

(AUS DEM ANATOMISCHEN INSTITUT ZU MARBURG.)

ÜBER DIE
ENTWICKELUNG DER DARMSPIRALE

BEI

ALYTES OBSTETRICANS.

VON

KARL REUTER,
MARBURG.

Hierzu Tafel XV/XVII.

Die morphologischen Erscheinungen, unter denen sich die Entwicklung des Darmkanales bei den Anuren vollzieht, bieten durch ihre komplizierten Formen und ihren steten Wechsel sehr viel Interessantes.

Trotzdem wissen wir über die Entwicklung des bei diesen Tieren auftretenden Spiraldarmes, sowie über seine Rückbildung am Ende des Larvenlebens noch sehr wenig Genaues, und die spärlichen darüber angestellten Beobachtungen haben bis jetzt zu keinem nennenswerten Resultat geführt.

Schon im Jahre 1882 hatte Gasser (5) auf die interessanten Entwicklungsvorgänge am Darmkanal von *Alytes obstetricans* hingewiesen, ohne dass bis jetzt an dieser oder irgend einer anderen Species seine Beobachtungen weiter fortgesetzt worden wären.

An Interesse hat jedoch die ganze Frage neuerdings noch bedeutend gewonnen, nachdem Rückert eine Arbeit „über die Entwicklung des Spiraldarmes bei Selachiern“ veröffentlichte (8) und andererseits durch die „Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon“ seitens der Gebrüder Sarasin (6) uns wertvolle Aufschlüsse über Entwicklungsvorgänge am Darm von *Ichthyophis glutinosus* gegeben wurden.

Dieser Umstand veranlasste mich an dem im hiesigen Institut seit längerer Zeit gesammelten *Alytes*-Material diesbezügliche Untersuchungen anzustellen.

Ein grosser Teil der von mir benutzten Embryonen war bereits fixiert und in Alkohol aufbewahrt. Ausserdem standen mir eine Reihe von früher angefertigten Schnittserien zur Verfügung, welche ich endlich noch durch das in diesem Frühjahr von mir selbst gesammelte Material ergänzen konnte.

Die Fixierung war grösstenteils in sublimathaltigen Fixierungsflüssigkeiten vorgenommen. Als geeigneteste Färbung erwies sich die mit Boraxkarmin und eventuell Nachfärbung mit Pikrinsäure. Die Schnittdicke betrug durchschnittlich 10 μ .

Da wir über die Blastoporusbildung bei *Alytes* von anderer Seite noch genauere Untersuchungen zu erwarten haben, so beginne ich meine Betrachtungen an Embryonen, welche dieses Stadium bereits absolviert hatten.

Es ist der Moment, wo der dem kugeligen Dotter ursprünglich gekrümmt aufliegende Embryo allmählich sich zu strecken und von der Dotterkugel abzuheben beginnt. Das Lumen des Darmkanales hat hier noch einen mit der Embryonalachse parallelen Verlauf. Sein vorderster Abschnitt ist nach der Mundbucht zu durch die primitive Rachenhaut abgeschlossen und stellt eine ziemlich weite Höhle dar, deren seitliche Ausbuchtungen mit ihrem Epithel die inneren Kiemen und die Lungenanlagen zu bilden bestimmt sind (Fig. 1 KD). Ich will diesen Abschnitt als Kopfdarm bezeichnen und seine Ausdehnung nach hinten bis zum Orte der späteren Lungenausstülpung einschliesslich rechnen. Er geht dort, sich allmählich trichterförmig verengend, in den eigentlichen, durch den oberen Teil der Dotterkugel verlaufenden, noch verhältnismässig weiten Mitteldarmkanal über (Fig. 1, MD), welcher endlich, den Vornierengang aufnehmend, bei Cl als Kloake endigt.

Indem nun der Embryo an Länge zunimmt, und Kopf- und Schwanzende über die Dotterkugel hinauswachsen, verlängert sich auch der Darmkanal und zwar an den Stellen, wo der Mitteldarm in den Kopfdarm und die Kloake übergeht. Es

ist dieser Vorgang gleichsam ein in die Längegezogenwerden des Anfangs- und Endteiles der Dotterkugel, deren mittlerer Teil infolge seines Ballastes an der Streckung nicht teilnehmen zu können scheint. Er behält im grossen und ganzen noch immer seine Kugelform bei, nur an der oberen Peripherie wird er anscheinend durch den sich gerade streckenden Embryo etwas abgeflacht, und damit sein ursprünglich weites Lumen von oben her zusammengedrückt (Fig. 2 †). Es verschwindet auf diese Weise das Lumen in diesem Darmabschnitt während einer bestimmten Entwicklungsphase scheinbar völlig. Von seinem Vorhandensein kann man sich indessen an günstig getroffenen Stellen der einzelnen Schnittserien sehr gut überzeugen (Fig. 2, DD). Der ausgezogene Anfangs- und Endteil des Mitteldarmes nehmen in dieser Entwicklungszeit eine von der ursprünglichen abweichende Richtung nach oben gegen den gestreckt verlaufenden Embryo hin ein (Fig. 2, 3, ED).

Es ist jetzt also zu der ursprünglichen Dreiteilung des Darmkanales in Kopfdarm, Mitteldarm und Kloakenteil (ein Schwanzdarm fehlt von meinem Ausgangsstadium ab), noch eine weitere Sonderung hinzugetreten, welche allein den Mitteldarm betrifft, und ich muss nunmehr seine drei Abschnitte in Rücksicht auf die weitere Entwicklung als Anfangs-, Dotter- und Enddarm (AD, DD, ED, Fig. 2, 3) unterscheiden.

Der komplizierten Verhältnisse wegen möge es gestattet sein, noch einmal der Reihe nach die einzelnen Abschnitte des Darmkanales von vorn nach hinten gehend aufzuzählen, wie wir sie bei Embryonen von etwa 2–3 mm Länge auf der Entwicklungsstufe von (Fig. 2 u. 3) zuerst deutlich unterscheiden können.

Von der primären Mundbucht (Fig. 2, MB) kommen wir in die noch durch die primitive Rachenhaut abgeschlossene Kopfdarmhöhle mit ihren seitlichen Kiemenausbuchtungen, welche die Lungenanlage (Fig. 2, Lu) von dem sich anschliessenden Anfangsdarm (Fig. 2, AD) abgrenzt. Dieser wiederum reicht

bis zur Einmündung der Pankreasausstülpung (Fig. 2, Pd) und führt uns von da in das teilweise verlegte Lumen des Dotterdarmes (Fig. 2, DD). Auf den Dotterdarm folgt nach hinten zu der Enddarm, welcher mit der Einmündung des Vornierenganges in den nach aussen führenden Kloakenteil übergeht.

Schon in dieser Zeit beginnt die Achse des Darmrohres auch von der Medianebene abzuweichen, indem sie sich im Sinne des Uhrzeigers nach rechts dreht und zwar um ihren Halbierungspunkt, so dass der Anfangsdarm nach rechts, der Enddarm nach links von der Embryonalachse zu liegen kommt.

Es dürfte nicht unwahrscheinlich sein, dass das zu dieser Zeit bereits links liegende, fertig ausgebildete Herz (Fig. 2, H) auf die letztgenannte Lagenveränderung einen gewissen bestimmenden Einfluss ausübt und damit für die ganze weitere Lagerung des Darmes einen ausschlaggebenden Faktor bildet. Es wird dadurch einmal die Verteilung der Bauchorgane auf die rechte und linke Körperhälfte eingeleitet, und zweitens ist damit auch entschieden, in welchem Sinne der entstehende Spiraldarm sich zu drehen hat.

Wir sehen nämlich im weiteren Verlaufe der Entwicklung die merkwürdige Erscheinung eintreten, dass die Achse des Dotterdarmrohres den Intentionen des Anfangs- und Endteiles folgend, sich zur Hauptachse des Embryos noch weiter dreht und schliesslich sogar rechtwinkelig stellt. Das ist äusserlich sehr schön an Embryonen zu sehen, bei denen unter der Lupe die Bauchdecken abpräpariert wurden. An dem in Fig. 5 abgebildeten Modell lässt sich dies ebenfalls erkennen.

Der Anfangs- und besonders der Enddarm wachsen dabei sehr in die Länge. Sie sind beide ganz bedeutend dünner als der Dotterdarm. Aber auch der letztere hat sich an dem Längenwachstum beteiligt und seine ursprüngliche Kugelgestalt mit einer länglichen, bohnenförmigen vertauscht.

Er erinnert in seiner Form ungefähr an einen gefüllten menschlichen Magen; wie Ösophagus und Duodenum in den letzteren, so gehen End- und Anfangsdarm in den Dotterdarm über.

Die soeben geschilderten Drehungserscheinungen sind, wie schon oben angedeutet wurde, der Anfang jener komplizierten Formveränderungen, welche zur Ausbildung des Spiraldarmes bei der *Alytes*larve führen. Mit der rechtwinkeligen Stellung der Darmachse gegen die Embryonalachse ist nun ein Moment eingetreten, welches wiederum Änderungen in den Wachstumserscheinungen der drei Darmabschnitte bedingt. Es liegen jetzt die Mündungen des Anfangs- und Enddarms in den Dotterdarm dicht neben einander (Fig. 5) und wir könnten erwarten, dass sie bei Fortsetzung ihres ursprünglichen Längenwachstums sich doppelt korkzieherförmig mit entgegengesetzten Windungen unter steter Drehung des Dotterdarms um einander herumwinden müssten. Diese Drehung kann aber nicht stattfinden, weil von diesem Augenblicke an das Längenwachstum des Anfangsdarms ganz bedeutend hinter demjenigen des Enddarms zurückbleibt. Ich möchte fast sagen, die ursprüngliche Wachstumsenergie des Anfangsdarms ist bereits in einer anderen Form verbraucht worden, nämlich zur Erzeugung der Darmausstülpungen der Leber und der Pankreasbläschen, deren Entstehung gerade in diese Zeit fällt.

Ventral und etwas nach rechts aus dem Vorderdarm entspringt die ihrem ziemlich langen Stiel aufsitzende Leber und dicht in ihrer Umgebung die drei Pankreasanlagen an der Stelle, wo Dotter- und Anfangsdarm in einander übergehen. (Fig. 2, Pd, Pv, Le).

Der Leberstiel treibt nach links und rechts hin jederseits ein Konvolut von schlauchförmigen Fortsätzen, welche die beiden Dottervenen von vorn her umfassen. Von den beiden so ge-

bildeten primitiven Leberlappen ist der rechte schon um diese Zeit der grössere (Fig. 2. Le, Dv.).

Zusammen mit dem Pankreas bewirkt die Leber eine schlingenförmige, nach rechts und oben offene Krümmung des Anfangsdarms und diese beiden Organe werden fast während des ganzen Larvenlebens von dieser „Gastroduodenalschlinge“ umschlossen.

Wenden wir nun unsere Aufmerksamkeit wieder dem Enddarm und dem Dotterdarm zu, indem wir auch ihre Mesenterialansätze berücksichtigen.

Es dürfte ohne weiteres klar sein, dass der in der allerersten Zeit gestreckt verlaufende Darm seiner ganzen Länge nach durch ein Mesenterium, wenn wir das mesenchymatöse Gewebe schon so nennen wollen, mit der Chorda in Verbindung stand, und dass diese Verbindung sich den allmählich erfolgten Formveränderungen des Darmes angepasst hat. An all denjenigen Stellen, wo der Darm sich mehr von der Embryonalachse entfernte, hat sich das Mesenterium verlängert, während es an anderen Stellen wiederum so geblieben ist wie es war; kurzum, es nimmt von vornherein bei den Wachstumserscheinungen eine rein passive Stellung ein (Fig. 5, Mes.). Das letztere wird im höchsten Grade wahrscheinlich und leicht erklärlich, wenn man die bedeutende Massigkeit des Darmes den sehr zarten und schwachen Mesenterien gegenüberstellt. Auf diese Weise erklärt es sich auch leicht, dass wir zwischen Dotter- und Enddarm eine ganz kurze Mesenterialverbindung vorfinden (Fig. 5, Mes'), welche als Rest des ursprünglich median verlaufenden Mesenteriums anzusehen ist und welche nach vorn und hinten von ihrem Ansatz an der Chorda in das übrige mesenteriale Gewebe übergeht. Durch dieses kurze Mesenterium sind die beiden, End- und Dotterdarm, aneinander gefesselt, ein Umstand, der für ihre spätere gegenseitige Lagenbeziehung von ausschlaggebender Bedeutung ist. Es muss nämlich infolge dieses

Zustandes bei jeder Lagenveränderung ein Darmabschnitt dem anderen folgen und daraus erklärt sich die Bildung nicht einer einfachen, sondern einer Doppelspirale. Während also in Zukunft der Anfangsdarm im Längenwachstum ganz ausserordentlich zurückbleibt, wachsen Dotter und Enddarm durch das Mesenterium eng miteinander verbunden, in gleichem Tempo in die Länge, und an der Übergangsstelle dieser beiden Darmabschnitte in einander haben wir einen beweglichen, vorwärts strebenden Punkt, welcher dem Pol der entstehenden Spirale entspricht und infolgedessen bei fortschreitendem Wachstum einer fortwährenden Lagenveränderung unterliegt, indem seine Bahn Spiraltouren beschreibt (Fig. 5 ††).

An den in Fig. 3, 5, 7, 8 dargestellten Modellen lässt sich die fortschreitende Entwicklung der Darmspirale sehr schön beobachten. Bei Modell Fig. 3 ist der Enddarm noch ganz kurz, der Anfangsdarm übertrifft ihn hier sogar noch an Länge, der Dotterdarm hat sich noch wenig verändert. In Fig. 5 ist der Enddarm bedeutend länger geworden, der Dotterdarm hat sich mit seiner Achse quer gestellt und die Übergangsstelle zwischen beiden (Fig. 5 ††), die in der vorigen Figur hinten lag, ist jetzt nach rechts und vorn gerückt. Bei weiterer Entwicklung rückt sie noch mehr vor und weicht in der Richtung nach unten hin ab, sodass sie bei fortgesetzter Drehung in Fig. 7 ††, weit unten zu liegen kommt. Die Länge des Anfangsdarmes hat zwischen Stadium Fig. 5 und 7 so gut wie gar nicht zugenommen. Dagegen hat sich seine Schlinge, deren Entstehung schon oben geschildert wurde, auf der Stufe zwischen Fig. 3 und 5 nunmehr S-förmig gekrümmt, indem ihr unterer Teil sich nach rechts hin mehr ausgebogen und zugleich damit eine komplizierte Drehung (Fig. 7 und 8) beschrieben hat. Die Leber sowohl wie das Pankreas nehmen samt ihren Ausführungsgängen an dieser Lagenveränderung teil und schliesslich ordnen sich diese beiden Organe so, dass die Leber in den oberen, das Pankreas in den

unteren Teil der S-förmigen Schlinge zu liegen kommt (Fig. 15, Pa, Le). Man sieht an Fig. 7 und 8 ferner sehr deutlich, wie Anfangs- und Enddarm (dessen Konturen an den verdeckten Stellen miteingezeichnet sind), den Dotterdarm an Stärke noch erheblich übertreffen. Ihr Übergang erfolgt an den Stellen AD und †† Fig. 7 in den Dotterdarm ganz allmählich. In Fig. 8 sind die Lungen- und Kiemenausbuchtungen des Vorderdarmes KD fortgelassen, Leber- und Pankreasanlagen sind (Le) angedeutet, und Centralnervensystem und Chorda (Md, Ch) dienen beim Modellieren als Richtungshilfsmittel. Die Drehung der Darmspirale setzt sich nun in der angegebenen Weise fort, bis dass 4—5½ Windungen entstanden sind. Mehr Windungen pflegen sich durchschnittlich nicht auszubilden. Wir finden dann schliesslich bei der fertigen Larve eine Doppelspirale (Fig. 10), deren Pol links und unten liegt, deren Basis nach oben und rechts sieht und mit der Horizontalebene einen spitzen Winkel bildet. Vom Spiralpol (Fig. 10, ††) aus gesehen ist die äussere dem Dotterdarm entstammende Lage von Touren im Sinne des Uhrzeigers, die innere, die dem Enddarm angehört, im entgegengesetzten Sinne gedreht. Beide sind durch ein Mesenterium miteinander verbunden. Verfolgt man vom Spiralpol aus die äusseren Windungen, so gelangt man in den Anfangsdarm, resp. die Gastroduodenalschlinge und von hier weiter durch den Schlund nach aussen, die innere Lage führt hingegen in einen kurzen gerade verlaufenden Teil (Fig. 8 ED), der später zum Rektum wird, und von dort erst durch die Kloake ins Freie. Der Dotterdarm ist bei der fertig ausgebildeten Spirale ebenso dünn geworden wie Anfangs- und Enddarm bereits waren, und die drei Abschnitte sind äusserlich nicht mehr von einander zu unterscheiden.

Es besteht also nach erfolgter Ausbildung der Darmkanal bei der Alytenlarve aus drei oder besser vier Abschnitten; 1. dem Schlunddarm, bis zur Lungenanlage einschliesslich ge-

rechnet, 2. der Gastroduodenalschlinge, welche Leber und Pankreas umschliesst, 3. der eigentlichen Darmspirale und ihrer Ausmündung, dem gerade verlaufenden Rektum, (4). Eins und Zwei haben sich aus dem Kopfdarm und Anfangsdarm entwickelt; die ganz kurze trichterförmige Übergangsstelle zwischen beiden funktioniert als Ösophagus. Drei setzt sich zusammen aus dem grössten Teile des Enddarmes, dessen letzter Abschnitt zum Rectum, Vier, wird. (Fig. 15.)

Es würde eine wenig aussichtsvolle Aufgabe sein, wenn man versuchen wollte, allen mechanischen Momenten, welche zur Bildung des Spindeldarmes beitragen müssen, nachzugehen und dieselben kritisch gegen einander abzuwägen. Diejenigen Faktoren, die wir zunächst kennen gelernt haben, das Längenwachstum der beiden in Frage kommenden Darmabschnitte und ihre gegenseitige Fesselung durch das Mesenterium bedingen an sich keine Spiraldrehung. Dagegen kann man sich schon eher vorstellen, dass die Bedingungen zur Drehung in irgend einem Sinne gegeben sind, wenn zu den beiden erstgenannten noch der beengende Einfluss der Leibeshöhlenwandung hinzukommt.

Indessen finden sich diese Faktoren auch bei anderen Tieren in ganz ähnlicher Weise wirkend, ohne dass der Darm sich in der, ich möchte fast sagen, mathematisch genauen Form einer *Alytes*-Darmspirale aufwickelt. Einzelne Arten von Amphibien, vielleicht die Anuren ganz speziell, stehen scheinbar in dieser Beziehung einzig da.

Wir werden wohl nicht fehl gehen, wenn wir noch nach anderen formbestimmenden Ursachen suchen, welche in der histologischen Beschaffenheit der Darmwandung selbst gelegen sind.

Eine biegsame Röhre wird aus eigenem Antriebe sich nur dann spiralig aufrollen können, wenn ihre Wandung auf einer Seite in der ganzen Länge sich gleichmässig stärker ausdehnt

als auf der gegenüberliegenden. Betrachten wir nun einmal die beiden Darmabschnitte, aus denen sich die Spirale zu bilden beginnt daraufhin genauer, so fällt uns auf Querschnitten ganz junger Stadien auf, dass der Dotterdarm ein excentrisches Lumen hat (Fig. 11, DL.). Dasselbe ist nach oben hin unter der Peripherie gelegen.

Das Dach des Darmrohres besteht aus einer schwachen Zellenlage, während die Seitenwände und der Boden aus einer mächtigen Dotterschicht gebildet werden.

Diese Dottermasse aber sowie die ganze Darmwand überhaupt, besteht aus einzelnen grossen polyedrischen, durch eine Kittsubstanz mit einander verbundenen Zellen. Zwar sieht man an sorgfältig gehärteten Präparaten wegen des Dotterreichtums die Zellkonturen nicht. Hingegen treten an solchen, die durch zu starken Alkohol geschrumpft sind, die durch Zwischenräume abgegrenzten Zellterritorien oft sehr deutlich zu Tage. Am besten kann man die Zellgrenzen durch Behandlung mit Silbernitrat sichtbar machen. Es imprägniert sich dabei die Kittsubstanz und der Dotter zeigt lauter polygonale Felder. In der Mitte eines jeden liegt ein Kern, der sich durch nachträgliche Färbung noch ganz gut hervorheben lässt.

Demnach müssen wir also die Wand des Dotterdarmes als ein wohlorganisiertes Gewebe betrachten und ihm alle Eigenschaften eines solchen zusprechen. Er besitzt infolgedessen eine gewisse Elastizität und Biagsamkeit und vor allen Dingen an jeder Stelle seines Ursprunges die Eigenschaft, durch Zellteilung sich zu vergrössern. Diese Zellteilung wird natürlich dort, wo die grossen und dotterreichen Zellen liegen, eine bedeutendere Oberflächenvergrösserung im Gefolge haben, also auf der gegenüberliegenden Seite, woraus sich, wie schon angedeutet, mit Notwendigkeit eine Spiralkrümmung des Rohres herleiten muss.

Wir könnten dann annehmen, dass von den beiden Darmabschnitten, aus denen die Spirale besteht, der Dotterdarm jeden-

falls durch sein Wachstum die Form bestimmt, während der Enddarm gleichsam an den Dotterdarm angeheftet und von ihm in die Länge gezogen, den Spiraltouren folgt.

Zu Gunsten dieser Erklärungsweise scheinen mir noch eine Reihe weiterer Thatsachen zu sprechen.

Einmal versteht man jetzt, auf welche Weise der Enddarm immer nach innen vom Dotterdarm zu liegen kommt, indem er nämlich als der passive, nachgezogene Teil an der inneren, kürzeren Peripherie sich aufwindet. Ferner erklärt sich die schon ganz früh eintretende, oft völlige Verlegung des Dotterdarmlumens infolge der Spannungserscheinungen in der Darmwand, während Anfangs- und Enddarm dauernd ein freies, zentral gelegenes Lumen behalten. Erst nachdem die Spirale angelegt ist, tritt nach Durchreissung des primitiven Rachensegels, vielleicht infolge verschluckten Wassers das Lumen des Dotterdarmes wieder deutlich in Erscheinung, ist aber nun nicht mehr excentrisch, sondern central gelegen (Fig. 9, 12). Die Wand des Darmes ist überall von gleicher Stärke und die Spirale ist zu dieser Zeit bereits soweit vollendet (Fig. 7 u. 8), dass dem Darm bei nunmehr gleichmässigem Längenwachstum nichts anderes mehr übrig bleiben kann, als sich in den angefangenen Spiraltouren weiterzuwinden.

Eine sichere Entscheidung, ob und inwiefern der Dotterdarm die Spiraldrehung hervorruft, liesse sich vielleicht auf experimentellem Wege erreichen. Meine daraufhin angestellten Versuche sind aber bis jetzt aus technischen Gründen resultatlos gewesen. Ich hoffe indessen, dass sich diese Untersuchungen mit zweckmässigeren Methoden, vielleicht auch an geeigneterem Material mit Erfolg fortsetzen lassen.

In der Zeit, wo das Lumen des Dotterdarmes central gelegen ist, ist seine Wandung von der des Anfangs- und Enddarmes aber noch ziemlich verschieden (Fig. 12). Sie enthält bei weitem mehr Dotter als jene und auch die Anordnung und Form der

Zellen ist wesentlich auf Grund ihres Dotterreichtums noch eine andere. Während Anfangs- und Enddarm schon ganz früh die typische Cylinderform der Zellen und Wandstellung der Kerne zeigten und relativ wenig Dotter enthielten, treten beim Dotterdarm erst jetzt diese Verhältnisse ganz allmählich in Erscheinung. Schon früher hatte wiederholte Teilung der peripherischen Dotterzellen eine Zunahme der Kerne am Rande gegenüber den mittleren Partien bewirkt. Diese folgen dem Vorgehen der ersteren allmählich auch und ordnen sich mit ihnen zu einer einschichtigen Cylinderepithellage, deren einzelne Zellen noch sehr viel Dottermasse enthalten, aber jetzt ohne Anwendung besonderer Behandlungsmethoden doch schon die Zellgrenzen etwas mehr hervortreten lassen (Fig. 12).

Wie der Vorgang der Epithelanordnung des Genaueren verläuft, lässt sich mit Sicherheit nicht sagen. Dabei möchte ich den Umstand, dass von vornherein alle Zellen des Dotters scharf begrenzt und durch Kittsubstanz mit einander verbunden sind, als einen wichtigen Faktor ansehen, dem sich noch die Tatsache anschliesst, dass von allen Dotterzellen unter normalen Verhältnissen bei *Alytes* keine einzige abstirbt, zerfällt und durch etwaige Resorption oder Verdauung zu Grunde geht.

Ich möchte darum den Dotter als ein von vornherein wohlorganisiertes Gewebe betrachtet sehen. Derselbe ist von Anfang an gleichsam zum Darmepithel bestimmt und zuerst nur durch aufgestaute Dottermassen daran verhindert gewesen, in Form und Anordnung sich so zu gestalten, wie es die anfänglich weniger belasteten Zellen des Anfangs- und Enddarmes schon gleich bei ihrer Entstehung haben thun können.

Nach erfolgter Anordnung der Epithellage des Dotterdarmes schreitet nun die Resorption des in den Zellen noch vorhandenen Dottermaterials scheinbar schneller vorwärts. Man sieht nichts, was über den Verbleib der Dotterschollen Auskunft geben könnte, und es bleibt kaum etwas anderes übrig, als anzunehmen, dass

sie im wesentlichen in den Zellen selbst an Ort und Stelle aufgelöst werden.

Kurz vor dem Schwund der letzten Dotterreste bekommt man dann Bilder, wie sie Fig. 13 a, b aufweist. Man sieht im Dotterdarm (Fig. 13 a) noch wenige Dotterplättchen im Protoplasma der Cylinderzellen zu Häufchen angeordnet, die Schleimhaut hat sich infolge des Dotterschwundes zum erstenmale in Falten gelegt und wir können bereits an der Muskulatur die beiden typischen Schichten unterscheiden, während durch die Faltenbildung auch die Existenz einer Submukosa deutlich gemacht wird. Der Enddarm (Fig. 13 b) zeichnet sich noch zu dieser Zeit durch reichlichere Faltenbildung vor dem Dotterdarm aus, da er sein Dottermaterial schon ganz verloren hat. Ist das letztere auch beim Dotterdarm eingetreten, so gleichen sich diese beiden Abschnitte des Mitteldarmes völlig und sind durch nichts mehr von einander zu unterscheiden.

Hand in Hand mit dem Schwinden der letzten Dotterreste geht nun auch die Differenzierung des Darmepithels. Der vordere Teil des Anfangsdarmes erhält einen Flimmersaum, der im Dotter- und Enddarm in einen einfachen Kutikularsaum übergeht, mit dessen Erscheinen vermutlich jetzt das Epithel resorptionsfähig geworden ist. Ferner bilden sich um diese Zeit in dem mittleren Teile des Anfangsdarmes bis zur Einmündung des Ductus pancreaticus hin einfache Epithelschläuche aus. Ihre Entstehung geht vom dorsalen Teile der Darmwand aus und schreitet von dort allmählich über die ganze Peripherie fort, sodass diese Labdrüsen, denn als solche werden wir sie wohl ansehen müssen, noch bis in späte Zeit hinein eine exzentrische Lage haben (Fig. 10, LD).

Im ganzen übrigen Darmtraktus fehlen vorläufig Drüsen-schläuche in der Schleimhaut völlig.

Ungefähr in die zuletzt beschriebene Entwicklungszeit fällt der Moment des Ausschlüpfens der jungen Larven und der Be-

ginn ihres Lebens im Wasser. Mau findet bei den ausgeschlüpften Kaulquappen, so lange noch Dottermassen in den Darmepithelien aufgestapelt liegen, den Darm fast immer leer. Die Tiere scheinen solange noch Dotter vorhanden ist, keiner weiteren Nahrung bedürftig zu sein und nur Wasser zu verschlucken.

Sobald der Dotter völlig resorbiert ist, füllt sich der Darm mit Nahrungsstoffen, die vorwiegend aus Protozoen, Diatomeen und Pflanzenresten bestehen. Es hat eine grosse Wahrscheinlichkeit für sich, wenn man annimmt, dass der unverhältnismässig lange Spiraldarm für die Verdauung dieser schwer zu verarbeitenden, cellulosereichen Nahrung besonders geeignet ist. Er ist jedenfalls auf der Höhe des Larvenlebens zum Teil prall gefüllt (Fig. 10) und in vollster Thätigkeit, bis dass gegen Ende dieser Zeit eine Rückbildung eintritt, welche mit der Ausbildung der Extremitäten und der gleichzeitigen Schrumpfung des Schwanzes parallel geht und schliesslich zu dem definitiven Zustande führt, den wir am erwachsenen Tier vorfinden.

Bei einem Vergleich zwischen den Befunden Rückerts bei Selachiern und den vorliegenden Beobachtungen, dürfte es von vornherein auffallen, dass wir es hier mit zwei morphologisch und genetisch ganz ausserordentlich verschiedenen Bildungen zu thun haben.

So finden wir bei Selachiern eine einfache, bei *Alytes* hingegen eine Doppelspirale. Im ersteren Falle entsteht die Spirale aus einem einzigen offenbar gleichförmigen Abschnitte des Darmkanales, welcher sich durch fortgesetzte Achsendrehung in schraubenzieherförmige Windungen legt, welche Rückert mit dem Namen einer „gedrehten Spirale“ bezeichnet hat. Dadurch ist schon ihr Unterschied von der mehr uhrfederförmig gewundenen Spirale des *Alytes*darmes gekennzeichnet. Zwar ist die letztere ja auch mit einer gewissen Achsendrehung des Darmrohres verbunden, welche vorhanden sein muss, da die

einzelnen Touren nicht in einer Ebene liegen. Aber diese Achsendrehung ist nicht eine ursprüngliche, sondern eine sekundäre durch das Nebeneinanderhergleiten der Darmschlingen bewirkte Erscheinung, deren Entstehung ohne weiteres bei einem Blick auf unsere Modelle, Fig. 7 und 8, klar werden muss. Weiterhin legt sich beim *Alytes*, im Gegensatz zu *Pristiurus* die Spirale aus zwei ursprünglich verschiedenartigen Darmabschnitten an, welche erst mit fortschreitender Entwicklung einander so ähnlich werden, dass sie nicht mehr zu unterscheiden sind.

Was nun endlich die mechanischen Momente anlangt, auf welche die Entstehung der Darmspirale bei den genannten Tieren zurückgeführt werden könnte, so treten dabei noch weit mehr Verschiedenheiten auf.

Wo auf der einen Seite Rückert neben dem Längenwachstum des Darmes dem beengenden Einfluss des relativ sehr massiv entwickelten Mesenterialüberzuges den Hauptanteil an allen Drehungserscheinungen zuschreibt, fanden wir, dass die Bildung der *Alytes*darmspirale wahrscheinlich ohne wesentliches Zuthun der Mesenterialgebilde vor sich geht, denen dabei infolge ihrer schwachen Entwicklung nur eine passive Bedeutung zukommen kann. Hingegen sahen wir die letzte Ursache der Spiralbildung in Spannungszuständen der Dotterdarmwand, welche durch die ungleichmässige Verteilung der Dottermasse in derselben hervorgerufen wurden.

Überhaupt ist es sehr schwer an den von Rückert abgebildeten Modellen die drei Abschnitte des ursprünglichen Mitteldarmes von einander zu unterscheiden, während wir sie beim *Alytes* verhältnismässig scharf abgesondert finden: und es dürfte vielleicht fraglich sein, ob sie bei *Selachiern* überhaupt deutlich erkennbar vorhanden sind.

Wenn man das kurze Eingangsstück bis zur Mündung des *Ductus pancreaticus* an den von Rückert gegebenen Abbildungen mit dem Anfangsdarm der *Alytes*larve vergleichen

wollte, so liesse sich vielleicht nichts dagegen einwenden. Wo bleiben dann aber Dotterdarm und Enddarm? Es würde doch wohl znnächst Bedenken hervorrufen müssen, wenn man den Dottersack ohne weiteres mit dem Dotterdarm und die Darmspirale mit dem Enddarm des *Alytes* identifizieren wollte.

Vielleicht könnte aber in dem Spiraldarm der Selachier ein Gebilde gefunden werden, welches der ganzen Darmspirale entspricht und sich wie diese aus zwei Bestandteilen zusammensetzt, die vielleicht als phylogenetisch ältere Bildungen noch keinen Unterschied erkennen lassen.

Dieser letzteren Vermutung widersprechen aber wohl ziemlich sicher die bereits angeführten, höchst auffallenden Differenzen in Form und Entstehungsart, zu denen noch als schwerwiegendes Moment hinzukommt, dass der Spiraldarm der Selachier ein während der ganzen Lebenszeit bestehendes Gebilde ist, während die Spirale der Anuren mit dem Ende des Larvenlebens schwindet.

Ja es würde gewiss ein naheliegender Schluss sein, wenn man von einer Bildung wie derjenigen des Anurenspiraldarmes, welche durch den nur vorübergehend vorhandenen und in der ganzen Tierreihe als eine accessorische, phylogenetisch stark variable Beigabe auftretenden Dotter bewirkt wird — wenn man von dieser Bildung schon von vornherein keinen dauernden Bestand erwarten darf.

Diese Vermutung scheint ja den Thatsachen wirklich zu entsprechen und wirft damit auf die gegenseitige Stellung und Bedeutung der beiden Formen des Spiraldarmes ein charakteristisches Licht.

Aus all diesen Gründen müssen wir, glaube ich, ehe nicht sichere Beweise für das Gegenteil erbracht werden können, die Darmspiralen der Selachier und Anuren als zwei phylogenetisch und ontogenetisch grundverschiedene Bildungen betrachten, welche nichts weiter mit einander gemeinsam haben, als die

eigenartige Regelmässigkeit ihrer Form und deren mutmassliche Bedeutung für die physiologischen Ernährungsvorgänge.

Höchst interessante Vergleichsmomente ergeben sich nun aber andererseits, wenn wir die Verhältnisse der Darmentwicklung bei den Gymnophionen mit denjenigen beim *Alytes* zusammenstellen. Wie schon im Anfang angedeutet, liefert uns die erst kürzlich erschienene Arbeit der Gebrüder Sarrasin (6), welche unter anderem die Entwicklung von *Ichthyophis glutinosus* behandelt, eine Reihe von sehr interessanten und wertvollen Anhaltspunkten. Bei diesem Tier kommt es offenbar genau so zu einer Dreiteilung des Mitteldarms in Anfangs-, Dotter- und Enddarm, wie bei *Alytes* auch. Wir sehen die interessante Thatsache eintreten, dass im Anfang der Dotterdarm sich zur Embryonalachse quer stellt in der Weise wie bei *Alytes*. Die Wandung des Darms zerfällt in einen dünneren dorsalen und in einen dickeren ventralen, hauptsächlich aus Dottermassen bestehenden Abschnitt, welcher letzterer sich von dem entsprechenden Teil des *Alytes*-Dotterdarmes nur dadurch unterscheidet, dass er im Anfang noch nicht ganz vollständig gefurcht ist. Die vollständige Furchung tritt nachträglich ein, während der Dotter dabei in höchst charakteristischer Weise in Spiralwindungen sich aufrollt, fast genau so, wie wir es beim *Alytes* kennen gelernt haben.

Sehr interessant ist die Erklärung, welche für diesen Vorgang gegeben wird mit den Worten: „Wir können daher die Windungen und Drehungen, die wir den Dotter nun werden vollführen sehen, nicht als Aufrollung des Darmes auffassen, sondern werden die mechanische Ursache in Spannungserscheinungen des Dotters selbst zu suchen haben.“ Damit wäre also die Ursache für das Zustandekommen der ersten Windungen die gleiche wie beim *Alytes*. Es wird daran nichts geändert durch die eigenartige Weise, in welcher die Gebrüder Sarrasin

Dotter und Darm einander gegenüberstellen. Beide sind dasselbe, was wir beim *Alytes* als Dotterdarm kennen gelernt haben, der sich hier schon durch die verschiedene Mächtigkeit einer ventralen und dorsalen Wand auszeichnete. Bei *Ichthyophis* ist dieser Unterschied noch mehr in die Augen fallend und schon früh ausgebildet. Die beiden Teile sind so scharf von einander getrennt, dass es leicht begreiflich ist, wenn man sie in der obengenannten Weise einander gegenübergestellt hat, sind aber schliesslich offenbar weiter nichts als Dach und Boden des Darmes in modifizierter Form.

Dass nun die weitere Entwicklung des Darmes bei *Ichthyophis* und *Alytes* keine so grossen Übereinstimmungen mehr zeigt wie am Anfang, ist wohl der geschilderten Verschiedenheit von Dach und Boden des Darmrohres zuzuschreiben. Beide setzen sich so scharf gegeneinander ab, dass die eintretenden Spannungserscheinungen keine so gleichmässigen sein können wie beim *Alytes*, wo der Übergang von der ventralen in die dorsale Darmwand nur ganz allmählich erfolgt.

Ferner dürfte aber wohl noch als Hauptmoment in die Wagschale fallen, dass nachgewiesenermassen während der Entwicklung von *Ichthyophis* ein Teil der Dotterzellen zu Grunde geht und nach dem Lumen hin verschwindet, eine Erscheinung, die wir beim *Alytes* nirgends nachweisen konnten.

Beide Unterschiede zusammengenommen bedingen einmal, dass die Spiralwindung nicht so regelmässig erfolgt wie bei *Alytes* und zweitens, dass sie schon ganz früh wieder verschwindet und einer ganz unregelmässigen Zerklüftung und Verschiebung des Dotters Platz macht, welche nichts mehr von der ursprünglichen Anordnung erkennen lässt.

Wir hätten somit bei der Darmentwicklung von *Ichthyophis glutinosus* trotz mancher anfänglichen Übereinstimmung doch einige sehr wesentliche Modifikationen in der späteren Weiter-

bildung auftreten sehen, welche indessen gegenüber den Befunden beim *Alytes* eine einheitliche Deutung zulassen.

Ich denke darum nicht fehlzugehen, wenn ich nunmehr zum Schluss noch einmal auf die Bedeutung der Dotterverteilung hinweise.

Es scheint mir bei dotterreichen holoblastischen Eiern, wie sie gerade die Amphibien aufweisen, die excentrische Lage des Dottermateriales in dem ventralen Teil der Darmwand zugleich mit dem Längenwachstum die Hauptursache für die Spiraldarmbildung bei Amphibien zu sein. Daraus folgt mit Notwendigkeit ferner, dass, je grösser die Dottermasse ist und je länger sie sich an Ort und Stelle erhält, desto vollendeter dann, bei gleichmässig fortschreitendem Darmwachstum, die ausgebildete Spirale sein würde. Auf diese Weise würden Dotteranhäufung und Dotterverbleib bei den holoblastischen Eiern zu den eventuell auftretenden späteren Spiralwindungen des Darmes in einem gewissen Wechselverhältnis stehen.

Auf zweierlei Weise kann der Dottervorrat verbraucht werden, entweder nach der Peripherie, indem er sich in den Zellen auflöst und vielleicht ins Blut, d. h. in die Dottervenen abgeschieden wird (*Alytes*) oder nach dem Centrum zu, indem er zerfällt und von einem resorptionsfähigen Teile der Darmwand verdaut und aufgenommen wird, wie er sich bei *Ichthyophis* wahrscheinlich in dem schon so früh differenzierten dorsalen Epithelstreifen repräsentiert. Beide Vorgänge können natürlich auch gleichzeitig nebeneinander verlaufen.

Diesen Faktoren entsprechend würden wir vielleicht bei verschiedenen Amphibien verschiedene Verhältnisse zu erwarten haben. Bei allen übrigen Tieren, die während ihrer Embryonalzeit ganz wenig oder gar keinen Dotter besaßen, oder bei solchen, bei denen der Dotter ungefurcht, als Ballast in einem Anhängsel des Darmkanales, Dottersack, aufbewahrt wird, finden wir keine

Darmwindungen, welche sich genetisch auch nur annähernd mit den Darmspiralen der Anuren vergleichen liessen.

Leider sind unsere Kenntnisse über die Entstehung und das Auftreten von Darmspiralen bei den Amphibien noch so mangelhaft, dass alle oben angeführten Überlegungen auf Grund der Alytesbefunde nichts weiter als einen gewissen Grad der Wahrscheinlichkeit für sich beanspruchen können. Sie weisen uns aber darauf hin, dass wir aus einem umfassenden vergleichenden Studium in dieser Richtung noch manche wertvolle Aufklärungen zu erwarten haben.

Litteraturverzeichnis.

1. Huschke, E., Über die Umbildung des Darmkanales und der Kiemen der Froschquappen. Isis von Oken XVIII, S. 613. 1826.
 2. Baer, Karl Ernst v., Über Entwicklungsgeschichte der Tiere. Beobachtung und Reflexion. II. Königsberg 1837.
 3. Vogt, Karl, Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Geburtshelferkröte (*Alytes obstetricans*). Solothurn 1842.
 4. Goette, Alexander, Die Entwicklungsgeschichte der Unke (*Bombinator igneus*) als Grundlage einer vergleichenden Morphologie der Wirbeltiere. Leipzig 1875).
 5. Gasser, Zur Entwicklung von *Alytes obstetricans*. Sitzungsberichte der Marburger Naturforschergesellschaft. 1882.
 6. Sarasin, P. u. F., Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon in den Jahren 1884–86. Wiesbaden.
 7. Ratner, Über die Metamorphose des Darmes bei der Froschlarve. Inaug.-Diss. Dorpat 1891.
 8. Rückert, J., Über die Entwicklung des Spiraldarmes bei Selachiern. Roux, Arch. f. Entwicklungsmech. IV. 1897.
-

Tafelerklärung.

Fig. 1. Sagittalschnitt durch ein Stadium, wo der Embryo dem Dotter noch gekrümmt aufliegt. Der Schnitt weicht vorn stark von der Medianebene ab, darum ist in der Mitte die seitliche Darmwand mit angeschnitten und das Lumen bei M.D. unterbrochen. Md. Medullarrohr. Gh. = Gehirn. H. = Herz. Ch. = Chorda. K. D. = Kopfdarm. M. D. = Mitteldarm. Cl. = Kloake.

Fig. 2. Abhebung des Embryo von der Dotterkugel, beginnendes Auswachsen von Anfangs- und Enddarm. Sagittalschnitt. Md. = Medullarrohr. Gh. = Gehirn. Au. = Augenblasenstiel. Ch. = Chorda. K. D. = Kopfdarm. A. D. = Anfangsdarm. Lu. = Lunge. Pd. = dorsales, Pv. = ventrales Pankreas. D. D. = Dotterdarm. E. D. = Enddarm. † = Stelle der Abflachung der Dotterkugel. H. = Herz. Le. = Leber. Mb. = Mundbucht.

Fig. 3. Modell zu einem Stadium, wie es Fig. 2 schon zeigt. K. D. = Kopfdarm. Lu. = Lunge. A. D. = Anfangsdarm. Le. = Leber. Pv. = ventrales Pankreas. Dv. = Dottervene. D. D. = Dotterdarm. E. D. = Enddarm. Cl. = Kloake. † = Stelle der Abflachung der Dotterkugel; †† = Übergang von Enddarm in Dotterdarm (Spiralpol).

Fig. 4. Querschnitt durch den vorderen Teil eines etwa gleichalterigen Stadiums, um die gegenseitige Lagerung von Herz und Darm zu zeigen. Ghbl. = Gehörbläschen. Ki. = äussere Kiemen. Die übrigen Bezeichnungen wie vorher.

Fig. 5. Modell eines älteren Stadiums im Moment der Querstellung der Dotterdarmachse, von links gesehen. Ms., Ms.' = Mesenterium. P. = Pankreas.

Fig. 6. Sagittalschnitt von einem Stadium wie Fig. 5.

Fig. 7. Modell eines noch älteren Stadiums mit fortgeschrittener Spiraldrehung von hinten und unten gesehen. Au. = Auge.

Fig. 8. Dasselbe von links. Bei beiden ist der Kontur des verdeckten Enddarmes mit eingezeichnet.

Fig. 9. Querschnitt durch eine Larve kurz vor dem Ausschlüpfen. Wiederauftreten eines Darmlumens, beginnende Epitheldifferenzierung.

Fig. 10. Querschnitt durch eine ausgeschlüpfte fertig entwickelte Larve. L. D. = Labdrüsen. B. S. = Basis, A. S. = Achse der Spirale.

Fig. 11. Querschnitt durch ein junges Stadium etwa vom Alter der Fig. 2. D. L. = Darmlumen.

Fig. 12. Dotter- und Enddarm von Fig. 9, stärker vergrößert. Ep. = Epithel. Ser. = Darmserosa.

Fig. 13. a. Dotter-, b. Enddarmwandung einer ausgeschlüpfen Larve bei gleicher Vergrößerung gezeichnet. D. K. = Dotterkörner. C. = Cuticularsaum. M. = Muscularis.

Fig. 14. Darmwandung einer völlig entwickelten Larve vom Stadium der Fig. 10, bei gefülltem Darm.

Fig. 15. Fertige Larve, schon beginnende Rückbildung zeigend, zur besseren Übersicht sind Mundhöhlenboden, Leber, Bauchdecken, linkes Bein entfernt. Ö. Ösophagus. R. = Rectum. Pa. = Pankreas. Le. = Lage der abpräparierten Leber.