

Sitzungsberichte
der
mathematisch-physikalischen Classe
der
k. b. Akademie der Wissenschaften
zu München.

1901. Heft I.



München.
Verlag der k. Akademie
1901.

In Commission des G. Franz'schen Verlags (J. Neuber)

Placentaranlage des Lutung (Semnopithecus pruinosus, von Borneo).

Von **Emil Selenka.**

(Eingelaufen 5. Januar.)

(Mit Taf. I u. II.)



Die Keimblasen der Affen und des Menschen unterscheiden sich ganz auffallend von denen der übrigen Säugetiere durch eine Reihe caenogenetischer Anpassungen.

Wenn es auch nicht leicht gelingen wird, die mechanischen und physiologischen Ursachen festzustellen, welche diese eigentümlichen Sonderbildungen im Primatenkeime hervorgerufen haben, so lässt sich doch die schliessliche Bedeutung und der Wert dieser Anpassungen für die Ernährung der Frucht begreifen.

Um dies Resultat vorweg zu nehmen: Die Anpassungen, welche sowohl Keimblase wie Uterus während der ersten Schwangerschaftswochen aufweisen, haben zur Folge

1) Dass die junge Keimblase alsbald nach ihrer Festsetzung schon durch den wertvollsten Stoff, den das Muttertier darzubieten im Stande ist, nämlich durch Blut ernährt wird;

2) Dass der gesamte embryonale wie mütterliche Ernährungsapparat von vornherein in seiner endgültigen Gestalt angelegt wird, und zwar erstens unter Vereinfachung oder Ausschaltung einiger altvererbter provisorischer Vorrichtungen, und zweitens unter Neubildung von Hilfsapparaten. Von provisorischen Nährorganen behauptet allerdings der Dottersack für kurze Zeit seine Rolle als Blut- und Gefässbilder, aber mütter-

licher Nahrungsstoff wird ihm nicht mehr direkt zugeführt, wie dies doch bei Vorläufern der Affen der Fall sein kann.

Die den Primatenkeimen eigenen Neuerungen sind sicherlich zum grossen Teil eingeleitet worden durch die frühzeitige Verwachsung des Eies mit dem Uterusepithel. Zwar sind die jüngsten bisher aufgefundenen Keime des Menschen (das Peters'sche Ei) und der Affen (die hier beschriebene Keimblase) schon zu alt, um die Gestalt, in welcher das Ei sich festsetzte, mit Sicherheit bestimmen zu können; aber die Aehnlichkeit mit solchen Säugetiereiern, welche notorisch schon vor der Gastrulation mit dem Uteringewebe verwachsen, ist so frappant, dass mit grösster Wahrscheinlichkeit auf eine Verwachsung auch des Primaten-Eies mit dem Uterusepithel vor der Bildung des Dotterblatts geschlossen werden muss. Hier können nur neue Beobachtungen das Entwicklungsbild ergänzen und detaillieren. Eine Besprechung dieser Frage findet sich in meinen Studien über „Menschenaffen“, zweites und drittes Heft, Wiesbaden, 1899—1900. Die schematische Darstellung der Keimanlage, wie ich mir dieselbe vorstelle, ist in den Figuren 8—12 am Schlusse dieser Mitteilung gegeben.

Die hier abgebildete Keimblase des Lutung giebt nun einige neue Aufschlüsse über die Form und Struktur des jungen Keimes und dessen Hülle, sowie über die frühe Anlage der Placenten.

Die erste Figur stellt den geöffneten und aufgeklappten Uterus in natürlicher Grösse dar. Die ventrale Seite trägt die 1 mm grosse Keimblase, deren Gestalt aus den Abbildungen 2 und 7 zu ersehen ist. Auf der mit dem Uterus innig verwachsenen Fläche erhebt sich eine einzige bereits verästelte Zotte, die ich Zentralzotte nennen will, während der Rand wallförmig vorspringt. Die andere, kuppelförmige Hälfte zeigte sich zum grössten Teil frei und von Uterinschleim umspült; doch muss im lebenden Tiere auch hier schon das Chorion an der gegenüber liegenden Uteruswand festgewachsen gewesen sein, denn in der Mitte der Kuppe macht sich auf Dünnschnitten ein Defekt des Chorion von etwa $\frac{1}{4}$ Millimeter Aus-

dehnung nebst Zellenfetzen bemerkbar. Hier riss offenbar beim Eröffnen des Uterus das verwachsene Chorionstück von der Keimblase ab; da dasselbe aber auch von der sekundären Plazenta abgebröckelt ist, wie die Schnitte lehren, so liefert das Präparat leider keine Vorstellung von der Art und Weise der Verwachsung.

Auf der ventralen wie dorsalen Uterus-Innenfläche erhebt sich ein Placentarpolster, entstanden in Folge der Verwachsung der Keimblasenwand mit dem Uterusepithel. Die Polster sind viel ausgedehnter, als die Verwachsungsfläche der Keimblase. —

Nach diesen einleitenden Bemerkungen schreite ich zur genaueren Beschreibung der Keimblase und der Placentarkissen.

Die ganze Keimblase isoliert ist in Figur 2 als Rekonstruktionsbild wiedergegeben.

Folgende Zellschichten sind in der Wand der Keimblase zu erkennen:

1. Das Chorion-Ektoderm, in den Astenden der Zentralzotte mehrschichtig, im Uebrigen einschichtig.
2. Dem Chorionektoderm innen anliegend ein einschichtiges Lager flacher Mesodermzellen, das sich in der Zotte jedoch zu einem lockern Polster verdickt. In der 7. Abbildung ist, soweit es anging, Zelle für Zelle des Schnittes eingetragen. — Mit dem Polstergewebe hängt das Amnionmesoderm direkt zusammen. Diese Verbindungsbrücke verdient die besondere Bezeichnung „Haftstiel“; sie stellt einen Embryophor dar, welcher successive zum Nabelstrang sich umbildet. Eine Zeitlang schwebt der Embryo auf dem Haftstiel frei im Exocoelom. Beiläufig bemerkt, finden sich ähnliche Verhältnisse auch bei Eilingen anderer Säugetiere, z. B. der Wiederkäuer; hier wird in Folge des Amnionschlusses der Embryo nebst seinem Dottersack rings umspült von Flüssigkeit des Exocoeloms und ist zeitweilig allein durch einzelne mesodermale Haftfädchen mit dem Chorion verbunden oder liegt sogar vollständig frei im Exocoelom, bis die Wandung der Allantois sich ausgedehnt hat und mit der Chorionwand zum Allantoichorion verschmilzt

(Bonnet, Selenka). — Einen Haftstiel fand Hubrecht am Keime des Tarsius. Die wichtigen Untersuchungen dieses Forschers harren zum grössten Teil noch der Veröffentlichung.

3. Die gesamte Verwachsungsfläche der Keimblase ist überzogen von einer Zellfusion, einem Syncytium. Ed. van Beneden nennt diese Schicht den Plasmodiblast. Die Kerne dieser Plasmodialschicht liegen grösstenteils in einer einzigen Lage (Fig. 7), doch erhebt sich das Syncytium am peripheren Verwachsungsrande der Keimblase sowie auf den Zellenknospen und an den Enden der Zottenäste zu wechselnden Verdickungen. Bei allen von mir geprüften Affenspecies zeigt diese Plasmodialschicht in den jungen Placenten das gleiche Verhalten; sie ist stets deutlich abgegrenzt vom Chorionektoderm, dessen Zellkerne fast durchweg kleiner sind, sie überwuchert den peripheren Verwachsungsrand der Keimblase auf eine kurze Strecke und dokumentiert sich als gewebserstörendes Element; das erweisen die in den Ausläufern seines Protoplasmas liegenden Kernbrocken und die an seinen Berührungsflächen in Auflösung begriffenen Gefässwände und Bindegewebszellen. Die Herkunft dieses Plasmodiblasts ist weiter unten besprochen.

Ueber den Bau des Keimlings ist nur wenig zu melden. Fig. 3—5 zeigen denselben vom Rücken, von der Seite und von vorne in plastischen Darstellungen, Fig. 7 im Schnitt.

Das Ektoderm des Keimschildes besteht in einer ovalen verdickten Platte, deren hinteres Ende eine schwache Einsenkung, nämlich die Anlage der Primitivrinne, aufweist; vor derselben ist der Schild schwach buckelartig vorgewölbt, in gleicher Art, wie ich dies von etwas älteren Keimschildern des *Cercocebus cynomolgus* und des *Semnopithecus nasicus* beschrieben habe.

An den Rändern biegt der Keimschild in das Amnionektoderm über, dessen Zipfel in den Haftstiel sich einsenkt.

Der entodermale Dottersack ist ein winziges Bläschen; sein dorsaler Abschnitt steht direkt mit der Ektodermplatte des Keimschildes in Berührung. Der ungenügende Erhaltungszustand des Präparates verschaffte mir keine sichere Auskunft,

wieweit auch Mesodermzellen zwischen Ektoderm und Dotterblatt eingelagert sind; doch ist das jedenfalls nur in untergeordnetem Grade an der hinteren Hälfte des Keimschildes der Fall.

Von einem neurenterischen Kanal ist noch nichts zu sehen.

Mesoderm überzieht Amnion wie Dottersack als einschichtiges Zellenlager.

Ueber die Struktur des Uterus geben die Dünnschnitte folgende Auskunft.

Rings um die Keimblase erhebt sich ein Wall (Fig. 1 u. 7, W). Vergleicht man diesen mit den jungen Placentaranlagen anderer Affen („Menschenaffen“, Seite 189—197), so lässt sich folgendes allgemeine Entwicklungsbild des Placentarwalles ableiten. Zuerst wird das Bindegewebslager unterhalb des Uterusepithels hyperämisch, indem Venen und Kapillaren sich erweitern und auch sich Neubilden; es lagert sich Lymphödem zwischen die Bindegewebszellen; das nunmehr durchsaftete Gewebe verdickt sich endlich noch weit stärker infolge der Wucherungen des Uterusepithels, welches seltner in Gestalt von Taschen, meistens von soliden Kolben in die Bindegewebslage hineinwächst, unter stetiger Vergrößerung der Kapillaren. Die taschen- oder kolbenartigen Einwucherungen zerfallen alsbald in Zellencomplexe oder Zellennester, die grossenteils zu Syncytien zusammenschmelzen und dann in ihrer Struktur von der Plasmodialschicht, mit der sie auch stellenweise in Kontakt treten, nicht zu unterscheiden sind, während etliche Zellennester in isolierte Zellen zerfallen, um vermutlich zu Decidua-Zellen zu werden.

Die kolbenartigen Gebilde sind jedoch nicht die einzigen Wucherungen des Uterusepithels. Die Epithellage selbst wird unregelmässig mehrschichtig und wandelt sich in eine lockere Decke um, deren Zellen ein sonderbares Aussehen gewähren: die meisten unterscheiden sich zwar nicht von den typischen Epithel- oder den jungen „Nesterzellen“, viele aber sind deutlich zwei-, einige sogar dreikernig. Figur 6 zeigt die



häufig wiederkehrende Form dieser offenbar in Umwandlung begriffenen Zellen. Da sie das ganze Placentarkissen bedecken, also auch ganz ausserhalb des Verwachsungsbezirks mit der Keimblase zu finden sind, so liegt der Gedanke nahe, dass sie später mit dem Chorionektoderm verwachsen und einen Ueberzug über dasselbe bilden werden, sobald die Keimblase sich ausdehnt und mit ihnen in Berührung tritt; ich halte dieselben daher für die Mutterzellen des, die Zotten überziehenden Syncytiums (Plastmodiblast). Sowohl die Lage dieser Zellen wie ihre häufige Mehrkernigkeit, ferner der Umstand, dass ihr Protoplasma sich in ganz gleicher Weise überraschend dunkel tingiert wie der Plasmodiblast, reden dieser Deutung das Wort. Nachträglich finde ich auch in meinen älteren Präparaten junger Placentarpolster die Anhäufung des Uterusepithels zu einer lockern Schichte gleicher Struktur, wenn auch weniger mächtig als im vorliegenden Objekte.

Dasselbe Bild geben Schnitte durch das sekundäre Placentarpolster des Lutung. Die Zellen der kolbenförmigen Einwucherungen gehen direkt über in die mehrschichtige äussere Epithelschicht (Fig. 6).

Ist die hier ausgesprochene Deutung richtig, so wären die Syncytienbildungen in der Placenta der Primaten vermutlich alle auf das Uterusepithel zurückzuführen! Denn die verbreitete Ansicht, dass die verschiedenartigsten Gewebe des Uterus syncytialen Bau während der Schwangerschaft annehmen können, habe ich in meinen Präparaten nicht bestätigt gefunden.

Kollmann¹⁾ hat unlängst die Herkunft des Plasmodiblasts aus dem Chorionektoderm dargelegt. Ich möchte vermuten, dass die Präparate dieses Forschers nicht genügend gut conserviert waren, um eine so subtile histogenetische Frage zur Entscheidung zu bringen.

Der intervillöse Raum ist in allen bisher von mir beobachteten jungen Placentaranlagen mit hellem Gerinsel erfüllt,

¹⁾ J. Kollmann, Ueber die Entwicklung der Placenta bei den Makaken, mit 6 Figuren; in: *Anatomischer Anzeiger*, XVII, Nr. 24 u. 25.

in welchem stets vorgefunden wurden: 1) Blutkörper der Mutter, 2) Zerfallprodukte mütterlicher Zellen, zumal vereinzelte aufgeblähte Kerne, 3) in allen Richtungen ziehende, anfangs zahlreiche, in älteren Anlagen spärliche Balken von Syncytien.

Begrenzt wird der intervillöse oder Zwischenzotten-Raum 1) vom Plasmodiblast der Zotten, der in allen meinen Präparaten ein geschlossenes Lager bildet, 2) von Syncytien der Nesterzellen, die sich anfänglich und zeitweilig zu einer, lediglich von Muttergefäßen durchbrochenen, soliden Platte vereinigen können („Menschenaffen, Seite 197, Sy'); 3) von Bindegewebszellen, falls die Syncytialplatte nicht ausgebildet ist, und 4) hie und da von Wandungen einiger erweiterter Venen oder Kapillaren, deren Endothel in nächster Nähe der Placenta vielfach, aber nicht immer, zu kubischen oder cylindrischen Zellen aufgequollen erscheint; letztere Erscheinung hat zu der irrigen Ansicht geführt, dass die Gefässendothelien sich in Decidua-zellen umwandeln; die nähere Beschreibung dieser Verhältnisse wird in einer der nächsten Lieferungen der „Menschenaffen“ von meinem Mitarbeiter, Herrn Dr. Ludwig Neumayer gegeben werden. — Ausdrücklich sei hervorgehoben, dass eine geschlossene Endothelmembran nimmermehr den Plasmodiblast überdeckt, wenigstens weder bei jungen Placentaranlagen des Menschen noch der Affen. Dennoch haben Waldeyer und Winkler recht, dass solche Membranen vorkommen; jedoch ist das dann nur in ganz beschränkter Ausdehnung und ausschliesslich nahe den Zottenenden der Fall. Hier erscheinen die Membranen als die offenen, der Resorption noch harrenden Mündungsstücke der erweiterten Venen! Also auch R. Virchow behält Recht, dass der intervillöse Raum kein erweiterter Gefässraum sei, dass vielmehr das Mutterblut frei zwischen den Zotten cirkuliere, eine Ansicht, welcher auch Kollmann beipflichtet.

Ueber die Entstehung des intervillösen Raumes habe ich aus Schnittserien verschiedener junger Placentaranlagen dieses Resultat gewonnen. In den anfangs mit Lymphödem erfüllten Intercellularraum des Uterus drängen sich erweiternde Kapillaren

ein und ergiessen in denselben mütterliches Blut, nachdem ihre Wandungen durch syncytiale Zellennester oder den Plasmodi-blast, die ich beide für identische Gebilde halte, zerstört wurden.

An dem allgemeinen Geschäfte der Einschmelzung des Muttergewebes behufs Schaffung von Platz für die vordringenden Zotten beteiligen sich in untergeordnetem Grade auch mütterliche Leucocyten. Man findet dieselben in Zwei- und Vierteilung begriffen sehr häufig zwischen den Bindegewebszellen liegend, zumal in Placenten der 2. bis 3. Woche.

Da der, in den intervillösen Raum mündenden Arterien nur wenige sind, hingegen der das Blut abführenden Venen viele, so muss notwendig eine Stauung oder Stagnation der intervillösen Flüssigkeit eintreten. Eine flotte ergiebige Durchströmung des Zwischenzottenraumes mit Mutterblut wird erst etwa in der dritten Woche der Schwangerschaft Platz greifen.

Zum Schlusse seien die heterochronischen Verschiebungen, welche die Anlagen der ersten embryonalen Organe der Primaten erleiden, übersichtlich zusammengestellt.

A. Beschleunigung der Entwicklung erfahren folgende Gebilde:

1. Der Trophoblast (Hubrecht), d. h. das mit dem Uterus verwachsene Chorionektoderm. Durch die, wahrscheinlich schon vor der Gastrulation sich vollziehende Verwachsung werden die formativen Schildzellen (welche Keimschild, Amnion und Primitivstreif aufzubauen haben), ins Ei-Innere geschoben und veranlasst, sich von den Trophoblastzellen (Rauber'schen Zellen) abzuschütren. In Folge davon erscheinen auffallend frühzeitig

2. das abgeschnürte Amnion und die Amnionhöhle.

3. Sehr frühzeitig entwickelt sich ferner der Mesoblasts, jedoch nur in seinen ausserembryonalen Partien; denn im Bereiche des Keimschildes ist seine Ausbildung verlangsamt.

4. Sehr früh entsteht die erste Zotte, die Zentralzotte. Dies gilt wohl für sämtliche Schwanzaffen, ob auch für die Menschenaffen, steht noch in Frage. Etwa eine Woche lang oder noch etwas länger unterscheidet sich die Zentralzotte durch

ihre Grösse und reiche Verästelung von den alsbald nachsprossenden Zotten, bis letztere die Zentralzotte in ihrem Wachstum einholen. In der Wurzel der Zentralzotte ist stets der Keim gelegen, ein Hinweis, dass hier die Verlötung des Eies mit dem Uterus begann.

5. Die Vascularisierung des Dottersacks, d. h. die Entstehung von Gefässendothelien und Blutkörpern als Mesodermgebilden, beginnt schon vor Anlage der Medullarwülste, erscheint daher ebenfalls sehr früh. — In der hier abgebildeten Keimblase ist allerdings von Gefässen noch nichts zu bemerken; sie ist noch zu jung.

B. Verlangsamt erscheint dagegen, wie dies zumal ältere Keimblasen lehren, die Differenzierung des Keimschildes, nämlich die Anlage

1. des Primitivstreifs und der aus ihm hervorgehenden Gebilde: Urdarm, Chorda, Urwirbelblastem,
2. des Canalis neurentericus,
3. der Medullarwülste.

Man kann sich denken, wenn schon diese Vorstellung nicht ganz den Nagel auf den Kopf treffen dürfte, dass die Keimscheibe nach ihrer Losschnürung vom Trophoblasten allzuwenig Zellen enthalte, um die typische Differenzierung zu Stande zu bringen; es muss ihr sozusagen Zeit gelassen werden, ihre Bausteine genügend zu vermehren.

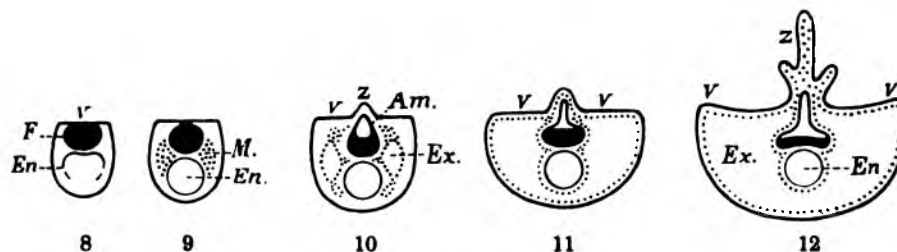
C. Reduktion der Gestalt erfährt die Allantois, indem sie nur zur kurzen schlauchförmigen Röhre auswächst, deren mesodermale Hülle jedoch an ihrem Blindende zu einem Gefässpolster sich ausbreitet, das in alle Zotten eindringt.

D. Als Neubildung ist der mesodermale Amnionstiel aufzufassen. Er verdickt sich als „Haftstiel“ bald zusehends und nimmt den Allantoisschlauch wie die Gefässe in sich auf. Hierdurch wird er zum Träger des Embryos. Der Gang seiner Umbildung lässt sich kurz durch folgende Schlagworte kennzeichnen: dünner mesodermaler Amnion- oder Rückenstiel — durch Verdickung des Mesodermgewebes wird er zum voluminösen Haftstiel — durch allmähliche, ventral gerichtete Dreh-

ung des Keimschildes um 90° wird er zum Schwanzstiel, indem er zugleich den Allantoisschlauch und die Dottergefäße in sein Polstergewebe aufnimmt — durch fortgesetzte Drehung des Eilings um 90° wird der Schwanzstiel zum Bauchstiel (His) — und endlich nach Bildung des Körpernabels, in welchen Allantoisstiel, Dottergang nebst Gefäßen eingelagert werden und auf dessen Aussenfläche das Amnion sich festlegt, zum Nabelstrang.

Die Figuren 7 bis 11 geben Aufschluss über die Verlagerung des Keimes in das Ei-Innere oder die „Entypie des Keimfeldes“, wie sie bei den Keimen der Schwanzaffen wahrscheinlich sich vollzieht.

Fig. 8 bis 12.



Schematische Darstellung der mutmasslichen Bildung des Amnion bei Affe und Mensch.

Dicke Umrisslinie = Chronionektoderm,

dünne Kreislinie = Dotterblatt,

punktiert = Mesoderm,

Am Amnion,

En Dottersack,

Ex Exocoelom,

F' formative Keimschildzellen, welche sich vermutlich als kugliges Gebilde abschnüren und aus denen das Ektoderm des Amnion und des Keimschildes sowie der Primitivstreif hervorgehen,

M Mesoblast,

v Verwachsungsfläche des Eies mit dem Uterusepithel,

z die bei den Schwanzaffen zuerst gebildete Zentralzotte.

Erklärung zu Tafel I.

Fig. 1—6. *Semnopithecus pruinosus*, von Borneo.

- Fig. 1. Der geöffnete Uterus in nat. Gr.
 d dorsale Hälfte,
 K das Keimbläschen,
 N Narbe auf dem rechten Ovarium,
 s Anlage der sekundären Placenta,
 v ventrale Hälfte,
 w Wallartige Erhebung der Uterinschleimhaut, in deren Mitte
 die 1 Millimeter grosse Keimblase liegt.
- Fig. 2. Die Keimblase isoliert. ^{50/1}. Rekonstruktionsbild. In der Wurzel
 der „Zentralzotte“ ist der Keim bemerkbar.
- Fig. 3—5. Der Keim, isoliert. Rekonstruktionsbild in 200 facher Ver-
 grösserung.
- Fig. 3. Der Keimschild von oben gesehen; Amnion weggelassen.
 Die Primitivrinne ist schwach angedeutet.
- Fig. 4. Derselbe im Profil. — *Am* Amnionstiel, dessen Zipfel in das
 Mesenchympolster der Zotte übergeht. Vergl. Figur 7.
- Fig. 5. Derselbe von vorn.
- Fig. 6. Schnitt durch das wuchernde Uterusepithel des sekundären
 Placentarkissens, Randpartie. Vergr. ca. 600. Camera.
 B Bindegewebszellen,
 C Capillaren,
 CU Cavum uteri,
 K Kolbenförmige Einwucherung des Uterusepithels, später in
 Zellennester zerfallend,
 N Zone der Nesterzellen,
 Ue Zone des geschichteten Uterusepithels.

Erklärung zu Tafel II.

Fig. 7. Keimblase des *Semnopithecus pruinosus* nebst Umgebung,
im Schnitt. 120/1. Camera.

- a* Amnionhöhle,
- B* Bindegewebe,
- Bl* mütterliche Blutkörper,
- C* erweiterte Capillare,
- Ca* Capillare, in den intervillösen Raum sich öffnend,
- Ch* Chorionektoderm,
- C U* Cavum uteri,
- Dr* Drüsengang,
- E* Dottersack,
- Ex* Exocoelom,
- I* intervillöser Raum, mit Mutterblut gefüllt,
- K* kolbenförmige Wucherungen des Uterusepithels, später in Zellennester zerfallend,
- M* Mesoderm,
- Pl* Plasmodiblast (van Beneden), Plasmodialschicht,
- Sy* Syncytium, aus Zellennestern entstanden,
- Ue* taschenartige Einsenkungen des Uterusepithels,
- y* ein vom sekundären Placentarpolster abgerissener Teil des Chorion,
- Z* Zellennester.

Fig. 1



Fig. 2



Fig. 3



Fig. 4



Fig. 5



Fig. 6

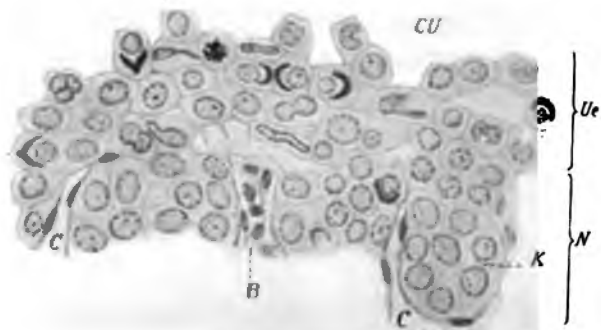


Fig. 7

