und der Befruchtung verstrichen ist, resp. nach der Dauer des Aufenthaltes der Spermatozoen im weiblichen Genitaltrakt bis zum Momente der Befruchtung etc. Bei oberflächlicher Implantation ist nun eine Aufspaltung der Decidua marginalis zur Vergrößerung der Basalis nur kurze Zeit möglich, da das durch seinen Innendruck kugelförmige Ei sehr bald fast ganz aus der Decidua herausragt. Damit ist frühzeitig eine beschränkte Größe der Basalis und auch des Chorion frondosum gegeben; die hier besonders dünne Capsularis ist keinesfalls zur Ernährung der Zotten geeignet. Wird das Ei nun nicht überhaupt durch Abortus ausgestoßen, so muß die Placenta durch seitliches Ausladen der Zotten über den Bereich des Chorion frondosum hinaus vergrößert werden; die Zotten müssen für sich in die Randdecidua vordringen, während normalerweise das Ei als Ganzes die Randdecidua aufspaltet. Die aufgespaltene Decidua wandelt sich in eine dünne Deckschicht der Randkotyledonen um und bildet teils den Randteil der Basalplatte, teils eine auf der fötalen Seite der Placenta, nach außen von dem einwärts verschobenen Chorionansatze, gelegene Randzone. Der Prozeß ist also ähnlich demjenigen, der heute allgemein, wenn auch mit Unrecht (siehe pag. 253), zur Erklärung der Entstehung des subchorialen Schlußringes angenommen wird, nur viel ausgesprochener; und solche Placenten besitzen wirklich einen subchorialen decidualen Schlußring. Auch Pfannenstiel deutet die Entstehung der Placenta marginata dahin, daß die Spaltung der Randdecidua frühzeitig halt macht und daß infolgedessen die Randzotten stärker und in größerer Tiefe dem Schlußring unterwachsen als normal. Doch führt er keine Gründe für dieses frühzeitige Haltmachen der Spaltung an. Abnorm tiefe Implantation andererseits scheint, wenigstens theoretisch, zur Bildung einer Capsularisplacenta führen zu können. Die

Placentarform entsteht nach Hitschmann dadurch, daß das ursprünglich am Rande der Placenta entspringende Chorion eingefaltet wurde und nachträglich mit der Oberfläche der Placenta verwuchs.

Capsularis muß in solchen Fällen dicker werden als gewöhnlich, sie erhält dann mehr Gefäße und wird besser ernährt und somit zur Bildung der Placenta geeigneter. Das Auftreten der Embryonalanlage ist dann nicht an die basale Seite gebunden (vgl. pag. 226); bei seitlichem Sitz der Embryonalanlage können aber seitliche Zotten zuerst vaskularisiert werden und dadurch auch ihrerseits zur Bildung der Placenta an anderer Stelle, als gegenüber der Basalis führen¹⁾.

Unter der Basalplatte der Placenta liegt die Decidua basalis spongiosa (Fig. 191 und 193), die sich in ihrem Bau von der Decidua parietalis spongiosa (pag. 209) im wesentlichen dadurch unterscheidet, daß sie eine viel geringere Dicke aufweist, während die Veränderungen in den Drüsen selbst in der ganzen Decidua spongiosa im wesentlichen dieselben sind. Auch im basalen Abschnitt derselben werden die Drüsenräume meist lang gezogen, spaltförmig, die Epithelien platt, endothelartig, und selbst lückenhaft, und nur die tiefsten Abschnitte der Drüsen bleiben erhalten. Auffallend ist in der Basalis spongiosa und unterhalb derselben das Vorkommen der sogenannten Riesenzellen.

Die Riesenzellen der Placenta (Fig. 191 u. 192) sind vielkernige Protoplasmamassen, die sich am reichlichsten etwa im vierten Monat finden, gegen Ende der Gravidität aber an Zahl abnehmen. Doch ist ihre Menge in den einzelnen Fällen sehr verschieden. Sie liegen in der Basalplatte, zwischen und unter den Drüsen der Spongiosa, ja sie können unter Umständen ziemlich weit in die Muscularis eindringen. Dem Syncytium sind sie in ihrem mikroskopischen Bau sehr ähnlich; sie sind wohl auch von diesem abzuleiten. (Webster.) Nach der Darstellung Pfannenstiels z. B. würden sie allerdings, sowie das Syncytium überhaupt, von den mütterlichen Gefäßen ausgehen und ihr Vorkommen an Stellen, die vom Ei weit entfernt sind, hat viele Autoren zu derselben Überzeugung geführt. Sie sind wohl nicht als funktionierende Bestandteile der Placenta, sondern als zum Untergang

¹⁾ Auch die Entstehung der sogenannten Placenta accreta (einer mit der Unterlage fest verwachsenen Placentarform, wobei die Zotten oft bis in die Muscularis vordringen und eine Decidua basalis überhaupt fehlt) mag mit zu tiefer Implantation und Zerstörung auch der Spongiosa durch den vordringenden Trophoblasten zusammenhängen. Die abnorm tiefe Implantation ist aber jedenfalls die Folge einer übermäßigen Wachstumsenergie des Trophoblastes, und aus dieser erklärt schon Hitschmann die Placenta accreta. Er findet bei ihr abnorme Vermehrung des Trophoblastes und infolgedessen abnorm starke Resorption der Basalis, so daß die Zotten bis an und in die Muskulatur des Uterus eindringen. Infolge Fehlens der Basalis ist die Ablösung der Placenta nach der Geburt erschwert.

bestimmte Stücke zu betrachten. Einkernige Riesenzellen der Basalplatte (Fig. 183) sind vom basalen Ectoderm, somit gleichfalls vom Trophoblasten abzuleiten.

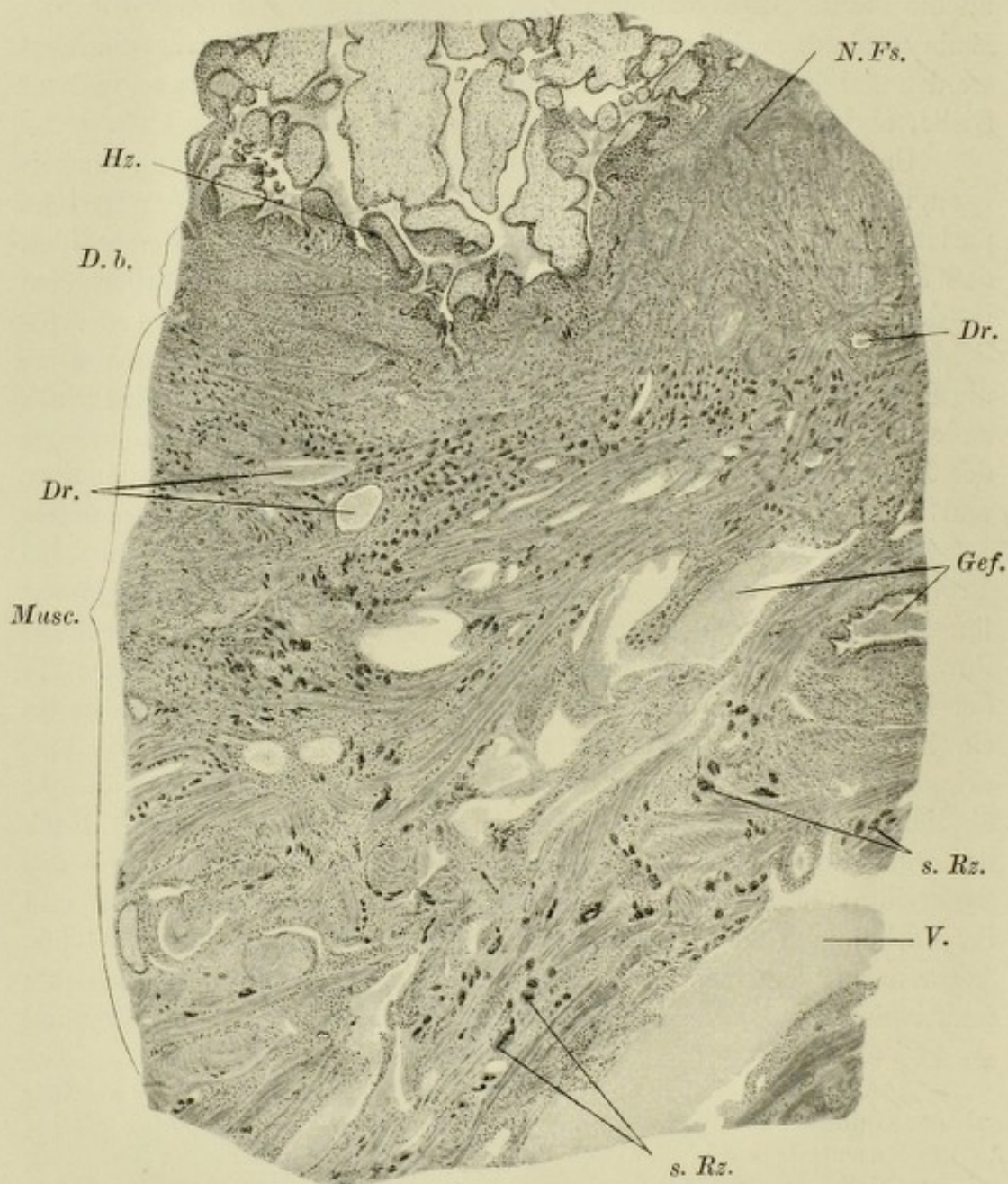


Fig. 191.

Placenta in situ aus der zweiten Hälfte der Gravidität mit zahlreichen subplacentären, syncytialen Riesenzellen. Vergr. 27.

D. b. = Decidua basalis, *Dr.* = Drüsen, *Gef.* = mütterliche Gefäße, *Hs.* = Haftzotte, *Musc.* = Muscularis uteri, *N. Fs.* = Nitabuchscher Fibrinstreifen, *s. Rz.* = syncytiale Riesenzellen, *V.* = größere Uterusvene.

Die Frage des Kreislaufs im intervillösen Raum wurde für junge Stadien bereits erörtert (pag. 234). Auch später ist der Kreislauf verständlich durch die auf pag. 245 erwähnte Tatsache, daß die Arterien im allgemeinen an den Septa placentae näher dem Chorion münden, während die Venen an der Basis des Raumes in der Basalplatte abgehen (Fig. 193 u. Tafel VI, Fig. 48). Es ist somit auch beim Menschen eine Andeutung der Gefäßanordnung vorhanden, die wir in besonders guter Ausbildung z. B. bei den Chiropteren getroffen haben (pag. 180), und die eine möglichst günstige Durchströmung des mütterlichen Blut-

En.

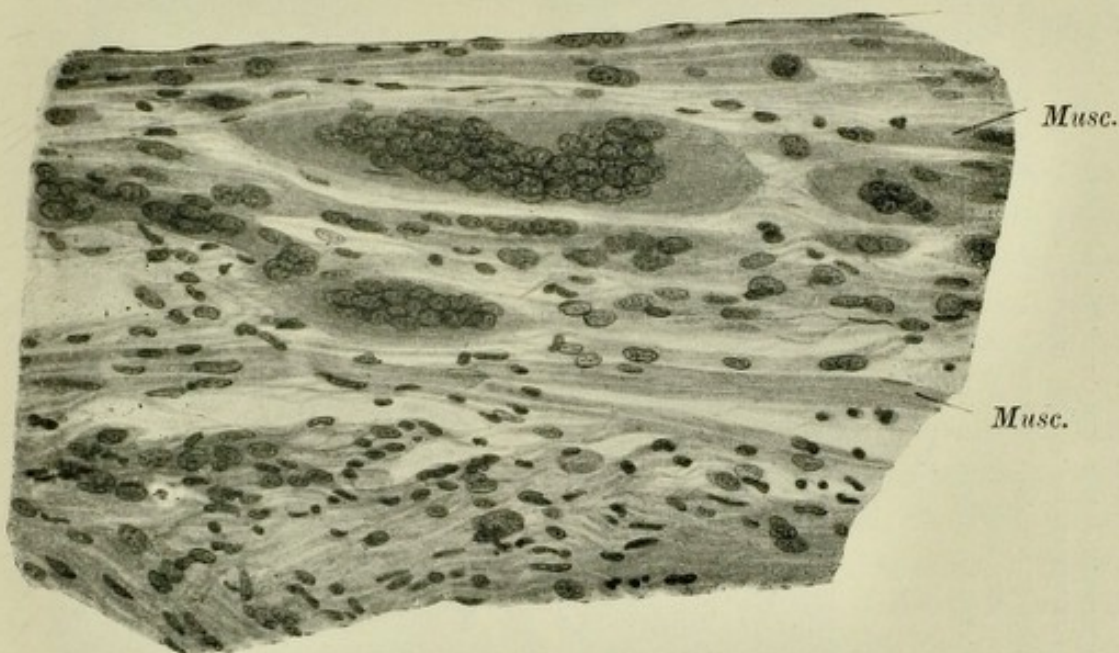


Fig. 192.

Riesenzellen unterhalb der Placenta, in der Muscularis uteri, im vierten Monat (Fall der Fig. 180). Vergr. 300.

En. = Endothel einer Vene der Muscularis, *Musc.* = glatte Muskelbündel.

raumes sichert. Daß der Kreislauf kein sehr rascher und lebhafter ist, dafür sprechen auch die Degenerationen und Fibrinausscheidungen.

Der Austausch der Stoffe in der Placenta ist nicht als einfache Filtration oder als bloße Osmose aufzufassen; am ehesten gilt das letztere noch für die vom Fötus gebildete Kohlensäure, ferner für Salze und Zuckerarten. Viele Nährstoffe werden dem mütterlichen Blut vom Chorionepithel unter aktiver, teils aufbauender, teils zerstörender Tätigkeit des letzteren entnommen. Eine ganze Reihe von Stoffen, die im mütterlichen Blut gelöst sind, besonders hoch zusammengesetzte Eiweißkörper, vermag die Scheidewand überhaupt nicht

zu passieren, andere werden sofort weitgehend verändert. Die Chorzotten haben überhaupt große Ähnlichkeit mit den Zotten der Darm-

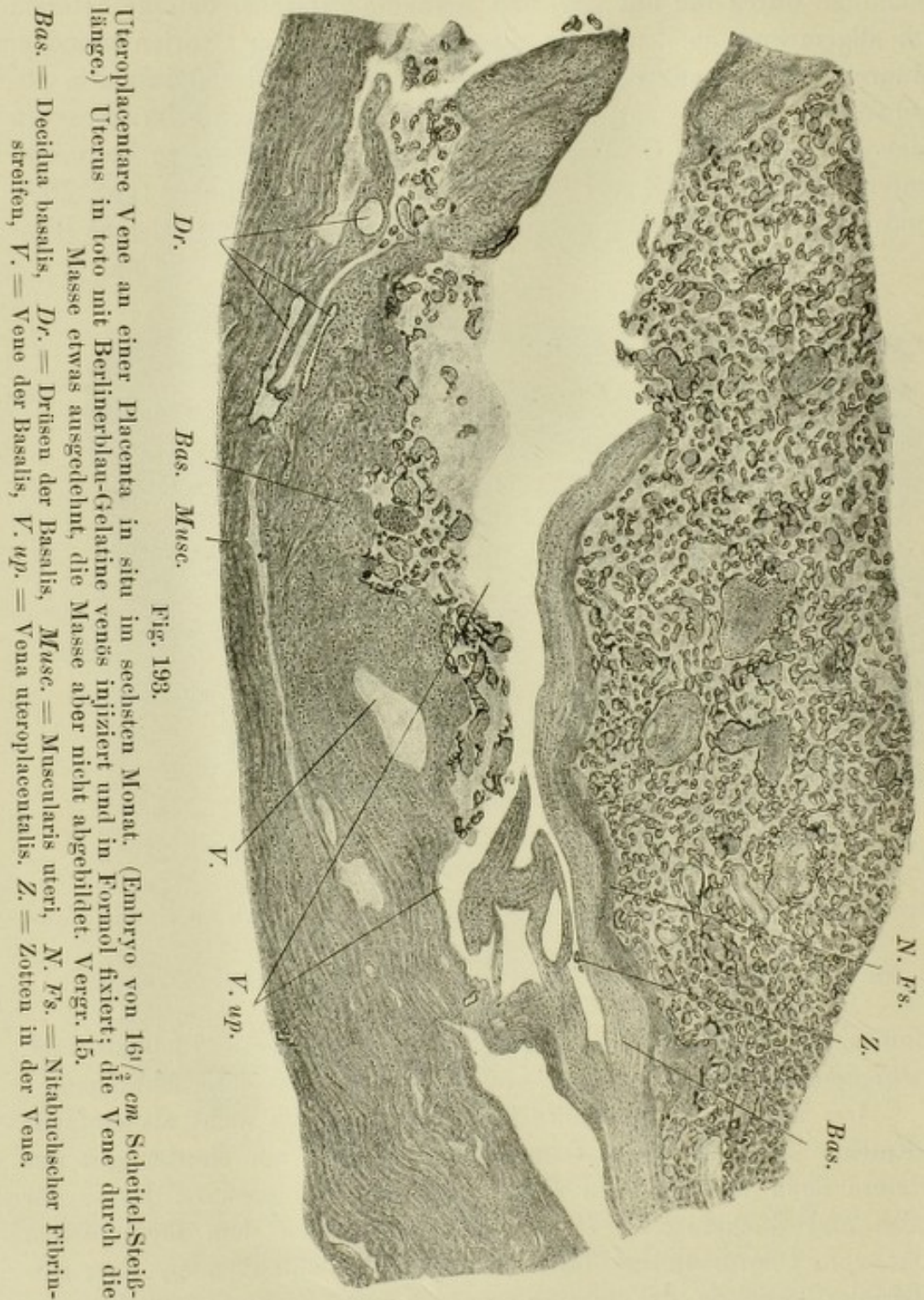


Fig. 193.

Uteroplacentare Vene an einer Placenta in situ im sechsten Monat. (Embryo von 16 1/2 cm Scheitel-Steißlänge.) Uterus in toto mit Berlinerblau-Gelatine venös injiziert und in Formol fixiert; die Vene durch die Masse etwas ausgeleert, die Masse aber nicht abgebildet. Vergr. 15.

Bas. = Decidua basalis, Dr. = Drüsen der Basalis, Musc. = Muscularis uteri, N. Fs. = Nitabuch'scher Fibrin-streifen, V. = Vene der Basalis, V. up. = Vena uteroplacentalis, Z. = Zotten in der Vene.

schleimhaut. (Hofbauer.) Dem mütterlichen Blute entspricht der verdaute Darminhalt; hier wie dort dürfte auch dem Stäbchenbesatz des

Epithels eine ähnliche Bedeutung beim Resorptionsvorgang zukommen. Fett¹⁾, Glycogen und Eisen, letzteres als Hämoglobin oder als Derivate desselben, sind auf ihrem Wege durch das Chorionepithel bis in die fötale Blutbahn verfolgt worden. Das Eisen stammt aus zerfallenden mütterlichen roten Blutkörperchen, die im Kontakt mit dem Zottenepithel, vielleicht infolge Fermentwirkung, zugrunde gehen; der Sauerstoff wird wahrscheinlich gleichfalls durch ein eigenes Ferment aus dem Oxyhaemoglobin der Mutter freigemacht und diffundiert dann bis an die kindlichen Blutkörperchen. (Ausführliches hierüber siehe bei Hofbauer und Kehrler.)

Über die Rolle des Fruchtwassers, dem man früher, mit Unrecht, auch Bedeutung für die Ernährung des Embryo zuschrieb, siehe pag. 5 und 271.

8. Die reife Nachgeburt.

Die Schwangerschaft dauert durchschnittlich zehn Lunarmonate zu 28 Tagen oder 40 Wochen. Nach Ablauf dieser Zeit setzen Kontraktionen der Uterusmuskulatur ein, die Wehen, welche zur Erweiterung des Cervicalkanals, zur Sprengung der Eihäute, zur Ausstoßung der Frucht und schließlich zur Lösung und Ausstoßung der Nachgeburt (Placenta und Eihäute) führen.

Der Grund für das Eintreten der Wehen ist nicht genügend aufgeklärt. Man glaubte früher die Dehnung der Uterusmuskulatur bei fortschreitender Gravidität und wachsendem Inhalt als Grund anführen zu können; doch gibt es eine Reihe pathologischer Prozesse mit noch stärkerer und rascherer Dehnung der Muskulatur, ohne daß hiedurch allein Wehen ausgelöst würden. Jedenfalls liegt hier ein Vorgang der Selbstregulation vor, wie er auf biologischem Gebiete so häufig zu finden ist und in der regelmäßigen Wiederkehr der Menstruation außerhalb der Gravidität ein Analogon hat. Eine Erklärung des Zusammenhanges der Erscheinungen ist allerdings mit der Konstatierung einer solchen Regelmäßigkeit nicht gegeben. Sicher ist nur, daß die Placenta im Laufe der Gravidität fortschreitende Veränderungen erleidet, welche das Organ am Schlusse der Gravidität „reif“ zur Ausstoßung erscheinen lassen. Es könnte seine Aufgabe, das Kind zu ernähren, wenigstens in den meisten Fällen nur mehr eine beschränkte Zeit hindurch erfüllen. Diese Reifungserscheinungen bestehen haupt-

¹⁾ Das Fett wird wahrscheinlich noch im mütterlichen Blute verseift, vielleicht wieder durch Fermentwirkung, die vom Zottenepithel ausgeht, und erst in den basalen Teilen des Zottenepithels wieder aufgebaut.

sächlich in der Degeneration des Zottenepithels und in der Einschränkung des intervillösen Raumes durch die Fibrinbildung, Faktoren, welche die Zirkulation des mütterlichen Blutes und die Resorption der Nährstoffe mehr und mehr unterbinden.

Die Trennungsebene der Nachgeburt liegt im Bereiche der Decidua spongiosa, also da, wo nur mehr schmale dünne Septen zwischen den erweiterten, aber zu flachen Spalten ausgezogenen Drüsenräumen vorhanden sind. Dort erfolgt die Trennung am leichtesten, sie ist geradezu vorbereitet. (Langhans.) Nach anderen Autoren liegt die Trennungsebene eher in der Compacta. (Webster.) Offenbar sind gewisse Schwankungen möglich, und es bleiben ja bei der Trennung der Nachgeburt immer wenigstens stellenweise größere Stücke der Decidua zurück. Der Mechanismus ist so zu denken, daß namentlich die Placenta, aber auch das Chorion laeve mit den Resten der Decidua compacta eine gewisse Steifigkeit besitzen, während ihre Unterlage durch die Kontraktion der Muskulatur verkleinert wird. Dazu kommt das Auftreten eines Blutergusses zwischen Placenta und Muskulatur, der bei der ersten Zerreißung eines mütterlichen Gefäßes beginnt und seinerseits die Placenta wieder ablöst. (Retroplacentales Hämatom.) Das Chorion wird in Falten gelegt, die Placenta entweder in der Mitte geknickt und mit der fötalen Seite nach außen geboren oder, namentlich bei größerer Dicke, mit ihrem untern Rand sofort aus dem Uterus herausgeschoben; sie nimmt dann die übrigen Eihäute mit.

An der reifen Nachgeburt haben wir folgende Teile zu unterscheiden: Die Placenta, das Chorion mit anhängenden Resten der Decidua parietalis, das Amnion, den Nabelstrang und den Dottersack oder das Nabelbläschen. Eigentlich wäre zu diesen, am Ende der Gravidität funktionslos gewordenen, zur Vernichtung bestimmten Teilen auch noch der den Fötus umspülende flüssige Inhalt des Eisackes, das Fruchtwasser, zu rechnen, das allerdings schon größtenteils vor der Geburt des Kindes entleert wird, dessen Reste aber noch die Innenfläche des Eisackes benetzen.

Die Placenta, der Mutterkuchen, ist ein scheibenförmiges Gebilde¹⁾ von ziemlich wechselnder Größe, wobei eine strenge Beziehung zwischen dieser und der des Kindes nicht nachweisbar ist, wenn auch natürlich im allgemeinen beide Faktoren in gegenseitiger Abhängigkeit stehen. Durchschnittlich hat sie etwa 16—20 cm Durchmesser, doch kann dieser noch normalerweise 15 oder 25 cm be-

¹⁾ Über Varietäten der Form siehe vorne pag. 228 und 253.

tragen. Im allgemeinen steht die Dicke im umgekehrten Verhältnis zum Durchmesser und schwankt etwa zwischen 2 und 4 cm; $2\frac{1}{2}$ bis 3 cm dürften als Norm anzusehen sein. Gegen den Rand nimmt die

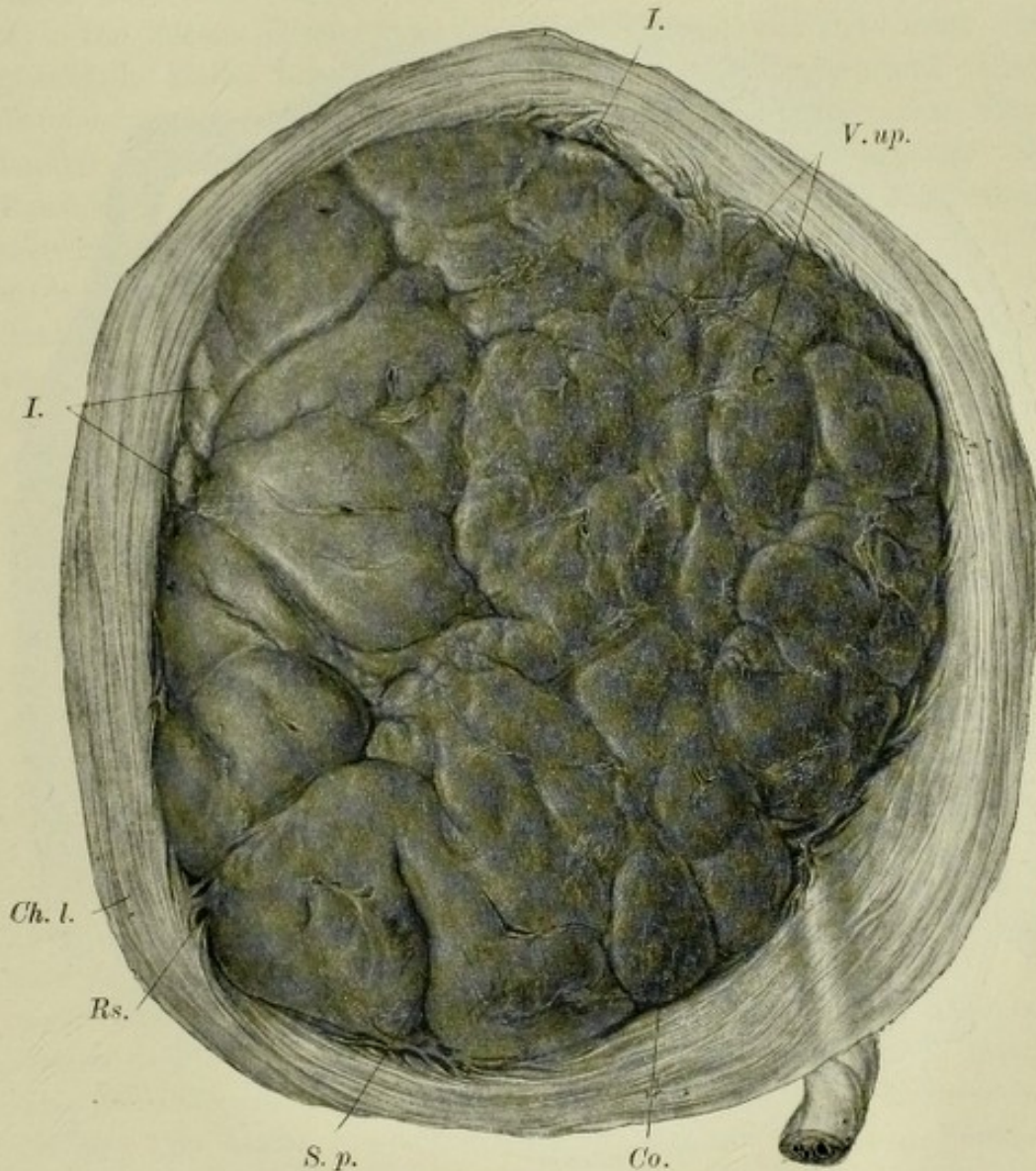


Fig. 194.

Reife, geborene Placenta von der uterinen Seite. $\frac{1}{2}$ natürl. Gr.

Ch. l. = Chorion laeve, *Co.* = Cotyledo, *I.* = weiße Infarcte, *Rs.* = Randsinus,
S. p. = Septum placentae, *V. up.* = Venae uteroplacentares.

Dicke der Placenta allmählich ab. Das Gewicht beträgt im Mittel etwas über 500 Gramm.

Die Placenta besitzt eine mütterliche oder Außenfläche und eine fötale oder Innenfläche. Die Außenfläche (Fig. 194) trägt nach der Geburt immer anhaftende Blutgerinnsel in wechselnder Menge. Nach

deren Entfernung erscheint die Fläche dunkelrotgrau, manchmal wie mit kleinen, etwas lichter Flecken übersät, durch tiefe Furchen

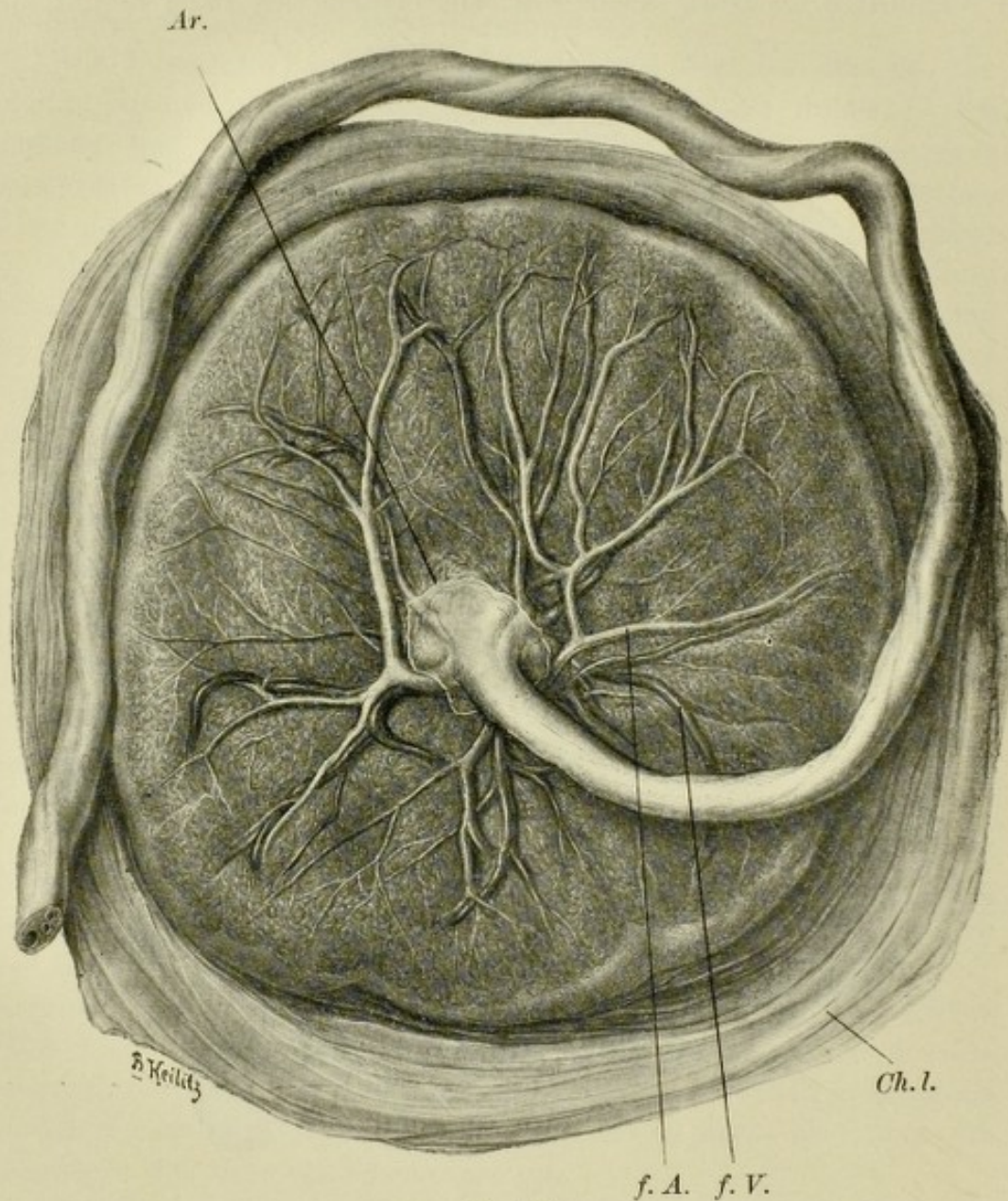


Fig. 195.

Reife Placenta von der fötalen Seite. $\frac{1}{2}$ natürl. Gr.

Das Amnion, soweit dies leicht möglich ist, abgelöst und entfernt (bis *Ar.*). *Ch. l.* = Chorion laeve, *f. A.*, *f. V.* = fötale Arterie und Vene.

gelappt und im ganzen ziemlich glatt, aber mit stellenweise anhängenden Gewebsfetzen (Stücken der Spongiosa) (Fig. 196). Die kleinen lichten Flecke entsprechen den Haftzotten und den sie umgebenden Zottenbüscheln, die dunkleren Zonen dazwischen dem Blut im inter-

villösen Raum. Diese Felderung ist aber nur bei verhältnismäßig dünner Basalplatte und reichlichem mütterlichem Blutgehalt einigermaßen deutlich. Die Furchen teilen die Placenta in eine wechselnde Zahl (durchschnittlich etwa 15—20) von Lappen oder *Cotyledonen*.

Die fötale Innenfläche (Fig. 195) ist weißlich, zeigt aber gleichfalls kleine lichtere Felder auf dunklerem Hintergrund. Deren Entstehung ist ebenso bedingt wie an der Außenseite, ihre Sichtbarkeit ist abhängig von der Dicke der subchorialen Fibrinlage. Die Innenfläche ist zunächst vom Amnion überzogen (Fig. 202) und infolge dessen glatt und glänzend. Durch das Amnion sieht man sehr deutlich die gröbere Verzweigung der Umbilicalgefäße. Auch nach Entfernung des Amnion erscheint die Fläche immer noch glatt, die fötalen Gefäße ragen aus der Oberfläche der Placenta heraus. Auf dem Querschnitt hat die frische Placenta ein dunkelrotes, schwammiges Gefüge; von den Furchen zwischen den *Cotyledonen* sieht man die mehr grau-roten *Septa placentae* gegen die Innenfläche abgehen, doch erreichen sie dieselbe höchstens in den Randbezirken, und da nicht überall.

Die *Septa placentae* werden bei Manipulationen mit dem ganzen Organ sehr leicht in zwei Schichten gespalten, so daß die Furchen der Außenfläche dann wesentlich tiefer, die *Cotyledonen* noch besser abgegrenzt erscheinen als an einer unverletzten Placenta. An sehr vielen Placenten sind ferner ganz weiße, gewöhnlich über die Oberfläche etwas vorragende, am Querschnitt homogene Stellen von geringerer oder größerer Ausdehnung zu erkennen, die weißen Infarcte (Fig. 194), die am Rande oder auch in der Mitte der Placenta sitzen (pag. 246). Nur bei besonderer Größe oder massenhaftem Vorkommen sind sie als pathologisch anzusehen. Seltener sind die roten Infarcte, mehr ziegelrot gefärbte kompakte Gebiete, die durch Nekrose von Zotten und Gerinnung des sie umgebenden Blutes entstehen. In etwa 3% der Placenten kommen ferner von außen sichtbare kleinere oder größere, von klarer Flüssigkeit erfüllte Cysten vor (s. pag. 249). An der Außenseite der Placenta sind schließlich noch, fast regelmäßig, aber in sehr wechselnder Zahl, kleine weiße Schüppchen zu sehen (Fig. 196), die nahe der Oberfläche gelegen sind und aus Kalk bestehen. Solche Kalkablagerungen treten stets in Fibrinknoten (Fig. 185 u. 190), nahe der *Decidua basalis*, seltener näher der Chorionplatte auf.

Die größeren fötalen Gefäße der Placenta springen an der Innenfläche ohneweiters in die Augen. Schwerer sind die mütterlichen, uteroplacentaren Gefäße zu sehen. Ist man aber einmal auf sie aufmerksam geworden, dann wird man durch ihre große Zahl überrascht

(Fig. 194 u. 196). Während die fötale Gefäßverteilung nicht ohneweiters die Beziehung zu den Cotyledonen erkennen läßt, ist die der mütterlichen Gefäße eine ganz konstante, leicht übersehbare. Mitten auf dem Cotyledo oder auch etwas gegen dessen Peripherie verschoben sind die leichter auffindbaren Venen zu sehen; es sind ihrer zwei bis

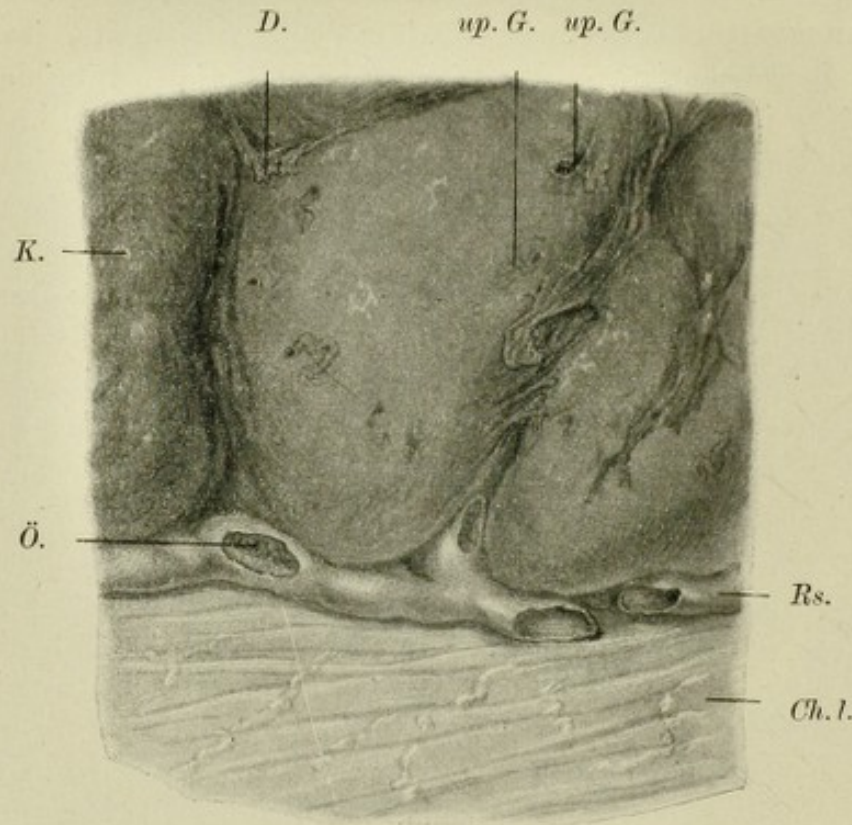


Fig. 196.

Randteil einer reifen, geborenen Placenta mit gut entwickeltem, mit Luft aufgeblasenem Randsinus. Vergr. $1\frac{1}{2}$.

Ch. l. = Chorion laeve, *D.* = Deciduaefetzen, *up. G.* = uteroplacentare Gefäße, *K.* = oberflächliche Kalkablagerung, *Ö.* = Öffnung im Randsinus (Rißstelle, bei der Geburt durch Abtrennung einer Uterusvene entstanden); durch die Öffnung sind Zotten, die in den Randsinus hineinragen, sichtbar, *Rs.* = Randsinus.

drei für jeden Cotyledo vorhanden. Sie erscheinen zumeist als ziemlich weite, sehr zartwandige Kanäle, die in schiefer Verlauf die Basalplatte der Placenta durchsetzen. Nur selten verlaufen sie geradlinig, vielfach sind sie in Schlangenwindungen gelegt oder spiralig gewunden. Nach Reinigung der placentaren Oberfläche sind sie gewöhnlich leer und kaum zu erkennen, bei leichtem Druck auf die Placenta aber füllen sie sich vom intervillösen Raum aus wieder mit Blut.

Schwerer sind die Arterien zu finden, die hauptsächlich in die Septa placentae eindringen, also in den Furchen zwischen den Cotyledonen oder am Rande derselben zu suchen sind. Es sind 3—5 Arterien per Cotyledo vorhanden; sie sind durch ihren geringen Durchmesser, die dickere Wandung und die regelmäßig auftretende starke Schlingelung oder spirallige Drehung ausgezeichnet. Die Mündung der Arterien in den intervillösen Raum erfolgt, wie bereits dargestellt, an den Septa placentae. Die Cotyledonen sind übrigens nicht geschlossene Gefäßbezirke, da die Septa placentae im größten Teil der Placenta nicht bis an die Chorionplatte reichen.

Zu dem mütterlichen Gefäßsystem gehört ferner noch der Randsinus der Placenta (Fig. 196). Er ist ein ziemlich unregelmäßiger, rings um den Placentarrand verlaufender lacunärer Venenraum, der einerseits an der ausgestoßenen Placenta zahlreiche äußere Öffnungen zeigt, andererseits mit dem intervillösen Raum vielfach in Verbindung steht. Durch die Öffnungen gegen den intervillösen Raum ragen stellenweise Zottenbüschel in ihn hinein. Die Öffnungen an seiner Außenwand entsprechen den Abgängen abgerissener Uterusvenen (vergl. auch pag. 232).

Anordnung und Größe der Cotyledonen wird durch die Chorionzotten bestimmt. Im allgemeinen entspricht jedem Cotyledo ein Zottenstamm, der mit seinen vielfachen, baumförmigen Verzweigungen den Raum des Cotyledo ausfüllt und mit zahlreichen Haftzotten an der Basalplatte und den Septen befestigt ist. Der Zottenstamm nimmt mit dem Wachstum der Placenta an Dicke zu, die Endäste aber, die freien Zotten, die während des Verlaufes der Gravidität durch Sprossung fortwährend neu gebildet werden, werden immer schlanker (Fig. 197); doch kommen auch an den reifen Placenten individuelle Schwankungen in bezug auf Länge und Dicke der Zotten vor. In jeder Zotte finden sich eine oder zwei feinere Arterien und eine oder zwei Venen, die alle durch ein Kapillarnetz miteinander verbunden sind (Fig. 198).

Vom Zottenstamm gehen schon dicht an seinem Abgang von der Chorionplatte Zweige ab, die sich unmittelbar unter der Chorionplatte verzweigen (Fig. 190). Diese Zweige gehen vielfach bei Bildung des Langhansschen Fibrinstreifens und des sogenannten kanalisierten Fibrins der Chorionoberfläche zugrunde und werden in Fibrin eingeschlossen (Fig. 187). Man findet dann auf den Schnitten obliterierte Zottenquerschnitte dicht unter der Chorionplatte, kann aber nicht einen direkten Abgang derselben von der Platte auffinden, da sie sich bis an einen größern Zottenstamm verfolgen lassen. Nur in den

Randpartien des Chorions findet man, besonders bei Entwicklung einer Placenta marginata, auch kleine Zottenreste, die von der Chorionplatte abgehen. Der ganze Befund ist ein Beweis dafür, daß die Zahl der placentaren Zottenstämme während der ganzen Gravidität ziemlich unverändert bleibt, daß somit die Ausdehnung der Placenta schon in frühen Embryonalstadien (vergl. vorne pag. 232) fixiert ist, und daß die Zahl der Zottenstämme und der Cotyledonen mit der Zahl der



Fig. 197.

Zotten der reifen menschlichen Placenta, mit Carmin-Gelatine injiziert und frisch gezupft. Vergr. 30.

ursprünglich für den Placentarbereich gebildeten Primärzotten, resp. der bald danach aus ihnen entstehenden ersten Sekundärzotten übereinstimmt.

Ähnlich wie an der chorialen Oberfläche kommen Anlagerungen von Teilen des Zottenbaumes und Einbeziehung derselben in Fibrinlagen auch an der basalen Fläche der Placenta vor. Bei solchen Zotten geht dann vielfach nicht nur das Zottenepithel, sondern auch das Zottenstroma zugrunde, und nur die Gefäße bleiben erhalten, ja werden stellenweise sogar stark ausgeweitet. Diese Gefäße liegen dann

scheinbar frei in der Basalplatte (Fig. 199) und sind umgeben oder überlagert von Zellresten, die ihrem Aussehen nach mütterliche Decidua-zellen sein könnten, in Wirklichkeit aber wohl vom Zottenmantel,



Fig. 198.

Injizierte Zotte aus der reifen menschlichen Placenta. Arterien dunkler, Venen heller. Die scheinbar freien Gefäßenden sind auf unvollkommene Injektion zurückzuführen. Zupfpräparat. Verg. 350.

resp. den Zellsäulen der Haftzotten (dem basalen Ectoderm) abstammen. Diese in der Basalplatte der Placenta gelegenen fötalen Gefäße wurden zuerst von C. Ruge beschrieben und als chorio-deciduale Gefäße bezeichnet. Sie lassen sich auch makroskopisch an einer in Müllerscher Flüssigkeit fixierten Placenta (Ruge) oder noch besser an einer Placenta, an der die fötalen Gefäße injiziert wurden, nachweisen und

erscheinen dann als feine, in der Basalplatte gelegene kurze Gefäße. Ruge hielt sie für Gefäßstämme, die von den Zotten aus in mütterliches Gewebe, in die Decidua basalis, vorgewachsen seien, und meinte, hier einen Fall von Vascularisation mütterlichen Gewebes durch fötale Gefäße vor sich zu haben. Tatsächlich aber erklärt sich das Vorkommen dieser Stämme in dem oben angedeuteten Sinn, wie schon von W. Wolska hervorgehoben wurde.

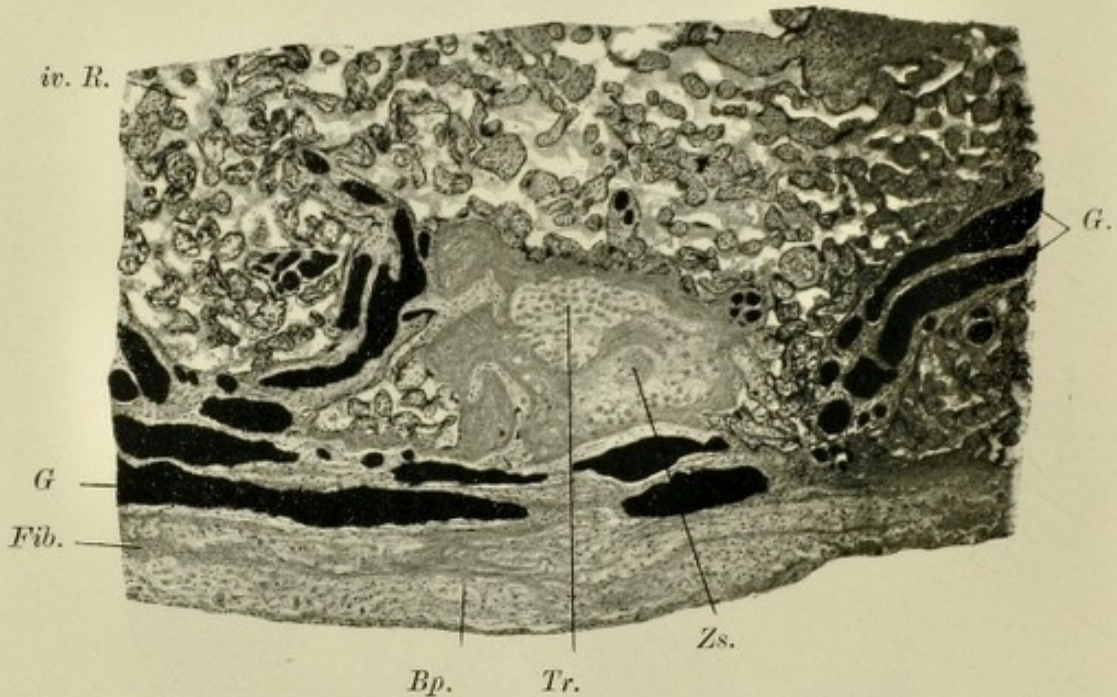


Fig. 199.

Chorio-deciduale Gefäße einer reifen geborenen Placenta, von einer Nabelarterie injiziert. Vergr. 40.

Bp. = Basalplatte, *Fib.* = Fibrinstreifen, *G.* = chorio-deciduale Gefäße, *iv. R.* = intervillöser Raum, *Tr.* = basaler, degenerierender Trophoblast, *Zs.* = degenerierendes bindegewebiges Zottenstroma.

Zwischen den Zotten, im intervillösen Raum, findet sich mütterliches Blut (Fig. 189), das bei Eröffnung des Raumes an der frischen Placenta in ziemlich großer Menge ausströmt. Mikroskopisch aber erweist sich der Raum meist als nur schwach gefüllt (Fig. 188 u. 190). Der größte Teil des Blutes wird offenbar durch den Druck, der auf die Placenta während der Geburt ausgeübt wird, vielleicht schon vor Sprengung der Fruchtblase und vor der Lösung der Placenta, durch die utero-placentaren Gefäße und den Randsinus entleert¹⁾.

¹⁾ Bei Placenten, die in situ fixiert wurden, ist der intervillöse Raum strotzend mit Blut gefüllt (Bloch 1889). Die Blutleere der geborenen Pla-

Der mikroskopische Bau der einzelnen Abschnitte der Placenta am Ende der Schwangerschaft wurde bereits in dem vorhergehenden Abschnitt 7 dargestellt.

Das Chorion (richtiger Chorion laeve, gewöhnlich aber Chorion schlechtweg) setzt sich ringsum an den Rand der Placenta an. Es

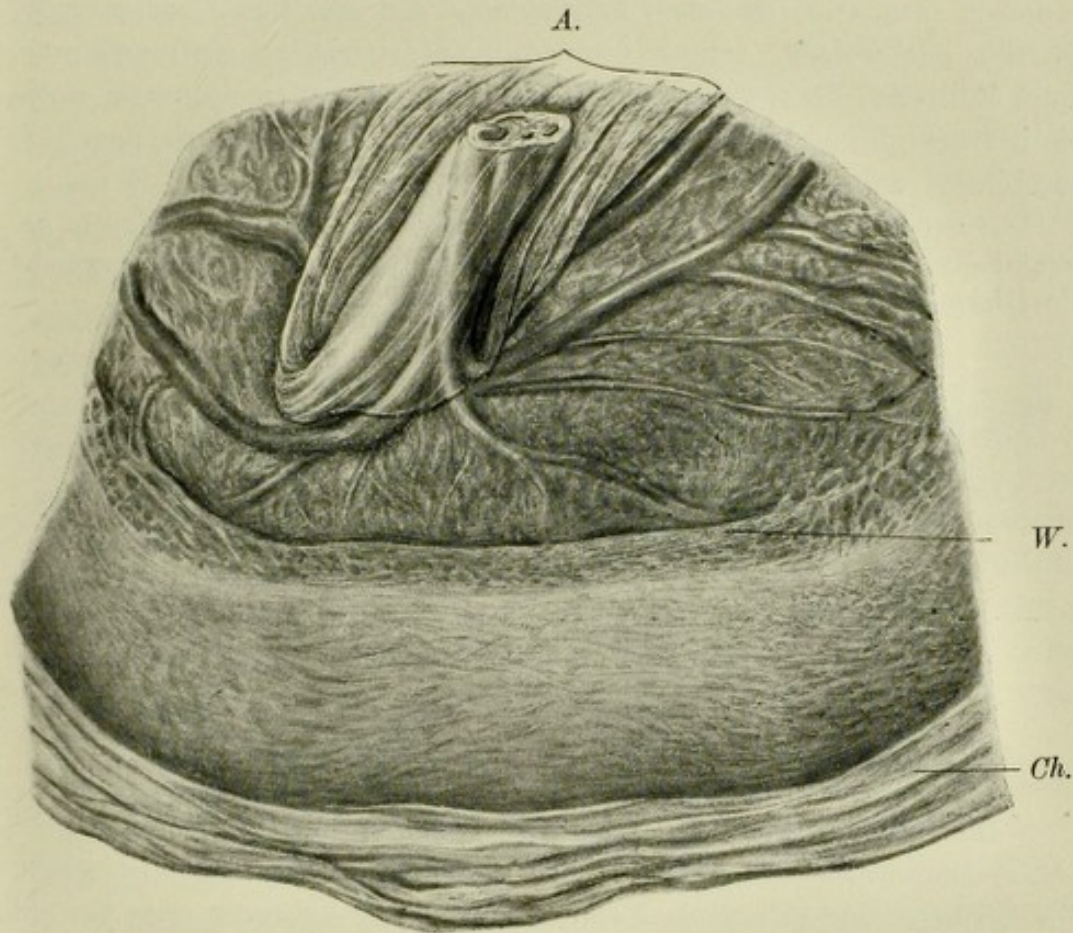


Fig. 200.

Placenta circumvallata. Natürl. Gr.

A. = Amnion, von der Placentaoberfläche abgelöst, soweit dies leicht möglich ist, und um den Nabelstrang zurückgeschlagen, *Ch.* = Chorion laeve, *W.* = Wall.

stellt einen Sack dar, dessen Inneres an der Nachgeburt durch einen oft unregelmäßigen oder dreistrahligen Riß, entsprechend dem unteren Eipol, durch den die Frucht ausgetreten ist, zugänglich ist. Ausgebreitet erscheint das Chorion als ziemlich dünne, relativ leicht zerreißliche Membran von graurötlicher oder gelbrötlicher Farbe, mit rauher Außenfläche, an der vielfach Blutcoagula und kleinere oder

centa spricht für einen geregelten Kreislauf in derselben; vergl. vorne pag. 234 Anm.

größere Reste der Decidua parietalis haften. Diese Reste sind teils weißlich, teils gelblich (wie verfettet aussehend, in Wirklichkeit aber meist hyalin degeneriert), teils rötlich, von Blut durchsetzt. Sie bestehen aus den erhalten gebliebenen Resten der Decidua compacta und aus mehr oder minder großen Fetzen der Spongiosa. Mikroskopisch (Fig. 165) läßt sich das ziemlich gut erhaltene Chorionbindegewebe nachweisen, ferner die hyalin degenerierten Zottenstämme, dann Zellreste, die wahrscheinlich vom Trophoblasten stammen, sowie die in Rückbildung begriffene Decidua, deren Bau bereits vorne, pag. 212, geschildert wurde.

Hyrtl beschreibt im Chorion laeve, nahe am Placentarrand, als gelegentlichen Befund arteriovenöse Anastomosen der fötalen Gefäße, welche die Dicke einer Stricknadel und mehr erreichen können.

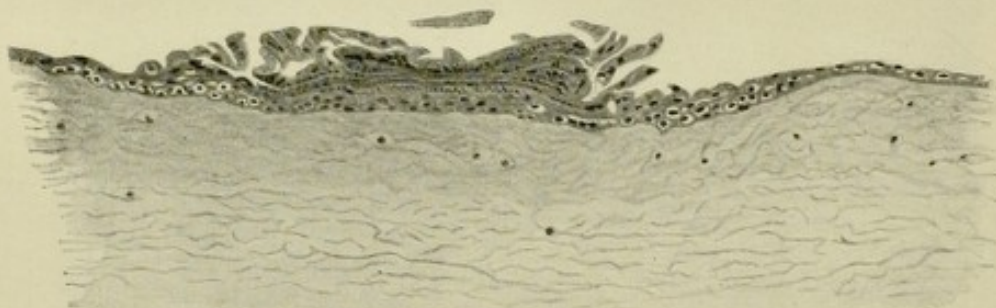


Fig. 201.

Amnionzotte von der reifen Nachgeburt des Menschen. Vergr. 100.

Das Amnion ist ringsum mit Placenta und Chorion verklebt und erscheint erst nach Ablösung von diesen (Fig. 200) als selbständige, durchsichtige und glänzende Membran. Nach der Ablösung zeigt sowohl die Innenfläche des Chorion als die Außenfläche des Amnion ein etwas faseriges Aussehen, von den Bindegewebssträngen herrührend, welche die beiden Membranen verbinden und bei der Trennung durchrissen werden müssen. Für das Amnion selbst bildet fibrilläres Bindegewebe die eigentliche Grundlage der Membran, die auf der Innenseite ein kubisches Epithel trägt (Fig. 164 u. 165). Eigene Gefäße besitzt das Amnion nicht. Im Amnionepithel finden sich, nach Lönnberg, häufig Fettkörner, die sich durch Osmiumsäure schwärzen lassen.

Selten finden sich im Amnionepithel, besonders im Bereich der Placenta, unregelmäßige, weißliche Wucherungen, wie sie bei Huftieren ein normaler Befund sind, die Amnionzotten (Fig. 201 und 205). Das Epithel verhornt in ihrem Bereich und desquamiert.

Die Verklebung des Amnion mit dem Chorion ist ein sekundärer

Vorgang. Ursprünglich sind der kleine Amnionsack und der große Chorionsack, wie im II. Abschnitt auseinandergesetzt wurde, durch die weite außerembryonale Leibeshöhle oder das Exocoelom getrennt. Doch wächst weiterhin das Amnion rascher als das Chorion, schon am Ende des zweiten Monates füllt es den Binnenraum des Chorions aus (Strahl) und verlötet sich mit ihm. (Vgl. pag. 36 und 87.)

Dem Amnionepithel fällt eine wichtige Aufgabe zu: die der Absonderung des Fruchtwassers (Amnionwasser; *Liquor amnii*). Ursprünglich hielt man das Fruchtwasser für das Ergebnis einer Transsudation aus den umgebenden Geweben oder für das Abscheidungsprodukt der kindlichen Nieren. Gegen die Transsudation spricht aber die Tatsache, daß das Amnionwasser gegen den im Amnionsack herrschenden Druck gebildet wird, und daß das Amnion selbst keine Gefäße enthält. Gegen die Excretionstheorie spricht die Tatsache, daß es früher als irgend ein embryonales Excretionsorgan da ist, ferner seine chemische Zusammensetzung und eine Reihe von physiologischen Versuchen über den Übergang harnfähiger Substanzen aus dem fötalen Kreislauf ins Fruchtwasser. (Kreidl und Mandl). Ausnahmsweise mag es vorkommen, daß der Fötus in späteren Stadien Harn in das Fruchtwasser entleert, für die Hauptmenge der Flüssigkeit bleibt aber nur die Annahme einer Bildung auf sekretorischem Wege übrig, und tatsächlich haben Mandl und Bondi am Amnionepithel histologisch Sekretionsbilder nachgewiesen.

Chemisch besteht das Fruchtwasser am Ende der Schwangerschaft hauptsächlich aus Wasser, mit einer geringen Beimengung von Eiweißstoffen und Salz. (Wargaftig). Auch Harnbestandteile enthält es in geringer Menge. Ferner kommen in ihm abgestoßene Epithelien und Haare vor, die vom Fötus zum Teil mit dem Fruchtwasser verschluckt werden und sich im Darminhalt (dem Meconium) wiederfinden. Die Menge des Fruchtwassers beträgt durchschnittlich etwa 1 Liter.

Die Nabelschnur, der Nabelstrang, *Funiculus umbilicalis*, ist ein vom Kinde zur Placenta verlaufender gedrehter Strang von etwa 50 cm Länge und 1½ cm Dicke. Er ist von weißer Farbe, mit dunkel durchschimmernden dicken Gefäßen und glatter, glänzender Oberfläche. Auf dem Querschnitt (Fig. 195) erkennt man drei Gefäße, zwei etwas engere, dickwandige Umbilicalarterien und eine weite Umbilicalvene, mit dünnerer Wand. Die Nabelschnur ist übrigens ein recht variables Gebilde. Ihre Länge kann fast gleich Null sein oder das Dreifache der normalen Länge, die ungefähr der Länge des Kindes entspricht, erreichen. Die Drehung erfolgt in der Mehrzahl der Fälle entgegen dem

Sinne des Uhrzeigers. Solche Nabelschnüre sind links gewunden; seltener, nach Neugebauer in ca. einem Viertel der Fälle, ist die Drehung umgekehrt. Nicht ganz selten fehlt die Drehung überhaupt, oder sie erfolgt in den einzelnen Abschnitten der Nabelschnur im entgegengesetzten Sinne. Auch die Zahl der Gefäße schwankt, wenn auch selten. So kommt gelegentlich nur eine Arterie vor.

Sehr auffallend sind die nicht seltenen Knoten der Nabelschnur. Sie werden als wahre und falsche Knoten unterschieden. Die ersteren entstehen dann, wenn die Nabelschnur im Uterus eine Schlinge gebildet hat, durch welche das Kind durchschlüpft, und die durch weitere Bewegungen des Kindes zugezogen wird. Sie werden nur sehr selten so fest geschürzt, daß sie die Blutbewegung in den Gefäßen hemmen. Die falschen Knoten (z. B. Fig. 180) entstehen durch stärkeres Längenwachstum der Arterien, so daß diese sich in Schleifen legen müssen und eine Verdickung der Nabelschnur darstellen.

Die Ursache der Drehung der Nabelschnur ist wohl im ungleichen Wachstum der beiden Arterien zu suchen, dieses aber ist auf die von Anfang an bestehenden kleinen Unterschiede im Durchmesser der beiden Arterien und die hieraus mit Rücksicht auf die Reibung an der Gefäßwand sich ergebenden Druckunterschiede in denselben zurückzuführen (Neugebauer). Offenbar unterbleibt die Drehung der Nabelschnur nur dann, wenn in der ersten Anlage die beiden Umbilicalarterien zufällig ganz genau gleich ausgebildet sind. Bei der Mehrzahl der Tiere ist die Schnur gleichfalls gedreht, aber weniger oft als beim Menschen, wo etwa 5—10 Umgänge die Regel bilden. (Neugebauer.) Der Embryo, der frei im Fruchtwasser schwimmt und in demselben fast schwerlos ist, macht passiv die beim Wachstum der Nabelschnur allmählich eintretenden Drehungen mit.

Das distale Ende der Nabelschnur haftet normalerweise an der Placenta, mehr oder weniger genau in der Mitte. (Fig. 195.) Doch ist auch eine mehr exzentrische Haftung nicht selten. (Fig. 202.) Ausnahmsweise verläuft der Nabelstrang nicht zur Placenta, sondern zum Chorion in größerer oder geringerer Entfernung vom Placentarrand. Die Gefäße verlaufen dann meist getrennt und auf Umwegen zur Placenta. Man spricht dann von *Insertio velamentosa* des Nabelstranges. Ihre Entstehung geht jedenfalls auf sehr frühe embryonale Vorgänge zurück. Normalerweise entwickelt sich nämlich die Embryonalanlage gegenüber der Decidua basalis (vergl. pag. 227). Entsteht sie aber aus irgendeinem Grunde nicht dort, sondern an einer anderen Stelle, vielleicht infolge zufälliger vorübergehend besonders guter Ernährung

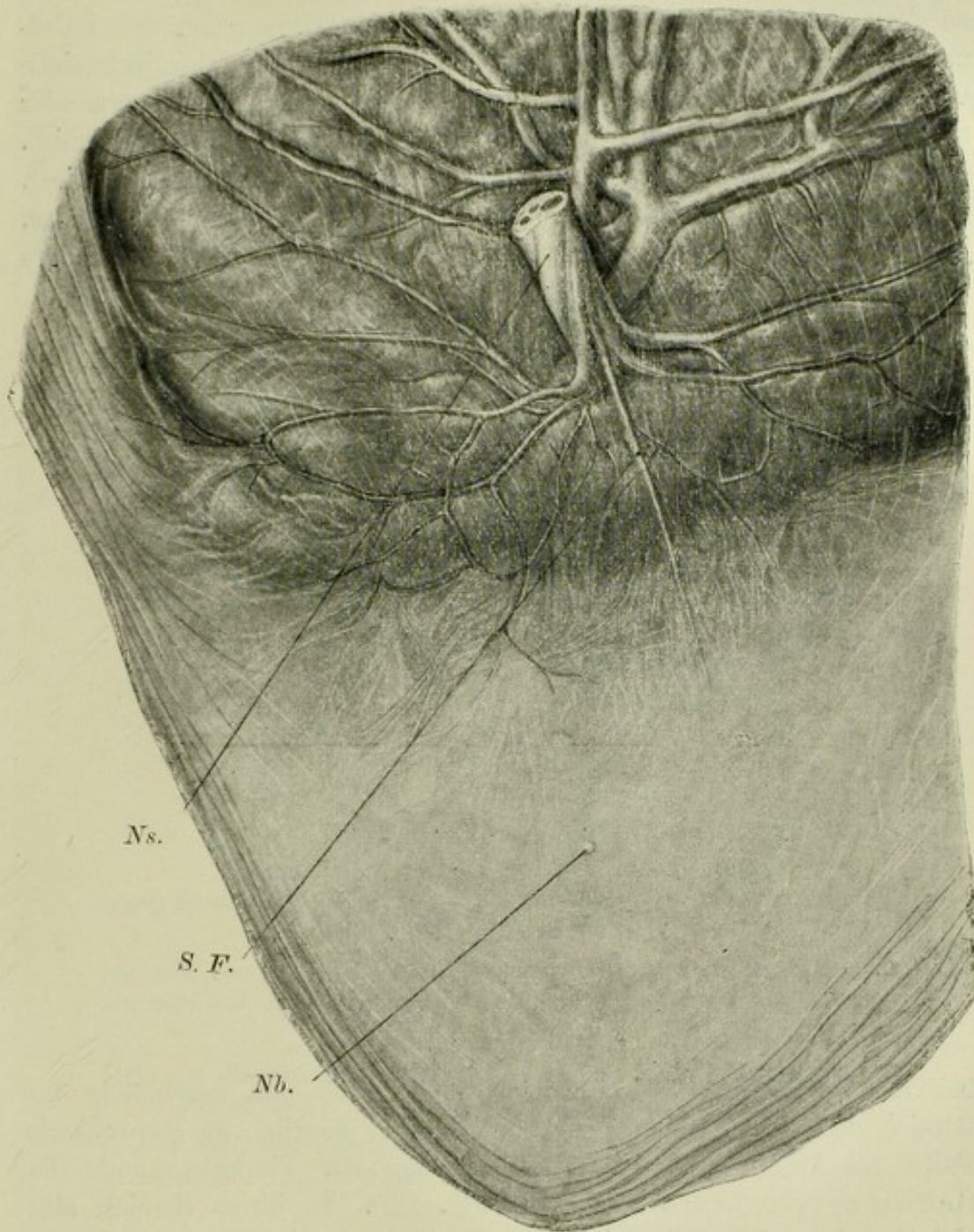


Fig. 202.

Reife Placenta vom Menschen mit dem Amnion. Natürl. Gr.

Nb. = Nabelbläschen, *Ns.* = Nabelstrang, *S. F.* = Schultzesche Amnionfalte.

eines andern Punktes der Eiperipherie (Embryotropie aus Extravasaten oder Nähe größerer mütterlicher Gefäße) oder infolge innerer Verschiebungen der Furchungszellen, so bildet sich der Haftstiel nicht an

der basalen Seite, und die Gefäße gelangen dann vom Haftstiel nicht direkt, sondern auf einem mehr oder weniger großen Umweg zu den Basalzotten. Dieser Zustand kann (bei abnorm tiefer Implantation, siehe vorne pag. 253) zur Bildung einer Reflex- oder Capsularisplacenta oder eben zur Insertio velamentosa führen (v. Franqué, Peters, d'Erchia).

Der Winkel, unter dem der Nabelstrang an der Placenta inseriert, schwankt zwischen 0 Grad und 90 Grad (Hyrtl) und ist um so größer, je näher der Mitte der Placenta die Insertionsstelle liegt. Besonders

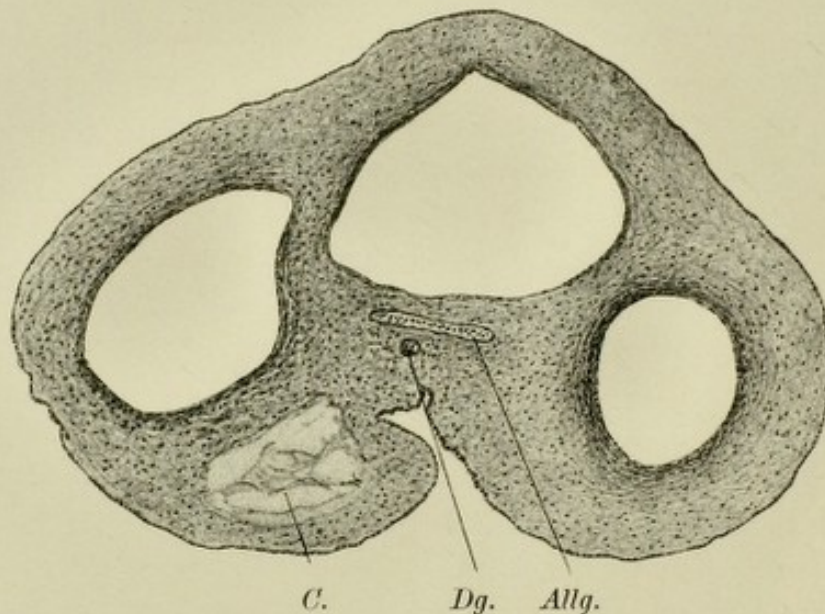


Fig. 203.

Nabelstrang eines Embryo von 47 mm Scheitel-Steißlänge im Querschnitt. Vergr. 50.

C. = Coelomrest, *Dg.* = Dottergang, *Allg.* = Allantoisgang. Von den großen Lumina ist das mittlere die Vene, die beiden seitlichen die Arterien.

bei mehr spitzwinkliger Insertion findet sich fast regelmäßig im Bereich des Winkels eine mehr oder weniger deutlich ausgesprochene Falte des Amnions, die vom Nabelstrang zur Placenta zieht, die Schultzesche Amnionfalte (Fig. 202). In ihrem Bereich läßt sich das Amnion relativ leicht vom Nabelstrang lösen. Sie verdankt ihre Entstehung dem Erhaltenbleiben des Dottersackes (siehe pag. 87 und 278) und fehlt, nach Lönnberg, am ehesten bei rechtwinkliger Insertion des Nabelstranges.

Mikroskopisch läßt sich auf der Oberfläche des Nabelstranges ein einschichtiges, kubisches oder abgeplattetes Epithel nachweisen, während das Amnion selbst nicht als gesonderte Membran zu er-

kennen ist. Selbst am Übergang des Nabelstranges in die Placenta haftet das Amnion noch in der Regel fest, die Grenze seiner Ablösbarkeit ist häufig durch eine gezackte, weiße Linie (Fig. 195), die durch Verdickung des Amnionepithels entsteht, markiert. Das Stroma des Nabelstranges besteht aus einer besonderen Gewebsart, dem Gallertgewebe oder der Whartonschen Sulze, die durch sternförmige, embryonale Bindegewebszellen, spärliche Bindegewebsfibrillen und weite, von

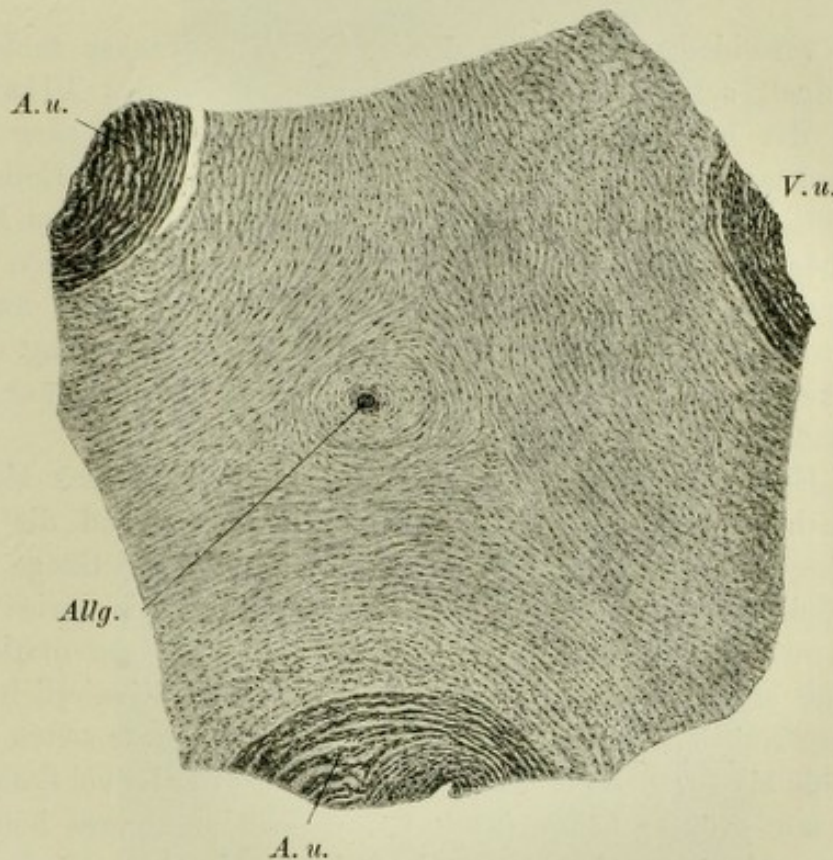


Fig. 204.

Zentrum des Querschnittes des Nabelstranges eines Embryo aus dem 4. Monat ($13\frac{1}{2}$ cm Scheitel-Steißlänge). Vergr. 30.

Die Whartonsche Sulze ist konzentrisch geschichtet, *A. u.*, *V. u.* = Umbilicalgefäße, *Allg.* = Allantoisgang. Der Dottergang ist verschwunden.

Flüssigkeit erfüllte Interzellularräume charakterisiert ist. Am Rande und in der Umgebung der Gefäße zeigt dieses Gewebe eine konzentrisch lamelläre Schichtung (Fig. 204).

Die Umbilicalgefäße, besonders die Arterien, weisen innerhalb der Ringmuskelschicht dicke, längsverlaufende Muskelbündel auf. Sie haben für den Verschluß der Gefäße, nach der Durchtrennung des Nabelstranges nach der Geburt, Bedeutung. Die Längsbündel springen dann

bei ihrer Kontraktion polsterartig in das Gefäßlumen vor, verengern dasselbe und erleichtern der sich kontrahierenden Ringmuskelschichte den Verschluß. Histologisch ist die Muskulatur der Nabelgefäße durch weite Intercellularräume und durch sehr deutliche, dazwischen liegende, leimgebende Fibrillen ausgezeichnet. (Schaffer.) Lymphgefäße fehlen beim Menschen, ebenso wie in der Placenta selbst. Zwischen den Zellen des Nabelstrangepithels sind durch Köster Stomata beschrieben worden.

An verschiedenen Stellen des reifen Nabelstranges finden sich in individuell sehr schwankendem Ausmaße Reste des Allantoisganges, der beim Menschen nur als Leitgebilde für seine Gefäße von Bedeutung ist und seine Rolle schon in sehr frühen Embryonalstadien ausgespielt hat. Diese Reste erscheinen als dünne Epithelstränge oder Epithelperlen, oft mit deutlich degenerierenden Zellen, von einigen konzentrischen Lamellen Whartonscher Sulze umgeben. Der zweite epitheliale Gang, den der Nabelstrang am Anfang enthält, der Dottergang, ist bis zur Reife des Kindes wohl immer restlos verschwunden.

Bei Embryonen bis zum Anfang des dritten Monates sind fast immer noch Reste des Nabelstrangcoeloms (pag. 87) und die beiden Epithelgänge nachzuweisen (Fig. 203), doch sind diese Gänge bereits plattgedrückt oder unregelmäßig begrenzt und streckenweise obliteriert. Ferner sind oft Teilstücke der Vasa omphalo-mesenterica, die selbst Blut enthalten können, aber nicht mehr kontinuierlich durch den ganzen Nabelstrang verfolgbar sind, auffindbar. Sehr selten bleiben diese Gefäße bis zur Reife erhalten. Der Allantoisgang ist bei Embryonen bis ca. 8 mm größter Länge (nach Löwy) noch durchwegs hohl, aber schon von sehr wechselndem Durchmesser. Bei 9 mm Länge finden sich schon solide Strecken am placentaren Ende, bei 14 mm Länge kommen schon Unterbrechungen der Kontinuität vor. Der Dottergang wird noch viel früher unterbrochen. Andererseits sind z. B. noch im 4. Monat (Fig. 204) deutliche Allantoisreste mit Lumen und kubischem Epithel in der Nähe des Embryo nachweisbar. Gewöhnlich liegen diese Reste zentral, gelegentlich aber auch an der Peripherie. Übrigens können selbst in der reifen Nabelschnur Windungen und seitliche Ausbuchtungen des Allantoisrestes vorkommen. (Suchannek.)

Der Dottersack oder das Nabelbläschen, *Vesicula umbilicalis*, ist ein konstanter Bestandteil der reifen Nachgeburt, der sich aber durch seine Kleinheit und sein unscheinbares Aussehen der Beobachtung leicht entzieht. Er liegt zwischen Chorion und

Amnion, aber ohne daß sich eine bestimmte Gesetzmäßigkeit für seine Lokalisation aufstellen ließe. (Fig. 181, 202 u. 205.) Bei der Trennung

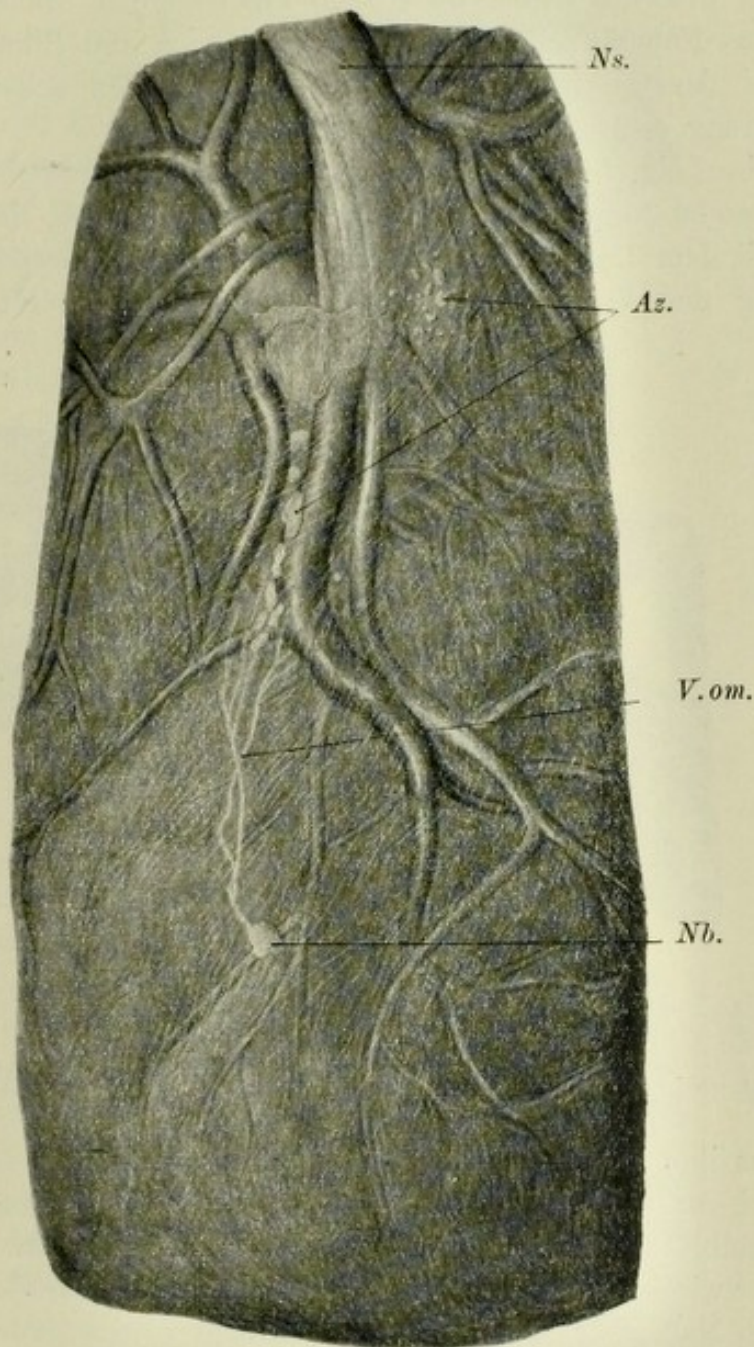


Fig. 205.

Reife Placenta von Menschen mit dem Amnion. Nat. Gr.

Az. = Amnionzotten (Varietät), *Nb.* = Nabelbläschen, *Ns.* = Nabelstrang, *V.om.* = Vasa omphalomesenterica (Varietät).

der beiden Membranen bleibt er an der einen oder anderen haften. Die Stelle seines Vorkommens hat Lönnerberg an 200 reifen Placenten unter-

sucht und findet ihn 31 mal im Bereich der Placenta, 9 mal dicht am Rand derselben und 160 mal im Bereich des Chorion laeve, selbst an dem der Placenta entgegengesetzten Pol desselben. In solchen Fällen kann das Nabelbläschen auch in den Bereich des Eihautrisses fallen und bei der Geburt verloren gehen. Sehr selten scheint es in den Nabelstrang selbst aufgenommen zu werden.

Ein Leitgebilde zur Aufsuchung des Nabelbläschens stellt die Schultzesche Amnionfalte dar. Sie entsteht dadurch, daß der Dottersack mit dem Dottergang und den Vasa omphalo-mesenterica die Anlagerung und Verschmelzung des Amnion mit dem Bauchstiel, resp.

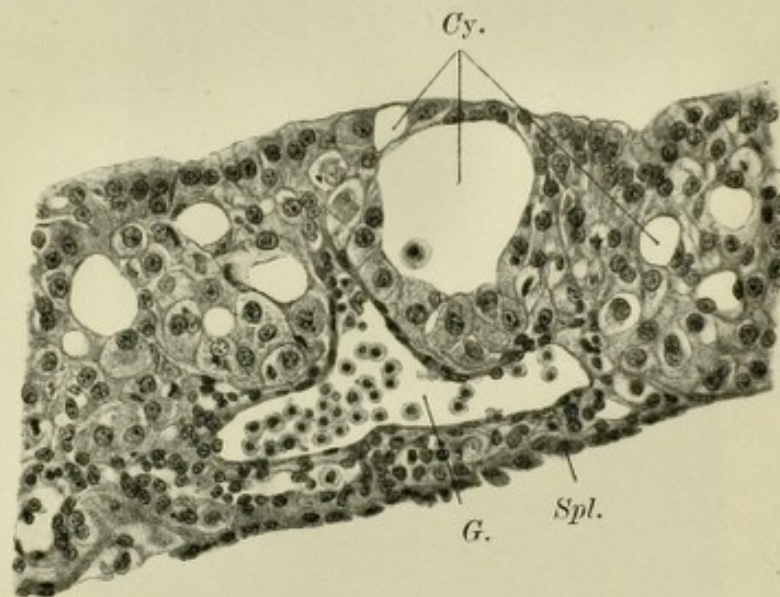


Fig. 206.

Wand des Dottersackes eines menschlichen Embryo von 9 mm
gr. Lg. Vergr. 300.

Cy. = intraepitheliale Cysten, *G.* = Gefäß, *Spl.* = Splanchnopleura.

dem aus ihm hervorgegangenen Nabelstrang verhindert oder verzögert. (Vgl. Schema Tafel V, Fig. 36.) Doch ist die Falte nur selten direkt gegen das Nabelbläschen gerichtet; es kommen immer noch Abweichungen bis zu 90° zwischen der Richtung der Falte und der eines Meridians, der vom Nabelstrang zum Bläschen gezogen wird, vor. (Lönnerberg.) Die Variabilität der Lage des Bläschens erklärt sich aus der Weite des Exocoeloms, in dem das Bläschen in jungen Stadien liegt, aus der Länge des Dotterganges dieser Stadien und aus der Verziehung des Bläschens infolge frühzeitiger Anwachsung an irgendeiner Stelle des Chorion.

Makroskopisch stellt sich das Nabelbläschen als rundes oder ovales, selten unregelmäßiges, meist weißliches oder gelbliches Körper-

chen dar, dessen Durchmesser zwischen 1 und 5 mm liegt; doch kommen auch größere und noch wesentlich kleinere Nabelbläschen vor. Die Bezeichnung als Bläschen ist übrigens nur in den seltensten Fällen gerechtfertigt, meist ist es ein solides Körperchen. Es besteht mikroskopisch aus einer mesodermalen Hülle, von demselben Bau wie Chorion- und Amnionmesoderm, und aus einem entodermalen Kern, in dem aber Zellen meist nicht mehr nachweisbar sind. Der Inhalt besteht nur aus einer scholligen Detritusmasse, die aus fettähnlichen, feinkörnigen Stücken, Eiweißresten und kohlensaurem Kalk besteht. (Lönnberg.) Reste des Ductus omphalo-entericus und der Vasa omphalomesenterica sind in der Nähe des Bläschens hie und da zu sehen (Fig. 205).

Der Dottersack zeigt am Anfang der Entwicklung progressive Bildungstendenz. Blut und Gefäße des Eies treten zuerst auf seiner Oberfläche im Mesoderm auf (Schema Tafel IV, Fig. 33); auch später noch ist er beim Menschen und den Säugetieren eine Stätte der Blutbildung. Dementsprechend ist er im ersten Monat reich vascularisiert (Fig. 207). Aber auch sein Epithel bildet, nach Graf Spee, drüsenähnliche Einstülpungen. In dem Fall, von dem Fig. 206 u. 207 stammt, fehlten Einstülpungen des vielschichtig gewordenen Epithels in das Mesoderm; im Epithel waren weite intraepitheliale Hohlräume oder Cysten

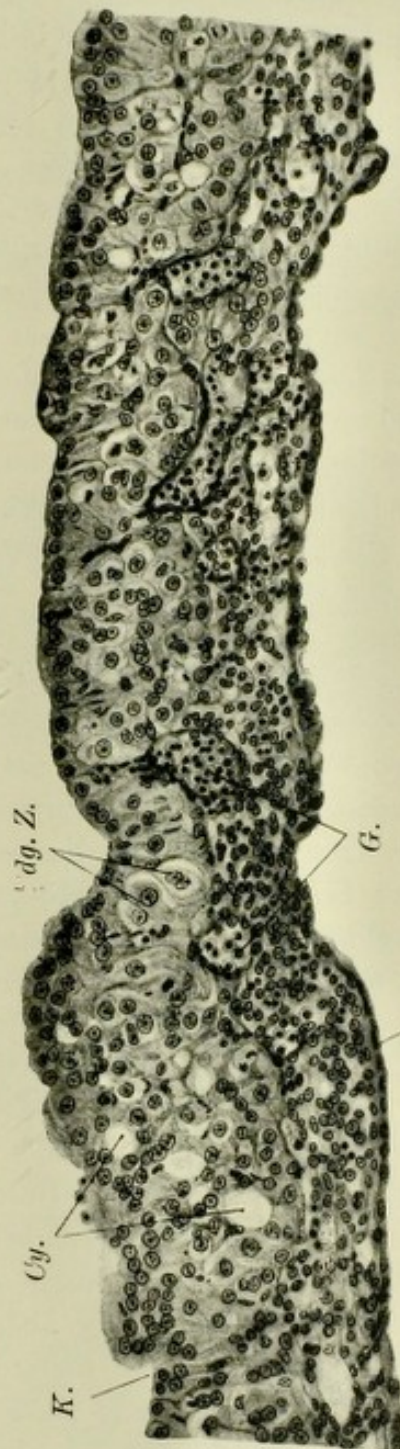


Fig. 207.

Von demselben Objekt wie Fig. 206, Vergr. 200.

Spl. K. = Eingang in eine seichte Krypte, *dg. Z.* = degenerierende Zellen. Die übrigen Bezeichnungen wie in voriger Figur.

entwickelt, die keine Verbindung mit dem Lumen des Dottersackes besaßen. Auch hier scheinen die Cysten durch Degeneration von Zellen entstanden zu sein (vgl. Fig. 206). Das Epithel wird später platt, mit fettähnlichen Einschlüssen (O. Schultze); schließlich geht es zugrunde. Der Inhalt ist nach Schultze bei Embryonen des ersten Monates oft dickflüssig, später dünnflüssig und klar, bis er in späterer Schwangerschaftszeit wieder eingedickt wird.

Graf Spee beschreibt für junge Stadien im Epithel Riesenzellen, die er zur Blutbildung in Beziehung bringt. Nach Meyer dringen etwa am Ende des ersten Monates Entodermsprossen in das Mesoderm des Dottersackes vor; dieselben können hohl oder solid sein und ein selbständiges Lumen bekommen oder selbst sich vom Epithel vollständig ablösen und frei im Mesoderm liegen. Die Lumina der Schläuche sollen durch Zelldegeneration entstehen. Nach Jordan münden alle Schläuche in den Sack ein; beide letztgenannten Autoren beschreiben das Epithel als einschichtig. Doch betonen beide die große Variabilität der Befunde.

9. Der Uterus post partum.

An die Ausstoßung der Nachgeburt schließt sich das Wochenbett oder Puerperium. Im Verlaufe desselben kehrt der Uterus wieder zu seiner normalen Beschaffenheit zurück¹⁾.

Da die Trennungsebene zwischen Nachgeburt und Uterus durch die spongiöse Schichte der Decidua geht, werden bei der Geburt die in der Spongiosa vorhandenen schmalen Drüsensepta durchrissen, die zahlreichen flachen Drüsenräume derselben eröffnet. Die Placentarstelle unterscheidet sich dabei nicht wesentlich von der übrigen Uteruswand, nur scheint im Bereiche der letzteren mehr Spongiosa erhalten zu bleiben als im Placentarbereich. Zu nennenswerter Blutung aus den eröffneten Gefäßen kommt es nur solange, als der Uterus nicht vollständig kontrahiert ist. Durch die Kontraktion werden schon in der Muscularis die Gefäße komprimiert, und auch in der Mucosa werden die Wände durch die starke Zusammenschiebung der Mucosa infolge Oberflächenverkleinerung aneinander gelegt. So kommt es, daß nach der Geburt nur sehr wenig Blut, hauptsächlich aus kleineren Gefäßen, dafür aber in etwas größerer Menge Blutserum aus den eröffneten Gewebsspalten entleert wird.

¹⁾ Folgende Darstellung beruht hauptsächlich auf der Arbeit von Wormser. (Die Regeneration der Uterusschleimhaut nach der Geburt. Archiv f. Gynäk. Bd. 69, 1903.) Über puerperale Uteri bei Tieren vgl.

Die Innenfläche des puerperalen Uterus bildet zunächst eine große Wundfläche, und dieses Verhalten im Verein mit dem eiweißhaltigen flüssigen Transsudat der Schleimhaut und nekrotischen Gewebsresten als Nährboden erklärt die Leichtigkeit, mit der Bakterien, die in das Uterus-Cavum gelangt sind, sich ansiedeln und weiter ins Gewebe vordringen können, erklärt die große Häufigkeit des Wochenbettfiebers beim Menschen, namentlich in der vorantiseptischen Zeit, wo auf den Gebärkliniken kaum eine Frau durch das Wochenbett ohne Fieber kam und die Sterblichkeit in manchen Jahren bis auf ein Drittel der Fälle stieg. Doch ist diese Wundfläche nicht von jeglichem

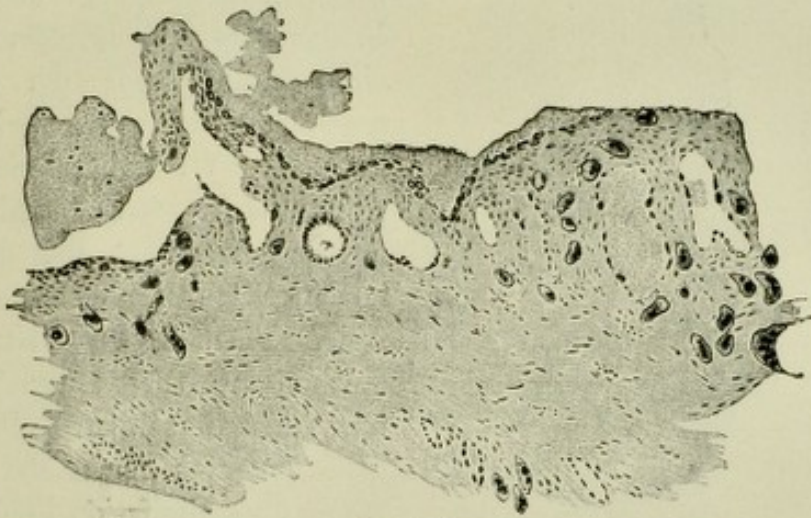


Fig. 208.

Placentarstelle $3\frac{1}{2}$ Std. post partum. Eröffnete und zur Oberfläche gewordene Drüsenräume. Riesenzellen. (Nach Wormser.)

Epithel entblößt; im Fundus der Drüsen findet sich noch wohlerhaltenes Epithel, wenn es auch aus den höheren Abschnitten derselben nahezu verschwunden ist. (Fig. 208.) Von diesem Epithel des Drüsenfundus und dem zwischen den Drüsen gelegenen Stroma geht die Regeneration der Schleimhaut aus. (Fig. 209.) Da aber nur an wenigen Stellen die Trennungsebene sofort bis an die tiefste Drüsenschicht herangerückt ist, die oberflächlichen Lagen der Spongiosa zur Regeneration nicht geeignet sind und an manchen Stellen der Decidua parietalis auch mehr oder weniger große Reste der kompakten Schicht noch hängen geblieben sind, so muß erst das unbrauchbare Gewebe auf dem Wege der Coagulations-

die Literaturangaben für Carnivora, Rodentia, Insectivora und Simiac. — Vgl. ferner H. Strahl, der Uterus post partum. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, 15. Bd. pro 1905, Wiesbaden 1906.

nekrose zugrunde gehen und abgestoßen werden. Diese größeren oder kleineren Gewebstrümmer und Fetzen mischen sich dem aus der Schleimhaut dringenden Blutserum und den spärlichen Blutergüssen bei und werden als Lochien oder Lochialsekret aus dem Genitale entfernt.

Die Nekrose der oberflächlichen Spongiosaanteile, die als weißlich-gelbe Schicht der Innenfläche des Uterus aufliegen, haben wohl zu der häufig verfochtenen Anschauung geführt, daß die Trennung nicht in der Spongiosa, sondern in der Compacta erfolge, und daß eine dünne Lage der letzteren regelmäßig zurückbleibe. In bezug auf die Wiederherstellung der Epithelfläche hat Langhans die Meinung vertreten, daß eigentlich nach der Geburt bloß die schmalen freien Flächen der Drüsensepta epithellos seien, während die Seitenwände derselben Epithel tragen, das sich nach der Geburt rasch über die freien Flächen hinwegschiebe. Doch kann diesem Epithel kaum eine wesentliche Bedeutung für die Regeneration der Schleimhaut zugesprochen werden.

Die Demarkationslinie zwischen der nekrotischen und der erhalten bleibenden Schicht „benützt die basalen Flächen aller in ihrer Nähe befindlichen Drüsenräume, welche dadurch zur späteren Oberfläche werden“. (Wormser.) Diese



Fig. 209.

6. Tag des Puerperiums. Drüse aus der spongiösen Schicht. Unten Zylinderepithel, oben ganz plattes Epithel; am Übergang links 2 Zellen mit großen, ganz dunklen Kernen (Megakaryocyten, Pyknose). Nach Wormser.

Linie ist am zweiten Tage nach der Geburt schon ausgesprochen. Nach Abstoßung des nekrotischen Teiles, die am fünften Tage beginnt, aber doch erst zehn bis zwölf Tage nach der Geburt überall beendet ist (vgl. Fig. 210), wird die Brücke zwischen zwei Drüsenräumen vom Drüsenepithel „durch seitliches Verschieben, durch Abplattung und auch durch amitotische Vermehrung“ gedeckt.

Mitosen scheinen in den ersten Wochen des Puerperiums in den Epithelzellen gänzlich zu fehlen. Aus der Tiefe rückt gleichfalls Epithelmateriale, das auf dem Wege der Amitose gebildet wird, nach; es entstehen mehrschichtige Epithelzonen, an vielen Punkten unterbleibt auch die

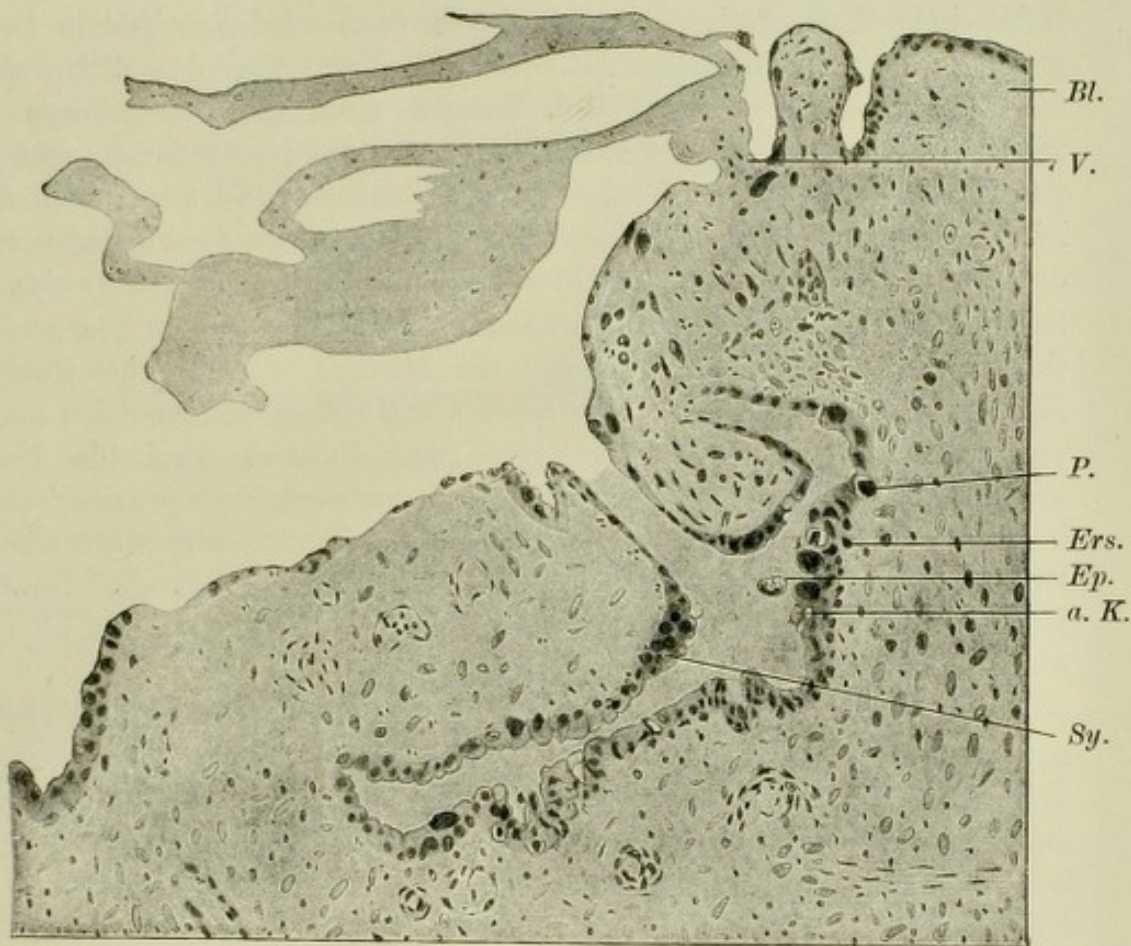


Fig. 210.

Uterusschleimhaut vom 11. Tag des Puerperiums. Noch nicht ganz hergestellte Oberfläche. Epitheldegeneration. (Nach Wormser.)

a. K. = abgestorbener Kern, seinen Inhalt nach außen entleerend, *Bl.* = Bluterguß, *Ep.* = abgestorbene Epithelzelle, *Ers.* = „Ersatzzelle“, *P.* = „Pyknose“, *Sy.* = Stelle mit syncytialer Anordnung der Kerne, *V.* = Verbindungsstelle der nekrotischen Oberfläche mit der Schleimhaut.

Teilung der Protoplasmakörper, und so gehen aus dem Uterusepithel in größerer Menge auch vielkernige Protoplasmamassen hervor. Neben den Regenerationserscheinungen kommen am Epithel überall auch Degenerationen vor; Vacuolenbildung, Kernschrumpfung und Zerfall, Auflösung von Kern und Zelle ist vielfach an der Oberfläche zu finden,

so daß fortlaufend neue Epithelzellen nachrücken müssen (Fig. 210). Vielleicht bleiben schließlich nur diejenigen Zellen erhalten, die in späteren Stadien des Puerperiums durch Karyokinese neu gebildet wurden. Leukocyten wandern in ziemlich großen Mengen durch die Schleimhaut hindurch. Die Deciduazellen machen nahe der Demarkationslinie einen degenerativen Prozeß durch (wahrscheinlich fettige Degeneration), wobei die Bindegewebssäserchen zwischen den Zellen als leeres Maschenwerk übrig bleiben. Wormser bezeichnet diesen Vorgang als areoläre Degeneration der Decidua und läßt diese Maschen später von der Tiefe aus durch neugebildete Stromazellen wieder ausfüllen. Die tieferen Schichten bilden ihre Deciduazellen und die Vorstufen zu denselben wieder zurück. Die Riesenzellen, die noch in der Decidua basalis vorhanden sind, gehen successive zugrunde, ohne zur Regeneration etwas beigetragen zu haben, ein Moment, das für ihre fötale Abstammung spricht (pag. 255). Stroma und Drüsen strecken sich nun und wachsen gegen das Uteruslumen vor; in etwa zwei bis drei Wochen ist die Regeneration der Schleimhaut, wenigstens provisorisch, insoweit vollendet, als wieder deutliches Stroma und schlauchförmige Drüsen, sowie ein kontinuierlicher Epithelüberzug vorhanden sind. Degenerations- und Regenerationsvorgänge am Epithel dauern allerdings noch bis über diese Zeit hinaus.

Die Cervicalschleimhaut, die während der Gravidität eine gewisse Auflockerung und seröse Durchtränkung, sowie Vermehrung der lebhaft sezernierenden Drüsen erfahren hat, zeigt nach der Geburt eine Zone von Blutungen dicht unter der Schleimhaut, wohl durch das Geburtstrauma hervorgerufen. Das Oberflächenepithel ist kontinuierlich hoch zylindrisch. Leukocyten wandern in großer Menge durch die Schleimhaut und mengen sich dem Lochialsekret bei.

Die *Muscularis uteri* erfährt im Laufe der Gravidität eine sehr bedeutende Massenzunahme; teils werden neue Muskelfasern durch Teilung gebildet (Hypertrophie der Muskulatur), teils die einzelnen Fasern selbst vergrößert, bis auf das Elffache ihrer Länge und das Fünffache ihrer Breite (Hyperplasie der einzelnen Fasern). Die Länge der Fasern steigt im sechsten Monat bis auf 560 *mm*, die Breite bis auf 13 *mm*. (Kölliker.) Die Gesamtmasse der Muskulatur steigt etwa auf das Vierundzwanzigfache. Nach der Geburt wird die *Muscularis* fast zur Gänze auf den früheren Stand wieder rückgebildet, hauptsächlich durch Zusammenziehung und Verkleinerung der Muskelfasern, vielleicht auch durch vollständige Auflösung eines Teiles derselben. (v. Ebner.) Das Volumen des vaginalen Uterus wird nach einer Geburt

übrigens nicht vollständig wieder erreicht; der einmal gravid gewesene Uterus bleibt immer etwas vergrößert. Aber nach neuerlichen Graviditäten kehrt der Uterus wieder auf dieselbe Größe zurück, wie nach der ersten Gravidität, von kleinen Schwankungen nach oben und unten abgesehen.

Der peritoneale Überzug des Uterus wird im Laufe der Gravidität gleichfalls verdickt, und auf demselben kommen ebenso wie in der Umgebung des Uterus da und dort deciduaähnliche Wucherungen vor. (Schmorl.) Auch in der Albuginea des Eierstockes finden sich ähnliche Wucherungen. (Lindenthal.) Reste dieser Wucherungen bleiben noch einige Zeit nach der Gravidität nachweisbar.

Literatur über menschliche Placentation.

Ein möglichst vollständiges, vom Verfasser durchgesehenes Literaturverzeichnis findet sich in der von F. Keibel und C. Elze herausgegebenen Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Menschen, Jena 1908¹⁾. Hier sollen nur die wichtigsten und die im Text zitierten Arbeiten angeführt werden. Vgl. übrigens auch die Titel am Schlusse der Einleitung zur Placentationslehre (pag. 104).

Ahlfeld, F., Über die Zotten des Amnion. Archiv f. Gynäk., Bd. 6, 1874.

— Zur Genese der Amnionzotten. Ibid., Bd. 7, 1875.

Beneke, Ein sehr junges menschliches Ei. Deutsche med. Wochenschrift, Jahrg. 30, 1904, oder Monatsschr. f. Geb. u. Gyn., Bd. 19, 1904.

Bloch, Über den Bau der menschlichen Placenta. Beitr. z. path. Anat., Bd. 4, 1889.

Bondi, J., Zur Histogenese des Amnionepithels. Zentralbl. f. Gynäk., Jahrg. 29, 1905.

Bonnet, R., Über Syncytien, Plasmodien und Symplasma in der Placenta der Säugetiere und des Menschen. Monatsschr. f. Geb. u. Gyn., Bd. 18, 1903.

Bucura, C., Über den physiologischen Verschuß der Nabelarterien und über das Vorkommen von Längsmuskulatur in den Arterien des weiblichen Genitales. Zentralbl. f. Gynäk., Jahrg. 27, 1903.

¹⁾ Das Verzeichnis zerfällt in folgende Abteilungen: a) Stoffwechsel zwischen Mutter und Frucht; Herkunft der Amnionflüssigkeit. b) Frühe Stadien der Placentation; Chorion; Amnion; Allantois. c) Die Placenta. d) Besondere Placentarformen; Placenta praevia. e) Der Uterus in seinen Beziehungen zur Placentation. f) Der Nabelstrang und der Dottersack. g) Ektopische Schwangerschaft. h) Pathologie der Placenta und der Eihäute. i) Ovulation und Menstruation. k) Das Corpus luteum. l) Veränderungen an anderen Organen während der Schwangerschaft.

- Bucura C., Über Nerven in der Nabelschnur und in der Placenta. Zeitschr. f. Heilkunde, Bd. 28, 1907. (Nerven fehlen.)
- Budde, M., Anatomische Untersuchungen über die Zirkularvene der Placenta, Sinus circularis, Meckelscher Blutleiter. Dissert. Marburg, 1907.
- Bumm, E., Über Uteroplacentargefäße. Archiv f. Gynäk. Bd. 35, 1889.
— Über die Entwicklung des mütterlichen Blutkreislaufes in der menschlichen Placenta. Archiv f. Gynäk., Bd. 43, 1893.
- Cova, E., Über ein menschliches Ei der zweiten Woche. Archiv f. Gynäk., Bd. 83, 1907.
- Franqué, O. v., Die Entstehung der velamentösen Insertion der Nabelschnur. Zentralbl. f. Gynäk., 1901.
- Frassi, L., Über ein junges menschliches Ei in situ. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 70, 1907, und 71, 1908.
- Freund, H. W., und Hitschmann, F., Geburtsstörungen durch verzögerten Abgang der Nachgeburt. v. Winckels Handb. d. Geburtshilfe, Bd. II, 1905. (Placenta accreta.)
- Friole, H., Beitrag zum Studium der menschlichen Placentation. Beiträge z. Geburtsh. u. Gynäk., Bd. 9, 1904, auch Dissert. Basel.
- Giese, H., Histologische Untersuchungen über den weißen Infarkt der Placenta. Dissert. Halle, 1905.
- Guicciardi, G., Contributo allo studio dell'infarto bianco della superficie fetale della placenta. Ann. di Ostet. e Ginecol. 1897.
— A proposito di un uovo umano dell'età di ca. 19 giorni. Ann. di Ostet. e Ginecol. Anno 24, 1902.
- Happe, H., Beobachtungen an Eihäuten junger menschlicher Eier. Anat. Hefte, Bd. 32, 1906.
- Henneberg, B., Beiträge zur feineren Struktur, Entwicklungsgeschichte und Physiologie der Umbilicalgefäße des Menschen. Anat. Hefte, Bd. 19, 1902.
- Herff, O. v., Beiträge zur Lehre von der Placenta und von den mütterlichen Eihüllen. Zeitschr. f. Geb. u. Gyn., Bd. 35, 1896, und Bd. 36, 1897.
- Hitschmann, F., Demonstrationen (Placenta circumvallata). Verhandl. Deutsche Ges. f. Gynäk., 1903.
— Die Deportation der Zotten und ihre Bedeutung. Zeitschr. f. Geb. u. Gyn., Bd. 53, 1904.
- Hitschmann, F. und Lindenthal, O., Über das Wachstum der Placenta. Zentralbl. f. Gynäk., 1902.
— — Über die Haftung des Eies an atypischem Orte. Ibid., 1903.
— — Der weiße Infarkt der Placenta. Archiv f. Gynäk., Bd. 69, 1903.
- Hofbauer, S., Grundzüge einer Biologie der menschlichen Placenta mit besonderer Berücksichtigung der Fragen der fötalen Ernährung. Wien u. Leipzig, 1905. (Literatur.)
— Die menschliche Placenta als Assimilationsorgan. 1907.

- Hofmeier, M., Referat über Placenta praevia. Verhandl. Deutsche Ges. f. Gynäk., Bd. 7, 1897.
- Die menschliche Placenta. Wiesbaden, 1890.
- Holl, M., Über die Blutgefäße der menschlichen Nachgeburt. Sitz-Ber. k. Akad. Wiss., Wien, Bd. 83, 1881.
- Holzappel, K., Über den Placentarsitz. Beiträge z. Geburtsh. u. Gynäk., Bd. 1, 1898.
- Hyrthl, J., Die Blutgefäße der menschlichen Nachgeburt in normalen und abnormen Verhältnissen. Wien, 1870.
- Jordan, H. E., The histology of the yolk-sac of or 92 mm human embryo. Anat. Anzeiger, Bd. 31, 1907.
- Kastschenko, N., Das menschliche Chorionepithel und dessen Rolle bei der Histogenese der Placenta. Archiv f. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1885.
- Kehrer, E., Der placentare Stoffaustausch in seiner physiologischen und pathologischen Bedeutung. Würzburger Abhandlg., Bd. 7, Heft 2/3, 1907. (Literatur.)
- Klein, G., Mikroskopisches Verhalten der Uteroplacentargefäße. In: Hofmeier, Die menschliche Placenta. Wiesbaden, 1890.
- Zur Entstehung der Placenta marginata und succenturiata. Ebendort.
- Kollmann, J., Kreislauf der Placenta, Chorionzotten und Telegonie. Zeitschr. f. Biologie, Bd. 42, 1902.
- Langhans, Th., Zur Kenntnis der menschlichen Placenta. Archiv f. Gynäk., Bd. 1, 1870.
- Untersuchungen über die menschliche Placenta. Archiv f. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1877.
- Über die Zellschicht des menschlichen Chorion. Festschr. f. Henle, Beiträge z. Anat. u. Embryol., Bonn, 1882.
- Syncytium und Zellschicht. Beiträge z. Geburtsh. u. Gynäk., Bd. 5, 1901.
- Leopold, G., Uterus und Kind. Mit Atlas. Leipzig, 1897.
- Über ein sehr junges menschliches Ei in situ. Leipzig, 1906.
- Lönnberg, J., Studien über das Nabelbläschen an der Nachgeburt des ausgetragenen Kindes. Stockholm, 1901. (Literatur.)
- Mandl, L., Histologische Untersuchungen über die sekretorische Tätigkeit des Amnionepithels. Zeitschr. f. Geb. u. Gyn., Bd. 54, 1905.
- Weitere Beiträge zur Kenntnis der sekretorischen Tätigkeit des Amnionepithels. Ebenda Bd. 58, 1906.
- Marchand, F., Beobachtungen an jungen menschlichen Eiern. Anat. Hefte, Bd. 21, 1903.
- Beitrag zur Kenntnis der normalen und pathologischen Histologie der Decidua. Archiv f. Gynäk., Bd. 72, 1904.
- Merttens, J., Beiträge zur normalen und pathologischen Anatomie der menschlichen Placenta. Zeitschr. f. Geb. u. Gyn., Bd. 30, 1894, und Bd. 31, 1895.

- Meyer, A. W., On the structure of the human umbilical vesicle. Amer. Journal of Anatomy, Vol. 3, 1904.
- Minot, Ch. S., Uterus and Embryo. Journal of Morphology, Vol. 2, 1889. (Literatur.)
- The implantation of the human ovum in the uterus. New-York med. Journ., Vol. 80, 1904.
- Neugebauer, L. A., Morphologie der menschlichen Nabelschnur. Breslau, 1858.
- Nitabuch, R., Beiträge zur Kenntnis der menschlichen Placenta. Dissert. Bern, 1887.
- Peters, H., Über die Einbettung des menschlichen Eies und das früheste bisher bekannte menschliche Placentationsstadium. Leipzig u. Wien, 1899. (Literatur.)
- Zum Kapitel: Langhanssche Zellschicht. Zentralbl. f. Gynäk., 1900.
- Beitrag zur Kasuistik der Vasa praevia und Gedanken zur Theorie der Insertio velamentosa. Monatsschr. f. Geb. u. Gynäk., Bd. 13, 1901.
- Pfannenstiel, J., Die ersten Veränderungen der Gebärmutter infolge der Schwangerschaft. — Die Einbettung des Eies. — Die Bildung der Placenta, der Eihäute und der Nabelschnur. — Die weiteren Veränderungen der genannten Gebilde während der Schwangerschaft. In: Winckel, Handbuch der Geburtshilfe, Bd. 1, Wiesbaden, 1903. (Literatur.)
- Reinstein-Mogilowa, A., Über die Beteiligung der Zellschicht des Chorions an der Bildung der Serotina und Reflexa. Virchows Archiv, Bd. 124, 1891.
- Rohr, K., Die Beziehungen der mütterlichen Gefäße zu den intervillösen Räumen der reifen Placenta, speziell zur Thrombose derselben (weißer Infarkt). Virchows Archiv, Bd. 115, 1889.
- Ruge, C., Die Eihüllen des in der Geburt befindlichen Uterus. Bemerkungen über den Ort und die Art der Ernährung des Kindes in demselben. Enthalten in:
- Schröder, K., Der schwangere und kreißende Uterus. Beiträge zur Anatomie u. Physiologie der Geburtshilfe. Mit Atlas. Bonn, 1886.
- Schickele, G., Die Chorionektodermwucherungen der menschlichen Placenta, ihre Beziehungen zur Entstehung der Cysten und Fibrinknoten der Placenta. Beitr. z. Geb. u. Gyn., Bd. 10, 1905.
- Sellheim, H., Physiologie der weiblichen Geschlechtsorgane. In: Nagel, Handbuch der Gynäkologie, Bd. 2, 1906.
- Siegenbeek van Heukelom, Über die menschliche Placentation. Archiv f. Anat. u. Phys., Anat. Abt., 1898.
- Spee, F., Graf, Über die menschliche Eikammer und Decidua reflexa. Anat. Anzeiger, Bd. 14, Ergänzungsheft, 1898. (S. auch pag. 87.)
- Steffeck, P., Der weiße Infarkt der Placenta. In: Hofmeier, Die menschliche Placenta. Wiesbaden, 1890.

- Strahl, H., Die menschliche Placenta. Ergebnisse d. Anat. u. Entwickl., Bd. 2, 1893. (Literatur.)
- Neues über den Bau der Placenta. Ebenda Bd. 6, 1897. (Literatur.)
 - Placentaranatomie. Ebenda Bd. 8, 1899. (Literatur.)
 - Der Uterus post partum. Ebenda Bd. 15, 1906. (Literatur.)
- Van Cauwenberghe, Recherches sur le rôle du syncytium dans la nutrition embryonnaire de la femme. Archives de Biol., T. 23, 1907. (Literatur.)
- Waldeyer, W., Über den Placentarkreislauf des Menschen. Sitz-Ber. k. preuß. Akad. Wiss., 1887.
- Bemerkungen über den Bau der Menschen- und Affenplacenta. Archiv f. mikr. Anat., Bd. 35, 1890. (Literatur.)
- Wargaffig, Gr. Der augenblickliche Stand der Lehre von der Herkunft, der Physiologie und Pathologie des Fruchtwassers. Diss. Freiburg i. B. 1907.
- Webster, J. Cl., Human Placentation. Chicago, 1901.
- Die Placentation beim Menschen. Übers. v. Kolischer. Berlin, 1906. (Literatur.)
- Wolska, W., Über die von Ruge beschriebene fötale Vascularisation der Serotina. Dissert. Bern, 1888.
- Wormser, E., Die Regeneration der Uterusschleimhaut nach der Geburt. Archiv f. Gynäk., Bd. 69, 1903. (Literatur.)

Schlußübersicht über die Placentation der Säugetiere.

Wir haben am Eingange der Darstellung der Placentation zwei Haupttypen für die Säugerplacenten aufgestellt: die *Semiplacentae* oder *Placentae appositae* und die *Placentae verae* oder *conjugatae*; doch lassen sich, wie dargelegt, diese Typen nicht ganz scharf trennen, da Übergangsformen vorkommen.

Versuchen wir, uns den Weg vorzustellen, den gelöste Nährstoffe aus dem mütterlichen Gefäßsystem in die kindlichen Choriongefäße zurücklegen müssen, so finden wir am Anfang der phylogenetischen Reihe (beim Schwein) folgende Scheidewände, die eine nach der andern passiert werden müssen: mütterliches Gefäßendothel, mütterliches Bindegewebe, mütterliches Epithel, *Uteruscavum*, choriales Epithel, choriales Bindegewebe und Endothel. Auch bei den höchststehenden Formen sind am Beginn der Entwicklung, bis zur Implantation, die mütterlichen Scheidewände sämtlich vorhanden. Von diesen Scheidewänden wird gegen das mütterliche Blut hin im Laufe der Phylo- und Ontogenese eine nach der andern zu Fall gebracht, wenn auch die Reihenfolge nicht immer ganz dieselbe ist.

Zunächst fällt das mütterliche Epithel, entweder noch vor der Anlagerung des Chorionepithels, respektive des Eies, an die Uteruswand, oder nach Aufhebung des *Uteruscavums* an der Stelle der Placentation, also nach Verlötung oder Verschmelzung der Epithelien; dann wird das mütterliche Bindegewebe resorbiert, das Endothel allein hält stand, und schließlich wird auch dieses zerstört, das mütterliche Blut bespült das fötale Epithel. Die fötalen Gewebe sind also die lebensfähigeren und siegreichen, sie sind in allen Placenten erhalten geblieben, während die mütterlichen Gewebe successive alle weichen müssen. Allerdings tritt auf fötaler Seite nur das Epithel wirklich in den Kampf ein und erfährt weitgehende Umbildungen und Veränderungen, fötales Bindegewebe und Endothel folgen dem vordringenden Epithel bloß nach.

Dieses Vordringen kann auf jeder einzelnen Zwischenstufe halt machen, und hienach bestimmt sich der Bau der reifen Placenta. Ganz

unverändert ist die Reihe der Gewebselemente, die vorne aufgestellt wurde, z. B. beim Schwein. Nur dieses ist, unter den hier dargestellten Typen, nach der älteren Nomenklatur als *Adeciduat* zu bezeichnen, seine Placenta ist eine echte *Placenta apposita*. Bei den Wiederkäuern (Schaf, Hirsch) geht das mütterliche Epithel in größerem oder geringerem Ausmaß verloren, und auch Teile des mütterlichen Bindegewebes gehen zugrunde. Der Spaltraum des *Uteruscavums* schwindet zumeist durch Anlötung des fötalen Epithels an das mütterliche Epithel oder, nach Zerstörung desselben, an das Bindegewebe; er bleibt aber in einem Teil der Placenta erhalten. Die Placenta ist eine *Semiplacenta* im Sinne von Strahl, da bei der Geburt mütterliche Gefäße nicht eröffnet werden, aber nicht eine reine *Placenta apposita*, und die Wiederkäuer sind nicht als reine *Adeciduaten* zu bezeichnen. Bei den Carnivoren bleibt nur das mütterliche Endothel erhalten und wird in fötales *Syncytium* eingeschlossen. Letzteres enthält allerdings noch beigemischte mütterliche Zellelemente. *Uteruscavum*, mütterliches Epithel und mütterliches Bindegewebe sind aber doch der Hauptmasse nach verschwunden. Solche Placenten sind schon *Placentae verae* oder *conjugatae*, stellen aber nicht die höchste Stufe derselben dar; diese wird erst nach Vernichtung des mütterlichen Endothels erreicht, wie sie in den *discoidalen* Placenten vollzogen ist.

Ein Versuch, die hier aufgestellte Reihe auch in der Nomenklatur zum Ausdruck zu bringen, hätte etwa folgendermaßen zu lauten: Placenten, bei denen das Chorionepithel dem Uterusepithel anliegt, sind *Placentae epitheliochoriales*; solche mit erhaltenem mütterlichem Bindegewebe sind *Pl. syndesmochoriales*, solche mit erhaltenem mütterlichem Endothel, das an das Chorionepithel angrenzt, sind *Pl. endotheliochoriales* oder *angiotheliochoriales*, und schließlich sind die Formen, bei welchen das mütterliche Blut direkt das Chorionepithel bspült, *Placentae haemochoriales*. Der erste Bestandteil des zusammengesetzten Beiwortes gibt das letzte mütterliche Gewebe an, das der Säftestrom auf dem Wege von der Mutter zum Fötus passiert, und die Reihenfolge der Ausdrücke entspricht der Richtung dieses Stromes. So gelangt der morphologisch wichtigste Charakter einer Placentarform unmittelbar im Namen zum Ausdruck.

Tabellarisch lassen sich die Formen folgendermaßen gruppieren, wobei das Pluszeichen das Erhaltenbleiben des betreffenden Abschnittes, das Minuszeichen sein Zugrundegehen im Laufe der Entwicklung bedeutet.

Anmerkung. Nach der Darstellung Bonnets (pag. 120) wären allerdings auch die Carnivorenplacenten als syndesmochoriale aufzufassen, und die Rubrik der endotheliochorialen Placenten wäre in der Tierreihe nicht vertreten.

Die verschiedenen Placentarformen lassen sich sehr gut in eine fortlaufende aufsteigende Reihe ordnen. Die Abgrenzungen der einzelnen Gruppen sind keine scharfen, und Übergänge werden besonders durch eine Reihe von hier nicht besprochenen Placentarformen, die bei Strahl zusammenfassende Darstellung gefunden haben, gebildet. Im großen und ganzen läßt sich sagen, daß die aufsteigende Reihe auch mit der steigenden Organisationshöhe der betreffenden Säugetierordnung zusammenfällt. Überdies schließt die Reihe unmittelbar an die Verhältnisse bei Reptilien an, und es ist namentlich das Tier, das am Anfang der Reihe steht, das Schwein, auch in vielen anderen Dingen ein primitives Säugetier, während die höchste Placentarstufe, die hämochoriale mit den discoidalen Placenten, auch die höchststehenden Säugetiere umfaßt. Freilich wird man, wie für die Säugerfamilien überhaupt, auch für die Placentarformen nicht eine einzige phylogenetische Reihe annehmen dürfen. Dasselbe Ziel, die Placenta mit direkter Bespülung des Chorion durch mütterliches Blut, ist wahrscheinlich wiederholt auf verschiedenen phylogenetischen Wegen erreicht worden.

Neuere Untersucher wollen allerdings die Möglichkeit, die Placenten in eine Reihe zu bringen, nicht zugeben. Hubrecht und seine Schule hält die Insektivoren und Primaten, wie ja zweifellos in noch andern Eigenschaften, auch auf dem Gebiete der Placentation für primitive Formen und möchte die anderen Placentarformen von ähnlichen Anfangsstadien ableiten. Allerdings bezieht sich dies vielleicht weniger auf die hier aufgestellte Stufenfolge der Ausscheidung des mütterlichen Gewebes aus der Placenta, als vielmehr auf die Art, wie die fötalen Gefäße in die Placenta gelangten. Die oben aufgestellte Reihenfolge führt, falls sie wirklich die phylogenetische Entwicklung der Placenta zum Ausdruck bringt, zu der Anschauung, daß die Allantois das Organ ist, das dem Chorion die Gefäße zuführt, und dessen Gefäße auch dann übrig bleiben, wenn das Organ selbst reduziert wird. Nach Hubrechts Schüler Resink¹⁾ ist das Chorion

¹⁾ A. Resink, Embryologische Onderzoekingen. 2. Theoretische Beschouwingen over Embryonale Organen. Tijdschr. Nederl. Dierk. Vereeniging 2^e Reeks, Deel 7, 1903.

selbst befähigt Gefäße zu bilden, die Allantois also nicht von grundlegender Bedeutung für das Leben des Embryo. Sie hätte nach dieser Anschauung bei den heute als tiefstehend angesehenen Säugerplacenten erst sekundär Beziehungen zum Chorion erlangt.

Keimblatt- und Placentationslehre sind seit jeher herangezogen worden, um ein gewichtiges Wort in einer der wichtigsten Fragen der vergleichenden Morphologie mitzusprechen, in der Frage nach dem Verhalten des Säugetierstammes zu dem der Sauropsiden. Sind die Säugetiere von sauropsidenartigen Vorfahren abzuleiten, oder stammen die Säuger direkt, wie die Sauropsiden, von den Amphibien, oder erfolgte die Spaltung noch früher, im Bereiche der heute noch kaum gekannten Proamphibien? Gewichtige Gründe, z. B. auf dem Gebiet der Schädellehre, sprechen für nähere Verwandtschaft der Säuger und Sauropsiden, andere gegen dieselbe. Auch aus der Keimblatt- und Placentationslehre haben die verschiedensten Auffassungen ihre Gründe herangezogen. Nicht einmal die schon gesichert erschienene Anschauung der Abstammung der Säuger von Vorfahren mit dotterreichen Eiern bleibt unangefochten. Und doch möchte es scheinen, daß man heute noch den Standpunkt der Homologie der Keimblätter und der fötalen Anhangsorgane bei Sauropsiden und Säugern vertreten kann, daß also eine engere Zusammengehörigkeit der beiden Klassen anzunehmen ist. Die Amnioten bilden heute noch eine einheitliche Gruppe. Erst neue Argumente können dieselbe definitiv zer schlagen.

Erklärung der Figuren auf Tafel I bis VI.

In allen Figuren, mit Ausnahme von Fig. 42—48, ist das Ectoderm schwarz, das Entoderm blau, das Mesoderm rot gehalten.

Tafel I.

Fig. 1—6. Schematische Figuren zur Bildung der Eihäute bei Sauropsiden. Fig. 1 und 2 Querschnitte, Fig. 3—6 Längsschnitte. (Unter Benützung der Schemata von O. Hertwig.)

Fig. 1. Bildung der Grenzfalten, der seitlichen Amnionfalten und der beiden Abschnitte der Leibeshöhle. Unvollständige Umwachsung des Dotters durch die Keimblätter.

Fig. 2. Bildung der mesodermalen Amnionnaht und der Darmrinne.

Fig. 3. Proamnion und Kopffalte des Amnion, aus Proamnion bestehend. Unvollständige Umwachsung des Dotters durch die Keimblätter.

Fig. 4. Bildung von vorderer und hinterer Darmbucht; Kopf- und Schwanzkappe des Amnion, mesodermale Amnionnaht, Einschränkung des Proamnion, Auftreten der Allantois.

Fig. 5. Bildung des Amnionnabelganges, Verschwinden des Proamnion, Auswachsen der Allantois.

Fig. 6. Amnion geschlossen; Lückenbildung in der mesodermalen Amnionnaht, Ausdehnung der Allantois und Anlötung an das Chorion. Bildung des Nabelstranges (zwischen * und *).

m. A.-N. mesodermale Amnionnaht, A.-Ng. Amnionnabelgang, s. Af. seitliche Amnionfalten, All. Allantois, Dl. Darmlippen, v. u. h. Dp. vordere und hintere Darmpforte, Dr. Darmrinne, Ds. Dottersack, H. Herzbeutel, Kf. Kopffalte des Proamnion, e. Lh. embryonale Leibeshöhle, e.-e. Lh. extraembryonale Leibeshöhle, p. M. parietales Mesoderm, v. M. viscerales Mesoderm, Pr.-Amn. Proamnion, Rs. Randsinus.

Tafel II.

Fig. 7. Schema der Eihäute des Hühnchens in späteren Stadien der Bebrütung, im wesentlichen nach Schauinsland.

A. Amnionhöhle, All. Allantois, Ds. Dottersack, Ew. Eiweißrest, K. Kalkschale, Lh. extraembryonale Leibeshöhle, Lk. Luftkammer, Sh. Schalenhaut.

Fig. 8—11. Verschiedene Typen der Umwachsung des Dottersackes durch das Mesoderm und der Ausdehnung der extraembryonalen Leibeshöhle bei den Säugetieren.

Fig. 8. Wiederkäuer mit freier Nabelblase.

Fig. 9. Carnivoren mit bleibender mesodermaler Anheftung der Nabelblase an das Chorion.

Fig. 10. Chiropteren mit mesodermfreier Zone des Dottersackes.

Fig. 11. Kaninchen mit geringer Ausdehnung des Mesoderms.

Fig. 12—20. Schemata zur Entwicklung von Ratte und Maus. (Blätterumkehr.)

Fig. 12, 14 und 18 nach Melissenos 1907, Fig. 15 nach Sobotta 1903.

Fig. 13, 16, 17, 19, 20 auf Grund der Textfiguren 67, 68, 69, 70, 118.

Fig. 17 ist als Querschnitt gedacht, daher gelangt das Proamnion nicht zur Darstellung. Fig. 19 zeigt das Proamnion, Fig. 20 die

Anlagerung der Allantois an den Ectoplacentarconus oder Träger. Af. Amnionfalten, Ah. Amnionhöhle, Amn. Amnion, Bl.-L. Blutlacunen im Trophoblasten, Dr. Darmrinne, Ds. Dottersack, Eph. Ectoplacentarhöhle, a. Kw. äußere Keimblasenwand, Lh. Leibeshöhle, e.-e. Lh. extraembryonale Leibeshöhle, Pa. Proamnion, Rz. ectodermale Riesenzellen.

Tafel III.

Fig. 21—29. Schemata zur Entwicklung des Menschen. Trophoblast punktiert, Syncytium grau. Der Embryonalknoten bleibt entweder zunächst mit dem Trophoblasten in Zusammenhang (Igeltypus, Fig. 21, 22) oder er löst sich frühzeitig ab (wie bei Pteropus, Fig. 23). Die Amnionhöhle entsteht entweder zwischen Embryonalschild und Trophoblast (wie beim Igel, Fig. 24) oder im Embryonalknoten selbst; dabei kann dieser zunächst mit dem Trophoblasten durch eine Zellbrücke, die einer ectodermalen Amnionnaht vergleichbar ist, und aus der später die einem Amnionnabelgang vergleichbaren Gänge des Haftstieles hervorgehen, in Verbindung bleiben (Fig. 25 und 26), oder die Höhle entsteht im freien Embryonalknoten (Fig. 23 und 27). Der Hohlraum des Dottersackes entsteht durch Aushöhlung einer soliden Anlage (Igeltypus, Fig. 21), oder durch freien Zusammenschluß der Entodermränder innerhalb der Keimblase (wie bei Tarsius, Fig. 22 und 23). Das Mesoderm wächst entweder in Form dünner Blätter dem Ecto- und Entoderm entlang vor (Fig. 26 und 28), oder (wahrscheinlicher) es tritt zunächst als solide, aber sehr lockere Wucherung auf und erfüllt die ganze Keimblase. (Fig. 27 u. 29.)

Fig. 30. Schema des Petersschen Embryo (Syncytium und Trophoblast nach Peters Fig. 1 unter Kontrolle durch das Präparat selbst kopiert). Trophoblast punktiert, Syncytium grau.

Ah. Amnionhöhle, Ds. Dottersack, Ic.-R. Intercellularräume, Lh. Leibeshöhle, M. r. Magma reticulare, Sy. Syncytium, Tr. Trophoblast.

Tafel IV.

Fig. 31. Längsschnitt des Petersschen Embryo, aus der Schnittserie rekonstruiert. Der Embryo besitzt noch keinen Haftstiel, sondern ist an der dorsalen Seite breit an das Chorion angelötet. Vergr. 100.

Die Anlage der Allantois ist mit Rücksicht auf die unvollkommene Konservierung des Embryo nicht ganz sichergestellt.

Ah. Amnionhöhle, All. Allantois, C. n. Canalis neurentericus, Ds. Dottersack, Ic.-R. Intercellularräume, Lh. Leibeshöhle, M. r. Magma reticulare, Tr. Trophoblast.

Fig. 32 und 33. Längsschnitte durch junge menschliche Embryonen nach Graf Spee (1896).

Fig. 32. Embryo v. H., Vergr. ca. $10\times$, Fig. 33. Embryo Gle., Vergr. ca. $15\times$.

Bl. Blutgefäßanlagen, Ch. Chorion, Hs. Haftstiel. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 31.

Fig. 34 und 35. Sagittalschnitte durch menschliche Embryonen, unter Benützung von Figuren aus His, Anatomie menschlicher Embryonen.

Fig. 34. Embryo BB, 3.2 mm, Vergr. 17. Fig. 35. Embryo Lr., 4.2 mm, Vergr. 17.

A. Amnion, Bst. Bauchstiel, v. Dp. vordere Darmpforte, h. Dp. hintere Darmpforte, H. Herz, L. Leber, R. Rachenhaut. — Der Strich bei * in Fig. 34 gibt die Stelle an, der der Querschnitt des Bauchstieles in Textfigur 79 entspricht.

Tafel V.

Fig. 36. Frühstadium der Nabelstrangbildung beim Menschen, kombiniert nach His (Anatomie menschlicher Embryonen), und nach Löwy (Rückbildung der Allantois beim Menschen). Embryo von etwa 7 mm Nackensteißlänge. Die Harnblase ist nicht dargestellt; die im Nabelstrang sichtbaren Erweiterungen des Allantoisganges hängen mit den Rückbildungsprozessen an dem Gange zusammen. Vergr. 5.

A. Amnion, All. Allantois, A. R. Amnionrand auf dem Nabelstrang; der distale Teil des Stranges ist vom Amnion befreit gedacht. Ch. Chorion, Coel. Nabelstrangcoelom, D. o.-e. Ductus omphalo-entericus, Ds. Dottersack, Ns. Nabelschleife des Darmes.

Fig. 37. Schema des Fruchtsackes eines Carnivoren in späteren Stadien der Trächtigkeit.

A. Amnion, Ah. Amnionhöhle, All. Allantoishohlraum, i. All. inneres Allantoisblatt, a. All. äußeres Allantoisblatt, Ch. Chorion, Ds. Dottersack, ug. M. ungespaltenes Mesoderm zwischen Dottersack und Chorion. — Die sekundären Verlötungen zwischen Allantois, Dottersack und Chorion durch Schraffierung angegeben.

Fig. 38. Schema der Carnivorenplacenta. Einzelne gefäßführende Drüsensepten gehen in das Placentarlabyrinth über. Mütterliches Gewebe grau. a. All. äußeres Allantoisblatt, Ch. M. Chorionmesoderm, Ds. Drüsendeckschicht, t. Dr. tiefe Drüsenschicht, Ep. Epithelschicht an der Labyrinthoberfläche, P.-L. Placentarlabyrinth, sp. S. spongiöse Drüsenschicht.

Fig. 39. Schema der Kaninchenplacenta (vgl. Textfigur 109). Mütterliches Gewebe grau.

A. Amnion, Dg. Dottergang (Stiel des Dottersackes), Ds. Dottersack-

wand, Ip.-H. Interectoplacentalhöhle, Kb. äußere Keimblasenwand, nur aus Ecto- und Entoderm bestehend, größtenteils rückgebildet, e.-e. Lh. extraembryonale Leibeshöhle, Mes. Mesometrium, P.-L. Placentarlabyrinth, Rs. Randsinus, U.-Ep. Uterusepithel, Uz. Umlagerungszone.

Fig. 40. Schema der Rattenplacenta (vgl. Textfigur 123). Mütterliches Gewebe grau.

D. c. Decidua capsularis, Ns. Nabelstrangansatz, e. S. entodermale Sinus. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 39.

Tafel VI.

Fig. 41. Schema der Meerschweinchen-Placenta (vgl. Textfigur 132). Mütterliches Gewebe grau.

D. Dach der zentralen Excavation, En.-Z. Zotten des ectoplacentären Entoderms, il. Sy. interlobuläres Syncytium, Rzs. Riesenzellschicht. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 39 und 40.

Fig. 42—44. Schemata zum Wachstum des implantierten Eies vom Menschen, an Längsschnitten durch den Uterus. Verhalten des Uteruscavums und der Decidua capsularis.

Fig. 45—47. Drei aufeinander folgende Stadien der Implantation beim Menschen, Fig. 45 und 46 hypothetisch, unter Benützung der Schemata von Pfannenstiel (1903), Fig. 47 mit Anlehnung an das Peterssche Ei. Mütterliche Oberflächen- und Drüsenepithelien blau ausgezogen, epithellose Oberflächen mütterlichen Gewebes blau punktiert, mütterliche Gefäße rot konturiert, mütterliches Blut gleichmäßig rot, Detritus und Gerinnsel rot punktiert, fötales Gewebe schwarz, nur in Fig. 47 das Mesoderm grau.

D. co. Decidua compacta, D. c. Decidua capsularis, D. sp. Decidua spongiosa, Dr. m. Bl. Drüse mit Blut gefüllt, e. Dr. eröffnete Drüse (gleichfalls teilweise mit Blut gefüllt), G. mütterliches Gefäß, e. G. eröffnetes mütterliches Gefäß, M. Muscularis uteri, S.-C. Schlußcoagulum (Gewebspilz nach Peters).

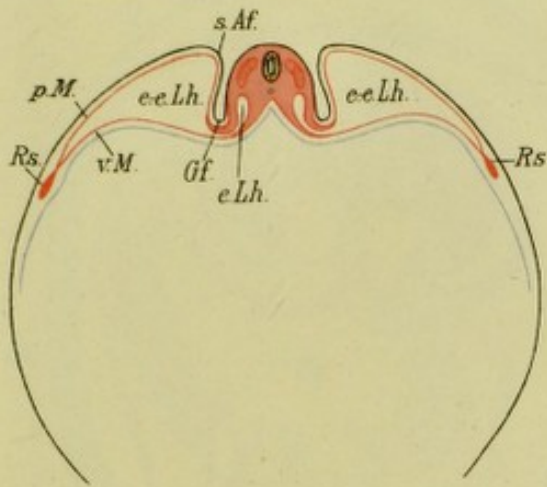
Fig. 48. Schema des Randes der reifen menschlichen Placenta (vgl. Textfigur 190).

Ectoderm (Trophoblast, Syncytium) schwarz, Mesoderm rot, Fibrin (Fibrinoid) blau, mütterliches Gewebe grau. Syncytium als schwarzer Strich, Trophoblastreste mit Zellgrenzen punktiert.

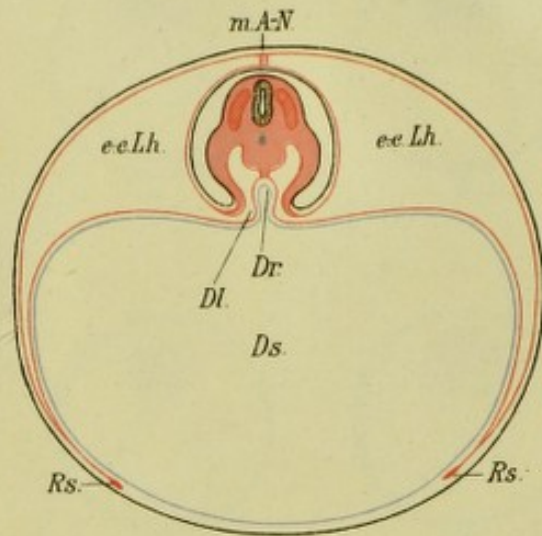
A. Amnion, A. up. Arteria uteroplacentaris, Bp. Basalplatte, Ch. l. Chorion laeve, Ch.-P. Chorionplatte, Dr. Drüsen der Decidua basalis, b. E. basales Ectoderm, w. I. weißer Infarkt, iv. R. intervillöser Raum, S. p. Septum placentae, Sr. subchorialer Schlußring, Tr. Trophoblastrest, V. up. Vena uteroplacentaris, Z.-S. Zottenstamm.

Grosser. Eihäute und Placenta.

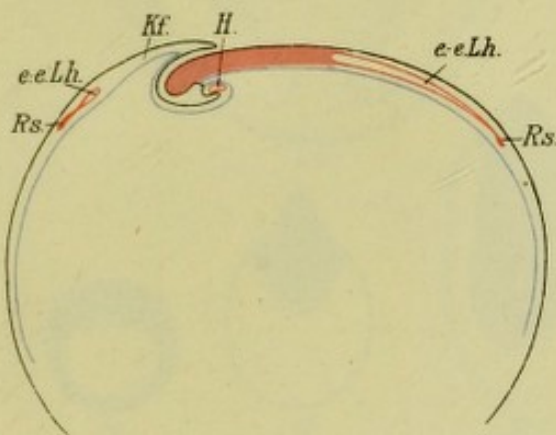
Taf. I.



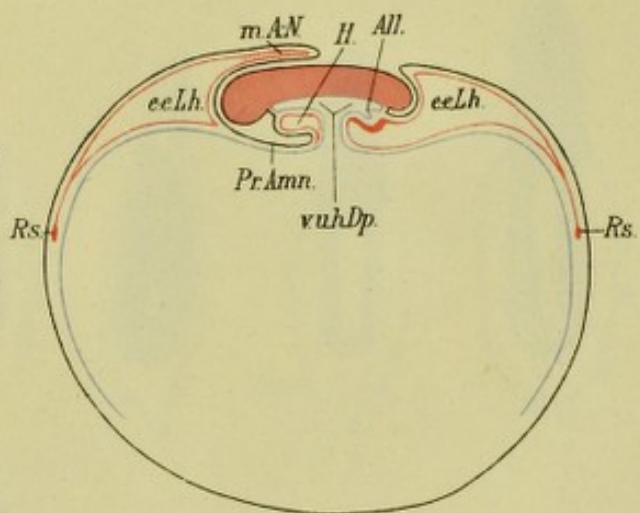
1.



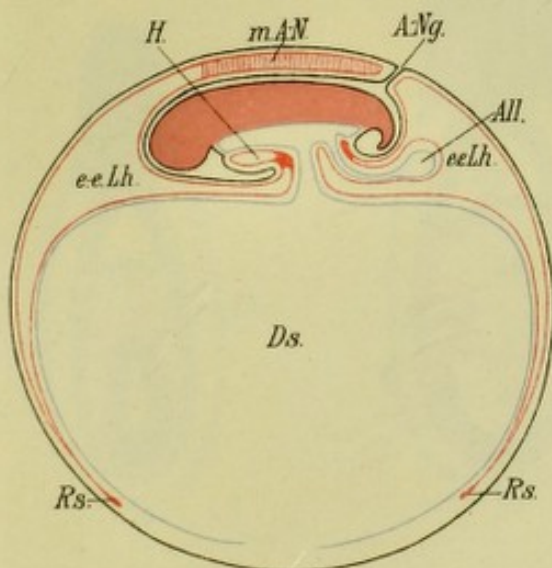
2.



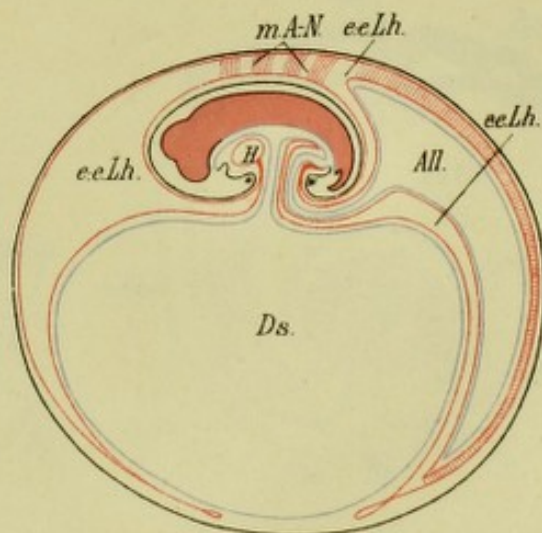
3.



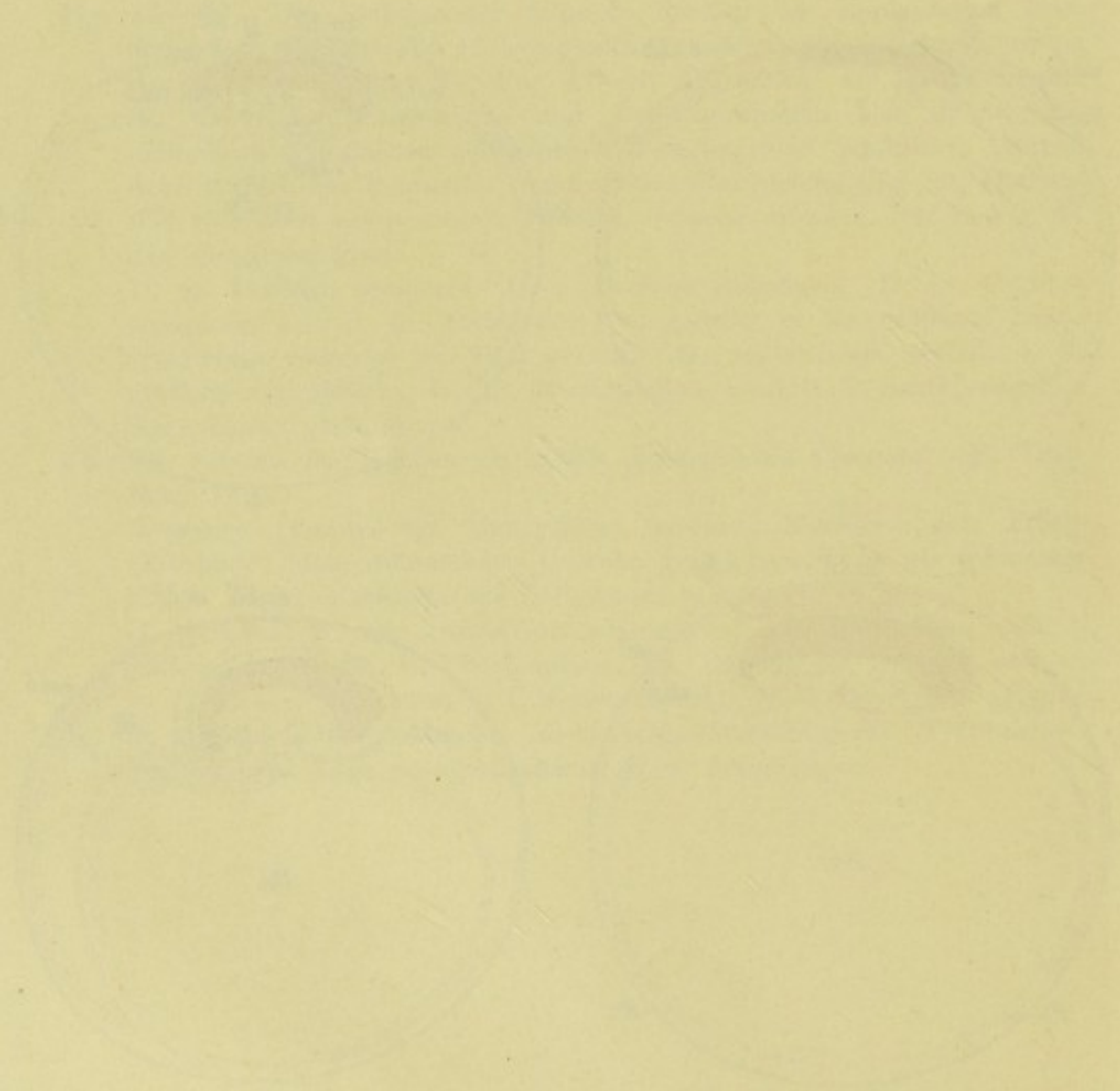
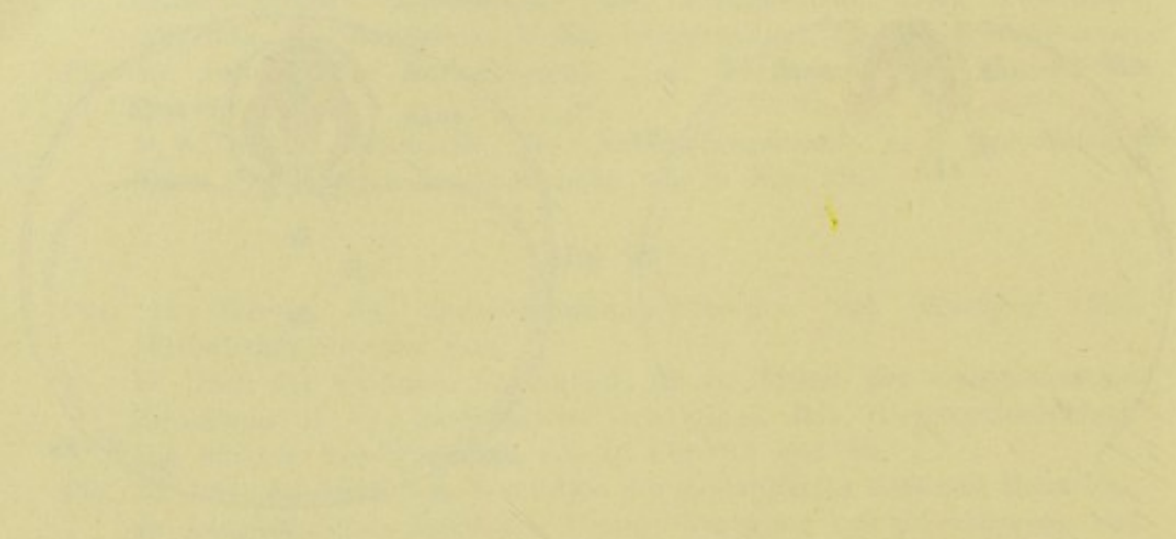
4.

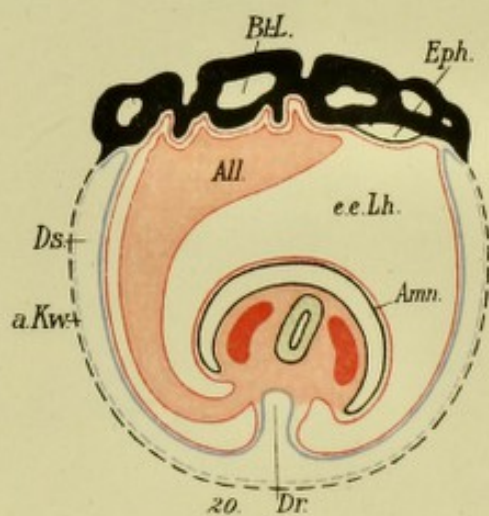
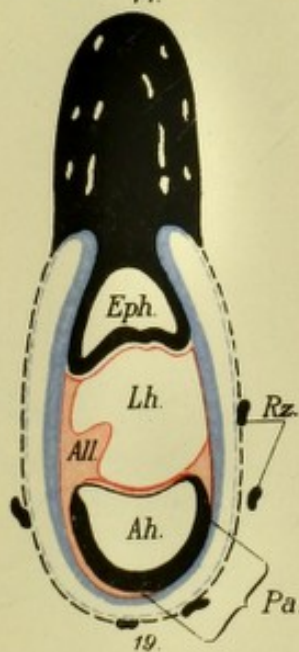
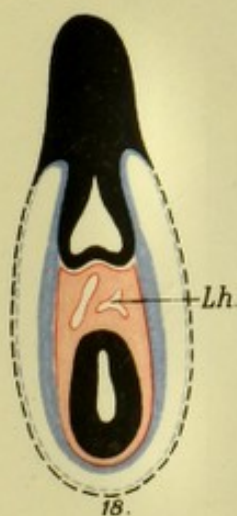
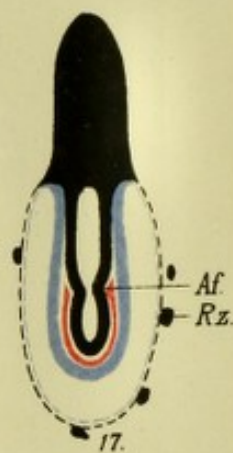
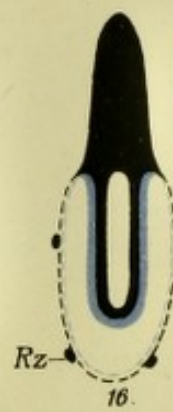
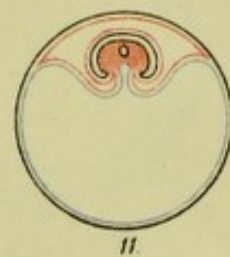
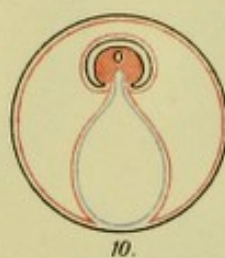
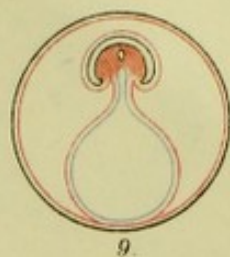
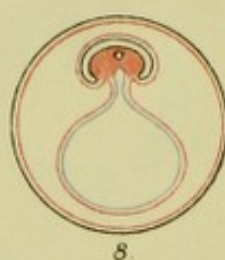
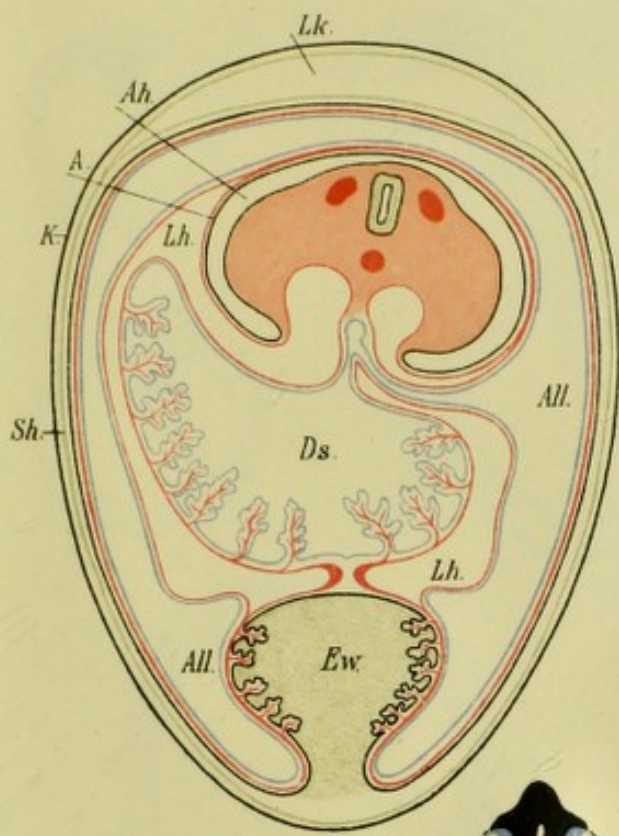


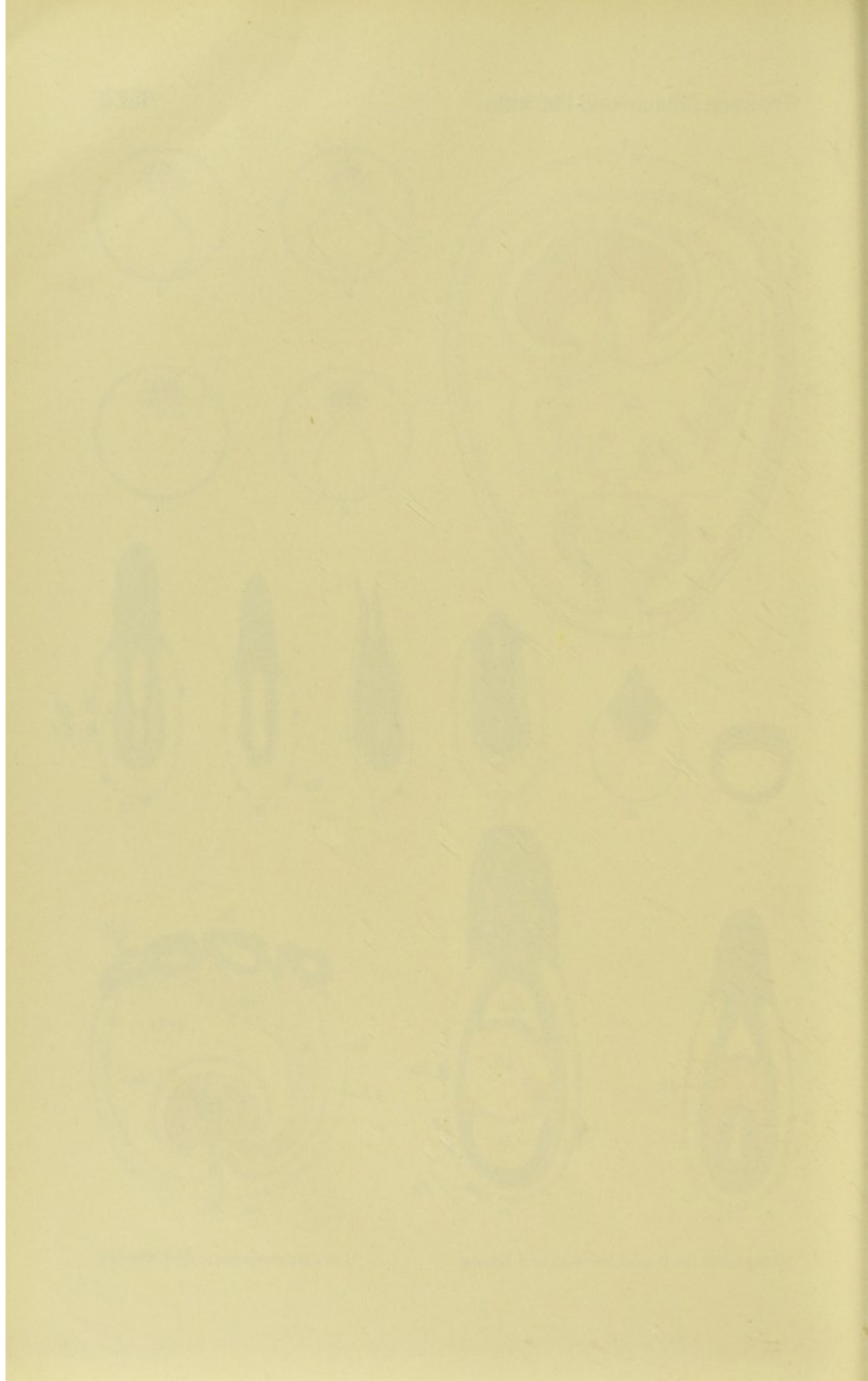
5.

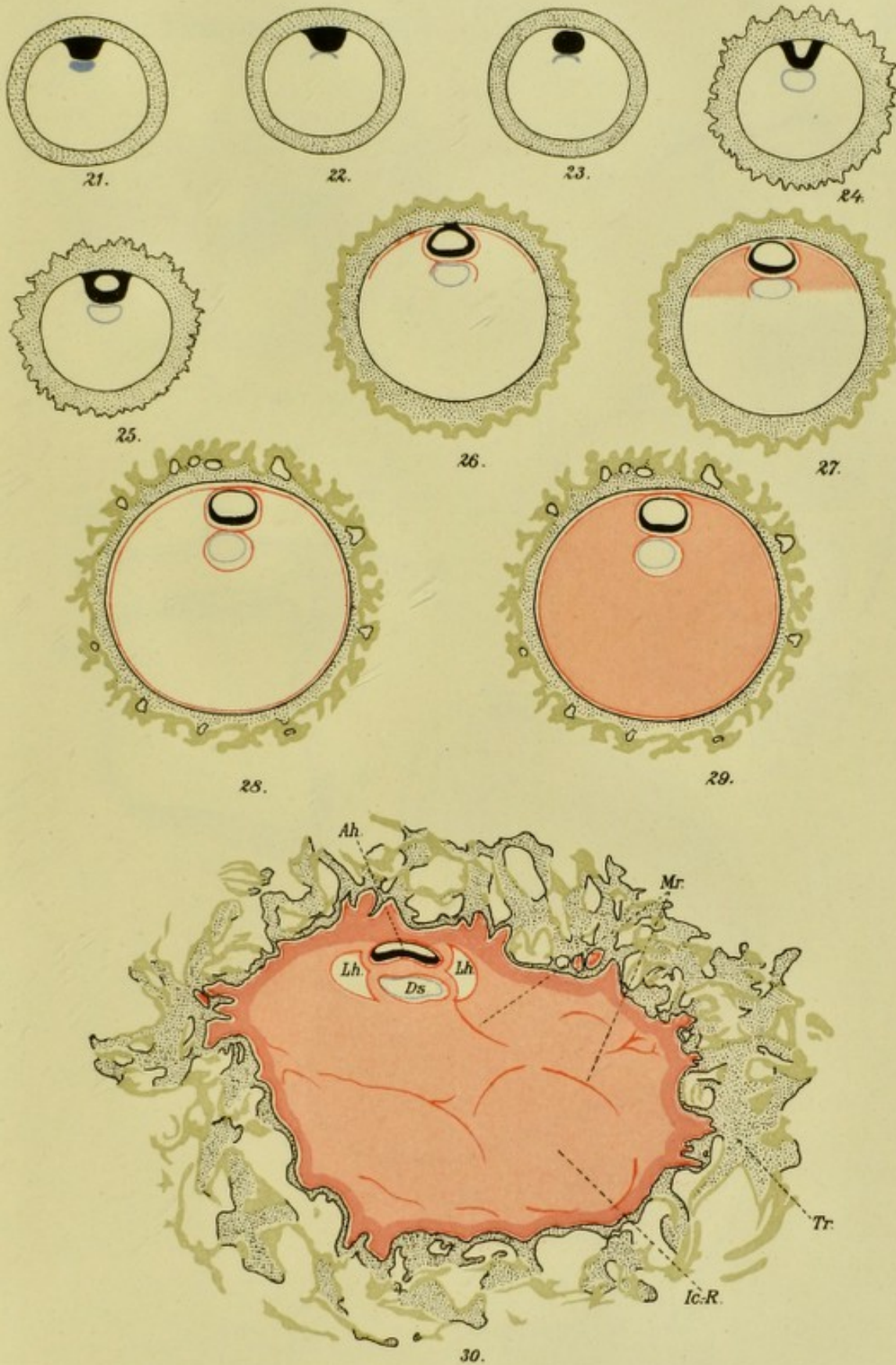


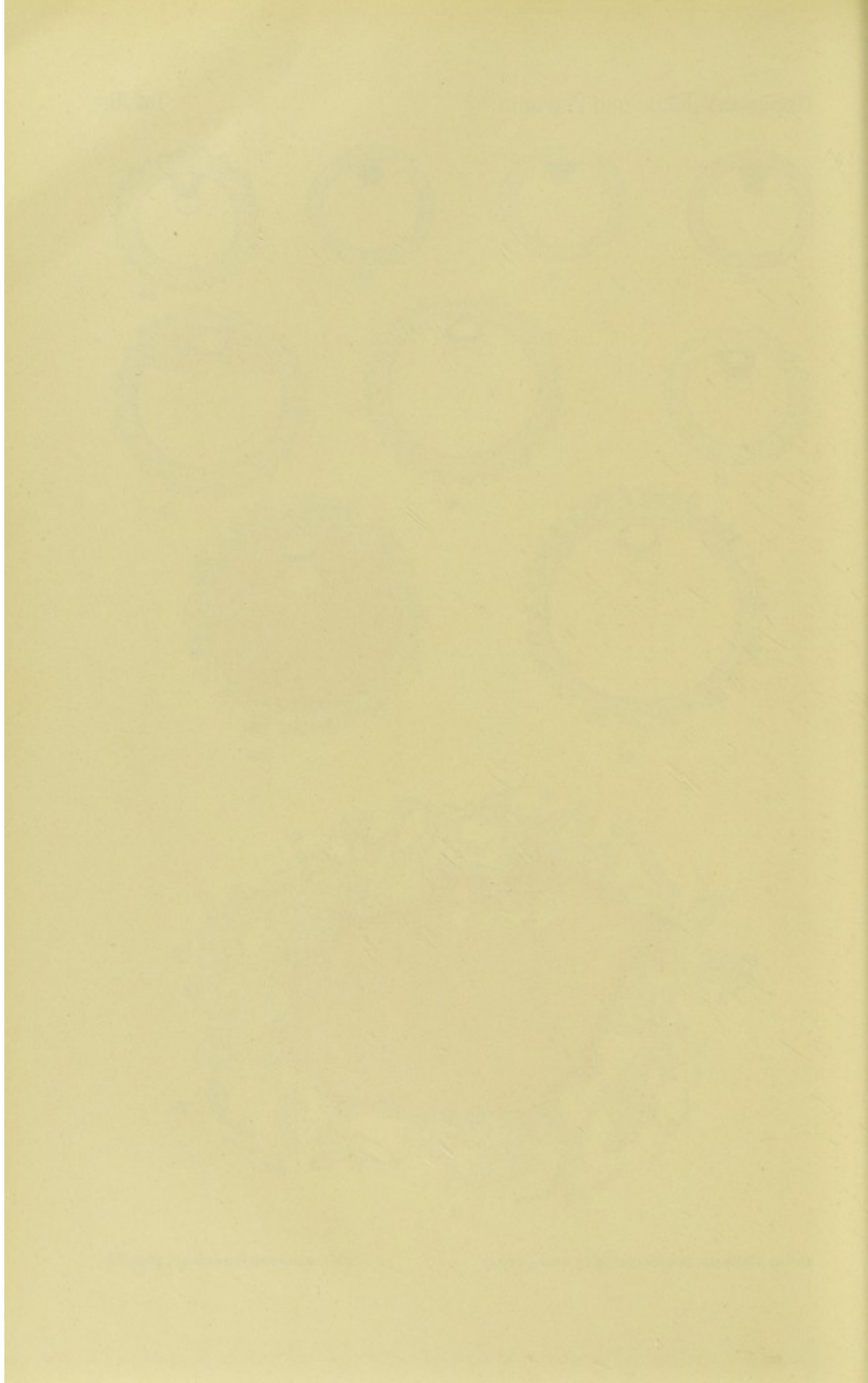
6.

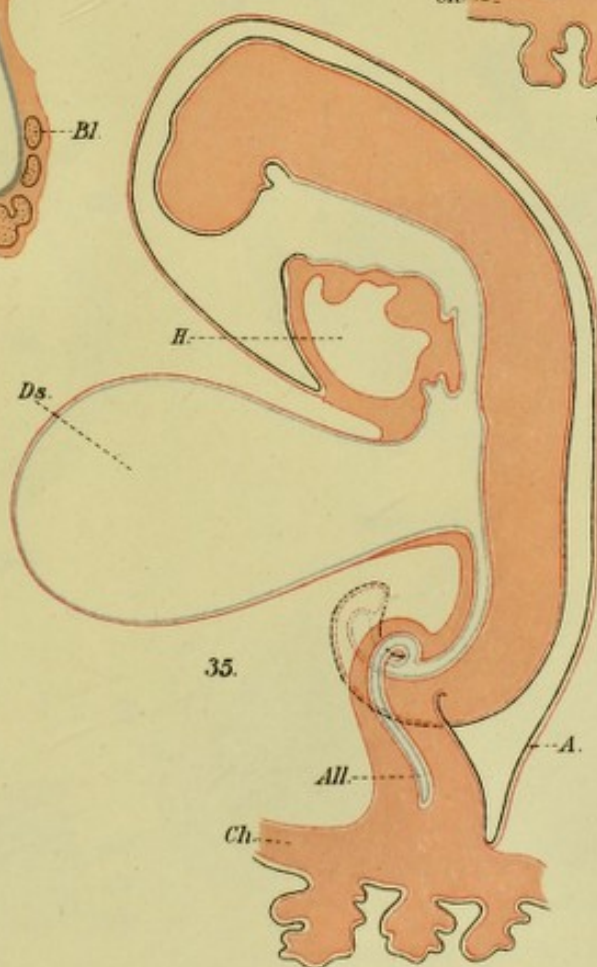
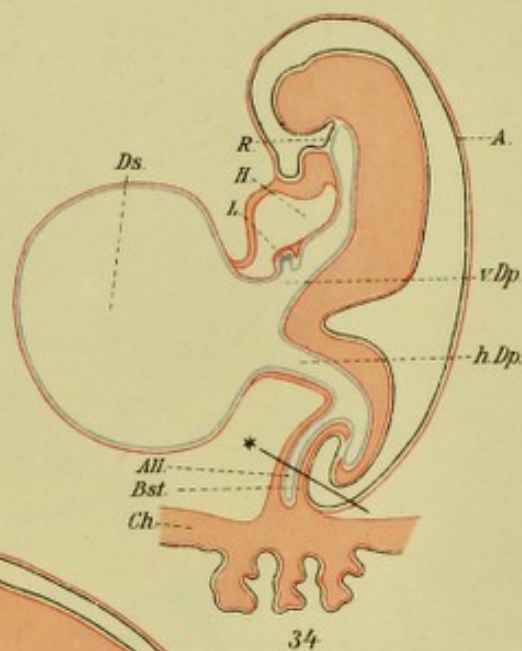
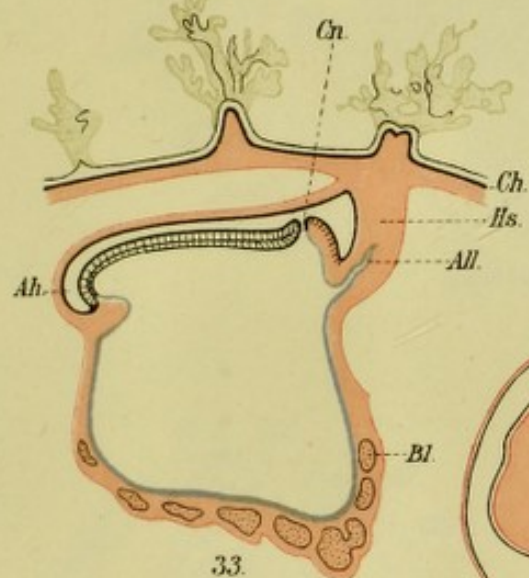
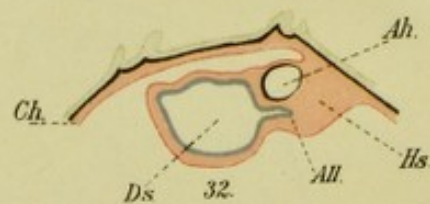
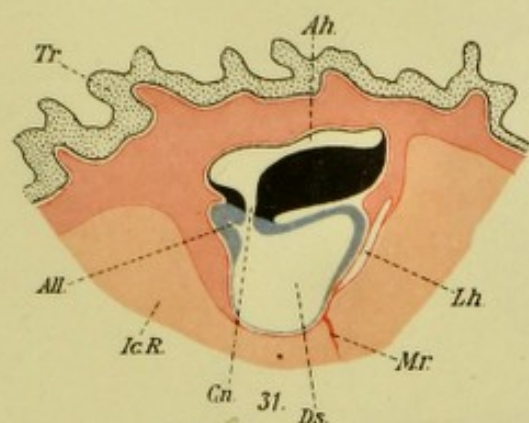


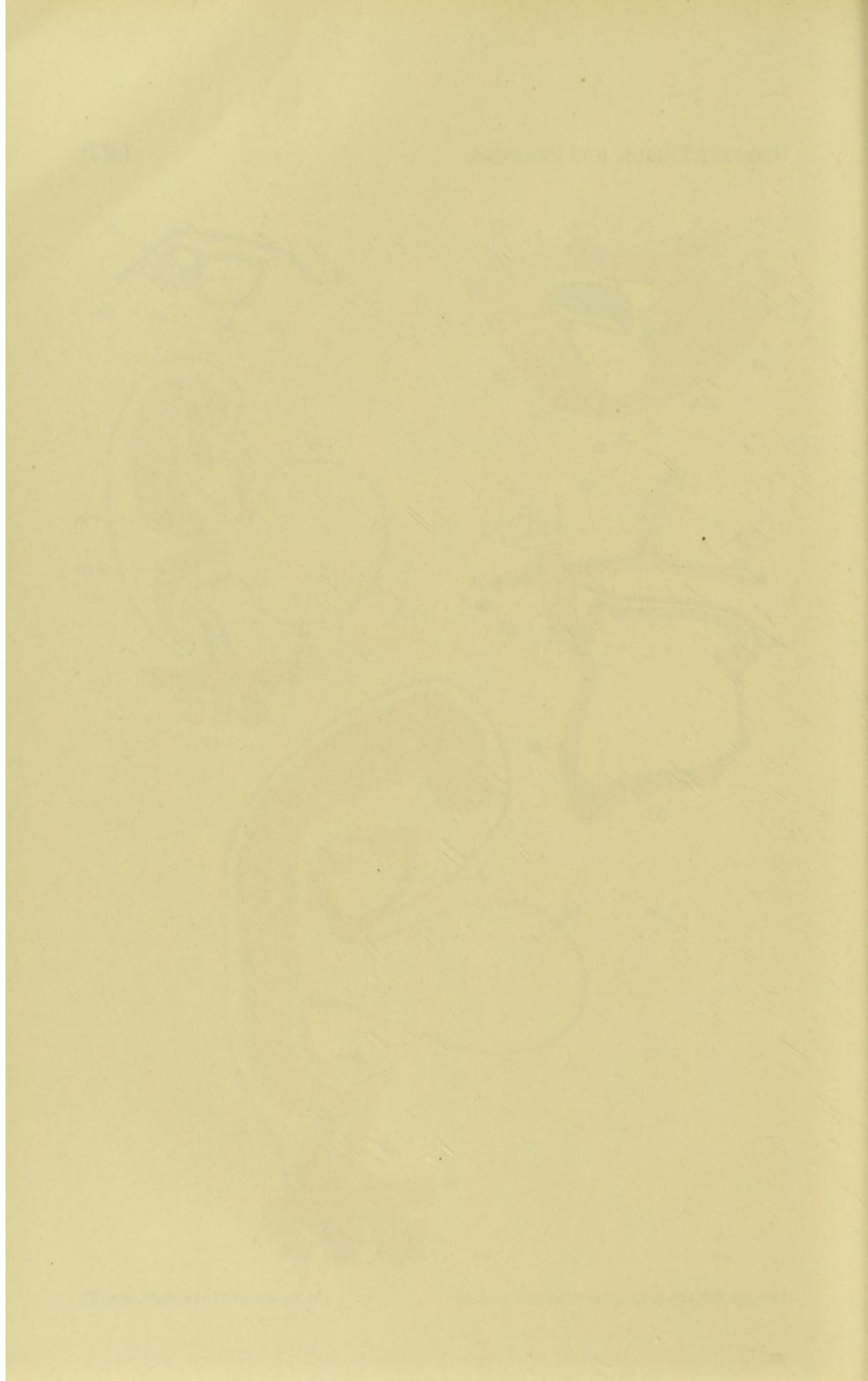


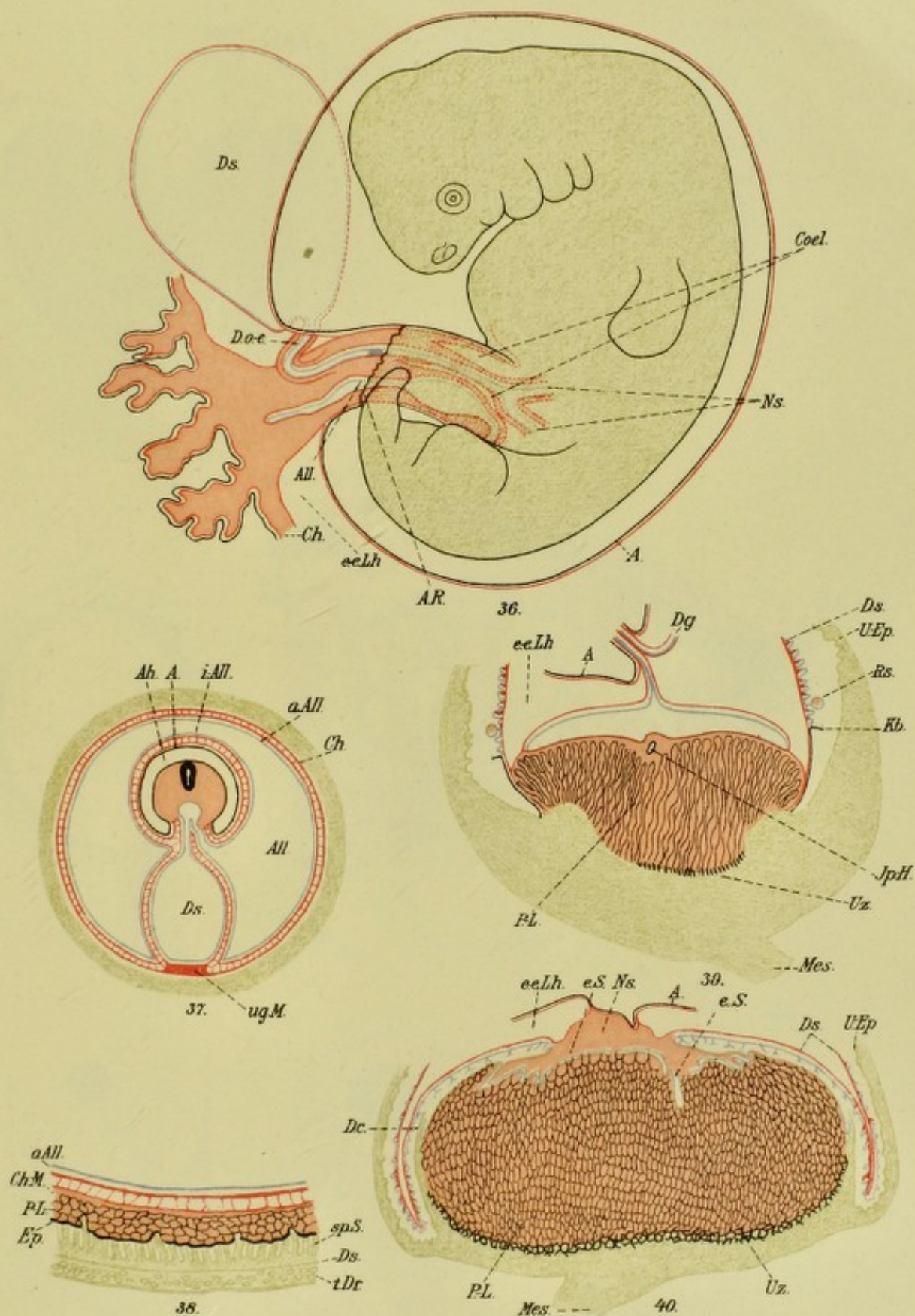


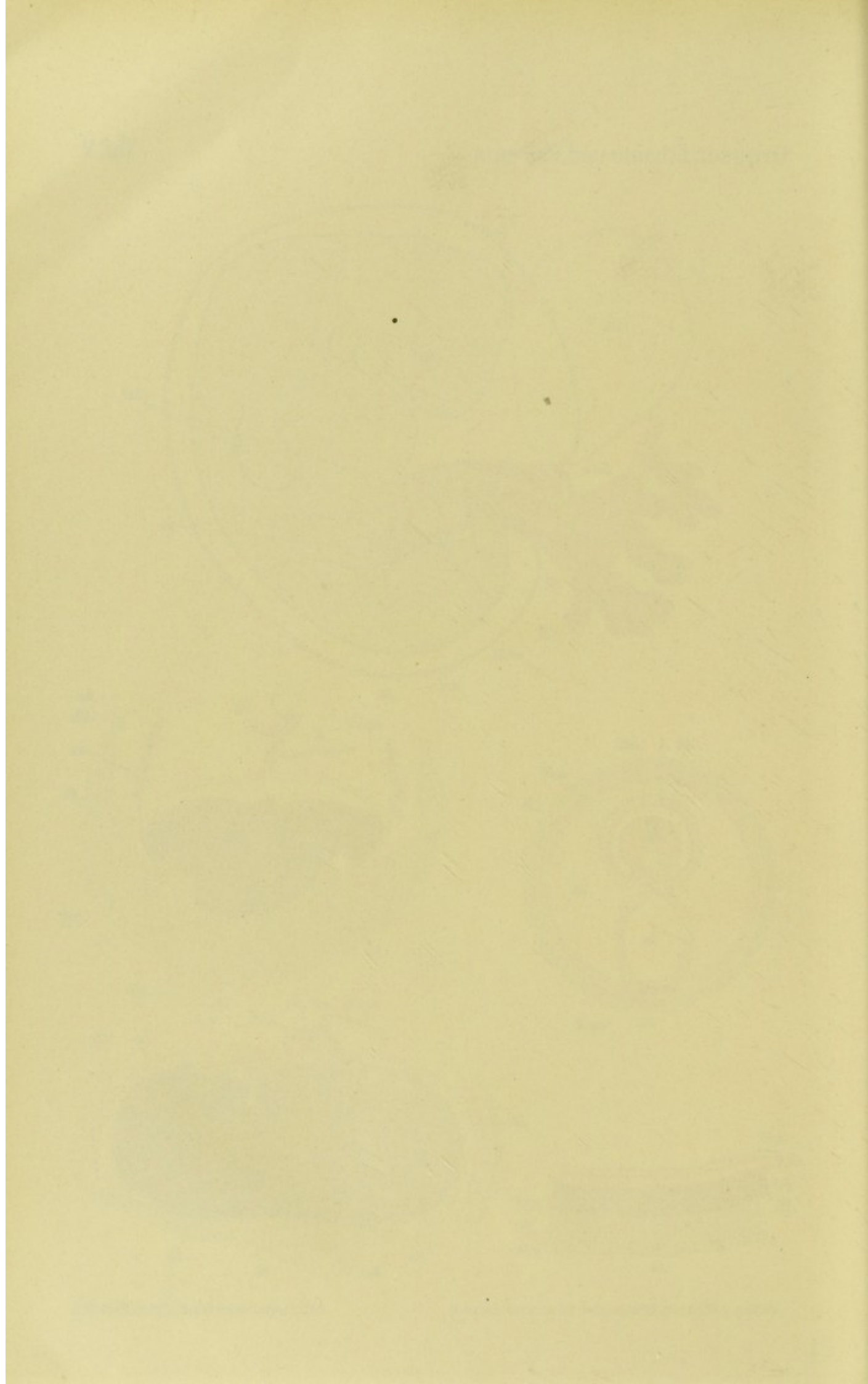


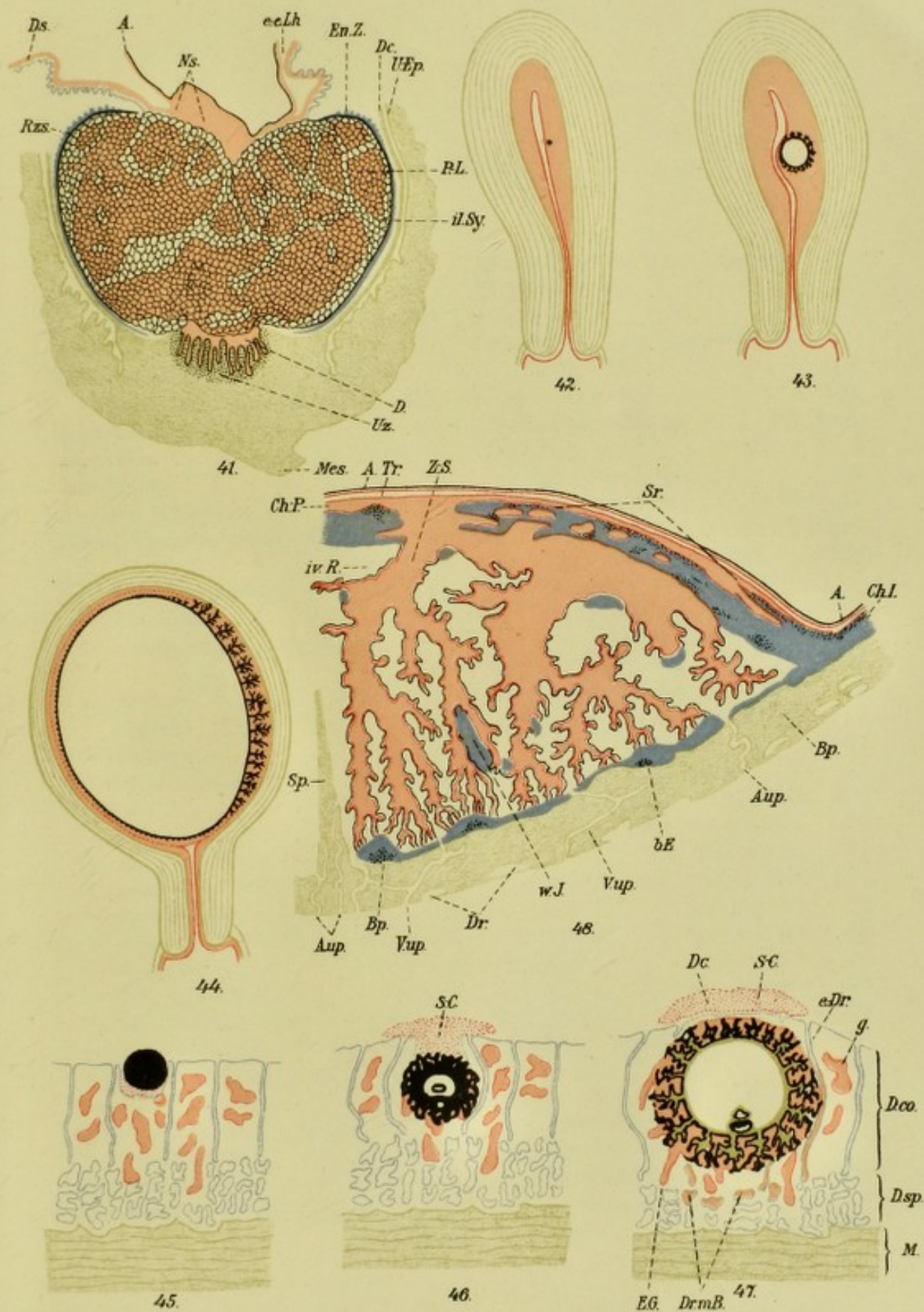


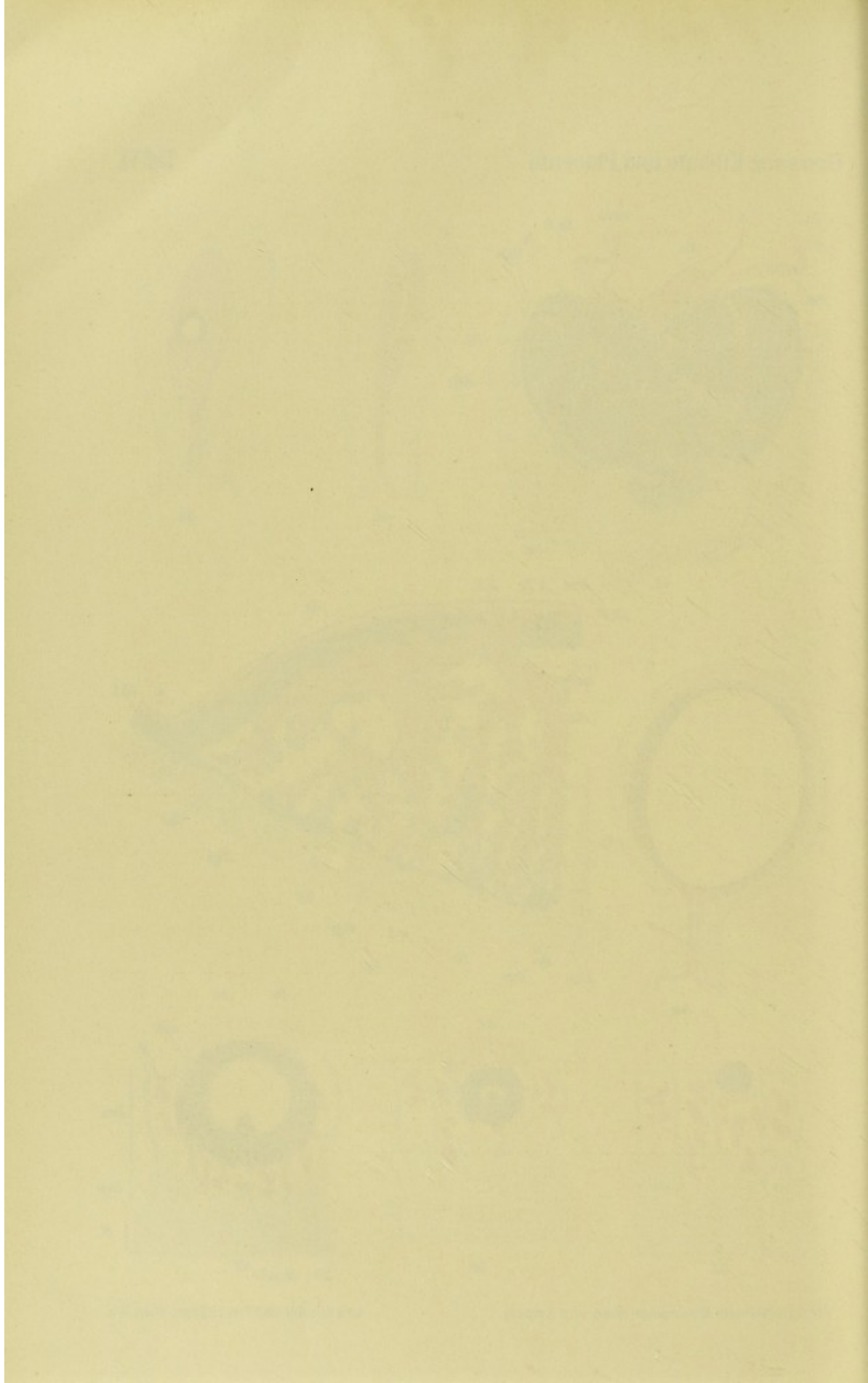












Register.

	Seite		Seite
A.			
Abstammung der Säugetiere 4 An-		Allantoisgefäße beim Menschen	85
merkung, . . . 33, 293, 294		Allantoishöcker	29
Achoria	91	Allantoisstiel	29
Achse, mesodermale, der Meer-		Altersbestimmung jung. mensch-	
schweinchenplacenta . . .	170	licher Eier	201
Achsenstrang	14	Aluata: Placenta	187
Acanthias	1, 3	Amniogenes Chorion . . . 37 Anm.	
Adeciduata	94, 95	Amnion	5
Äußeres Keimblatt	12	— bei Sauropsiden	19
Affen, Decidua capsularis . .	184,	— bei Säugetieren	36, 47
186, 187		— falsches	5 Anm.
— Keimblattbildung	76	— reifes, beim Menschen . .	270
— Placenta	184	— Muskelfasern desselben b.	
— amerikanische, Placentoid		Sauropsiden	24
187 Anm.		— Gefäße b. Sauropsiden . .	25
— niedere, der alten Welt,		Amnionepithel	36
doppelte Implantation . .	186	Amnionbindegewebe	36
Allanto chorion	31, 92	Amnionfalte, hintere, bei Sauro-	
Allantoide Placentation . . .	92	psiden	21
Allantois	6	— — bei Säugetieren . . .	41
— bei Affen	187	— Schultzesche, . . . 87, 274, 278	
— bei Carnivoren	51, 132	— seitliche, bei Sauropsiden	20
— beim Kaninchen	51, 143	— — bei Säugetieren . . .	47
— bei Mäusen	70, 158	— vordere, bei Sauropsiden	21
— beim Meerschweinchen 74, 168		— — bei Säugetieren . . .	47
— beim Menschen	84	Amnionfalten bei den Mäusen	69
— bei Sauropsiden	28	Amnionhöhle	53
— bei Säugetieren	37, 50	— falsche, bei den Mäusen	69
— beim Schwein	107	Amnionnabel	24
— bei Vespertilioniden . . .	183	Amnionnabelgang bei Sauro-	
— bei Wiederkäuern	117	psiden	24
Allantoisblase bei Sauropsiden	29	— bei Säugetieren	36, 67
— bei Mammalia	51	Amnionnabelstrang	81
Allantoisbucht	29	Amnionnaht, ectodermale, bei	
Allantoisgang beim Menschen	79,	Sauropsiden	20
84, 276		— ectodermale, bei Säuget-	
		tieren	80 Anm.

	Seite
Amnionnaht, mesodermale . . .	20
Amnionsack	5, 36
Amnionstiel (Mensch) . . .	82, 84
Amnionwasser, s. Fruchtwasser.	
Amnionzipfel, vorderer, bei Sauropsiden, Fig. 17 . . .	22
Amnionzotten b. Wiederkäuern	117
— b. Menschen	270
Amniota	4, 294
Amphioxus	8
Anableps	1
— Placenta	90
Anamnier	4
Anastomosen, arteriovenöse, im Chorion laeve (Mensch) . . .	270
Anguis fragilis	1
Anhangsorgane, embryonale . .	7
Antimesometrale Uteruskante	52 Anm.
Anuren	3, 5 Anm.
Aplacentalia	91
Area embryonalis	41
— opaca	14
— pellucida	13
— vasculosa bei Sauropsiden	25
— — bei Säugetieren	49
Areolae der Placenta beim Schwein	106
Arteriae omphalomesentericae b. Sauropsiden	26
— — bei Säugetieren 48 An- merkung	50
— omphalomesentericae . . .	16
— umbilicales	30
— — beim Menschen	87, 275
— vitellinae	26
Arteriovenöse Anastomosen im Chorion laeve (Mensch) . . .	270
Arvicola: Blätterumkehr . . .	63
— Deciduo fracten	152 Anm.
Aufspaltung der Decidua mar- ginalis (Mensch)	231
Ausdehnung der Schleimhaut- veränderungen bei der Placentation	100
Axialer Mesoblast	46

B.

Basales Ectoderm (Mensch) . .	224
Basalmembran der Chorion- zotten (Mensch)	232
Basalplatte, Winklersche (Mensch)	244
Bauchstiel	78, 85
— Gänge in demselben bei Primaten	80 Anm.
Befruchtung bei Chiropteren .	184
— beim Menschen	199
Bildungsdotter	10
Blätterumkehr	63, 81 Anm.
— Ursachen	74
— Placentation dabei . . .	144
Blastocoel	36, 41
— beim Meerschweinchen . .	72
Blastophor	46
Blindschleiche	1
Blutinseln bei Sauropsiden . .	25
— bei Säugetieren	46
Brüllaffe, Placenta	187
Brunst	198
Brutnischen bei Pipa	90
Bruttaschen bei Fischen . . .	90
Bürstenbesatz des Syncytiums beim Menschen	222

C.

Caenogenese	8 Anm.
Camelus: Placenta	109
Canalis neurentericus bei Sauro- psiden	16
— beim Menschen	79
Capsularis, s. Decidua capsularis.	
Carcharias	1
— Placenta	90
Carnivora: Proamnion 36, Keim- blatt- und Amnionbildung 39, Deckschicht 41 Anm., Orientierung des Embryo- nalschildes 43 Anm., Sonderung des Chorions vom Dottersack 48, Dotter- sack 49, 132, Randsinus 50, Allantois 51, 132,	

	Seite		Seite
Carnivora:		Chorionzotten (Mensch) . . .	218
omphaloide Placentation		Chrysochloris: Pigment in den	
92, Placenta 118, reifer		Eihäuten	177
Fruchtsack 130, Brunst	198	Cicatricula	10
Carunculæ bei Wiederkäuern	111	Coelom bei Sauropsiden . . .	18
Cebus: Placenta	187	— bei Säugetieren	46
Centrale Excavation der Meer-		— beim Menschen	28
schweinchenplacenta . .	170	— extraembryonales, bei	
Cervicalschleimhaut beim Men-		Säugetieren	36
schen	284	— extraembryonales, bei	
Chalazæ	9	Mäusen	70
Chamaeleo (Teloderm) . . .	25	Contradeciduater Placentartypus	94 Anm.
Charaktere junger menschlicher			
Keime	80	Cotyledonen bei Wiederkäuern	110
Chiroptera: Proamnion 36,		— beim Kaninchen	173
Chordakanal 44, Dottersack		— beim Menschen	263
49, 182, omphaloide		— mütterliche, beim Kanin-	
Placentation 92, 181, Pla-		chen	135
centa 179, Befruchtung .	184	Couche enveloppante . .	60 Anm.
Chorda dorsalis	14, 16	Cynonycteris: Placenta . . .	184
Chordakanal	44	Cysten der Placenta (Mensch)	249, 263
Chordaplatte	46	— — Nabelblase (Mensch)	279
Choriata	91	Cytoblast	55
Choriodeciduale Gefäße beim		Cytotrophoblast . . 102, 176 Anm.	
Menschen	267	— beim Menschen . . 214, 222	
Chorion (amniogenes) . . 5, 7, 37			
Chorion, Sonderung vom Dottersack			
bei Säugetieren . .	48		
Chorion frondosum	37		
— — beim Menschen . .	226		
— laeve	37		
— — beim Kaninchen 141,			
bei Sorex 176, bei Vesper-			
tilio 180, 182, beim Men-			
schen 227, 269, Vasa			
nutrientia desselben . .	228		
Chorionbindegewebe	37		
Chorionblasen beim Schwein			
107, bei Halbaffen 109,			
beim Maulwurf	176		
Chorionepithel . . . 37, 60, 102			
— beim Menschen	221		
Chorionenden, absterbende, beim			
Schwein 105, bei Wieder-			
käuern	117		
Chorionplatte (Membrana chorii)			
beim Menschen	221		

D.

Dach der centralen Excavation	
der Meerschweinchenpla-	
centa	170, 172
Dachs: Placenta	132
Darmblatt	12 Anm.
Darmdottersack	27
Darmfaserplatte	18 Anm.
Darmlippen	26
Darmnabel	27
Darmpforte (vordere u. hintere)	26
Darmrinne	26
Dasyurus: Placenta	91
Decidua 94, beim Menschen .	204
Decidua ampullaris	209
— basalis	205, 228
— capsularis 100, 101, bei	
Mäusen 151, 159, beim	
Meerschweinchen	164,

	Seite		Seite
Decidua capsularis:		Dottergang bei Sauropsiden .	27
172, im Vergleich mit der		Dottergang bei Säugetieren .	48
menschlichen 173, bei		— bei Mäusen	71
Pteropus 184, bei Affen		— beim Menschen	276
184, 185, 186, beim		Dotterkreislauf bei Sauropsiden	25
Menschen 203, 205, 237,		— bei Säugetieren	49
scheinbare beim Kaninchen		Dottersack 6, bei Sauropsiden	
138 Anm., bei Vespertili-		26, 27, bei Säugetieren	
oniden	179 Anm.	37, 48, Bildung bei Eri-	
Decidua compacta	208, 228	naceus 61, bei Tarsius 62,	
— marginalis	205, 231	Verhalten bei Inversions-	
— parietalis	205	typus 75, beim Kaninchen	
— placentalis	236	75, 139, beim Eichhörn-	
— reflexa	203, 205	chen 75, bei Mäusen 71,	
— serotina	205	153, 158, beim Meer-	
— spongiosa	209, 211	schweinchen 172, beim	
— vera	205	Schwein 109, beim Maul-	
Deciduainseln (Mensch)	226	wurf 176, bei der Spitz-	
Decidual swelling (Erinaceus)	177	rius 176, bei Fleder-	
Deciduale Pfeiler (Mensch) . .	235	mäusen 182, 184, bei	
Deciduata	94, 95	Affen 187, beim Menschen	
Deciduazellen	100	79, 82, 276	
— beim Menschen 209, Vor-		Dottersacknabel (Kaninchen) .	139
stufen derselben 194,		Drüsendeckschicht (Hund) . .	122
Rückbildung post partum	284	Drüsenschicht, tiefe (Hund) .	122
Deciduofracten bei Mäusen 152		Ductus omphaloentericus seu	
Anm., beim Maulwurf 176,		vitellointestinalis s. Dotter-	
beim Igel	177	gang.	
Deckschicht der Epidermis bei		Dunkler Fruchthof bei Sauro-	
Amphibien	34	psiden	14
— Raubersche	41, 60	— Fruchthof bei Säugetieren	43
— der Chorionzotten (Mensch)	221	Durchmesser des menschlichen	
Deportation syncytialer Ele-		Eies bei der Implantation	
mente (Mensch)	222	204 Anm.	
Didelphys: Proamnion	36		
Diplo-trophoblast	102		
— beim Menschen	222		
— allantoider	102		
— omphaloider	102		
Doppelte Implantation beim			
Meerschweinchen	162		
— Implantation beim Men-			
schchen	242		
Dornhai	1		
Dotter, weißer und gelber . .	10		
Dotterblatt, parietales und vis-			
cerales, bei Mäusen	65		

E.

Echidna: Eier	3
Ectoblast	12 Anm.
— hinfälliger, bei Mäusen .	66
Ectoblasthöhle bei Mäusen . .	67
Ectoderm	12
— basales (Mensch)	224
— parietales bei Mäusen 64,	151
— — beim Meerschweinchen	71
Ectodermhöhle (Mäuse)	67
Ectodermwulst (Kaninchen) 47,	135
Ectodermale Amnionnaht . . .	20

	Seite		Seite
Fibrinoid, fibrinoide Substanz	229	Geomys: Blätterumkehr	63, 74 Anm.
Fibrinstreifen, Langhansscher	242	Gewebspilz (Mensch)	203
— Nitabuchscher	230	Glashaut der Chorionzotten	
— Rohrscher	230	(Mensch)	222
— subchorialer	242	Gongylus ocellatus	1
Fischotter: Placenta	132	— Placenta	91 Anm.
Formativer Epiblast	60	Grenzfalten	18
Freie Zotten (Mensch)	224	Grenzschicht des Syncytiums	
Fruchthof, dunkler	14, 43	(Meerschweinchenplacenta)	168
— heller	13, 43	Großzellige Inseln (Mensch)	226
Fruchtwasser	5	Grüne Inseln, grüner Saum	
— beim Menschen	271	(Hundeplacenta)	125
Funktion der Placenta	90	Gymnophionen	5 Anm., 90
Funiculus umbilicalis	38		
— — beim Menschen	271		
Furchen der Decidua als Schwangerschaftssymptom (Mensch)	207 Anm.		
Furchung bei Sauropsiden	10		
— bei Säugetieren	35		
Furchungshöhle bei Sauropsiden	13		
— bei Säugetieren	36, 41		
Furchungskugelrest	36, 40		
G.		H.	
Gänge, epitheliale, im Bauchstiel	80 Anm.	Haematom, retroplacentales	
Gallerthüllen	1, 3	(Mensch)	260
— bei Säugetieren	3, 4	Haemochlorin	125
Gastrulation bei Sauropsiden	16	Haftstiel	85
— bei Säugetieren	41, 44	Haftwurzeln, Haftzotten (Mensch)	224, 244
Gecko: Eischalen	3	Hagelschnüre	9
Gebärmutterknöpfe	117	Hahmentritt	10
Gebärmutternäpfe	116	Halbaffen: Amnionnabelgang	36,
Geburtseintritt beim Menschen	259	Allantois 51, Placenta mit	
Gefäßanordnung der mütterlichen Placenta bei den Mäusen 158, bei Vespertilioniden 180, beim Menschen	245, 257, 263	Chorionblasen	109
Gefäße des Amnion (Sauropsiden)	25	Halbplacenten	95
— des Chorion laeve (Mensch)	228	Harngang	29
— der Serosa (Sauropsiden)	25	Harnsack	28
Gefäßhof bei Sauropsiden	25	Hartschalige Eier	3
— bei Säugetieren	49	Hautdottersack	27
		Hautnabel	21, 36
		Hautplatte	18 Anm.
		Hautsinnesblatt	12 Anm.
		Heller Fruchthof	13, 43
		Hemmung der Menstruation durch die Implantation (Mensch)	204, 205, 211
		Hensenscher Knoten	43
		Hinfälliger Ectoblast (Mäuse)	66
		Hintere Amnionfalte	21
		— Darmpforte	26
		Hippomanes	116
		Hippopotamus: Placenta	109
		Hirsch: Placenta 114, Amnionzotten 117, Tragzeit	117

	Seite
Höhere Affen: Keimblattbildung	
76, Placenta	184
Hofbauersche Zellen (Mensch)	224
Hornblatt	12 Anm.
Hufeisen, ectoplacentäres (Kaninchen)	135
Huftiere: Amnionnabelgang 36, Proamnion 36, Nabelstrang 38, Allantois 51, Brunst	198
Hund: Prochorion 3 Anm., Placenta 118, Umlagerungszone, Placentarlabyrinth 119, 121, Drüsendeckschicht, tiefe Drüsenschicht, subplacentäre Schicht 122, Haematome 125, Tragzeit 132, Tubenwanderung des Eies 200; s. a. Carnivora.	
Hypoblast	12 Anm.

I.

Ichthyosaurus	2
Igel, s. Erinaceus.	
Implantation des Eies	100
— bei Mäusen 145, Meerschweinchen 162, Igel 177, Affen 185, 186, Mensch 202, 228, in einer Furche	207
— atypische, beim Menschen	254
— doppelte, beim Meerschweinchen 163, bei niederen Affen 185, beim Menschen	242
Implantationshof (Meerschweinchen)	164
Implantationskrypte (Mäuse)	145
Infarecte, rote (Mensch)	263
— weiße (Mensch)	246, 263
Inneres Keimblatt	12
Insectivoren: Proamnion 36, Sonderung des Chorions vom Dottersack 48, omphaloide Placentation 92, Placenta 175, Pigment in den Eihäuten	177

Grosser, Eihäute und Placenta.

Inseln, deciduale (Mensch)	226
Inseln, großzellige (Mensch)	226
— grüne (Hund)	125
Insertio velamentosa der Nabelschnur (Mensch)	272
Interamnionhöhle bei Mäusen	70
— beim Meerschweinchen	72
Interectoplacentarhöhle (Kaninchen,)	143
Interlobuläres Syncytium (Meerschweinchen)	170
Intermenstrueller Abschnitt, Intervall (Mensch)	190
Intervillöser Raum bei Affen 187, beim Menschen 214, Einmündung von Drüsen 231, Kreislauf 234, 257, in der reifen Placenta	268

K.

Kalkablagerung in der reifen Placenta (Mensch)	263
Kalkschale	9
Kameel: Placenta	109
Kanalisiertes Fibrin (Mensch)	249
Kaninchen: Gallerthülle 3, Proamnion 36, 44 Anm., Orientierung des Embryonalschildes 43 Anm., Sonderung von Chorion und Dottersack 48, Allantois 51, 143, Dottersack 75, 139, omphaloide Placentation 92 Anm., Placenta 138, scheinbare Capsularis 138 Anm., Keimblasenrest 139, 141, ältere Stadien (Fruchtsack) 139, Chorion laeve 141, Interectoplacentarhöhle 143, Unterbau 143, Placentarlabyrinth 143, Placentarcharaktere 172, Tragzeit 174, Brunst 199, Tubenwanderung des Eies	200

	Seite		Seite
Maus :		Mensch :	
dermale Sinus 160, Unterbau 160, Placentarcharaktere 173, Tragzeit 174, Tubenwanderung des Eies	200	Chorionplatte 221, Chorionzotten 218, Cysten der Placenta 249, 263, Cysten des Dottersackes 279, Decidua 205, D. ampullaris 209, D. basalis 228, 235, D. capsularis 203, 205, 237, D. compacta 208, D. marginalis 231, D. parietalis 205, D. reflexa 203, D. spongiosa 209, 211, D. vera 205; Deciduazellen 209, Rückbildung post partum 284, Deckschicht der Zotten 221, Deportation syncytialer Elemente 222, Differenzierung des Chorions 226, Dottergang 276, Dottersack 79, 82, 276, Durchmesser des Eies bei der Implantation 204 Anm., Embryonen, junge 76, Fibrin 229, kanalisiertes, Fibrin 249, Fibrindecke, Fibrindeckel 203, Fibrinoid, fibrinoide Substanz 229, Fibrinstreifen 230, 242, Fruchtwasser 271, Furchen der Decidua als Schwangerschaftssymptom 207 Anm., Gänge im Bauchstiel 80 Anm., Geburtseintritt 259, Gefäße im Chorion laeve 228, Gewebspilz 203, Größe und Form der wachsenden Placenta 239, großzellige Inseln 226, Haftwurzeln, Haftzotten 224, 244, Hemmung der Menstruation durch die Implantation 204, 205, 211, Hofbauersche Zellen 224, Implantation 202, 228, in einer Furche 207, doppelte	
Meerschwein: Proamnion 36, Blätterumkehr 71, Placentation 162, Implantation 162, plasmodiale Wurzeln 166, Umlagerungszone 167, Grenzschrift des Syncytiums 168, mesodermale Achse der Placenta 170, Dach der centralen Excavation 170, 172, interlobuläres und Randsyncytium 170, ectoplacentäres Entoderm 72, 165, 170, Riesenzellenschicht 171, Capsularis 164, 172, Unterbau 172, Placentarcharaktere 173, Tragzeit 174, Tubenwanderung des Eies	200		
Megachiroptera: Placenta	184		
Membran, Reichertsche	67, 153		
Membrana decidua, s. Decidua.			
Mensch: Allantoide Placentation 92, 293, Allantoisgang 79, 84, 276, Altersbestimmung junger Eier 200, Amnion 270, Amnionzotten 270, Amnionfalte, Schultzesche 87, 274, 278, arteriovenöse Anastomosen im Chorion laeve 270, Aufspaltung der Decidua marginalis 231, Basales Ectoderm 224, Basalmembran der Zotten 222, Basalplatte 244, Bauchstiel 78, 85, Befruchtung 199, Bürstenbesatz des Syncytiums 222, Cervicalschleimhaut 284, choriodeciduale Gefäße 267, Chorion laeve 269, Chorionepithel 221,			

Mensch:

242, atypische 254, Insertio velamentosa der Nabelschnur 272, Intervall (der Menstruation) 190, intervillöser Raum 214, 249, 268, Einmündung von Drüsen in denselben 231, Infarcte, rote 263, weiße 246, 263, Kalkablagerung in der Placenta 263, Keimblattbildung 80, Knickungsfurchen der Decidua parietalis 208, Kräfte, die das Eindringen des Eies in die Schleimhaut veranlassen 203, Kreislauf im intervillösen Raum 234, 257, Langhanssche Schicht 221, Leukocyten in der Decidua 213, 230, Lochien 282, Menstruation 190, Bedeutung derselben 198, Mitosen im Zottenepithel 223, Nabelschnur 271, Nachgeburt 259, Nebenplacenten 228, Ovulation, Zeitpunkt derselben 201, Phasen (Stadien) der Eiernährung 231, perionaler Raum 213, Peritoneum mit deciduärer Reaktion 285, Pfeiler, deciduale 235, Placenta, reife 260, Placenta accreta 255 Anm., Pl. capsularis 253, Pl. circumvallata 253 Anm., Pl. marginata 253, Pl. praevia 240, Pl. reflexa 253, postmenstruelles Stadium 197, praemenstruelles Stadium 194, Primärzotten 214, 217 Anm., Proliferationsknoten des Syncytiums 222, puerperaler Uterus 280, Randdecidua

Mensch:

205, Randsinus 232, 265, Reichertsche Narbe 238, Reifungserscheinungen der Placenta 259, Retroplacentares Haematom 260, Schlußcoagulum 203, 228, 237, Schwangerschaftswehen 235 Anm., Schlußplatte, Schlußring 251, Sekundärzotten 217, Septa placentae 245, 263, Sitz der Embryonalanlage 226, 255, 272, Spermatozoen, Lebensdauer im weiblichen Genitaltrakt 202, Stoffaustausch in der Placenta 257, Syncytium 214 ff., Trennungsebene der Nachgeburt 260, Trophosphäre 229, Tubeneckenplacenta 239, Tubenwanderung des Eies 200, Umlagerungszone 229, Uteroplacentargefäße 263, Uterus post partum 280, Uterusepithel während der Gravidität 213, Uteruschleimhaut, normale 188, Vacuolen im Syncytium 222, Wachstum der Eikapsel 232, der Placenta 239, Zahl der Zottenstämme 232, Zellinseln, Zellknoten 226, Zellsäulen 225, Zellschicht 221, Zotten der reifen Placenta 265, Zottenstroma 223.

Menschenhai	1
Menstruation	190, 196
Mesenchym	16 Anm.
Mesenterium, ventrales	27
Mesoblast	15
Mesoderm	15
— axiales	46
— parietales	18, 46
— peripheres	46

	Seite
Mesoderm, peristomales	46
— viscerales	18, 46
Mesodermentwicklung beim	
Menschen	82
Mesodermflügel	24
Mesodermkanal	16
Mesodermsäckchen	16
Mesodermale Amnionnaht	20
— Achse der Meerschwein-	
chenplacenta	170
Mesometrale Uteruskante	52 Anm.
Mesometrium	52 Anm.
Mitosen im Zottenepithel (Mensch)	223
Mittelblatt	15
Mittleres Keimblatt	15
Monotremen: Gallerthülle 3,	
Seröse Hülle 7 Anm.,	
Phylognese 34, Furchung	
und embryonale Anhangs-	
organe 35 Anm.	
Morula	35
Muscularis uteri während und	
nach der Gravidität (Mensch)	284
Muskelfasern des Amnion bei	
Sauropsiden	24
Mustelus laevis: Placenta	90
Musteliden: Placenta	132
Mutterkuchen: reifer (Mensch)	260
Mycetes: Placenta	187

N.

Nabelblase, Nabelbläschen	49
— beim Menschen	276
Nabelfalten	18
Nabelhernie, physiologische	87
Nabelschnur, Nabelstrang bei	
Sauropsiden 27, Säuge-	
tieren 38, Kaninchen 173,	
Ratte, Meerschweinchen	
173, Chiropteren 183,	
Mensch 271.	
Nabelstrangcoelom	87
Nachgeburt 94 Anm., beim	
Menschen 259, Trennungs-	
ebene derselben 260.	

Nagetiere, s. Rodentia.	
Nahrungsdotter	10
Narbe, Reichertsche	238
Nebenplacenten (Mensch)	228
Nephrotom	18
Nitabuchscher Fibrinstreifen	
(Mensch)	230

O.

Obplacenta (Kaninchen)	135, 138
Oedem der praemenstruellen	
Schleimhaut beim Menschen	194
Omphalochorion	92
Omphaloide Placentation	92
— — beim Kaninchen	92
Anm., bei Talpa 176,	
Erinaceus 177, Vesper-	
tilioniden 181.	
Opossum: Urmund	41
Ovarialfollikel bei Sauropsiden	9
Ovipare Wirbeltiere	1
Ovovivipare Wirbeltiere	2, 89
Ovulation, Zeitpunkt beim	
Menschen	201

P.

Pabulum	93 Anm.
Palingenese	8 Anm.
Paraderm	46
Paraplacenta	99
Paraplacentäre Ernährung	93,
133, 153	
Parietales Ectoderm bei Mäusen	64
— — beim Meerschweinchen	71
— Dotterblatt bei Mäusen	64
— Mesoderm	18, 46
Parietalhöhle	46
Perameles: Placenta	91
Pergamentschale	9
Pericardialhöhle	46
— beim Menschen	82 Anm.
Perionaler Raum	213
Periplacenta (Kaninchen)	135
Peripherer Mesoblast	46

	Seite		Seite
Peristomaler Mesoblast . . .	46	Placentarhaematome, embryo-	
Perissodaetyla: Omphaloide Pla-		trophische (Hund) . . .	125
centation 82, Placenta 109.		Placentarlabyrinth bei Carni-	
Peritoneum, deciduale Reaction		voren 119, 121, 126, Ka-	
(Mensch)	285	ninchen 143, Mäuse . .	157
Pfeiler, deciduale (Mensch) .	235	Placentarlamellen (Hund) . .	124
Pferd: Gallerthülle 3, Sonde-		Placentarwülste (Kaninchen) .	135
rung des Chorions vom		Placentom (Wiederkäuer) . .	112
Dottersack 48, Allantois		Placentoid (amerikan. Affen) 187 Anm.	
51, Placenta	109	Plasmodiale Wurzeln der Meer-	
Phasen der Ernährung des Eies		schweinchenplacenta . .	166
bei höheren Säugetieren		Plasmodiblast	55, 102
93, beim Menschen . .	231	Plasmoditrophoblast 102, 176 Anm.	
Phylogenese der Eihäute . 32, 34		— beim Menschen	222
— der Mammalia 4 Anm., 33,		Plasmodium	98
34, 293, 294		Postmenstrueller Abschnitt	
— der Placenta	293	(Mensch)	190, 197
— der Sauropsiden	34	Praemenstrueller Abschnitt	
Pipa dorsigera	5 Anm., 90	(Mensch)	190, 194
Placenta accreta (Mensch) 255 Anm.		Praeplacenta	103
— angiotheliochorialis . . .	291	Primaten: Proamnion 36, allan-	
— apposita	96	toide Placentation 92, Pla-	
— capsularis (Mensch) . .	253	centen 184, Phylogenese 293	
— circumvallata (Mensch) 253 Anm.		Primäres Keimblatt	12
— conjugata	96	Primär - intervillöser Raum	
— cumulata	96	(Mensch)	249
— discoidalis	96, 133	Primärzotten (Mensch) 214, 217 Anm.	
— endotheliochorialis . . .	291	Primitivknoten	43
— epitheliochorialis	291	Primitivrinne	15, 43, 79
— foetalis (Mensch) . .	227, 242	Primitivstreifen	14, 43, 79
— haemochorialis	291	Primitive Leibeshöhle	18
— marginata (Mensch) . .	253	Pristiurus	3
— materna (Mensch) . . .	236	Proamnion bei Sauropsiden 18,	
— olliformis	97	bei Säugetieren 36, beim	
— plicata	96	Kaninchen 44 Anm., bei	
— praevia (Mensch) . . .	240	Mäusen 68 Anm., beim	
— reflexa (Mensch)	253	Menschen	79
— succenturiata (Mensch) .	228	Prochorion	3 Anm.
— syndesmochorialis . . .	291	Proliferationsknoten des Syncy-	
— vera	95, 118	tiums (Mensch)	222
— zonaria	96, 118	Pteropus: Dottersack 49, Am-	
Placentalia	91	nionbildung 56, Placenta	
Placentation: Definition . .	89, 92	184, Decidua capsularis .	184
— allantoide	92	Puerperaler Uterus beim Men-	
— omphaloide	92	schen	280
— Stadien bei höheren Mam-		— Uterus bei Säugetieren	
malia	93	(Literatur)	280 Anm.

Seite	S.	Seite
R.		
Randdecidua (Mensch) . . .	205	Säugetiere, s. Mammalia.
Randhaematom (Hundeplacenta)	125	Salamandra (atra und maculata) 1, 90
Randsinus des Dotterkreislaufes bei Sauropsiden 25, bei Säugetieren 50, beim Ka- ninchen	140	Sandviper 1
— der menschlichen Placenta 232, 265		Saum, grüner (Hundeplacenta) 125
Randsyncytium (Meerschwein- chenplacenta)	170	Sauropsiden, Phylogenese . . 34
Randwulst	11	Schaf: Sonderung des embry- onalen Ectoderms vom Tro- phoblasten 59, Placenta 115, Tubenwanderung des Eies 200; s. auch Huf- tiere u. Wiederkäuer.
Ratte, siehe Maus.		Schalen bei eierlegenden Sela- chiern 1
Raubersche Deckschicht . . 41, 60		Schalendrüsen 3
Raubtiere, siehe Carnivora.		Schalenhaut 3, 9
Reh: Sonderung des embry- onalen Ectoderms vom Tro- phoblasten 59, Placenta und Tragzeit	117	Schichten der praemenstruellen Schleimhaut (Mensch) . . 194
Reichertsche Membran (Mäuse) 67, 153		Schildkröten: Schalen, Eihäute Eizahn 3, 3 Anm.
Reichertsche Narbe (Mensch) .	238	Schleimblatt 12 Anm.
Reifungserscheinungen an der menschlichen Placenta .	259	Schlußcoagulum (Mensch) 203, 228, 237
Retroplacentales Haematom (Mensch)	260	Schlußplatte, Winklersche (Mensch) 251
Rhinolophus: Dottersack 49, 184, Placenta	184	Schlußring, subchorialer, Wal- deyerscher (Mensch) . . 251
Rhinoderma: Brutpflege . . .	90	Schultzesche Amnionfalte 87, 274, 278
Riesenzellen	99	Schwangerschaftswchen (Mensch) 235 Anm.
— vielkernige, 99, beim Men- schen	255	Schwanzfalte, Schwanzkappe des Amnion 47
Riesenzellen, einkernige, 99, bei Mäusen 66, 152, beim Menschen	256	Schwein: Gastrula 42, Sonde- rung des embryonalen Ectoderms vom Tropho- blasten 59, Placenta 104, Areolae 106, Chorionblasen 107, Dottersack 109, Trag- zeit 109, Tubenwanderung des Eies 200; s. auch Huftiere.
Riesenzellenschicht der Meer- schweinchenplacenta 171, der Mäuseplacenta . . .	157	Secundär-intervillöser Raum (Mensch) 249
Ringelnatter	2, 10	Secundärzotten (Mensch) . . 217
Ringsinus, siehe Randsinus.		Secundinae 94 Anm.
Rochen	1	Seenadeln, Seepferdchen: Brut- taschen 90
Rodentia: omphaloide Placen- tation 92, Placenten 134, Vergleich der Placenten 172, Brunst	199	
Rohrscher Fibrinstreifen . . .	230	

	Seite
Topfplacenta	97
Träger bei Mäusen	67, 153
— beim Meerschweinchen	71, 165
Trennungsebene der Nachgeburt beim Menschen	260
Triton: Gallerthülle	3
Trophoblast	34, 60, 102
— beim Menschen	213
Trophoblastschale b. Menschen	214
Trophoderm	60 Anm., 103, 213
Trophosphäre	229
Trophospongia	99
— beim Igel	177
Tropidonotus	2, 10
Tubeneckenplacenta (Mensch)	239
Tubenwanderung des Eies	200
Tupaja: Amnionbildung	58,
contradeciduater Placentar- typus	94 Anm.

U.

Überzählige Spermatozoen im Ei	11
Umkehr der Keimblätter	63, 81 Anm.
Umlagerungsschicht, Umlage- rungszone beim Hund	119,
124, bei der Katze	128,
beim Kaninchen	137, 143,
bei den Mäusen	154, beim
Meerschweinchen	167,
beim Menschen	229
Unterbau der Placenta beim Kaninchen	143, bei Mäusen
160, beim Meerschwein- chen	172
Urachus	29
Urdarm	41
Urdarmstrang	16
Urmund	41
Urmundrinne	15
Ursachen der Blätterumkehr	74
Urwirbel	18
Uteri ejicientes	94 Anm.
— retinantes	94 Anm.
Uterinmilch	93, 113
Uteroplacentargefäße (Mensch)	263

Grosser, Eihäute und Placenta.

	Seite
Uterus puerperalis (Mensch)	280
— — bei Tieren (Literatur)	280 Anm.
Uterusepithel, Anteil an der Pla- centa	120, 133, 203, 292
— beim Menschen während der Gravidität	213
Uterusgekröse	52 Anm.
Uteruskante, antimesometrale und mesometrale	52 Anm.
Uterusschleimhaut, normale (Mensch)	188

V.

Vacuolen im Syneytium (Mensch)	216, 222
Vasa omphalomesenterica	48
— — beim Menschen	279
Vasa umbilicalia	51
— — beim Menschen	85, 87, 275
Venae omphalomesentericae	26, 50
— omphalomesentericae	26
— umbilicales	30, 51, 87
— vitellinae (anteriores und posterior)	24, 26
Vesicula umbilicalis	49
— — beim Menschen	276
Vespertilioniden: Sonderung des Chorions vom Dottersack	48, Amnionbildung 54,
Placenta	179, mütterliche
Gefäßanordnung in der Placenta	180, Chorion
laeve	180, omphaloide
Placentation	92, 181,
Dottersack	182, Splanchno-
pleuraepithel	183, Allanto-
is	183, Nabelstrang 183.
Vesperugo	56, 184
Villi choriales (Mensch)	218
Vipera, ammodytes und berus	1, 2, 3
Viscerales Dotterblatt, viscerales Entoderm bei Mäusen	65,
beim Meerschweinchen	71.





