

(Aus dem Zoologischen Institut der Hochschule für Landwirtschaft und Brauerei Weihenstephan im Verband der Technischen Hochschule München.)

**Doppelbildung (ventro-lateraler Thorakopagus)  
und Hemmungsmißbildung (Eventration)  
bei *Lacerta agilis*-Embryonen.  
Zugleich ein Beitrag zur Entstehung des Situs inversus.**

Von

**K. Th. ANDERSEN.**

Mit 10 Textabbildungen.

(Eingegangen am 8. Februar 1930.)

**Inhalt.**

Einleitung (S. 239).

- I. Die Doppelbildung (ventro-lateraler Thorakopagus) (S. 240).
  - II. Die Hemmungsmißbildung (Eidechsenkeimling mit offener Bauchspalte und sog. physiologischer Rückenkrümmung) (S. 244).
    1. Äußeres Aussehen (S. 244).
    2. Sektionsbefund auf Grund der Schnittserie (S. 246).
    3. Zusammenfassung und Deutung des Befundes (S. 252).
  - III. Was läßt sich aus den beiden Fällen für die Beantwortung der Frage nach der Entstehung des Situs inversus ableiten? (S. 254).
- Erklärung der Abkürzungen (S. 257).  
Literaturverzeichnis (S. 257).

**Einleitung.**

Bei meinen Untersuchungen über die Abhängigkeit der Herzschlagzahl bei Eidechsenkeimlingen vom Alter des Embryo und der Temperatur<sup>1</sup> kamen mir ungefähr 500 Keimlinge verschiedener Größe unter die Hand. Dabei beobachtete ich zweimal auffallendere Abnormitäten. Das eine Mal waren es Zwillinge, die bäuchlings in der Brustgegend und zum Teil noch in der Bauchgegend verwachsen waren. Das andere Mal war es ein Keimling, der auf den ersten Blick den Eindruck machte, als ob der ganze Hinterkörper von der Vorderbeinanlage ab zusammengestaucht worden wäre.

Beide Fälle schienen mir aus verschiedenen Gründen einer genaueren Untersuchung wert zu sein. Vor allem, weil gerade unter den Reptilien verhältnismäßig wenig mißgebildete Keimlinge bekanntgeworden sind, was damit zusammenhängt, daß aus dieser Wirbeltierklasse im Vergleich zu anderen, z. B. Vögeln und Säugern, bedeutend weniger Keimlinge noch untersucht wurden. Ferner läßt jede Mißbildung auf abnormen Entwicklungsverlauf schließen und stellt gleichsam ein durch die Natur angestelltes entwicklungsmechanisches Experiment dar.

<sup>1</sup> Z. vergl. Physiol. 9, 178—211 (1929).

Da Reptilienkeimlinge fast nicht zu derartigen Versuchen benutzt worden sind, so dünkten mir gerade diese Mißbildungen an *Lacerta agilis* für wertvoll.

Es zeigte sich, daß beide Fälle vor allem auch für die Frage der Entstehung des Situs inversus bedeutungsvoll sind. Die Hemmungsmißbildung ist außerdem insofern besonders bemerkenswert, als sie bis jetzt der einzige nicht bei Säugertieren beobachtete Fall von offener Bauchspalte ist. Zudem lebte der Keimling noch, während alle derartigen Mißbildungen bisher nur an bereits abgestorbenen Feten beobachtet werden konnten. So trägt der Fall überdies zur Klärung der Streitfrage bei, ob die vielfach an ähnlichen Mißbildungen bei Säugetieren und besonders beim Menschen beobachtete Eindellung am Rücken („Physiologische Rückenkrümmung“) eine Leichenerscheinung ist oder nicht.

Aus diesen Gründen hielt ich es für wichtig, beide Fälle mitzuteilen, auch wenn sich, wie bei der Hemmungsmißbildung, nicht alles klar erkennen und deuten läßt.

### I. Die Doppelbildung (ventro-lateraler Thorakopagus).

Die Zahl der bei den Reptilien beobachteten Doppelbildungen ist aus leicht begreiflichen Gründen (s. Einleitung) sehr klein. E. SCHWALBE (1907) hat die wenigen beobachteten Fälle zusammengestellt. Meist handelt es sich um frühe Entwicklungsstufen. Eine ältere, unserer ähnliche Doppelbildung eines Reptils konnte ich in der Literatur nicht finden.

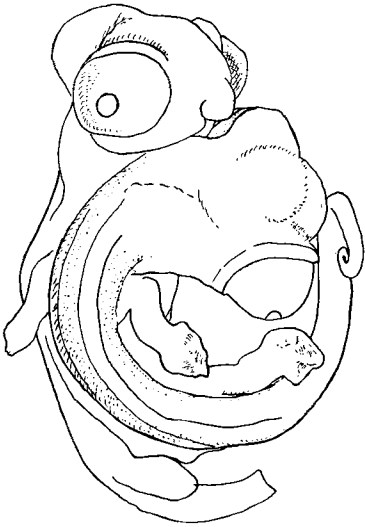


Abb. 1. Doppelbildung von *Lacerta agilis* L. im Alter eines ca. 12—15 mm Sstl. großen normalen Keimlings. 8:1.

Bei der Doppelbildung sind sowohl der rechte als auch der linke Keimling<sup>1</sup> äußerlich vollkommen normal ausgebildet. Sie befinden sich auf der Entwicklungsstufe eines ungefähr 12—15 mm Sstl. großen normalen Eidechsenkeimlings. Wie die Partner gestaltet sind und zueinander liegen, zeigt Abb. 1. Der linke ist verhältnismäßig wenig gekrümmt, mit Ausnahme des eingerollten Schwanzes (in der Zeichnung wurde dieser, weil abgebrochen, weggelassen). Der Kopf ist ein wenig nach rechts gedreht. Der rechte Individualteil ist stärker gekrümmt und der Körper entgegen dem Uhrzeigersinn etwas schraubig gedreht. Die Embryonen sind von der Schulter bis fast zur Beckengegend hauptsächlich bäuchlings verwachsen. Daher sind die ventral gelegenen Organe, wie z. B. das Herz, meist nur einfach

vorhanden, während die dorsalen für jeden Keimling in der Normalzahl angelegt sind. Darauf deuten schon die gut entwickelten innenseitigen Gliedmaßenstummel hin. Organe von größerer dorso-ventraler Ausdehnung, wie die Leber, zeigen in ihren dorsalen und außenseitigen Teilen für jeden Individualteil

<sup>1</sup> E. SCHWALBE (1907) spricht vom Individualteil. In unserem Falle, wo beide Teile gleich gut ausgebildet sind, kann man meinem Dafürhalten nach schon von linkem und rechtem Keimling oder Partner sprechen.

normale Ausbildung, in der ventralen und innenseitigen Verwachsungszone sind sie dagegen gewöhnlich zu einem verschmolzen.

Die Medianebenen stoßen in der Brustgegend in einem stumpfen Winkel ( $110^\circ$ ) zusammen (s. Abb. 3a). Schwanzwärts wird dieser Winkel immer spitzer. In Höhe der Pankreaslage beträgt er etwa  $80^\circ$  (Abb. 3b) und in Nabelhöhe nur mehr ungefähr  $60^\circ$ . Die Medianebenen bilden demnach mit der Symmetrieebene, auch Hauptsymmetrieebene genannt — besser würde man vielleicht von Zwillingsebene sprechen — einen verschieden großen Winkel in der Brust- und in der Bauchgegend.

Wenn auch der linke Partner einige Zehntelmillimeter höher liegt als der rechte, wie uns die Querschnittsreihe zeigt, so können wir die Doppelbildung doch als symmetrisch bezeichnen. Da aber nur die Zwillingsebene eine Symmetrieebene für die Doppelbildung ist und nicht die Medianebenen auch noch (diese

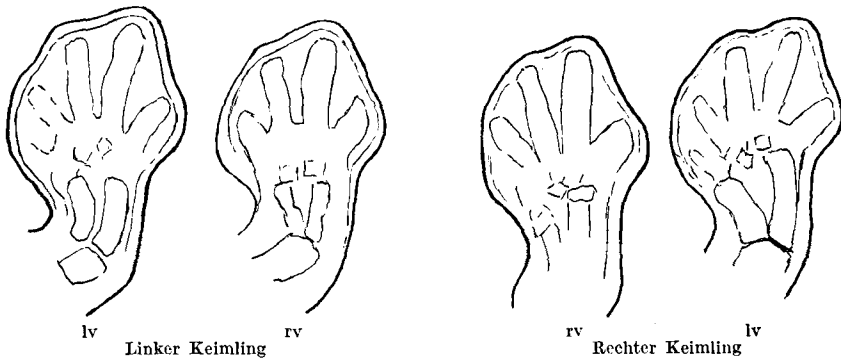


Abb. 2. Die vorderen Extremitäten des linken und rechten Keimlings der Doppelbildung von Abb. 1.

müßten sonst unter  $180^\circ$  zusammenstoßen), so handelt es sich um eine Duplicitas monosymmetros. Die Verwachsung umfaßt nur den Rumpf bauchwärts; es liegt somit ventro-lateraler Thorakopagus vor.

Hier interessiert uns nun die Frage, ob bei der Doppelbildung auch Situs inversus vorhanden ist und bei welchem Partner, wie er vielfach bei Säugetieren beschrieben worden ist und wie ihn H. SPEMANN mit seinen Schülern bei künstlich erzeugten Zwilling- und Doppelbildungen erhalten hat.

Die von SPEMANN und FALKENBERG (1919) beobachtete Entwicklungshemmung der innenseitigen Organe, vor allem der Gliedmaßen, ist nur schwach ausgeprägt. Ein kleiner Unterschied in der Größe zwischen den rechten und linken Beinstummeln macht sich erst in der Zeichnung bemerkbar. Die Abb. 2, welche die Vordergliedmaßen vergrößert wiedergibt, zeigt, daß die rechte Beinanlage des linken Keimlings kleiner ist als seine linke, und ebenso, daß die linke des rechten Partners kleiner ist als dessen rechte. In beiden Fällen sind die gedrungeren Beinstummel die innenseitigen. Die geringen Größenunterschiede könnte man als zufällig ansehen, wenn nicht in allen 4 Fällen immer die innenseitigen Gliedmaßen die etwas kleineren wären.

Wie steht es nun mit der Inversion des Situs? Das *Herz* hat einen Kammerabschnitt mit 2 Aortenstämmen. Der rechte Ductus Cuvieri des linken Keim-

lings ist mit dem linken des rechten vereinigt. Auch die beiden Sinus venosus und die Vorhofsabschnitte fließen mittwärts ineinander. Da der Kammerteil, wie normalerweise auch, am weitesten bauchwärts liegt (Abb. 3a), so ist dieser Teil des Herzens in bezug auf den linken Keimling statt rechts und ventral in der Hauptsache links ventral gelegen. Aber auch in bezug auf den rechten Keimling ist die Kammer etwas verschoben, und zwar mehr ventral gedrängt.

Das *Septum pericardiacopleuroperitoneale* des linken und rechten Keimlings sind gleichfalls vereinigt. Sie würden beide in einem Winkel von nicht ganz 90° zusammenstoßen. Da aber das davorliegende Herz den Raum beansprucht, so werden sie gleichsam zurückgedrängt und der Winkel nahezu gestreckt. Das hat weiter zur Folge, daß die Anheftungsstellen des *Ligamentum hepato-entericum* aus der Mitte nach innen, d. h. gegen die Verwachsungsebene, gerückt sind (Abb. 3a).

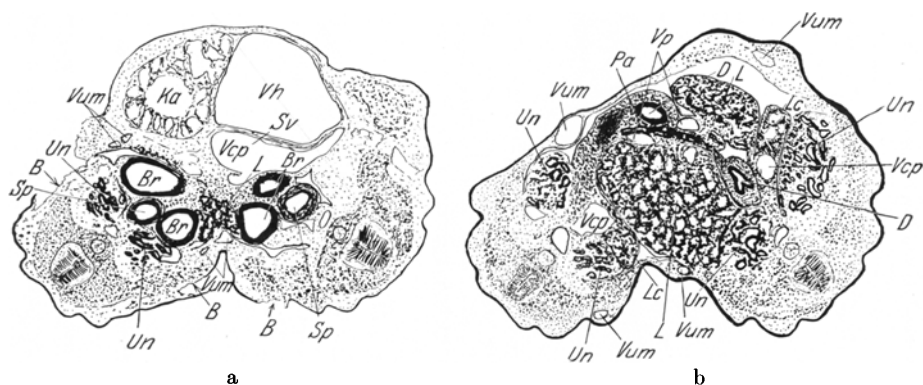


Abb. 3a und b. Querschnitte durch die Doppelbildung von *Lacerta agilis* I.  
Buchstabenerklärung siehe S. 257. 15:1.

Die *Vena cava posterior* ist doppelt vorhanden. Soweit sie in dem, bei beiden Keimlingen normal rechts liegenden Lobus caudatus der Leber verlaufen, sind sie wie ihre paarigen Urnierenteile normal entwickelt (Abb. 3b). Im kranialen Teil der Leber vereinigen sich beide, münden aber getrennt. Normalerweise wird die proximale Endstrecke der *Vena omphalo-mesenterica dextra*, die sich als *Vena hepatica revehens* erhält, zur Mündung der hinteren Hohlvene. In unserem Falle mündet die *Vena cava p.* beim rechten Keimling zwar rechts vom *Ligamentum hepato-entericum*, das Mündungsstück ist aber die ursprünglich linke *Vena omph.-mes.* (Abb. 3a). Umgekehrt verhält es sich mit der Hohlvenenmündung des linken Keimlings. Sie liegt links vom *Ligamentum hep.-ent.*, ist aber das Ende der ursprünglich rechten *Vena omph.-mes.* des linken Keimlings.

Die *Umbilicalvenen* sind in jedem Individualteil doppelt vorhanden. Die rechte des linken hat in ihrem ganzen Verlauf einen sehr kleinen Querschnitt. Um so größer ist ihr linker Partner, wenigstens soweit er in der Leibeswand verläuft. Auch beim rechten Keimling ist ein kleines Übergewicht der linken Nabelvene zu beobachten. Normalerweise obliteriert die rechte *Vena umbilicalis* soweit sie in der Leibeswand steckt und die linke verliert die Mündung zum Herzen nachdem sie mit der Leber in Verbindung getreten ist. In unserem Falle

sind beim linken Keimling diese Umwandlungen offenbar normal abgelaufen. Beim rechten beobachten wir jedoch wenigstens eine teilweise Invertierung. Es steht nämlich die rechte Nabelvene durch Anastomosen mit der Leber in Verbindung und die linke mündet noch immer, wenn auch mit kleinerem Querschnitt, als sie in der Leibeswand aufweist (Raumbeengung in der Verwachsungsgegend?), in das Herz.

Die *Gallenblase* ist nur einmal vorhanden, dafür aber übergroß entwickelt. Normalerweise liegt sie an der ventralen Fläche der Leber, ungefähr in der Mittelebene. Bei unserer Doppelbildung findet sie sich auch ventral, aber in der Symmetrieebene. Im rechten Keimling erscheint sie daher etwas nach rechts aus dessen Medianebene verschoben und im linken in gleicher Weise nach links. In bezug auf den Darm liegt sie beim linken Keimling normal auf dessen linker Seite, beim rechten aber verkehrt auf seiner rechten. *Magen* und *Duodenum* haben beim linken Keimling Normallage. Sie befinden sich auf dessen linker Seite. Beim rechten Keimling liegen beide fast median, ja der Magen ist sogar etwas nach rechts durch das Leberpolster verdrängt (Abb. 3b). Das ventrale Mesogastrium sitzt allerdings auch mehr links am Magen an. Der Recessus hepato-entericus ist daher, weil ja auch der Lobus caudatus rechts liegt, rechts vom Darm anzunehmen, trotzdem auf der linken Seite des Magens sich auch noch eine beträchtliche Lebermasse findet, die ihn eben nach rechts verdrängt. Der Vorderdarm des linken und der des rechten Keimlings vereinigen sich gleich nach dem Abgang der dorsalen und ventralen Pankreasanlage (nur einfach vorhanden) aus dem Darm des linken Individualteils (Abb. 3b). Der Darm als Ganzes bildet demnach von den beiden Magenstrecken ab einen etwas caudal gerichteten ventral konvexen Bogen. Das ist nur möglich, indem das Duodenum des rechten Keimlings statt nach rechts nach links umbiegt. Nach der Vereinigung der beiden Duodenumstrecken verläuft das gemeinsame Darmrohr in der Hauptsymmetrieebene der Doppelbildung ziemlich weit ventral schwanzwärts. Nach ungefähr  $500\ \mu$  gabelt sich die gemeinsame Darmstrecke wieder in 2 Rohre. Das rechte zieht rechts von der nach hinten verlaufenden gemeinsamen Darmstrecke wieder nach vorne, d. i. kopfwärts, um in den Enddarm des rechten Keimlings überzugehen. Die linke Gabelstrecke steigt in einem kleinen nach links konvex gewölbten und nur wenig rückläufigen Bogen dorsal auf, um als gerader Enddarm im linken Keimling caudal weiter zu laufen.

Die *Pfortader* bildet deutlich in der Leber in Höhe der Magenstrecke einen gemeinsamen Stamm, ist also nur einmal vorhanden. Weiter schwanzwärts, wo sich die Duodenumstrecken von links und rechts her zu vereinigen beginnen, ist die gemeinsame Pfortader aber in 2 Venen geteilt. Die eine liegt dorsal vom Darm und etwas links von der Zwillingssebene, die andere ventral und etwas rechts. Gegen den Schwanz zu begleiten sie die gemeinsame Dünndarmstrecke rechts und links. Natürlich ist auch die Dottersackarterie im linken und im rechten Keimling vorhanden.

Für die *Entstehung dieser Doppelbildung* gibt es 2 Möglichkeiten: 1. unvollständige Teilung einer Anlage; 2. Verwachsung zweier Anlagen. Als Drittes wäre eine Verbindung von 1. und 2. denkbar, daß nämlich eine Anlage zuerst in 2 Teile gespalten wird, die dann nach einiger Zeit wieder verwachsen. Welche von diesen Erklärungen für unseren Fall zutrifft, läßt sich mit Bestimmtheit nicht entscheiden. Experimentell wurden sowohl durch unvollständige Teilung

einer Anlage mittels mechanischer Eingriffe, besonders durch mediane Schnürung (durch SPEMANN und seine Schule, namentlich bei Amphibienkeimen) als auch durch Verschmelzung zweier Anlagen (F. KOETHER 1927 an Tritonkeimlingen) Doppelbildungen erzielt. Diese Experimente lassen für unseren Fall die Frage nach der Entstehung nicht entscheiden. Das gilt einmal weil die Eidechsen-doppelbildung sowohl mit durch Schnürung als auch mit durch Verschmelzung entstandenen Amphibien-Doppelbildungen Ähnlichkeiten aufweist und zum anderen, weil die an Amphibien gewonnenen Erkenntnisse sich sicherlich nicht ohne weiteres auf die Reptilien übertragen lassen. Es bleibt uns daher nur übrig zu erwägen, welche der 3 Möglichkeiten die größte Wahrscheinlichkeit hier für sich hat. Das dürfte zweifellos mit der Entstehung durch unvollständige Teilung einer Anlage der Fall sein. Dafür spricht, daß die Partner ungefähr gleich hoch liegen und dorsal vollkommen getrennt sind, während sie ventral zusammenhängen. Außerdem dürfte an und für sich für die Reptilien die Möglichkeit, daß eine Anlage durch irgendwelche Umstände unvollständig geteilt wird, größer sein als die, daß zwei Anlagen miteinander verschmelzen und noch dazu so vollkommen symmetrisch. Die 3. Möglichkeit scheint mir für Doppelbildungen aus meroblastischen Eiern, mit discoidaler Furchung überhaupt sehr unwahrscheinlich zu sein.

Zusammenfassend können wir feststellen, daß der nur einfach vorhandene Kammerabschnitt des Herzens in bezug auf beide Keimlinge etwas verschoben ist. Die Vena cava posterior des rechten Keimlings mündet zwar normal mit der Endstrecke der Vena omphalo-mes. dextra, aber in das linke Sinushorn. Die des linken verhält sich gerade umgekehrt. Die Nabelvenen des linken Keimlings sind normal, die des rechten wenigstens teilweise invertiert. Die nur einfach vorhandene Gallenblase liegt zum Darm des linken Partners normal, zu dem des rechten auf der verkehrten Seite. Der Magen ist der Anlage nach in beiden Fällen normal gelegen, wird aber beim rechten Keimling durch die Leber etwas nach rechts gedrückt. Ähnlich verhält es sich mit dessen Duodenum, das zwangsläufig einen Bogen nach links beschreibt, weil es mit dem des linken Individualteils verwächst. Das gleiche gilt für die Enddarmstrecke, die beim rechten Keimling nach rechts umbiegen muß, um in dessen Enddarm übergehen zu können.

## II. Die Hemmungsmißbildung. (Eidechsenkeimling mit offener Bauchspalte und sog. physiol. Rückenkrümmung.)

Der Keimling maß 7 mm vom Scheitel bis zum Steiß; zwei andere Tiere des gleichen Geleges, also mit ihm gleichaltrige, 11 mm Sstl. Nach dem Herausnehmen aus dem Ei war er vollkommen frisch und munter und das Herz schlug noch einige Stunden hindurch, während deren ich ihn lebend beobachtete, zeichnete und photographierte.

### 1. Äußeres Aussehen.

Gegenüber normalen Keimlingen des gleichen Alters fällt auf den ersten Blick das Fehlen des für die Eidechsen charakteristischen Schwanzes auf, der ungefähr ebenso lang wie der übrige Körper sein sollte. Die Photographie (Abb. 4) und die den Embryo ungefähr in gleicher Stellung wiedergebende Zeichnung in Abb. 5

lassen ferner erkennen, daß die Hintergliedmaßen ziemlich nahe an den Vorderbeinen liegen und daß zwischen beiden der Körper gleichsam eingeschnürt ist, was durch eine Eindellung oder einen Knick zwischen Brust und Hinterleib verursacht wird. Sonst kann man äußerlich zunächst keine weiteren Abweichungen vom gewöhnlichen Bau feststellen. Die Gliedmaßen sind, wie es diesem Alter entspricht, noch plumpe, ungegliederte, schaufelförmige Stummeln. Die beiden hinteren sind aber genau so gut entwickelt wie die vorderen. Der Kopf ist mit den großen Augen mächtig entfaltet, noch fehlt aber die Unterlippe. Deutlich schimmern durch den Hals die vorderen Hauptvenen und 3 Schlundbogengefäße hindurch. Das Herz scheint ganz außerhalb der Brusthöhle zu liegen. Man kann gut das Pulsieren des Vorhof- und Kammer-teils beobachten, besonders wenn man den Keimling auf die linke Seite und halb bäuchlings legt (Abb. 4 und 5). Liegt der Keimling auf der rechten Seite und halb auf dem Rücken, dann erkennt man unter dem Herzen nicht ganz deutlich verfolgbare große Gefäße, die man der Lage nach für Leberabschnitte ansprechen muß und die sich um einen Darmabschnitt winden. Schwanzwärts folgen dann wulstig eingerollte, häutige Gebilde, die aufgekrepelten Ränder des abgeschnittenen Dottersackes. Der Anblick des Keimlings, namentlich von der linken Seite, erweckt den Eindruck, als ob die ganzen Eingeweide in Brust und Bauch offen dalägen und die vordere Leibeswand fehle. Daß dem wirklich so ist, zeigt uns die Schnittreihe und das Modell der Brustbauchgegend in Abb. 6.

Es ist also ein Eidechsenkeimling mit offener Bauchspalte. Außer beim Menschen und bei Säugetieren wurde meines Wissens eine derartige Mißbildung bisher noch in keiner anderen



Abb. 4. Mißgebildeter Eidechsenembryo. Lebend photographiert. 7:1.

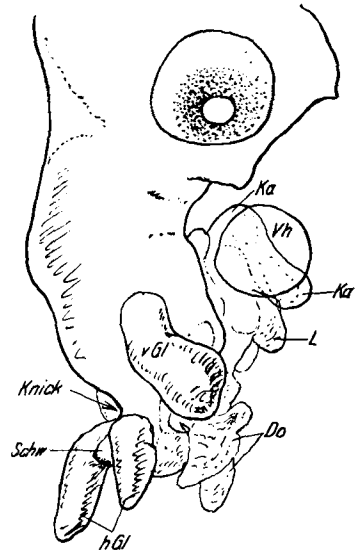


Abb. 5. Der mißgebildete Eidechsenembryo der Abb. 4 nach dem Leben gezeichnet. Buchstabenerklärung siehe S. 257. 10:1.

Wirbeltiergruppe beobachtet.

Interessant ist die Eindellung am Rücken zwischen Brust und Hinterleib. Diese von HIS als physiologische Rückenkrümmung bezeichnete Anomalität wurde mehrfach bei menschlichen Embryonen mit Rumpfmißbildungen gesehen. F. KERMENAUER<sup>1</sup> (1909) führt aus der Literatur eine Reihe solcher Fälle an und

<sup>1</sup> E. SCHWALBE, Die Morphologie der Mißbildungen des Menschen und der Tiere. Teil III, Abt. 1, Kap. 2 u. 3. (Jena 1909).

bildet eine Zeichnung eines pathologischen menschlichen Embryos nach FISCHER ab, der große Ähnlichkeit mit unserem Eidechsenkeimling aufweist. Die Erklärung HIS, daß es sich um eine Leichenerscheinung dabei handele, „was durchaus plausibel ist, um so mehr, als bei Tieren eine solche physiologische Rückenkrümmung nie beobachtet ist“, wie KERMENAUER meint, wird allerdings durch unseren Fall widerlegt. Eine Leichenerscheinung kann die Einschnürung hier nicht sein, da der Keimling beim Öffnen des Eies noch lebte. Sie muß vielmehr auf andere Ursachen, wahrscheinlich auf einen Druck, zurückgeführt werden, sei es von außen her auf das Ei, sei es durch irgendwelche Umstände im Ei selbst. Diese mechanische Störung ist höchstwahrscheinlich die primäre Ursache der weiteren, durch Wachstumshemmungen verursachten Mißbildungen an dem Embryo. Sie sollen im folgenden Abschnitt dargelegt werden.

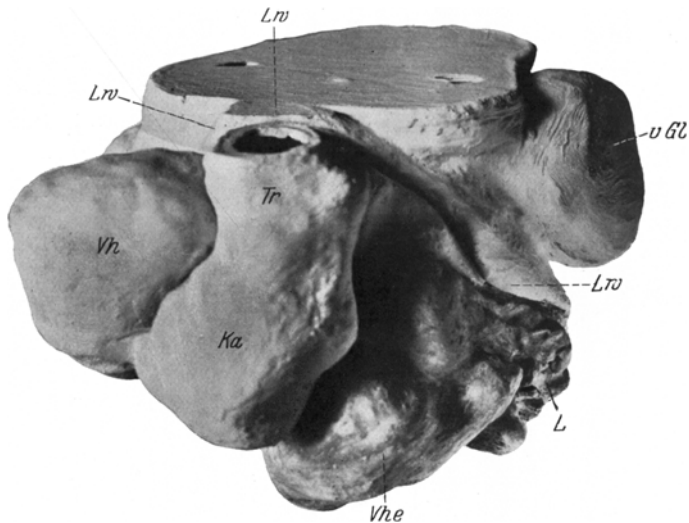


Abb. 6. Modell der Brustgegend des mißgebildeten Eidechsenkeimlings von ventral gesehen. Buchstabenerklärung siehe S. 257. 40:1.

## 2. Sektionsbefund auf Grund der Schnittserie.

Um die anatomischen Veränderungen des mißgebildeten Keimlings feststellen zu können, wurde er nach dem Färben im Stück mit Boraxcarmin in eine Reihe 20  $\mu$  dicker Querschnitte zerlegt. Damit wurde eine gleichliegende Schnittserie eines normalen, gleichalterigen, also 11 mm Sstl. großen Eidechsenkeimlings verglichen. Um sich ein richtiges Bild von den Veränderungen der Brust-Bauchgegend machen zu können, wurde diese als Ganzes nach der Bornschen Wachsplattennmethode in 100facher Vergrößerung nachgeformt, desgleichen auch das stark veränderte Venensystem.

Als besondere Abweichung muß in erster Linie die Veränderung der Rückenmarksanlage erwähnt werden. Etwa in Höhe der Vereinigung der beiden Aorten beginnt die Lichtung des Rückenmarkkanals langsam zu verschwinden, indem seine seitlichen Wände sich zunächst aneinanderlegen und dann verschmelzen, bis schließlich vom ganzen Kanal nur mehr ein winziger Rest dorsal und ventral



zurückbleibt. Noch weiter schwanzwärts schwindet auch der untere Rest, während der obere so lange als winziges Loch auf den Querschnitten zu sehen ist (Abb. 7a), wie überhaupt noch etwas vom Rückenmark beobachtet werden kann. Gleichzeitig verschmälert sich das Rückenmark mehr und mehr und nimmt dann auch in dorsoventraler Ausdehnung ab, bis schließlich ein im Querschnitt rundlicher kleiner Zellstrang übrig bleibt mit exzentrisch gelegenem winzigem Rest des Zentralkanal (Abb. 7b) und bauchwärts einem kaum merkbaren des Randschleiers oder der Nervenfaserschicht. Aber auch dieses Überbleibsel des Rückenmarks wird weiter schwanzwärts immer noch kleiner, bis es zuletzt hinter dem Knick in Höhe der Hintergliedmaßen mit dem Außenblatt der Epidermis verstreicht.

Die *Chorda dorsalis* weist insofern eine Veränderung auf, als sie gegen die Knickstelle zu dünner wird. Sie geht über diese nicht hinaus, sondern zieht vor ihr in einem kurzen Gewebspfeiler, in dem auch die Aorta liegt, bauchwärts vor (Abb. 7d) und biegt dann kopfwärts um, um plötzlich aufzuhören. Nach der Knickstelle ist keine Chorda mehr zu sehen.

Auch der *Darmkanal* ist stark in Mitleidenschaft gezogen. Vor der Knickstelle bildet er noch ein geschlossenes Rohr, das allerdings in seinem Verlauf weitgehend von dem des normalen Keimlings abweicht. In der Einschnürung (Abb. 7e) ist der Darm wie unterbrochen und kaum als flach ausgebreitetes Epithel an der Ventralseite zu erkennen. Hinter dem Knick (Abb. 7f) ist das Entoderm wieder deutlich als Würfel- bis Zylinderepithel entwickelt. Es ist aber nicht zum Rohr geschlossen, sondern buchtet sich nur unregelmäßig verschiedentlich dorsal ein. Nur am Ende bildet es ungefähr 40  $\mu$  weit einen blind geschlossenen Schwanzdarm. Der vor der Knickstelle gelegene Darmabschnitt erweitert sich schon in Höhe der Luftröhre wie zum Magen und verengert sich wieder, wenn die Lungen noch nicht einmal ihr hinteres Ende erreicht haben. Außerdem ist dieser Abschnitt des Darmes wenigstens insofern invertiert, als er hinter den Lungen nach rechts zieht. Auf seiner linken Seite tritt in der Schnittfolge kopfschwanzwärts bald weiteres Darmgewebe auf (Abb. 7c), dessen Epithel sich nicht klar entwirren läßt. Einige Schnitte weiter schwanzwärts kann man in ihm aber deutlich einen zweiten Darmquerschnitt feststellen, aus dem andere epitheliale Gebilde, die offenbar der Pankreasanlage entsprechen, hervorsprossen. Beide Darmquerschnitte laufen 9 Schnitte weit nebeneinander schwanzwärts und vereinigen sich auf dem 10. Das Duodenum, als solches dürfen wir diesen Teil des Darmes wohl ansprechen, bildet also eine kurze, schwanzwärts gerichtete V-förmige Schleife, statt eines ventralabsteigenden linksseitigen Bogens. Der übrige Darmkanal ist nicht mehr als geschlossenes Rohr vorhanden.

Das *Herz* weist gleichfalls weitgehende Veränderungen auf. Es ist deutlich invertiert. Beim normalen Keimling liegt der Vorhofsabschnitt in der Hauptsache links vom Kammerteil. Beim mißgebildeten Embryo dagegen ist der Vorhof nach rechts hinausgeschoben und die Kammer liegt links davon (Abb. 6 und 9). Am deutlichsten tritt der Unterschied in der Lage des Herzens beim Vergleich der Schnittbilder 7a und 8a hervor. Ob mit der Inversion auch die Umkehr der Größenverhältnisse zwischen Kammer- und Vorhofsabschnitt zusammenhängt, kann nicht bewiesen werden. Während nämlich beim normalen Keimling die Kammer den Vorhof an Umfang übertrifft, sind beim anormalen die Größen-

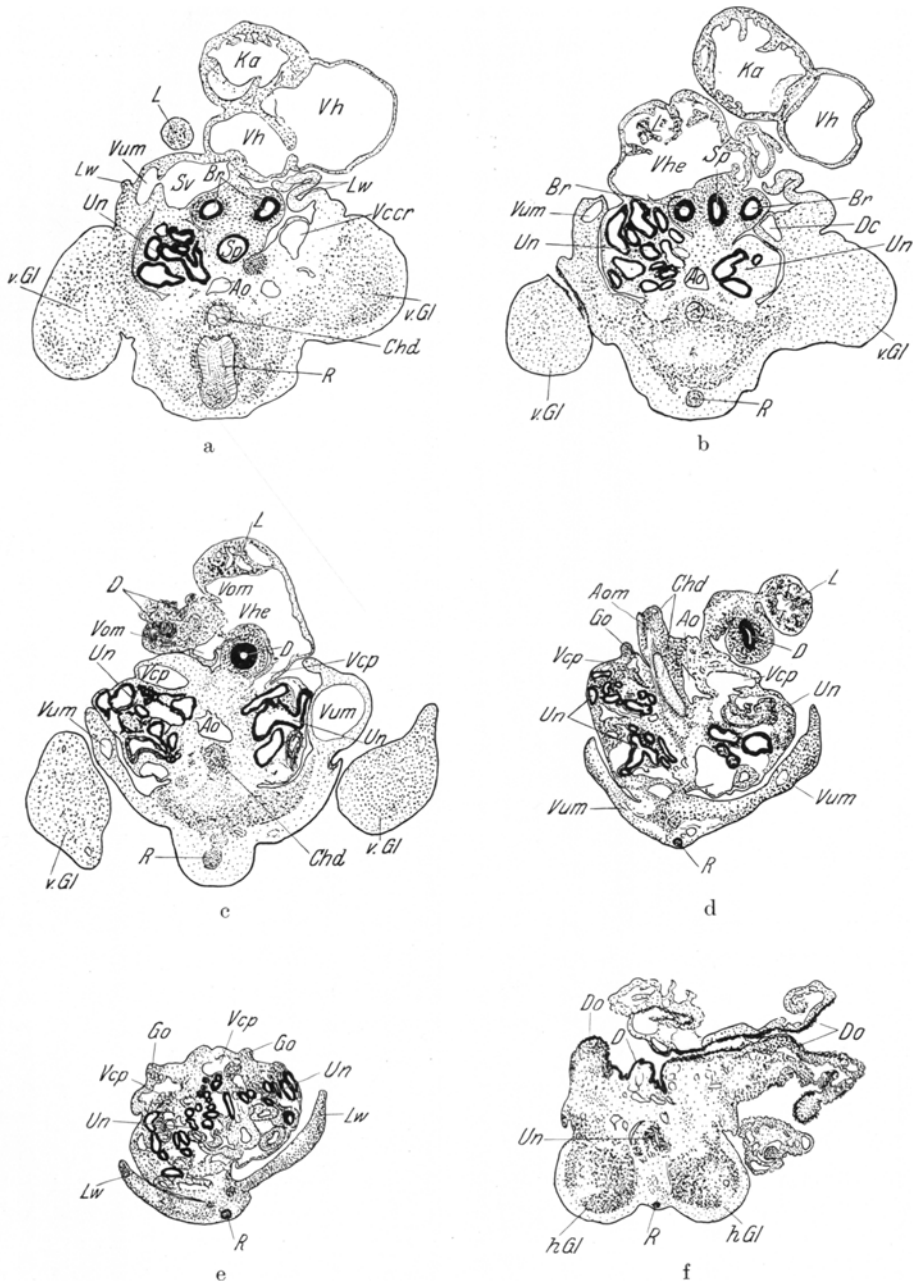


Abb. 7 a—f. Querschnitte durch den mißgebildeten Eidechsenkeimling. Abstand: a—b = 0,160 mm, b—c = 0,220 mm, c—d = 0,200 mm, d—e = 0,120 mm, e—f = 0,420 mm. Buchstabenerklärung siehe S. 257. 25:1.

verhältnisse gerade umgekehrt. Das rührt davon her, daß der Ventrikel kaum weiter schwanzwärts ausgedehnt ist als der Vorhof. Mit der geringeren kranio-caudalen Ausdehnung des Kammerteils hängt offenbar auch das Zurückbleiben in den beiden anderen Richtungen zusammen, so daß dieser Herzabschnitt im ganzen kleiner ist als beim normalen Tier.

Die *Leber* hat vor allem ihre auf dieser Stufe schon ziemlich bestimmte Gestalt eingebüßt, wie ein Vergleich zwischen den Schnitten der Abb. 7 b und 8 b lehrt. Sie besteht aus einem großen Venenabschnitt (wir wollen ihn kurz *Lebervene* nennen), der in der Hauptsache links und caudal vom Herzen sich ausdehnt (Abb. 6 und 9). Das eigentliche Lebergewebe, die sog. *Leberbälkchen*, sind sehr spärlich und nur an der ventralen Seite der Lebervene entwickelt (Abb. 7 b und c).

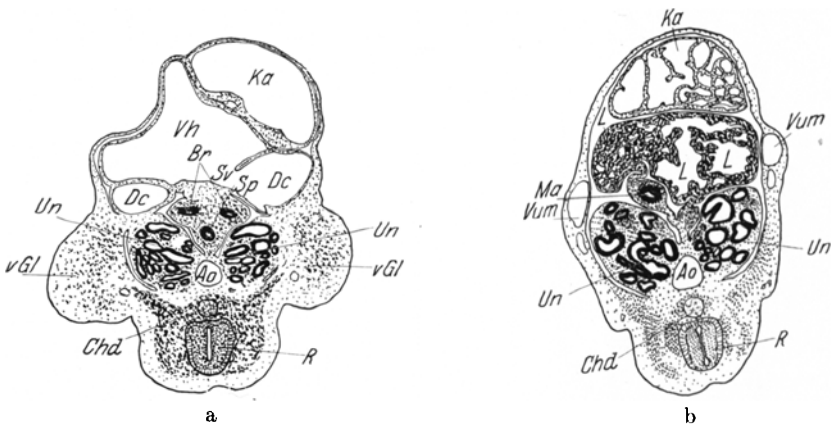


Abb. 8 a und b. Querschnitte durch einen normalen Keimling gleichen Alters wie der mißgebildete. Sttl. = 11 mm. Abstand a—b = 0,540 mm. Buchstabenerklärung siehe S. 257. 25 : 1.

Dieser Venensinus empfängt sein Blut durch die *Venae omphalo-mesentericae* und die beiden Hohlvenenäste (s. u.) und mündet durch eine linke *Vena hepatis revehentis* in den *Sinus venosus* des Herzens.

Interessant sind die *Veränderungen des Venensystems*. Beim normalen Keimling gehen die zwei *vorderen Hauptvenen* in gleicher Höhe in die *Ductus Cuvieri* über und diese münden in den *Sinus venosus* (Abb. 8 a). In diesen gehen einige Schnitte weiter schwanzwärts und wiederum gleichzeitig die *linke* und *rechte Nabelvene*. Beim mißgebildeten Keimling erlangt die *rechte* vordere *Kardinalvene* keine Verbindung mit dem Herzen (Abb. 10 und 7 a). Wir beobachten daher nur einen linken *Ductus Cuvieri*, der *rechte* bleibt im *Urnierenwulst* gleichsam stecken. Infolgedessen besteht auch der *Sinus venosus* nur aus dem linken Horn. Ferner mündet nur die *linke Vena umbilicalis* in den *Sinus* ein (Abb. 7 a). Die *rechte* hängt mit dem Herzen wiederum nicht zusammen. Sie endet blind in der *Leibeswand*. In der Schnittfolge kopfschwanzwärts tritt sie mit ungewöhnlich großem Querschnitt ziemlich unvermittelt in der *rechten Leibeswand* auf und scheint mit der bald darauf in der Schnittreihe verschwindenden *rechten vorderen Kardinalvene* bzw. mit deren Fortsetzung, dem im *Urnierenwulst* und *Leibeswand* steckengebliebenen *rechten Ductus Cuveri*, durch *Anastomosen* auf kurzer Strecke

zusammenzuhängen. Die rechte Vena umbilicalis hat gegenüber der linken, die in ihrem ganzen Verlauf normal weit ist, in ihrem kranialen Ende einen etwa 10fach größeren Querschnitt (Abb. 7c). Beide Nabelvenen verlaufen in der Nähe des Randes der abgestutzten Leibeswand und ziehen sich, wenn wir die Schnittserie schwanzwärts verfolgen, mit ihm allmählich rückenwärts zurück (Abb. 7d).

Die hintere *Hohlvene* entsteht bei *Lacerta* aus 3 verschiedenen Abschnitten: einem Urnierenteil (an der medialen Seite der Urnieren), der Vena hepatica revehens dextra (= proximale Endstrecke der rechten Vena omphalo mesenterica) und einem selbständig entstandenen Verbindungsstück zwischen beiden. Beim normalen Keimling unserer Stufe ist der Urnierenteil schwanzwärts vom Darmpfeiler unpaar. In diesem gabelt er sich in 2 Äste, die zwischen sich die Dottersackarterie ventral absteigen lassen. Dann vereinigen sie sich wieder zur unpaaren

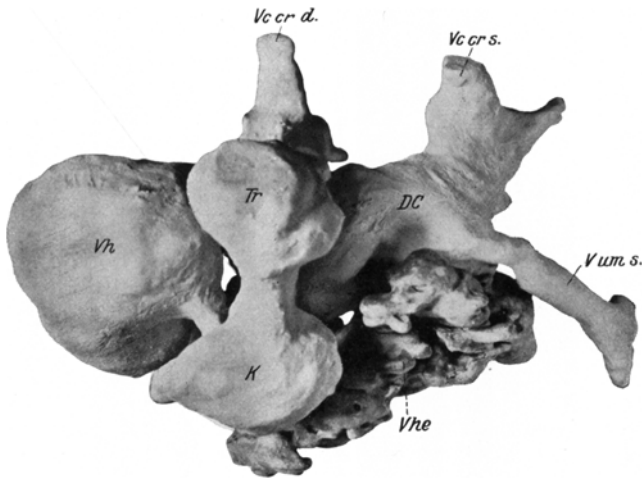


Abb. 9. Modell der Höhlungen des Herzens und des Venensystems von links ventral gesehen. 40:1.  
Buchstabenerklärung siehe S. 257.

Vene, die im Hohlvenenlappen der Leber verläuft um sich schließlich mit der rechten Vena hepatica rev. d. zu vereinigen. Beim mißgebildeten Keimling ist der Urnierenteil der Hohlvene zunächst auch unpaar. In dem Gewebspfeiler der Abb. 7d gabelt er sich dann in 2 Äste um die Aorta und die Chorda dorsalis zwischen sich bauchwärts hindurchzulassen. Dann vereinigen sie sich aber nicht mehr, sondern münden getrennt in den Hohlvenenabschnitt, der den caudal ziehenden Vorderdarm bauchwärts umgibt und ventral die Leberbälkchen eingelagert hat. Der rechte Hohlvenenast mündet zuerst, d. i. weiter schwanzwärts und rechts vom Vorderdarm als der linke, der 7 Schritte weiter kopfwärts und links von ihm sich mit der Lebervene vereinigt. Im Gegensatz zum Normaltier, wo bei beiden Ästen die Lichtung ungefähr gleich groß ist, ist beim mißgebildeten zunächst der linke Hohlvenenast gegenüber dem rechten stark unterdrückt. Gegen die Einmündung in den großen Venensinus (Lebervene) kehrt sich das Größenverhältnis um, so daß schließlich der linke Ast mit bedeutend weiterer Lichtung einmündet als der rechte. Auch ist hier die linke Vena hepatica revehens die proximale Endstrecke der hinteren Hohlvene.

Die *Pfortader* ist infolge der Zusammenstauchung des Hinterleibes und der weitgehenden Veränderungen des Darmkanales sehr stark umgebildet. Normalerweise ist sie auf diesem Stadium die den Darm von links über dorsal nach rechts umziehende unpaar gewordene *Vena omphalo-mesenterica*. Sie tritt rechts vom Darm in die Leber ein, zerfällt in dieser in ein Venennetz und mündet durch das erhalten gebliebene Endstück der rechten Dottersackvene als *Vena hepatica revehens* (= späteres Endstück der *Vena cava posterior*) in das Herz ein. Bei der Mißbildung beobachten wir kurz vor dem hinteren Leberende aus der rechten Seite des linken Darmgewebes und ventral vor dem schwanzwärts ziehenden Darm eine Vene zur Leber abgehen. Hier mündet sie bald in den als Lebervene bezeichneten Sinus ein. Einige Schnitte weiter kopfwärts, in Höhe der Mündung des rechten Hohlvenenastes sehen wir abermals aus dem linken Darmgewebe eine

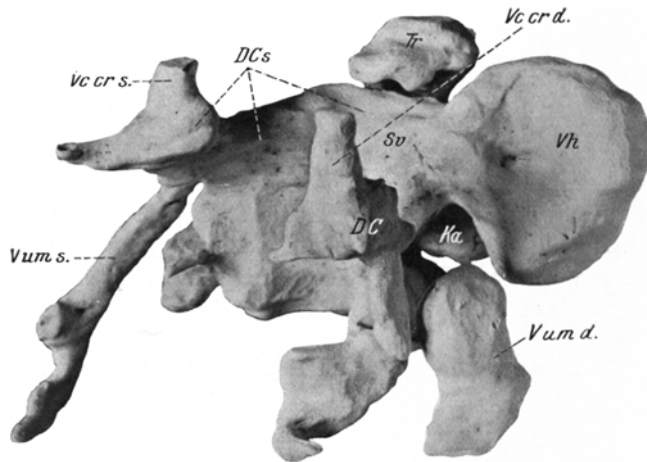


Abb. 10. Modell der Höhlungen des Herzens und des Venensystems von rechts dorsal gesehen. 40:1.  
Buchstabenerklärung siehe S. 257.

Vene, nun aber rechts dorsal, auftauchen. Diese vereinigt sich bald darauf gleichfalls mit der großen Lebervene. Die Fortsetzung zum Herzen bildet die auf der linken Seite statt auf der rechten ausgebildete *Vena hepatica revehens*.

Die *Aorta* schickt normalerweise im Darmfeiler die *Dottersackarterie* bauchwärts vor und verläuft selbst schwanzwärts weiter um sich später in die beiden Arterien der Hintergliedmaßen und in die Schwanzarterie zu gabeln. Beim mißgebildeten Keimling rückt die *Aorta* mit dem *Chordastrang* allmählich bauchwärts vor, um schließlich, ehe dieser ganz ventral vorzieht, einen kurzen dicken Ast, den wir wohl als die verkümmerte *Dottersackarterie* ansprechen dürfen, bauchwärts vorzuschicken. Die *Aorta* selbst ist dann noch einige Schnitte weit rechts von der unter der *Dottersackarterie* ventral laufenden *Chorda dorsalis* (s. o.) zu sehen. Sie wird aber rasch kleiner und verschwindet ungefähr mit der Rückenseite. Nach dem Knick ist sie gleichfalls nicht mehr zu sehen.

Die *Urnieren* beginnen bei unserem Embryo links weiter kopfwärts als rechts. Auf dieser Seite taucht das erste, sehr weithumige Kanälchen erst lange nach der Gabelung der Luftröhre und unterhalb der Einmündung der linken Nabelvene in

den Sinus venosus auf. Auch bleibt die rechte Urniere in der Größe hinter der linken auf eine ziemliche Strecke zurück. Die linke ist inzwischen, ungefähr 3 Schnitte vor dem der Abb. 7c, mit der großen Lebervene in Verbindung getreten, hat diese aber schon wieder vor der deutlichen Abgrenzung des linken Hohlvenenastes aufgegeben. Die rechte, immer noch kleinere Urniere bzw. die rechte Vena cardinalis post. ist in dieser Gegend von der Leber noch weit entfernt. Es liegt die rechte Lungenflügelanlage und die Fortsetzung der steckengebliebenen Vena cardinalis cran. dazwischen. Sobald diese zu Ende sind, dehnt sich die rechte Urniere bauchwärts und seitlich aus und erreicht den Umfang der linken. An dieser macht sich nun ventral und etwas mittwärts eine kleine leistenförmige Verdickung bemerkbar, die Anlage der Gonade. Rechts liegt sie wieder tiefer und wird erst auf dem Schnitt der Abb. 7c zum ersten Male sichtbar. In dieser Höhe gibt der rechte hintere Hohlvenenast nochmals einen weiten Ast zur Urniere ab. Der linke dagegen, der jetzt selbst sehr schwach ist, sendet in ihre Urniere nur einen kleinen Zweig. Nachdem Chorda dorsalis und Dottersackarterie bauchwärts vorgerückt sind und das kurze Endstück der Aorta verschwunden ist, verschmelzen die Urnieren in Höhe der Einschnürung vollkommen, so daß, wie Abb. 7e zeigt, zwischen ihnen keine Grenze mehr gezogen werden kann. Daß dieses Gewirr von Urnierenkanälchen aber 2 Urnieren entspricht, ist noch an den beiden Gonadenwülsten zu erkennen. Kurz hernach verschwinden die Gonaden und bald darauf auch die Urnieren bis auf einen dorsalgelegenen Rest. An ihre Stelle tritt lockeres, unregelmäßig angeordnetes Bindegewebe, das ventral von Würfel- bis Zylinderepithel des Entoderms begrenzt wird (s. Darm) und das seitlich in keulenförmige Dottersackepithelzellen übergeht.

### 3. Zusammenfassung und Deutung des Befundes.

1. *Der mißgebildete Keimling ist der erste nicht bei Säugetieren beobachtete Fall von hochgradigem Bauchbruch (Eventration).* Von den typischen, beim Menschen beschriebenen Fällen weicht er insofern ab, als die Leibeswand, die bis auf ein ganz kleines Vorderstes Stück in der Brustgegend nicht geschlossen ist, wie abgeschnitten erscheint und sich nirgends in ein Amnion fortsetzt. Daher kann auch von keinem Nabel die Rede sein.

2. *Der dorsale Knick zwischen Brust und Hinterleib*, der vielfach schon bei menschlichen Keimlingen mit mißgebildetem Thorax beobachtet wurde, ist keine Leichenerscheinung, wie man bisher glaubte, sondern dürfte die Folge äußerer mechanischer Einwirkungen auf frühembryonaler Stufe sein.

3. Die *starke Verkürzung des Hinterleibes* geht nicht bloß auf Kosten des Schwanzes, der einen kleinen Stummel bildet, sondern beruht auch auf einer Wachstumshemmung der Bauchgegend, die sich bis in die Brust hinaus auswirkt.

4. Hinter der Knickung finden wir weder Darm noch Rückenmark oder sonst ein Organ entwickelt, nur einige Urnierenkanäle. Die Hintergliedmaßen sind aber normal ausgebildet.

5. Das *Rückenmark* verkümmert gegen die Einschnürung immer mehr. Die *Chorda dorsalis* wird gleichfalls dünner und biegt vor dem Knick wieder kopfwärts um und hört dann ganz auf.

6. Der *Darmkanal* ist bereits in Lungenhöhe erweitert; es scheint, als ob der Magenabschnitt nach vorn geschoben worden wäre. Der Darm (Duodenum)

verläuft dann etwas nach rechts verschoben, schwanzwärts gerade weiter, biegt wieder kopfwärts nach links um, endet aber bald in einem unentwirrbaren Epithel- und Bindegewebsknäuel. Dann ist das Darmepithel nicht mehr deutlich zu erkennen bis hinter der Einschnürung, wo es an der Bauchseite des Keimlings flach ausgebreitet ist, verschiedentlich wohl kerbartig in den Leib sich einbuchtet, aber nur auf ganz kurze Strecke gegen den Schwanz zu wieder geschlossen ist. Der Vorderdarm ist also, wenn auch undeutlich, invertiert.

7. Auch das *Herz* ist invertiert. Desgleichen sind es zum Teil die venösen Blutgefäße. Bedeutsam ist, daß die rechte vordere Kardinalvene nicht mit dem Herzen in Verbindung tritt, desgleichen nicht die rechte Nabelvene. Es fehlt daher auch das rechte Sinushorn.

8. Die *Leber* ist in der Entwicklung stark gehemmt und ihre Lage und Gestalt verändert. Abgesehen davon, daß die Leberbälkchen nur spärlich vorhanden sind, sind sie in die ventrale Wand eines großen venösen Blutraumes (Lebervene) eingelagert, in den das Blut der beiden Venae omphalo-mes. und der beiden Hohlvenenäste fließt und der in das linke Sinushorn einmündet.

Für die *Entstehung der Bauchspalten* werden die verschiedensten Ursachen angenommen. Die Ansichten darüber lassen sich in 2 Gruppen zusammenfassen. Die einen sehen die Ursache in einer primären Störung (Wachstumshemmung) der Bauchdecken, die anderen in einer primären Veränderung (Vergrößerung einzelner Eingeweide, mangelhafte relative Verkürzung der Mesenterien) der Eingeweide. In unserem Falle sind es eindeutig die im Wachstum zurückgebliebenen Bauchwände. Eine andere Frage ist, welcher Umstand das Wachstum der Bauchdecken hemmte und ob damit der Knick der Körperachse in ursächlicher Beziehung steht. KERMENAUER faßt seine Meinung über die formale Genese der Bauchspalten dahin zusammen, „daß eine Wachstumsstörung der Urwirbel“ den Vorgang einleite. Das dürfte auch für unseren Fall zutreffen. Außer den Urwirbeln müßten aber auch noch die Seitenplatten in ihrem Breitenwachstum eine starke Verzögerung erfahren haben, da ja die Bildung des Amnions unterblieb.

Die vielfach beobachtete Körperachsenverkrümmung wurde zuerst von CRUVEILHIER (1849) als die primäre Ursache der Bauchspalten angesprochen. Die Meinungen sind heute darüber geteilt. Während die einen sie als das Primäre ansehen, betrachten die anderen sie als Begleit- und Folgeerscheinung.

*In unserem Falle glaube ich aus zweierlei Gründen annehmen zu dürfen, daß der Knick das Primäre ist und die Entwicklungshemmung der Bauchdecken sekundär damit zusammenhängt.* Die Knickstelle erscheint gleichsam als das Hemmungszentrum. Hier ist der Keimling nicht nur in dorsoventraler Richtung am schmalsten, sondern die linke und rechte Körperwand sind hier relativ am kürzesten und werden mit der Entfernung vom Knick länger. Das gleiche gilt auch für das Rückenmark und die Chorda dorsalis. Ferner ist die Knickstelle entscheidend gewesen für die Ausbildung des Darmes, der sich vor ihr noch zum Rohre geschlossen hat, hinter ihr aber flach gebreitetes Epithel blieb. Ob der Knick auf äußere, d. h. mechanische Einwirkung (Druck auf das Ei) oder auf im Ei selbst gelegene Ursachen zurückzuführen ist, läßt sich nicht entscheiden.

Die Veränderungen des Darmsystems dürften aus den eben genannten Gründen unmittelbar mit der Einschnürung zusammenhängen, und unabhängig von der Bauchspaltenbildung sein. Die Regelwidrigkeiten des Venensystems stehen in unmittelbarer Beziehung teils zur Wachstumshemmung der Leibeswand, teils zur Lageänderung des Darmes. Die Inversion des Herzens ist erst mittelbar eine Folge des Knickes und der Bauchspaltenbildung, insofern, als sie wahrscheinlich durch die einseitige Ausbildung der Vena umbilicalis und der linken Vena cardinalis und damit zusammenhängend dem Fehlen des rechten Sinushorns verursacht wurde. Wenn auch F. v. WERDT (1921) die Beteiligung des Venensystems an der Entstehung des Situs inversus entschieden verneint, so sprechen doch in diesem Falle verschiedene Gründe dafür, vor allem der Umstand, daß die die Wachstumshemmung auslösende Ursache schon sehr früh, wenn nicht gar von vorneherein wirksam gewesen sein muß, ferner, daß die Vena vaca p. auch auf der verkehrten Seite mündet. Es dürfte also keinem Zweifel unterliegen, daß die Inversion des Herzens durch die veränderten Verhältnisse im Venensystem zwangsläufig herbeigeführt worden ist. Das gleiche gilt für das Venensystem selbst, dessen Veränderungen letzten Endes eine Folge der Wachstumshemmung in der Lendengegend sind. Auch die innere Struktur des Darmes ist nicht umgekehrt. Seine Änderungen sind vielmehr durch die Wachstumsverhältnisse seiner Umgebung und besonders durch die Entwicklungshemmung in der Knickstelle zwangsläufig beeinflusst worden. Das zeigt vor allem der in die Brust eingeschobene Magen und die Duodenumschleife (s. S. 247). Die abnorme Entwicklung der Leber ist sowohl auf die Veränderungen des Darmes als auch der in Betracht kommenden Vene zurückzuführen.

### III. Was läßt sich aus den beiden Fällen für die Beantwortung der Frage nach der Entstehung des Situs inversus ableiten?

Als Ursache für die Entstehung des Situs inversus sind 2 Möglichkeiten denkbar: 1. Umkehr der Intimstruktur des Eies oder des frühen Keimes und 2. die zwangsmäßige Verlagerung der sich entwickelnden Organe entgegen dem inneren Wachstumsstreben durch äußere Faktoren. Welche von den beiden Möglichkeiten im einzelnen zutrifft, dürfte häufig schwer einwandfrei zu entscheiden sein. Allem Anschein nach wird aber in den meisten Fällen die spiegelbildliche Umkehr der Lage der Eingeweide durch Einwirken äußerer Faktoren bei unveränderter Intimstruktur bewirkt werden. Es wäre also meistens eine pathologische Erscheinung, wie O. MANGOLD (1921) sich ausdrückt.

Schon SPEMANN (1919) hielt die Invertierung des Situs bei den durch mediane Schnürung entstandenen Doppel- und Zwillingsbildungen an Tritonkeimen durch den bei der Durchtrennung entstandenen innenseitigen Defekt verursacht. Er zieht zwar auch die Möglichkeit der Umkehr der Mikrostruktur in Betracht, glaubt aber durch die erste Annahme die Tatsache, daß nicht immer die rechten Zwillinge invertiert sind, sondern, wenn auch selten, manchmal auch ein linker, besser erklären zu können. Als weitere Stütze dafür führt er die Versuche von WARYNSKI und FOŁ an, die beim Hühnerembryo Umkehr der Lage der Eingeweide durch Erhitzen der linken Seite hervorrufen konnten, weil die rechte dann das Übergewicht bekam.



O. MANGOLD (1921) weist mit Recht darauf hin, daß eine Inversion der Intimstruktur des Eies notwendig eine Umkehr aller Organe zur Folge haben muß. Das ist aber selten der Fall, sondern meistens liegt nur ein verschieden starker partieller Situs inversus vor.

Ein dritter Erklärungsversuch wurde durch H. WILHELMI (1921) beigebracht. Nach ihr befinde sich in der linken Hälfte des Embryo an bestimmter Stelle ein Faktor, der die Entwicklung von Herz und Darm in normaler Lage bedinge. Wird dieser Faktor entfernt (bei Zwillingsbildungen komme er in den linken Keimling und fehle damit im rechten), so sei es dem Zufall überlassen, ob normaler Situs oder inverser entstehe. Sie sieht den Beweis darin, daß es ihr gelang, Situs inversus in Tritonkeimlingen durch Herausnahme eines kleinen linken Stückes des Keimdaches der frühen Neurula zu erzeugen. SPEMANN (1922) wendet dagegen, meines Erachtens mit Recht, vor allem zweierlei ein. Erstens kann das Experiment WILHELMIS auch dahin gedeutet werden, daß der Defekt durch die linksseitige Operation der Keime eine Wachstumshemmung dieser Seite (Krümmung) und dadurch den Situs inversus bewirkt habe. Zweitens bereite die Vorstellung, daß der Asymmetriefaktor nur auf eine kleine Stelle der linken Seite lokalisiert sei, gewisse Schwierigkeiten. Viel wahrscheinlicher sei es, daß die Krümmungstendenz den ganzen Querschnitt der Darmanlage umfasse, so daß auch deren rechte Hälfte sie noch besitze, auch wenn sie von der linken getrennt ist. Ein früherer Versuch SPEMANNs und seines Schülers MEYER (1913), bei dem Inversion des Darmes durch Umdrehung eines Stückes der Rückenplatte erzeugt wurde, ist leicht erklärlich durch die Annahme, daß mit der Umkehr der Rückenplatte auch die Intimstruktur des Darmes umgedreht wurde. In den Fällen, wo das mittlere Stück der Rückenplatte ganz entfernt worden war, waren Keimlinge mit normalem Situs entstanden, weil der Defekt symmetrisch war. Würde die Erklärung WILHELMIS zutreffen, so müßte auch in diesem Falle Inversion eingetreten sein, da der Asymmetriefaktor mit dem Stück Rückenplatte entfernt worden war.

P. HOFF (1924) beobachtete eine teilweise Inversion bei zwei Larven von *Bombinator igneus*, deren rechte vordere Beinanlage entfernt oder beschädigt worden war. Die meisten Organe zeigten normale Lage, und nur Milz, Dünndarm mit Gekröse waren verkehrt. Was auf dem späten Stadium des Eingriffes in seiner Lage schon bestimmt war, blieb eben unbeeinflußt. HOFF wirft bei der Auswertung der Versuche die Frage auf, ob die invertierten Larven von SPEMANN und seinen Nachfolgern wirklich spiegelbildlich verkehrt waren oder ob nicht bloß eine Verschiebung in Bezug auf die Medianebene eingetreten war. Von einer echten Inversion könne nur dann gesprochen werden, wenn z. B. die Milz, die normalerweise auf der linken Seite des Magens sich entwickelt, auf die rechte zu liegen komme. Falls die Ergebnisse der Versuche HOFFs keine Zufallsergebnisse bleiben, zeigen sie, daß eine teilweise Inversion durch äußere Einwirkungen auch noch auf sehr späten Stadien möglich ist, so lange offenbar noch irgendwelche Organe in ihrer Lage nicht fixiert sind.

In unseren beiden Fällen handelt es sich jedesmal um unvollkommenen Situs inversus. Als dessen Ursache scheidet die erste Erklärungsgruppe offensichtlich aus. Durch Umkehr der Intimstruktur ist er nicht erzeugt worden.

Beide Male dürfte die Lageumkehr entgegen der normal gerichteten Wachstumsneigung entstanden sein, sei es durch Verdrängung der Nachbarorgane, durch Verwachsung (Darm der Doppelbildung!) oder als Folge abnormer (einseitiger) Entwicklung von in Beziehung stehenden Organen (Venen und Herz bei der Hemmungsmißbildung).

Am klarsten zeigt das die Doppelbildung, deren Schnittbilder deutlich die Zwangsstellung einzelner Organe erkennen lassen. Ich verweise nur auf den Magen und das Duodenum des rechten Individualteils. Beim linken kann sich der Vorderarm, weil er nicht beengt ist, und weil das Duodenum normalerweise schon von links nach rechts verläuft, richtig entwickeln. Beim rechten dagegen wird der Magen durch die Lebermasse nach rechts gedrängt und das Duodenum muß infolge des Zusammenhangs des Dünndarms mit dem des linken Partners nach links hinüberziehen. Daher kommt es auch, warum bei der Doppelbildung der rechte Keimling stärker invertiert erscheint als der linke. Sehr schön läßt sich die zwangsläufige Inversion auch an der Mündung der Vena cava posterior erkennen. Infolge der Verschiebung der Bauchgegend gegenüber der Rücken-gegend, was durch die Druckverhältnisse sich erklärt, mündet beim rechten Keimling die zwar rechts gelegene Vena cava p. in das Sinushorn, während es beim linken Keimling gerade umgekehrt ist.

Nicht so klar liegen die Verhältnisse bei der Hemmungsmißbildung. Hier kann von einer deutlichen Invertierung nur beim Herzen die Rede ein. Der Darm ist durch die Wachstumshemmung so sehr in Mitleidenschaft gezogen worden, daß er seine Lage und Gestalt überhaupt völlig änderte. Von einer Inversion kann man bei ihm nicht sprechen, höchstens bei der Duodenumschleife (s. S. 247). Deren Ausbildung und Lage ist aber unzweifelhaft eine Folge der durch die Wachstumshemmung bedingten Zwangslage und nicht einer spiegelbildlichen Umkehr der inneren Wachstumsrichtung des ganzen Darmes. Für das Herz wurde oben, in Abschnitt II,3, schon festgestellt, daß seine Inversion höchstwahrscheinlich die Folge davon ist, daß nur die linke vordere Hauptvene und die linke Nabelvene mit dem Herzen in Verbindung getreten sind, und daß daher nur das linke Sinushorn sich entfalten konnte und die Vena cava p. auf der linken Seite mündete.

Zusammenfassend können wir über die Invertierung also folgendes feststellen:

1. Bei der Doppelbildung ist der rechte Keimling stärker invertiert (Darm, Gallenblase) als der linke. Den Grund dafür s. o., S. 255. Bei der Hemmungsmißbildung ist das Herz mit der Vena cava p. deutlich, die Duodenumschleife undeutlich invertiert.

2. In den meisten Fällen, z. B. Magen und Duodenum beim rechten Keimling der Doppelbildung, ist nur die Lage zur Mittelebene invers, nicht aber das ganze Organ spiegelbildlich umgedreht. Die ursprünglich rechte Seite des Organs bleibt rechte Seite. Wo bei der Doppelbildung scheinbar auch eine Seitenumkehr stattgefunden hat (Duodenum des rechten Keimlings mit Gallenblase), handelt es sich um nur einfach entwickelte Organe. Die Gallenblase gehört offenbar zum Darm des linken Keimlings, die des rechten wurde nicht entwickelt.

3. Die Invertierung ist nicht auf eine Umkehr der Intimstruktur zurückzuführen, sondern erfolgte gegen die innere normale Wachstumsrichtung zwangsweise, bedingt durch die infolge der Doppelbildung oder Hemmungsmißbildung veränderten Wachstumsverhältnisse der Organe selbst und ihrer Nachbarorgane.

4. Die letzten Ursachen für die teilweise Invertierung sind die äußeren Einwirkungen, die die Doppelbildung und die Mißbildung selbst bewirkten.

#### Erklärung der Abkürzungen.

<i>Aom</i> = Arteria omphalomesenterica	<i>Pa</i> = Pankreas.
<i>Ao</i> = Aorta.	<i>R</i> = Rückenmark.
<i>B</i> = abgeschnittene Beinanlagen.	<i>Sp</i> = Speiseröhre.
<i>Br</i> = Bronchus.	<i>Sv</i> = Sinus venosus.
<i>Chd</i> = Chorda dorsalis.	<i>Vcp</i> = Vena cava posterior.
<i>D</i> = Darm.	<i>vGl</i> = vordere Gliedmaße.
<i>DC</i> = Ductus Cuvieri.	<i>Vhe</i> = Vena hepatis.
<i>Dd</i> = Dünndarm.	<i>Vom</i> = Vena omphalomesenterica.
<i>Go</i> = Gonade.	<i>Vum</i> = Vena umbilicalis.
<i>hGl</i> = hintere Gliedmaße.	<i>d</i> = dextra
<i>Ka</i> = Herzkammer.	<i>s</i> = sinistra
<i>Lc</i> = Hohlvenenlappen der Leber.	<i>Vccr</i> = Vena cardinalis cranialis.
<i>Lh</i> = Leibeshöhle.	<i>Vh</i> = Vorhof des Herzens.
<i>Lw</i> = Leibeswand.	<i>Vp</i> = Vena portae.
<i>Ma</i> = Magen.	<i>Tr</i> = Truncus arteriosus.
	<i>Un</i> = Urniere.

#### Literaturverzeichnis.

- HALPERT, BÉLA, Complete situs inversus of the vena cava superior. *Anat. Rec.* **35**, 38 (1927). — HERTWIG, O., Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere **3** II (Jena 1906). — HOFF, P., Inversion localise des feuillets péritonéaux chez *Bombinator igneus*. *Archives d'Anat.* **3**, 503—524 (1924). — KOETHER, F., Über Duplicitas anterior, posterior und posterior partim cruciata bei Triton. *Arch. Entw.mechan.* **110**, 578—625 (1927). — MANGOLD, O., Situs inversus bei Triton. *Arch. Entw.mechan.* **48**, 505—516 (1921). — RUUD, G., u. H. SPEMANN, Die Entwicklung isolierter dorsaler und lateraler Gastrulähälften von Triton taeniatus und alpestris, ihre Regulation und Postgeneration. *Arch. Entw.mechan.* **52** (1922). — SCHWALBE, E., Die Morphologie der Mißbildungen des Menschen und der Tiere. Jena. — SHAUER, RALPH F., The development of the muscular architecture of the ventricles of the Pigs heart, with a review of the adult heart and a note on two abnormal mammalian hearts. *Anat. Rec.* **39**, 1—35 (1928). — SPEMANN, H., Entwicklungsphysiologische Studien am Triton-Ei. III. *Arch. Entw.mechan.* **16** (1903). — SPEMANN, H., u. H. FALKENBERG, Über asymmetrische Entwicklung und Situs inversus viscerum bei Zwillingen und Doppelbildungen. *Arch. Entw.mechan.* **45**, 371—422 (1919). — WERDT, FELIX v., Zur Kenntnis des Situs inversus und der mit demselben häufig verbundenen Anomalien im Bereich der großen Abdominalvenen. *Arch. mikrosk. Anat.* **95**, 37—60 (1921). — WESSEL, E., Experimentell erzeugte Duplicitas cruciata bei Triton. *Arch. Entw.mechan.* **106** (1926). — WILHELMI, H., Über Transplantationen von Extremitätenanlagen mit Rücksicht auf das Symmetrieproblem. *Arch. Entw.mechan.* **1922**. — Experimentelle Untersuchungen über Situs inversus viscerum. *Arch. Entw.mechan.* **48**, 517—532 (1921).