



Beiträge zur Kenntnis der Plazentation bei Haien und Reptilien : der Bau der reifen Plazenta von *Mustelus laevis* Risso und *Seps chalcides* Merr (*Chalcides tridactylus* Laur)

<https://hdl.handle.net/1874/313559>

**Beiträge zur Kenntnis
der Plazentation bei
Haien und Reptilien**

Diss.
Utrecht
1933

BEITRÄGE ZUR KENNTNIS DER PLAZENTATION BEI
HAIEN UND REPTILIEN



Beiträge zur Kenntnis der Plazentation bei Haien und Reptilien

Der Bau der reifen Plazenta von *Mustelus laevis* Risso
und *Seps chalcides* Merr. (*Chalcides tridactylus* Laur.)

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN
DOCTOR IN DE WIS- EN NATUURKUNDE
AAN DE RIJKS-UNIVERSITEIT TE UTRECHT
OP GEZAG VAN DEN RECTOR-MAGNIFICUS
Dr. C. W. STAR BUSMANN, HOOGLEERAAR IN
DE FACULTEIT DER RECHTSGELEERDHEID,
VOLGENS BESLUIT VAN DEN SENAAT DER
UNIVERSITEIT TE VERDEDIGEN TEGEN DE
BEDENKINGEN VAN DE FACULTEIT DER
WIS- EN NATUURKUNDE

OP MAANDAG 27 NOVEMBER 1933
DES NAMIDDAGS TE 4 UUR DOOR

NICOLAAS JURJAN TEN CATE HOEDEMAYER
GEBOREN TE ZANDVOORT

*Aan allen die tot mijn vorming
hebben bijgedragen*

Hooggeleerde *Nierstrasz* en Zeergeleerde *de Lange*, dat gij mijn officieele en niet officieele promotor hebt willen zijn, stel ik zeer op prijs. Grooten dank ben ik U verschuldigd voor de hulp en raadgevingen die ik van U bij het samenstellen van dit proefschrift heb ontvangen, alsook voor de groote gastvrijheid die ik steeds in Uwe Laboratoria mocht ondervinden.

Hooggeleerde *Jordan*, ook aan U betuig ik mijn hartelijken dank zoowel voor het vele, dat ik van U geleerd heb, als voor de ruime medewerking, die ik van U mocht ondervinden, gedurende den tijd dat ik aan het Zoölogisch Station te Den Helder verbonden was.

Hooggeleerde *Rutten*, dat ik mij steeds zoo zeer tot de geologie aangetrokken gevoeld heb, is voor een groot gedeelte te danken aan de wijze, waarop gij deze wetenschap doceert. Ook ik reken het als een groot voorrecht, dat ik zoo vele malen heb mogen behooren tot het gezin „Geologische Excursie onder leiding van Prof. *Rutten*”.

Zeergeleerde *Entz*, de tijd dat gij aan het Zoölogisch Laboratorium verbonden waart, zal steeds als de waardevolste in mijn herinnering blijven.

Zeergeleerde *Hirsch*, de jaren dat ik Uw assistent heb mogen zijn, als ook uw heldere colleges, zullen voor mij steeds groote waarde blijven behouden.

Dat ik zeer veel dank verschuldigd ben aan mijn vriend *Bretschneider*, zal ieder begrijpen, die de afbeeldingen van dit proefschrift bestudeert. Ook de groote moeite, die gij U bij de vertaling getroost hebt, stel ik op hoogen prijs.

U, *Jan Kreugel*, betuig ik mijn hartelijken dank, voor de vele hulp, die ik steeds van U mocht ondervinden.

Ook U waarde *van Vugt* dank ik voor uw hulpvaardigheid.

Tenslotte nog een woord van dank aan allen die mij op eenigerlei wijze bij dit proefschrift behulpzaam zijn geweest.

(Aus dem Hubrecht-Laboratorium in Utrecht.)

BEITRÄGE ZUR KENNNTNIS DER PLAZENTATION BEI HAIEN UND REPTILIEN.

DER BAU DER REIFEN PLAZENTA VON MUSTELUS LAEVIS RISSO
UND SEPS CHALCIDES MERR. (CHALCIDES TRIDACTYLUS LAUR.).

Von

N. J. TEN CATE-HOEDEMAKER.

Mit 47 Textabbildungen.

(Eingegangen am 2. März 1933.)

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
A. Die Plazentation von <i>Mustelus laevis</i>	299
1. Literatur	299
2. Material und Technik	303
3. Der nichtschwangere Uterus	304
4. Der schwangere Uterus	305
5. Die Plazenta	307
6. Allgemeine Betrachtungen	312
B. Die Plazentation von <i>Seps chalcides</i>	317
1. Einleitung	317
2. Material und Technik	317
3. Topographie	319
4. Die allantoide Plazenta	323
5. Das Allantoamnion	329
6. Der Dottersack	330
7. Allgemeine Betrachtungen	335
Literaturverzeichnis	344

A. Die Plazentation von *Mustelus laevis* Risso.

1. Literatur.

Wir verdanken die erste Beschreibung der Plazenta von *Mustelus laevis* ARISTOTELES. Seine Entdeckung ist allerdings lange Zeit unbeachtet geblieben, da erst JOHANNES MÜLLER 1842 zum erstenmal wieder auf diese Entdeckung zurückgriff. Er zitiert auf S. 193 seiner Veröffentlichung „Über den glatten Hai von ARISTOTELES“ diesen Autor (in deutscher Übersetzung) auf folgende Weise:

„Die Fische“, sagt ARISTOTELES, „unterscheiden sich in Hinsicht des Uterus voneinander wie die Haifische unter sich und von den breiten Fischen. Nämlich

einigen sind die Eier mitten zwischen den Muttergängen der Wirbelsäule angeheftet, wie schon gesagt, so bei den Scyllien. Wenn sie herangewachsen sind, gehen sie fort. Und da der Uterus zweiteilig und am Zwerchfell angefügt ist, wie auch bei den anderen dieser Gattung, so gelangen sie in jedweden von diesen Teilen. Die Muttergänge dieser und anderer Haifische haben in einiger Entfernung vom Zwerchfell eine Art weißer Brüste, die, wenn keine Frucht innen ist, nicht vorkommen. Die Scyllien und die Rochen enthalten nun Schalen, in denen eine Eiflüssigkeit vorkommt. Die Gestalt der Schalen ist wie an den Zungen der Flöten, und an ihnen befinden sich haarförmige Gänge. Bei den Scyllien, die einige *veβotai γαλειοί* nennen, kommen die Jungen zum Vorschein, wenn die Schale zerbrochen und abgefallen ist. Bei den Rochen hingegen kommt das Junge nach der Geburt aus der Schale, indem sie zerbrochen wird, hervor. Der Dornhai hat die Eier unter dem Zwerchfell, über den Brüsten; geht nun das Ei hinab, so bildet sich an diesem abgelösten Ei das Junge. So ist auch die Zeugung bei den Fuchshaien. Die aber unter den Haien glatte *λειοί* genannt werden, tragen die Eier mitten zwischen den Muttergängen, gleich wie die Scyllien. Gehen diese weg, so gelangen sie in jede der beiden Muttergänge, und die Tiere bilden sich, indem sie den Nabelstrang an der Gebärmutter haben, so daß nach Aufzehrung des Eies das Embryo wie bei den Vierfüßern sich zu verhalten scheint. Ein langer Nabelstrang hängt dem unteren Teil der Gebärmutter an, wie an einem Mutterkuchen jedoch befestigt, während er am Embryo gegen die Mitte zu, wo die Leber liegt, befestigt ist. Bei der Zergliederung des Fetus findet sich der eiartige Nahrungsstoff, wenn auch das Ei nicht mehr da ist. Jeder Fetus hat übrigens sein Chorion und seine eigenen Häute, wie auch bei den Vierfüßern. Die Embryonen haben den Kopf anfangs oben, reif und vollendet unten. Man trifft sowohl auf der linken Männchen, auf der rechten Weibchen, als in demselben Teil Männchen und Weibchen zugleich. Die zergliederten Embryonen haben die großen Eingeweide, z. B. die Leber und die blutführenden Teile, wie die Vierfüßer.

Auch einige Untersucher des Mittelalters (man findet sie alle in obengenannter Abhandlung von JOHANNES MÜLLER erwähnt) beschreiben bei manchen Haien eine Verbindung zwischen Embryo und Muttertier, jedoch ist aus ihrer Beschreibung meist nicht zu ersehen, um welche Haie es sich handelt.

In seiner „Histoire Naturelle des Poissons“ beschreibt CUVIER die Dottersackplazenta eines *Carcharias*. Von JOHANNES MÜLLER wurde dieser Befund später für verschiedene *Carcharias*-Arten bestätigt. Er war auch der erste, welcher eine anatomische Beschreibung der *Mustelus*-Plazenta gab. Er entdeckte auch in seinem Material aus dem Mittelländischen Meer zwei Arten von *Mustelus*, nämlich *Mustelus laevis* mit einer Plazenta und *Mustelus vulgaris* ohne Plazenta. Er beschreibt von *Mustelus laevis* sowohl die noch nicht angehefteten Eier als auch die reife Plazenta und vergleicht den Zustand bei *Mustelus* mit den bei anderen Haien. Da ich nur über Material verfügte, welches bereits Plazentas aufwies, lasse ich hierunter die Beschreibung JOHANNES MÜLLERS folgen, welche Eier betrifft, die noch nicht angeheftet sind.

„Die Eischale (Abb. I) ist ein äußerst feines, horniges Häutchen von der Dünne des Amnions der höheren Tiere, diese gelbliche, völlig durchscheinende Haut ist ganz strukturlos. Die Schale ist wohl 7—8mal so lang als der Dotter, den sie enthält, und mehrmals so breit. Sie bildet eine 7—8 Zoll lange, platte, elliptische Hülse,

welche in ihrem breitesten mittleren Teil gegen 2—2½ Zoll Breite hat. Die Flächen der Hülse liegen mit Ausnahme der Mitte, wo der längliche Dotter liegt, überall dicht aneinander, solange nämlich die Entwicklung des Fetus noch nicht begonnen hat. Die Ränder der Hülse sind eigentümlich in Fältchen gelegt, sie sind nämlich einmal in Längsfältchen gebracht und diese dann wieder zickzackförmig sehr regelmäßig gefaltet. Dadurch wird der Umfang des Eies viel geringer als er im entfalteten Zustande ist. Die Falten an der Eischale sind zwischen die Runzeln der innern Haut des Uterus eingewickelt. Die Fältchen kommen ganz ebenso an der Schalenhaut der Eier der *Carcharias* und *Scoliodon* vor. CUVIER muß sich dadurch getäuscht haben, wenn er sagte, daß man an den Eiern der *Carcharias* die Fäden der Eischalen der eierlegenden Plagiostomen wiedererkennen könne. Es kommt an ihnen nichts vor, was den Fäden der letzteren gleicht. Diese Hülsen liegen im Uterus nicht frei ausgebreitet, sondern in vielen Runzeln gelegt, so daß man ihre wahre Form erst bei genauerer Untersuchung erkennt.

In der Mitte der Hülse des *Mustelus*-Eies liegt der etwas längliche ellipsoidische Dotter, der eine Länge von 8'''—1'' hat. Er ist von einer Dotterhaut eingeschlossen. Um diese herum liegt an allen jungen noch nicht entwickelten Eiern im Uterus eine ganz dünne Schicht von einem ganz konsistenten, fadenziehenden Eiweiß (Abb. 1), welches in Weingeist durch Gerinnung weißlich wird, und diese Eiweißschicht verlängert sich in allen Eiern regelmäßig an dem einen Ende des Eies in einen langen, spitzen Forsatz von Eiweiß (Abb. 1 und 3), welcher seine Lage zwischen den aneinanderliegenden beiden Wänden der Schalenhülse hat. Er endigt zuletzt fein und überragt den Dotter um die ganze Länge des Dotters. Nur an der Stelle des Dotters und Eiweißes sind die beiden Wände der Eihülse voneinander abstehend und gerade nur um so viel, als jene Raum einnehmen. An allen übrigen Stellen liegen sie dicht aneinander, lassen sich aber leicht trennen.

Man findet nicht selten unter den regelmäßigen Eiern auch ein einzelnes Windei (Abb. 2), dem der Dotter völlig fehlt und das sich daher nicht entwickelt, solche findet man auch unter Eiern, deren Fetus schon völlig entwickelt ist. Die Schale eines Windeies ist ganz so beschaffen wie an einem normalen Ei. Statt des Dotters liegt in der Mitte bloß Eiweiß in Form eines länglichen, an seinem breitesten Teile 3''' breiten Körpers, der an dem einen Ende abgerundet endigt, an dem anderen, wie an den normalen Eiern, sich in einen kegelförmigen Fortsatz verlängert. Es ist weder in den Windeiern noch in den normalen eine das Eiweiß einschließende Haut vorhanden. Wir werden auf diese Windeier später zurückkommen, um die Veränderungen des Eiweißes in den keimfähigen Eiern und Windeiern zu vergleichen. Mit der Entwicklung des Eies (Abb. 3) nimmt der Umfang des Eiweißes in den normalen Eiern zu, sowohl im ganzen Umfang des Dotters als auch an der kegelförmigen Verlängerung des Eiweißes, dabei wird das Eiweiß flüssiger. Auf diese Weise treibt das Eiweiß die Blätter der Eihülse um so viel voneinander, als es selbst an Raum gewinnt. Zuletzt wird die anfangs konsistente Masse des Eiweißes in eine ganz klare, wässrige Flüssigkeit verwandelt, welche immermehr zunimmt und die Blätter der Eihülse immer weiter voneinander treibt. An Eiern, deren

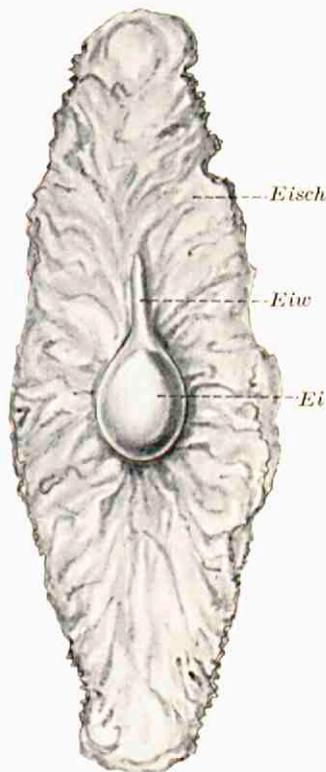


Abb. 1. Eben befruchtetes Ei von *Mustelus laevis*; nach JOHANNES MÜLLER. Eisch Eischale stark gefaltet, Eiw Eiweiß, Ei Ei.

Embryo eine Länge von 2—3 Zoll erreicht, hatte die Flüssigkeit bereits die Blätter der Hülse bis beinahe zu ihren Seitenrändern ausgedehnt und nur die Enden davon waren noch frei, gegen das eine Ende verlängerte sich die Flüssigkeit in einen Konus, welcher dem früheren Konus des Eiweißes entspricht. Nun schwamm der Embryo mitsamt dem Dottersack in jener Flüssigkeit, welche auch im Weingeist nicht undurchsichtig geworden war, aber Flocken abgesetzt hatte. STENONIS hatte die Eischalenhaut für das Amnion, die Flüssigkeit, welche bis zur Reife der Frucht bleibt, für Liquor amnii gehalten und auch ARISTOTELES war durch diese Umstände

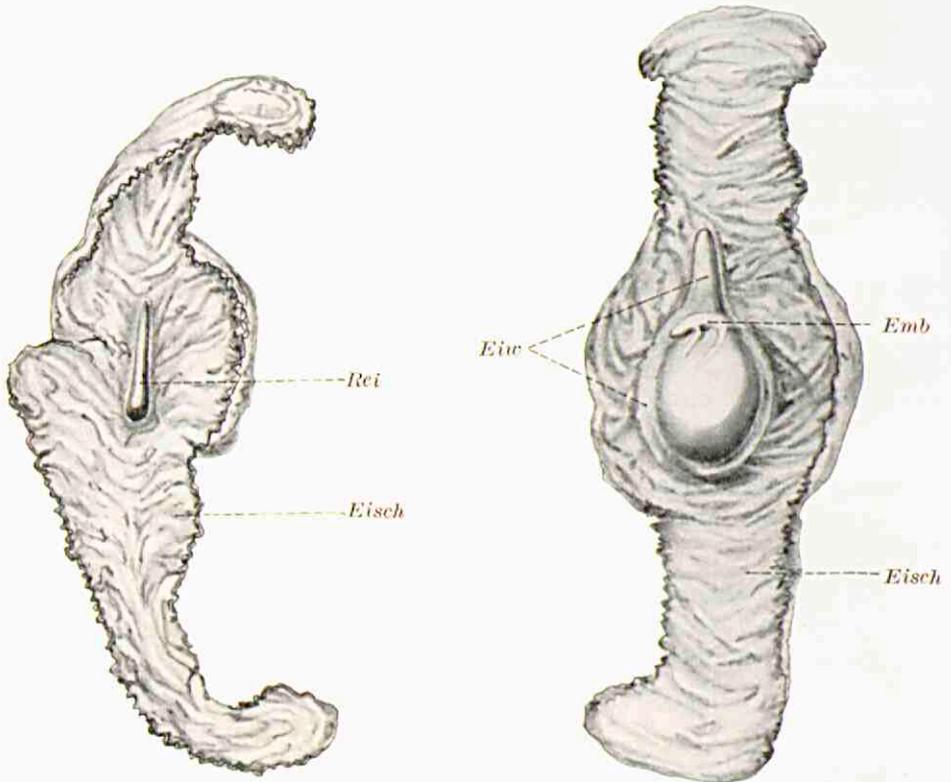


Abb. 2. Windei (Abortivei); nach JOHANNES MÜLLER. *Rei* Rest des Eies, *Eisch* Eischale.

Abb. 3. Ei mit Embryo; nach JOHANNES MÜLLER. *Eiw* Eiweiß, *Emb* Embryo, *Eisch* Eischale.

verleitet worden. Eihäute wie bei den höheren Tieren anzunehmen. Während der Entwicklung des Keimes zieht das um den Dotter liegende Eiweiß die Flüssigkeit aus dem Uterus an, welche durch die dünne Schalenhaut durchdringen. Dies geschieht aber merkwürdigerweise nur in den Eiern, die einen Dotter und Keim enthalten. Von besonderem Interesse werden in dieser Hinsicht diejenigen Windeier, die man zuweilen neben den Eiern mit fast bis zur Reife entwickelten Embryonen antrifft. Das in der Mitte der Windeier befindliche Eiweiß zieht keine Flüssigkeiten an, und bleibt so wie es von Anfang gewesen. Die Endosmose, welche den Übergang der Flüssigkeit aus dem Uterus durch die Eischalenhaut bedingt, ist daher keine einfach physikalische, sondern von einem lebendigen Verkehr zwischen dem belebten Dotter, dem Eiweiß und dem Uterus abhängig. Die Flüssigkeit enthält aufgelöstes Eiweiß und wird in Weingeist trübe. Ein Ei von *Mustelus vulgaris*, dessen Fetus 4 Zoll groß war, enthielt 50,8 g Flüssigkeit. Ein Ei derselben Art, dessen Fetus 9 Zoll Länge hatte, enthielt 66,3 g Flüssigkeit, worin 2,02 g feste

Bestandteile. Die abgedampfte Masse ließ sich schwer trocknen. Durch kochenden Weingeist wurde diese von dem tierischen Extraktivstoff, den in Weingeist löslichen Salzen und etwas Fett befreit, worauf 0,508 g unlösliches Eiweiß zurückblieben. Die Flüssigkeit enthielt also 0,7% Eiweiß. Ein angehefteter *Mustelus laevis* von 6'' Länge hatte 68 g Flüssigkeit in seinem Ei, worin 0,855 g feste Bestandteile, worin 0,5 g Eiweiß. Die Eiflüssigkeit von Embryonen von *Mustelus vulgaris* von 5'' Länge enthielt nicht mehr Eiweiß. Diese Bestimmungen sind an Eiern aus Uteri, die in Weingeist aufbewahrt waren, ausgeführt. Die Flüssigkeit findet sich nach vorgeschrittener Entwicklung wie bei den *Mustelus*, so bei den *Galeus* und *Carcharias*. Hat sich einmal die Flüssigkeit in so großer Menge erzeugt, so hat sie die Blätter der Hülse überall voneinander ausgedehnt und es bleiben nur noch die Falten am Rande bis spät hin übrig, deren Zickzackbildungen sich ausgleichen. Die Schalenhaut liegt nun auf das innigste an der glatten Oberfläche des Uterus an dem im ausgedehnten Zustande Runzeln vorkommen, an. Sowohl bei *Mustelus vulgaris* als *Mustelus laevis* sind die einzelnen Eier von allen Seiten von der inneren gefäßreichen Haut des Uterus umgeben, obgleich in einem Uterus 4—8 Eier nicht hintereinander, sondern größtenteils nebeneinander liegen. Die innere Haut des Uterus schiebt nämlich faltenartige, blattförmige, weite Verlängerungen zwischen die einzelnen Eihüllen tief hinein, so daß die Eier, indem man sie an allen Stellen von der gefäßreichen inneren Fläche des Uterus umgeben sieht, auf den ersten Blick wie in Zellen des Uterus zu liegen scheinen. Zwei solcher Blätter wachsen sich von entgegengesetzten Seiten des Uterus entgegen und berühren sich nicht bloß, sondern gehen sogar mit ihren Rändern übereinander weg, oder indem das eine sich teilt, umfassen sie sich wie ein Finger einer Hand, der zwischen zwei Finger der andern Hand aufgenommen wird. Ähnliche Blätter kommen auch bei den *Carcharias* vor. Sowohl bei den *Mustelus vulgaris* als auch bei *Mustelus laevis* nimmt der Fetus im Uterus soviel Masse auf, daß sein Gewicht das Mehrfache des Eies beträgt, so wie es vor der Entwicklung in den Uterus gelangt ist.“ Soweit JOHANNES MÜLLER.

Auch LEYDIG hat im Jahre 1852 eine kurze Beschreibung der *Mustelus placenta* veröffentlicht.

Schließlich erschien (1890) noch von MEHRDORF eine Abhandlung über dieses Objekt. Er beschrieb den histologischen Bau des Dottersackes. Seine Mitteilungen haben für das Studium der Plazenta wenig Wert, da bei seinem Material die Uteruswand fehlte.

Über die Fortpflanzung von *Mustelus laevis* gibt S. LO BIANCO¹ die folgenden Zahlen an: Trächtigkeit von Beginn Juni bis Ende März; im Oktober findet die Anheftung an der Uteruswand statt, während dann die Länge der Embryonen ungefähr 15 cm beträgt; die erwachsenen Embryonen der von mir hier beschriebenen Plazenten hatten eine Länge von 17 cm (jüngstes Stadium) und 20 cm (ältestes Stadium).

2. Material und Technik.

Das mir zur Verfügung stehende Material besteht aus 3 schwangeren und 2 nichtschwangeren Uteri. Sie waren alle aus der Zoologischen Station in Neapel bezogen und in BOUINSCHER Fixierungsflüssigkeit fixiert.

Der schwangere Uterus Nr. 1 enthielt 10 Embryonen. Zwecks besserem Eindringen der Fixierflüssigkeit war der Uterus an vielen Stellen eingeschnitten, wodurch er für makroskopische Studien unbrauchbar war.

¹ BIANCO, S. Lo : Mitt. zool. Neapel 13, 540.

Uterus Nr. 2 besaß bloß 2 Embryonen, während sich in der Wand noch einige eingekapselte Massen befanden (Abb. 7). Bei einer näheren Untersuchung stellte sich heraus, daß es sich um nicht zur Entwicklung gekommene (abortive) Eier handelte (JOHANNES MÜLLER nannte sie Windeier). Uterus Nr. 4 war unbeschädigt und besaß 13 Embryonen, welche größer als jene aus Nr. 1 und 2 waren. Die Uteri Nr. 3 und 5 waren nicht schwanger.

Für die histologische Untersuchung wurden einige Plazenten und Teile der Uteruswand in Schnitte zerlegt, mit DELAFIELDSchem Hämatoxylin und van Gieson oder Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN gefärbt.

3. Der nichtschwangere Uterus (puerperal).

An einem mikroskopischen Querschnitt, Abb. 4 und 5, kann man von außen nach innen folgende Schichten unterscheiden:

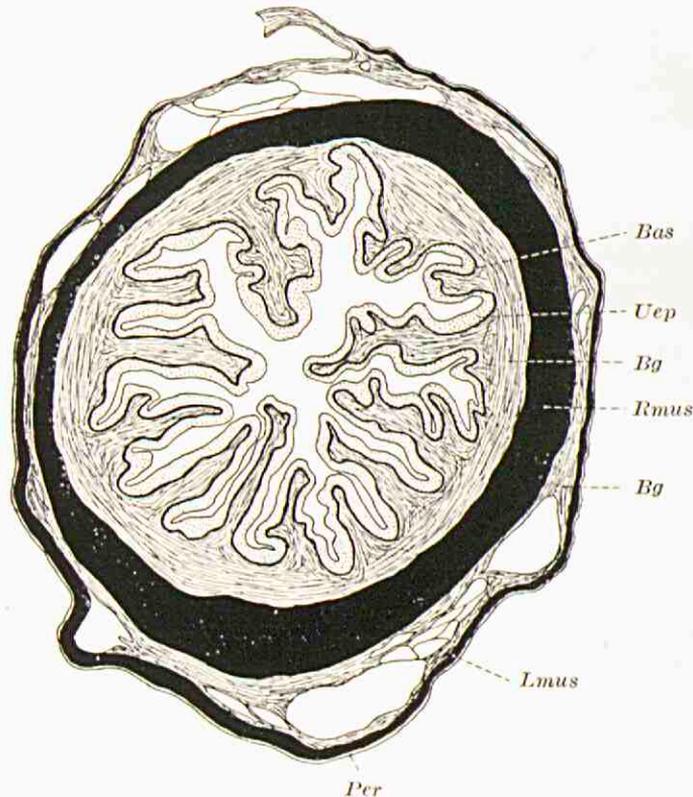


Abb. 4. Querschnitt durch den puerperalen Uterus. *Bas* Basalmembran, *Uep* Uterusepithel, *Rmus* Ringmuskulatur, *Bg* Bindegewebe, *Lmus* Längsmuskulatur, *Per* Peritoneum. Vergr. 10×.

- a) das Peritoneum: es besteht aus einem dünnen Plattenepithel;
- b) die Muscularis: an ihr kann man eine Längs- und eine Ringmuskelschicht unterscheiden, beide durch Bindegewebe mit vielen Lymphgefäßen

getrennt. Die Ringmuskelschicht ist viel dicker als die Längsmuskelschicht. Es folgt auf die Muscularis:

c) das Bindegewebe der Mucosa, welches zahlreiche Blutgefäße und Kapillaren enthält. Die meisten dieser Kapillaren liegen direkt unter dem Epithel (Abb. 5). Außerdem findet man im Bindegewebe noch einige Muskelbündel, sie sind aber in unserer Figur nicht abgebildet.

d) Das Epithel (Abb. 5) begrenzt schließlich das Uteruslumen; es ist hier, im Gegensatz zum schwangeren Uterus, sehr dick und durch eine deutliche Basalmembran vom Bindegewebe getrennt. Dieser Basalmembran sitzen lange, prismatische Matrixzellen auf. Ihr folgt einwärts eine Zellschicht, welche ab und zu amitotische Kernteilungen aufweist. In den darauffolgenden Zellschichten findet man viele Drüsenzellen und Leukozyten. Die Mucosa ist stark gefaltet.

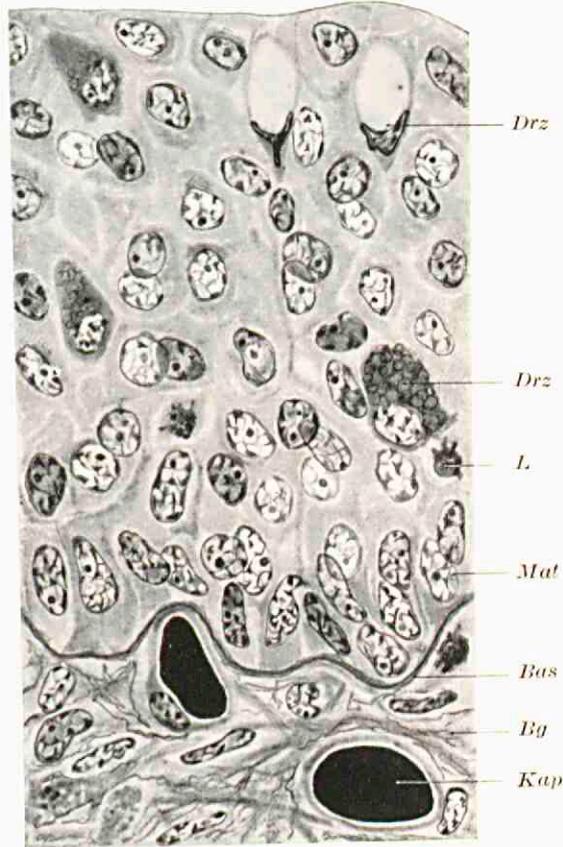


Abb. 5. Schnitt durch die Mucosa uteri. Drz Drüsenzellen, Leukozyten, Mat Matrix, Bas Basalmembran, Bg Bindegewebe, Kap Kapillare. Zeichnung L. BRETSCHNEIDER. Vergr. 700×.

4. Der schwangere Uterus.

In der Abb. 6 ist ein schwangerer Uterus abgebildet, welcher 13 Embryonen enthielt. Er war 20 cm lang und 10 cm breit. In Übereinstimmung mit *Mustelus antarctica* (s. PARKER 1882) liegt jeder Embryo in einer eigenen Abteilung oder Fruchtkammer. Diese Fruchtkammern werden von Falten der Uteruswand gebildet, welche zwischen die Eier hindurchwachsen und auf komplizierte Weise untereinander verwachsen. Abb. 9 stellt den Querschnitt einer solchen Verwachsungszone zweier Falten oder Septen dar.

Genau so wie beim nichtschwangeren Uterus können wir auch hier wieder eine Serosa, Muscularis und Mucosa unterscheiden (Abb. 6). Allerdings sind diese Schichten im schwangeren Uterus bedeutend dünner. Die Septen bestehen nur aus der Bindegewebsmucosa, welche

an beiden Seiten vom Epithel begrenzt wird. Die Septen sind an ihrer Oberfläche nicht etwa ganz glatt, sondern sie tragen wieder kleinere, sekundäre Septen (Abb. 9).

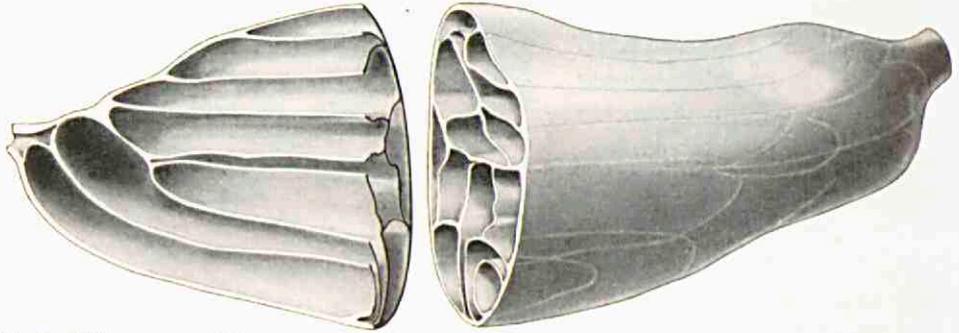


Abb. 6. Schwangerer Uterus, der Uterus ist halbiert, außerdem ist an der linken Seite die eine Hälfte entfernt; Embryonen und Placentae sind nicht angegeben; auf der rechten Hälfte sind die Kammerwände mit Linien angegeben. Verkl. 2×. Zeichnung L. BRETSCHNEIDER.

In diesem Uterus waren alle Embryonen mit ihren Köpfen nach einer Richtung orientiert, und zwar mit Bezug auf die Mutter kranialwärts.

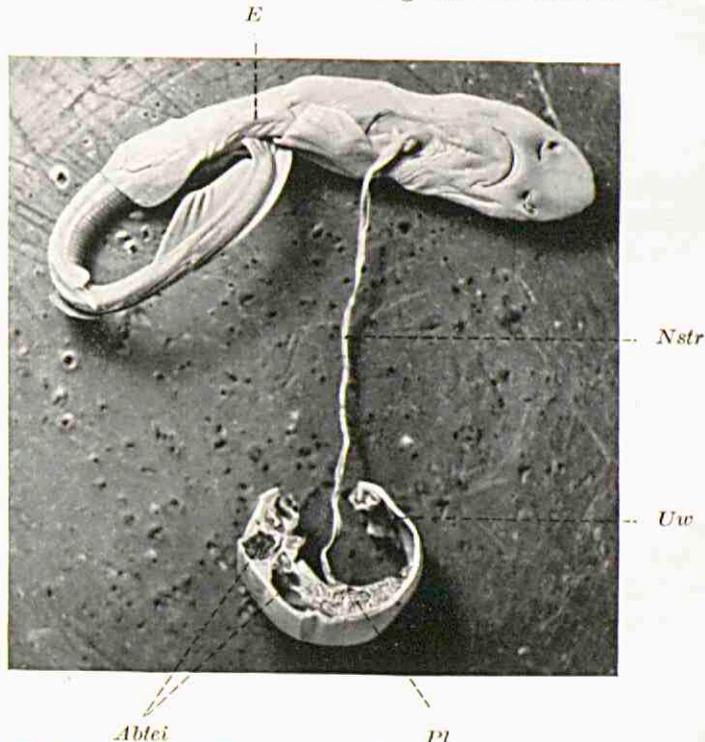


Abb. 7. Embryo mit Plazenta und Uteruswand. *E* Embryo, *Nstr* Nabelstrang, *Pl* Plazenta, *Uw* Uteruswand, *Abtei* in der Uteruswand eingekapselte Abortiveier. Photographie.

Ein langer Nabelstrang verband jeden Embryo mit seinem Dottersack. Im fixierten Zustand ist der Nabelstrang einige Male um den Embryo gewickelt. Es ist mir unbekannt, ob dies auch im Leben zutrifft.

Im Nabelstrang verlaufen 3 Kanäle: Die Arteria und Vena omphalomesenterica und der Ductus vitello-intestinalis. Der zuletzt genannte bildet eine Verbindung zwischen dem Darmlumen und dem Dottersacklumen.

Jeder Dottersack tritt in Verbindung mit der Wand seiner Fruchtkammer und bildet an dieser Stelle damit eine Plazenta (Abb. 7 und 8). Die Plazenten liegen in der kaudalen Hälfte der Fruchtkammern. Die Wände der Fruchtkammern werden von einem dünnen Häutchen bekleidet (Abb. 8). Es befindet sich dieses Häutchen auch zwischen dem mütterlichen und fetalen Gewebe der Plazenta und ist als der Rest der reduzierten Eischale aufzufassen. Da in dem nicht-schwangeren puerperalen Uterus

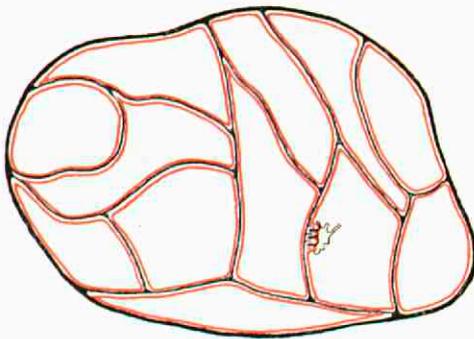


Abb. 8. Querschnitt durch einen schwangeren Uterus, schematisch, Embryonen nicht eingezeichnet, in einer Kammer ist eine Plazenta angegeben, Eischalenmembran rot.

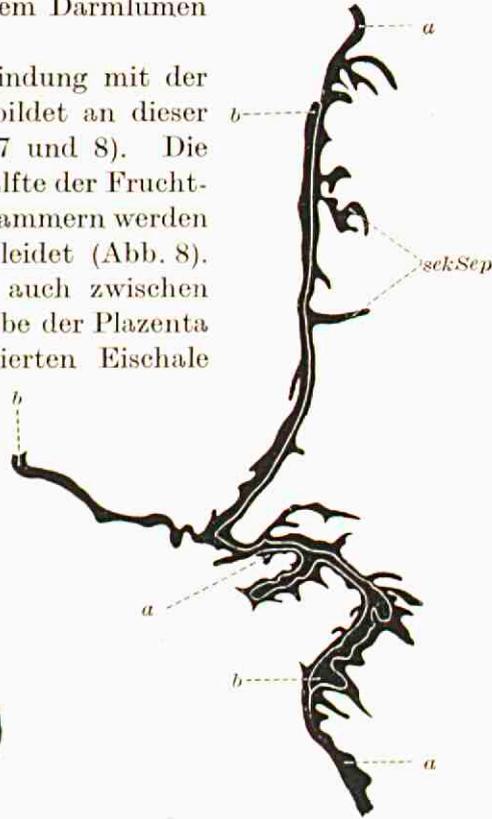


Abb. 9. Verwachsungsstelle zweier Uterus-septa, die Verwachsungsnaht der Septa *a* und *b* ist durch eine weiße Linie angegeben; *sekSep* sekundäre Septa. Vergr. 16x.

nichts von den oben erwähnten Septen zu sehen ist, ist wohl anzunehmen, daß sie mit der Geburt abgestoßen werden.

5. Die Plazenta.

Wie bei jeder Plazenta unterscheidet man auch hier einen mütterlichen Teil („Placenta materna“) und einen fetalen Teil („Placenta fetalis“). Die Placenta materna wird gebildet aus stark verzweigten blätterförmigen Ausstülpungen der Uteruswand, welche ich Villi nennen will. Sie setzen sich nur aus Mucosaelementen zusammen. Diese Villi werden nun (wie die Hand vom Handschuh) vom embryonalen Gewebe umhüllt, und zwar von einem Teil des Dottersackes (Abb. 10). Zwischen mütterlichem und fetalem Gewebe liegt, wie schon erwähnt, eine nichtzellige, homogene Membran, welche außerdem noch die gesamte Fruchtkammer bekleidet (Abb. 8). JOHANNES MÜLLER wies nach, daß es sich hier um



Abb. 10. Schnitt durch die Mitte einer Plazenta (Zeichenapparat). Mütterliches Gewebe schwarz, fetales Gewebe punktiert, fetale Blutgefäße kreuzweise schraffiert, mütterliche Gefäße nicht angegeben. Paraplazentares Gebiet des Dottersackes ist zum größten Teil entfernt. Vergr. 20×.

ein Homologon der Eischale von eierlegenden Arten handelt. Da nicht die gesamte Dottersackwand sowie auch nicht die ganze Fruchtkammerwand

an der Plazentabildung teilnehmen, kann man ein plazentares Gebiet von einem paraplazentaren unterscheiden.

Das paraplazentare Gebiet der Dottersackwand (Abb. 11) besteht aus drei Schichten: dem Dotterektoderm, der mesodermalen Bindegewebslage und dem Dotterentoderm. Das Dotterektoderm besteht aus einem regelmäßigen, einschichtigen, hohen Zylinderepithel mit großen ovalen Kernen und ziemlich deutlichen Zellgrenzen. Die Bindegewebslage besteht aus fibrillärem Bindegewebe. Die Form seiner Kerne ist unregelmäßiger als die des Dotterektoderms. Die Blutgefäße müssen



Abb. 11. Schnitt aus dem paraplazentaren Gebiete des Dottersackes; *Kap* Kapillaren, *Dent* Dotterentoderm, *Bg* Bindegewebe, *Dekt* Dotterektoderm. Vergr. 700 \times . Zeichnung L. BRETSCHNEIDER.

dem Bindegewebe zugezählt werden. Die größeren zu- und abführenden Blutgefäße sind mittels eines Septums an der Dottersackwand befestigt (Abb. 16). Das Dotterentoderm besteht aus einem dünnen Epithel, welches im Plazentargebiet und dessen Umgebung dicker wird. Wie das Ektoderm hat es große ovale Kerne. Im Lumen des Dottersackes selbst liegen noch nichtzellige Elemente, welche ich für Reste des Dotters halte.

Im Prinzip ist die Wand des schwangeren Uterus ebenso gebaut wie die des nichtschwangeren, nur sind alle Schichten stark gedehnt und die Falten der Mucosa verschwunden. Da an der Bildung der Plazenta nur die Mucosa teilnimmt, kann ich mich bei der Beschreibung der Uteruswand im Paraplazentargebiet auf die Mucosa beschränken (Abb. 12) Es besteht im Paraplazentargebiet das Uterusepithel aus mehreren Schichten. Es enthält sekrethaltige Zellen (LEYDIGSche Zellen nach BRINKMANN). Nach dem Lumen hin wird die Mucosa von der bereits erwähnten Eischale begrenzt. Sie stellt ein Produkt der Schalendrüse dar. Bemerkenswert ist, daß diese Eischale mit einer Art Kittsubstanz am

Epithel befestigt wird. Das Bindegewebe der Mucosa gleicht dem des nichtschwangeren Uterus, nur ist es jetzt viel dünner geworden.

An der Bildung der Plazenta nimmt am Beginne der Anheftung nur ein kleiner Teil der Dottersackwand teil. Das plazentare Gebiet ist also dann klein, während das paraplazentare groß ist. Im Laufe der weiteren Entwicklung wird ein stets größerer Teil des Paraplazentargebietes in die Plazenta aufgenommen. Durch diese fortwährende Ausbreitung der Plazenta kann man bei jeder Plazenta, und zwar an jenem Teile, wo das paraplazentare in das plazentare Gebiet übergeht, alle jene Veränderungen

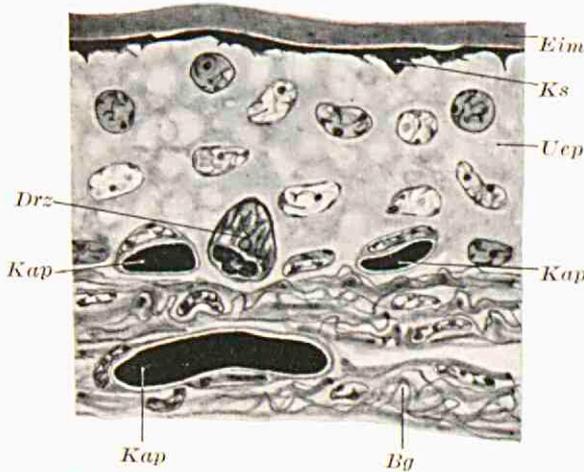


Abb. 12. Schnitt aus dem paraplazentaren Gebiet der Uteruswand. *Eim* Eimmembran, *Ks* Kittsubstanz, *Uep* Uterusepithel, *Kap* Kapillaren, *Bg* Bindegewebe, *Bg* Blutgefäße, *Drz* Drüsenzelle. Vergr. 800 \times .
Zeichnung I. BRETSCHNEIDER.

wahrnehmen, welche sich während der Anheftung im Gewebe abspielen. Die Abb. 13a, b, c und d geben diese Veränderungen wieder.

Die Abb. 13a gibt einen Schnitt durch die äußerste Randzone der Plazenta wieder.

Sowohl fetales als auch mütterliches Gewebe ist hier noch ziemlich unverändert. Es fällt uns nur auf, daß das Uterusepithel dünner geworden ist. Die folgenden Abb. 13b, c und d sind aus dem gleichen Schnitt, jedoch aus verschiedenen der Plazentamitte sich nähernden

Stellen. In Abb. 13b gleicht das mütterliche Gewebe noch stark dem aus Abb. 13a, aber im fetalen Gewebe sind bereits Veränderungen aufgetreten. So ist das Dotterektoderm viel dünner und syncytial geworden, während das Bindegewebe und das Dotterentoderm unverändert erscheinen. Die Anzahl der Kapillaren hat zugenommen. In Abb. 13c sehen wir, daß beim mütterlichen Gewebe die Kittsubstanz der Eimembran verschwunden ist, während die Epithelkerne platter und unregelmäßiger sind, wodurch sie den Bindegewebskernen ähneln. Beim fetalen Gewebe sind bereits Dotterektoderm und Bindegewebe schwer voneinander zu unterscheiden, sie sind beide dünner geworden, auch unterscheiden sich die Kerne des Ektoderms nicht mehr von denen des Bindegewebes. Vorhandensein oder Fehlen von Bindegewebsfibrillen gilt als einziges Kriterium zur Unterscheidung dieser Schichten. Nur das Entoderm gleicht noch dem des vorigen Stadiums. Die Abb. 13d und 14 veranschaulichen schließlich den Zustand der Gewebe im zentralen Teil der Plazenta. Im mütterlichen Teil sind die Kapillaren ins Epithel vorgedrungen, so

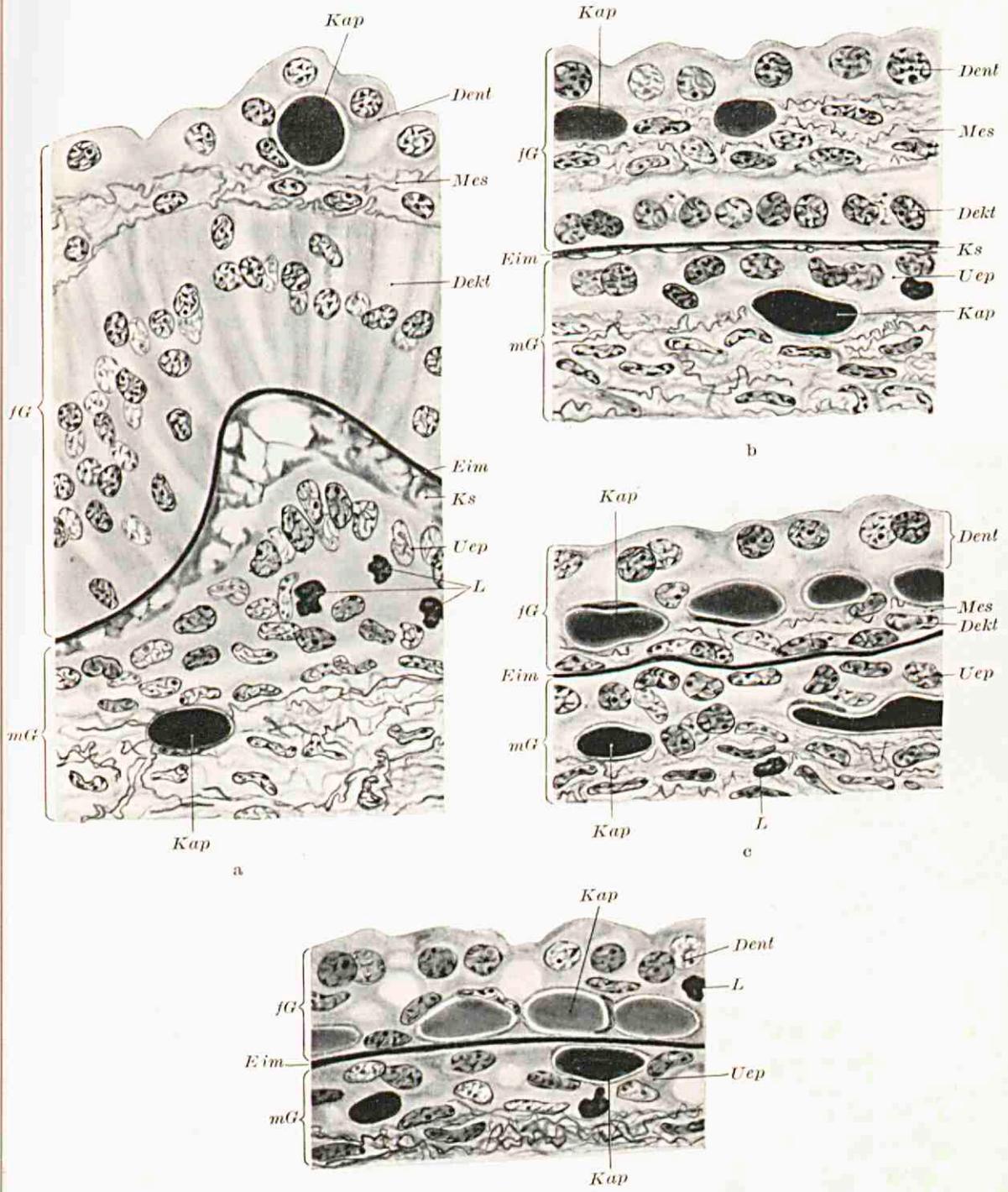


Abb. 13a-d. Schnitte aus der Plazenta, Randzone, fg fetales Gewebe, mG mütterliches Gewebe, Kap Kapillaren, Dent Dotterentoderm, Mes Mesoderm, Dekt Dotterektoderm, Eim Eimembran, Ks Kittsubstanz, Uep Uterusepithel, L Leukozyten. Vergr. 700x.
Zeichnung L. BRETSCHNEIDER.

daß sie oft direkt an die Eischale grenzen. An Stellen mit sehr dünnen Villi und vielen Kapillaren im Epithel (Abb. 14) findet man nur spärliche Reste des letztgenannten. Bis auf einige, zwischen den Kapillaren liegenden Kernen ist im fetalen Gewebe das Außenepithel und das Bindegewebe verschwunden. Auf diese Weise wird erreicht, daß mütterliche und fetale Kapillaren unmittelbar aneinander grenzen.

Zur Blutzirkulation innerhalb der Plazenta ist folgendes zu bemerken. Die mütterlichen Kapillaren beziehen ihr Blut aus den Hauptarterien der Uteruswand und ergießen ihr Blut wieder in die Hauptvenen. In Abb. 16 sieht man den Blutkreislauf des Dottersackes schematisch angeben. Die Arteria und Vena omphalomesenterica verzweigen sich gleich nach dem Übergang des Dottersackstieles in den Dottersack in eine Anzahl von Hauptgefäßen. Die Hauptarterien verlaufen an der einen Seite des Dottersackes, die Hauptvenen an der anderen Seite. In der Plazentamitte sind die Blutgefäße stets so angeordnet, daß eine Arterie mit einer Vena alterniert. Wie aus der Abb. 16 zu ersehen ist, sind die Gefäße mittels eines Septums an der Dottersackwand befestigt. Die Hauptarterien und Venen verzweigen sich federförmig in Seitenarterien und Seitenvenen. Auch hier finden wir noch das Alternieren zwischen Arterien und Venen. Außerdem zeigt die Abb. 16, daß die Seitengefäße stets auf den Rücken der Villi verlaufen. Kleinere Seitengefäße stehen mit dem Kapillarnetz der Dottersackwand in Verbindung.

Zu einem älteren mir zur Verfügung stehenden Stadium der Plazenta läßt sich noch folgendes bemerken. Hier sind die Villi viel reicher verzweigt, während der paraplazentale Teil des Dottersackes kleiner erscheint, da im Verlaufe der Entwicklung ein stets größerer Teil der Dottersackwand in die Plazenta aufgenommen wird. Außerdem ist noch zu erwähnen, daß die Basis, mit welcher die Plazenta an der Uteruswand befestigt ist, kleiner ist. Es ist meines Erachtens nicht unmöglich, daß wir es hier mit einer Erscheinung zu tun haben, welche auch bei Nagetieren vorkommt, nämlich einer Einschnürung der Plazenta an der Basis, wodurch bei dem Partus bloß eine kleine Wundfläche entsteht. Der histologische Bau dieser älteren Plazenta gleicht dem der vorher besprochenen.

6. Allgemeine Betrachtungen.

Es ergibt sich nun die Fragestellung: Kann man die Plazenta von *Mustelus laevis* mit einer Säugerplazenta vergleichen?

Zweifelsohne kann man den mütterlichen Anteil dieser Plazenta, also die Uteruswand von *Mustelus*, mit der Uteruswand von Säugern vergleichen, denn beide sind Differenzierungen des MÜLLERSCHEN Ganges. Der embryonale Anteil wird durch die Dottersackwand gebildet. Diese besteht wieder aus zwei Komponenten, nämlich dem Hautdottersack und dem Darmdottersack. Man kann den Hautdottersack mit dem Diplotrophoblast der Säugetiere homologisieren, denn beide sind ja aus

dem extraembryonalen Ektoderm und dem Parietalblatt des extraembryonalen Mesoderms aufgebaut. Andererseits besteht der Darmdottersack aus dem Visceralblatt des extraembryonalen Mesoderms und dem extraembryonalen Entoderm, er ist also dem Dottersack der Säugetiere vergleichbar. Da bei *Mustelus* im größten Teil der Dottersackwand das Exocölon fehlt, kann man hier kein Parietal- und Visceralblatt unterscheiden, so daß Haut und Darmdottersack ein Ganzes bilden. Auch bei Säugern zeigt sich in vielen Fällen, daß der Dottersack mit dem Diplotrophoblast in gleicher Weise verwächst. Wird bei ihnen dann an dieser Stelle eine Plazenta gebildet, dann spricht man in diesem Falle von

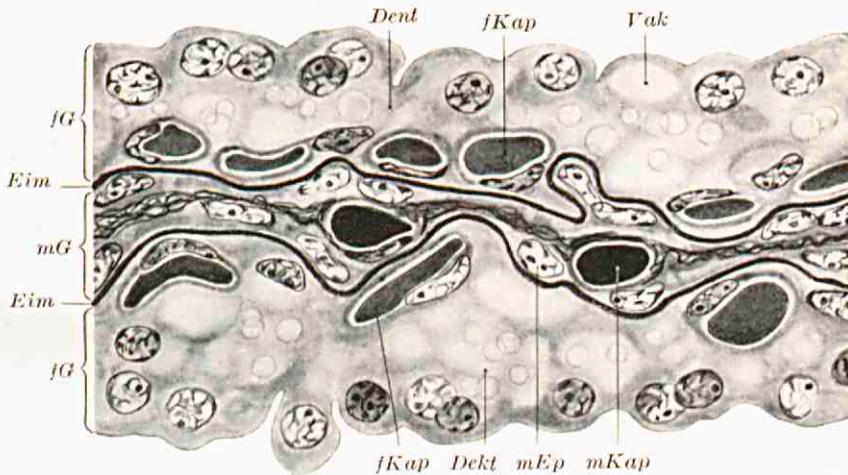


Abb. 14. Durchschnitt durch einen Villus; *Vak* Vakuole, *fKap* fetale Kapillaren, *Dent* Dotterentoderm, *fG* fetales Gewebe, *mG* mütterliches Gewebe, *Eim* Eimembran, *mEp* mütterliches Epithel, *mKap* mütterliche Kapillaren. Vergr. 800×. Zeichnung L. BRETSCHNEIDER.

einer „omphaloiden Plazenta“. Wir können also die *Mustelus*-Plazenta als Ganzes vergleichen mit einer omphaloiden Plazenta mancher Säuger und Reptilien (s. auch S. 334). Allerdings zeigt diese omphaloide Plazenta der Mammalia, mit Ausnahme der Beuteltiere, einen stark rudimentären Charakter, da ja bei ihnen die plazentäre Funktion des Dottersackes später auf die Allantois übertragen wird. Da letztgenanntes Organ bei *Mustelus* fehlt, bleibt während der ganzen Schwangerschaft allein die omphaloide Plazenta in Funktion.

Ein auffallender Unterschied zwischen der Säuger- und *Mustelus*-Plazenta ist das Erhaltenbleiben der Eischale zwischen mütterlichem und fetalem Gewebe bei *Mustelus*, während diese bei Mammalia stets fehlt. Ein weiterer Unterschied zwischen beiden Plazentaformen ergibt sich aus dem Folgenden: Bei den Säugern besitzt der Trophoblast die Neigung, das Uterusgewebe anzugreifen und zu zerstören. Ja, die am meisten gangbare Einteilung der Säugerplazenten (GROSSER 1927) beruht auf der Intensität dieser Zerstörung. Bei *Mustelus* aber wird

histologisch das mütterliche Gewebe, abgesehen vom Eindringen der mütterlichen Kapillaren ins Epithel, wenig verändert, während vom embryonalen Gewebe das Epithel und ein Großteil des Bindegewebes verloren geht. Bei Säugern wird umgekehrt das embryonale Gewebe nur wenig verändert (s. GROSSER 1927, S. 78). Infolge des Verschwindens von Außenepithel und Bindegewebe im embryonalen Anteil

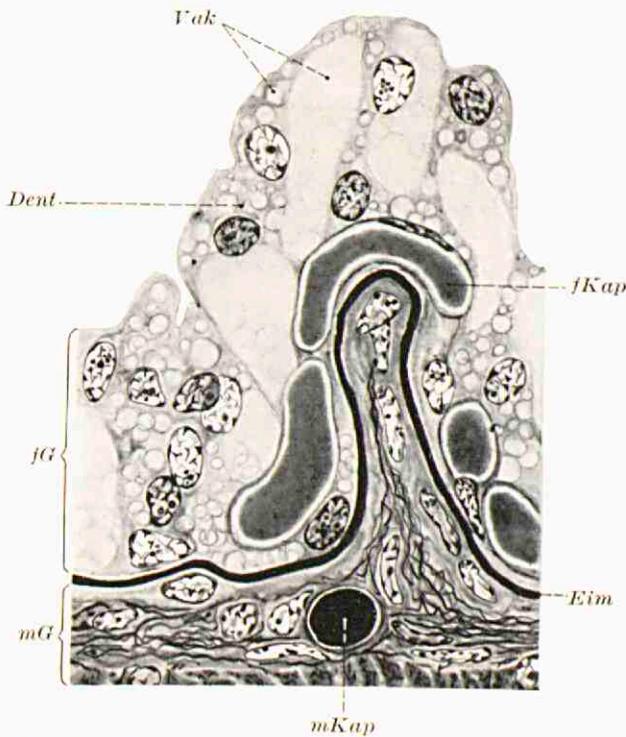


Abb. 15. Schnitt durch die Plazenta an einer Stelle mit stark vakuolisiertem Dotterentoderm; *Vak* Vakuolen, *Dent* Dotterentoderm, *fG* fetales Gewebe, *mG* mütterliches Gewebe, *fKap* fetale Kapillaren, *Eim* Eimembran, *mKap* mütterliche Kapillaren. Vergr. 800 \times .
Zeichnung L. BRETSCHNEIDER.

wird bei *Mustelus* schließlich doch derselbe Effekt erreicht wie bei der deciduat Säugerplazenta mit ihrer starken Zerstörung von mütterlichem Gewebe. In beiden Fällen gelangen mütterliche und fetale Kapillaren dicht nebeneinander. Sehen wir von der Eischale ab, dann können wir für die *Mustelus*-Plazenta mit der Nomenklatur von GROSSER einen neuen Typus aufstellen, nämlich die „endothelio-endotheliale“ Plazenta, Abb. 14.

Über die mögliche Funktion der Plazenta läßt sich das Folgende sagen. Das Dotterentoderm ist an vielen Stellen sehr stark vakuolisiert, es macht daher den Eindruck, daß es sich hier um

ein sehr aktives Gewebe handelt. Da der Dottersack in diesem Stadium noch geringe Dotterreste enthält, ist es möglich, daß das Dotterentoderm hier die Aufgabe besitzt, den Dotter zu resorbieren und an die fetalen Kapillaren abzugeben. Diese Dotterreste können aber auch durch den Ductus vitellointestinalis, dessen Beginn mit Flimmerepithel versehen ist, nach dem Darm geleitet werden, um dort resorbiert zu werden. Meines Erachtens ist es auch nicht ausgeschlossen, daß das Dotterentoderm, welches zwischen den fetalen Kapillaren an die Schalenmembran grenzt (Abb. 14 und 15) bei *Mustelus* dieselbe Funktion hat, die von vielen Autoren dem Trophoblast der Säugtiere zugeschrieben wird, nämlich das Ab- und Aufbauen komplizierter Nahrungsstoffe, welche der

Embryo durch die Plazenta zugewiesen erhält (s. darüber GROSSER 1927, S. 78).

Diese Zufuhr mütterlicher Nahrungsstoffe (Embryotrophe) kann aber auch noch auf einem anderen Wege stattfinden. Untersuchen wir nämlich

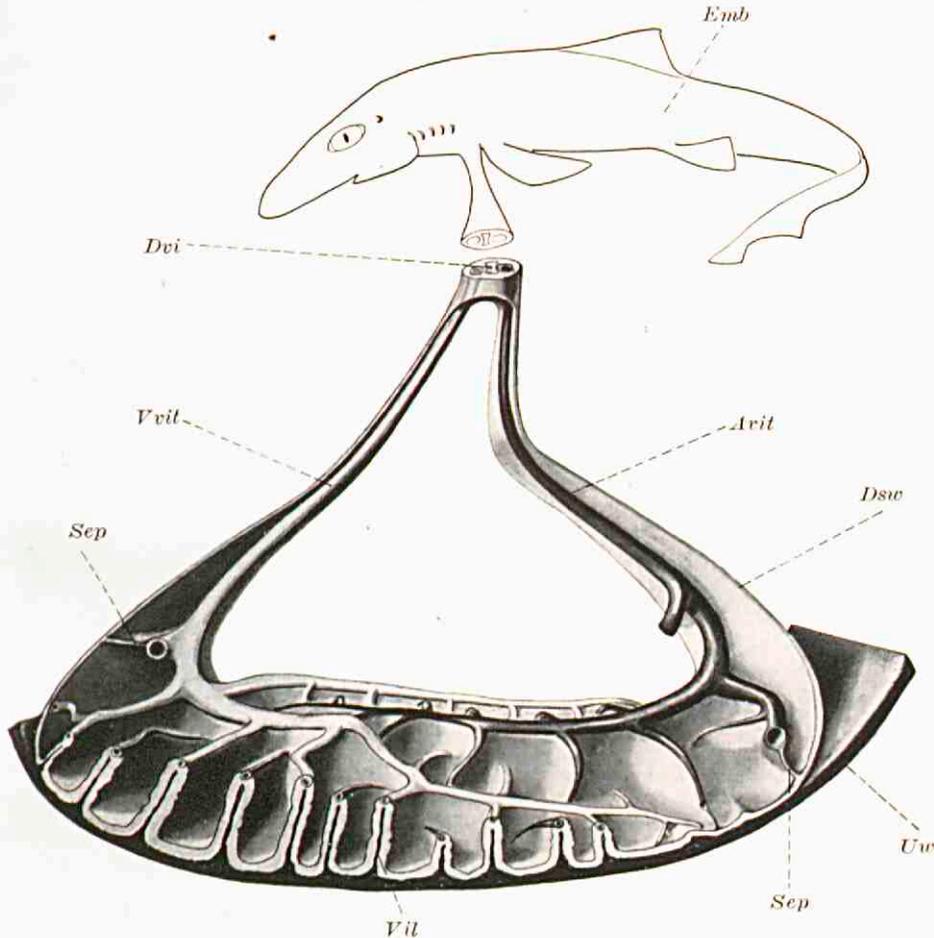


Abb. 16. Schema des Dottersackblutkreislaufes; vorne und hinten vom Dottersack wurde eine Kappe abgeschnitten, die Form der Villi ist stark schematisiert. *Emb* Embryo, *Dvi* Ductus vitello-intestinalis, *Vvit* Vena vitellina (hell), *Sep* Septen, welche die Blutgefäße an der Dottersackwand fixieren, *Vil* Villi, *Uw* Uteruswand (dunkel), *Dsc* Dottersackwand (licht), *Arit* Arteria vitellina (dunkel). Zeichnung L. BRETSCHNEIDER.

das paraplazentare Dotterektoderm, dann zeigt es viel Übereinstimmung mit einem Darmepithel (Abb. 17 und 18). Die Zellen sind sehr hoch und zeigen (besonders in Eisenhämatoxylinpräparaten) einen deutlich sichtbaren Stäbchensaum und Schlußleisten. Ebenso wie im Darmepithel kommen auch hier zahlreiche Leukocyten vor. Sehr auffallend aber ist die Tatsache, daß viele Zellen an ihrer Basis, also den fetalen Kapillaren zugekehrt, stark vakuolisiert sind. Es kommt oft vor, daß die ganze Basis der Zellen (Abb. 18), welche manchmal zwei Kerne besitzen (Diplokaryocyten, s. auch S. 327) von Vakuolen erfüllt ist. Da außerdem

dieses Epithel viel Übereinstimmung zeigt mit dem Chorionepithel aus dem Paraplazentargebiet der *Ruminantia*-Plazenta, welches ebenfalls wie das Darmepithel ein stark resorbierendes Epithel ist, ist es meiner Meinung nach sehr naheliegend, daß das Paraplazentargebiet des Dotterektoderms von *Mustelus* auch ein resorbierendes Epithel ist. Wie bereits auf S. 309 erwähnt wurde, enthält das Uterusepithel von *Mustelus* Drüsenzellen. Die Flüssigkeit im Uterus enthält nach JOHANNES MÜLLER feste Stoffe, unter welchen auch Eiweiß nachgewiesen wurde. Man kann sich nun vorstellen, daß die obengenannten Drüsenzellen eine Art Embryotrophe ausscheiden, welche auf dem Wege über das Dotterektoderm

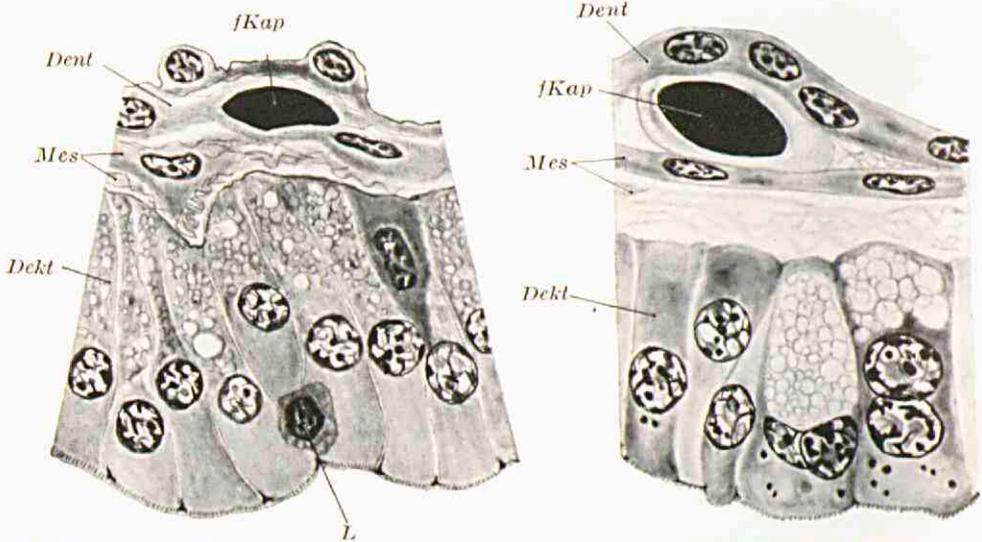


Abb. 17 und 18. Schnitte durch das paraplazentare Gebiet des Dottersackes. *Dent* Dotterektoderm, *fKap* fetale Kapillaren, *Mes* Mesoderm, *Dekt* Dotterektoderm, *L* Leukozyt. Vergr. 1900 \times . Zeichnung L. BRETSCHNEIDER.

(Chorion) des Paraplazentargebietes dem Embryo zugeführt werden kann. Ist die soeben genannte Ansicht richtig (nur Experimente mit lebenden Tieren können dies entscheiden), dann muß auch das Paraplazentargebiet zur Plazenta gerechnet werden. Wir können dann sowohl die *Mustelus*-Plazenta als auch die Plazenta von *Seps*, wie ich später noch ausführlich auseinandersetzen werde (S. 340), in zwei Gebiete verteilen, nämlich in ein Gebiet, das hauptsächlich der Ernährung dient, bei *Mustelus* das Paraplazentargebiet, und ein anderes, welches vorwiegend der Atmung dient, bei *Mustelus* also jener Teil, den ich Plazenta nannte. Es sei außerdem noch erwähnt, daß bei *Mustelus* alle Nahrungsstoffe, welche vom Muttertier zum Embryo gelangen, die Eimembran passieren müssen. Welche Funktion dieser Membran zufällt, ist schwierig anzugeben. Vielleicht funktioniert sie gewissermaßen als eine Schutzlage, welche den Übergang hochmolekularer Stoffe vom Muttertier zum Embryo und umgekehrt verhindert. Allerdings bleibt dann doch ungeklärt, warum diese Membran bei allen anderen placentaren Tieren fehlt.

B. Die Plazentation von *Seps chalcides* Merr.

1. Einleitung.

Die Plazentation von *Seps* wurde von GIACOMINI entdeckt und im Jahre 1891 in einer vorläufigen Mitteilung publiziert. Dieser Veröffentlichung entnehme ich die folgenden Daten: Die Entwicklung der reif geborenen Jungen dauert etwa 3 Monate. Die Paarung findet Ende April oder Anfang Mai statt, während die jungen Tiere Ende Juli oder anfangs August geboren werden. Die Anzahl der zu Beginn der Trächtigkeit in die Eileiter gelangenden Eier schwankt zwischen 5 und 15, im allgemeinen sind es jedoch meistens 8—10. Es entwickeln sich nicht alle Eier, da manche von ihnen atrophieren (Abb. 19).

Der Durchmesser der reifen Ovarialeier beträgt 2,5—3 mm. Sie sind von einer faserigen Eimembran umgeben, welche im Ovarium gebildet wird und wahrscheinlich vom Follikelepithel sezerniert wird. Es handelt sich also um eine sekundäre Eihülle und kann nicht homologisiert werden mit der Eimembran von *Mustelus* oder den Beuteltieren, welche erst im Eileiter durch Drüsen gebildet wird. Diese letztere nennt KORSCHOLT tertiäre Eihüllen, sie spielen bei anderen Reptilien eine große Rolle, fehlen aber bei *Seps* vollkommen. Die Befruchtung der im Vergleich mit anderen verwandten eierlegenden Eidechsen sehr kleinen Eier geschieht im Eileiter. Im Laufe der Entwicklung nimmt die Keimblase stark an Umfang zu und erreicht mit 9—10 mm Breite und 21—22 mm Länge ihre größte Ausdehnung. Zu Beginn der Trächtigkeit bestehen Allantois und Dottersack aus zwei kappenförmigen Blasen, in deren Mitte der vom Amnion umgebene Embryo liegt. Dies alles wird schließlich von Chorion umgeben. Im Laufe der weiteren Entwicklung nimmt die Allantois an Größe zu, während der Dottersack kleiner wird, jedoch bis zum Ende der Trächtigkeit als solcher bestehen bleibt.

2. Material und Technik.

Das folgende Material stand mir zur Untersuchung zur Verfügung. Während seines Aufenthaltes in Neapel im Frühjahr 1928 fixierte Dr. DE LANGE einige Uteri mit Embryonen in BOUINSchem Gemische.

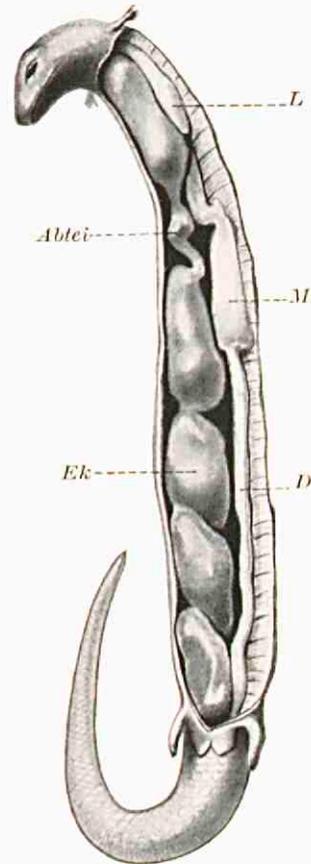


Abb. 19. Schwangeres Weibchen; Bauchhöhle geöffnet, linker Uterus abpräpariert. *Abtei* Abortivei, *Ek* Eikammer, *D* Darm, *MM* Magen, *L* Lunge.
Zeichnung
L. BRETSCHNEIDER.

Im Laufe der Untersuchung zeigte sich aber, daß die Entwicklungsstadien der Embryonen zu jung waren und noch keine Plazenta besaßen. Im Juli 1931 empfing ich durch die Freundlichkeit von Herrn Professor UMBERTO D'ANCONA aus Siena lebende schwangere *Seps*. Leider war die Schwangerschaft bereits weit fortgeschritten, so daß bereits auf der Reise nach Utrecht einige Geburten stattfanden. Einige Exemplare wurden während meiner Abwesenheit von Fr. E. DU MARCHIE SARVAAS, Assistentin des Hubrecht-Laboratoriums, nach Eröffnen der Bauchhöhle in BOUIN'schem Gemisch fixiert. An anderen Exemplaren wurde der Vorgang der Geburt durch Fr. SARVAAS und Fr. Dr. P. TONKES beobachtet und wie folgt beschrieben.

Die ersten Anzeichen der Geburt äußern sich beim Muttertier in Form von Kontraktionswellen, welche von vorne nach hinten verlaufen. Haben sich diese Kontraktionen einige Male wiederholt, dann wird das erste Stück des Fetus sichtbar. Die Jungen können sowohl mit dem Kopf als auch mit dem Schwanz aus der Kloake des Muttertieres zum Vorschein kommen. Da der Schwanz abgebogen ist, erscheint er nicht mit der Spitze, sondern mit der Krümmung voran. Kommt ein Fetus zur Geburt, dann verschwinden die Kontraktionsbewegungen; nur kranial der Kloakalöffnung zeigen sich Muskelkontraktionen. Noch bevor das junge Tier vollkommen aus der Geschlechtsöffnung hervorgetreten ist, zeigt es bereits schwache Bewegungen. Durch aktive Bewegungen des Jungtieres (Krümmen des Körpers) erfolgt dann die Geburt des sich noch im Muttertier befindlichen Teiles. Es tritt also kein Ausstoßen der Jungen durch die Mutter ein. Nur wenn es sich um Totgeburten handelt, werden die Feten durch die Mutter ausgepreßt; dieser Vorgang dauert dann auch viel länger. Bei einer normalen Geburt beträgt die Zeit zwischen den ersten Kontraktionsbewegungen und der erfolgten Geburt ungefähr 10 Min. Hat sich das Tier aus der Kloake befreit, dann steht es noch durch den Nabelstrang mit der Mutter in Verbindung. Weder das Jung- noch das Muttertier bekümmern sich um den Nabelstrang. Nun tritt in den äußeren Erscheinungen eine kurze Pause ein ($\frac{1}{2}$ —2 Min.), dann gleitet plötzlich die Plazenta aus der Kloake. Von einem Ausstoßen durch die Mutter war wenig zu sehen; es machte mehr den Eindruck, daß die bereits kriechenden Jungen die Plazenta aus dem Eileiter ziehen. Da aber auch von Totgeburten die Plazenta ausgestoßen wird, ist wohl anzunehmen, daß auch von der Mutter Ausstoßbewegungen unternommen werden. Die Geburt der folgenden Jungen findet bald danach wieder statt. Nach der Geburt liegen die Jungen einige Augenblicke still, dann beginnen sie sich S-förmig zu schlängeln und beißen nach der Plazenta, die sie alsbald verzehren. Oft helfen Junge die schon vor längerer Zeit geboren wurden, an der Mahlzeit mit. Nur wenn der Untergrund, auf dem sie geboren werden, aus Sägemehl besteht, unterbleibt das Verzehren der Plazenta (Sand hindert sie nicht

daran) und die Tiere schleppen noch einige Tage ihre Plazenta mit herum. Diese verfault nicht, sondern trocknet ein. Von den zahlreichen auf Sägemehl geborenen Jungen blieb allerdings keines am Leben. Es ist daher nicht ausgeschlossen, daß die Plazenta für die Jungen als erste Nahrung notwendig ist. Die Muttertiere verschmähen sie, nur wenn von ihnen totgeborene Jungen verzehrt werden, wird auch die Nachgeburt aufgefressen. Zu erwähnen sei noch, daß einmal vor der Geburt des ersten Jungen eine Ausscheidung von grünelbem Schleim festgestellt werden konnte. Darauf folgte eine Totgeburt und hernach kamen noch zwei lebende Junge zur Welt. (Die Anzahl war also sehr gering.) Ob diese Schleimabscheidung normal ist, ist uns unbekannt, da dies der einzige Fall der Geburt des ersten Jungtieres war, welcher beobachtet wurde, denn bei allen anderen war die Geburt anderer Jungen schon vorangegangen. Die Geburten fanden am Tage zwischen 11³⁰ und 4³⁰ Uhr statt.

Für die histologische Untersuchung wurde ein Teil der Uteri mit oder ohne Embryo nach der PETERFISCHEN (ROMEIS, II. Aufl., S. 91) oder APATHYSCHEN Einbettungsmethode (ROMEIS, II. Aufl., S. 106) behandelt und eingeschlossen. Außerdem wurde auch ein Uterus und eine Placenta post partum histologisch untersucht. An Farbstoffen wurden angewendet: Hämatoxylin nach DELAFIELD, Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN, Hämalaun nach P. MAYER und Kongorot oder VAN GIESON als Nachfärbung.

3. Topographie.

Wie alle Eidechsen, besitzt auch *Seps chalcides* zwei gutentwickelte Eileiter, welche jeder für sich in die dorsale Wand der Kloake ausmünden. Der Durchmesser des nichtschwangeren Eileiters beträgt bloß 1 mm. Beide sind mit einem Mesometrium an der dorsalen Wand der Bauchhöhle befestigt, während sich auch ventral ein Mesometrium ansetzt. Diese Eileiter dienen beim schwangeren Tier gleichzeitig als Uteri. Es liegen normalerweise 4—5 Eier in jedem. Da diese im Durchmesser etwa 2,5—3 mm messen, sind sie viel dicker als der leere Eileiter. Daher wird die Uteruswand dort, wo ein Ei liegt, stark gedehnt — es entsteht eine sog. Eikammer. Da der Uterus zwischen den einzelnen Eikammern seine normale Dicke beibehält, bekommt der schwangere Uterus die Form einer Perlenschnur (Abb. 20). Da ein voll entwickeltes Embryo in aufgerolltem Zustande 20 mm in der Länge und etwa 9 mm in

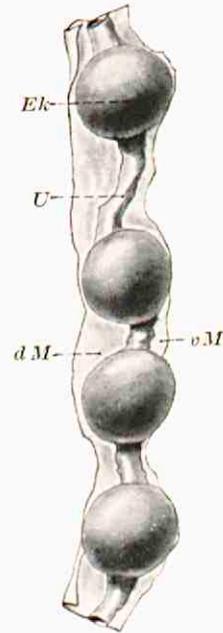


Abb. 20. Uterus mit vier eben befruchteten Eiern; Ek Eikammer, U Uterus, ungedehnter Teil des Uterus zwischen zwei Eikammern, dM dorsales Mesometrium, vM ventrales Mesometrium. Vergr. 3×.
Zeichnung
L. BRIETSCHNEIDER.

der Breite mißt, wird die Uteruswand noch stärker gedehnt, während die Eikammern nahe aneinander rücken (Abb. 19). Nicht alle Eier scheinen sich zu entwickeln, da man in den Eileitern manchmal ein oder mehrere Abortiveier vorfindet. Unsere Abb. 21 zeigt eine Eikammer mit dem darin liegenden Embryo. Man sieht deutlich die im dorsalen

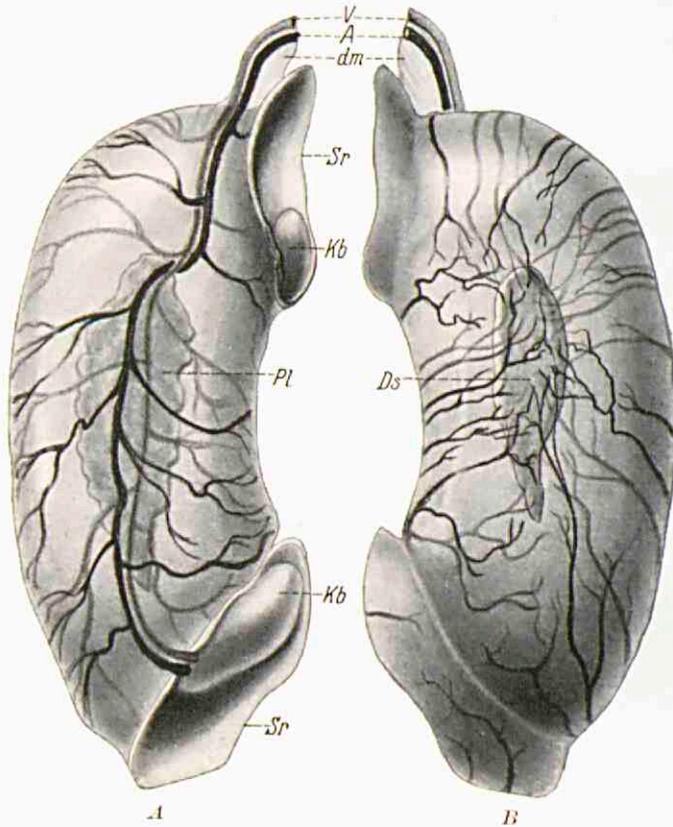


Abb. 21. Ansicht einer hochschwangeren Eikammer; *A* von dorsal, *B* von ventral; *V* Vena, *A* Arteria, *dm* dorsales Mesometrium, *Kb* Keimblasenwand, *Sr* Schnitttrand, durch das Ausschneiden aus dem Uterus entstanden, *Pl* Plazentom, *Ds* Dottersack. Vergr. 3×.
Zeichnung L. BRETSCHNEIDER.

Mesometrium verlaufenden Blutgefäße mit ihren Verzweigungen, während das auf S. 324 beschriebene Plazentom und der Dottersack durch die Uteruswand durchschimmern. Wie bereits auf S. 317 erwähnt wurde, besitzt *Seps* im Beginne einen relativ großen Dottersack und eine kleine Allantois. Im Laufe der Entwicklung nimmt die Allantois an Größe zu, während der Dottersack stets kleiner wird, so daß schließlich die Allantois fast ganz den im Amnion liegenden Embryo umgibt. Die Abb. 22 zeigt uns einen schematischen Durchschnitt einer Eikammer mit vollentwickeltem Embryo. Da der Embryo nicht gestreckt, sondern einige Male aufgerollt im Uterus liegt, ist auf dem Schnitt in Abb. 22 der Embryo dreimal getroffen.

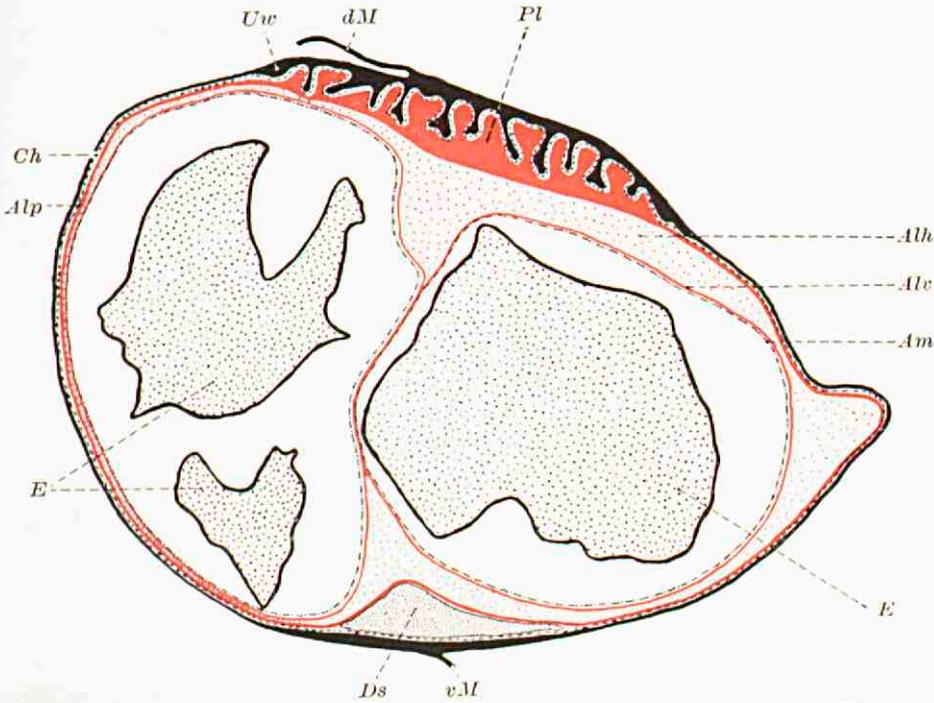


Abb. 22. Querschnitt durch eine Eikammer. *dM* dorsales Mesometrium, *Uw* Uteruswand (schwarz), *Ch* Chorion (schwarz gestrichelt), *Alp* Allantois, Parietalblatt (rote Linie), *Pl* Plazentom, *Alh* Allantoishöhle (rot punktiert), *Alc* Allantois, viscerales Blatt (rote Linie), *Am* Amnion (strich-punktierte Linie), *E* Embryo, *Ds* Dottersack, *vM* ventrales Mesometrium. Vergr. 12 \times .

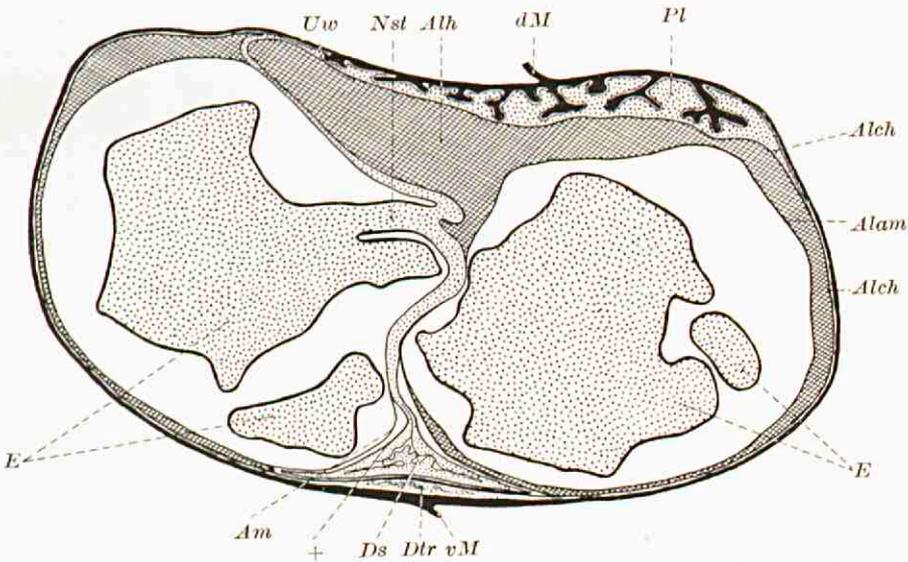


Abb. 23. Querschnitt durch eine Eikammer; auf Kreuzweibes der Höhe des Nabelstranges. *Nst* Nabelstrang, *Uw* Uteruswand, *Alh* Allantoishöhle (schraffiert), *dM* dorsales Mesometrium, *Pl* Plazentom, *Alch* Allantochorion, *Alam* Allantoamnion, *E* Embryo, *Am* Amnion, *Dtr* Detritus, *Ds* Dottersack, Kreuzchen: Stelle, an welcher der Dottersack nicht von der Allantois überdeckt ist, *vM* ventrales Mesometrium. Vergr. 12 \times .

Der Embryo wird bereits ganz vom Amnion eingehüllt (s. Abb. 22, die strich-punktierte Linie), auch zeigt diese Abbildung, daß das Amnion den großen Krümmungen des Embryos folgt, nur das Schwanzende wächst

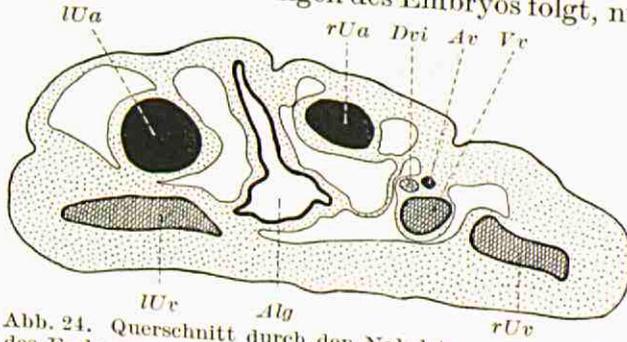


Abb. 24. Querschnitt durch den Nabelstrang in der Nähe des Embryos. *rUv* rechte Umbilikalvene, *IUv* linke Umbilikalvene, *Vr* Vena vitellina, *Av* Arteria vitellina, *Dri* Ductus vitello-intestinalis, *rUa* rechte Umbilikalarterie, *Alg* Allantoisgang, *IUa* linke Umbilikalarterie.

in der Amnionhöhle frei vor. Um das Amnion hin und mit diesem außerdem verwachsen zieht die Allantois (rote Linie in der Abbildung). Nur eine kleine Stelle des Amnions, und zwar in der Nähe des Dottersackes, ist nicht von der Allantois umgeben (Abb. 23 und 25). Dort, wo das dorsale Mesometrium mit der Uteruswand verbunden ist, ist sowohl die Uteruswand als auch die Wand der Keimblase (Abb. 22) — sie wird hier von

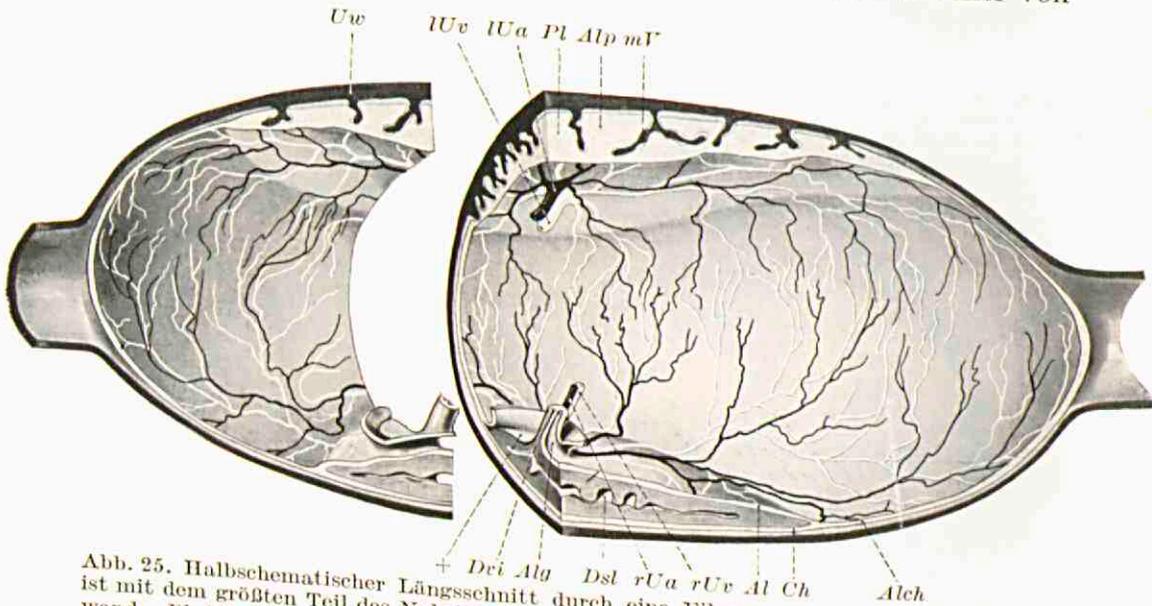


Abb. 25. Halbschematischer Längsschnitt durch eine Eikammer von *Seps*; der Embryo ist mit dem größten Teil des Nabelstranges und dem Allantoamnion entfernt. *Uw* Uteruswand, *Pl* Plazentom, *Alp* Allantoispapillen (fetale Villi), *mV* mütterliche Villi, *IUa* linke Umbilikalarterie (schwarz), *IUv* linke Umbilikalvene (schwarz), *Al* Allantois (weiß), *Alch* Allantoichorion, *rUv* rechte Umbilikalvene (schwarz), *rUa* rechte Umbilikalarterie (schwarz), *Dsl* Dottersacklumen, *Alg* Allantoisgang, *Dri* Ductus vitello-intestinalis, Kreuzchen: Stelle, an welcher der Dottersack nicht von der Allantois bedeckt ist. Vergr. 5×. Zeichnung L. BRETSCHNEIDER.

der Allantois (rot) und dem Chorion (schwarz gestrichelt) gebildet — stark verdickt, während sie außerdem mit Ausstülpungen ineinander greifen. Gegenüber diesem Teile liegt der Dottersack. Auch an dieser Stelle

ist die Uteruswand dicker als an anderen Stellen. Man sieht, daß der Dottersack von dem darunter gelegenen Chorion und der darüber hinhziehenden Allantois eingeschlossen wird (s. auch Abb. 25).

Durch den Nabelstrang ist der Embryo mit den fetalen Anhängen verbunden. Unsere Abb. 24 zeigt einen Querschnitt durch den Nabelstrang mit den Umbilikalgefäßen und den Dottersackgefäßen. Die Vasa vitellina bilden mit dem Ductus vitello-intestinalis den Dottersackstiel. Er ist vom Gewebe des Allantoisstieles umgeben, der außer den genannten 4 Umbilikalgefäßen noch den Allantoisgang enthält. Der Nabelstrang spaltet sich in einiger Entfernung vom Körper (Abb. 23) in zwei Stränge; der eine davon besteht allein aus der linken Umbilikalarterie und Umbilikalvene und zieht zu dem mit Papillen versehenen Teil des Allantochorions. Dort verzweigen sich die Gefäße und gehen in Kapillaren über (Abb. 25). Der zweite Strang zieht zum Dottersack und enthält alle übrigen obengenannten Gefäße und Gänge. Die rechte Umbilikalarterie und -vene zieht zu jenem Teil des Parietalblattes der Allantois, welches die obere Seite des Dottersackes bekleidet (Abb. 25). Dort angelangt verzweigen sie sich in einige größere Gefäße; diese ziehen zu dem Teile des Allantochorions, welches keine Papillen trägt. Wie aus der Zeichnung hervorgeht, wird aber noch der oberste Teil des glatten Allantochorions von den linken Umbilikalgefäßen vaskularisiert. Der Allantoisgang verläuft in der Regel parallel zu den rechten Umbilikalgefäßen und dem Dottersackstiel. Dort, wo der Dottersackstiel in den Dottersack selbst übergeht, finden wir auch meistens den Übergang vom Allantoisgang in die Allantois¹. Die Vasa vitellina endlich verzweigen sich im Dottersack. Der Ductus vitello-intestinalis, welcher aber in diesem Stadium an verschiedenen Stellen kein Lumen mehr hat, steht in Verbindung mit dem Dottersack.

4. Die allantoide Plazenta.

An der allantoiden Plazenta kann man, wie bereits gesagt, zwei verschiedene Abschnitte unterscheiden: 1. einen Abschnitt, in welchem Uteruswand und Allantochorion vollkommen glatt sind, 2. ein elliptisches Feld, in welchem das Allantochorion Papillen trägt, zwischen welchen sich blattförmige Ausstülpungen der Uteruswand befinden (Abb. 22). Wie aus den Abb. 26 und 27 zu ersehen ist, besitzen diese Ausstülpungen eine unregelmäßige, längliche Gestalt. Die Längsachse dieser Papillen verläuft parallel mit der des Uterus. Man kann hier also von einer Anheftung zwischen Keimblase und Uteruswand sprechen. GIACOMINI gibt nur diesem Anheftungsfeld die Bezeichnung „Plazenta“. Da aber das gesamte parietale Blatt der Allantois an dem Stoffwechsel zwischen Muttertier und Embryo teilnimmt und meines Erachtens zur Plazenta

¹ Es kann aber auch vorkommen, daß der Allantoisgang schon bereits an der Spaltungsstelle des Nabelstranges in das Allantoislumen übergeht.

gerechnet werden muß, außerdem das Anheftungsfeld viel Übereinstimmung mit einem Plazentom der Wiederkäufer zeigt, will ich hier lieber die Bezeichnung „Plazentom“ gebrauchen. In Übereinstimmung

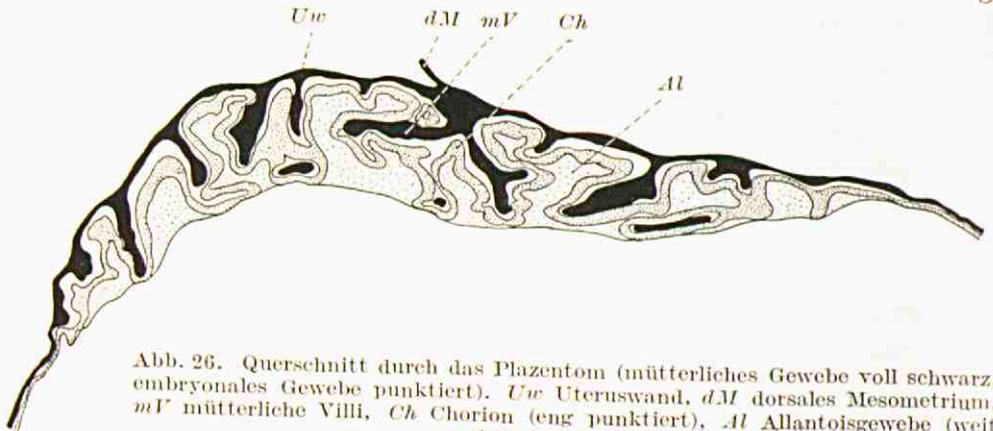


Abb. 26. Querschnitt durch das Plazentom (mütterliches Gewebe voll schwarz, embryonales Gewebe punktiert). *Uw* Uteruswand, *dM* dorsales Mesometrium, *mV* mütterliche Villi, *Ch* Chorion (eng punktiert), *Al* Allantoisgewebe (weit punktiert). Vergr. 20x.

mit den bei Wiederkäuern gebräuchlichen Termen werde ich den Rest der Plazenta als paraplazentares Gebiet bezeichnen. Obwohl auch dieser Name meines Erachtens nicht gar zu glücklich gewählt wurde, para-

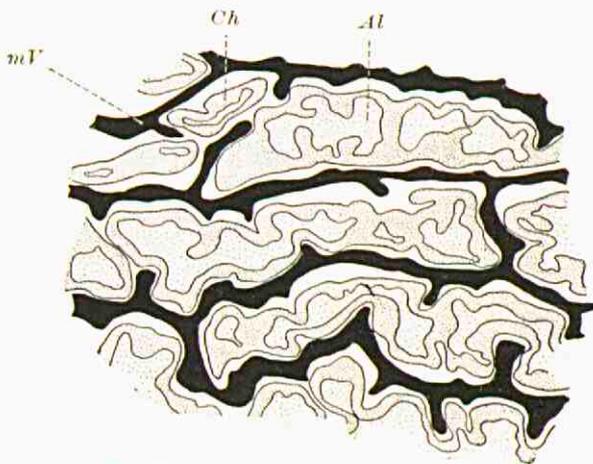


Abb. 27. Tangentialschnitt durch einen Teil des Plazentoms (mütterliches Gewebe voll schwarz, embryonales Gewebe punktiert). *mV* mütterliche Villi, *Ch* Chorion (eng punktiert), *Al* Allantoisgewebe (weit punktiert). Vergr. 20x.

plazentar bedeutet schließlich „neben der Plazenta“, will ich ihm doch im folgenden benutzen, da er schon in der Literatur allgemeinen Eingang gefunden hat. Da die Keimblase einen viel größeren Durchmesser besitzt als das Lumen des nichtschwangeren Eileiters, wird die Uteruswand der Inkubationskammer stark gedehnt und sehr dünn. Sie besteht hauptsächlich aus einer Bindegewebsschicht, welche nach außen hin von Peritoneum bekleidet ist, während in ihr nur ab und zu Muskel-

fasern zu beobachten sind. Nur dort, wo der Dottersack liegt, ist die Uteruswand dicker und mit zahlreichen Muskelfasern versehen (Abb. 36). Zwischen der obengenannten Muskelbindegewebslage und dem Uterusepithel befindet sich ein Netz von Kapillaren (Abb. 28 und 29). Das Uterusepithel des Plazentoms (Abb. 28) ist einschichtig und besteht aus großen Zellen mit chromatinarmen Kernen. Die Zellgrenzen sind vor

allem in Eisenhämatoxylinpräparaten sehr gut sichtbar. Sie tragen nach dem Uteruslumen zu einen deutlichen Stäbchensaum und Schlußleisten.

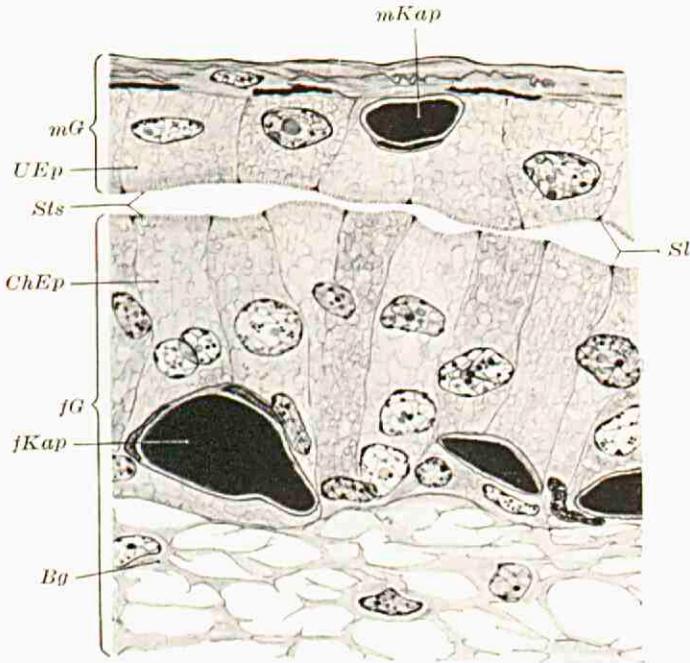


Abb. 28. Teil des Plazentoms. *mG* mütterliches Gewebe, *fG* fetales Gewebe, *UEp* Uterusepithel, *ChEp* Chorionepithel, *mKap* mütterliche Kapillaren, *fKap* fetale Kapillaren, *Sts* Stäbchensaum, *Sl* Schlußleisten, *Bg* Bindegewebe der mesodermalen Allantois. Vergr. 1000×. Zeichnung L. BRETSCHNEIDER.

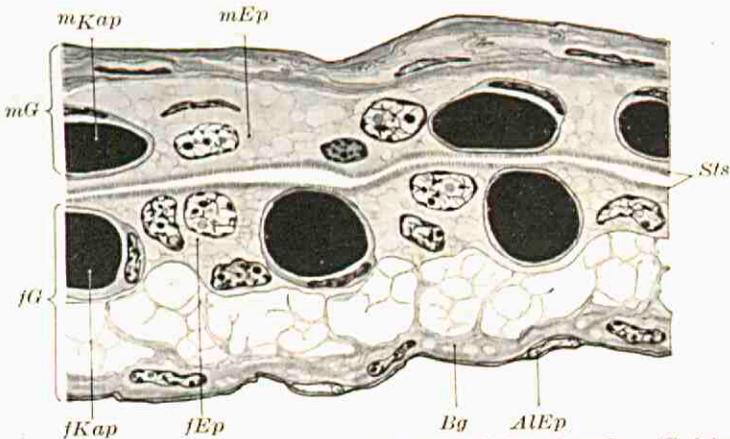


Abb. 29. Teil des Paraplazentargebietes. *mG* mütterliches Gewebe, *fG* fetales Gewebe, *mKap* mütterliche Kapillaren, *fKap* fetale Kapillaren, *mEp* mütterliches Epithel (syncytial), *fEp* fetales Epithel (syncytial), *Bg* Bindegewebe der mesodermalen Allantois, *AEp* Allantoisepithel (entodermal), *Sts* Stäbchensaum. Vergr. 1000×. Zeichnung L. BRETSCHNEIDER.

Ab und zu findet man im Uterusepithel des Plazentoms degenerierte Kerne. Auch zwischen dem Uterusepithel und dem Chorion sind sie, umgeben von etwas Plasma, häufig anzutreffen (Abb. 30). Diese

Degeneration des Uterusepithels ist meist an den Spitzen der mütterlichen Villi am stärksten ausgeprägt, so daß schließlich dort, wie Abb. 31 zeigt, die mütterlichen Kapillaren ganz oberflächlich liegen. Im Paraplazentargebiet (Abb. 29) ist das Uterusepithel viel schwächer entwickelt und außerdem syncytial geworden. In diesem Syncytium liegen die Kapillaren ebenfalls oberflächlich, wobei meistens die Endothelwände unmittelbar an den Stäbchensaum angrenzen (Abb. 29).

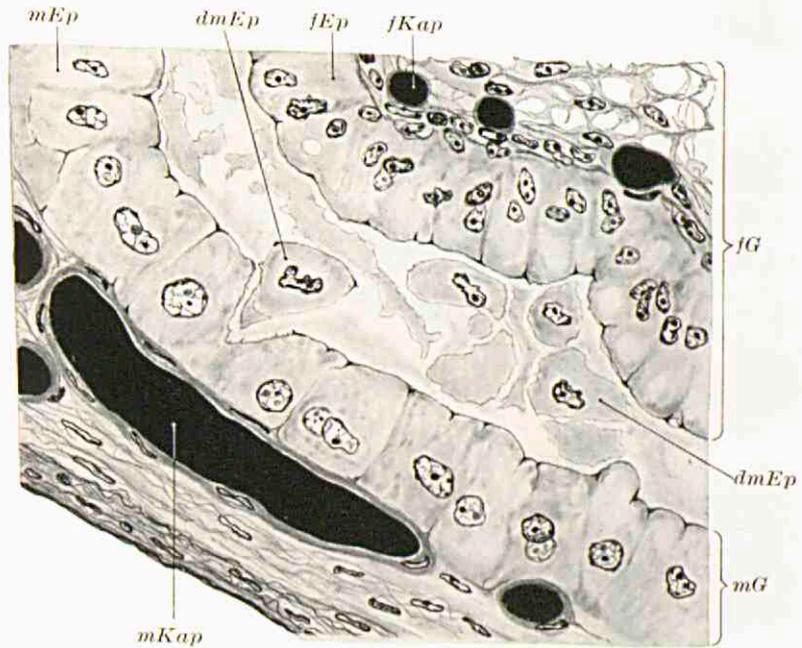


Abb. 30. Teil des Plazentoms, in welchem geringe Zerstörung mütterlichen Gewebes stattfindet. *mG* mütterliches Gewebe, *fG* fetales Gewebe, *mKap* mütterliche Kapillare, *fKap* fetale Kapillare, *mEp* mütterliches Epithel, *fEp* fetales Epithel, *dmEp* degenerierte mütterliche Epithelzellen, wobei eine eben aus dem Zellverband heraustritt, während die anderen bereits im Lumen liegen. Vergr. 500 \times . Zeichnung L. BRETSCHNEIDER.

Das Allantochorion des Embryos besteht aus 3 Teilen:

1. dem Chorion,
2. der mesodermalen Allantois (intermediäre Mesodermschicht),
3. der entodermalen Allantois.

Analog dem Uterusepithel sehen wir auch hier wieder, daß das Chorion im Plazentom viel stärker entwickelt ist als im Paraplazentargebiet. Das Chorionepithel des Plazentoms bildet einen Übergang zwischen einem ein- und mehrschichtigen Epithel (Abb. 28 und 32). Es besitzt deutliche Zellgrenzen und trägt einen Stäbchensaum und gut entwickelte Schlußleisten. In Übereinstimmung mit dem Uterusepithel werden auch hier die Kapillaren (sie müssen natürlich zur mesodermalen Allantois gerechnet werden) zum größten Teil von den Bases der Epithelzellen umschlossen. Im Chorionepithel findet man häufig

an vielen Stellen „Diplokaryozyten“ (Abb. 33), Zellen mit zwei Kernen. Diese Diplokaryozyten sind charakteristisch für die Plazentome der Wiederkäuerrplazenta. Nach den Ansichten von ANDRESEN und KOLSTER entstehen sie durch amitotische Kernteilung aus gewöhnlichen Trophoblastzellen; dies ist wahrscheinlich auch bei *Seps* der Fall. Sie sollen

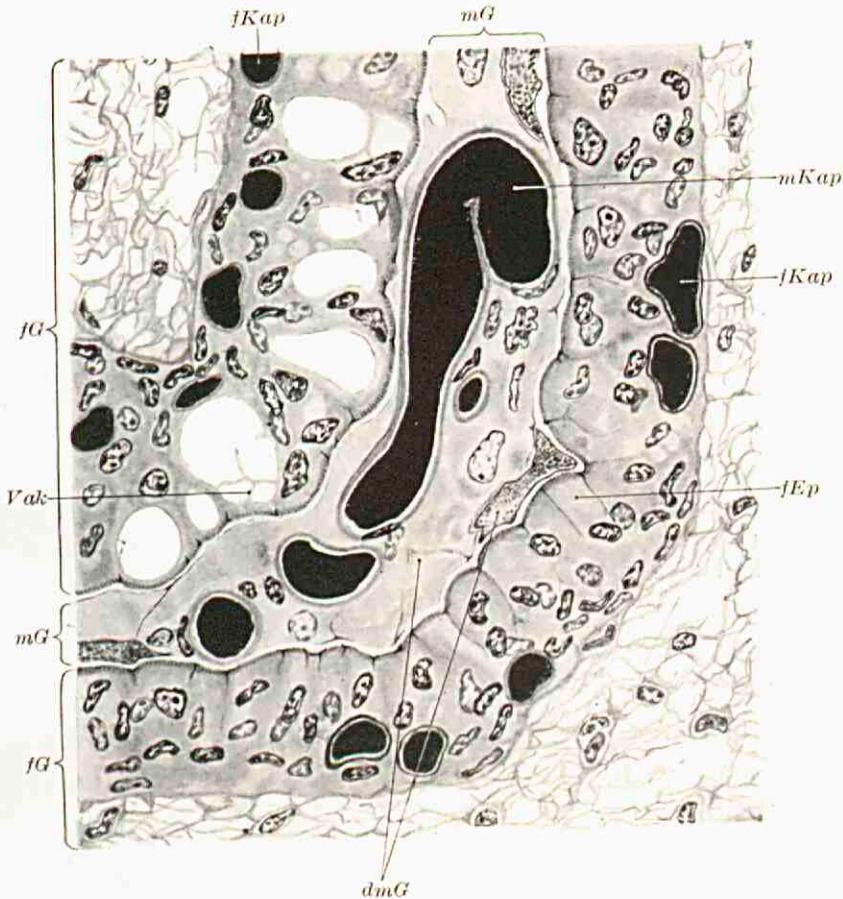


Abb. 31. Teil aus dem Plazentom mit starker Zerstörung mütterlichen Gewebes. *mG* mütterliches Gewebe, *fG* fetales Gewebe, *fKap* fetale Kapillaren, *mKap* mütterliche Kapillaren, *dmG* degeneriertes mütterliches Gewebe, stark in Zerfall begriffen (Synplasma), *Vak* Vakuolen im fetalen Epithel, *fEp* fetales Epithel. Vergr. 500×. Zeichnung L. BRETSCHNEIDER.

eine große Rolle beim Abbau des mütterlichen Gewebes spielen und nach Ansicht der obengenannten Autoren, bei den *Ruminantia* teils durch Enzyme, teils rein mechanisch das mütterliche Epithel zerstören. Ich vermute nicht, daß sie bei *Seps* eine solche wichtige Rolle spielen. Soferne ich dieser Frage nachgehen konnte, treten diese Zellen nirgends aus dem fetalen Zellverbände heraus; sie unterscheiden sich bloß durch ihre Größe und der Duplizität ihrer Kerne von den übrigen Trophoblastzellen. Ich glaube aber, daß es sich hier bloß um eine Zellvermehrung auf dem Wege amitotischer Kernteilung handelt.

Manche Zellen des Chorionepithels sind stark vakuolisiert (Abb. 31). Besonders gegenüber den Spitzen der mütterlichen Villi, an welchen, wie gesagt, viel mütterliches Gewebe zerstört ist, treten diese vakuolisierten Zellen häufig auf (Abb. 31). Es ist nicht ausgeschlossen, daß hier abgebautes mütterliches Gewebe als Histirotrophe vom Chorionepithel resorbiert wird. Andererseits könnte das Auftreten dieser Vakuolen auf eine Degeneration des Trophoblastes hinweisen, um so mehr,

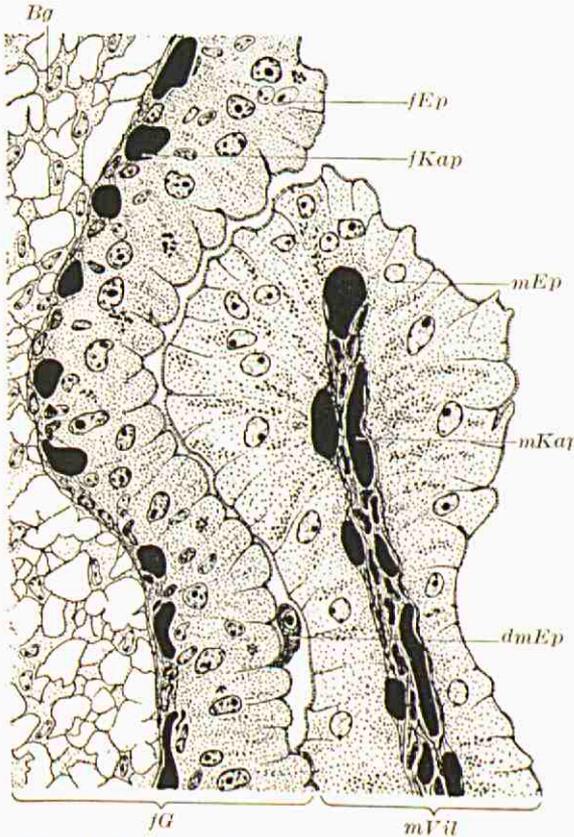


Abb. 32. Teil des Plazentoms an der Spitze eines mütterlichen Villus; an der rechten Seite des Villus ist das fetale Gewebe weggelassen. *jG* fetales Gewebe, *mVil* mütterliche Villi, *dmEp* degenerierte mütterliche Epithelzelle (im Lumen liegend), *mKap* mütterliche Kapillare, *fKap* fetale Kapillare, *fEp* fetales Epithel, *mEp* mütterliches Epithel, *Bg* Bindegewebe. Vergr. 400×. Zeichnung L. BRETSCHNEIDER.

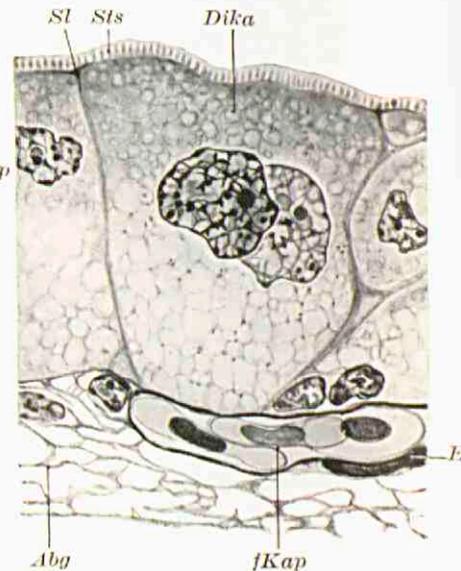


Abb. 33. Diplokaryocyt im fetalen Zellverbände. *Sl* Schlußleisten, *Sts* Stäbchensaum, *Dika* Diplokaryocyt, *fKap* fetale Kapillare mit eingezeichneten Blutkörperchen, *Endk* Endothelkern, *Abg* Allantoisbindegewebe; man beachte die hier besonders schön sichtbare Vakuolenbildung im basalen Teile der fetalen Epithelzellen. Vergr. 1800×. Zeichnung L. BRETSCHNEIDER.

als die Plazenta in diesem Stadium am Ende ihrer Funktion steht. Dem widerspricht aber wieder die Tatsache, daß die Kerne, obwohl von den Vakuolen oft plattgedrückt und darum von bizarrer Form, keinerlei Degenerationserscheinung zeigen. Auch bleibt nach der Geburt das Chorionepithel intakt. Was für das Uterusepithel des paraplazentaren Gebietes bereits gesagt wurde, gilt im gleichen Maße auch für das Chorionepithel (Abb. 29). Es besteht aus einem Syncytium, in welchem die Blutgefäße eingebettet liegen. Auch hier liegen sie unmittelbar unter dem Stäbchensaum (Abb. 29).

Die mesodermale Allantois ist im Plazentom um vieles dicker als in der übrigen Plazenta und besteht zum größeren Teil aus einem feinen, netzförmigen Bindegewebe (Abb. 32), außerdem müssen wir zur mesodermalen Allantois noch die obengenannten Kapillaren und größeren zu- und abführenden Blutgefäße zählen. Im Paraplazentargebiet erscheint das Bindegewebe bis auf eine dünne Lage reduziert. Die entodermale Allantois (Abb. 29) besteht sowohl im als außerhalb des Plazentoms aus einem sehr dünnen Epithel.

Nicht überall grenzt das Allantochorion an die Uteruswand, denn es zeigt sich öfters, daß die beiden ursprünglich voneinander geschiedenen

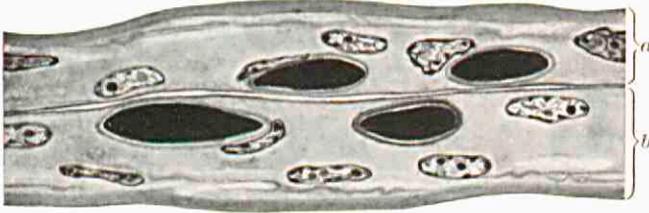


Abb. 34. Ausschnitt der Stelle, wo zwei Keimblasen aneinandergrenzen. *a* Wand der einen Keimblase (Allantochorion), *b* der anderen Keimblase. Vergr. 650 \times . Zeichnung L. BRETSCHNEIDER.

Keimblasen im Laufe des Wachstums aneinanderstoßen. Das Allantochorion der einen Keimblase grenzt dann an diesen Stellen an das benachbarte. Sein Bau (Abb. 34) entspricht dem des bereits beschriebenen Allantochorions im Paraplazentargebiet. Diese Tatsache kann insofern von Bedeutung sein, als ein Übertritt von Stoffen des einen Embryo in den anderen nicht ausgeschlossen erscheint, um so mehr, als in den aneinandergrenzenden Geweben ein stark entwickeltes Kapillarnetz vorhanden ist (Abb. 34). Schon SELENKA (1886) beschrieb für *Didelphis*, daß auch dort ein Verwachsen der Keimblasen eines Uterus eintritt. Da aber an den Verwachsungsstellen bei *Didelphys* keine Kapillaren vorkommen, wird der Übertritt von Stoffen dort nicht so leicht erfolgen. Daß sich bei *Seps* die Embryonen auch untereinander hormonal beeinflussen sollen, wie dies LILLIE für Embryonen von Wiederkäuern beschrieb, erachte ich unwahrscheinlich, da ich nirgends eine Kommunikation der Blutgefäße aneinandergrenzender Keimblasen entdecken konnte.

5. Das Allantoamnion.

Das Allantoamnion besteht, wie Abb. 35 zeigt, aus 3 Schichten: nämlich aus dem Allantoisentoderm, einer Bindegewebslage und dem Amnionepithel. Die Bindegewebslage entsteht durch Verschmelzen der mesodermalen Auskleidung des Amnions mit jener der Allantois. Da dieses Verwachsen nicht vollkommen eintritt, so findet man überall im Allantoamnion Spalten zwischen den beiden Schichten (Reste des

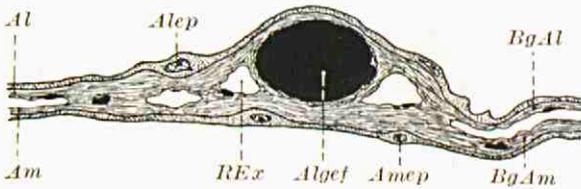


Abb. 35. Schnitt durch das Allantoamnion. *BgAl* Bindegewebe des Allantois, *BgAm* Bindegewebe des Amnions, *Amep* Amnionepithel, *Algef* Allantoisgefäß, *REx* Rest des Exocölooms, *Alep* Allantoisepithel, *Al* Allantois, *Am* Amnion.

extraembryonalem Cöloms). Dies geht deutlich aus der Abb. 35 hervor. Im Allantoisteil der Bindegewebslage sieht man hier und da auch einige Blutgefäße und Kapillaren. Sowohl das Allantois als auch das Amnionepithel sind beide sehr dünn.

6. Der Dottersack.

Der Dottersack liegt antimesometral im Uterus. Es handelt sich um ein längliches, an beiden Enden spitz zulaufendes Organ, welches im

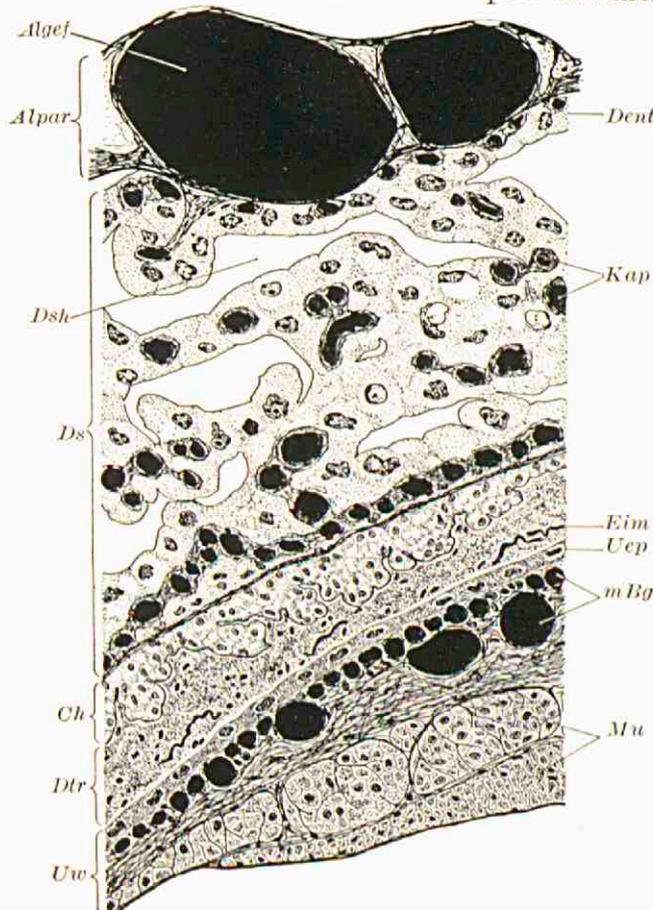


Abb. 36. Ausschnitt aus der Dottersackregion der Keimblase mit darunterliegender Uteruswand. *Algef* Allantoisgefäße, *Alpar* Allantoisparietales Blatt, *Dsh* Dottersackhöhle, *Ds* Dottersack, *Ch* Chorion, *Dtr* Detritus, *Uw* Uteruswand, *Dent* Dottersackentoderm, *Kap* Kapillaren des Dottersackes, *Eim* Rest der Eimembran, *Uep* Uterusepithel, *mBg* mütterliche Blutgefäße, *Bg* Bindegewebe des Uterus, *Mu* Muscularis uteri. Vergr. 400×. Zeichnung L. BRETSCHNEIDER.

Durchschnitt dreieckig erscheint und dessen größte Seite der Uteruswand zugekehrt ist (Abb. 23, 25 und 38). Die Außenseite des Dottersackes ist mit Cöloepithel bedeckt; darauf folgt ein Netz von Kapillaren (Abb. 37), deren Wände aus einem dünnen Endothel bestehen und von wenigem Bindegewebe umgeben sind. Die erwähnten Kapillaren werden in der Regel von den Bases sehr großer Epithelzellen umschlossen (Abb. 37). Ich halte diese Zellen für Dotterentodermzellen. Die Wand des Dottersackes trägt an der Innenseite bizarr gebildete Papillen (Abb. 36 und 38). Man kann sie als Kapillarschlingen betrachten, welche von Dotterentodermzellen umgeben sind und der

Oberflächenvergrößerung der Dottersackwand dienen. Ähnliche Papillen wurden auch von VIRCHOW, STRAHL, HRABOWSKI u. a. bei verschiedenen Reptilien beschrieben. Leider gibt keiner der genannten Autoren von seinen Befunden gute Abbildungen, so daß ein Vergleich mit *Seps* daher ausgeschlossen ist. WEEKES hat ähnliche Papillen im Dottersack australischer plazentaler Reptilien gefunden.

Die Dotterentodermzellen sind groß, haben stark gelappte Kerne und besitzen viele Einschlüsse (Abb. 37). Obwohl im Dottersacklumen

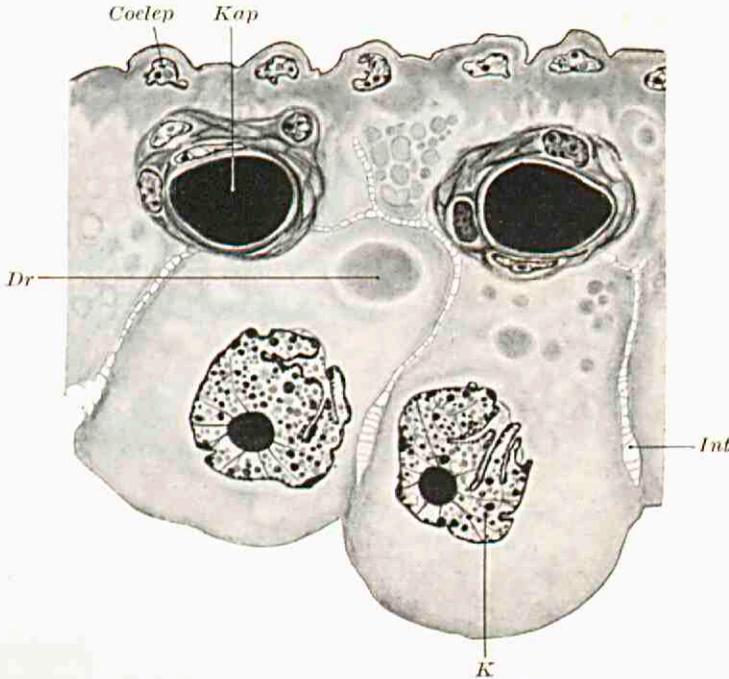


Abb. 37. Schnitt aus der Wand des Dottersackes. *Coelep* Cölolepithel, *Kap* Dottersackkapillaren, *Dr* Dotterreste, *Int* Interzellularräume mit Plasmodesmen, *K* stark gelappter Kern der Dotterentodermzelle. Vergr. 1800 \times . Zeichnung L. BRETSCHNEIDER.

mit Sicherheit keine Dotterreste mehr aufzufinden sind, liegt es meiner Meinung nach doch vor der Hand, anzunehmen, daß die obengenannten Einschlüsse Reste resorbierten Dotters sind. Um so mehr, als die meisten Autoren annehmen, daß die Dotterentodermzellen sowohl bei Reptilien als auch bei anderen Tieren, bei welchen sie gemeinsam mit Zellen, welche von Leukozyten abstammen, mit dem Sammelnamen „Lecitoblasten“ belegt werden, die die Funktion haben den Dotter zu resorbieren und an die Kapillaren des Dottersackes abzugeben. Das spärliche Vorhandensein von Dotter im Dottersacklumen und die Tatsache, daß an verschiedenen Stellen des Dotterentoderms degenerierte Zellkerne vorkommen, machen es meiner Meinung nach sehr wahrscheinlich, daß der Dottersack von *Seps* in diesem weit vorgeschrittenen Stadium der Schwangerschaft am Ende seiner Funktion als Ernährungsorgan des Embryos zu betrachten ist.

Ob der Dottersack neben der Funktion als Ernährungsorgan noch eine andere Funktion besitzt, z. B. intern sekretorisch, wie es BERKELBACH v. D. SPRENKEL (1932) für den Dottersack der Fledermäuse annimmt, kann ich nicht beurteilen.

In diesem Stadium hat das Dottersacklumen infolge der obengenannten Papillen eine unregelmäßige Form (Abb. 38). Durch den Ductus vitello-intestinalis steht es mit dem Darmlumen in Kommunikation (Abb. 24), jedoch ist in diesem Stadium der Duktus nicht allein nur sehr eng, sondern er ist an verschiedenen Stellen durch Verwachsen vollkommen

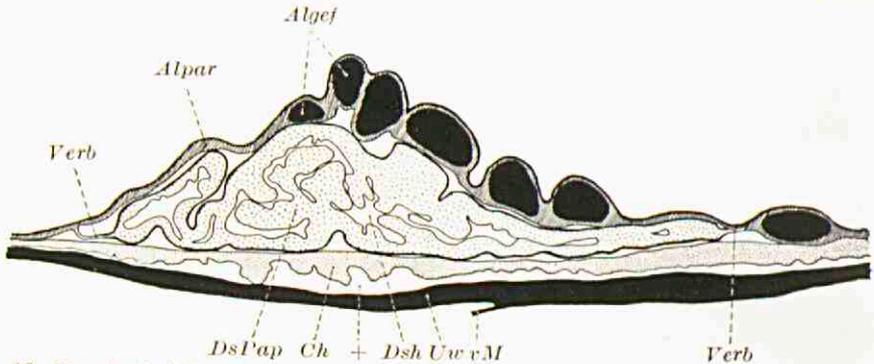


Abb. 38. Durchschnitt durch den gesamten Dottersack mit der darunterliegenden Uteruswand. *Alpar* Parietalblatt der Allantois (schraffiert), *Algef* Allantoisgefäße, *Dsh* Dottersackpapille, *Ch* Chorion, Kreuzchen: die mit Detritus und Resten der Eimembran erfüllte Höhle zwischen Uteruswand und Chorion, *Uw* Uteruswand, *vM* ventrales Mesometrium. Vergr. 30×.

geschlossen, so daß also eine offene Verbindung zwischen Darm und Dottersack nicht mehr besteht.

Die Vaskularisation des Dottersackes vollzieht sich durch die Vena und Arteria vitellina. An dem Querschnitte des Nabelstranges (Abb. 24) fällt auf, daß das Lumen der Arteria vitellina außergewöhnlich klein ist im Vergleich zur Vena vitellina. Eine Erklärung für dieses Mißverhältnis ist meiner Meinung nach in der Tatsache zu finden, daß der Dottersack noch auf eine andere Weise als über die Arteria vitellina sein Blut erhält. Es besteht nämlich noch eine Verbindung zwischen dem Blutgefäßsystem der Allantois und dem des Dottersackes, wie uns Abb. 39 zeigt. Sie besteht aus einem rund um den Dottersack herum laufenden Bindegewebsseptum (Abb. 38), in welchem dünne Gefäße verlaufen (Abb. 39), welche das Blutgefäßsystem der Allantois mit dem des Dottersackes verbinden. Auch bei anderen Eidechsen kommen solche Verbindungen zwischen Allantois- und Dottersackblutgefäßen vor. Sie wurden unter anderem von HRABOWSKI für *Lacerta agilis* und *Lacerta vivipara* beschrieben. Der Dottersack liegt mit seiner Basis auf dem mit Mesoderm bekleideten Chorion und ist mit diesem an manchen Stellen verwachsen und bildet also ein Omphalochorion, während an anderen Stellen wiederum ein Spalt zwischen beiden sichtbar wird (Abb. 41). Die Wand dieser

spaltenförmigen Räume ist hie und da, und zwar sowohl an der Dottersack- als auch an der Chorionseite, mit Zellen bedeckt, welche in ihrem Habitus sehr an die Dotterentodermzellen erinnern. Zur Beantwortung der Frage, wie diese Zellen hierher kamen, sind aber mehrere Entwicklungsstadien erforderlich als mir zur Verfügung standen. Ich will hier nur auf die Möglichkeit verweisen, daß *Seps* in jüngeren Entwicklungsstadien vielleicht ein sog. Dottersacknabelbläschen hat, wie dies ja auch HRABOWSKI (1926) für *Lacerta agilis* und *vivipara* feststellte, oder daß

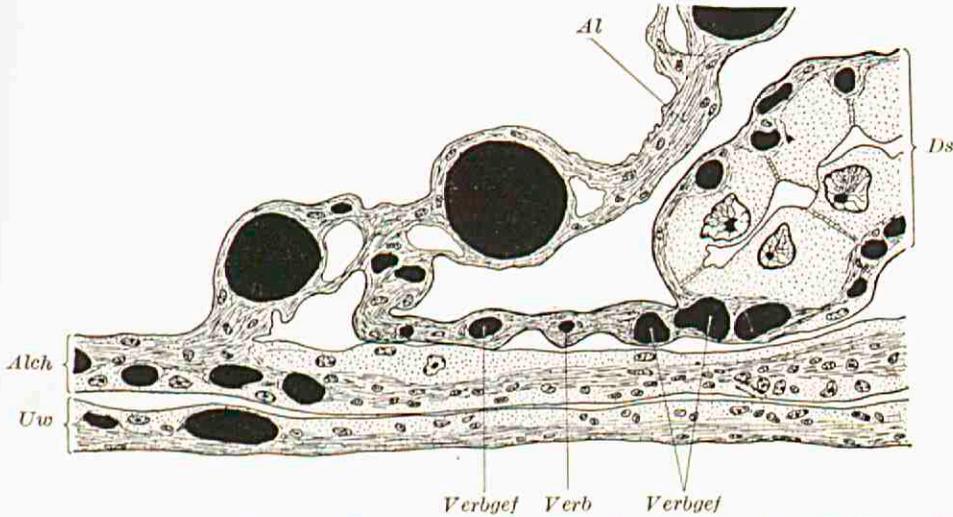


Abb. 39. Verbindungsstrang zwischen Dottersack und Allantois, stark vergrößert. Alch Allantochorion, Uw Uteruswand, Al Allantois, Ds Dottersack, Verbgef Verbindungsgefäße zwischen Allantois- und Dottersackblutkreislauf, Verb Verbindungsstrang. Vergr. 500×.

die Ausbreitung des Exocöloms in der gleichen Weise geschieht, wie dies WEEKES für australische placentare Eidechsen beschrieb (s. auch S. 343).

Unsere Abb. 40 und 41 zeigen uns das Chorionepithel, und zwar wie es an der Basis des Dottersackes aussieht. Entweder besteht es aus einem einschichtigen Epithel (Abb. 40) oder aus den in Abb. 41 wiedergegebenen Papillen. Wie ersichtlich, bestehen diese Papillen nur aus Chorionepithel und enthalten weder Bindegewebe noch Kapillaren. Ähnliche Papillen fand HRABOWSKI bei *Lacerta agilis* und *Lacerta vivipara*, jedoch treten sie dort nur vorübergehend auf, und zwar während des Verschlusses des Ektoblastes am vegetativen Pol. HRABOWSKI schreibt darüber das Folgende (S. 522):

„Die Zellen des Ektoblastes weisen eine kurze Zeit lang während des Verschlusses am distalen Pol typische Zottenbildung auf. Eine derartige Zottenbildung an der Serosa im Ei höherer Wirbeltiere aber ist die Grundlage für alle weiteren Differenzierungen, die letzten Endes zur Chorionzottenbildung der fetalen Plazenta der Säuger führen. Können wir einerseits zur Zeit des Dottersackverschlusses den Hypoblast als typischen Leithoblast anerkennen, so tritt andererseits am Ektoblast hier eine Bildung mit primitivem Trophoblastcharakter zum

erstermal auf. Es ist dies für uns von Interesse, und wir müssen besonders hervorheben, daß dies an einer Stelle geschieht, wo bei *Seps chalcides* die primitive Dottersackplazenta sich anlegt.“

Ähnliche Trophoblastwucherungen sind von ihr — allerdings nur bei einem Exemplar von *Lacerta agilis* an derselben Stelle, wo bei *Seps* das Plazentom auftritt, vorgefunden. Diese Bildungen faßt sie als Vorstufe einer Plazenta auf. Obwohl dem widerspricht, daß bei *Lacerta agilis* eine sehr dicke Eischale gebildet wird.

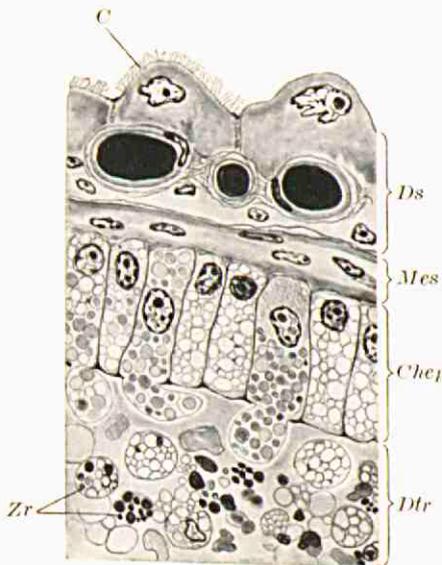


Abb. 40. Schnitt aus dem Omphalochorion, mit stark exzernierenden Epithelzellen. *Ds* Dottersack, *Mes* Mesoderm, *Chep* Chorionepithel, *Dtr* Detritus, *Zr* abgestoßene Zellreste, *C* Cilien, sie kommen bei manchen Entodermzellen vor. Vergr. 500×. Zeichnung L. BRETSCHNEIDER.

Von SELENKA wurden solche Papillen auch für den Dottersack von *Didelphys* beschrieben (siehe dafür die Publikation von DE LANGE, Plazentabildungen, S. 175, Abb. 133). Wie aus den Abb. 40 und 41 hervorgeht, ist das Chorionepithel unterhalb des Dottersackes ein sezernierendes Epithel. Vor allem sind in Abb. 40 sehr deutlich sezernierende Zellen zu sehen, während zwischen Epithel und Uteruswand abgeschnürte Zellteile mit und ohne degeneriertem Kern ersichtlich sind. Meiner Meinung nach haben wir es hier mit einem Organ zu tun, welches entweder seine Funktion eingebüßt hat und nun der Degeneration verfällt, oder als Exkretionsorgan noch funktioniert.

Aus der Beschreibung GIACOMINI geht hervor, daß in jüngeren Entwicklungsstadien an dieser Stelle sowohl vom Chorion als auch von der Uterus-

wand niedrige Falten gebildet werden, welche ineinandergreifen. Er nennt dieses Organ eine Dottersackplazenta; da er aber davon keine einzige Abbildung gibt, ist es schwer, die von ihm beschriebenen Stadien mit den von mir untersuchten zu vergleichen. Auch WEEKES erwähnt bei australischen plazentären Eidechsen eine Dottersackplazenta, jedoch ist die von ihr angekündigte Publikation darüber bisher noch nicht erschienen.

Meiner Meinung nach ist es sehr wohl möglich, daß es sich bei *Seps* in jüngeren Entwicklungsstadien um eine Dottersackplazenta handelt, in dem von mir beschriebenen Stadium aber kann das Organ nicht mehr als Plazenta aufgefaßt werden. Alles weist darauf hin, daß hier nur Stoffe aus den embryonalen Geweben ins Uteruslumen transportiert werden und nicht umgekehrt Stoffe aus dem Uteruslumen oder direkt vom Muttertier nach dem Embryo geleitet werden.

An der eben besprochenen Stelle ist das sehr regelmäßige Uterusepithel sehr dünn und bildet keine Papillen (Abb. 36). Während überall in der Uteruswand Muskelfasern beinahe fehlen, findet man merkwürdigerweise in der dem Dottersack gegenüberliegenden Uteruswand viele Muskelfasern. Wie unsere Abb. 36 zeigt, ist in der



Abb. 41. Papillenbildender Teil des Omphalochorions. *Ds* Dottersack, *Mes* Mesoderm, *Chep* Chorionepithel, *Pap* Papille. Vergr. 500 ×. Zeichnung L. BRETSCHNEIDEN.

Dottersacknähe der Raum zwischen Chorion und Uteruswand erfüllt von Resten der Eimembrane und den obenerwähnten Exkretionsprodukten.

7. Allgemeine Betrachtungen.

Die topographische Lage der Eihäute stimmt bei *Seps* mit denjenigen anderer Eidechsen überein, auch finden wir sogar Übereinstimmendes mit manchen Säugern, vor allem den *Perissodactyla* und *Carnivora*. Bei allen soeben genannten Tiergruppen findet man ebenso wie bei *Seps* eine große Allantois, welche um dem im Amnion liegenden Embryo wächst. Das parietale Blatt der Allantois verwächst mit dem Chorion zu einem Allantochorion, welches, mit Ausnahme der Stelle, an der sich der Dottersack befindet, die gesamte Außenwand der Keimblase bildet. Das viscerale Blatt der Allantois verwächst mit dem Amnion zu einem Allantoamnion. Bei all den genannten Tieren bleibt während der ganzen Zeit der Trächtigkeit der Dottersack bestehen. Seine Basis verwächst mit dem anliegenden Chorion zu einem Omphalochorion. Wie ich bereits auf S. 332 erwähnte, ist bei der reifen Plazenta von *Seps* der Dottersack bloß an einigen Stellen mit dem Chorion verwachsen. Ob jüngere Entwicklungsstadien von

Seps auch ein sog. Dottersacknabelbläschen besitzen, wie HRABOWSKI dies für *Lacerta agilis* und *Lacerta vivipara* beschrieb, mußte ich unentschieden lassen, da mir, wie auf S. 333 bereits erwähnt, jüngere Stadien fehlten. Allerdings ist aus der Beschreibung GIACOMINI'S zu entnehmen, daß kein Dottersackbläschen vorhanden ist (leider fehlen der Publikation Abbildungen). Bei der nahe verwandten Form *Chalcides ocellatus* wird aber wahrscheinlich doch ein solches Organ gebildet. Auch aus der Beschreibung WEEKES' ist zu entnehmen, daß sich bei den australischen Reptilien mit Plazentation ähnliche Prozesse an der Basis des Dottersackes abspielen (s. auch S. 343), wie HRABOWSKI sie für die beiden genannten Lacertilien beschrieb. GIACOMINI meinte, daß sich bei *Seps* erst eine Dottersackplazenta entwickelte, welche aber nur einige Zeit funktionieren und durch die später auftretende allantoide Plazenta ersetzt würde. Entsprechen GIACOMINI'S Beschreibungen den Tatsachen, dann handelt es sich bei *Seps* in dieser Hinsicht um die gleiche Aufeinanderfolge von Plazenten, wie dies HUBRECHT für *Erinaceus* beschrieb. Auch beim Igel wird erst eine funktionierende omphaloide Plazenta gebildet, deren Rolle später durch eine allantoide Plazenta übernommen wird. BERKELBACH V. D. SPRENKEL stellte fest, daß bei Chiropteren ebenfalls erst eine omphaloide Plazenta entsteht, welche abgelöst wird durch eine allantoide. Er vermutet, daß der Dottersack dieser Tiere, welcher sich später wieder vom Chorion frei macht, nach oder vielleicht schon während der plazentaren Periode als ein internsekretorisches Organ funktioniert. Weiters beschreibt er Anastomosen zwischen dem Blutkreislauf des Dottersackes und dem der Allantois. Diese Verbindungen sind aber bei Chiropteren nur von vorübergehender Art, denn in späteren Stadien erfolgt die Vaskularisation des Dottersackes allein durch die Vasa vitellina. Bei *Seps* bleibt, wie ich bereits auf S. 332 erwähnte, diese Gefäßverbindung zwischen Dottersack und Allantois auch bei der reifen Plazenta bestehen und da das Lumen der Arteria vitellina sehr eng ist (Abb. 24) erfolgt die Durchblutung des Dottersackes wahrscheinlich hauptsächlich durch die Allantois. Auch für andere Reptilien sind Anastomosen zwischen Allantois und Dottersackgefäßen beschrieben, doch meinen sämtliche Untersucher, daß diese Verbindungen hier keine große Rolle spielen (s. darüber BERSCH und BERKELBACH V. D. SPRENKEL).

Bei *Seps* wird der Dottersack am Ende der embryonalen Entwicklung nicht wie bei Vögeln und manchen Reptilien in der Bauchhöhle eingeschlossen, sondern er dient neben anderen embryonalen Anhängen dem geborenen Tier als erste Nahrung (S. 318). Die allantoide Plazenta von *Seps* müssen wir als einen Übergangstypus zwischen der adeciduaten und der deciduaten Plazenta auffassen. Am besten läßt sie sich, wie bereits auf S. 324 erwähnt wurde, unter die Placenta cotyledonata der Wiederkäuer einordnen. Die Plazenta von *Seps* können wir als eine Plazenta mit einem Plazentom auffassen. Allerdings kommen bei den

Wiederkäuern stets mehrere Plazentome vor, und zwar erreichen die niedrigste Anzahl (5) die *Cervidae* (ANDRESEN). Auch hinsichtlich der Form von mütterlichen und fetalen Villi steht die Plazenta von *Seps* am dichtesten bei der *Cervidae*-Plazenta. Sowohl bei den *Cervidae* als auch bei *Seps* sind die mütterlichen und fetalen Villi von verschiedener Form, und zwar stellen die mütterlichen dünne Septen dar, welche netzförmig untereinander verbunden sind, während die fetalen Papillen gewissermaßen in den Maschen dieses Netzes liegen (Abb. 27). Die letztgenannten sind bei den *Cervidae* auf Durchschnitten rund, bei *Seps* länglich, doch ist die Länge der Papillen bei den *Cervidae* um vieles

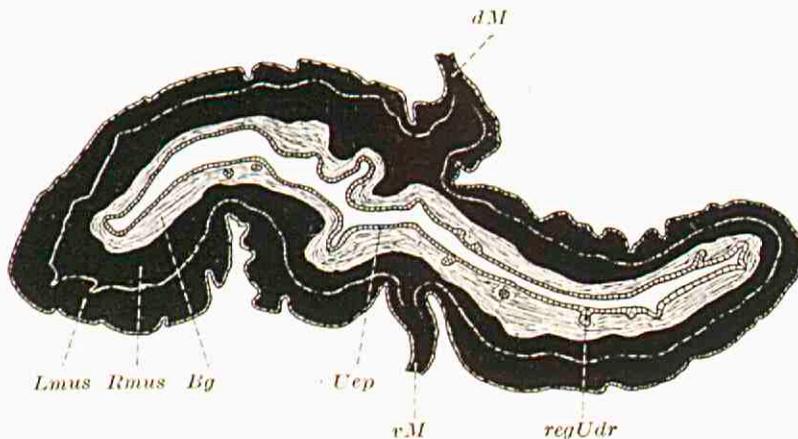


Abb. 42. Querschnitt durch den puerperalen Uterus. *dM* dorsales Mesometrium, *Lmus* Längsmuskulatur, *Rmus* Ringmuskulatur (die Trennungslinie zwischen beiden Muskelschichten ist mit einer weißen Linie angegeben), *Bg* Bindegewebe, *Ucp* Uterusepithel, *vM* ventrales Mesometrium, *regUdr* regenerierende Uterindrüsen. Vergr. 80×.

größer als bei *Seps*. Hinsichtlich der Papillenlänge steht die *Seps*-Plazenta der Plazenta eines von STRAHL beschriebenen Halbaffen *Galago* näher. Die Form des Plazentoms stimmt am meisten mit dem des Hirsches überein, nur ist es hier etwas flacher.

Wie bereits auf S. 325 ausgeführt wurde, findet auch im Plazentom von *Seps*, und zwar in Analogie mit den Vorgängen bei den Wiederkäuern, ein Abbau des mütterlichen Gewebes statt, welcher meist erst am Ende der Schwangerschaft auftritt. Der Meinung ANDRESENs nach fördert dieser Gewebeabbau bei den Wiederkäuern das Lösen der Plazenta bei der Geburt. In einer der drei von mir histologisch untersuchten Plazenten von *Seps* (sie waren von verschiedenen Muttertieren) war der Gewebeabbau auffallend geringer als bei den beiden anderen. Da die Tiere aus der gleichen Gegend stammten und zur selben Zeit getötet wurden, kann man wohl auch annehmen, daß die Entwicklungsstadien zeitlich wenig auseinander lagen (dafür spricht auch die beinahe gleiche Größe der Embryonen). Dadurch wird sehr wahr-

scheinlich gemacht, daß auch bei *Seps* diese Gewebsdegeneration erst unmittelbar am Ende der Schwangerschaft eintritt. Im Uterus eines Tieres, welches gleich nach der Geburt getötet wurde (Abb. 42) sind nirgends Reste mütterlicher Septa anzutreffen, dagegen findet man zwischen den Chorionpapillen der Plazenta post partum (Abb. 43) degenerierte Reste mütterlicher Villi. Daher liegt die Annahme auf der Hand, daß auch bei *Seps*, genau so wie ANDRESEN dies für die Ruminantier beschrieb, die mütterlichen Villi bereits vor der Geburt abgebaut werden, wodurch sich die Plazenta leichter löst und größere Blutungen vermieden werden. GIACOMINI teilte mit, daß ein Versuch, in frischem

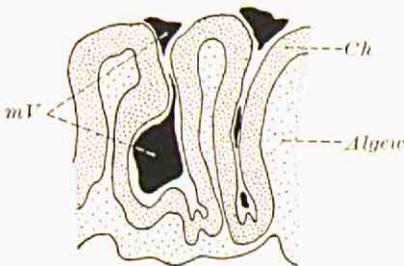


Abb. 43. Schnitt durch das Plazentom einer „Plazenta post partum“. *mF* stark degenerierte Reste der mütterlichen Villi, *Ch* Chorion, *Allgeu* Allantoisgewebe. Vergr. 100×.

Zustande mütterliche und fetale Teile der Plazenta auseinanderzuziehen, mit Blutverlust einhergeht. In Übereinstimmung mit den Ruminantiern besitzt *Seps* ebenfalls auch Diplokaryozyten, doch spielen diese in unserem Falle nicht jene große Rolle, welche ihnen von den meisten Autoren für die Wiederkäuerplazenta zuerkannt wird (s. S. 327).

ANDRESEN (1927) teilte mit, daß an manchen Stellen der Wiederkäuerplazentome fetale Kapillaren ins fetale Epithel emporsteigen und dadurch mit ihrer Endothelwand direkt die Oberfläche des Epithels berühren. Auch in der Tapirplazenta (nach Angaben SCHAUDERS 1929, S. 172) dringen

die Kapillaren sehr dicht unter das Chorionepithel, während sie sich an manchen Stellen sogar zwischen die Epithelzellen zwängen. Bei *Gazella rufiformis* beschrieb KRÖLLING (1931) das Eindringen fetaler Kapillaren der Plazentome in den Trophoblast, so daß sie also auch bei diesem Tiere mit ihrer Endothel die Oberfläche des fetalen Epithels berühren (er gibt auf S. 222 davon eine sehr deutliche Abbildung). Zu gleichen Ergebnissen kamen BENESCH (1925) und GOLDSTEIN (1926) beim Studium der Schweineplazenta. BENESCH geht noch weiter, indem er behauptet, daß der eben beschriebene Vorgang auch für das Uterusepithel gilt, so daß wir hier also den gleichen Zustand vor uns hätten, wie er uns für das paraplazentare Gebiet der *Seps*-Plazenta bekannt ist. Schließlich sei im Zusammenhang hiermit noch auf die Plazenta des Beuteltieres *Peromyscus* verwiesen, denn auch bei ihm dringen mütterliche Kapillaren in das syncytial gewordene Uterusepithel ein. Außerdem dringen dort, wo die Allantois die Keimblasenwand erreicht, Allantoiskapillaren in den Trophoblast, während überdies eine Verschmelzung zwischen mütterlichem und fetalem Gewebe stattfindet und mütterliche und fetale Kapillaren dadurch unmittelbar nebeneinander liegen. In diesem Teile der *Peromyscus*-Plazenta werden infolge

der Verschmelzung von mütterlichem und fetalem Gewebe noch viel leichter Stoffe aus dem Muttertier übertreten können als beim Paraplazentargebiet von *Seps*.

Im Paraplazentargebiet der Wiederkäuferplazenta findet sich gerade das entgegengesetzte Verhältnis als bei *Seps*. In ihm ist gerade das mütterliche und fetale Epithel besonders hoch, während nirgends Kapillaren ins Epithel dringen. Diese kennzeichnenden histologischen Unterschiede zwischen Plazentom und Paraplazentargebiete der Wiederkäufer veranlaßt ANDRESEN zur Annahme, daß jedes der Gebiete eine andere Funktion haben soll. Auf S. 477 schrieb er darüber das Folgende:

„Dieser typische Unterschied von plazentarem und paraplazentarem Bezirk führte mich zuerst dazu, für beide eine in mancher Beziehung gesonderte Aufgabe anzunehmen. Es ergaben sich bei weiterem Vergleich noch andere Unterschiede, die mir darauf hinzuweisen scheinen, daß die Plazentome in erster Linie Atmungsorgane, erst in zweiter Linie Ernährungsorgane sind. Zwar haben SEDLACZEK (1912) und, soweit mir erinnerlich, auch STRAHL (ich kann die betreffende Stelle nicht mehr wiederfinden) vermutungsweise auf diese beiden Aufgaben aufmerksam gemacht, ohne diese Ansicht eingehend zu begründen. Dem paraplazentaren Bezirk fällt dagegen meiner Meinung nach vorwiegend die Aufgabe zu, den Fetus zu ernähren.“

Bei allen Plazentomen fortgeschrittener Graviditätsstadien kann man mindestens zwei Zonen unterscheiden: die sog. Wachstumszone und die Umwandlungszone. Das fetale Epithel der ersteren enthält stets, und zwar überall in ausgiebiger Menge Kapillaren, der periphere Teil der Umwandlungszone dagegen als reines Ernährungsorgan nicht oder nur in sehr beschränktem Maße (Rind). Letztere Zone besitzt ein hohes Zylinderepithel, die Wachstumszone dagegen ein wesentlich niedrigeres und zeigt kaum oder keine Resorptionserscheinungen. Das mütterliche Epithel ist in den Plazentomen aller Formen sehr niedrig oder fehlt gänzlich und steht damit im Gegensatz zu dem hohen sezernierenden Zylinderepithel des paraplazentaren Bezirkes und der Uterindrüsen. Das gleiche Verhalten, vielleicht nicht ganz so ausgesprochen, weist das Zotten- und Kryptenepithel von *Tragulus javanicus* auf. Eine Ausnahme bilden nur die mit einem Zylinderepithel versehenen Septenspitzen beim Rinde, welches Epithel sekretorische Eigenschaften zeigt. Im Gegensatz zu KOLSTER und JENKINSON erscheinen mir die sekretorischen Vorgänge an dem niedrigen Epithel der Septenwände äußerst gering zu sein. Die von ihnen produzierte Masse kommt gegenüber dem vom paraplazentaren Bezirk gelieferten Sekret und dem durch die Nekrose der Septen entstehenden Detritus gar nicht in Betracht. Ferner ist zu erwähnen, daß die mütterlichen Kapillaren in den Septenwänden dicht unter dem Epithel gelegen sind. Eine Ausnahme bilden hier wieder die Septenspitzen in der Peripherie beim Rind, die einem anderen Zwecke dienen.“

Ferner schreibt ANDRESEN: „Mit diesen Ausführungen möchte ich nicht abschließen, daß im paraplazentaren Bezirk überhaupt kein Gasaustausch stattfindet. Er ist aber zweifellos sehr gering; denn die mütterlichen und fetalen Kapillaren sind durch zwei Zylinderepithelien getrennt. Ebenso mag im zentralen bzw. basalen Bezirk der Plazentome eine geringe Resorption, in der Umwandlungszone eine geringe Atmung vorhanden sein. Das Wesentliche scheint mir darin zu bestehen, daß innerhalb der Plazentome eine Arbeitsteilung eingetreten ist, die es ermöglicht, Gasaustausch und Nahrungsbereitung und -aufnahme möglichst intensiv zu gestalten. Ein Vergleich mikroskopischer Präparate der drei Abschnitte zeigt dies

ohne weiteres. Nur ein Umstand scheint dem entgegenzustehen: die Wahrscheinlichkeit, daß kurze Zeit vor der Geburt die mütterlichen Septen nekrotisch werden, womit der Fetus seiner Sauerstoffquelle beraubt würde. Erst die Untersuchung der allerletzten Stadien kann diesen Widerspruch aufklären. Den basalen Abschnitt der Plazentome als Atmungsorgane zu bezeichnen, scheint mit jedenfalls gut begründet zu sein.“

Den Auffassungen ANDRESENS will ich mich hinsichtlich *Seps* anschließen, jedoch mit dem prinzipiellen Unterschiede, daß bei *Seps* das Plazentom hauptsächlich Ernährungsorgan ist, während das Paraplazentargebiet dahingegen als Atmungsorgan dient. Vergleichen wir im folgenden noch einmal die Abb. 28 und 29 miteinander, dann fällt sehr deutlich auf, daß der Abstand zwischen mütterlichen und fetalen Kapillaren im Plazentom ziemlich groß ist, da ja zwischen beiden noch die hohen mütterlichen und fetalen Epithelien vorhanden sind. Dahingegen sind beide im Paraplazentarbezirk soweit reduziert, daß die mütterlichen und fetalen Kapillaren, abgesehen von dem sehr dünnen Stäbchensaum, mit ihren Endothelien unmittelbar aneinanderliegen. Da außerdem im Plazentom mütterliches und fetales Epithel durch den Besitz von verschiedenen Vakuolen und Einschlüssen einen sehr aktiven Eindruck macht, liegt die Annahme sehr nahe, daß hier hauptsächlich Nahrungsstoffe passieren. Es werden in der Hauptsache jene Nahrungsstoffe sein wie Kolloide und Fette, welche erst abgebaut und dann wieder aufgebaut werden müssen. Im Paraplazentarbezirk hingegen kann zwischen den beiden Kapillarsystemen leicht eine Diffusion von Gasen stattfinden. Auf dem gleichen Wege werden auch leicht Krystalloide, Wasser und andere Stoffe von geringer Molekulargröße einen Durchgang finden und unverändert vom Embryo aufgenommen werden können.

Das Plazentom der *Seps*-Plazenta kann man in Anschluß an die bekannte Einteilung GROSSERS als einen Übergangstypus zwischen einer epithelio-chorialen und einer syndesmo-chorialen Plazenta betrachten, da bei *Seps* am Ende der Schwangerschaft eine nur geringe Zerstörung des mütterlichen Gewebes auftritt. Für das Paraplazentargebiet muß allerdings ein neuer Typus aufgestellt werden, nämlich die endothelio-endotheliale Plazenta, worunter ich auch einen Großteil der *Mustelus*-Plazenta bereits gezählt habe (s. S. 314). Gerade durch das Fehlen einer Eimembran zwischen mütterlichem und fetalem Gewebe ist dieser Typus bei *Seps* noch viel reiner erhalten. Nach den Angaben GIACOMINI'S entsteht das Plazentom bei *Seps* erst, wenn der Embryo bereits ziemlich weit in seiner Entwicklung fortgeschritten ist. Die Annahme, daß das Plazentom hier hauptsächlich ein Ernährungsorgan ist, stimmt hiermit gut überein, da ja während der ersten Entwicklung hauptsächlich der Dottersack zur Ernährung des Embryo dienen wird. Während dieser Zeit ist also die allantoide Plazenta bloß als Atmungsorgan nötig und ein Ernährungsorgan braucht erst später gebildet zu werden.

Wie auf S. 334 erwähnt wurde, muß das Chorion an der Basis des Dottersackes als ein Exkretionsorgan aufgefaßt werden. Daß sich an dieser Stelle ein Exkretionsorgan befinden soll, befremdet vielleicht, jedoch dürfen wir nicht vergessen, daß sich der Embryo auf irgendeine Weise seiner Abfallprodukte des Stoffwechsels entledigen muß. Tiere mit einer großen entodermalen Allantois gebrauchen dieses Organ durchwegs als Reservoir ihrer Exkretionsprodukte. Man kann sich nun vorstellen, daß bei *Seps* in diesem Stadium die entodermale Allantois aus irgendeinem Grunde unvollkommen funktioniert und daß der Großteil der Exkretionsprodukte mit Hilfe des an der Unterseite des Dottersackes gelegenen Chorions entfernt wird. Auch bei Säugern, und zwar besonders bei jenen Formen, welche nur eine rudimentäre entodermale Allantois besitzen, wird vermutet, daß gewisse Teile der Plazenta als Exkretionsorgan funktionieren (s. GROSSER 1927, S. 88). Die Exkrete werden bei diesen Tieren vom mütterlichen Blut entfernt. Auch bei *Seps* könnten die Exkrete durch die Kapillaren der Uteruswand abgeführt werden, doch besteht auch die Möglichkeit, daß die Abfallprodukte im Uteruslumen, und zwar an der Basis des Dottersackes liegen bleiben und erst bei der Geburt entfernt werden.

Schließlich will ich hier noch kurz die in der letzten Zeit entdeckte Plazentation einiger australischer Eidechsen und Schlangen beschreiben und mit *Seps* und *Mustelus* vergleichen. Von FLYNN wurde 1923 in einer vorläufigen Mitteilung die von ihm entdeckte Plazentation der australischen Eidechse *Tiliqua scincoides* beschrieben. WEEKES beschrieb in 5 Publikationen die Plazentation von 11 verschiedenen Eidechsen und 2 Schlangen. Ebenso wie *Seps chalcides* und *Chalcides ocellatus* gehören die beschriebenen Eidechsen ebenfalls zur Familie der *Scincidae*. Alle diese Formen haben eine allantoide Plazenta. WEEKES teilte diese Plazentaformen in 4 Gruppen ein. Zur 1. Gruppe müssen gezählt werden: *Egernia cunninghami*, *E. whitei* und *E. striolata*, *Tiliqua scincoides* und *T. nigrolutea*, *Lygosoma quoyi* und *L. quadrigilatum*, *Mabuia multifasciata* und die von GIACOMINI beschriebene *Chalcides ocellatus*.

Gekennzeichnet wird diese Gruppe:

1. Durch den Besitz von Eiern, deren Größe und Dottermasse mit verwandten eierlegenden Arten übereinstimmt; 2. durch den Besitz einer deutlichen Schalenmembran und meistens einer dünnen Eiweißhülle. Während die Eiweißhülle bald resorbiert wird, bleibt bei älteren Entwicklungsstadien der Rest der Eimembran ebenso wie bei *Seps* am vegetativen Pol des Eies liegen; 3. durch den histologischen Bau der Plazenta. Die allantoide Plazenta dieser Gruppe (Abb. 44 stellt einen Durchschnitt durch die Plazenta von *Lygosoma quoyi* dar, einer der am besten untersuchten Form dieser Gruppe) zeigt viel Übereinstimmung mit dem auf S. 326 beschriebenen Paraplazentargebiet von *Seps*. Allerdings ist bei *Lygosoma* der Zusammenhang zwischen mütterlichem und

fetalem Gewebe noch inniger, da an verschiedenen Stellen der Plazenta vergrößerte Chorionzellen eine feste Verbindung zwischen beiden Geweben herstellen.

Zur 2. Gruppe müssen *Lygosoma ocellatum*, *L. metallicum* und *L. pretiosum* gezählt werden. Durch die folgenden Eigenschaften zeichnet sich die Gruppe aus:

1. Es hat im Vergleich zu eierlegenden Formen eine Reduktion von Eigröße und Dottermasse stattgefunden.

2. Eine Eiweißhülle fehlt. Eine sehr dünne Eimembran ist in Übereinstimmung mit der vorigen Gruppe vorhanden, jedoch verschwindet sie auch hier im Laufe der Entwicklung und ihre Reste liegen am vegetativen Pol des Eies.

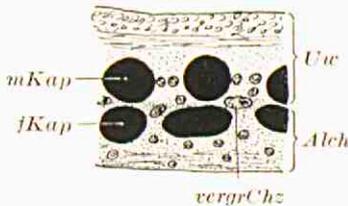


Abb. 44. Schematischer Schnitt durch die Plazenta von *Lygosoma quoyi*. *Uw* Uteruswand, *Alch* Allantochorion, *mKap* mütterliche Kapillaren, *fKap* fetale Kapillaren, *vergrChz* vergrößerte Chorionzellen. (Nach WEEKES.)

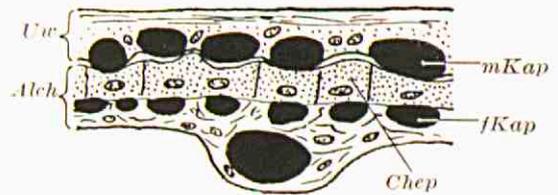


Abb. 45. Schematischer Schnitt durch die Plazenta von *Lygosoma ocellatum*. *Uw* Uteruswand, *Alch* Allantochorion, *mKap* mütterliche Kapillaren, *fKap* fetale Kapillaren, *Chep* Chorionepithel. (Nach WEEKES.)

3. Die allantoide Plazenta (Abb. 45) kennzeichnet sich durch den Besitz sehr niedriger mütterlicher Villi, welche nur eine Kapillare enthalten. Das Uterusepithel ist ein Syncytium geworden. Es ist oberhalb der Kapillaren soweit reduziert, daß diese praktisch an der Oberfläche liegen. Dagegen ist der Trophoblast gut entwickelt und zeigt an verschiedenen Stellen das Bestreben, syncytial zu werden. Ausstülpungen der Trophoblastzellen wachsen zwischen die obengenannten Villi. Es besteht kein Verschmelzen zwischen mütterlichem und fetalem Gewebe.

Zur 3. Gruppe müssen *Lygosoma weekesae* und *L. entrecasteauxi* gezählt werden. Diese Gruppe unterscheidet sich von der vorigen dadurch, daß man an der Plazenta, ebenso wie bei *Seps*, zwei scharf voneinander geschiedene Bezirke unterscheiden kann. Das eine Gebiet (Plazentargebiet) kann man mit dem Plazentom von *Seps* homologisieren, denn es besitzt auch hier mütterliche Villi und Andeutungen von fetalen Villi. Bei *Lygosoma weekesae* (Abb. 46) sind die Villi weniger stark entwickelt als bei *Lygosoma entrecasteauxi* (Abb. 47). Das Paraplazentargebiet ist ebenso gebaut wie die gesamte Plazenta von *Lygosoma quoyi*.

Zur 4. Gruppe müssen die beiden Schlangen *Denisonia superba* und *D. suta* gezählt werden. Die Plazenta dieser Gruppe ist der Plazenta von *Lygosoma quoyi* sehr ähnlich. Sie unterscheidet sich aber hauptsächlich

dadurch, daß über die ganze Plazenta zerstreute Gebiete vorkommen, wo der Trophoblast noch gut entwickelt ist. Bei einigen Exemplaren fand WEEKES auch mesometral gelegene mütterliche und fetale Villi.

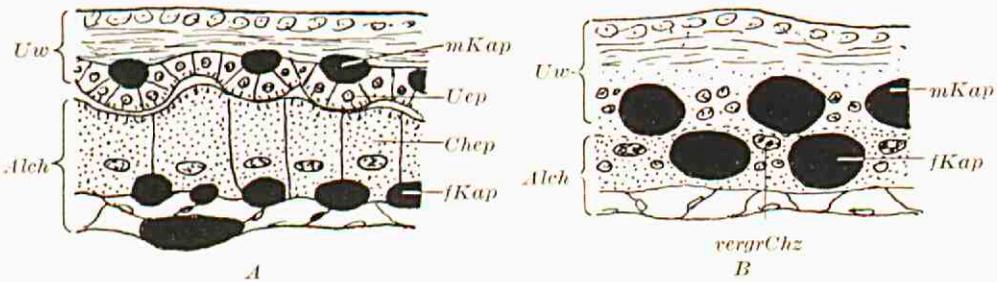


Abb. 46. Schematische Schnitte durch die Plazenta von *Lygosoma weekesae*. A Plazentargebiet, B Paraplazentargebiet; Uw Uteruswand, Alch Allantochorion, mKap mütterliche Kapillaren, fKap fetale Kapillaren, Uep Uterusepithel, Chcp Chorionepithel, vergrChz vergrößerte Chorionzellen. (Nach WEEKES.)

Bei allen diesen Tieren bildet sich ein Teil des Exocöloms auf eine sehr eigenartige Weise. Während der größte Teil des Exocöloms auf normale Weise entsteht, indem es sich

also zwischen Chorion und Entoderm ausbreitet, taucht es an der Basis des Eies gewissermaßen in den Dotter, wodurch ein Teil des Dotters als schmaler Streifen vom übrigen Rest abgeschnitten wird. An der Basis der Keimblase befindet sich also zwischen dem Chorion und dem parietalen Blatt des Exocöloms noch ein Streifen Entoderm. An dieser Stelle ist sowohl das Chorionepithel als auch das Uterusepithel meistens stark vergrößert. Bei *Lygosoma entrecasteauxi* treten außerdem noch schwach entwickelte mütterliche und fetale Papillen auf.

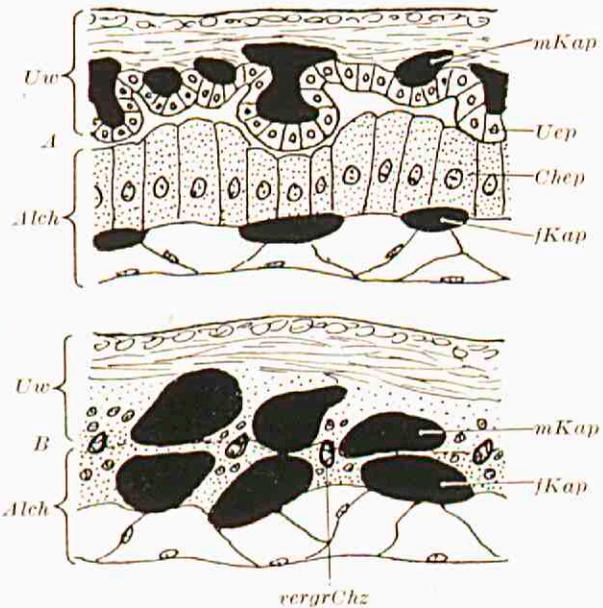


Abb. 47. Schematische Schnitte durch die Plazenta von *Lygosoma entrecasteauxi*. A Plazentargebiet, B Paraplazentargebiet, Uw Uteruswand, Alch Allantochorion, mKap mütterliche Kapillaren, Uep Uterusepithel, Chcp Chorionepithel, vergrChz vergrößerte Chorionzellen. (Nach WEEKES.)

Die Autorin betrachtet diese Gebilde als eine omphaloide Plazenta und versprach in einer späteren Publikation noch auf diese Frage zurückzukommen. Die Allantois dringt meistens nicht in den Teil des Exocöloms durch, welcher in den Dottersack vordringt. Nur

die beiden Schlangen *Denisonia superba* und *D. suta* bilden hiervon eine Ausnahme.

Zusammenfassend können wir also feststellen, daß bei den Tieren der 1. Gruppe die gesamte Plazenta so gebaut ist, wie bei *Seps* das paraplazentare Gebiet. Wie aus dem auf S. 340 Besprochenem hervorgeht, ist das paraplazentare Gebiet bei *Seps* hauptsächlich als Atmungsorgan aufzufassen. Ist diese Auffassung richtig, dann muß die gesamte Plazenta der zur 1. Gruppe gehörigen Vertreter als Atmungsorgan dienen. Es tritt bei diesen Tieren keine Reduktion der Eigröße oder der Dottermasse ein, so daß die Annahme naheliegt, daß die Embryonen keine oder sehr wenige Nahrungsstoffe vom Muttertier empfangen und die Plazenta also nur als Atmungsorgan dient.

Da bei den Vertretern der zweiten Gruppe eine Reduktion der Eigröße auffällt, können wir wohl annehmen, daß die Embryonen Nahrungsstoffe von der Mutter erhalten, und zwar um so mehr, als bei ihnen ein gut entwickeltes Chorionepithel auftritt, ein Epithel also, das imstande ist, mütterliche Nahrungsstoffe für das Embryo resorbierbar zu machen.

Bei den Vertretern der 3. Gruppe, zu welcher wir auch *Seps* zählen müssen, und schließlich bei denen der 4. Gruppe finden wir die Ernährungs- und Atmungsfunktionen selbst auf zwei verschiedene Gebiete verteilt.

Seps muß mit ihren stark entwickelten Villi als die am meisten spezialisierte Form angesehen werden. Sie entfernt sich also hinsichtlich der embryonalen Ernährung am weitesten von den eierlegenden Formen.

Rückblickend auf die Plazenta von *Mustelus* (S. 316) können wir zusammenfassen, daß auch dort ein Teil der Plazenta als Ernährungsorgan, ein anderer Teil hauptsächlich als Atmungsorgan aufzufassen ist. Im Gegensatz zu *Seps* und in Übereinstimmung mit den Ruminantia funktioniert aber bei *Mustelus* das Paraplazentargebiet hauptsächlich als Ernährungsorgan, während das Plazentargebiet in erster Linie als Atmungsorgan dient. Die Beschreibung aller jener Tiergruppen, bei welchen eine Andeutung dieser Arbeitsteilung auftritt, würde hier zu weit führen, jedoch gewinnt man beim Studium der Literatur über die Säugerplazenta den Eindruck, daß bei sehr vielen Plazentaformen eine Verteilung in ein Ernährungs- und ein Atmungsgebiet vorhanden ist, sei es auch in einer weniger strengen Scheidung beider Gebiete als bei den meisten von mir besprochenen Formen.

Literaturverzeichnis.

- Andresen:** Über die Semiplacenta multiplex des *Cervus rufus*. Z. Anat. **65** (1922). — Die Plazentome der Wiederkäuer. Gegenbaurs Jb. **67** (1927). — **Aristoteles:** Tierkunde. Herausgeg. von Aubert u. Wimmert, 1868. — **Benesch:** Wien. tierärztl. Wschr. **12** (1925). — **Berkelbach v. d. Sprenkel:** Persistenz der Dottergefäße in den Embryonen der Fledermäuse und ihre Ursache. Z. mikrosk.-anat. Forsch. **28** (1932). — **Bersch:** Rückbildung des Dottersackes bei *Lacerta agilis*, 1893. —

Bonnet: Die Eihäute des Pferdes. Verh. anat. Ges. 1889. — **Brinkmann:** Histologie, Histogenese und Bedeutung der Mucosa uteri einiger viviparer Haie und Rochen. Mitt. zool. Stat. Neapel 16 (1903). — **Broman:** Schicksal der Vasa vitelina. Erg. Anat. 21 (1913). — **Cuvier:** Histoire naturelle des poissons, Tome 1. 1828. — **Flynn:** The Yolk-sac and Allantoic Placenta in *Parameles*. Quart. J. microsc. Sci. 17 (1923). — On the Occurrence of a true Allantoplacenta of the conjoint type in an Australian Lizard. Rec. Austral. Mus. 14 (1923). — **Giacomini:** Matériaux pour l'étude du développement du *Seps chalcides*. Arch. ital. de Biol. (Pisa) 16 (1891). — Über die Entwicklung von *Seps chalcides*. Anat. Anz. 6 (1891). — Sulla maniera di gestazione del *Gongylus ocellatus*. Mem. Accad. Bologna, VI. s., 3 (1906). — **Goldstein:** A note on the vascular relations and areolae in the placenta of the pig. Anat. Rec. 34 (1926). — **Grosser:** Die Wege der fetalen Ernährung innerhalb der Säugetierreihe, 1909. — Vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Eihäute und der Plazenta. Wien u. Leipzig 1909. — Frühentwicklung, Eihautbildung und Plazentation. München 1927. — **Haacke:** Über eine neue Art uteriner Brutpflege bei Reptilien. Zool. Anz. 8 (1885). — **Harrison and Weekes:** On the occurrence of Placentation in the Scincid Lizard *Lygosoma entrecasteauxi*. Proc. Linnean Soc. N. S. Wales 50 (1925). — **Hill:** The placentation of *Perameles*. Quart. J. microsc. Sci. 11 (1897). — **Hrabowski:** Das Dotterorgan der Eidechsen. Z. Zool. 128 (1926). — **Hubrecht:** The placentation of *Erinaceus europeus*. Quart. J. microsc. Sci. 30 (1889). — **Kolster:** Über die Zusammensetzung der Embryotrophe der Wirbeltiere. Erg. Anat. 16 (1906). — **Krölling:** Über den Bau der Antilopenplazentome. Z. mikrosk.-anat. Forsch. 27 (1931). — **Lange, de:** Plazentarbildung. Handbuch der vergleichenden Anatomie, Bd. 6. 1933. — **Leydig:** Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Rochen und Haie. Leipzig 1852. — **Lo Bianco:** Notizie biologiche riguardaanti specialelemente il periodo di maturità sessuale degli animali del golfo di Napoli. Mitt. zool. Stat. Neapel 19 (1909). — **Mehrdorf:** Beiträge zur Kenntnis des anatomischen Baues und der Entwicklungsgeschichte der embryonalen Anhangsgebilde bei den lebendiggebärenden Haifischen. Diss. Rostock 1890. — **Meisenheimer:** Geschlecht und Geschlechter im Tierreich, Bd. 1. Jena 1921. — **Müller, Johannes:** Über den glatten Hai des Aristoteles. Verh. Akad. Wiss. Berlin 1840. — **Osborn:** Yolksack placenta in *Didelphys*. J. Morph. a. Physiol. 6 (1887). — **Parker:** Gravid uterus of *Mustelus antarcticus*. Trans. Proc. New Zealand Inst. 15 (1882). — Note on the foetal membranes of *Mustelus antarcticus*. Trans. Proc. New Zealand Inst. 22 (1890). — **Redeke:** Onderzoekingen betr. het urogenitaal-systeem der *Selarchiers* en *Holocephalen*. Diss. Amsterdam 1898. — **Schauder:** Untersuchungen über die Eihäute und Embryotrophe des Pferdes. Arch. f. Anat. 1912. — Über Anatomie, Histologie und Entwicklung der Embryonalanhänge des Tapirs. Gegenbauers Jb. 60 (1929). — **Selenka:** Studien über Entwicklungsgeschichte der Tiere: Das Opossum (*Didelphys virginiana*), 1886. — **Strahl:** Der Uterus gravidus von *Galago agisymbanus*. Abh. senckenberg. naturforsch. Ges. (126 899). — Die Embryonalhüllen der Säuger und die Plazenta. Hertwichs Handbuch, 1906. — Zur Kenntnis der Wiederkäuferplazentome. Anat. Anz. 40 (1912). — **Virehow:** Dotterorgan der Wirbeltiere. A. Z. Zool. 53 I (1892). — Dotterorgan der Wirbeltiere. B. Arch. mikrosk. Anat. 40 (1892). — **Weekes:** A Note on Reproductive Phenomena in some Lizards. Proc. Linnean Soc. N. S. Wales 52 (1927). — Placentation and other Phenomena in the Scincid Lizard: *Lygosoma quoyi*. Proc. Linnean Soc. N. S. Wales 52 (1927). — On Placentation among Reptiles. I. Proc. Linnean Soc. N. S. Wales 54 (1929). — On placentation among Reptiles. II. Proc. Linnean Soc. N. S. Wales 55 (1930).

