

# Archiv

für

# Mikroskopische Anatomie

herausgegeben

von

**v. la Valette St. George in Bonn**

und

**W. Waldeyer in Strassburg.**

~~~~~  
Fortsetzung von Max Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie.  
~~~~~

**Achtzehnter Band.**

Mit 24 Tafeln und 6 Holzschnitten.

---

**Bonn,**

Verlag von Max Cohen & Sohn (Fr. Cohen)

1880.

MIR



## Inhalt.

---

	Seite
Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich. Von Dr. Moritz Nussbaum, Privatdocent und Assistent am anatomischen Institut zu Bonn. Hierzu Tafel I—IV . . . . .	1
Zur Histologie der Dipnoër-Schuppen. Von Prof. R. Wiedersheim in Freiburg i. B. Hierzu Tafel V . . . . .	122
Die Picrocarminfärbung und ihre Anwendung auf die Entzündungslehre. Von Prof. E. Neumann in Königsberg i. Pr. Hierzu Tafel VI .	130
Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. II. Theil. Von Walther Flemming, Professor der Anatomie in Kiel. Hierzu Tafel VII, VIII, IX (1, 2, 3) und 5 Holzschnitte . . . .	151
Ueber J. J. Woodward's neueste Mikrophotographien von Amphipleura pellucida und Pleurosigma angulatum. Von C. Janisch, Director der Wilhelmshütte bei Bornum-Seesen. Hierzu Tafel X, XI, XII .	260
Neue Coelenteraten aus dem Golf von Neapel. Von Dr. Conrad Keller in Zürich. Hierzu Tafel XIII und XIV . . . . .	271
Zusatz zu vorstehender Abhandlung von Oscar Schmidt . . . . .	280
Ueber den Bau der Spinalganglien. Von Dr. Bernhard Rawitz. I. Die Struktur der Zellen. (Aus der histologischen Abtheilung des physiologischen Institutes zu Berlin.) Hierzu Tafel XV . . . .	283
Ueber Degeneration und Regeneration zerquetschter Nerven. Von Prof. E. Neumann in Königsberg i. Pr. (Nach in Gemeinschaft mit Dr. G. Dobbert angestellten Untersuchungen.) Hierzu Tafel XVI	302
Historische Notiz das perilymphatische Capillarnetz betreffend. Von Prof. C. Arnstein in Kasan . . . . .	345
Ueber Epithelregeneration und sogenannte freie Kernbildung. Von Walther Flemming, Professor der Anatomie in Kiel . . . .	347
Neue Untersuchungen zur Anatomie der Seitenorgane der Fische. III. Die Seitenorgane der Knochenfische. Von B. Solger in Halle a. d. Saale. Hierzu Tafel XVII . . . . .	364
Zur Geschichte des zusammengesetzten Mikroskops. Von Prof. Heschl in Wien. Hierzu Tafel XVIII . . . . .	391
Eine aufsteigende Acusticuswurzel. Von C. F. W. Roller. (Anatomisches Institut zu Strassburg, Elsass.) Hierzu Tafel XIX . . . .	403

	Seite
Ueber die Epithelzellen des Magens. Von Dr. E. Nagy v. Regéczy. (Aus dem k. ungarischen physiologischen Institut zu Budapest.) Nebst einem Holzschnitt . . . . .	408
Die Cochenille-Carminlösung. Von Dr. Johann Czokor, Adjunkt und Docent am k. k. Thierarznei-Institute zu Wien . . . . .	412
Ueber die Augen einiger Myriapoden. Zugleich eine Entgegnung an Herrn Prof. Dr. V. Graber in Czernowitz. Von Dr. H. Grenacher, Professor der Zool. u. vergl. Anat. in Rostock. Hierzu Tafel XX und XXI . . . . .	415
Ueber die centralen Endigungen des Nervus opticus. Von Dr. J. Stil- ling, Privatdocent der Augenheilkunde a. d. Universität Strassburg. (Anatomisches Institut zu Strassburg, Elsass.) Hierzu Tafel XXII	468
Mittheilung über die Gefässe der Netzhaut der Fische. Von Dr. Gabriel Denissenko (St. Petersburg). Hierzu Figur A auf Tafel XXII . . . . .	480
Ueber das Gehörorgan der Ganoiden. Von Alexander Çisow, Assi- stenten am histologischen Laboratorium der Universität zu Kasan. Hierzu Tafel XXIII und XXIV . . . . .	486

# Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich.

Von

Dr. **Moritz Nussbaum,**

Privatdocent und Assistent am anatomischen Institut zu Bonn.

---

Hierzu Tafel I—IV.

---

Angeregt durch die Arbeiten von la Valette St. George's und gefördert durch sein eifrigstes Interesse entstanden die folgenden Untersuchungen. Sie setzen sich zum Ziele, die Differenzirung des Geschlechts histologisch zu definiren. Man wird demgemäss nur eine Beschreibung des Entwicklungsvorganges, keine experimentelle Prüfung der zahlreichen Hypothesen über die Entstehung des Geschlechts erwarten dürfen. Wir wagen nicht zu erklären warum?, durch welche äusseren und inneren Bedingungen das eine oder das andere Geschlecht sich entwickle; glauben aber über den Ablauf des Vorganges selbst einigen neuen Aufschluss geben zu können.

Was die Form der Darstellung anlangt, so wurde die Einteilung in Kapitel gewählt, um nicht genöthigt zu sein, Zusammengehöriges an verschiedenen Stellen vorzubringen oder Fremdartiges mit einander zu vermischen. Es wird demgemäss im ersten Abschnitt von der Entwicklung der Geschlechtsdrüsen bei den Batrachiern, im zweiten von demselben Vorgange bei den Teleostiern gehandelt werden; ein dritter Abschnitt beschäftigt sich mit den Hüllen der Zeugungsstoffe. Der vierte Abschnitt verbreitet sich über die Regeneration der Geschlechtsproducte; der fünfte Abschnitt betrifft das Wesen der sogenannten Leydig'schen Zwischensubstanz des Hodens und der homologen Bildung im Eierstock. In einem beschliessenden allgemeinen Theile werden die in den vorausgehenden mehr beschreibenden Abschnitten gesammelten

Thatsachen unter einheitliche Gesichtspunkte geordnet und diese mit den frühern über unseren Gegenstand geläufigen Anschauungen verglichen werden. Der letzte Abschnitt wird am meisten der Nachsicht bedürfen, da ich bei der Fülle des zu berücksichtigenden Stoffes kaum hoffen darf, den Gegenstand ausführlich genug oder gar erschöpfend dargestellt zu haben.

Das Material zu meinen Untersuchungen danke ich zum grössten Theil der Liberalität des Herrn von la Valette St. George. Herr Geheimrath von Leydig stellte mir ebenso bereitwillig die Vorräthe seiner Sammlung zur Verfügung. Herr Geheimrath Pflüger wandte mir eine grosse Zahl von Hundeeμβryonen zu. Die Herren DDr. Brock und Colasanti beschenkten mich mit einer Collection von Cephalopoden, die sie für meine Zwecke zu verschiedenen Jahreszeiten eingesammelt hatten.

## I.

### Von der Entwicklung der Geschlechtsdrüsen bei den Batrachiern.

Untersucht man Eier von *Rana fusca*, an denen die Furchung eben abgelaufen ist — also etwa 20 Stunden nach der Zweitheilung —, so findet man ihren Inhalt aus pigmentirten und farblosen Zellen zusammengesetzt. Die farblosen übertreffen die mit schwarzem körnigem Pigment gefüllten Zellen um ein Bedeutendes an Grösse; die kleineren pigmentirten Zellen mit deutlich sichtbarem Kern haben, frisch in Humor aqueus gemessen, einen Durchmesser bis zu  $32\ \mu$ ; die grösseren farblosen bis zu  $45\ \mu$ . Was an den grösseren hellen Furchungszellen uns von hervorragendem Interesse zu sein scheint, ist ihre völlige Ausfüllung mit den charakteristischen Dotterplättchen, die so dicht gelagert und von einer so stark glänzenden Beschaffenheit sind, dass man den Kern der Zelle nicht wahrnehmen kann. Hierdurch unterscheiden sich die Furchungszellen im Ei der *Rana fusca* wesentlich von denen der *Rana esculenta*; wohl sind auch bei *Rana esculenta* im abgefurchten Ei noch alle Zellen theils pigmentirt, theils mit Dotterplättchen angefüllt; allein niemals so sehr, dass man die Kerne der Zellen nicht erkennen könnte. In seinen Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere gibt Remak auf Tafel IX und XI Abbildungen von Furchungszellen der *Rana esculenta*.

Es ist klar, dass eine derartige Beschaffenheit der Zellen, wie sie sich bei *Rana fusca* findet, dann für das Studium der Entwicklung eines Organes von Bedeutung werden kann, wenn aus dem embryonalen Zellenmaterial sich die einzelnen Theile nicht gleichzeitig aufbauen und die Bildungszellen für das betreffende Organ am längsten jenen auffälligen embryonalen Character bewahren. Man wird, durch dies unverkennbare Merkmal unterstützt, mit grosser Sicherheit die Veränderungen dieses wohl abgegrenzten Zellcomplexes verfolgen können. Für die Geschlechtsdrüsen ist dies nun bei *Rana fusca* in befriedigender Weise der Fall.

Mit der fortschreitenden Entwicklung schwinden die Dotterplättchen allmählig aus den Zellen und den sich bildenden Geweben. Man erkennt schon deutlich die Querstreifung der Musculatur, und noch immer steckt in allen Theilen jene Dottersubstanz, deren Plättchen nur langsam einen Einschmelzungsprocess erleiden. Endlich sind alle Theile frei und viele ganz durchsichtig geworden; nur in einem einzigen Complex fadenartig angeordneter, grosser Zellen, median zu den Wolff'schen Gängen und in dem mittleren Drittel der Pleuroperitonealhöhle gelegen persistiren die Dotterplättchen noch. Man bemerkte diesen Zellenhaufen schon früh, wenn die äusseren Kiemen noch bestehen, als etwas Characteristisches; doch wird er erst recht auffällig, wenn er nicht nur durch die Grösse seiner Zellen, sondern auch durch den alleinigen Besitz von Dotterplättchen vor allen übrigen Gebilden des Körpers sich auszeichnet. Das ist etwa um die Zeit der Fall, wenn die ganze Larve 1,4 cm und vom Munde bis zum Ansatz des Schwanzes 5 mm misst. Aus diesen nach Lage und Beschaffenheit ausgezeichneten Zellen geht wie wir später zeigen werden der functionelle Theil der männlichen und weiblichen Geschlechtsdrüse hervor, weshalb ich für sie den Namen „Geschlechtszellen“ vorzuschlagen mir erlaube.

Die Geschlechtszellen sind meist oval und stecken wie gesagt voller Dotterplättchen. Die grössten unter ihnen messen — Längs- und grösster Querdurchmesser — 40 und 35  $\mu$ ; die kleinsten 35 und 24  $\mu$ . Demgemäss bleiben die Zellen an Grösse nicht hinter denjenigen zurück, welche im eben abgefurchten Ei angetroffen werden. Die kleineren gehen durch Theilung aus den grösseren hervor; so verlängert und verbreitert sich die primäre Anlage. In dieser findet sich noch eine andere Art von Zellen,

beim ersten Auftreten hell und klar, sich gleichzeitig mit der Theilung der Geschlechtszellen vermehrend und diese völlig umwachsend. Diese zweite Art von Zellen, die in Allem mit dem zelligen Belag an anderen Stellen der Pleuroperitonealhöhle übereinstimmen, haben Kerne von  $9\ \mu$  Länge und  $4,5\ \mu$  Breite; in jedem Kerne ist ein Kernkörperchen vorhanden.

Die sogleich zu beschreibenden Veränderungen der primären Anlage sind durchaus typische, indem sie in derselben Reihenfolge an einer sehr grossen Zahl von Exemplaren in zwei aufeinander folgenden Jahren beobachtet wurden. Allgemein gültige Angaben über zeitliches Auftreten, sowie präzise Bestimmungen der Beziehungen zum Erscheinen gewisser anderer Anlagen, beispielsweise der Beine, lassen sich jedoch nicht machen. Man muss von Tag zu Tag aus einer reichen Brut mehrere Exemplare untersuchen und wird alsdann die Entwicklung der Organe in der Folge sich abspielen sehen, wie sie unten wird geschildert werden. Zum Beweise wie trüglich äussere Merkmale, führe ich Folgendes an. Im Winter 1877/78 zog ich zwei Bruten getrennt, von denen die eine gut, die andere nur kümmerlich sich nähren konnte. Untersuchte ich nun die gut genährten, deren Hinterbeine schon die Anlage der Zehen zeigten, so fand sich in den Geschlechtsdrüsen dasselbe Stadium wie in den schlecht genährten, obwohl die letzteren nichts weiter als jene weisslichen Höckerchen zur Seite des Afters, die erste nur mit der Loupe sichtbare Anlage der Hinterbeine, aufwiesen. Man kann also nicht mit Sicherheit bestimmen, welcher Zustand der Geschlechtsdrüsen bei diesem oder jenem Entwicklungsgrade der Larve wird gefunden werden; man ist dagegen wohl im Stande anzugeben, welche Veränderung einem bestimmten Zustande voraufgeht oder folgen wird. Zugleich zeigt aber auch der obige Versuch, welche grosse Rolle in der thierischen Oekonomie die Geschlechtsorgane spielen: das Individuum verkümmert wegen mangelnder Ernährung; die Geschlechtsdrüsen entwickeln sich weiter.

Wenn ich nunmehr zur Schilderung der Entwicklungsvorgänge in der Anlage der Geschlechtsdrüsen zurückkehrend dennoch auf den gleichzeitigen Entwicklungsgrad anderer Organe Rücksicht nehmen werde, so möge dies darin seine Begründung finden, dass diese relativen Beziehungen immerhin einen annähernden Anhaltspunkt gewähren. Könnten wir die Bedingungen so

genau beherrschen wie beim bebrüteten Hühnchen, so würde ihnen allerdings ein grösseres Gewicht beizulegen sein.

Laich von *Rana fusca*, am 4. April in ein frei gelegenes Bassin abgesetzt, war bis zum 2. Mai soweit entwickelt, dass die ausgeschlüpften Larven bei 1,4 cm Gesamtlänge eine Rumpflänge von 5 mm besaßen. Die Geschlechtsdrüsenanlage war 0,65 mm lang und  $50 \mu$  breit, die Geschlechtszellen voll von Dotterplättchen,  $40 : 35 \mu$  bis zu  $35 : 24 \mu$  gross und von hellen Peritonealzellen umgrenzt. Neben den von den bedeutend kleineren Peritonealzellen völlig umgebenen ungetheilten Geschlechtszellen fanden sich manche grössere in Theilung begriffene der Art, dass sich in die Einschnürungsstellen die Peritonealzellen eindrängten, so dass die Annahme berechtigt ist, es theilen sich die grossen Geschlechtszellen und werden alsdann durch das gleichzeitige Wachsthum der Peritonealzellen auseinandergedrängt. Dementsprechend mass die Anlage bei Exemplaren derselben Brut 8 Tage später 0,7 mm in der Länge  $60 \mu$  in der Breite, die Geschlechtszellen der überwiegenden Mehrzahl nach nur noch  $35 : 24 \mu$ . Mit diesem Vermehrungsprocess geht der Schwund der Dotterplättchen Hand in Hand. Dies geschieht allmählig: es ist gleichsam ein Einschmelzen der Plättchen, die nach und nach an Zahl und Grösse abnehmen. An einigen Stellen liegen noch völlig mit den Dotterelementen vollgepfropfte Zellen, daneben andere, wo schon einige der Plättchen kleiner geworden sind; bis immer mehr und mehr das Protoplasma, der Kern und sein grosses Kernkörperchen frei und deutlich zu Tage treten, und schliesslich die ganze Dottermasse aus den Zellen geschwunden ist.

Die Umwandlung geschieht bei *Rana fusca* so regelmässig, dass kein Zweifel darüber sein kann, wie sehr die Peritonealzellen von den Geschlechtszellen verschieden sind. Man wird wohl kaum daran denken, dass sie durch Abspaltung von den grossen, so lange noch mit den Dotterelementen ganz und gar erfüllten Geschlechtszellen entstanden seien; wir werden die Unabhängigkeit dieser beiden Elemente bei der Forelle noch deutlicher demonstrieren können. Bei *Rana esculenta* liegen dagegen die Verhältnisse weit ungünstiger, indem die Dotterelemente auch aus den Geschlechtszellen schon früh schwinden; diese also nicht zu einer bestimmten Zeit die ausschliesslich den embryonalen Character tragenden Theile der Larve sind. Man sieht vielmehr schon ganz

freie Geschlechtszellen, während noch die Muskeln und die Zellen der Wolff'schen Gänge mit Dotterplättchen angefüllt sind, so dass sich hier nicht mit derselben Sicherheit wie bei *Rana fusca* die Verschiedenheit der Peritonealepithelien von den Geschlechtszellen und die continuirliche und ausschliessliche Entwicklung des functionellen Theiles beider Geschlechtsdrüsen aus den primären Geschlechtszellen darthun lässt.

Verweilen wir also noch vorläufig bei der Entwicklung der Geschlechtsorgane von *Rana fusca*.

Wir constatirten vorher, dass in der Geschlechtsdrüsenanlage zweierlei Zellen zu unterscheiden seien, von denen beide einen Vermehrungsprocess durchmachen und wo dann schliesslich die eine Art der Zellen „Geschlechtszellen“ durch die andere Art „Peritonealzellen“ auseinandergedrängt und umhüllt werde. Die continuirliche Grössenabnahme der Geschlechtszellen, deren Grösse aber beständig die umgebenden Peritonealzellen um Vieles übertraf, ihre gleichzeitige Vermehrung ohne dass eine einzige unter ihnen aufgetreten wäre, in der die Dottersubstanz fehlte, während die Peritonealzellen schon frühzeitig frei von Dotterplättchen sich zeigten, dies Alles lieferte einen unzweideutigen Beweis dafür, dass kein Uebergang von Peritonealzellen zu Geschlechtszellen denkbar sei. Ein solcher Uebergang könnte ja nur in der Weise vor sich gehen, dass gewisse Peritonealzellen sich vergrösserten; da aber die Peritonealzellen frei von Dotterplättchen, so müssten die muthmasslich vergrösserten ebenfalls frei von Dotterplättchen sein, was aber durch keine Beobachtungsthatsache gestützt wird.

Wenn nun gegen Ende Mai die Anlage der Hinterbeine bei Betrachtung mit der Loupe deutlicher hervortritt und die Larven vom Kopf bis zum Schwanzende eine Grösse von 2,3 cm erreicht haben tritt ein Vermehrungsprocess der bis dahin von Dotterplättchen befreiten Geschlechtszellen ein, der sich in einem Punkte von dem vorher gehenden wesentlich unterscheidet. Bis dahin wurde, soweit sich dies überhaupt mit Sicherheit angeben lässt, jedes Theilproduct der Geschlechtszellen von den Peritonealzellen wie von einer Kapsel eingehüllt; von nun an findet eine Theilung der Geschlechtszellen statt, derart, dass die neugebildeten Zellen für eine lange Zeit innerhalb der sich dehnenden und von peritonealen Zellen gebildeten Kapsel zusammenliegen bleiben und in der Kapsel eine Reihe von Veränderungen durchlaufen. In Fig. 4 und 5 Tafel I sind beginnende Kern-



theilungen der Geschlechtszellen nach einem Alkoholpräparat dargestellt. Es wurden absichtlich aus dem zerzupften Schnitt solche Zellen als Vorlage für die Zeichnungen benutzt, an denen die äussere Hülle eingerissen und namentlich in Fig. 5 mit ihren Kernen *h* zu erkennen ist. An frischen Zerzupfungspräparaten Fig. 7, gewonnen vom eben getödteten Thier und entweder in Humor aqueus erwachsener Frösche oder ganz farblosem Jodserum untersucht ist die Hülle mit ihren Kernen nicht zu erkennen. Ueberhaupt haben die einzelnen Bestandtheile der Zellen in frischem überlebendem Zustande ein so gleichartiges Lichtbrechungsvermögen, dass man erst nach einiger Zeit den Zellkern und noch später das Kernkörperchen wahrnimmt. In Fig. 6 und 8 sind mehrfache Theilungen der primären Geschlechtszellen nach frischen Präparaten gezeichnet. Fig. 9, 10, 11 und 12 stellen gleich alte Theilungsstadien, in absolutem Alkohol gehärtet dar. Durch den absoluten Alkohol wird vorwiegend das Zellprotoplasma getrübt, das am frischen Präparat ganz homogen erscheint; indem sich dieses nun gleichzeitig etwas contrahirt, lässt es die umgebende Hülle mit ihren Kernen deutlich hervortreten (vergl. Fig. 9, 10, 11 und 12). Einige Tage später werden auch die Kerne der Zellen in den Kapseln an frischen Präparaten granulirt; die Granulirung nimmt mehr und mehr zu und wenn man nun einem frischen Präparat absoluten Alkohol zusetzt, so schrumpfen die Kerne und nehmen die in Fig. 14 wiedergegebene grobgranulirte Configuration an <sup>1)</sup>. Zugleich ist nicht zu verkennen, dass im Zellprotoplasma weniger grob gerinnende Substanz mehr vorhanden ist; der Zellenleib sieht wie leer aus.

Fig. 13 und 14 (Alkoholpräparate) stellen nur einen kleineren Theil einer ganzen Kapsel mit ihrem Inhalt dar; doch lässt sich aus Figur 14 durch Vervollständigung der Umgrenzungslinie

---

1) Bei Tritonen tritt in diesem Stadium eine netzartige Anordnung der festen Kernbestandtheile ein, wie sie im Verlauf der Zelltheilung bisher an vielen Objecten beobachtet wurde. Bei *Rana fusca* ist das Phaenomen nicht deutlich; von *Rana esculenta* findet sich ein solcher Kern in Fig. 93 dargestellt.

Man vergleiche die Untersuchungen Flemming's (Dieses Archiv Bd. XVI pag. 302, Tafel XV—XVIII) und die ebendasselbst gegebene literarische Uebersicht, zu der mir die Bemerkung gestattet sei, dass Leydig im Jahre 1864 (vom Bau des thierischen Körpers pag. 14), also vor Fromann, eine balkenartige Structur in Kernen des Unterhautbindegewebes von Tritonenlarven beschrieben hat.

zu einem Kreise die Grösse einer solchen Kapsel construiren. In Figur 14 hatten alle Zellen den gleichen, eben beschriebenen Habitus. In Figur 13 ist bei x eine Zelle noch nicht soweit vorgeschritten, indem sie noch den Character des in Fig. 12 wiedergegebenen, der Zeit nach voraufgehenden Stadiums trägt. Die Hülle mit ihren Kernen bei h ist in beiden Fällen deutlich zu erkennen; sie leitet sich, wie hier nochmals wiederholt sein mag, von den Peritonealzellen ab. An Grösse sind die in den Kapseln vereinigten Theilstücke der primären Geschlechtszellen alle gleich, ihre Kerne sind in frischem Zustande rundlich, im Durchmesser  $9,6 \mu$  bis  $10 \mu$  gross. Die Kerne der Hülle sind von länglich eiförmiger Gestalt  $8 \mu$  lang und  $4 \mu$  breit.

Inzwischen haben sich die Hinterbeine der Larve deutlich entwickelt und gegliedert. An den Kernen der in den kugligen oder länglichen Kapseln eingeschlossenen Theilstücke der primären Geschlechtszellen geht nun eine eigenthümliche Wandlung vor sich, wie sie von la Valette St. George vor einiger Zeit schon von den Spermato gonien, den Samennutterzellen in den Hodenschläuchen erwachsener Thiere geschildert hat. Man darf vermuthen, dass jene bei von la Valette St. George „trauben- oder maulbeerförmig“ genannte Theilung des Kernes in den functionellen Theilen der Geschlechtsdrüsen ungemein weit verbreitet vorkommt, da sie von unserem Autor nicht allein bei Amphibien (cf. Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. XII, Tafel 34 Fig. 8; Tafel 35 Figg. 35, 36<sup>a</sup>, 42, 43, 44 und anderen) als regelmässig vorkommendes Stadium in der Entwicklung der Samenfäden abgebildet, sondern auch (Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. XV, Tafel 19, Figur 133) gelegentlich beim Menschen und (l. c. Tafel 17 Fig. 80) der Ratte aufgefunden wurde. Wir werden nun zeigen können, dass dieselbe Veränderung nicht allein in den allerfrühesten Entwicklungsstadien der Geschlechtsdrüsen beider Geschlechter, sondern auch bei der Neubildung der männlichen und weiblichen Geschlechtsproducte erwachsener Amphibien eine grosse Rolle spielt. In den Hoden von Reptilien, Fischen und Cephalopoden haben sich zuweilen ähnliche Formen nachweisen lassen, unter dem Eierstocksepithel des Hundes habe ich öfter Derartiges beobachtet.

Während die bis hierher geschilderten Veränderungen in den Geschlechtsdrüsen der Amphibien sich für die Untersuchung in vortheilhaftester Weise bei *Rana fusca* abspielten, indem die An-

lage sich durchaus gleichmässig entwickelte, dürfte sich für die Untersuchung des maulbeerförmigen Kernstadiums am meisten das vordere Ende der Geschlechtsdrüsenanlage von *Bufo cinereus* empfehlen. Hier sind alle in einer Kapsel enthaltenen Zellen in demselben Stadium; nur einige haben noch den grobgranulirten Kern wie in Figur 14. Die meisten Zellen zeigen jenen traubenförmig oder maulbeerförmig zerklüfteten Kern, wie es aus einem feinen in Alkohol erhärteten Schnitt in Fig. 17a dargestellt ist. Auch jetzt noch ist das Protoplasma der Zellen nur wenig getrübt; aber auch die Kerne sind heller geworden, genau so wie sie von la Valette St. George in überaus getreuer Weise vom „Hodeneierstock“ des erwachsenen Thieres dargestellt hat. Es scheint, dass die Zellen sich stark mit Wasser imbibirt haben, und dass daher sich ihr geblähter Zustand erklären liesse. Denn wenn man die Geschlechtsdrüsenanlage nur mit einem kleinen zugehörigen Theile des Rumpfes in den absoluten Alkohol einlegt, so sind namentlich an den peripheren Schichten des Organes, wo der Alkohol energisch einwirken konnte, die Grenzen der einzelnen Zellen verwischt. Man erhält alsdann Bilder wie in Fig. 17 b. Die Kapsel hat sich weit von dem Inhalt zurückgezogen, und scheinbar regellos liegen in dem Centrum, von einem kleinen Hof körnig geronnenen Protoplasmas umgeben, die Kerne. Hat man dagegen die ganze Larve, die um diese Zeit schon die Hinterbeine besitzt, lebend in Alkohol gebracht und untersucht nach 4 bis 5 Stunden, so ist die Wasserentziehung in den Geschlechtsdrüsen keine so energische und man kann ganz wohl die Grenzen der Zellen und die eigenthümliche Configuration der Kerne erkennen. Im frischen Zustande ist es schwer Zellgrenzen aufzufinden; es ist dagegen leicht die maulbeerförmigen Kerne zu isoliren. Von der Grösse der Kapseln möge Fig. 16 aus dem unteren Abschnitt der Geschlechtsdrüsenanlage von *Bufo cin.* nach einem Alkoholpräparat mit der Camera lucida bei Zeiss CC, Oc. III gezeichnet eine Vorstellung geben. Dieselben sind meist länglich und stossen durch wenig Zwischensubstanz von einander getrennt, dicht an einander. Figur 17a ist bei Zeiss F, Oc. I gezeichnet; der Schnitt hat das in Alkohol gehärtete Präparat so getroffen, dass nur eine kleine Scheibe einer grösseren Kapsel zur Darstellung kam. So liegen nun die Zellen mit den vielfach eingekerbten Kernen ohne Zwischenlagerung anderer Elemente in ihren Hüllen, und dasselbe lässt sich von den Geschlechts-

drüsenanlagen anderer Batrachier aussagen. In der Geschlechtsdrüsenanlage aller Larven von *Rana fusca* und *esculenta*, *Pelobates fuscus*, *Alytes obstetricans*, auch in dem eigentlichen, unteren Geschlechtsdrüsentheil von Bufonen liegen in den Kapseln von Exemplaren mit deutlich gegliederten Hinterbeinen nur die bisher beschriebenen Formen, allerdings meist aus den in Figg. 12, 14, 17 a dargestellten gemischt.

Aber es ist sicher, dass an allen diesen Objecten die maulbeerförmige Kerntheilung in allen Zellen Platz greift; nur ist die Umbildung keine so gleichzeitige als im vorderen verdickten Ende der Geschlechtsdrüsenanlage von *Bufo cinereus*. *Bombinator igneus* habe ich im Larvenzustande nicht untersuchen können; doch glaube ich behaupten zu dürfen, dass auch bei diesem Thier sich Aehnliches finden wird. Man wird diesen Schluss nicht zu gewagt finden, wenn man bedenkt, dass von la Valette St. George im Hoden erwachsener Bombinatoren dieselben Bildungen gefunden hat, und sich nunmehr herausgestellt hat, dass diese so überaus charakteristische Kerntheilung bei allen den übrigen Larven wiedergefunden wurde, wo sie im erwachsenen Thier bis jetzt im Hoden bekannt geworden war.

Die maulbeerförmige Kerntheilung leitet nun eine höchst wichtige Veränderung in den Geschlechtsdrüsen ein. Wie man aus den mitgetheilten Figuren leicht ersehen kann, sind die einzelnen Theilstücke klein und bleiben es auch zum grössten Theil. Nur ein einziger Kern vergrössert sich und wird dadurch zu einer Vorstufe der männlichen oder weiblichen Zeugungskeime; die übrigen Kerne treten an die Peripherie und erzeugen auf diese Weise eine epitheliale Hülle der Keimzelle, welche beim Ei schon lange den Namen Follikelepithel führt; bei der Ursamenzelle, der „Spermatogonie“, dagegen von von la Valette St. George „Follikelhaut“ genannt worden ist. Das Protoplasma der Zelle folgt nicht sogleich dem sich gleichsam überstürzenden Theilungsvorgang des Kernes; es theilt sich erst später, wie dies ja auch bei der gewöhnlichen Zweitheilung von Zellen zu geschehen pflegt. Nur ist bei der maulbeerförmigen Kerntheilung der Vorgang kein so augenfälliger, da bei dem vollständigen Auseinanderweichen der Kerntheilstücke jeder neue Kern nur mit einem winzigen Protoplasma-mantel bedacht wird (vergl. von la Valette St. George, *Archiv für mikroskopische Anatomie*, Bd. XII pag. 802).

Wir sind hier an einem Punkte angelangt, die Bildung des epithelialen Ueberzuges der Keimzellen betreffend, welcher eine eingehende Besprechung und Kritik verlangte. Doch bitte ich vorläufig mit mir die weitere Entwicklung zu verfolgen, um später bei der Betrachtung der Verhältnisse im erwachsenen Thier darauf einzugehen.

Bisher war die Anlage der Geschlechtsdrüsen ganz indifferent; bei allen untersuchten Larven fanden sich dieselben Zustände, die sich somit als die ersten Entwicklungsstufen der männlichen oder weiblichen Keimdrüse präsentiren. Von nun an bleibt es nicht bei dieser anfänglichen Gleichförmigkeit; jedes der beiden Geschlechter hat einen nun folgenden, specifisch männlichen oder weiblichen Entwicklungsmodus, der auch später bei der Neubildung von Geschlechtsstoffen derselbe bleibt. Doch gehen auch im erwachsenen Thier wie in der Larve den specifischen Entwicklungsstufen wiederum indifferente, beiden Geschlechtern gemeinsame Stadien voraus.

Betrachten wir zuerst die weitere Entwicklung der indifferenten Anlage zu einer weiblichen Keimdrüse, so empfiehlt sich hierzu, wie für die direct vorausgehenden Umformungsprocesse, am Meisten das vordere Ende der Geschlechtsdrüsenanlage von *Bufo cinereus*.

Ueber dieses Organ hat von Wittich (Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie Bd. IV pag. 158) schon ausführlicher berichtet, indem er sagt, dass „jener obere Theil sich schon äusserst frühzeitig zu einer vollkommen weiblichen Geschlechtsdrüse bei allen Larven entwickelt. Schon in sehr frühen Zeiten finden wir sowohl bei den sich zu Männchen, wie bei den sich zu Weibchen ausbildenden Thieren in dieser vorderen Anschwellung mit Dottermasse und Eikapseln umgebene Keimbläschen mit ihren Flecken.“ Die einzelnen Details des Entwicklungsmodus wurden von Wittich nicht in den Kreis der Beobachtungen hineingezogen. Bei erwachsenen Männchen wurde das Organ zuerst von Jacobson<sup>1)</sup> als rudimentärer Eierstock, an der Spitze des Hodens gelegen, beschrieben

---

1) Jacobson: Det kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Naturvidenskabelige og matematiske Afhandlinger. Tredie Deel 1828 (nach v. Wittich citirt).

und späterhin von Bidder<sup>1)</sup>, von Wittich<sup>2)</sup>, Leydig<sup>3)</sup>, von la Valette St. George<sup>4)</sup> und Spengel<sup>5)</sup> genauer untersucht; von Wittich und Spengel wiesen sein Vorkommen auch bei erwachsenen Weibchen nach. Der Inhalt dieses rudimentären Eierstocks oder „Hodeneierstocks“ besteht aus Eiern, die nicht zur vollständigen Entwicklung gelangen. Wer einwenden wollte, dass dieses immerhin zweifelhafte Organ nicht zum Studium der Eientwicklung benutzt werden dürfe, möge berücksichtigen, dass die wahren Eier nach demselben Gesetz und genau in derselben Weise wie diese in einen Follikel eingeschlossenen, Dotter und Membrana granulosa aufweisenden Gebilde sich entwickeln. Nur ist es an anderen Stellen schwieriger den Process zu verfolgen, weil die Entwicklung nicht so gleichmässig und auch die Beschaffung des Materials schwieriger ist, indem der vordere Abschnitt der Krötengeschlechtsdrüsen weit eher zur Entwicklung kommt als die eigentlichen Geschlechtsdrüsen. Was von la Valette St. George (Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. XII pag. 808) vom Organ des erwachsenen Thieres gesagt hat, unterschreibe ich für die Bildungsstadien in der Larve.

Wir betrachten also wiederum die Entwicklung des rudimentären Ovarium bei Krötenlarven mit deutlich gegliederten Hinterbeinen. Einige Tage nach der maulbeerförmigen Kerntheilung der Zellen in den Kapseln beginnt wie gesagt eine Vergrösserung eines Kerntheilstückes und ein rapides Wachstum des zugehörigen Protoplasmas, während die übrigen aus der Theilung hervorgehenden Kerne klein bleiben und, an die Peripherie der von nun an Keimzelle zu nennenden mittleren Zelle rückend, mit ihrem

1) Bidder: Vergleichende anatomische und histologische Untersuchungen über die männlichen Geschlechts- und Harnwerkzeuge der nackten Amphibien; Dorpat 1846.

2) von Wittich: Beiträge zur morphologischen und histologischen Entwicklung der Harn- und Geschlechtswerkzeuge der nackten Amphibien. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie 1853 pag. 125.

3) F. Leydig, Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien, Berlin 1853.

4) von la Valette St. George: Ueber die Genese der Samenkörper 4. Mittheilung; Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. XII, pag. 797.

5) J. W. Spengel: Das Urogenitalsystem der Amphibien. I. Theil. Der anatomische Bau des Urogenitalsystems; Arbeiten aus dem zoologisch-zootomischen Institut in Würzburg. III. Bd., pag. 1.

erstarrenden Protoplasma eine epitheliale Hülle um die Keimzelle bilden. Die äussere, von uns Kapsel genannte und von den Peritonealzellen abgeleitete Umhüllung, schliesst sackartig eine grosse Zahl von Keimzellen mit dem zugehörigen Follikelepithel ein. Die Keimzellen wachsen; der Kern, den wir von nun an Keimbläschen nennen wollen, erhält mehrere Keimflecke, die sich in der Folge noch vermehren. Das Protoplasma des Eies, denn dieses ist im vorliegenden Falle die sogenannte Keimzelle, wird immer mehr und mehr von Körnchen getrübt: es bildet sich der Dotter. Nicht in allen Eizellen ist nur ein einziges Keimbläschen enthalten; man findet zuweilen zwei bis drei darin. Mit dem Wachsthum der Eizellen geht nun ein Vorgang Hand in Hand, den zuerst Pflüger in seinem grossen Werke: Ueber die Eierstöcke der Säugethiere und des Menschen, beschrieben hat. Von der Kapsel schieben sich feine Fortsätze zwischen die im Inneren gelegenen, von ihrem Follikelepithel schon umhüllten Eizellen vor und trennen diese von einander; so dass noch bevor die Vorderbeine der Larven deutlich sichtbar geworden sind, jedes Ei von einer bindegewebigen Hülle, die nun auch vascularisirt wird, umschlossen ist. In Figur 18 ist ein Stadium dargestellt, wo noch eine gemeinsame Kapsel die schon vom Follikelepithel umgebenen Eizellen einschliesst. Figur 19 gibt ein Bild von einem Ei mit mehreren Keimbläschen; Figur 20 von zwei Eiern in einer Follikelmembran eingeschlossen. Figur 21 und 22 stellen Eier dar aus der gemeinsamen Kapsel mit dem zugehörigen Follikelepithel isolirt. Das Vorkommen von solchen Eiern gleichzeitig mit den in Figur 19 wiedergegebenen macht es wahrscheinlich, dass noch Theilungen von Eiern vorkommen, die schon mit einem Kranz von Follikelepithelien versehen sind, und dass die aus der Theilung hervorgehenden definitiven Eier dann entweder, wie es die Regel ist, vollständig durch die später hinzukommende Follikelmembran isolirt werden, oder, wie es bei Figur 20 der Fall, in einem Follikel vereint liegen bleiben. Es ist aber auch nicht ausgeschlossen, dass von vornherein getrennte Eier von einer gemeinschaftlichen Follikelmembran umgeben werden. Jedenfalls ist es nicht gar zu selten, dass bei erwachsenen Thieren zwei und mehr Eier in einem Follikel angetroffen werden.

Selbstverständlich finden sich im Laufe der fortschreitenden Entwicklung neben ausgebildeten Eiern auch noch Entwicklungs-

stadien derselben. Dies gilt in weit höherem Maasse von den eigentlichen Eierstöcken der Batrachier als von dem rudimentären Ovarium der Kröten. Stets liegen die jüngeren Stadien der Oberfläche näher, so dass das von Pflüger aufgestellte Gesetz über das Fortschreiten der Eientwicklung von der Peripherie gegen das Centrum zu auch bei den Batrachiern bestätigt wird. Die Erkennung der Entwicklungsstadien als solcher ist aber nicht schwierig, weil vom ersten Beginn der Bildung bis zum Aufhören der Zeugungsthätigkeit, abgesehen vom ersten Stadium — der embryonalen Zelle —, sich für die Neubildung von Eiern stets derselbe oben beschriebene Bildungsmodus wiederholt. Wir werden weiter unten zeigen können, dass die einzelnen Stadien der Entwicklung bei zeugungsfähigen Amphibien sogar streng auf die einzelnen Jahreszeiten vertheilt sind und dabei die Reihenfolge einhalten, in der die Entwicklungsstadien der ersten Eier nach einander auftraten.

Hiermit will ich vorläufig die Bildungsgeschichte des Eies bei den Anuren abschliessen, und indem ich die Bildung des Follikelepithels und die von Goette entwickelte Lehre von der Entstehung des Eies durch Verschmelzung mehrerer Zellen einer eingehenden Besprechung im allgemeinen Theil aufbewahre, mit wenigen Worten die wesentlichsten Resultate der Untersuchung zusammenstellen.

Die Eier der Batrachier bilden sich aus einer beschränkten Anzahl embryonaler Zellen — Geschlechtszellen —, deren Derivate nach vielfachen Theilungen und Veränderungen ihres Aussehens in grossen Säcken beisammen liegen und von denen jedes mindestens zu einem Ei mit dem zugehörigen Follikelepithel sich ausbildet. Die Sonderung der Amphibieneier in einzelne Follikel geschieht durch die Wucherung jener vorhin erwähnten Säcke, deren Zellen sich von dem Peritonealepithel ableiten.

Für die Schilderung des Entwicklungsganges in der Geschlechtsdrüsenanlage, der zur Ausbildung von Hoden führen wird, haben wir auf das in Figur 17a dargestellte Stadium zurückzugehen. Alle früheren Stadien, dieses eingeschlossen, sind eben beiden Geschlechtern gemeinsam. Von dem Zustande der maulbeerförmigen Kerntheilung der zu grösseren Gruppen vereinigten und wie gesagt von Kapseln umschlossenen Zellen geht die Anlage direct in den functionellen Theil der männlichen Geschlechtsdrüse dadurch über, dass wiederum, wie beim Ei, ein Theilstück des maulbeer-



förmigen Kernes im Wachsthum den übrigen vorausseilt und ebenso von einer grösseren Menge Protoplasma umgeben wird. Die übrigen Kerntheilstücke bleiben klein und bilden die Follikelhaut, indem sie sich epithelartig um die mittlere Zelle, die Spermato gonie, gruppiren. Die Spermato gonien haben ein beschränkteres Wachsthum als das Ei.

Die definitive Gestaltung der männlichen Drüse hängt nun noch von zwei Bildungsvorgängen ab. Erstens werden die grossen Kapseln durch arkadenartige Einstülpungen von der Aussenfläche her in kleinere Abtheilungen zerlegt, welche zu Hodenampullen oder Hodenschläuchen werden. Während nämlich im Stadium der maulbeerförmigen Kerntheilung die Kapseln gross und rundlich oder länglich sind, lassen sich aus den Hoden junger, zu Anfang August eingefangener Männchen von *Rana fusca* die von der Schnautze bis zu den Zehen der ausgestreckten Hinterbeine 5,3 cm, von der Schnautze bis zum After 2 cm messen, durch zweistündige Maceration in officineller Salzsäure vielfach eingebuchtete Gebilde auch wohl schon einzelne kleine Schläuche isoliren; erst nach und nach entstehen dann durch weitergehende Spaltung die isolirt verlaufenden Hodenkanäle. Man vergleiche hierzu Figg. 88 und 89 von einem viermonatlichen *Pelobates fuscus*.

Der zweite hier zu berücksichtigende Vorgang betrifft die Herstellung einer Verbindung zwischen Hoden und dem Geschlechtstheile der Urniere. Es unterliegt heute wohl keinem Zweifel mehr, dass sowohl Hoden als Eierstock mit dem vorderen Ende der Urniere oder dem Wolff'schen Körper in Verbindung treten. Entwicklungsgeschichtlich hat dies für die Vögel Waldeyer festgestellt; für Rochen und Haie Semper, für die Reptilien Braun; für die Säugethiere in jüngster Zeit Kölliker. Bei den Amphibien bedarf es des entwicklungsgeschichtlichen Nachweises nicht, da bei den meisten Species mit Leichtigkeit im erwachsenen Thiere die Communication der Hodenausführungsgänge mit den Canälen der Urniere nachgewiesen werden kann. Bei den Amphibien bleiben nämlich, wie dies Spengel im Anschluss an Bidder und Hyrtl nachgewiesen, in der Regel die Malpighischen Knäuel der vom Samen zu passirenden Harnkanäle bestehen. Beim Frosch sollen im erwachsenen Thier in den zum Nebenhoden oder besser gesagt zum Geschlechtstheile der Urniere umgewandelten Harnkanälen die Glomeruli nicht mehr nachgewiesen werden können.

Doch gelang es mir vor einiger Zeit an *Rana esculenta* zu zeigen, (Sitzungsbericht der Niederrheinischen Gesellschaft vom 19. Nov. 1877) dass auch bei erwachsenen Fröschen die Glomeruli in den samenableitenden Harnkanälen erhalten bleiben können. Die von mir zur Untersuchung benutzten Frösche waren von Köpenik bezogen. Ich führe dieses an, weil ich keinen Grund habe an der Richtigkeit der Darstellung Spengel's zu zweifeln; wohl aber daran denken möchte, dass unter den als *Rana esculenta* bezeichneten Fröschen immerhin Varietäten vorkommen, von denen die eine, wie die übrigen Amphibien, in den samenabführenden Harnkanälen die Malpighi'schen Knäuel zeitlebens behält, die andere sie aber, wie die Reptilien und Säugethiere schon früh verliert. Die von mir untersuchten Frösche waren geschlechtsreif, da ohne jeden Druck auf die Hoden die Samenfäden in die Niere abgesetzt worden waren. In Figur 92 ist die Verbindung eines vom Bidder'schen Längscanale abtretenden Samenganges mit einer Bowman'schen Kapsel nach einem in absolutem Alkohol gehärteten Präparat dargestellt. Wie man sieht, fehlt in der mit Samenfäden erfüllten Kapsel der Glomerulus nicht; und ich will hinzufügen, dass ich in allen Abschnitten der betreffenden Harnkanäle Samenfäden gefunden habe. Zwischen den Harnkanälen waren keine Samenfäden gelegen.

Somit wäre für die Plagiostomen, Amphibien, Reptilien und Säugethiere der Weg genau bekannt, der vom Hoden zum Wolff'schen Gange oder Vas deferens führt. Die Verbindung wird durch die vorderen Urnierenkanäle hergestellt, die verschieden an Zahl bei den einzelnen Species, im Laufe der individuellen Entwicklung mehr oder weniger verändert werden. Bei den weniger hoch organisirten Classen bleiben die Glomeruli zeitlebens erhalten, so dass die Einmündung der Vasa efferentia des Hodens in die Bowman'sche Kapsel der vorderen Urnierenkanäle zu jeder Zeit demonstrirt werden kann. Ein mustergültiges Object ist das Mesorchium und der vordere Theil der Urniere bei den Tritonen. Zur Zeit der Brunst kann man die Samenkörper von den Vasa efferentia des Hodens durch die isolirten vorderen Urnierenkanäle bis zum Harnsamenleiter hin verfolgen. In einem Falle fand ich die sieben vorderen gänzlich von einander getrennten Urnierenkanäle von der Bowman'schen Kapsel bis zur Einmündung in den Harnsamenleiter mit Spermatozoen gefüllt. Diese vorderen Harnkanäle haben

jeder einen Glomerulus; nur die Wimpertrichter, die bei jungen Thieren und bei den Weibchen auch im vorderen Theile der Urniere in den Hals der Harnkanäle einmünden, waren obliterirt und, wie dies Spengel richtig dargestellt hat, auf winzige Reste eingeschrumpft.

Bei den höheren Thierclassen gehen die Glomeruli der Urniere nach kurzem Bestand im Embryo schon zu Grunde; die umgewandelten vorderen Urnierenkanäle bilden den compacten Nebenhoden, an dem die frühere Organisation von Harnkanälen nicht mehr erkannt werden kann. Interessant ist es, dass bei den Amphibien Uebergänge zwischen diesen extremen Formen sich finden.

Mit dieser Kenntniss ist jedoch die Frage nach der Entstehung der Verbindung zwischen Hoden und Urniere noch keineswegs erledigt; die Frage hat sich vielmehr nach einer ganz anderen Seite zugespitzt. Bekanntlich war Waldeyer geneigt, die ganze Hodenanlage vom Wolff'schen Gange abzuleiten. Während aber der Vorgang der Hodenentwicklung beim Huhn in seinen Einzelheiten noch nicht bekannt ist und die von Waldeyer ausgesprochene Ansicht nach dem vorliegenden Beobachtungsmaterial nur die wahrscheinlichste war, hat in neuerer Zeit Semper durch ausgedehnte Beobachtungen bei Rochen und Haien die Entwicklung der männlichen Geschlechtsdrüse dahin präcisirt, dass die Hodenkanäle<sup>1)</sup> in zwei ihrer Bedeutung und Abstammung nach verschiedene Abschnitte, in einen functionellen und einen ableitenden Theil zu trennen seien.

In seinem Werk: Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für das der übrigen Wirbelthiere (Arbeiten aus dem zoologisch-zootomischen Institut zu Würzburg Bd. II pag. 362) sagt Semper: „Die männliche Keimdrüse der Plagiostomen entsteht durch die Verwachsung zweier verschiedener Theile des indifferenten Embryo's. Einerseits findet eine dem Vorgang beim Weibchen analoge Veränderung und Einwanderung der Zellen des Keimepithels in das Stroma der Hodenfalte statt; andererseits bildet sich durch Verwachsung und Auswachsen der Segmentgänge in die Basis und nachher bis in die Spitze der embryonalen Keimfalte hinein das Hodennetz aus, welches nur als fortleitendes Canal-

1) Das Wort Hodenkanal ist hier ganz allgemein gebraucht; es haben bekanntlich die functionellen Theile der Hoden die verschiedensten Formen grade oder gewundener, kurzer oder langer Schläuche, Ampullen u. s. w.

system für die, in den eigentlichen männlichen Keimdrüsen, den Ampullen, gebildeten Samenkörperchen dient, niemals aber selbst zum samenbereitenden Organ wird.\*

Einen ähnlichen Bildungsmodus hat Braun (Arbeiten aus dem zoologisch-zootomischen Institut in Würzburg Bd. IV) für die Reptilien nachgewiesen. Die Geschlechtsdrüse wird in gleicher Weise bei beiden Geschlechtern angelegt. Durch Einwucherungen vom Wolff'schen Körper her, die mit hoher Wahrscheinlichkeit von der äusseren Wand Malpighi'scher Körperchen abgeleitet werden (pag. 148 und 149), entwickeln sich die Hodencanäle, in welche die zu Ureiern vergrösserten Keimepithelzellen von der Oberfläche der Genitalanlage her einwandern. Bei dem Eierstock gehen die vom Wolff'schen Körper ausstrahlenden Schläuche bald zu Grunde, während das Ureierlager auf dem Ovarium sich bedeutend vergrössert. Es existirt also auch bei Reptilien ein Unterschied zwischen functionellem und ausführendem Theile des Hodens. Der ausführende Theil stammt vom Wolff'schen Körper; der die Samenfäden producirende Theil bildet sich aus dem Ureierlager, dem Keimepithel.

Es fragt sich nun, ob die über die Entwicklung des Hodens bei Amphibien, Vögeln und Säugethieren vorliegenden Beobachtungen, die bei Weitem nicht einen gleichen Anspruch auf Ausführlichkeit machen können, als die von Semper und Braun bei Plagiostomen und Reptilien angestellten: ob jene Beobachtungen, sage ich, eine zwingende Nöthigung enthalten, für diese Classen ein anderes Bildungsgesetz zu formuliren als das für Plagiostomen und Reptilien erkannte; ob in der That, wie die Mehrzahl der Autoren geneigt ist anzunehmen, bei Amphibien, Vögeln und Säugethieren der ganze Hoden vom Wolff'schen Körper abstamme. Bei einer näheren Prüfung der bis jetzt bekannten Thatsachen dürfte dies nicht der Fall sein.

Was die Amphibien anlangt, so bin ich mit Bezug auf die Entstehung der Verbindung des ableitenden Systems mit den Hodencanälen zu keinem definitiven Resultate gekommen. Mit Sicherheit kann ich nur von dem Stadium berichten, wo der functionelle Theil fertig gebildet ist und ganz gewiss noch keine Verbindung mit der Urniere existirt; dann erst wieder von dem Stadium, wo die Verbindung so weit hergestellt ist, dass kein unzweideutiger Beweis geliefert werden kann, ob die Verbindungsstücke von den

Malpighi'schen Körperchen zum Hoden oder etwa in umgekehrter Richtung gewuchert seien. Es ist dies eine Lücke, welche ich durch fortgesetzte Untersuchungen auszufüllen hoffe. Jedenfalls ist es sichergestellt, dass der functionelle Hodentheil bei Batrachiern unabhängig vom Wolff'schen Gange entsteht, und dass in den ableitenden Theil die vordere Parthie der Urniere wie bei Plagiostomen und Reptilien übergeht. (Vergleiche hierzu auch v. Wittich, Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie 1853, pag. 127 unten.)

Ueber die Entwicklung des Hodens beim Huhn berichtet Waldeyer (Eierstock und Ei pag. 139). Zu einer Zeit wo innerhalb des Hodens die Samenkanälchen noch nicht unterscheidbar waren, sah man einzelne helle Canäle des Wolff'schen Körpers an der Grenze des Hodens liegen, da wo letzterer dem Wolff'schen Körper aufsitzt. Vom siebenten Tag werden die Samenkanälchen im Inneren des Hodens deutlich und es lässt sich eine Verbindung zwischen ihnen und den Canälen des Wolff'schen Ganges nachweisen. Waldeyer vermuthet, die Samenkanälchen entstanden durch Proliferation der dorsal gelegenen engeren Canälchen des Wolff'schen Körpers. Es gelang nicht, eine Bethheiligung von Seiten des Keimepithels nachzuweisen, obschon sich in demselben wie bei den weiblichen Individuen „Primordialeier“ ausgebildet hatten.

Bornhaupt hatte für das Hühnchen, Egli für das Kaninchen eine Abstammung der Hodencanäle vom Peritonealepithel behauptet; aber wie Bornhaupt von Waldeyer, erfuhr Egli lebhaften Widerspruch von Kölliker. Kölliker theilt von vierzehntägigen Kaninchenembryonen mit, dass der Hoden an den deutlich gewundenen soliden Samenkanälchen erkennbar sei; während Egli für dieses Stadium neben der von Kölliker nachgewiesenen  $27\mu$  breiten Verbindung des Hodens mit Malpighi'schen Körperchen der Urniere auch jede Andeutung des zukünftigen Geschlechts in der Geschlechtsdrüsenanlage vermisst hatte. Es stehen mir keine eigenen Beobachtungen an Kaninchenembryonen zu Gebote; ich bin also nicht berechtigt, die Daten des einen Autors zu Gunsten des Anderen zu verwerfen. Wenn wir uns aber nach untrüglichen Merkzeichen in beiden Mittheilungen umsehen, so lassen sich, wie ich glaube, sogar beide Beobachtungsreihen recht gut combiniren. Kölliker beschreibt von einem 14 tägigen Kaninchenembryo eine deutliche Albuginea des Hodens; diese hat Egli erst am 16. Tage

gesehen. Egli hat auch noch vom 16. Tage den Inhalt der vom Hoden zum Wolff'schen Körper ziehenden Falte genau geschildert und keine Verbindungen mit den Kanälen der Urniere, wohl aber Gefässe darin gefunden. Es ist somit fast unzweifelhaft, dass Egli frühere Stadien beschrieben hat als Kölliker, und man ist nicht genöthigt anzunehmen, Egli seien die Verbindungen mit dem Wolff'schen Körper entgangen, weil die Untersuchung möglicherweise da abgebrochen wurde (18. Tag), wo sich bei Egli die Verbindung eben herstellen wollte. Denn wir finden bei Kölliker erst vom 16.—17. Tag mit aller Bestimmtheit eine Verbindung zwischen dem Hoden und „dem Epithel eines Malpighi'schen Glomerulus“ nachgewiesen. Da aber mit Rücksicht auf das Auftreten der Albuginea des Hodens bei Egli und Kölliker eine Differenz von mindestens zwei Tagen sich findet, so werden wir eine ähnliche mit Bezug auf die weiteren Stadien annehmen dürfen und somit die Annahme wahrscheinlich finden, dass bei Egli's 18tägigen Embryonen in der That noch keine Verbindung zwischen Hoden und Urniere sich ausgebildet hatte.

Gegen die von Kölliker geübte Kritik, die Ableitung der Hodenkanälchen vom Peritonealepithel anlangend, ist Nichts einzuwenden. Man muss gestehen, dass für die Säugethiere bis jetzt noch zu wenig Beobachtungsmaterial vorliegt; genug aber, um mit Rücksicht auf die bei Plagiostomen, Reptilien und Amphibien gewonnenen Resultate die Behauptungen Egli's sehr wahrscheinlich zu machen.

Wäre demgemäss unsere Deutung zu Gunsten einer Lösung des Widerspruchs zwischen den Angaben Kölliker's und Egli's die richtige, so könnten wir auch für Kaninchenembryonen annehmen, dass die Hodenkanäle aus zwei Quellen, dem Keimepithel und der Urniere stammen, und, was nicht unwichtig ist hervorgehoben zu werden, dass der in den functionellen Abschnitt übergehende Theil sich eher ausbilde als der ableitende.

Für die Batrachier glauben wir den Nachweis geliefert zu haben, dass der functionelle Theil beider Geschlechtsdrüsen aus einer beschränkten Anzahl embryonaler Zellen durch fortgesetzte Theilung hervorgehe, und dass er dann mit der vorderen Parthie der Urniere in Verbindung trete. Beim Männchen ist die Verbindung eine dauernde, indem späterhin der vordere Urnierentheil und der Wolff'sche Gang als Ausführungsgang fungiren. Bei den

Weibchen gehen die im Mesovarium bei jungen Thieren nachweisbaren Zellstränge, die bis zu Malpighi'schen Körperchen der Urniere wie bei den Männchen zu verfolgen sind, bald zu Grunde. Als Ausführungsgang der weiblichen Keimstoffe dient der durch Abschnürung vom Peritonealepithel entstandene Müller'sche Gang, der bei den Männchen kurz nach seiner Anlage verkümmert.

Die Sonderung im functionellen Theile zu Hoden oder Eierstock geht bei den Batrachiern in der Weise vor sich, dass nach einer Reihe von Theilungsvorgängen der embryonalen Anlage, die beiden Geschlechtern gemeinsam sind, zur Bildung des Hodens viele Elemente in grossen Säcken oder Schläuchen vereinigt bleiben, beim Eierstock dagegen jedes einzelne von einer bindegewebigen Hülle umwachsen und so von seinen Nachbarn gesondert wird. Es ist somit die überwiegende bindegewebige Wucherung, welche dem Eierstock seinen ersten specifischen Character aufdrückt. Dann wächst die Eizelle ungetheilt weiter; die Spermatogonie aber theilt sich und erzeugt in ihrer Follikelhaut eine grosse Zahl von Samenzellen.

## II.

### Von der Entwicklung der Geschlechtsdrüsen bei den Teleostiern.

Als Untersuchungsobject wurden fast ausschliesslich Embryonen der Forelle verwandt. Die Gründe, welche für die Wahl dieses Teleostiers massgebend waren, liegen nicht sowohl in der hervorragenden Stellung des Thieres im System, als vielmehr in den practischen Vorzügen, die es in seinen ersten Entwicklungsstadien vor fast allen bekannt gewordenen Wirbelthierembryonen aufweist. Die Entwicklung ist eine ungemein langsame; die Leichtigkeit der Präparation erlaubt bei der Möglichkeit, viele Exemplare von derselben Entwicklungsstufe auf einmal zu erhalten, eine ausgedehnte Untersuchung. Es finden sich keine störenden Knickungen und Biegungen am Embryo vor; die Schnittfähigkeit gehärteter Embryonen übertrifft, mit Ausnahme etwa der Haie, bei Weitem die aller Wirbelthiere; die Isolirung der Theile am frischen Object gelingt mit der Eleganz, wie sie wohl nur bei der Präparation von Insecten erreicht wird. Vor den Sommerlaichfischen

hat die Forelle den Vortheil, dass das ungemein die frische Untersuchung störende Pigment der äusseren Bedeckung erst weit später auftritt; so dass, kurz gesagt, die Forelle oder die Salmoniden überhaupt ein Musterobject für embryonale Studien abgeben.

Den grössten Theil des Materials bezog ich von der Fischzuchtanstalt zu Hünningen. Da jedoch von dort nur embryonirte Eier, an denen die Augen schon sichtbar sind, verschickt werden, so bin ich Herrn Prof. von la Valette St. George zum grössten Danke verpflichtet für die Güte, mit der er mir frisch befruchtete Eier der Bachforelle zugewandt hat. An diesen wurden die Beobachtungen über die ersten Entwicklungsstadien gemacht. Die Eier kamen in fliessendem Wasser bei 3° R. Anfangstemperatur, die mit der fortschreitenden Jahreszeit (von Anfang Dezember bis zum Mai hin) auf 7° R. stieg, zur Entwicklung.

Die angewandten Methoden sind bekannt. Die Embryonen wurden gestreckt, gehärtet; die Gegend der Geschlechtsdrüsenanlage in Schnittserien zerlegt; die Anlage selbst, frisch oder in Salzen der Chromsäure und dem sehr empfehlenswerthen absoluten Alcohol gehärtet, zerpulvert und auf feinen Schnitten untersucht. Für die frische Untersuchung glaube ich folgende Methode empfehlen zu können. Auf einem trocknen Objectträger wird die Eihaut mit Nadeln oder noch besser mit einem feinen lanzenförmigen Messerchen eingerissen. Ist die Haut des Dottersackes einigermassen resistent, so hat sich zwischen dem Embryo und der Eihaut eine klare in Alcohol gerinnende Flüssigkeit abgeschieden, die man nur austreten zu lassen braucht, um mit Pincetten von der gemachten Oeffnung her, die Eihaut gänzlich zerreißen und den Embryo mit seinem Dottersack unverletzt austreten lassen zu können. Bei den frühesten von mir untersuchten Stadien ist der Dotter jedoch jedesmal ausgeflossen; ich habe den Dottersack erst bei einmonatlichen Embryonen erhalten können und dann recht lange die Circulation am unverletzten, in Jodserum gelagerten Thier beobachtet. Zur Anfertigung frischer Isolationspräparate muss jedesmal der Dotter entfernt werden. Ist er ausgelaufen, so saugt man behutsam mit einer zweiten gleichfalls trocknen Glasplatte den Embryo an und setzt einen Tropfen Jodserum zu. Die Entfernung des Dotters ist unbedingt nöthig, weil jede wässrige Flüssigkeit dicke Gerinnungen in ihm erzeugt und die weitere Beobachtung illusorisch macht. Bei Embryonen, die gehärtet werden



sollen, ist die Erhaltung des Dottersacks und damit die Erhaltung des Blutes in den Gefässen für das Studium vieler Theile wünschenswerth und macht keine Schwierigkeiten. Die kleinsten Embryonen kann man wegen ihrer Durchsichtigkeit in toto untersuchen; an den grösseren ist die Präparation der einzelnen Theile, wie gesagt, eine überraschend leichte; mit Messer und Pincette lässt sich die ganze Vorniere von dem Glomerulus bis zum gemeinschaftlichen Mündungsstück beider Wolff'schen Gänge isoliren.

Wir beginnen die Beschreibung der Geschlechtsdrüsenentwicklung mit den Beobachtungen an dreiwöchentlichen 4 mm langen Embryonen, deren Urwirbel noch blasenförmig sind. Augen- und Ohrblase sind angelegt. Die Linse ist eine hohle Einstülpung, die Chorda dorsalis noch aus kleinen eng aneinander gelagerten Zellen zusammengesetzt. In allen Zellen stecken noch feine Dotterkörner; am frischen Präparat ist von einem Wolff'schen Gange oder Darmkanal noch Nichts zu sehen. Nur bei dem einen oder dem anderen Exemplar scheint es, als wenn man bei der Seitenlage des Embryo ventral vor der Chorda auf kurze Strecken ein röhrenförmiges Gebilde erkennen könnte. Wo aber später die Rückenflosse entsteht, liegen Zellen, die sich durch ihre Grösse und die Grösse ihrer Kerne auszeichnen. An der bezeichneten Stelle finden sich in Querschnitten dieser Embryonen, die in 5% doppelt chromsaurem Ammoniak erhärtet und dann in Carmin gefärbt wurden, dieselben Zellen wieder (vgl. Fig. 34); man erkennt ausserdem, dass die Wolff'schen Gänge in der Abschnürung begriffen sind. Auf die Details der Entwicklung der Nierenorgane soll jedoch hier nicht näher eingegangen werden; zur Orientirung will ich nur noch hinzufügen, dass das hier beobachtete Stadium ungefähr dem von Rosenberg über die Teleostierniere (Hecht) in Fig. 1 dargestellten entspricht.

An Embryonen, die nur einige Tage älter geworden waren, liessen sich auch am frischen Präparat die Wolff'schen Gänge bei der Seitenlage sowohl, wie bei der Rückenlage deutlich erkennen; an vierwöchentlichen Embryonen erschien der Darm, und bei allen an derselben Stelle die durch ihre Grösse ausgezeichneten Zellen, die ich von nun an mit der bei Fröschen gebrauchten Bezeichnung „Geschlechtszellen“ benennen will. Mit dem Auftreten des Darmes wurde am frischen Präparat die Auskleidung des zelligen Belages der Peritonealhöhle immer deutlicher und man erkannte

wie in die Mosaik dieser kleinen Zellen beständig in der Gegend der späteren Rückenflosse zwischen Darm und den Wolff'schen Gängen und diesen aufliegend die grossen Geschlechtszellen eingestreut waren.

Figur 35 ist nach einem frischen in Jodserum untersuchten Isolationspräparat bei Zeiss CC, Oc. III mit der Camera lucida entworfen. Links in der Figur ist die Oberfläche des Urnieren-, Wolff'schen, Ganges dargestellt; nach rechts ein optischer Längsschnitt durch das Lumen des Ganges. Das Letztere geschah aus dem Grunde, um durch die Eigenthümlichkeit der Zellen die Lage im Embryo genau bestimmen zu können. Wenn nämlich die vereinigten Urnierengänge die Leibeswand durchbrochen haben, ist im vorderen gewundenen Abschnitt derselben am lebenden Präparat lebhafte Wimperung sichtbar. Nicht weit von der Stelle, wo die Geschlechtszellen zwischen dem Peritonepithel auf den Wolff'schen Gängen gelegen sind, hört die Wimperung auf; die Gänge tragen hier ein einfaches cubisches Epithel. Wie aus Fig. 35 hervorgeht, liegen die grossen Geschlechtszellen im Peritonealepithel eingestreut, mit ihm in einfacher Lage den Wolff'schen Gang überziehend. Dasselbe zeigt sich in Figur 36 nach einem Querschnitt durch die entsprechende Gegend eines zehn Tage jüngeren und in doppelchromsaurem Ammoniak gehärteten Embryo; die Geschlechtszellen erscheinen als grosse Zellen in dem einschichtigen Peritonealepithel.

Wie bei den Batrachiern, so bleiben auch bei der Forelle die Geschlechtszellen lange inert liegen. Das eben geschilderte Stadium betrifft Embryonen, die Mitte und Ende Dezember aus dem Ei heraus präparirt wurden und 1cm lang waren. Im Verlauf des Januar ist eine Theilung und Vermehrung sowohl der Geschlechtszellen als der Peritonealzellen zu beobachten, die sich in der Weise gestaltet, dass die Theilstücke der Geschlechtszellen alsbald durch die zwischenwuchernden Peritonealzellen von einander getrennt werden. Dadurch wird die Geschlechtsdrüsenanlage gestreckter und die Geschlechtszellen rücken immer weiter auseinander.

Da man nun leicht die ganze Geschlechtsdrüsenanlage auf einem Frontalschnitt erhalten kann, so ist es nicht schwer sich davon zu überzeugen, dass kein Uebergang zwischen den beiden Zellenarten stattfindet. Die Frontalschnitte entnahm ich gradge-

streckten und in absolutem Alcohol gehärteten Embryonen, bei denen nach Entfernung des Dottersackes der Darm mit einer Pinzette herausgerissen wurde. Bei einiger Uebung wird man sich davon überzeugen, dass die Anfertigung feiner Frontalschnitte, in denen die Geschlechtsdrüsenanlage und die Wolff'schen Gänge enthalten sind, recht gut und sicher gelingt. Im Anfang Februar geschieht nun an der Geschlechtsdrüsenanlage eine eigenthümliche Veränderung. Man kann sie bei sorgfältiger Betrachtung der Flachschnitte wohl gewahren, doch tritt sie deutlicher an Querschnitten hervor. Ein solcher ist in Figur 37 von einem in doppelt chromsaurem Ammoniak gehärteten 2 cm langen Embryo dargestellt. Während in den voraufgehenden Stadien die Geschlechtszellen frei zwischen der einfachen den Wolff'schen Gang deckenden Lage von Peritonealepithelien gelagert waren, sieht man nunmehr nicht allein die Geschlechtszellen von den Peritonealzellen vollständig eingehüllt, sondern auch diese letzteren gegen den Wolff'schen Gang zu in mehrfacher Lage. Es hat sich aus den Peritonealzellen eine Hülle der Geschlechtszellen und ein Stroma der Geschlechtsdrüsenanlage gebildet. Fig. 31 zeigt die Einhüllung der Geschlechtszellen durch die Peritonealepithelien in überzeugender Weise an einem dünnen Frontalschnitte. Die Geschlechtszelle  $g^1$  ist noch nicht überwuchert;  $g^2$  ist auch ventral von Peritonealzellen umgeben.

Fig. 38 und Fig. 39 mögen die vorhin gemachte Behauptung von einer gleichzeitigen Vermehrung der Geschlechtszellen und der Peritonealepithelien näher illustriren. Figur 39 ist nach einem aus absolutem Alcohol gewonnenen Isolationspräparat der ganzen Geschlechtsdrüse einer Seite bei Zeiss CC, Oc. III entworfen und stellt einen Theil der Anlage dar. Man erkennt die Theilungsvorgänge in den Geschlechtszellen und die grossen Abstände zwischen den in Theilung begriffenen Complexen. Diese Abstände werden durch die Peritonealepithelien ausgefüllt, die auch schon die Geschlechtszellen ventral umwachsen haben; der Vereinfachung halber ist das Letztere nicht in der Zeichnung wiedergegeben worden. Wollte man annehmen, die Geschlechtszellen hätten sich aus den Peritonealepithelien gebildet, so müssten um diese Zeit isolirte Uebergangsformen vorhanden sein, die kleiner wären als die früher beobachteten ungetheilten Geschlechtszellen. Dies ist aber nicht der Fall. Die vorhandenen kleineren Zellen sind zwar

grösser als die Peritonealepithelien; sie sind aber immer in Gruppen beisammengelagert, und gehen ganz sicher durch Theilung aus den primären Geschlechtszellen hervor. In den Geschlechtszellen kann man Theilungsvorgänge beobachten (siehe Fig. 38 oben). Wenn man annehmen wollte, dass die Zellen in den Gruppen durch Vergrösserung der Peritonealzellen hervorgingen, so ist erstens kein Grund einzusehen, weshalb diese Vergrösserung stets gruppenweise erfolgte, und zweitens, weshalb mit der beginnenden Vergrösserung der Peritonealzellen die anfänglichen Geschlechtszellen spurlos verschwänden. Sobald nämlich die Theilung der Geschlechtszellen begonnen hat, wird man keine grossen Geschlechtszellen in der ganzen Anlage mehr vorfinden, wie sie aus früherem Stadium in Fig. 31 abgebildet sind. In den früheren Stadien kamen neben den grossen Geschlechtszellen keine Formen vor, welche man als Uebergänge von Peritonealzellen zu Geschlechtszellen hätte deuten können; es hatte aber zu der Zeit die vielfache Theilung der Geschlechtszellen noch nicht begonnen.

Bei etwas weiter entwickelten Exemplaren — Fig. 40, bei Zeiss CC, Oc. III nach einem Flachschnitt der Geschlechtsdrüse einer 2,4 cm langen Forelle ohne Dottersack — sind die durch Theilung der Geschlechtszellen gebildeten Zellengruppen durch weite Intervalle von einander getrennt. Die Zellengruppen sind allseitig von den Peritonealzellen umgeben. Liegen viele Zellen in einem Nest beisammen, so sind die einzelnen Zellen kleiner, als wenn nur wenige in einem Neste gefunden werden. Man vergleiche die bei derselben Vergrösserung entworfenen Figuren 32 und 33 aus derselben Geschlechtsdrüsenanlage einer 2,5 cm langen Forelle. Die Peritonealzellen auf der Oberfläche dieser isolirten Nester sind nicht dargestellt. Wie mir scheint, ist die verschiedene Grösse der Zellen in den Nestern, die sich umgekehrt verhält wie die Grösse der Nester selbst, das weite Auseinanderrücken der Nester und die beständige Verkleinerung ihrer Zellen mit fortschreitender Entwicklung (cf. Fig. 39 und Fig. 40) ein schwerwiegender Beweis gegen die Annahme, dass die Peritonealzellen durch Wachsthum in Geschlechtszellen übergehen könnten. Man findet ebensowenig jetzt, als in den nächstfolgenden Stadien, wenn wiederum die Abkömmlinge der Geschlechtszellen sich gewaltig vermehren, Zellen von der Grösse und Beschaffenheit, wie sie in früheren Stadien (Fig. 38g) vorgekommen waren, so dass bei der absolut sicheren Controle über

die ganze Geschlechtsdrüsenanlage behauptet werden darf, dass alle Zellen in den Nestern von den anfänglichen grossen Geschlechtszellen abstammen.

Für das Verständniss des Ueberganges zum nächstfolgenden Stadium ist Fig. 33 nicht ohne Bedeutung. Die Peritonealzellen umgeben rings die Nester, sie sind in starker Vermehrung begriffen. Während der gleichzeitigen Vermehrung der Zellen in den Nestern schicken sich die Peritonealzellen an, wie es auch schon von früheren Stadien vermerkt worden war, die Nester selbst zu durchwachsen, so dass von den grösseren Gruppen wiederum kleinere kuglige oder längliche Gebilde abgegrenzt werden. In Figur 33 sieht man nun unten die Peritonealzellen deutlich in das Innere eines solchen Nestes eindringen und wenn man ältere Exemplare untersucht, so gewahrt man den Effect dieses Vorganges.

Bei 2,4 cm langen Forellen vom 1. Mai lagen die Nester noch sehr weit aus einander — Figur 40 —; bei 2,6 cm langen Exemplaren vom 15. Mai sind die Nester näher gerückt, und man erkennt in der Figur 41 —, bei derselben Vergrösserung wie Fig. 40 gezeichnet — dass der Durchwachungsprocess noch im Fortschritt begriffen ist. Auch jetzt noch kann unzweifelhaft dargethan werden, dass die Vermehrung der Nester nicht auf Kosten vergrösserter Peritonealzellen geschehen ist. In Figur 40 liegen die Nester durch weite Intervalle von einander getrennt. Der Uebergang in das durch Figur 41 wiedergegebene Stadium geschieht nun in der Weise, dass die Nester durch eignes Wachsthum einander näher rücken; nicht etwa so, dass in den grossen Zwischenräumen neue entständen. Dabei werden vergrösserte Gruppen immer durch das Zwischenwuchern der Peritonealepithelien von einander getrennt, so dass beständig die Vermehrung beider Zellenarten Hand in Hand geht: an keinem Punkte der Entwicklung aber ein Uebergang der einen Form in die andere constatirt werden kann.

Bis hierher habe ich die Entwicklung der Geschlechtsorgane der Forelle continuirlich verfolgen können; dann aber ging mir durch einen unglücklichen Zufall die junge Brut zu Grunde. Am empfindlichsten ist der Mangel solcher Stadien, an denen die Bildung der Follikelepithelien in beiden Geschlechtern hätte studirt werden können. Es ist wahrscheinlich, dass bei der Forelle sich ein analoger zur Bildung von Ei und Follikelepithel oder Sperma-

togonie und Follikelhaut führender Vorgang vollzieht, wie er oben von den Amphibien beiderlei Geschlechts geschildert wurde. Dafür spricht die ursprüngliche Gleichartigkeit der Zellen in den Nestern und ihre grosse Verschiedenheit von den bedeutend kleineren männlichen und weiblichen Follikelepithelien. Wir neigen auch für die Forelle zu der Annahme, dass aus jeder Zelle eines „Ur-eier“-Nestes, abgesehen natürlich von den Zellen, welche zu Grunde gehen, ein Ei mit seinem Follikelepithel oder eine Spermatogonie mit ihrer Follikelhaut sich bilde. Dass die maulbeerförmige Kerntheilung aber in der Classe der Fische vorkommt und zur Bildung von Eizelle oder Spermatogonie sammt den umhüllenden Epithelien beider führe, konnte an verschiedenen Objecten nachgewiesen werden.

An dieser Stelle mag eine kurze Schilderung der Geschlechtsorgane einer 5,5 cm langen jungen *Tinca chrysis* Platz finden; wir werden später gelegentlich der Behandlung der Regenerationsvorgänge in den Geschlechtsdrüsen auf ähnliche Verhältnisse zurückkommen.

Junge 5,5 cm lange *Tinca chrysis* am 20. August in absolutem Alkohol getödtet. Die Geschlechtsorgane stellen dünne, lange, der Schwimmblase beiderseits aufliegende Fäden von ungefähr 1 mm Durchmesser dar. Nach abwärts verschmächtigen sich die Fäden und gehen als platte weissliche Stränge hinter dem Rectum bogenförmig weiter. Bei der Betrachtung mit der Loupe schienen sie sich mit dem einfachen Mündungsstück der Wolff'schen Gänge — jetzt Harnleiter, da die Niere definitiv gebildet war — zu verbinden. Nachdem die unteren Abschnitte beider Geschlechtsdrüsen, sowie die schmale Beckenniere sammt Ausführungsgängen herauspräparirt, zeigt sich bei mikroskopischer Betrachtung, dass von den vereinigten Wolff'schen Gängen jederseits ein Zellstrang in der oben beschriebenen bogigen und zum hinteren Leibesende ziehenden Fortsetzung der Geschlechtsdrüsen verläuft. Ein Lumen ist in diesem Zellstrang nicht sichtbar, es konnte auch nicht bis an die Geschlechtsdrüse verfolgt werden, während die begleitenden Blutgefässe deutlich sichtbar blieben.

Auf feinen Längs- und Querschnitten der ganz compacten Geschlechtsdrüse zeigte sich eine Anordnung der Theile wie in Fig. 41. Doch war um die einzelnen Zellennester schon mehr Bindegewebe in deutlichen Zügen angeordnet und die Zellen in

den Nestern selbst verhielten sich theilweise anders als bei der zuletzt geschilderten jungen 2,6 cm langen Forelle. In einigen Nestern oder Schläuchen lagen Zellen beisammen von der in Fig. 41 dargestellten Beschaffenheit, eng aneinandergedrückt. Auf dünnen Schnitten nahm sich der Querschnitt eines solchen Nestes wie eine zierliche Mosaik grosskerniger Zellen aus, von denen in Fig. 47a einige bei Zeiss F, Oc. I nach einem Alcoholpräparat wiedergegeben sind. In anderen Schläuchen oder Nestern war bei einigen der Zellen, die noch durch keine andere Zellenart von einander getrennt waren, eine maulbeerförmige Theilung des Kernes eingetreten; vergl. Fig. 47b aus demselben Präparat wie Fig. 47a. In noch anderen Schläuchen sah man neben Zellen mit maulbeerförmig getheiltem Kern auch solche mit einfachem grossen Kern und von einem Kranze kleinerer Zellen umgeben.

Zwar fehlt uns eine continuirliche und gleichmässige Entwicklungsreihe; doch finden wir dieselben Stadien hier nebeneinander gelagert, deren Reihenfolge bei den Batrachiern uns bekannt ist, und wir hoffen in der Deutung unseres Befundes nicht fehl zu gehen, wenn wir die maulbeerförmige Kerntheilung als Uebergangsstadium zwischen einer Primordialzelle und der von einer zelligen Hülle umgebenen Eizelle oder Spermatogonie ansehen.

Nicht selten waren auf feinen Schnitten der Geschlechtsdrüse dieser jungen *Tinca* schon vollständig abgeschnürte Eier zu finden. Man konnte alsdann in der bindegewebigen Kapsel neben den Kernen der Follikelepithelien (*Membrana granulosa*) das helle Protoplasma des Eies und den grossen Kern — das Keimbläschen — mit einem Keimfleck deutlich erkennen. Die grössten Masse der vorhandenen, als ächte Eier anzusprechenden Bildungen betrogen bei der meist länglichen Gestalt derselben 25 resp. 20 $\mu$  mit einem runden 11 $\mu$  breiten Keimbläschen.

Trotzdem nun dieses Exemplar das einzige untersuchte geblieben ist, so dass bei der geringen Entwicklung der Theile nicht einmal über das Geschlecht mit Sicherheit etwas ausgesagt werden kann, so geht doch soviel mit Gewissheit aus dem hier gemachten Befunde hervor, dass bei den Knochenfischen die maulbeerförmige Kerntheilung in der Entwicklung der Geschlechtsproducte dieselbe Rolle wie bei den Amphibien spielt; indem hier wie dort die Theilstücke des Kernes mit dem nöthigen Protoplasma umgeben sich derart differenziren, dass eine stärker wachsende centrale

Zelle zur Keimzelle (Eizelle oder Spermatogonie) und die peripheren, im Wachstum zurückbleibenden, das Follikelepithel dieser Keimzelle bilden.

Was die Uebereinstimmung der Körperentwicklung zur Ausbildung der Geschlechtsorgane betrifft, so scheinen beide bei den Fischen nicht immer gleichen Schritt zu halten. Wenigstens fand ich bei 18 Exemplaren 10 bis 11 cm langer im März untersuchter *Abramis brama* nur vier Weibchen mit entwickelten Ovarien. Von diesen 4 Exemplaren hatte das eine milchweisse Ovarien mit grossen undurchsichtigen Eiern; bei zwei Exemplaren waren in den Eiern noch keine Dotterkugeln abgelagert, die Ovarien daher hell und durchsichtig; bei dem vierten Exemplar fand sich auf einer Seite ein ziemlich entwickelter Eierstock, an dessen Eiern das Follikelepithel gut zu erkennen war; auf der anderen Seite lag median an dem mächtigen Fettkörper ein 3 cm langer dünner Faden, worin die Entwicklung nicht weiter gediehen war als bei 2,5 cm langen Forellen; cf. Fig. 41. Von den übrigen Exemplaren war eins deutlich als Männchen zu erkennen; die Hodenacini waren gebildet und in der Entwicklung so weit vorgeschritten als es Brock (Morphologisches Jahrbuch, IV. Bd. Fig. 1 auf Tafel XXIX) dargestellt hat. Der Rest der Thiere hatte unentwickelte Geschlechtsorgane; nur ganz vereinzelt fand sich in den Zellenestern derselben schon eine maulbeerförmige Kerntheilung. Makroskopisch betrachtet waren die Geschlechtsdrüsen ganz dünne Fäden mit sehr bedeutend entwickeltem Fettkörper.

Etwas Aehnliches zeigte sich mir bei *Perca fluviatilis*, wo im Dezember in den meisten Weibchen der grosse Ovarialsack vorwiegend ganz undurchsichtige, der Reife nahe Eier enthielt. Andere gleich grosse Exemplare wiesen einen nur winzigen, durchscheinenden Eierstock auf, in dessen Eiern es noch nicht zur Bildung von Dotterelementen gekommen war. Offenbar haben wir es in diesem Falle nur mit einer Verzögerung in der Reifung angelegter Geschlechtsproducte zu thun; während die bei *Abramis* beobachteten Thatsachen mehr auf ein protrahirtes Verharren der Geschlechtsorgane auf embryonalem Stadium hinweisen. Beide Vorgänge gehören aber als Hemmungen in der Entwicklung unter denselben Gesichtspunkt.



## III.

## Von den Hüllen der Geschlechtsstoffe.

Die folgende Untersuchung wird sich ausschliesslich auf die primären Hüllen der Geschlechtsstoffe beschränken, wird also eingehen auf das Follikel-epithel beim Ei, und beim Samenfadensbündel auf die seit von la Valette St. George bekannt gewordene Follikel- und Cystenhaut. Es wird zu eruiren sein, wie weit verbreitet diese Bildungen im Thierreiche vorkommen; es wird vorzüglich darauf geachtet werden müssen, ob die morphologisch sich entsprechenden Theile der männlichen und weiblichen Geschlechtsdrüse in derselben Species diese Hülle gleichzeitig besitzen oder ihrer gleichzeitig entbehren.

Die Discussion der gefundenen Thatsachen werde ich zwar für einen allgemeinen Theil aufzusparen mich bemühen; doch halte ich es für das Verständniss der hier zu berichtenden Beobachtungen nöthig, vorher Einiges über die Entwicklung der männlichen Geschlechtsproducte beizubringen. Und dies kann wohl nicht besser geschehen, als wenn ich das von v. la Valette St. George aufgestellte Gesetz der Spermatogenese hier einschiebe. Auf dieser Basis wird eine Verständigung leichter möglich sein.

„Der Binnenraum der zur Bereitung der Samenelemente bestimmten Hohlräume der männlichen Geschlechtsdrüse enthält zwei Arten von Zellen, wovon die eine — jungen Eizellen durchaus ähnlich — als Ursamenzellen oder Spermatogonien dazu bestimmt ist sich zu vermehren, in gleicher Weise durch Theilung, so wie durch Umbildung ihrer Abkömmlinge, der Spermatoocyten, die Samenkörperchen — Spermatosomen zu entwickeln. Sie produciren einen Zellenhaufen, der entweder durch Aneinanderlagerung der peripherischen Zellen eine besondere Hülle erhält — Keimkugeln, Samenkugeln, Spermatoocysten (Insecten, Amphibien), oder bleiben hüllenlos, Samenknospen, Samensprossen, Spermatoogemmen bei geringerer oder stärkerer Abgrenzung des zu den Zellen gehörigen Protoplasmas. In manchen Fällen erhält sich eine aus der Theilung hervorgehende Zelle oder deren Kern im Fusse der Spermatoogemme. Die Form und Grösse der Samenknospen resultirt aus dem Entwicklungszustande ihres Inhalts und dem Drucke, welchen sie von

ihrem nachbarlichen Nachwuchse zu erleiden haben. Die zweite Art von Zellen, welche ich die Follikelzellen nenne, sind unter sich verbunden zu einem Gewebe, welches sowohl die Spermatogonien einbettet, als auch die Spermatogemmen durch Zwischenwachsen mehr oder weniger umhüllt und befestigt.“ (Die Spermatogenese bei den Säugethieren und den Menschen von v. la Valette St. George, Bonn 1878. p. 48.)

Es würde zu weit führen, wenn ich auf die Details der divergirenden Meinungen anderer Autoren hier eingehen wollte; es ist dies in erschöpfender Weise in der oben citirten Schrift geschehen. Einige huldigen der Ansicht, dass jene von von la Valette St. George Follikelzellen genannte, kleinere zweite Art von Zellen Ersatzzellen seien, während sie doch nach der obigen Darstellung nur von untergeordneter Bedeutung sind und an der Samenbildung sich nicht betheiligen. Grössere Meinungsverschiedenheit kann kaum gedacht werden; allein ich glaube, wer nur immer über eine grosse Reihe von Thierklassen seine Untersuchungen ausgedehnt hat, wird sich der von von la Valette St. George gegebenen Deutung anschliessen und die nebensächliche Bedeutung der Follikelzellen zugeben.

Noch ein zweiter Punkt verdient hier volle Berücksichtigung. Zufolge der grossen Uebereinstimmung der von Goette (Entwicklungsgeschichte der Unke Taf. I, Fig. 1—8), über die Oogenese bei *Bombinator igneus* gegebenen Abbildungen mit den ersten Entwicklungsstadien der Samenfäden bei den Batrachiern, glaubte von la Valette St. George sich der Goette'schen Interpretation der Eitheile nicht anschliessen zu sollen und sagt (Die Spermatogenese bei den Amphibien, Bonn 1876, p. 27): „Das Follikel-epithel kommt nach den bisherigen Beobachtungen von aussen her zu der Eizelle. Dürfte man annehmen, dass es aus der Spaltung des Ureies hervorginge, so wäre es mit der Cystenmembran der Ursamenzelle als homolog zu erachten. Darüber müssen weitere Untersuchungen entscheiden. Soviel ist gewiss, dass die Darstellung Goette's, soweit sie die Vereinigung einer Anzahl Kerne zum Keimbläschen betrifft, etwas Auffallendes an sich hat und vielleicht eine andere Deutung nicht ausschliesse, welche dahin ginge, das Follikelepithel<sup>1)</sup> von den Zellenderivaten des Primordialeies ab-

1) Anm. d. Ref.: Wir setzten in dem Citat statt „Follikelmembrän“

zuleiten; der übrig bleibende Kern als Keimbläschen würde dann nebst dem Reste des Protoplasmas die bleibende Eizelle repräsentiren.“

Es wäre demgemäss die Fig. 1 bei Goette in dem Sinne aufzufassen, dass g einen maulbeerförmig getheilten Kern eines Primordialeies darstellte, aus dem, mit den erforderlichen Theilstücken des Zellprotoplasmas umgeben, sich sowohl Eizelle als Follikelepithel entwickeln würde und nicht, wie es Goette gewollt, das Keimbläschen des Eies. Wie zutreffend die Voraussage von la Valette St. George's mit Bezug auf die Entstehung des Follikelepithels beim Ei war, ist für Amphibien und Teleostier in den vorigen Abschnitten dargethan worden. Zugleich ergab sich für diese Thierklassen, dass die Spermatogonie und ihre Follikelzellen durch den gleichen, mit maulbeerförmiger Kerntheilung eingeleiteten Theilungsprocess aus einer Primordialsamenzelle hervorgehen, wie Ei und Follikelepithel aus einem Primordialei. Die Spermatogonie und die zugehörigen Follikelzellen haben also gleichen Ursprung; sind aber, sobald sie einmal gebildet worden, der Form und Function nach ebenso verschieden als Ei und Follikelepithel. Wir werden später nachweisen, dass derselbe Vorgang: die Spaltung sogenannter Primordialzellen beim männlichen Geschlecht in Spermatogonie und Follikelzellen; beim weiblichen Geschlecht in Ei und Follikelepithel, sich auch im erwachsenen Thier wiederholt. Da nun zur Bildung der Cystenmembran oder des sie vertretenden Cystenkerneln die Spermatogonie in ihrer Follikelhaut nochmals denselben eigenthümlichen Theilungsvorgang durchmacht wie die männliche oder weibliche Primordialzelle, so ist es erklärlich, dass v. la Valette St. George, der an Embryonen keine Untersuchungen angegestellt hatte, diesen Vorgang als den zu vergleichenden herausgriff. Die Cystenmembran entsteht also dort, wo sie vorkommt, durch Wiederholung desselben Vorganges, der zur Bildung der Follikelhaut führte, und insofern als beim Ei nichts Aehnliches bis jetzt constatirt wurde, ist sie der männlichen Keimdrüse durchaus eigenthümlich.

Das von v. la Valette St. George entwickelte Gesetz der Spermatogonese wird durch diese Modifikation in der Deutung der

---

„Follikelepithel“, weil von dem Autor unter „Follikelepithel“ nur die Membrana granulosa gemeint sein kann.

Hüllen, wie kaum der Erwähnung bedarf, in keiner Weise tangirt. Nach wie vor bleibt uns die Spermatogonie der Ausgangspunkt der Samenkörperbildung, sowohl Follikelzellen als Cystenmembran oder der ihr entsprechende Cysten Kern sind für die Spermatogonese nur nebensächliche Gebilde.

Obschon es mir bis jetzt noch nicht gelungen ist, eine ähnliche durch maulbeerförmige Kerntheilung eingeleitete Bildung der Geschlechtsstoffe und ihrer oben besprochenen Hüllen aus einer Primordialzelle bei allen höheren Thierklassen bestimmt nachzuweisen, so wird immerhin der Befund, dass jene Hüllen bei den niederen Thieren fehlen und bei den höheren in beiden Geschlechtern gleichzeitig vorkommen oder gleichzeitig fehlen, eine Beigabe für den Vergleich der männlichen und weiblichen Zeugungsstoffe liefern. Gehen wir die verschiedenen Thierklassen durch, so ist das Capitel von den Eihüllen in der preisgekrönten Schrift Ludwig's (Ueber Eibildung im Thierreich) schon sehr umfassend behandelt worden; die entsprechenden Hüllen der Samenfadensbündel sind bis jetzt noch nicht Gegenstand einer ausführlichen Erörterung gewesen.

In der einschlägigen Literatur herrscht jedoch mit Bezug auf die Benennung der hier zu berücksichtigenden Theile eine so grosse Verwirrung, dass ich mir erlaube vorweg zu bemerken, was ich unter den einzelnen von mir angewandten Namen verstanden wissen möchte.

Die einzelnen Elemente des Hodens wird man je nach ihrer Form Schläuche, Ampullen, Acini benennen können. So besteht der Hoden der Säugethiere, Vögel, Reptilien, der meisten Amphibien, Cephalopoden, einiger Insecten aus Schläuchen; die Hoden anderer Insecten, des Flusskrebses, vieler Fische aus Acinis, die der Plagiostomen aus Ampullen. Diese Abtheilungen entsprechen dem in der Oogenese durch Pflüger entdeckten Stadium der Eischläuche, wie sie bei vielen weiblichen Thieren dem Princip nach, wenn auch in modificirter Gestalt zeitlebens persistiren. Man wird den Namen „Follikel“ auf eine solche grössere Abtheilung des Hodens nicht übertragen, ihn nicht mit Hodenschlauch, Hodenampulle, Hodenacinus coordiniren, da er diesen Begriffen in der That subordinirt ist. Denn ein Eifollikel ist nur ein Theil eines Eischlauches und ihm entspricht im Hoden die einzelne Spermatogonie sammt ihren Follikelzellen.

Da nun die Eizelle gewöhnlich ungetheilt weiter wächst, die Spermatogonie sich aber vielfach theilt, so wird ein Eifollikel selten mehr als eine, aber zu verschiedenen Zeiten verschieden grosse Eizelle umschliessen. Der Samenfollikel dagegen wird zu verschiedenen Zeiten eine verschiedene Zahl von Zellen oder deren Derivaten als Inhalt führen, von der ungetheilten Spermatogonie bis zum reifen Samenfadendündel hin.

Der Begriff der Samencyste würde sich so weit es auf den wesentlichen Inhalt ankommt, mit dem Begriff eines Samenfollikels decken. Von la Valette St. George wählte diesen Ausdruck, weil bei einigen Thieren entweder die peripherischen Zellen der getheilten Spermatogonie nochmals eine vollständige kernhaltige Haut — die Cystenhaut — bilden, oder weil in vielen Fällen an der Basis des Samenfollikels eine Zelle zurückbleibt, deren Kern — Cystenkerne — bis zur Ausstossung der Samenfäden aus dem Follikel deutlich an seiner Grösse zu erkennen ist, der aber mit der Follikelhaut, sobald die Samenfäden diese verlassen haben, durch fettige Entartung zu Grunde geht.

Untersuchen wir, welche Bestandtheile des Samen- und Eifollikels homolog sind, so würde die Spermatogonie oder die aus ihr durch Theilung hervorgegangene Summe von Samenfäden auf allen Entwicklungsstufen der Eizelle, die Follikelhaut dem Follikelepithel entsprechen. Für die Cystenhaut oder den Cystenkerne gibt es keine homologe Bildung im Eierstock; ebensowenig wie die einzelnen Samenfollikel von einer bindegewebigen Membran umhüllt sind, wie es bei den Eifollikeln der Wirbelthiere der Fall ist.

Stellen wir die homologen Theile einander gegenüber, so entsprechen sich

♂	♀
1. Hodenschlauch, Ampulle, Acinus . . . .	Eischlauch.
2. Samenfollikel . . . . .	Eifollikel.
3. Spermatogonie, Samenfadendündel . . . .	Eizelle.
4. Follikelhaut . . . . .	Follikelepithel.

Für die Säugethiere ist das Vorkommen von Follikelzellen zwischen den Spermatogonien und ihren Derivaten durch von la Valette St. George überzeugend genug dargethan worden. Wenn es auch bisher nicht gelang, isolirte Follikel im frischen Zustande darzustellen, so kann dies bei der bekannten Weichheit des Hodengewebes keinen Grund abgeben gegen die Annahme, dass auch

bei den Säugethieren die Follikelzellen zu einer Haut zusammen-treten und die Abkömmlinge jeder Spermatogonie von ihrer Nachbarschaft trennend einhüllen, ebenso wie das Follikelepithel das Ei. Man wird ganz gewiss den Follikelzellen nicht mehr die Bedeutung von jungen Samenmutterzellen — Ersatzzellen — zusprechen wollen, wenn man sie, resp. ihre Kerne, in regelmässigen Abständen von der Membrana propria der Hodenschläuche bis gegen das Lumen zu zwischen Gruppen von Spermatocten gelagert findet. Ueber die Abstammung der Follikelzellen kann ich nichts mit Sicherheit aussagen; es kommen wohl maulbeerförmige Kerntheilungen der Spermatogonien vor, (cf. Tafel XIX Fig. 133 der oben citirten Schrift von la Valette St. George's) doch müssen über diesen Punkt weitere Untersuchungen noch angestellt werden. Aber selbst wenn Spermatogonie und Follikelzellen aus einem ursprünglich gleichen Zellenlager in der Weise sich differenzirten, dass von einem Complex von Zellen eine einzige an Grösse zunähme und die übrigen im Grössenwachsthum zurückbleibend jene bevorzugte Zelle, die Spermatogonie, umhüllten, so wäre die Uebereinstimmung mit der durch Pflüger und Waldeyer bei Säugethieren nachgewiesenen Bildung von Ei und Follikelepithel vollständig und der Homologisirung der Theile stände kein Hinderniss im Wege, wenn die Ableitung der männlichen und weiblichen Geschlechtsstoffe bis jetzt in derselben Weise möglich gewesen wäre, wie bei Plagiostomen, Reptilien, Amphibien und Fischen.

Nach den bis jetzt bekannt gewordenen Thatsachen über die Entwicklung der Geschlechtsdrüsen bei den Säugethieren darf wohl mit Sicherheit angenommen werden, dass jener namentlich bei Amphibien von Anfang an so deutlich characterisirte Zustand der grossen Geschlechtszellen mit embryonalem Character fehlt. Es existirt vielmehr auf dem bindegewebigen Stroma der Genitalanlage das Waldeyer'sche Keimepithel. Von diesen zu Anfang gleichen und kleinen Zellen vergrössern sich erst einige secundär, und dies gilt für Säugethiere<sup>1)</sup>, Vögel<sup>2)</sup>, Repti-

1) Theodor Egli, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsorgane; Zürich 1876. (Baseler Dissertation).

A. Kölliker, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thierte; Leipzig 1879.

2) Th. Bornhaupt, Untersuchungen über die Entwicklung des Urogenitalsystems beim Hühnchen. Riga 1867 (Dorpater Dissertation). Die Arbeit

lien<sup>1)</sup>, Plagiostomen<sup>2)</sup>, wie ich selbst bestätigen kann. Die Ansichten über die Ableitung der Geschlechtsstoffe bei Säugethieren und Vögeln vom Keimepithel, resp. dessen vergrößerten Zellen sind augenblicklich noch controvers; meine eignen Untersuchungen halte ich für zu lückenhaft, als dass ich darüber berichten könnte, so dass wir mit Bezug auf die oben einander gegenübergestellten Theile bei den Säugethieren vorläufig nur von einer Analogie reden dürfen; wenn auch mit Rücksicht auf die leichter zu studirenden Verhältnisse bei Amphibien und Knochenfischen die Hoffnung berechtigt erscheint, dass auch bei Säugethieren eine bis ins Detail gehende Homologie nachzuweisen sein wird.

Mit Bezug auf das erste Erscheinen eines Unterschiedes zwischen Spermatogonien und Follikelzellen in den Hoden der Säugethiere hätte ich nachzutragen, dass in den schon ausnehmend leicht zu isolirenden Hodenschläuchen 12 cm langer Rindsembryonen dieser Unterschied auffallend ausgesprochen ist, ähnlich wie es von la Valette St. George in seiner Schrift (die Spermatogenese bei den Säugethieren etc.) vom Kalbe beschrieben und abgebildet hat. Bei 7,5 cm langen Rindsembryonen sind dagegen die Hodenschläuche noch erst kurze Stummel mit knospenartigen Auswüchsen; ein deutlicher Unterschied zwischen den Zellen im Inneren der Schläuche ist bei solchen Embryonen noch nicht wahrzunehmen; jedenfalls sind alle Zellen bedeutend kleiner als die bei 12 cm langen Embryonen vorhandenen Spermatogonien.

Der Cysten Kern am Fusse reifender Samenfollikel scheint nach den Untersuchungen von la Valette St. George's regelmässig bei den Säugethieren vorzukommen.

Ueber die Spermatogenese bei den Vögeln ist bis jetzt noch Wenig nur bekannt geworden. Auch hier bilden, wie ich gefunden habe, Spermatogonien den Ausgangspunkt der Samenfadentwick-

---

selbst ist mir nicht zugänglich gewesen; ich kenne sie nur aus den Referaten Waldeyer's und Kölliker's.

W. Waldeyer, Eierstock und Ei, Leipzig 1870.

1) M. Braun, Das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien; Arbeiten aus dem zoolog.-zootom. Institut in Würzburg. Bd. IV, 1878.

2) C. Semper, Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für das der übrigen Wirbelthiere; Arbeiten aus dem zoolog.-zootom. Institut in Würzburg. Bd. II, 1875.

F. M. Balfour, On the structure and development of the vertebrate ovary; Quarterly journal of microscopical science. Vol. XVIII. — New. Ser.

lung. Neben den grossen Spermatogonien finden sich im Inneren der Hodenschläuche Follikelzellen, welche auch späterhin die durch Theilung einer Spermatogonie entstehenden Spermatocyten einhüllen.

Am deutlichsten sind diese Verhältnisse bei ganz jungen Thieren oder an erwachsenen während der Ruhezeit des Geschlechtslebens im Winter zu studiren. Es ist bekannt, dass unter Umständen der Nachweis des Follikelepithels beim Eie auf erhebliche Schwierigkeiten stösst; man muss oft genug die ganze Entwicklung des Eies verfolgen und geeignete Methoden ausfindig machen, um sich mit Sicherheit über diesen Punkt aussprechen zu können. Es fehlt in der Literatur nicht an Beispielen zur Illustration des Gesagten. Bedeutend schwieriger wird der Nachweis der entsprechenden Hülle im Hoden, da hier, selbst unter sonst günstigen Bedingungen, wie bei den Amphibien, schon frühzeitig die zellige Structur verloren geht. Ich erinnere an die Beobachtung von la Valette St. George's, der an den Hüllen reifer Samenfadenbündel der Amphibien weder Kerne noch Zellengrenzen mit Hülfe von *Argentum nitricum* nachweisen konnte; während beides auf früheren Entwicklungsstadien ohne weitere Präparation möglich ist. Bei vielen Insecten bleiben zwar an den reifen Samenfadenbündeln die Kerne der Hülle erhalten und deutlich sichtbar; doch sind die Zellengrenzen in derselben nicht mehr aufzufinden, wie es vor der Umwandlung der Spermatocyten in Spermiosomen der Fall war.

Man darf demgemäss an den reifen Hoden keine Untersuchungen anstellen wollen, die den Nachweis der Follikelhaut zum Zweck haben; man wird nur die undeutlichen, allerdings stets vorhandenen Reste derselben vorfinden.

Als das beste Mittel, feine Schnitte herzustellen habe ich in Uebereinstimmung mit von la Valette St. George die Erhärtung in absolutem Alcohol gefunden. Nur müssen die Hoden absolut frisch sein und dürfen höchstens eine Stunde lang in die Flüssigkeit eingelegt werden, weil später eine derartige Schrumpfung der Gewebe eintritt, dass von einer Untersuchung nicht mehr die Rede sein kann. Sperlingshoden, die etwa einen Tag in absolutem Alcohol gelegen haben, sind ganz verzerrt auf der Oberfläche, während nach einstündiger Einwirkung die Oberfläche des im Winter grobschrotkorngrossen Organes glatt und eben bleibt. Dabei ist eine vorzügliche Schnittconsistenz erreicht; die Schnitte



werden am besten in verdünntem Glycerin untersucht. Auch leistet die Präparation frischer Hoden in Jodserum von geeigneter Concentration wesentliche Dienste.

Auf Querschnitten der Hoden von jungen Krähen (Anfang Juni eingefangen) wird man ausschliesslich gewundene mit seitlichen Ausläufern besetzte breite Schläuche vorfinden (cf. Fig. 84), an die sich in dem dorsalwärts gelegenen zugeshärften Rande die engeren graden Hodencanäle anschliessen und zum Nebenhoden zusammentreten. Das Epithel der graden Hodenschläuche ist cubisch und niedrig; in den gewundenen Schläuchen sieht man Spermatogonien, Spermatocten und die zugehörigen Follikelzellen. In Fig. 57 ist ein solcher Querschnitt eines gewundenen Hodenschlauches dargestellt. Die Membrana propria aus deutlich abgegrenzten Zellen zusammengesetzt ist nicht in die Zeichnung aufgenommen worden. An dieser Membrana propria anliegend finden sich nun Spermatogonien von Follikelzellen umgeben und weiter in das Lumen des Schlauches hineinragend Gruppen von Spermatocten in ihrer Follikelhaut, deren helle mit einem Kernkörperchen versehene Kerne deutlich bei F sichtbar sind. Man findet bei sorgfältiger Durchsuhung feiner Schnitte alle Uebergänge von der ungetheilten Spermatogonie bis zu Spermatoctengruppen immer in eine Follikelhaut eingeschlossen, so dass es keinem Zweifel unterliegt, dass innerhalb der durch Theilung ihrer Zellen wachsenden Follikelhaut die Spermatocten aus der Spermatogonie durch Theilung hervorgehen. Die Spermatogonien sind amoeboid; in Fig. 85 findet sich eine solche aus den Hoden von *Emberiza citrinella* zu Ende März in Jodserum untersucht; in Fig. 61 ist ein Bruchstück eines quergetroffenen Hodenschlauches mit seiner Membrana propria von einem jungen *Cypselus apus* dargestellt. Sg. ist eine in Theilung begriffene Spermatogonie. Alle Spermatogonien oder die durch Theilung aus solchen hervorgegangenen Spermatoctengruppen sind von Follikelzellen eingehüllt. Die Figuren 61 von *Cypselus* und 57 von *Corvus* ergänzen einander, da bei beiden jungen Thieren eine continuirliche Reihe von Entwicklungszuständen von der Spermatogonie an bis zur Samenzellencyste nachzuweisen war. So findet man es auch im Winter (Dezember) in den Hoden erwachsener Vögel; ich habe auf diesen Punkt *Passer domesticus* und *Emberiza citrinella* untersucht. Bei allen den vorgenannten Thieren in den angegebenen Perioden ist

also die Entwicklung schon ziemlich weit vorgeschritten, da man neben den Ausgangstadien, den Spermatogonien, ganze Samenfollikel mit zelligem Inhalt antrifft. Die grössten Eifollikel junger weiblicher Krähen, gleichaltrig mit den beschriebenen Männchen, hatten einen Durchmesser von  $60\mu$ . Es ist dies durchaus in Uebereinstimmung mit den Befunden bei jungen Amphibien, wo auch bald nach der definitiven Formgestaltung des jungen Thieres, also kurze Zeit nach der Metamorphose, ächte Samenzellenfollikel und junge Eier angetroffen werden. — Die weitere Entwicklung der Spermatoeyten zu fertigen Samenfäden kann hier nicht Gegenstand ausführlicher Erörterung sein; wie überall, wird auch bei den Vögeln der Kern zum Kopf und das Protoplasma der Samenzelle zum Schwanzfaden (v. la Valette St. George, Schweigger-Seidel, Bütschli). — Im Winter findet man im Lumen der Hodenschläuche verfettete Kugeln: die letzten Reste der verödeten Samenfollikel, die eine einfache fettige Degeneration erleiden, nachdem die Samenfäden aus ihnen herausgetreten sind; während der Eifollikel nach Entleerung des Eies noch zuvor den gelben Körper bildet.

Somit wäre auch für die Vögel zum Mindesten eine Analogie der männlichen und weiblichen Geschlechtsstoffe zu constatiren, die bis auf die letzten Elemente durchzuführen ist. Es entspricht dem Ei die Spermatogonie; das Follikel epithel des Eies wird im Hoden durch eine Summe von Follikelzellen repräsentirt, die mit dem durch Theilung complicirten Wachsthum der Spermatogonie sich gleichfalls vermehren und eine zarte Hülle um die aus den Spermatogonien hervorgegangenen einzelnen Gruppen von Spermatoeyten bilden.

Ein Cysten kern scheint bei den Vögeln zu fehlen.

Aehnlich wie bei den Vögeln verhält es sich bei den Reptilien. Von dem Bau des Follikel epithels beim Ei der Reptilien wird im folgenden Abschnitt ausführlich gehandelt werden. Für den Nachweis der entsprechenden Haut der Samenfollikel ist die Zeit nach der Begattung, also Ende Juni, die geeignetste; es gelingt zwar auch noch im April an den grossen Follikeln, in denen die Umbildung zu Samenfäden noch nicht erfolgt ist, die Kerne dieser Haut nachzuweisen; doch sind sie um diese Zeit schon sehr platt geworden. Nach meinen Erfahrungen ist die Erhärtung der Hoden in absolutem Alcohol — einen Tag lang — das beste Mittel gute Schnitte anzufertigen.

Im Juni, nach der Brunst, sind die Hodenschläuche mit verschiedenen Entwicklungsstufen der Samenzellen angefüllt. Im Lumen der Schläuche liegen verfettende Reste entleerter Follikel; der Membrana propria sitzen Ketten von Spermatogonien auf, deren Kerne zuweilen in maulbeerförmiger Theilung angetroffen werden. Die Ketten dieser Spermatogonien liegen ohne Dazwischenkunft kleinerer Zellen aneinander, so dass mit Rücksicht auf das Vorkommen isolirter Spermatogonien, die von Follikelzellen umgeben sind, es den Anschein hat, als bildeten sich die Follikelzellen und die von ihnen umhüllte Spermatogonie aus einer Primordialzelle, wie bei den Amphibien. In absolutem Alcohol gehärtet, messen die grössten ungetheilten Spermatogonien  $16 \mu$ , ihr Kern  $12,5 \mu$ . Weiter finden sich Theilungsstadien von Spermatogonien in ihrer Follikelhaut bis zu solchen Follikeln hin, wie es in Fig. 54 dargestellt ist. Die Kerne der Follikelhaut haben das ihnen bei allen Thierklassen gemeinsame glänzende Wesen, sind von elliptischer Gestalt und führen ein bis zwei Kernkörperchen. Die Abgrenzung der Spermatocyten ist deutlich, ihre Kerne in dem gezeichneten Stadium grob granulirt. Im April sind die Follikel grösser geworden; die einzelnen Spermatocyten kleiner. Die Kerne der Spermatocyten fangen an glänzend zu werden und sich zu strecken. Die Abgrenzung der einzelnen Follikel gegen einander ist sehr scharf; die Kerne der Follikelhaut beginnen zu schwinden und sind nur schwer nachweisbar.

Es entwickeln sich demgemäss die Spermatozomen der Reptilien in derselben Weise, wie es das von v. la Valette St. George aufgestellte Gesetz verlangt. Den Ausgangspunkt bilden Spermatogonien in einer Follikelhaut; beide wachsen; die Spermatogonie erzeugt durch Theilung die Spermatocyten, die auch weiterhin von einer deutlichen Follikelhaut umgeben werden. Die Umbildung der Spermatocyten in Samenfäden habe ich nicht verfolgt.

Auf der Grundlage der entwicklungsgeschichtlichen Studien Braun's dürfen wir demgemäss bei den Reptilien eine vollständige Homologie zwischen Samen- und Eifollikel statuiren.

Durch die Arbeiten v. la Valette St. George's sind die Hüllen an den Samenballen der Amphibien bekannt geworden; die Kenntniss des Eifollikepithels ist älteren Datums. Wir werden in dem folgenden Abschnitt Gelegenheit nehmen, über den Bildungsmodus der Follikelhaut bei erwachsenen Thieren zu be-

richten und verweisen bezüglich ihrer Entstehung in der Larve auf das im ersten Abschnitt darüber Gesagte. Die ♂ Follikelhaut ist wie das ♀ Follikelepithel schon früh entwickelt. Die Cysten-  
haut fand ich zuerst bei Fröschen von 3 cm Länge (5 Monate alte *Rana fusca*), in deren kleinen Hodenschläuchen die Spermatogonien innerhalb ihrer Follikelhaut schon Theilungen bis zur Bildung je einer grossen Cyste eingegangen waren; ebensoweit waren die Hoden in 2 cm langen Bufö cinereus entwickelt. Die Entstehung der Cysten-  
haut geht auch in ihrem ersten Auftreten bei diesen jungen Thieren in derselben Weise vor sich, wie es von la Valette St. George von erwachsenen Amphibien beschrieben hat. Der Kern der Spermatogonie theilt sich maulbeerförmig<sup>1)</sup>; das Zellprotoplasma innerhalb der Follikelhaut folgt bald diesem rapiden Theilungsprocess des Kernes, und aus den so entstandenen Zellen liefern eine grössere oder kleinere Zahl von peripher gelegenen die Cysten-  
haut; die centralen theilen sich weiter und wandeln sich nach und nach zu Samenfäden um, beständig von ihren Hüllen — Cysten- und Follikelhaut — eingeschlossen, die sie wie das Ei erst bei ihrer Reife durchbrechen.

Man muss nun festhalten, dass die Cysten-  
haut eine Bildung späteren Datums ist als die Follikelhaut; indem sowohl bei ganz jungen Thieren als auch bei erwachsenen die Follikelhaut weit eher vorhanden ist und die Zelle — die Spermatogonie — umgibt, aus der die Cysten-  
haut und die von der Cysten-  
haut eingeschlossenen Samenfäden hervorgehen.

Wer sich über das Vorhandensein der beiden Häute an den Samenfollikeln der Amphibien schnell orientiren will, möge auf die Empfehlung von v. la Valette St. George den Hoden von *Bombinator igneus* als Musterobject benutzen. Die geeigneteste Jahreszeit ist Ende Juli und Anfang August; weil alsdann schon genug grössere Follikel vorhanden sind und ihr Inhalt noch nicht zu Samenfäden umgewandelt ist, die durch ihr starkes Lichtbrechungsvermögen die Untersuchung erschweren. An feinen Schnitten in Alcohol gehärteter Hoden aus dieser Jahreszeit sieht man beide Häute deutlich, wie Fig. 53 zeigt. Die Cysten-  
haut allein bringt man am besten durch Abstreifen mit der Messerklinge von

1) Vergl. Fig. 50 aus dem Hoden von *Bombinator igneus* und Fig. 67 aus dem Hoden von *Rana fusca*.

der Schnittfläche frischer Hoden zur Ansicht, indem man in Humor aqueus desselben Thieres untersucht. Bei *Bombinator igneus* ist die Cystenhaut so resistent, dass fast in jedem Präparat unverletzte Cysten in grosser Zahl angetroffen werden, was bei den übrigen Amphibien keineswegs immer der Fall ist. Auch noch aus einem anderen Grunde verdient *Bombinator igneus* den Vorzug; weil nämlich in der Cystenhaut durchschnittlich 8 bis 10 Kerne gelegen sind, während bei *Rana fusca* fast regelmässig nur ein Kern, höchstens deren zwei angetroffen werden. Bei *Bombinator igneus* kann man frische Cysten mit ganz fertigen Samenfäden im Innern isoliren, was bei *Rana* niemals gelingt.

Man darf sich nun bei der Untersuchung der Amphibienhoden nicht der Hoffnung hingeben, beim Abstreifen mit der Messerklinge vom frischen Präparat nur intacte Cysten zu finden. Das ist keineswegs der Fall, da die Cystenhaut sehr leicht zerreisslich ist. Namentlich platzen diejenigen Cysten leicht, deren Inhalt schon einen hohen Entwicklungsgrad erreicht hat, vielleicht schon in fertige Samenfäden umgewandelt ist. Man findet demgemäss in einem frischen Präparat vom Hoden: freie Samenfäden, einzelne amöboide Zellen und grössere amöboide Zellenhaufen oder ruhende Kugeln von Zellen. Die Kugeln von Samenbildungszellen sind nicht mit den Samenfollikeln oder Cysten zu verwechseln; sie sind vielmehr Bruchstücke der Follikel aus den Umbüllungshäuten herausgerissen und, wie alle amöboiden Zellen, beim Absterben zu Kugeln zusammengeflossen. Die unverletzten Cysten haben eine ächte Haut, worin bei *Bombinator* viele, bei *Rana esculenta* einige und bei *Rana fusca* nur ein bis zwei Kerne eingelagert sind. Die Kugeln sind hüllenlos, sie entbehren einer Membran. Die Cysten, so lange sie unverletzt sind, zeigen wegen der vorhandenen Cystenhaut keine amöboide Bewegung, sie sind ausserdem leicht durch die relativen Verhältnisse ihres Umfanges zur Zahl und Grösse der in ihnen enthaltenen Zellen von den nackten Kugeln zu unterscheiden. Man braucht nur einmal kurze Zeit nach dem Laichgeschäft einen feinen Schnitt eines in Alcohol gehärteten Amphibienhodens zu durchmustern, um sich davon zu überzeugen, dass in den grossen Follikeln viele und kleine Zellen, in den kleinen Follikeln dagegen wenige aber grosse Zellen gelegen sind. In den nackten Kugeln herrscht diese Gesetzmässigkeit nicht; wohl aber in den frisch isolirten unverletzten Cysten. Man wird vergeblich

nach einer Haut und ihren Kernen bei den Kugeln suchen; die „Haut“ der Kugeln ist nichts Anderes als die erhärtete Rindenschicht des Protoplasma's einer unregelmässigen Zahl zusammengeballter Spermatoocyten.

Das Vorhandensein zweier ächten Häute an den Samenbällen der Amphibien hindert natürlich nicht, den Vergleich zwischen den Geschlechtsstoffen durchzuführen. Der Entstehung nach sind Spermato gonie und Eizelle, die ♂ Follikelhaut und das ♀ Follikel-epithel homologe Theile. Die Cysten- oder Cysten-epithel ist eine dem männlichen Geschlecht ausschliesslich zukommende spätere Bildung: mit den Samenzellen zugleich durch Theilung aus der Spermato gonie hervorgegangen. Es bleibt also auch der fertige Samenfollikel dem Eifollikel homolog, da zur Bildung der Cysten- oder Cysten-epithel keine neuen Elemente von Aussen her aufgenommen werden.

Für die Teleostier erlaube ich mir, auf das im zweiten Abschnitt über die erste Entwicklung der Geschlechtsorgane Gesagte hinzuweisen. Hieran anknüpfend erwähne ich den in jüngster Zeit von Brock <sup>1)</sup> geführten Nachweis des Follikel-epithels beim Teleostierei, dessen Existenz His für gewisse Stadien bestimmt in Abrede gestellt hatte. In der Arbeit Brock's (pag. 561) findet man eine erschöpfende Zusammenstellung der diesbezüglichen Literatur und im Anschluss an Ludwig <sup>2)</sup> eine Widerlegung der Ansicht von His. Auf den von Brock unentschieden gelassenen Bildungsmodus des Follikel-epithels der Fischeier wird im folgenden Abschnitt näher eingegangen werden. Hier gilt es, die bis jetzt unbekannte homologe Bildung im Hoden der Knochenfische aufzusuchen. Das von Brock in Fig. 1 abgebildete Stadium vom Hoden des *Alburnus lucidus* ist in der Entwicklung noch nicht so weit vorgeschritten, als dass es schon zur Bildung von Samenfollikeln gekommen wäre. Auf das Studium der [Samenentwicklung ist Brock nicht eingegangen, und es ist deshalb wohl erlaubt, aus seiner Nomenklatur die Bezeichnung „Follikel“ auszumerzen und nur den gleichfalls angewandten Ausdruck „Acinus“ beizubehalten. Brock bezeichnet nämlich sowohl mit „Follikel“ als „Acinus“ das einem Hodenschlauch oder Hodencanal äquivalente Element. Wir haben die Gründe hierfür oben auseinandergesetzt. Follikelbildung

1) J. Brock: Morphologisches Jahrbuch, IV. Bd. pag. 505 sqq.

2) Ludwig: Ueber die Eibildung im Thierreich, pag. 147.

kommt innerhalb der Acini vor; die beiden Bezeichnungen können demgemäss nicht promiscue gebraucht werden.

Im zweiten Abschnitt wurde mit grosser Wahrscheinlichkeit dargethan, dass wie bei den Batrachiern, so auch bei den Teleostiern Spermatogonien und Follikelzellen zugleich aus Primordialsamenzellen hervorgehen. In Fig. 76b ist ein maulbeerförmig getheilter Kern einer Spermatogonie aus dem Hoden von *Cyprinus erythrophthalmus*, im November frisch in Jodserum untersucht, dargestellt. Es ist somit wohl unzweifelhaft, dass der bei Batrachiern geschilderte Vorgang der Follikelbildung im Hoden, der ja ebenfalls durch maulbeerförmige Kerntheilung der Spermatogonien eingeleitet wird, auch bei den Teleostiern Platz greift.

Ich will nun versuchen den Bau eines Teleostierhodens zur Zeit des Bestehens ächter Follikel im Zusammenhang zu schildern. Ein passendes Object ist der Hoden von *Cyprinus erythrophthalmus* im November.

Die Hoden stellen zwei compacte Säulen dar, die bis zur Leber auf beiden Seiten des Darmes in die Höhe reichen. Die Ausführungsgänge verlaufen im unteren Abschnitt der Bauchhöhle frei und münden hinter dem After: haben sie die Hoden erreicht, so legen sie sich ihnen dorsalwärts an. Die äussere Oberfläche der Hoden ist glatt; das Innere durch spärliches Bindegewebe, worin die Blutgefässe verlaufen, in Abtheilungen gebracht, die ihrer Gestalt nach den Namen Acini verdienen und einem Hodenschlauch der Säugethiere aequivalent sind. Die Acini sind von einer kernhaltigen *Membrana propria* umgeben, zeigen ein Lumen im Innern, an das von der *Membrana propria* her die einzelnen Samenfollikel heranreichen. Diese Samenfollikel haben eine kernhaltige Membran und je nach ihrer Grösse einen verschiedenen Inhalt. Die kleineren enthalten in der Follikelhaut eingeschlossen grössere Zellen mit granulirten Kernen; die grösseren Follikel sind aus einer grossen Zahl kleiner Zellen mit glänzenden Kernen zusammengesetzt. An der *Membrana propria* finden sich bei aufmerksamer Betrachtung und hinreichend feinen Schnitten erhärteter Hoden, Spermatogonien d. h. grosse Zellen mit ungetheiltem Kern und solche, deren Kern schon eine maulbeerförmige Theilung eingegangen ist.

Um den Nachweis zu erbringen, dass wir es im Hoden mit ächten Follikeln zu thuu haben, das heisst mit einer verschiedenen

grossen Zahl von Samenzellen in eine kernhaltige Membran eingeschlossen, ist es nöthig Isolationspräparate herzustellen. Man gewinnt diese, wenn man nach der Vorschrift von la Valette St. George's mit der Messerklinge vom frischen Hoden abgestreifte Gewebstheile in Humor aqueus oder Jodserum untersucht. Doch ist bei Fischen die Follikelhaut so zart, dass es nicht so leicht wie bei Batrachiern oder Insecten gelingt, die Follikel unversehrt zu erhalten. Man gewinnt schon eher überzeugende Präparate, wenn man kleine Hodentheile einen Tag lang in 5% molybdänsaurem Ammoniak aufbewahrt und dann mit der Messerklinge abgestreifte Partikelchen in der Conservirungsflüssigkeit untersucht. In Figur 51 ist ein auf diese Weise isolirter Follikel mit deutlich kernhaltiger Membran dargestellt; sein Umfang, die Grösse und Beschaffenheit der in ihm enthaltenen Zellen stimmen genau mit den Verhältnissen unzweifelhafter Follikel wie sie auf feinen Schnitten in Alkohol erhärteter Hoden gefunden werden. Man möge hierzu Fig. 73 vergleichen.

In den frisch untersuchten Präparaten trifft man, wie in allen nicht geschlechtsreifen Hoden der Wirbelthiere, neben den selten unversehrten Follikeln Bruchstücke derselben, die theils amoeboid wie es Figg. 77, 78 und 79 zeigen oder unbeweglich kugelförmig sind. In diesen Kugeln steht wiederum wie bei Batrachiern der Inhalt in keinem Verhältniss zum Umfange, wie es bei unverletzten Follikeln der Fall ist. Man kann auch ganz bequem den Nachweis der Entstehung dieser Kugeln führen. Hat man einen unverletzten Follikel im Praeparat aufgefunden, so verdränge man die indifferente Zusatzflüssigkeit allmähig durch Wasser. Im Anfang wird die Follikelhaut noch deutlicher; alle Kerne treten klar und scharf hervor; bald aber platzt die Follikelhaut, und aus dem Inneren tritt eine grössere Anzahl meist kugliger Bruchstücke hervor, deren periphere Schicht unter dem Einflusse des Wassers erstarrt. Diese Kunstproducte sind es, welche von der weitverbreiteten Annahme einer endogenen Entstehung von Samenbildungszellen in sogenannten Mutterzellen geführt haben. Es gibt aber keine endogene Zellbildung, wie von la Valette St. George schon vor vielen Jahren hervorgehoben hat; sondern alle Samenfäden einer Cyste gehen durch fortgesetzte Theilung der Spermogonie hervor, und die supponirten Mutterzellen, in denen die Spermiosomen sich entwickeln sollen, existiren in Wahrheit nicht,



sondern werden durch die kuglige Begrenzung der Theilstücke eines gesprengten Follikels vorgetäuscht. Eine eigene Cystenhaut oder einen Cysten Kern habe ich bis jetzt bei Knochenfischen noch nicht beobachtet. Bei 8 cm (ohne Schwanzflosse) langen ♂ *Tinca chrysis* war die Anordnung der Theile und der feinere Bau des strangförmigen und noch durchscheinenden Hodens dieselbe wie sie vorher von *Cyprinus* beschrieben wurde. Im Innern der Hodenacini fanden sich Spermatogonien und ächte Samenfollikel, die auch frisch isolirt wurden. Es verdient wohl nochmals hervorgehoben zu werden, dass mit der Reifung der Samenkörper die Follikelhaut immer zarter wird und ihre Kerne allmählig verschwinden, so dass bei völliger Reife der Samenfäden keine intacten Follikel mehr isolirt werden können. Da sie aber, so lange die zellige Natur der Spermatoocyten noch erhalten ist, bestehen, so wird man mit Rücksicht auf die entwicklungsgeschichtlichen Daten bei den Teleostiern Samen- und Eifollikel homologisiren können.

Auch bei den Plagiostomen entspricht zweifellos der Samenfollikel dem Eifollikel, wie es von la Valette St. George in dem Programm der Bonner Universität vom Jahre 1878 (*De Spermatosomatum evolutione in Plagiostomis*) ausgesprochen hat. Es ist jedoch vorläufig noch nicht erlaubt, eine völlige Homologie der Theile zu behaupten; da Semper zwar die functionellen Theile des Hodens und Eierstocks vom Keimepithel entstehen lässt; doch mit dem Unterschiede, dass beim Eierstock die Primordialeier, beim Hoden die Follikelepithelien derselben zu den eigentlichen Geschlechtsstoffen heranreifen (cf. Semper, *Das Urogenitalsystem der Plagiostomen* pag. 392). Wir werden im allgemeinen Theil ausführlich hierauf zurückkommen.

Von Petromyzonten habe ich bis jetzt nur Thiere mit fast völlig reifen Geschlechtsstoffen zu untersuchen Gelegenheit gehabt.

In den Hoden waren nur ausgebildete Spermatosomen vorhanden, und der Nachweis einer Follikelhaut gelang nicht mehr, wie dies wohl erwartet werden konnte. Die Ovarien der Anfangs Dezember untersuchten Weibchen stellen zwei krausenförmige, langgezogene Organe dar; Säcke, in deren Inneres zipfelartige mit undurchsichtigen Eiern besetzte Vorsprünge hineinragten. Die Eier waren alle auf derselben Entwicklungsstufe, was sehr wohl zu den Angaben passt, welche über das Absterben der Petromyzonten nach dem Laichgeschäft gemacht worden sind. In seiner schönen Ab-

handlung über den Befruchtungsvorgang beim Ei von *Petromyzon Planeri* (Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Bd. XXX, pag. 437 sqq.) hat Calberla auch verschiedene Mittheilungen über das Eierstocksei dieser Fische gemacht, und dabei vorzüglich die Umwandlungen des Keimbläschen und den Micropylenapparat, Einzelheiten, die für die Zwecke seiner Arbeit von Bedeutung waren, berücksichtigt. Ich kann aus eigener Erfahrung seine Beobachtungen über die Wandlungen des Keimbläschen bestätigen; dasselbe hat zuerst nur einen Keimfleck (Eierstock eines 12 cm langen *Ammocoetes* vom 18. Dezember) und bekommt erst später viele Keimflecke, ein Vorgang der bei den Knochenfischen und Amphibien sich in derselben Weise vollzieht. Calberla hat in seinen Zeichnungen das Follikelepithel des *Petromyzonteneies* nicht aufgenommen; es ist aber ganz sicher vorhanden und kann bei den der Reife nahen Eiern durch Wasserzusatz deutlich sichtbar gemacht werden; indem dann durch Imbibition die vorher platten Zellen aufquellen und deutliche Kerne zeigen. Nach aussen vom Follikelepithel liegt die bindegewebige *Theca folliculi*; nach innen vom Follikelepithel eine aus zwei Lamellen zusammengesetzte *Zona*, deren Porenkanäle wohl erst später als Anfang Dezember deutlich sichtbar werden. Die lamellöse Beschaffenheit der *Zona* hat Calberla richtig beschrieben und Gegenbaur<sup>1)</sup> (Ueber den Bau und die Entwicklung der Wirbelthiereier) hat etwas Aehnliches von der Dottermembran des reifen Hühnereies gemeldet. Uns interessirt hier das Vorhandensein des Follikelepithels, dessen aequivalente Bildung sich im Hoden zur geeigneten Jahreszeit, wohl im Sommer bis Herbst, wird gleichfalls nachweisen lassen; auch hier wird erst die Entwicklungsgeschichte eine Homologisirung der Theile gestatten.

Weiter reichen meine Beobachtungen bei Wirbelthieren nicht; doch glaube ich das gleichzeitige Vorkommen von Follikelepithel an den weiblichen Geschlechtsstoffen und einer Follikelhaut bei den männlichen als ein gesetzmässiges ansprechen zu dürfen. Es ist bei dem an Amphibien und Teleostiern geführten Nachweis von der Homologie dieser Theile auch zu erwarten, dass bei allen Wirbelthieren Ei und Spermatogonie, ♀ Follikelepithel und ♂ Follikelhaut als homologe Bildungen in Grundlage entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen werden erkannt werden.

1) Müller's Archiv 1861.

Bei den Wirbellosen sind die Hüllen der Geschlechtsproducte nicht so weit verbreitet, und kommen, auffallend genug, innerhalb eines Typus nicht allen Abtheilungen gleichmässig zu, was wohl eine tiefere Verschiedenheit der im System zusammengestellten Gruppen bezeichnen möchte, als man nach dem Bau der übrigen Organe erwarten sollte. Es liegt mir selbstverständlich fern, diesem Umstande ein grösseres Gewicht beizulegen.

Jedenfalls bezeichnet das Vorhandensein dieser Hüllen einen Fortschritt in der Organisation; da sie sowohl den niedrigsten Thieren, als den Jugendformen der höheren fehlen. —

Wir werden nunmehr eine Reihe von Abtheilungen der wirbellosen Thiere durchmustern und diejenigen voraufstellen, bei welchen ächte kernhaltige Hüllen der Geschlechtsstoffe vorhanden sind.

Von den Geschlechtsorganen der Cephalopoden hat in jüngster Zeit noch J. Brock berichtet <sup>1)</sup>. Nach seinen Untersuchungen würde die dem Follikelepithel des Eies entsprechende Follikelhaut an den Samenbündeln fehlen; dies ist jedoch nicht ganz zutreffend. Ich habe zwar nicht an frischen Hoden Untersuchungen anstellen können; aber ich glaube an dem vorzüglich in absolutem Alcohol conservirten Material soweit orientirt zu sein, um Folgendes mit Bestimmtheit vertreten zu können.

Wie Brock schon angegeben, findet man, der Membrana propria der Hodenschläuche direct aufsitzend, eine schöne regelmässige Mosaik grosser, meist gegen einander abgeplatteter Zellen: die Spermatogonien. Follikelzellen fehlen in dieser Schicht, man sieht aber an den kurz nach dem Laichgeschäft eingefangenen Exemplaren viele Kerne der Spermatogonien in maulbeerförmiger Theilung. Ich weiche nun in der Deutung der weiteren Befunde in sofern von Brock ab, als ich die Samenbildung, wie bei den übrigen Thieren, direct in dieser Schicht ihren Anfang nehmen lasse. Es finden sich nämlich oberhalb der Lage von Spermatogonien ächte Samenfollikel mit einem Inhalt, dessen Beziehungen zum Umfange der Follikel genau die schon bei früheren Gelegenheiten beschriebenen sind, und die in derselben Weise aus je einer Spermatogonie hervorgehen, wie dies von la Valette St. George zuerst bei Amphibien bewiesen hat. Wie bei den Vögeln, liegen aber auch bei den Cephalopoden stets mehrere Sätze

1) J. Brock, Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Bd. 32, pag. 1 sqq.  
Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. 18.

von Bildungsstadien zu Samenfäden übereinander, nicht nebeneinander, wie dies bei den Batrachiern der Fall ist; wo man nebeneinander, und der Membrana propria aufsitzend, zu bestimmten Jahreszeiten alle Stadien von der Spermatogonie bis zum reifen Samenfollikel findet. Bei den Cephalopoden ist dies ganz anders. Die Spermatogonien bilden eine kontinuierliche Schicht auf der Membrana propria und alle weiteren Entwicklungsstadien werden gegen das Lumen zu vorgeschoben, so dass bei Hoden mit völlig reifen Samenfäden diese ausschliesslich um das Lumen der Hodenschläuche gruppirt sind. Was Brock daher als Epithel bezeichnet, ist die Summe der unreifen Follikel, aus den von ihm als Matrix bezeichneten Spermatogonien hervorgegangen. Ob sich wie bei den Amphibien eine resistente Follikelhaut wird nachweisen lassen, weiss ich nicht. Man sieht aber in regelmässigen Intervallen, wie bei Säugethieren und Plagiostomen dies von la Valette St. George abgebildet hat, die Kerne von Follikelzellen deutlich die Abgrenzung der verschieden weit entwickelten Spermatocten in Follikel markiren. Je weiter man sich bei der Durchmusterung eines feinen Schnittes dem Lumen nähert, desto undeutlicher werden die Follikelkerne; an reifen Samenfädenbündeln sind keine Follikelkerne mehr nachweisbar, wie dies ja mit wenigen günstigen Ausnahmen — *Bombinator igneus*, einige Insecten — bei allen Thieren der Fall ist. Ich bedauere diese Angaben nicht durch Abbildungen erläutern zu können, und, vorläufig auf eine demnächst erscheinende Mittheilung über die Spermatogenese bei den Cephalopoden verweisend, mich mit dem Gegebenen bescheiden zu müssen.

Bei den Insecten sind die Hüllen der Geschlechtsorgane wohl kaum noch strittig, wenn auch die Auffassung derselben im Hoden eine verschiedene ist. So hat von la Valette St. George in seiner zweiten Mittheilung über die Genese der Samenkörper <sup>1)</sup>, namentlich aus den Hoden von *Tenebrio molitor*, „Samencysten“ beschrieben, deren kernhaltige Membran nach unserem Autor durch Verschmelzung der peripheren Schicht der Keimkugeln zu Stande

---

1) v. la Valette St. George: Ueber die Genese der Samenkörper, *Archiv für mikroskopische Anatomie*, Bd. III pag. 270; vergleiche auch Bd. X, Tafel 35, Figg. 43—47.

kommt. Bei Aphiden hat Balbiani <sup>1)</sup> vom Hoden des *Drepanosiphum platanoides* in den sogenannten Follikeln Cysten beschrieben und ihre kernhaltige Umhüllungshaut durch Wucherung der Follikelwandung, d. i. der *Membrana propria*, erklärt. Auch in dieser Darstellung ist der Ausdruck Hodenfollikel besser durch den Namen Hodenbläschen, *Acinus*, zu ersetzen; die Cysten bezeichnen dann dasselbe wie unsere Samenfollikel. Bütschli <sup>2)</sup> zeichnet in der seinen beiden Abhandlungen beigegebenen Tafel XL deutliche Abtheilungen in den Hodenschläuchen, die er durch Zwischenwuchern des Hodenschlauchepithels entstanden denkt. Eine deutliche kerntragende Membran an den einzelnen Samenfäden oder Samenzellenballen zu isoliren, ist Bütschli nicht gelungen. Diese Membran existirt aber wirklich und ist mit Unrecht geleugnet worden. Man muss nur zu ihrer Darstellung ein geeignetes Object auswählen, da sie oft sehr zart gebildet ist, wie es ja auch grosse Unterschiede in der Entwicklung des Eifollikelepithels giebt. Es empfiehlt sich am Meisten der von v. la Valette St. George schon untersuchte *Tenebrio molitor*. Hat man bei den Larven die Hoden herauspräparirt, so braucht man sie in Jodserum nur zu zerzupfen, um hier und da im Präparat die schönsten Follikel, deren Haut noch aus deutlichen Zellen zusammengesetzt ist und deren Inhalt ebenfalls noch aus zelligen Spermatoocyten besteht, zu erhalten. Die Ausbeute an unverletzten Samenfollikeln ist reicher, wenn man dem Präparat, bevor man es in Jodserum zerzupft, durch einige Minuten lange Einwirkung von Ueberosmiumsäure mehr Consistenz gegeben hat. Durch kurzdauernde Einwirkung von absolutem Alkohol kann man auch schnittfähige Präparate gewinnen und sich hierbei überzeugen, dass der von v. la Valette St. George aufgestellte Bildungsmodus der Follikelhaut bei den Insecten der richtige ist. Es theilt sich die Spermatogonie; die peripherischen Theilstücke werden Zellen der Follikelhaut; die central gelegenen liefern durch fortgesetzte Theilung und Umbildung die Samenfäden des Follikels. Bei *Tenebrio molitor* ist an den reifen Samenfädenbündeln die Zusammensetzung der Follikelhaut aus Zellen verwischt; doch

---

1) Balbiani: Mémoire sur la génération des Aphides, Annales des sciences naturelles 1869, pag. 1 sqq.

2) Bütschli: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Bd. XXI, pag. 402 und 526.

bleiben ihre Kerne sichtbar, wie es in Figg. 59 und 60 von dem erwachsenen Mehlwurm im August dargestellt ist. Hat man die Follikelhaut bei *Tenebrio molitor* einmal gesehen, so wird man bei schwierigeren Objecten, zu denen auch die Hoden von *Hydrophilus piceus* und *Blatta orientalis* gehören, sie nicht mehr verkennen.

Wie die Entwicklungsgeschichte lehrt <sup>1)</sup> ist die Anlage der Geschlechtsdrüsen eine indifferente. Doch kann vorläufig eine durchgreifende Homologie bei den Insecten noch nicht mit Sicherheit aufgestellt werden; da nach den übereinstimmenden Angaben der Autoren das Follikelepithel mit dem Ei der Insecten aus gleichartigen Zellen des Keimfaches hervorgeht, aber nicht durch Abspaltung von einer Primordialzelle, wie es für die Samenfollikel der Insecten durch von la Valette St. George nachgewiesen wurde. Allein, wenn man bedenkt, dass in den Eiröhren der Insecten jedenfalls viele Eianlagen zu Grunde gehen, so wird man wohl vermuthen dürfen, dass sich vielleicht die eigentliche Bildung der Granulosa der bleibenden Eizellen bei der Kleinheit der Elemente bisher nicht hat aufdecken lassen, und dass sie in ähnlicher Weise wie im Hoden erfolge. Ausser der von den Amphibien und Teleostiern gebotenen Analogie gewinnt die Annahme, dass die Granulosa sich durch Abspaltung vom Primordialei bilde, noch sehr viel an Wahrscheinlichkeit durch die Beobachtungen Spengel's an *Bonellia* <sup>2)</sup>, wo unter den vielen gleichen Zellen eines Keimfaches nur eine einzige zum Ei heranreift. Die übrigen Zellen bleiben klein, umgeben das Ei aber nicht als Granulosa und betheiligen sich auch nicht an der Ausbildung der Dotterhaut, sondern gehen einfach zu Grunde. Man würde demgemäss annehmen können, dass von den Eianlagen des blinden Ovarialendes der Insecten nur wenige, wie es in der That der Fall ist, zu Eiern heranreifen. Die übrigen gleichartigen Zellen des Keimfaches würden aber nicht zur Granulosa der bevorzugten Zellen werden, sondern zu Grunde gehen. Die Entstehung der Granulosa der Eier durch Ab-

---

1) H. Meyer: Ueber die Entwicklung des Fettkörpers, der Tracheen und der keimbereitenden Geschlechtstheile bei den Lepidopteren. Ztschr. f. w. Zool. Bd. I.

Leydig: Der Eierstock und die Samentasche der Insecten, 1866 pag. 55.

A. Brandt: Ueber das Ei und seine Bildungsstätte, Leipzig 1878.

2) J. W. Spengel, Beiträge zur Kenntniss der Gephyreen (Mittheilungen aus der zoologischen Station zu Neapel, I. Bd.).

spaltung vom Primordialei gedacht, würde eine maulbeerförmige Kerntheilung vermuthen lassen, die ich im Keimfach allerdings noch nicht gesehen habe. Weitere Untersuchungen müssen definitive Entscheidung bringen; wir begnügen uns vorläufig mit dem Nachweis zelliger Hüllen an den Geschlechtsstoffen der Insecten und vermuthen, dass diese Hüllen gleichen Ursprung haben.

Von den Generationsorganen der Crustaceen habe ich bis jetzt nur den Hoden von *Astacus fluviatilis* zu verschiedenen Jahreszeiten untersuchen können; doch lehrt eine Zusammenstellung der in den Arbeiten von Leydig, Claus, Waldeyer u. A. gemachten Angaben und ein Vergleich der beigegebenen Zeichnungen, dass unter den Crustaceen die zelligen Hüllen der Keimstoffe beider Geschlechter entweder gleichzeitig vorhanden sind oder fehlen. Es sei erlaubt, dies an einigen Beispielen zu erläutern.

Von *Astacus fluviatilis* beschreibt Waldeyer<sup>1)</sup> eine Granulosamembran der Eier, die in ähnlicher Weise wie bei den Wirbelthieren mit den Eizellen gleicher Abkunft sei. Ei und Granulosa entstehen in der Weise vom Keimepithel, dass eine Zelle sich durch Wachstum hervorthut und von den benachbarten, klein geliebene Zellen umgeben wird.

Nach den neuesten Untersuchungen Grobben's<sup>2)</sup> würde man im Hoden des *Astacus* eine dem Eifollikelepithel gleichwerthige Bildung vermissen. Ich will nun von vornherein bemerken, dass die Beobachtungen Grobben's durchaus richtig und correct sind, dass dieselben aber, sobald man die Verhältnisse in den der Reife nahen Hoden berücksichtigt, sehr wohl eine andere Deutung zulassen. Die Bildung der Samenzellen geht nämlich in derselben Weise vor sich, wie bei den Wirbelthieren, mit dem Unterschiede freilich, dass die Spermatoocyten ihre Zellnatur mehr oder weniger beibehalten. In den Wintermonaten findet man in den durchscheinenden Acinis der Hoden zweierlei Gebilde vor; grosse Zellen: Spermatogonien und zwischen diesen, in derselben Weise gruppiert, wie es Grobben in Fig. 1 Tafel V abgebildet hat, die Kerne der Follikelzellen; auch in diesem oder jenem Acinus reife, bei der überstandenen Brunstperiode nicht entleerte Spermatosomen; wohl

1) Waldeyer: Eierstock und Ei, pag. 85.

2) C. Grobben: Beiträge zur Kenntniss der männlichen Geschlechtsorgane der Decapoden. Wien 1878.

ein untrügliches Zeichen, dass die alten Acini nicht zu Grunde gehen, und dass die Regeneration in derselben Weise wie bei den meisten Wirbelthieren abläuft. Grobben nennt die Spermatogonien Spermatoblasten, unsere Follikelzellen dagegen Ersatzkeime und nimmt an, dass durch Vergrößerung der Follikelzellen die Spermatoblasten entständen. Untersucht man aber den Krebs Hoden im August, so findet man in den vergrößerten Acinis ächte Samenfollikel, Gruppen von Spermatoocyten, die durch regelmässig gestellte Follikelzellenkerne von einander abgegrenzt sind. Es muss dies nochmals besonders betont werden, dass man von den Follikelzellen zu allen Jahreszeiten nur die Kerne erkennen kann und keine deutliche Zellengrenzen, so dass die Vorstellung, diese Kerne seien in eine Membran eingelagert, sehr gestützt wird. Zur Untersuchung empfehle ich feine Schnitte durch Hoden, die eine halbe Stunde etwa in absolutem Alcohol gehärtet wurden; doch erkennt man dasselbe auch an frischen Zerzupfungspräparaten. Dass nun unsere Auffassung von der Natur der von Grobben Ersatzkeime genannten Kerne die richtige sei, geht auch wohl daraus hervor, dass man dieselben nicht allein an der Basis, sondern auch zwischen den einzelnen Spermatoocytengruppen (Follikel) und an der Begrenzung gegen das Lumen sieht. Es ist mir jedoch bis jetzt nicht gelungen, die Herkunft der Follikelzellen nachzuweisen; ich hoffe dies nachzuholen, da ich bis jetzt noch keine kontinuierliche über das ganze Jahr sich erstreckende Untersuchungsreihe besitze. Wir fügen also die Spermatogenese bei *Astacus fluviatilis* dem allgemeinen Gesetz von la Valette St. George's ein: durch Theilung der Spermatogonien entstehen Spermatoocyten, welche durch die zwischen den Spermatogonien gelagerten Follikelzellen umhüllt und gruppenweise angeordnet werden, so dass in jedem Follikel die Abkömmlinge einer Spermatogonie den ganzen von Grobben trefflich geschilderten Umwandlungsprocess zu Spermatosomen durchmachen. Grobben selbst führt einen Vergleich zwischen Hoden und Eierstock durch, worin er dieselben Theile gleichsetzt, deren Homologie wir früher ausgesprochen haben. Allein mit der Zurückweisung der Bedeutung der Follikelzellen im Hoden, welche Grobben ihnen beilegt, müssen wir einen Widerspruch gegen seine Auffassung der Eifollikelepithelien vereinigen. Beide Bildungen, die männliche Follikelhaut und das weibliche Follikelepithel, sind vergleichbar; aber nicht in dem Sinne Grobben's, dass sie Er-



satzkeime darstellen; sondern deshalb weil beide vergängliche Hüllen der Geschlechtsstoffe abgeben.

Wir werden von nun ab einige Beispiele vorführen, wo männliche und weibliche Geschlechtsstoffe der zelligen Hüllen entbehren. Unter den Crustaceen sind es, wie ich aus einem Vergleich der diesbezüglichen Literatur feststellen konnte, die Phyllopoden und Copepoden. Für die erste Ordnung habe ich Leydig's Werk: Naturgeschichte der Daphniden, für die zweite das von Claus: Die freilebenden Copepoden, als Quelle benutzt.

Nach Leydig entbehren die Eier der Daphniden einer Granulosa; im Hoden und zwar im blinden Ende der Schläuche kommt nur eine Art von Zellen vor, aus denen sich die Samenkörper entwickeln. Man vergleiche die Generationsorgane der in Fig. 46 dargestellten weiblichen *Sida crystallina* mit den in Fig. 47 derselben Tafel VI dargestellten eines männlichen Thieres; ebenso das Ovarium von *Daphnia longispina* auf Tafel II Fig. 16 mit dem Hoden von *Daphnia rectirostris* auf Tafel X Fig. 77. Vom Hoden der *Sida crystallina* hat auch Grobben eine Abbildung (Fig. 10 Tafel V l. c.) gegeben. Das Interessante am Hoden der *Sida crystallina* ist nicht die Bildung der Samenkörper von einem blinden Keimfach aus, sondern das Fehlen der Follikelzellen, deren gleichwerthige Bildung im Eierstock des Thieres ebenfalls fehlt; da, wie gesagt, die Eier der *Sida crystallina* einer Membrana granulosa entbehren. Es gibt auch bei den Wirbelthieren beide Arten der Anordnung der Spermatogonien wie bei den Crustaceen, ohne dass deshalb in dem mit *Sida crystallina* vergleichbaren Falle die Follikelzellen fehlten. Im Hoden der *Sida crystallina* wird von einer bestimmten Stelle aus für den Nachwuchs gesorgt, wie wir es bei den Hoden der Rochen und Haie durch Semper kennen gelernt haben. Bei *Astacus fluviatilis* sind dagegen, wie bei Säugethieren etwa, die Zellen für den Nachwuchs an der Membrana propria der persistirenden Hodenschläuche überall gelagert. Es ist nun nicht der Modus der Regeneration der Geschlechtsstoffe, welcher bei *Sida* das Fehlen der bei *Astacus* zu beobachtenden Follikelzellen bedingt; denn bei den Rochen und Haien kommen in den reifen Ampullen ächte Follikelzellen vor, obwohl sie ganz sicher nicht zur Neubildung dienen, da die ganzen Ampullen zu Grunde gehen, nachdem sie sich der Samenkörper entledigt haben. Man findet aber bei Rochen und Haien Follikelzellen in den Hodenam-

pullen und eine Granulosa der Eier gleichzeitig wie bei *Astacus*; man vermisst Beides gleichzeitig bei *Sida crystallina*. Die Ersatzkeime des blinden Keimfaches im Hoden der *Sida crystallina* sind demgemäss nicht in Form der Follikelzellen unter die eben zur Entwicklung gelangenden Spermatogonien im Hoden von *Astacus* gemischt, sondern es fehlen bei *Sida* die hüllenden Follikelzellen im Hoden und Ovarium, während sie bei *Astacus* sich finden.

Für die Copepoden bitte ich in dem oben angeführten Werke von Claus die Figg. 6 und 7 auf Tafel IV zu vergleichen. Der auf Tafel V Fig. 12 a dargestellte Hoden von *Euchaeta* lässt ebenfalls nur einerlei Elemente erkennen und gleicht dem in Fig. 12 b derselben Tafel dargestellten Eierstock eines anderen Copepoden — *Cetochilus longiremis* — durchaus. Eier und Samenballen entbehren einer zelligen Hülle.

Es gibt somit unter den Crustaceen Ordnungen, deren Geschlechtsstoffe, wie bei den Wirbelthieren, mit einer zelligen Hülle umgeben sind, so bei *Astacus*. Andere Crustaceen (*Sida*) entbehren der zelligen Hüllen an den Zeugungsproducten und bei diesen ist im Hoden ein Modus der Neubildung erhalten, wie es bei vielen anderen Thieren, namentlich Würmern, und unter den Wirbelthieren bei Plagiostomen vorkommt und im Ovarium bei allen Thieren sich erhalten hat; da in allen Ovarien, sei es von einem blinden Keimfache, oder sei es von der Oberfläche her die Neubildung der Eier sich vollzieht, und niemals in den alten Eischläuchen, wie bei den Hodenschläuchen der höher organisirten Thiere, eine neue Generation von Geschlechtsstoffen entsteht.

Bei den Würmern kenne ich aus eigener Anschauung nur die Generationsorgane von *Lumbricus terrestris*, *Haemopsis vorax* und *Tubifex rivulorum*. Eier sowie Samenballen entbehren einer zelligen Hülle. Nach der Zusammenstellung Ludwig's (Ueber die Eibildung im Thierreich p. 78) fehlt bei allen Würmern eine *Membrana granulosa* an den Eiern; es steht zu erwarten, dass in Uebereinstimmung damit die Spermatogemmen der Würmer ebenfalls nackte Zellenhaufen darstellen, wie es bei den von mir untersuchten Species der Fall ist, wo auch die reifen Samenfäden nur durch eine im Centrum der Samenballen gelagerte Protoplasma-masse und durch keine zellige Hülle zusammengehalten werden. Die centrale Protoplasmakugel findet ihr Analogon in den Protoplasmaresten der Samenfollikel höherer Thiere, die allerdings in

anderer Anordnung innerhalb der Follikel nach Ausbildung der Samenfäden angetroffen werden. Man vergleiche hierzu die Figuren 12, 31, 32 der zur Abhandlung von la Valette St. George's (*De Spermatosomatum evolutione in Plagiostomis*) beigegebenen Tafel und unsere Fig. 70 von *Rana fusca* im August. Diese verschiedene Anordnung bei niederen und höheren Thieren tritt jedoch nicht unvermittelt auf; es finden sich Uebergänge dazu im Laufe der Samenfädenentwicklung bei den höheren Thieren. Beginnen nämlich die in ihren Häuten eingeschlossenen Spermatoocyten der *Rana fusca* die charakteristische Umwandlung zu Spermatosomen, was von Ende Juli bis September beobachtet werden kann, so gruppieren sich die Elemente an den Wänden des Follikels in der Weise, dass die langgezogenen Kerne, jetzt wohl schon Köpfe der Samenfäden, der Cystenwand dicht anliegen; der Rest des zur Bildung der Schwanzfäden untersuchten Protoplasma's liegt central rings von den Köpfen der Spermatosomen eingeschlossen. Erst später sind alle Samenfäden gleich gerichtet: die Köpfe nach unten gegen die Membrana propria, der Protoplasmarest, wie es Fig. 70 zeigt, gegen das Lumen der Hodenschläuche zu gewandt.

Die Spermatogenese bei den Mollusken ist zwar noch nicht über das Stadium der Spermatoblastentheorie hinausgekommen, wie die neueste Arbeit von M. Duval <sup>1)</sup> beweist; doch scheint nach allen seit Meckel <sup>2)</sup> über diesen Gegenstand gegebenen Darstellungen weder an den Eiern noch an den Samenballen der zwitterigen Gastropoden eine zellige Hülle vorzukommen.

Von Echinodermen habe ich *Asteracanthion rubens* untersucht; Eier und Samenballen sind von keiner besonderen zelligen Hülle umgeben; dasselbe gilt von den Geschlechtsproducten der Schwämme <sup>3)</sup>. Wie Ludwig <sup>4)</sup> berichtet, ist am Ei der Holothurien von verschiedenen Autoren ein Follikelepithel nachgewiesen worden. Ich habe mir bis jetzt Semper's grosses Werk über die Holothurien nicht verschaffen können; kann daher vorläufig über die Uebereinstimmung der fraglichen Theile bei diesen Thieren Nichts angeben.

1) La spermatogénèse étudiée chez les Gasteropodes pulmonés. *Journal de Micrographie* 1879.

2) Ueber den Geschlechtsapparat einiger hermaphroditischer Thiere. *Müller's Archiv* 1844. Tafel XIV.

3) Vergl. Haeckel: *Kalkschwämme*.

4) Ueber Eibildung im Thierreich, pag. 14 und 15.

## IV.

## Von der Regeneration der Geschlechtsstoffe.

In den beiden ersten Abschnitten wurde gezeigt, dass bei Amphibien und Teleostiern Eier und Samenfäden aus indifferenten Geschlechts-Zellen hervorgehen und bei ihrer ersten Entstehung einer ganzen Reihe gemeinschaftlicher Veränderungen unterliegen; die Frage nach der Regeneration der Geschlechtsstoffe im erwachsenen Thier gewann dadurch einen gewaltigen Reiz und wie schon Pflüger<sup>1)</sup> für die Eier der Säugethiere dargethan hat, so konnten auch wir an erwachsenen Amphibien und Teleostiern einen cyclischen, von Brunst zu Brunst wiederkehrenden Process der Neubildung erkennen, der im Wesentlichen eine einfache Wiederholung der ersten Entwicklungsvorgänge darstellt.

Seitdem Pflüger darauf hingewiesen, dass zum Studium der Regenerationsvorgänge in den Ovarien die Beobachtungszeit über ein ganzes Jahr ausgedehnt werden müsse, haben Viele ihre Untersuchungen schon in dieser Weise angestellt, und auch wir haben diese Mahnung befolgt. Wir werden demgemäss eine kurze Beschreibung vom Inhalt der Hodencanäle und der Ovarien zu verschiedenen Jahreszeiten geben und beginnen mit der männlichen Geschlechtsdrüse von *Rana fusca*.

Die Hoden der *Rana fusca* zu Ende des Begattungsgeschäftes sind klein und resistent; die Samenblasen voll einer milchigen Flüssigkeit, worin bewegliche Spermiosomen und amoeboiden Zellen suspendirt sind. Auf dem frischen Querschnitt des Hodens sind die Schläuche deutlich zu erkennen; ihr abgestreifter Inhalt, in Humor aqueus untersucht, besteht aus entleerten Cysten, wie sie von la Valette St. George auf Tafel XXXIV in Fig. 10—12 seiner Abhandlung über die Spermatogenese bei den Amphibien abgebildet hat; man sieht Spermatogonien mit grossem Kern (bis zu  $21,6 \mu$ ), der auch hin und wieder in maulbeerförmiger Theilung begriffen ist. Nur selten erhält man Spermatogonien von einem Kranze kleiner Zellenkerne umstellt, wie es Fig. 49 aus dem Hoden einer *Rana fusca* zu Ende Juli zeigt. Die kleinen Zellenkerne

1) Ueber die Eierstöcke der Säugethiere und des Menschen, Leipzig 1863, pag. 90, 91.

an der Peripherie solcher Spermatogonien gehören der Follikelhaut an, was leicht an feinen Schnitten durch erhärtete Hoden dargethan werden kann. Neben diesen grösseren Elementen, den nackten Spermatogonien, die sich, wie von la Valette St. George zuerst beschrieb, durch amoeboiden Bewegung auszeichnen, trifft man auf kleinere Zellen, freie Kerne von 7–15  $\mu$  Durchmesser; es sind dies die Theilproducte der Spermatogonien. Feine Schnitte in Alcohol gehärteter Hoden zeigen, namentlich auf dem Querschnitt der Canäle, ein eigenthümliches Bild. An der Membrana propria sitzen in ihrer Follikelhaut die Spermatogonien, theils ungetheilt, theils mit maulbeerförmig getheiltem Kern; daneben solche Follikel, die schon vier oder acht Zellen enthalten, deren Grösse mit den im frischen Präparat gefundenen übereinstimmt. Nach innen von diesen Entwicklungsstufen der Samenfäden ragen, gegen das Lumen wie ein Wald von Lanzen convergirend, hohle, zusammengefallene, stumpfzipfliche Säckchen: die letzten Reste der Samenfollikel. Ich besitze ein Präparat, wo die Entleerung der Samenfollikel so vollständig geworden, dass im ganzen Hoden kein reifer Samenfaden mehr zu finden war; meistens trifft man sie aber noch frei im Lumen der Schläuche auch noch später als zu Anfang April: ein Umstand, der die Untersuchung wesentlich erschwert. Fig. 71 stellt einen entleerten Samenfollikel dar, dessen Cystenkerne bei Ck undeutlich hervorschimmern; die Basis des geplatzten Follikels wird durch eine in Theilung begriffene Spermatogonie von der Membrana propria des Hodenschlauches abgehoben; die Spitze desselben ragt frei in das Lumen des Hodenschlauches hinein.

Im Juni findet man an der Wand der Hodencanäle im Wesentlichen noch das vorherbeschriebene Bild; die Zahl der Spermatoocyten in den angelegten Follikeln ist noch nicht gross; aber die in der voraufgegangenen Brunst entleerten Follikel finden sich jetzt als verfettete Blasen, mit ihrem einstigen Inhalt, einigen zurückgebliebenen Samenfäden gemischt, im Lumen der Schläuche vor. Die alten Follikelreste lassen keine Organisation mehr erkennen; wenn schon im April, auch nach Behandlung mit Argentinum nitricum, (cf. von la Valette St. George) keine Zellengrenzen an ihnen mehr nachgewiesen werden konnten, so ist im Juni selbst der im April immerhin noch sichtbare Cystenkerne ganz in Fettkügelchen aufgegangen. Damit dürfte der Nachweis erbracht

sein, dass von den alten Samenfollikeln, oder von ihrem Cysten- kern, wie man vermuthen könnte, die Regeneration nicht ausgeht. Der ganze Follikel wird entleert; sein Inhalt, die Samenfäden, zur Zeit der Brunst; die Hüllen bald darauf, nachdem sie fettig ent- artet sind.

Bis in den Monat September hinein dauert bei *Rana fusca* die Entwicklung der Samenfäden; die Hoden schwellen mächtig an und werden wegen der vielen in den Follikeln aufgespeicherten fertigen Samenkörper weicher, als sie es vorher waren. Die rei- fenden Follikel, zuerst breitbasig der Membrana propria der Hoden- canäle aufsitzend, werden durch den jungen Nachwuchs seitlich zusammengedrückt und flaschenförmig verlängert, bis im October die Follikel sämmtlich schmal und gestreckt geworden sind, und neben ihnen nur noch Ketten und Inseln von Spermatogonien an der Membrana propria aufsitzen. Die Ketten von Spermatogonien, wie sie von la Valette St. George (d. Archiv, Bd. XV, Tafel XVIII, Fig. 95) vom Kater abbildet, und wovon wir in Fig. 69 eine Darstellung bei *Rana fusca* im October geben, sind durch keine Follikelzellen von einander getrennt, grade so wie sie es im Embryo waren, bevor durch maulbeerförmige Kerntheilung (cf. Fig. 14, 17a, 56) die Spermatogonie und ihre Follikelhautzellen sich gesondert hatten. Die Spermatogonienketten sind das ganze Jahr hindurch nachweisbar; aber in keinem Monat sind sie so zahlreich als im October, weil alsdann die Bildung der für die Brunst des kommenden Frühjahrs bestimmten Samenfäden definitiv abgeschlos- sen ist, und bis zur Laichzeit neben den schon vorhandenen rei- fen Follikeln nur noch die ersten Stadien, bis zu der von einer Follikelhaut eingeschlossenen Spermatogonie aufwärts, sich ausbil- den. Dieser allerjüngste Nachwuchs ist für die Brunst des zweit- nächsten Jahres bestimmt. Es bleiben nämlich vom October bis zum April alle vorhandenen Elemente unverändert, und man findet keine Uebergangsformen zwischen Spermatogonien und reifen Follikeln, was bei der Grösse solcher Follikel, deren Spermatocyten sich eben in Spermiosomen umwandeln, mit Bestimmtheit behauptet werden kann. Wohl findet man gegen Ende März vereinzelte Follikel mit vier oder sechs Zellen im Innern; da jedoch alle weiteren Ueber- gangsstadien fehlen — Follikel mit mehr als 30 Zellen —, so kann man wie gesagt mit October die Samenbildung für abgeschlossen betrachten, und alle der Membrana propria anliegenden Elemente

für die jüngsten Stadien ansprechen<sup>1)</sup>. Durch das Studium der Veränderungen, welche in den folgenden Monaten eintreten, wird sich eine continuirliche Entwicklungsreihe construiren lassen. Wir dürfen alsdann annehmen, dass auch zu den übrigen Jahreszeiten, wenn die verschiedenen Entwicklungsstufen gleichzeitig vorkommen, die Spermatogenese sich nach dem festgestellten Modus vollzieht; zumal wenn der Nachweis gelingt, dass bei erwachsenen Thieren dieselbe Reihenfolge innegehalten wird, wie bei der ersten Ausbildung der Samenfäden in den Hoden junger Thiere.

Erhärtet man einen Hoden der *Rana fusca* in Alcohol und schneidet feine Flachschnitte von den pigmentfreien Stellen der Oberfläche, so erhält man je nach der Jahreszeit verschiedene Bilder; uns interessiren vorzugsweise die aus dem Monat October und November. Fig. 66 gibt ein solches Präparat aus der Mitte October. Man sieht durch die Membrana propria hindurch auf die ihr zunächst gelegenen Elemente und findet grosse grobgranulirte Kerne und eine stark markirte Felderung, bedingt durch die Häute der reifen Samenfollikel, deren Cystenkerne bei der Einstellung dicht unter der Membrana propria nur sehr selten durchschimmern, da sie, wie ein Vergleich mit Fig. 69 lehrt, auch bedeutend mehr nach dem Lumen zu liegen, als die jungen Spermatogonien. Was die Cystenkerne anlangt, so fehlen sie in keinem reifen Samenfollikel an der Basis und können auch auf diesen Flachschnitten bei Senkung des Tubus immer nachgewiesen werden. Lage und Form unterscheiden sie demgemäss von den Spermatogonien, von denen man in der Flächenansicht dicht unter der Wandung der Hodenschläuche nur die grossen Kerne sieht, die theils mit vielen Kernkörperchen versehen, theils in einfacher Theilung, theils in maulbeerförmiger Kerntheilung sich befinden. Den Effect der einfachen Theilung sieht man in Fig. 69 auf einem Querschnitt durch einen Hodenkanal: die Spermatogonien bilden Ketten. Das Resultat der

---

1) Bei *Rana esculenta* sieht man im October nur in wenigen Follikeln den Beginn der Umwandlung der Spermatocyten zu Spermatozoonen, und noch im Mai sind ganz junge Follikel vorhanden, so dass *Rana esculenta* nicht mit fertigem Samenvorrath in den Winterschlaf geht. Es stimmt dies gut mit der späten Laichzeit der *Rana esculenta*.

Bei *Bombinator igneus* sind im August schon Follikel mit reifen Samenfäden vorhanden; doch habe ich dieses Amphibium nicht während des ganzen Jahres untersuchen können.

maulbeerförmigen Kerntheilung kann man erst im folgenden Monat, November, beurtheilen; indem dann wieder die meisten Spermato gonien von Follikelzellen umgeben sind. Auch liegen im November, wie Fig. 67 zeigt, die jungen Spermato gonien ganz dicht beisammen; während in Fig. 66, aus dem October, grosse Zwischenräume von einer Spermato gonie bis zur anderen gegeben sind. Die Annäherung der Spermato gonien beruht auf der Kettenbildung; die Abgrenzung der einzelnen Spermato gonien wird durch die Bildung einer Follikelhaut bewirkt, deren Entwicklung schon im October eingeleitet wurde. Sowohl in Fig. 66 als 69 — Präparate aus dem Monat October — sieht man in einzelnen Kernen eine maulbeerförmige Theilung. In Fig. 67, dem Präparat aus dem folgenden Monat (November), sind alsdann die grosskernigen Zellen (die Spermato gonien) von einem Kranze kleiner Zellenkerne, die in eine Haut eingeschlossen sind, umgeben; es hat sich wie beim Embryo nach der maulbeerförmigen Kerntheilung einer Primordialzelle von der aus dieser Theilung hervorgehenden Zellenhäufchen eine centrale Zelle vergrössert, und die übrigen sind um diese herum zur Follikelhaut zusammengetreten. Für das bessere Verständniss der folgenden Veränderungen füge ich eine Beschreibung des Hodens von *Bombinator* im Juli ein, und bitte dazu die Figur 44 zu vergleichen. In den Hodenampullen des *Bombinator igneus* trifft man Anfangs Juli noch vereinzelte reife Samenfäden (Ssm.), die bei dem abgelaufenen Laichgeschäft nicht entleert worden sind. Unverletzte Follikel, mit reifen Samenfäden gefüllt, sind nicht vorhanden. Der *Membrana propria* sitzen verschiedene Entwicklungsstadien auf, von denen die in einer Follikelhaut eingeschlossene Spermato gonie mit einfachem Kern — in der Figur links unten — das kleinste und jüngste ist. Daneben sind schon Follikel mit vielen Spermato cyten vorhanden; die Kerne derselben sind grobgranulirt. Ob diese grobe Granulation eine netzartige Anordnung der festen Kernbestandtheile repräsentire, lässt sich bei *Bombinator igneus* nicht mit Sicherheit bestimmen. Dagegen sieht man bei Tritonen und Salamandern die balkenartige Configuration im Innern des Kernes sehr deutlich an den noch in Theilung begriffenen Spermato cyten, und da die Spermato cyten bei anderen Thieren so lange „grob granulirte“ Kerne aufweisen, als sie sich noch theilen, so werden beide Bilder: grobe Granulirung oder deutliche netzartige Structur im Kern, dasselbe bedeu-



ten, nämlich die Vorbereitungen für die Zellentheilung, worauf schon im ersten Abschnitt (cf. pag. 7) hingewiesen wurde.

An den grösseren Follikeln habe ich in dem in Figur 44 abgebildeten Präparat noch keine Cystenhaut erkennen können, dieselbe tritt erst später deutlich hervor, und verweise ich hierzu auf Fig. 53, aus dem Hoden von *Bombinator igneus* zu Ende Juli.

In der Figur 44 sind nun auch die Uebergänge von der Spermatogonie zu den vielzelligen Follikeln dargestellt. Man findet nämlich eine ganze Reihe von maulbeerförmigen Kerntheilungen der Spermatogonien. Fig. 50 giebt einen isolirten und in Humor aqueus untersuchten, maulbeerförmig getheilten Spermatogonienkern. Man sieht überhaupt bei keinem anderen Thier diese eigenthümliche Kerntheilung so deutlich, als im Hoden von *Bombinator igneus* zu Anfang Juli.

Nach dieser Abschweifung kehren wir zur genaueren Analyse der Fig. 67 zurück. Das Präparat ist nach einem in absolutem Alcohol gehärteten Flachschnitt von der Oberfläche des Hodens der *Rana fusca* im November gezeichnet. Bei M liegt eine Spermatogonie mit maulbeerförmig getheiltem Kern, wie wir sie schon in den Ketten aus dem vorigen Monat kennen gelernt haben (cf. Fig. 69 M). Sg zeigt eine Spermatogonie mit einer Follikelhaut, deren Kerne bei F sichtbar sind; der Kern der Spermatogonie ist ungetheilt und trägt ein Kernkörperchen. Bei der weiteren Durchmusterung des Präparates treffen wir aber auch auf Spermatogonien in einer Follikelhaut, deren Kern wiederum deutlich maulbeerförmig zerklüftet ist; genau so wie es vorher aus dem Hoden von *Bombinator igneus* beschrieben wurde. Da nun bei *Rana fusca* kurze Zeit zuvor die nackten Zellen mit maulbeerförmig getheiltem Kern an Zahl prävalirten und vom Dezember bis zum März hin die Zahl der einkernigen Spermatogonien mit Follikelhaut nur vorübergehend, die maulbeerförmige Kerntheilung der Spermatogonien in ihrer Follikelhaut aber continuirlich zunimmt, so erkennen wir beim erwachsenen, geschlechtsreifen Frosch dieselbe Stadiologie wie im jungen Thiere: Von den gleichgrossen Zellen der Ketten oder Inseln umgibt sich jede nach einer maulbeerförmigen Kerntheilung mit einer zelligen Hülle — der Follikelhaut. —

Die Spermatogonie wächst eine Zeit lang bis zu einem Durchmesser von  $30\mu$ , ihr Kern bis zu  $21\mu$  Durchmesser; dann theilt sich der Kern wieder maulbeerförmig; jedes Stück bekommt sein Proto-

plasma zugetheilt, und durch die Gruppierung der so entstandenen Zellen zu Haut und Inhalt entstehen innerhalb der Follikelhaut die Spermatoocyten und ihre Cystenhaut: ein Vorgang, der wie im vorigen Abschnitt angegeben, durch von la Valette St. George zuerst nachgewiesen wurde. Nachdem wir nunmehr gezeigt haben, auf welche Weise Follikelhaut und Cystenhaut entstehen und vergehen, wird es nicht mehr erlaubt sein, an eine Regeneration zu denken, die von diesen Theilen ihren Ausgang nehme. Bei Rochen und Haien ist die Bedeutungslosigkeit der Follikelzellen und des Cystenkernelns für die Neubildung am evidentesten, da hier, wie Semper gezeigt<sup>1)</sup>, die ganzen Ampullen zu Grunde gehen, nachdem die Samenfäden entleert wurden, mit ihnen die Reste der zuerst durch von la Valette St. George nachgewiesenen Follikelhaut und des Cystenkernelns<sup>2)</sup>. Aber auch bei den Amphibien lehrt die continuirliche Beobachtungsreihe der jährlichen Veränderungen im Hoden, dass Follikelhaut und Cystenhaut vergängliche Hüllen der Samenfadendbüdel darstellen. Da nun weiter die Kettenbildung in den Hodenschläuchen mit verschiedener Intensität das ganze Jahr hindurch andauert, und während der Wintermonate der Ablauf der weiteren Veränderungen bei allen Elementen gleichmässig und protrahirt genug sich vollzieht, dass man die einzelnen Phasen der Entwicklung in ihrer Aufeinanderfolge erkennen kann, so wird man die Kettenbildung nackter Zellen als die erste Stufe hinstellen, von der alle anderen ihren Ausgang nehmen. Es ist ganz gleichgültig, ob man den Hoden ganz junger einjähriger Thiere oder den von älteren untersucht; man wird die Spermatoγονienketten immer, zu bestimmten Jahreszeiten (bei *Rana fusca* im October) freilich am reichlichsten, in den Hodenschläuchen finden, so dass wir zu der Annahme gelangen: es bleiben bei der ersten Entwicklung Zellen in den Hodenschläuchen liegen, aus deren Theilung beständig junger Nachwuchs hervorgeht. Die Zellen sind gross, protoplasmareich; sie entstehen nicht durch Umwandlung der „zweiten kleineren Art von Zellen“, deren Dignität als Hüllzellen — Follikelzellen — von von la Valette St. George festgestellt wurde.

1) Semper: Das Urogenitalsystem der Plagiostomen. (Semper nennt Beides zusammen „Deckzelle“).

2) von la Valette St. George: De spermatosomatum evolutione in Plagiostomis. Bonn 1878.

Wir konnten uns bei der Betrachtung der Regenerationsvorgänge im Hoden kurz fassen, weil die gewonnenen Resultate zum besten Theile schon durch von la Valette St. George bekannt geworden sind, und auch der Nachweis von der Abstammung junger Spermatogonien nur die Bestätigung der von ihm ausgesprochenen Ansicht enthält, die er d. Arch. Bd. XV p. 201 dahin formulirt hat: „Man wird mich fragen, woher kommen denn die neuen Spermatogonien, welche den zu Spermatogemmen verbrauchten zum Ersatz dienen müssen. Es gibt meiner Meinung nach dafür zwei Möglichkeiten, entweder entstehen sie durch wiederholte Theilung des zurückbleibenden Fusskernes <sup>1)</sup> oder durch directe Theilung und daraus hervorgehende Vermehrung der Ursamenzellen, ehe sie sich zu Samenknospen umbilden.“ Von la Valette St. George weist durch sein Beobachtungsmaterial die Wahrscheinlichkeit der letzteren Annahme nach. „Wollte man daran denken“, fährt er fort, „dass die Follikelzellen für verbrauchte Ursamenzellen eintreten könnten, so liessen sich dafür weder theoretische noch aus der Erfahrung geschöpfte Anhaltspunkte beibringen.“

Ob der von v. la Valette St. George mehrfach abgebildeten maulbeerförmigen Kerntheilung der Spermatogonien (l. c. Figg. 80 und 133) bei den Säugethieren dieselbe Bedeutung zukomme mit Bezug auf die Follikelzellenbildung wie bei Batrachiern, ist sehr wahrscheinlich. Für die Bildung des Cystenkernes ist der Beweis schon durch von la Valette St. George selbst erbracht worden.

Es würden demgemäss die beiden Typen der Regeneration im Hoden der Wirbelthiere nur in der Art und Weise der Aufspeicherung der jüngsten Elemente, nicht aber in deren Entwicklungsmodus verschieden sein, und da bei den meisten wirbellosen Thieren die Samenkörper in Bündeln aus einer Primordialzelle hervorgehen, so wäre die Samenkörperbildung bei den Wirbelthieren nur um die Bildung zelliger Hüllen complicirt, die aber mit den umschlossenen Samenkörpern aus derselben Primordialzelle hervorgehen. Es liegt nämlich die Matrix oder das Keimlager entweder an einer besonderen Stelle des Hodens isolirt, oder an der Wand der functionirenden Hodenschläuche selbst; im ersten Falle werden stets neue Drüsenelemente — Ampullen — gebildet, und die

1) Anm. d. Ref.: Fusskern ist mit Cystenkerne synonym.

alten gehen zu Grunde; im zweiten bleiben die alten Drüsen-schläuche erhalten. Bei den Wirbelthieren mit vergänglichen Drüsen-elementen sind alle Follikel einer Ampulle in demselben Stadium der Entwicklung; bei den Wirbelthieren mit persistirenden Drüsen-schläuchen findet man im günstigsten Falle (bei *Rana fusca* und *Bombinator igneus* im August) alle möglichen Entwicklungsstadien in einem Schlauche nebeneinander gelagert; nur die einzelnen Elemente eines Follikels sind gleich weit entwickelt, (cf. von la Valette St. George) und an die Stelle der entleerten reifen Samenfäden und ihrer Hüllen rückt von der Wand her der junge Nachwuchs ein.

Im Anschluss an das von la Valette'sche Gesetz der Spermatogenese stellen wir uns die Samenkörperbildung in der Weise vor, dass durch Theilung von Matrixzellen Ketten entstehen, von denen jede Zelle ein Samenkörperbündel producirt und durch vorbereitende maulbeerförmige Kerntheilung seine zelligen Hüllen liefert, wo sie vorhanden sind (vergl. den vorigen Abschnitt). Mögen nun die Samenkörperbündel nackt oder häutig sein, in einer Spermatocytengruppe — nach von la Valette, Spermatogemme oder Spermatocyste genannt — liefert jede Zelle einen Samenkörper; kommt es zur Bildung von Samenfäden aus den Spermatocysten, so liefert der Kern der Zelle den Kopf und das Protoplasma den Schwanzfaden.

Bei der Betrachtung der Regenerationsvorgänge im Eierstock werden wir etwas weiter ausholen müssen, da wir uns in manchen Punkten von den geläufigen Anschauungen entfernen müssen, dafür aber einen Anschluss an die geschilderten Entwicklungsvorgänge im Hoden gewinnen werden.

Unsere Kenntnisse von dem Bau des Eierstocks und der Oogenese bei den Wirbelthieren begannen erst mit dem Erscheinen des Pflüger'schen Werkes<sup>1)</sup> geordnete zu werden; die dort entwickelten Gesichtspunkte sind bestätigt und massgebend für die weitere Forschung geworden, welche durch Waldeyer's<sup>2)</sup> Entdeckung des Keimepithels wiederum einen treibenden Anstoss erhielt.

Die Beobachtungen Pflüger's über die periodische Neubil-

---

1) E. F. W. Pflüger: Ueber die Eierstöcke der Säugethiere und des Menschen; Leipzig 1863.

2) W. Waldeyer: Eierstock und Ei; Leipzig 1870.

dung und den Untergang zahlloser Eier bei den Säugethieren sind so vielseitig bestätigt worden, dass man ohne Widerspruch diese Thatsache allgemein annimmt, und die Neubildung bei allen periodisch brünstigen Thieren wiederfindet. Ebenso ist der Ort, von dem die Neubildung ausgeht, ein streng vorgeschriebener: die jungen Eier der Wirbelthiere entstehen stets an derselben Stelle, wo sie bei ihrer Reife den Eierstock verlassen.

Zweifellos geht die allererste Entwicklung der Wirbelthiereier von Zellen aus, welche im Peritonealepithel gelegen sind; mögen diese Zellen von Anfang an, wie namentlich bei den Batrachiern, als besondere Geschlechtszellen kenntlich sein oder erst secundär im Keimepithel durch Grössenzunahme (Ureier) von anderen Zellen der Leibeshöhle unterschieden werden können.

Ebenso dient bei den niederen Wirbelthieren die Peritonealhöhle als einziger Ausführungsgang der weiblichen Geschlechtsdrüse, und es bezeichnet einen Fortschritt in der Organisation, wenn sich aus dem zelligen Belag der Leibeshöhle zwei röhriige Gebilde, die Müller'schen Gänge, absondern, denen dann die Ableitung der weiblichen Geschlechtsproducte zufällt. Soweit es bis jetzt entwicklungsgeschichtlich festgestellt ist, entstehen zwar die Müller'schen Gänge nicht nach demselben Schema. Sollte es sich bestätigen, was wir im Gegensatz zu Rathke <sup>1)</sup>, nach der Beobachtung an einer jungen *Tinea chrysis* vermuthen, dass bei den Teleostiern sich der Müller'sche Gang aus dem Wolff'schen Gange durch Sprossung bildet und späterhin den Eierstock umwächst, so gäbe es bei den Wirbelthieren drei verschiedene Arten

---

1) Rathke, Heinr.: Zur Anatomie der Fische. Müller's Archiv 1836, pag. 185: „Auch bei den Gräthenfischen bilden sich nur Geschlechtswerkzeuge einer Art, nämlich nur allein Eierstöcke und Hoden, aber diese Organe wachsen bei ihnen, wenn wir die weiblichen Salmen ausnehmen — deren Geschlechtsorgane ein ähnliches Verhalten zeigen, wie die der Cyclostomen — allmählig weiter nach hinten aus, erhalten in ihrem Innern eine mehr oder weniger deutliche Höhle, kommen dann dicht hinter dem After mit der Bauchwand in Berührung und brechen zuletzt nach aussen durch. Diejenigen Theile dieser Fische, welche ich Eierleiter und Eiergang, Samenleiter und Samengang genannt habe, sind keine besonders für sich entstandenen Theile, wie bei den höheren Wirbelthieren, sondern nichts weiter als Fortsetzungen, Verlängerungen der Eierstöcke und der Hoden, gehören also diesen eigentlich an und sind nur besondere Abtheilungen von ihnen“.

der Entstehung der Müller'schen Gänge, die, so verschiedenartig sie auch auf den ersten Blick erscheinen mögen, dennoch nur als Variationen der primitivsten Form nach dem Princip der Arbeitheilung gebildet sind; denn die Müller'schen Gänge entstehen immer aus den Zellen der Leibeshöhle, sei es durch directe Abschnürung wie bei Säugethieren, Vögeln, Reptilien und Amphibien, oder durch Abspaltung von den Wolff'schen Gängen bei Rochen und Haien oder endlich, wie bei den Knochenfischen, durch Sprossenbildung aus den primitiven Harnleitern.

Die Anlage und Ausdehnung der ableitenden Wege bedingt nun bei den Wirbelthieren eine dreifache Art der Entleerung reifer Eier, und im Zusammenhang damit zwei Typen für die räumliche Entstehung des jungen Nachwuchses:

1. Die Eier fallen in die Bauchhöhle und werden durch den Abdominalporus nach Aussen befördert; so ist bei Cyclostomen, dem Aal und den Salmoniden die Bauchhöhle der Ausführungsgang des Eierstocks.
2. Die Eier fallen in die Bauchhöhle und werden von den Müller'schen Gängen aufgenommen; es haben sich besondere Ausführungsgänge aus der allgemeinen Leibeshöhle differenzirt, die mit offenem Trichter verschieden weit vom Eierstock beginnen und in eine Cloake oder in einen Urogenitalsinus münden, wie es bei den meisten Säugethieren, den Vögeln, Reptilien, Amphibien, Rochen und Haien sich findet.
3. Die Eier werden direct in die Müller'schen Gänge entleert, da diese die Ovarien umwachsen haben. Von den Säugethieren darf man wohl die von Waldeyer (Eierstock und Ei, pag. 11) aufgezählten Fälle, *Lutra*, *Phoca*, *Mustelus* und *Ursus*, hierher rechnen; von übrigen Wirbelthieren sind die Knochenfische mit Ausnahme der sub 1 angeführten Gattungen namhaft zu machen.

Nach dieser Auseinandersetzung dürfte es nicht schwer fallen, an den Eierstöcken der Wirbelthiere die Eibildung zu verfolgen; trotzdem sind in der allerjüngsten Zeit bei Batrachiern und Knochenfischen die Verhältnisse umgekehrt dargestellt worden, wie sie sich in der Wirklichkeit verhalten und von guten Beobachtern beschrieben worden sind. Man wird desshalb auch die Art unserer obigen Darstellung, die von gegebenen Facten ausgeht, zu würdigen wissen; da wir in Uebereinstimmung mit Waldeyer

bei den Batrachiern die jüngsten Eibildungsstadien aussen an der Oberfläche des Ovariums, bei den Teleostiern mit Ovarialkanal <sup>1)</sup> innen auf der Oberfläche der gegen das Lumen des Ovarialkanales gerichteten Balken finden, und bezüglich der Eierstöcke anderer Wirbelthiere kein Widerspruch herrscht darin, dass die Neubildung der Eier von der Oberfläche der Ovarien ausgehe.

Mit der Frage nach dem Ausgangspunkt der Eientwicklung hängen zwei andere von der Entstehung und der Bedeutung des Follikel-epithels eng zusammen. Was die Bildung des Follikel-epithels anlangt, so huldigt man seit Pflüger <sup>2)</sup> allgemein der Annahme, das Follikel-epithel komme von Aussen zur Eizelle, werde ihr aufgelagert. Es sei gestattet, die verschiedenen Meinungen der Autoren über die Details dieses Vorganges hier kurz vorzuführen.

Pflüger leitet die Membrana granulosa von dem Epithel der nach ihm benannten Eischläuche ab. In den Schläuchen entstehen durch Theilung von Ureiern, Eiketten, in denen jede Zelle als Ei von einem Kranze von Epithelzellen umgeben und durch Wucherung der bindegewebigen Schlauchwand abgeschnürt wird; der Process der Umwachsung und Abschnürung schreitet aus der Tiefe gegen die Oberfläche vor.

Waldeyer stellt den Vorgang in folgender Weise dar: Eierstock und Ei, pag. 43: „Als das Hauptresultat meiner Untersuchung muss bezeichnet werden: dass sowohl die Eier als die Follikel-epithelzellen direct vom Keimepithel, d. h. dem Oberflächenepithel des Eierstocks abstammen. — Der Process stellt sich wesentlich als eine gegenseitige Durchwachsung des bindegewebigen vascularisirten Stromas und des Keimepithels dar, in Folge dessen grössere und kleinere im Allgemeinen rundliche Massen des letzteren mehr und mehr in das bindegewebige Stroma eingebettet werden. Die eingebetteten Zellen lassen bald eine Verschiedenheit erkennen, indem ein Theil von ihnen durch einfache Grössenzunahme zu Eiern auswächst —

1) Vergl. die Zusammenstellung der verschiedenen Typen im Bau des Eierstockes der Teleostier bei J. Brock: Beiträge zur Anatomie und Histologie der Geschlechtsorgane der Knochenfische, Morphol. Jahrb., IV. Bd. p. 541.

2) Ueber die Eierstöcke etc. pag. 64: „Alle Thatsachen weisen somit theils mit Nothwendigkeit, theils mit einer sehr grossen Wahrscheinlichkeit auf das eine Gesetz hin, demzufolge die membrana granulosa eine dem Ei aufgelagerte Bildung ist.“

Primordialeier — während der andere seine ursprüngliche Grösse beibehält, ja durch vielfache Theilungsvorgänge, wie es mir wenigstens wahrscheinlich ist, noch kleinere Zellen erzeugt, die späteren Follikelepithelzellen.“

Eine ähnliche Auffassung von der primären Gleichwerthigkeit der Eizelle und ihrer Follikelepithelien theilt Leydig<sup>1)</sup>, obschon er die Ableitung beider Elemente vom Keimepithel nicht annimmt.

Von der grosszelligen Genitalanlage leitet Goette<sup>2)</sup> Ei und Follikelepithel in der Weise ab, dass diese grossen Zellen sich vermehren, und in sogenannten Umbildungsheerden eine Anzahl ihrer central gelegenen Abkömmlinge verschmelzen und zum Ei werden; andere, hierzu peripher gelagerte, das Follikelepithel bilden.

Die Darstellung Semper's<sup>3)</sup> weicht in sofern von der Waldeyer's ab, als Semper die von Waldeyer<sup>4)</sup> gleichfalls im Keimepithel gesehenen Ureier Nester bilden lässt, von deren gleich-

1) Leydig: Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier; Tübingen 1872, pag. 131: „Letztere nun, — die Keimwülste — somit auch die primitiven Eier vom Epithel abzuleiten, wie Waldeyer für andere Wirbelthiere jüngst aufgestellt hat, gelang mir auf keine Weise. — — — Das Keimlager ist sonach, wenn es als Organ sich gesondert hat, ein aus Zellen bestehender Wulst, dessen Elemente nicht vom Epithel der Bauchhöhle herrühren können, sondern von einem anderen höher gelegenen Keimblatt abstammen müssen“.

pag. 132: „Ein Follikel ist daher eine von Bindesubstanz umzogene Gruppe ursprünglich gleicher Zellen, von denen eine der mittleren durch stärkeres Wachsen und Umwandlung ihrer Substanz zum Dotter des Eies wird, während die anderen das Epithel des Eifollikels liefern“.

2) A. Goette: Die Entwicklungsgeschichte der Unke; Leipzig 1875. pag. 10, 11 und 831.

3) C. Semper: Das Urogenitalsystem der Plagiostomen etc. in den Arbeiten aus dem zoologisch-zootomischen Institut in Würzburg. II. Bd., 1875.

pag. 465: „— — die Ureier darin (in der Genitalfalte) sind in beständiger Vermehrung begriffen. Bei den weiblichen Individuen senken sich die Ureiernester gruppenweise in das Stroma ein; in diesen Zellgruppen vergrössert sich eine Zelle, die zum Ei wird, ihre Nachbarzellen legen sich unter beständiger Vermehrung um dasselbe als Follikelzellen herum.“

4) W. Waldeyer: Eierstock und Ei, pag. 44: „Es verdient besonders hervorgehoben zu werden, dass sich schon im Keimepithel selbst einzelne Zellen durch ihre Grösse und rundliche Form vor den übrigen auszeichnen und als zukünftige Eier documentiren (Fig. 11b und 13a).“



artigen Zellen durch Unterschiede im Grössenwachsthum Ei und Follikelepithel geliefert werden. Es stammen demgemäss bei *Semper* sowohl Ei als *Membrana granulosa* vom Keimepithel ab, da die Ureier vergrösserte Keimepithelzellen sind. Der Schwerpunkt liegt aber in den Ureiernestern — die Differenzirung zu Ei und Follikelepithelien geht erst in den Theilproducten der Ureier, den Zellen der Ureiernester, vor sich.

Eine vermittelnde Stellung zwischen *Waldeyer* und *Semper* nimmt *Balfour*<sup>1)</sup> ein. Nach *Balfour* umgeben sich von den Zellen der Ureiernester einige mit Keimepithelzellen und bilden so den Eifollikel; die übrigen nicht zu definitiven Eiern umgewandelten Zellen eines Ureiernestes gehen unter, und dienen den zur Entwicklung gelangenden Eiern gleichsam als Nahrung.

Auch nach der von *Kölliker*<sup>1)</sup> gegebenen Darstellung wird die *Membrana granulosa* dem Ei von Aussen aufgelagert; allerdings aus einer anderen Quelle als vom Keimepithel, das nur den Ureiern und den von diesen gebildeten Eiketten in den Schläuchen den Ursprung gibt. Die *Membrana granulosa* bildet sich nach *Kölliker* aus Kanälen und Zellensträngen der Marksubstanz, die wie die Hodenschläuche der männlichen Embryonen mit dem Epithel eines *Wolff'schen Canales* (pag. 973 l. c.) verbunden sind, und im Eierstock mehr und mehr gegen die Rindenzone vordringend vom Grunde der Schläuche aus die nackten Eizellen umwuchern und mit einem Kranze von Follikelepithelzellen umgeben. Die von *Kölliker* bis zur Urniere rückwärts verfolgten Schläuche in der Markzone junger Säugethierovarien waren schon *Waldeyer* bekannt und können beim Hunde vornehmlich gut gesehen werden. *Waldeyer* hatte die Schläuche als Homologa der Samencanäle gedeutet, und *Semper* in Grundlage seiner Beobachtungen an den Embryonen von *Plagiostomen* das Homologon des ausführenden Hodensystems darin vermuthet.

Wenn man bedenkt, wie dies seit *Pflüger* für die Oogenese

1) F. M. Balfour: On the structure and development of the vertebrate ovary (*Quarterly Journal of microscopical science*, vol. 18. New ser.) pag. 47: „The cells of the germinal epithelium arrange themselves as a layer around each ovum, almost immediatly after its separation from a nest, and so constitute a follicle“.

2) A. Kölliker: Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. II. Aufl. pag. 971 sqq.

bei den Säugethieren entweder deutlich ausgesprochen oder in den meisten über unseren Gegenstand publicirten Abbildungen zu sehen ist, dass in den Pflüger'schen Schläuchen Ei an Ei gelegen ist ohne Dazwischenkunft von Follikelepithelzellen, so wird die Kölliker'sche Deutung nicht ganz unerwünscht den Widerspruch lösen, welchen die Annahme mit sich führt, dass die viel kleineren Follikelepithelien aus den grossen Zellen in den Eiketten hervorgegangen seien. Man wird sich noch leichter zu der Auffassung Kölliker's bekennen, wenn man sich erinnert, dass die dem Centrum des Eierstocks zugewandten Eianlagen zuerst von einer Membrana granulosa umgeben werden, also an einer Stelle, wo sie zuerst mit den aus der Urniere sprossenden Zellensträngen zusammentreffen müssen.

Wir glauben den augenblicklichen Stand der schwierigen Frage von der Abstammung der Follikelepithelien hiermit dargelegt zu haben und wollen nunmehr eine Schilderung unserer eigenen Befunde versuchen. Dabei sei im Voraus bemerkt, dass es uns bis jetzt noch nicht gelungen ist, bei den Thieren, die das Untersuchungsmaterial für die oben vorgeführten Ansichten der Autoren geliefert haben, neue entscheidende Thatsachen aufzufinden, und dass wir nur bei Amphibien und Teleostiern befriedigenden Aufschluss erhalten haben, von dem allerdings ein allgemeines Gesetz der Bildung und Bedeutung der Follikelepithelien erwartet werden darf.

Für die Eierstöcke der Batrachier musste vor einem näheren Eingehen auf die Regenerationsvorgänge selbst, die Beziehung der flachen Peritonealepithelien zu den von Waldeyer entdeckten Keimepithelinseln von Neuem studirt werden. Nach Waldeyer<sup>1)</sup>

---

1) W. Waldeyer: Eierstock und Ei, pag. 74. cf. Fig. 28. Diese Angaben sind neuerdings von Kolessnikow (d. Arch. Bd. XV, pag. 397) bestätigt worden; doch hat Kolessnikow den schon seit Swammerdam bekannten kammerigen Bau der Froschovarien nicht gekannt; diese vielmehr als „zwei dünnwandige, gefaltete Säcke“ beschrieben. Ebenso unrichtig ist sein Vergleich des Eierstocks bei den Batrachiern mit den von ihm untersuchten Teleostiern, da, wie schon Waldeyer gezeigt hat, das Peritoneum der Teleostier nicht dieselben Beziehungen zu den Eierstöcken zeigt, wie das der Batrachier. Kolessnikow glaubt die Frage nach der Eibildung bei den Batrachiern entschieden zu haben; er ist jedoch zu dieser Annahme nicht berechtigt, weil ihm sowohl bei der ersten Anlage der Geschlechtsdrüsen, als

sollen nämlich an vielen Stellen der Oberfläche die Anlagen junger Eier: Keimepithelinseln, frei zu Tage liegen und nicht von dem „Peritonealendothel“ überzogen sein. Brandt<sup>1)</sup> bemerkt hierzu: „dass dieser Umstand durch zufällige locale Verletzung des Endothels bedingt sein könnte.“ Nach meinen eignen Untersuchungen muss ich dieser Behauptung beipflichten; da schon bei ganz jugendlichen Thieren eine continuirliche Silberzeichnung auf den noch compacten Ovarien sich findet, und nach dem sogleich anzugebenden Verfahren auch bei den erwachsenen Fröschen als continuirlicher Belag der inneren und äusseren Ovarienfläche nachgewiesen werden kann.

Die Präparation der Ovarien bei den Larven ist einfach; indem man die mit salpetersaurem Silber behandelten Theile in Alcohol härtet und einen feinen Flachschnitt der Oberfläche untersucht. Sehr instructiv sind Larven der *Rana fusca* von ca. 6 cm Gesammt- und 3 cm Rumpflänge, da hier der Uebergang der cubischen Peritonealepithelien in die späteren flachen und breit gezogenen Formen beobachtet werden kann. Bei jüngeren Larven war nämlich die Anlage der Geschlechtsdrüsen, wie im ersten Abschnitt des Näheren auseinandergesetzt worden ist, aus den embryonalen Geschlechtszellen und den cubischen Peritonealepithelien zusammengesetzt. Die Peritonealepithelien umwachsen die Geschlechtszellen und ihre Theilproducte, und bilden schliesslich eine continuirliche Mosaik kleiner cubischer Zellen auf der freien Fläche der Geschlechtsdrüsen. Wie nun anderwärts aus diesen cubischen Belegzellen der Leibeshöhle sich das flache, Endothel genannte, Zellenstratum entwickelt, so geht auch allmählig das Epithel des Eierstocks in diese Form über; allerdings später als an den übrigen Stellen der Leibeshöhle. Die Versilberung frischer Präparate lässt an der vorderen Bauchwand, auf den Nieren weit geschwungene Netze schwarzer Zellengrenzen erkennen, während auf den Geschlechtsdrüsen noch das cubische Epithel persistirt. Die Umwandlung geschieht, wie gesagt, bei 6 cm langen Larven der *Rana fusca*; bei 4 cm langen der *Rana esculenta*; bei gleich-

---

auch bei der Untersuchung der Eierstöcke der erwachsenen Batrachier sehr viele Stadien entgangen sind.

1) A. Brandt: Fragmentarische Bemerkungen über das Ovarium des Frosches, Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. XXVIII, pag. 584 unten.

langen Larven von *Alytes obstetricans*. Mit der fortschreitenden Entwicklung werden die Ovarien blasig und ihr äusserer zelliger Belag immer flacher, bis schliesslich die Grösse der Silberzeichnung der anderer Stellen gleichkommt.

Sobald die Ovarien hohl geworden und aus mehreren getrennten Blasen zusammengesetzt sind, wird die Untersuchung schwieriger. Doch kommt man mit derselben Methode, womit Swammerdam den Bau des Eierstocks demonstirte, auch hier zum Ziele; man bläst nämlich eine Kammer der Ovarien, die mit dem entsprechenden Stück der Wirbelsäule in 0,1 % Silberlösung gebracht wurden und ganz von der Flüssigkeit bedeckt sind, auf, spült mit destilirtem Wasser ab und lässt aus einer Bürette absoluten Alcohol auf das Präparat fliessen, während man die aufgeblasene Ovarialkammer beständig mit Luft prall gefüllt erhält. Die übrigen Höhlen des Ovariums bleiben collabirt; die Wandung der aufgeblasenen wird so resistent und glatt, dass man das ganze Präparat mit Ausnahme der Oeffnungsstelle für den Tubus in Theile zerlegen und unter dem Mikroskop untersuchen kann. Zur Zeit der Eireife muss man zwar die grossen Eier mit einer Pincette von der Unterfläche abzupfen; es gelingt dies nach der Erhärtung des aufgeblasenen Präparates in Alcohol leichter als man glauben sollte. Unter dem continuirlichen, durch Behandlung mit *Argentum nitricum* deutlich hervortretenden Zellenstratum der Oberfläche sind zu verschiedenen Jahreszeiten verschiedene Eibildungsstadien zu treffen, und in Uebereinstimmung mit den vorher bei der Regeneration der männlichen Geschlechtsproducte geschilderten Erscheinungen ist mit October bei *Rana fusca* die Eibildung für die kommende Brunst abgeschlossen. Es sind aber auch schon die Eier für die darauf folgende Brunst angelegt und mit Ausnahme der undurchsichtigen Dotterplättchen enthalten sie alle für ein Batrachierei charakteristischen Theile. Was sich weiter an jüngstem Nachwuchs findet, hat vorläufig noch nicht die Eigenthümlichkeiten des Wirbelthiereies angenommen. Dieser für die drittnächste Brunst bestimmte Satz soll hier in seinen Veränderungen verfolgt werden.

Es wurden untersucht die Eierstöcke von *Rana fusca* und *esculenta*, von *Bufo cinereus* und *Bombinator igneus*; wie bei der Beschreibung der Regeneration im Hoden wir vorzugsweise *Rana fusca* berücksichtigten, so soll hier der Abwechslung halber sich die Schilderung mehr an das Ovarium von *Rana esculenta* halten.

Im November sind schon ziemlich grosse, undurchsichtige Eier angelegt; wo jüngere mit diesen eng beisammen liegen, nehmen die älteren stets die tiefste Lage ein, so dass die jüngsten Stadien der ventralen Oberfläche des Eierstocks am nächsten liegen. In Fig. 45 ist dies durch verschiedene Abtönung der einzelnen Stadien angedeutet; die jüngsten Stadien, (rechts unten) direct unter dem durch *Argentum nitricum* sichtbar gemachten peritonealen Ueberzug gelegen, sind am hellsten gehalten; es folgen in gleicher Höhe nach links eine gleichalte Anlage, und von da ab, rechts nach dem Inneren des Ovarialsackes zu, zwei junge Eier auf einem grossen undurchsichtigen gelagert, von dem nur die untere Hälfte schematisch dargestellt ist. Die jüngsten Eibildungsstadien werden aus gleichgrossen Zellen zusammengesetzt und sind von einer bindegewebigen Membran umgeben, deren Kerne deutlich sichtbar sind. Wir haben es hier offenbar mit dem Analogon der Pflüger'schen Eiketten zu thun und glauben auch in Fig. 68 das diesem Zustande vorausgehende Stadium erkennen zu müssen. In Figur 68 liegt unter der endothelialen Zeichnung der Oberfläche, und umgeben von den Zellen des dünnen Eierstockstroma's, eine grosse Zelle, die ganz sicher kein Ei ist, da das Follikelepithel ihr fehlt. Wir nehmen an, dass aus solchen Zellen, die auch in den Eierstöcken der übrigen Batrachier gefunden wurden, durch Theilung sich jene oben beschriebenen Nester ausbilden. Während der Wintermonate macht die Entwicklung der ersten Eibildungsstadien keinen erheblichen Fortschritt; man sieht im März (Fig. 46) noch Theilungen der Zellen in den Nestern (a); zugleich aber auch den Beginn der schon oft beschriebenen maulbeerförmigen Kerntheilung (b), die im August (Fig. 47) alle Zellen der Nester gleichzeitig ergriffen hat. Auf diese maulbeerförmige Kerntheilung folgt die Ausbildung ächter Eier, die wir namentlich deutlich bei *Rana fusca* zu Ende Juli verfolgen konnten <sup>1)</sup>. Ein maulbeerförmiges Theilungsstadium im Kerne eines Primordialeies ist auch in Fig. 65 bei *M* von *Bufo cinereus*, drei Tage nach dem Laichen untersucht, zu finden; die Silberlinien der Oberflächenzeichnung sind nicht dargestellt. Fig. 48 zeigt einen maul-

---

1) Dieser Zeit entspricht für *Rana esculenta* der Monat September; doch gewann ich für *Rana esculenta* keine beweisenden Präparate, weil die Umwandlung in fertige Eier zu schnell erfolgt war.

beerförmig zerklüfteten Kern aus dem Ovarium von *Bombinator igneus* isolirt und frisch untersucht; vom „Hodeneierstock“ der erwachsenen männlichen Kröte hat von la Valette St. George dasselbe in Figg. 68 und 69 der 35. Tafel des XII. Bandes dieses Archivs abgebildet. Aus diesen, kurze Zeit nach dem Laichen bei allen Batrachiern aufzufindenden, in grossen Nestern beisammen gelagerten Zellen mit maulbeerförmig getheiltem Kern gehen die Eier hervor, welche nach der nächsten Brunst als ansehnliche Kügelchen im entleerten Eierstock zu finden sind. Demgemäss enthält der Eierstock der Batrachier direct nach dem Laichen die Eier für die kommende Brunst und für die darauf folgende. In den Wintermonaten bildet sich dann noch ein drittes Stadium heran, wenn der erste Satz von Eiern seine völlige Reife erlangt hat. Die Umwandlung der Nester zu definitiven Eiern geschieht sehr rasch; in Fig. 63 ist ein solches Stadium von *Rana fusca* zu Ende Juli abgebildet. Von dem grossen Eischlauch ist nur ein Theil dargestellt; die Kerne der bindegewebigen Schlauchwand sind bei h zu finden, und man sieht, wie sich oben links die Bindegewebszellen von der Wand aus zwischen zwei von Follikelepithelien (F) umgebene Eizellen einzwängen. Bei M liegt eine nackte Zelle mit maulbeerförmig getheiltem Kern, also das Stadium, wie es kurze Zeit nach dem Laichen alle Zellen der Nester oder Pflüger'schen Schläuche aufwies. Rechts oben schliesst sich in Fig. 63 an das nackte Urei eine kleine von Follikelepithelien umgebene Eizelle an; ihr Keimbläschen ist klein, rund und hat nur ein Kernkörperchen. Es finden sich demgemäss in der Fig. 63 die Uebergangsstadien von den Zellen der Ureiernester oder Pflüger'schen Eischläuche zu ächten Eiern beisammen vor. Zuerst theilt sich der Kern jeder Zelle eines Nestes — Primordialei — maulbeerförmig und auf die oft geschilderte Art bildet sich das Ei und sein Follikelepithel; dann wächst von der Schlauchwand das Bindegewebe um die einzelnen Eier, schnürt sie von einander ab und erzeugt die vascularisirte bindegewebige Follikelmembran — *Theca folliculi*.

Somit entwickeln sich die Eier der erwachsenen Batrachier in derselben Weise wie im Embryo. Da wir nun erstens beim Embryo die entstehenden Eier aus den Geschlechtszellen ableiten konnten und den Nachweis führten, dass die Peritonealepithelien nur bindegewebige Hüllen der Geschlechtszellen und ihrer Theil-

producte liefern; da zweitens bei den erwachsenen Batrachiern in Uebereinstimmung mit Waldeyer die jungen Eikeime als etwas vom Peritonealepithel Verschiedenes erkannt wurden, und da drittens die Eibildung, sobald sie im Embryo begonnen, continuirlich weiter geht, so werden auch die späteren Eianlagen von den primären Geschlechtszellen abgeleitet werden dürfen. Ein directer Beweis hierfür möchte allerdings schwer zu erbringen sein; allein es gibt in dem ganzen Beobachtungsmaterial keinen Factor, der zu Ungunsten unserer Annahme geltend gemacht werden könnte.

Vergleichen wir die Vorgänge der Regeneration in den männlichen und weiblichen Geschlechtsdrüsen, so finden wir dieselbe Uebereinstimmung die früher vom Embryo beschrieben wurde. Dabei ist jedoch nicht zu verkennen, dass in dem Entwicklungsmodus der ersten schon in der Larve fertig gebildeten Geschlechtsproducte und den im erwachsenen Thier hinzukommenden derselbe Unterschied, wie in der Aufeinanderfolge der Organismen, der Individuen, hervortritt. Denn wie die fertigen Keime zu neuen Individuen im Hoden und Eierstock ein Latenzstadium durchmachen, während das gesammte Zellenmaterial des elterlichen Organismus in beständiger Theilung sich befindet, so werden aus den Geschlechtszellen ebenfalls Zellen gesondert, die länger inert liegen bleiben, als die sofort in Theilung verfallenen: diese liefern die ersten Geschlechtsproducte; jene sind für den Nachwuchs, die Regeneration, bestimmt.

Für die Neubildung der Geschlechtsstoffe bei den Teleostiern würde hier noch Einiges über die Eibildung bei erwachsenen Fischen beizubringen sein, nachdem im vorausgehenden Abschnitt das Nöthige über die Regeneration im Hoden schon mitgetheilt wurde.

Nachdem Waldeyer in dem schon vielfach citirten Werk, Eierstock und Ei, die Eibildung bei den Teleostiern (Hecht) im Princip identisch mit der Eibildung bei den übrigen Wirbelthieren gefunden und den Ausgangspunkt dazu in das die innere Eierstocksoberfläche deckende „Keimepithel“ verlegt hatte, wurde in neuerer Zeit von Kolessnikow <sup>1)</sup> und Brock <sup>2)</sup> dieser Vorgang durch

1) Kolessnikow: Ueber die Eientwicklung bei Batrachiern und Knochenfischen; d. Archiv, Bd. XV pag. 382.

2) J. Brock: Beiträge zur Anatomie und Histologie der Geschlechtsorgane der Knochenfische; Morph. Jahrb., Bd. IV pag. 565, 566.

Abbildungen illustriert. Ueber die Arbeit Kolessnikow's ist pag. 72 schon Einiges von uns gesagt worden. Die Abbildungen Brock's sind correct, und dieser Autor hat sehr wohl die Schwierigkeiten gefühlt, welche sich für den Nachweis der Entwicklung des Follikelepithels im Waldeyer'schen Sinne darbieten. Wir glauben nun die Angaben Brock's durch das Folgende ergänzen zu können, indem wir eine Beschreibung der Eierstöcke von *Gadus lota* zu verschiedenen Jahreszeiten geben <sup>1)</sup>.

Im November sind die Ovarien der *Gadus lota* zwei stattliche, muskulöse Schläuche, die von der Leber her zu beiden Seiten des Darmes nach abwärts ziehen und mit einem gemeinschaftlichen Gange auf der Urogenitalpapille hinter dem After ausmünden. Die peritoneale Oberfläche trägt ein plattes Epithel; darunter folgt die organische Musculatur, und von dieser aus ragen in das Innere eine grosse Zahl von Zotten hinein, auf denen die Eier befestigt sind. Die Oberfläche der Zotten ist mit einem cubischen Epithel bekleidet; darunter folgen die Anlagen der Eier und die reifen Eier selbst. Das reife Ei der *Gadus lota* hat einen Durchmesser von etwa 1 mm; daneben aber kommen kleinere Eier bis zu einem Durchmesser von  $16\ \mu$  vor. In diesen kleinsten isolirten Eiern lässt sich die Membrana granulosa durch 5 Minuten langes Einlegen in Ueberosmiumsäure deutlich sichtbar machen; cf. Fig. 52; bei den grösseren Eiern sieht man diese epitheliale Hülle am besten nach Wasserzusatz. Der Dotter der  $16\ \mu$  breiten Eier ist hell; das Keimbläschen enthält bei einer Grösse von  $8\ \mu$  gewöhnlich nur einen Keimfleck; in Figur 91 ist ein Keimbläschen eines solchen in Jodserum untersuchten Eies dargestellt, wo sich eben zwei kleinere Kügelchen von dem grossen Keimfleck loslösen wollen. Wächst nämlich das Ei, so wird das Keimbläs-

1) Brock hat schon in seinem hier citirten Aufsatz über die Reifung der Eier bei Sommer- und Winterlaichfischen die nöthigen Angaben gemacht; wir können dieselben bestätigen und weisen auf die Uebereinstimmung dieser Verhältnisse bei Teleostiern und Batrachiern hin. Doch nicht alle Thiere gehen mit fertigem Vorrath von Geschlechtsstoffen in den Winter; so wird man in Uebereinstimmung mit Semper (Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Pulmonaten, Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. VIII, pag. 340 sqq.) bei *Limnaeus stagnalis* während der Wintermonate reife Eier oder Samenfäden in der Zwitterdrüse vergeblich suchen; *Helix pomatia* hat dagegen im Januar reife Geschlechtsstoffe schon ausgebildet.



chen vielkörnig; es treten viele Keimflecke darin auf. Ein solches Keimbläschen ist in Fig. 90 bei derselben Vergrößerung wie Fig. 91 dargestellt, so dass es keinem Zweifel unterliegt, dass der Zustand des Keimbläschens mit vielen Keimflecken dem mit einem Keimfleck nachfolgt, und dass die vielen kleinen Keimflecke durch Abtrennung von dem primären relativ grossen entstehen. In Fig. 90 ist neben dem Keimbläschen noch ein kleiner Ring körniger Substanz dargestellt, der sich von dem mehr peripher gelegenen, aber nicht gezeichneten hellen und klaren Dotter deutlich abhebt. Wachsen die Eier, so schreitet diese körnige Zone nach der Peripherie des Eies zu, und im reifen Ei werden neben feinkörniger Grundsubstanz grosse glänzende Kugeln im Dotter angetroffen. Gegen das Follikelepithel ist der Dotter des reifen und des der Reife nahen Eies durch eine  $4\mu$  dicke Porenhaut abgegrenzt, die bei jüngeren Eiern vermisst wird. Auf die Bildung des Dotters und der Porenhaut einzugehen ist hier nicht der Ort; die Veränderungen des Keimbläschens haben dagegen für die Entstehungsgeschichte des Eies hohe Bedeutung. Wir kommen darauf weiter unten zurück.

Neben den eben beschriebenen Eiern finden sich im November noch Schläuche oder Nester dicht unter dem Epithel der Innenfläche. Ein solches Ureiernest ist in Fig. 42 isolirt dargestellt; die Kerne der bindegewebigen Hülle sind bei h sichtbar.

*Gadus lota* laicht im Januar, und es bleiben die kleineren Eier für die nächste Brunst und die schon im November vorhandenen jüngsten Anlagen für die zweitfolgende Laichperiode im Eierstock zurück. Bis zum März haben sich aus dem jungen Nachwuchs schon wiederum Eier entwickelt; es gelingt aber um diese Zeit die Umwandlung noch zu beobachten. Für die Untersuchung halte ich das kurze, wenige Minuten dauernde Einlegen des ganz frischen Eierstockgewebes in 0,1% Ueberosmiumsäure sehr zweckmässig; es ist dann ziemlich leicht, von den Zotten der Innenseite grössere flächenhafte Stücke mit Nadeln abzuzupfen und an gefalteten Stellen das Profil, im Uebrigen die Ansicht der Theile von oben auf weite Strecken zu erhalten. Man durchmustert mit schwächeren Vergrößerungen das Präparat und isolirt aus ihm geeignete Parthien. Die Zellennester sind noch vorhanden und in bindegewebige Kapseln eingeschlossen; die Zahl der Zellen eines Nestes hat sehr zugenommen, und bei hinreichend starker Vergrößerung

(Zeiss Immers. M, Oc. 1) sieht man in einigen Kernen, siehe Fig. 74 oben, eine maulbeerförmige Theilung. Die Veränderungen in den Zellen gehen nicht gleichmässig vor sich, wie wir das ja auch schon von den Eierstöcken der erwachsenen Batrachier, cf. Fig. 63, kennen gelernt haben. In weiter entwickelten Nestern oder Schläuchen erkennt man, wie Fig. 75 zeigt, die auf eine maulbeerförmige Kerntheilung folgende Gruppierung der Theile. Unten in der Figur ist eine noch kleine Eizelle von recht grossen Follikel epithelien umgeben; die Abschnürung von dem darüber gelegenen grösseren und von einer kleinzelligen Membrana granulosa umgebenen Ei markirt sich eben.

Dürften wir unseren Beobachtungen eine Deutung geben, so würden wir auf das in Fig. 41 dargestellte Stadium von der Geschlechtsdrüse der Forelle zurückgehen. Hier sind die Abkömmlinge der zuerst frei zwischen den Zellen des Peritoneums gelagerten Geschlechtszellen allseitig von den Derivaten des gewucherten Peritonealepithels umgeben. Die Construction des definitiven Eierstocks dürfte nicht schwer fallen, wenn wir uns vorstellen, dass in dem Bindegewebe zwischen den grossen Nestern Spalten entstehen, und durch Weiterwuchern beider Elemente, des Bindegewebes und der Zellen in den Nestern, der zottige, balkige Bau des Fischeierstocks sich ausbildet. Es würden dann alle Eianlagen und alle reifen Eier von Peritonealepithel umgeben sein, und das auf der inneren Oberfläche des Eierstocks von Waldeyer als Keimepithel angesprochene Zellenstratum diese Bezeichnung nicht verdienen, weil es nicht von den Geschlechtszellen, sondern von dem Peritonealepithel abstammt, dessen Bedeutungslosigkeit für die Bildung der Geschlechtsproducte bei den Embryonen der Batrachier und der Teleostier von uns nachgewiesen werden konnte und das als solches auch von Waldeyer niemals mit dem Keimepithel identificirt worden ist. Man hat in neuerer Zeit, und wir kommen auf diesen Punkt im allgemeinen Theile noch näher zurück, die Aehnlichkeit des von Waldeyer entdeckten Keimepithels mit anderen Belegzellen seröser Höhlen nachgewiesen; es ist jedoch unberechtigt, aus dieser Aehnlichkeit dem Keimepithel seine spezifische Bedeutung absprechen zu wollen; ja, wir sind sogar der Ueberzeugung, dass die Analoga der grossen Geschlechtszellen der Batrachier (cf. Fig. 43) bei allen Wirbelthieren im Keimepithel als etwas Besonderes vorkommen, sich aber nicht durch so auffallend embryonale

Eigenschaften vor den übrigen Zellen, mit denen sie in einfacher Lage gemischt auf dem Stroma der Geschlechtsdrüsenanlage sich finden, von vorn herein unterscheiden lassen als bei den Batrachiern. Jedenfalls liegen in dem Keimepithel der Embryonen, d. h. dem peritonealen Ueberzug des schon früh angelegten bindegewebigen Stroma's der Geschlechtsdrüsen höherer Wirbelthiere die Zellen, von denen die Geschlechtsstoffe abstammen, da nur in diesem Oberflächenepithel und an keiner anderen Körperstelle Ureier, und aus diesen Ureiernester sich bilden. Auf der anderen Seite darf nun aber auch nicht ohne Weiteres der zellige Belag an den freien Flächen der Geschlechtsdrüsen, in specie des Eierstocks, zu allen Zeiten als ein Keimlager aufgefasst werden. Für die Batrachier ist dies vorher nachgewiesen worden, und wenn unsere Auffassung von der Entwicklung des Teleostiovariums die richtige ist, so würde beim erwachsenen Teleostier das innere Oberflächenepithel dieselbe Bedeutung haben wie der platte Zellenbelag des Batrachiereierstocks; es würde aus Peritonealzellen, sogenannten Endothelien, bestehen. Da nun die ersten Eier sicher von den Geschlechtszellen abstammen, so wird man jene von uns beschriebenen unter dem Epithel der Innenfläche des Ovariums gelegenen Zellenester in erwachsenen Fischen auch für Abkömmlinge der ersten Geschlechtszellen halten, und so in dem Bildungsmodus beim erwachsenen Thier nur eine Wiederholung der vom Embryo her bekannten Vorgänge wiederfinden.

Bei Reptilien (*Lacerta agilis*, *Anguis fragilis*) habe ich, sobald die reifen Eier den Eierstock verlassen hatten, in Uebereinstimmung mit Leydig unter dem cubischen Oberflächenepithel junge Eischläuche gesehen. Die Bildung der definitiven Eizelle und ihres Follikelepithels konnte bei der Kleinheit der Theile und dem Untergang zahlreicher Anlagen nicht verfolgt werden. An den kleinsten Eiern ist die Membrana granulosa einschichtig, aus kleinen Zellen zusammengesetzt; Eier von 0,15 mm Durchmesser haben eine mehrfache, im Umkreise des Eies nicht gleichdicke Lage kleiner Follikelepithelien. Bei grösseren Eiern tritt der von Gegenbaur<sup>1)</sup> Waldeyer<sup>2)</sup>, Eimer<sup>3)</sup> u. A. hervorgehobene Unterschied der

---

1) Gegenbaur: Müller's Archiv 1861.

2) Waldeyer: Eierstock und Ei, pag. 71.

3) Eimer: d. Archiv, Bd. VIII.

Follikel-epithelien ein, der bekanntlich mit dem Wachsthum des Eies wieder verschwindet. Während nämlich das mittelgrosse Ei eine mehrschichtige aus kleinen und grossen Zellen (cf. Fig. 62) zusammengesetzte Membrana granulosa zeigt, wird das Follikel-epithel des reifen Eies wieder auf eine einfache Lage kleiner Zellen reducirt. In kleinen Eiern (cf. Fig. 58) sieht man das Keimbläschen mit einem Keimfleck und in diesem zuweilen noch ein stark glänzendes Körperchen; in den grösseren Eiern sind mehrere Keimflecke im Keimbläschen vorhanden.

Wenn es uns nun auch nicht gelungen ist, den Entwicklungsvorgang der Eier in erwachsenen Reptilien ausführlich zu verfolgen, so ist doch der Nachweis junger Anlagen, Zellennester, Eischläuche, unter dem Epithel der Eierstocksoberfläche nicht ganz bedeutungslos. Wir wissen durch die Untersuchungen Braun's<sup>1)</sup>, dass bei den Embryonen der Reptilien die Ureier im Oberflächenepithel des Eierstocks gelegen sind und finden demgemäss dasselbe Verhalten wie bei den Amphibien und Teleostiern wieder: die vergrösserten Zellen des embryonalen Keimepithels der Reptilien senken sich wie die Geschlechtszellen der Amphibien in die Tiefe, theilen sich und bilden sich zum Theil sofort zu Eiern aus; ein anderer Theil bleibt dicht unter dem Epithel derjenigen Oberfläche liegen, wohin die reifen Eier entleert werden, und bildet nach jeder Brunst den Ausgangspunkt für die Neubildung von Eiern im erwachsenen Thiere. Es ist demgemäss nur im Embryo das Epithel des Eierstocks ein Keimepithel im Sinne Waldeyer's, insofern als, mit Peritonealepithelien gemischt, Ureier auf dem Eierstockstroma sich finden, die sich allerdings erst zu einer gewissen Zeit erkennen lassen. Nach der Theilung und Einwanderung der Ureier in den bindegewebigen Theil des Eierstocks gilt Leydig's Behauptung, dass die Eier der Reptilien nicht — oder wie es uns zu sagen gestattet sei, nicht mehr — vom Epithel der Eierstocksoberfläche abstammen: es sind alsdann die Ureier daraus verschwunden, und die Anlagen zu jungen Eiern befinden sich unter dem Epithel der Oberfläche.

Dasselbe glaube ich für die Säugethiere vertreten zu können. Es fanden sich unter dem cubischen Epithel der Eierstocksober-

---

1) Braun: Arbeiten aus dem zoolog.-zootom. Institut in Würzburg, Bd. IV.

fläche kleine oder grössere Zellennester in einer bindegewebigen Hülle eingeschlossen; bei trächtigen Hündinnen, mit mächtig entwickelten gelben Körpern in den Eierstöcken, waren diese Eischläuche kleiner als bei Hündinnen mit zurückgebildeten Corpora lutea und narbig zerklüfteten Ovarien. Die Lage des Oberflächenepithels zu den Eischläuchen ist weniger gut an Längsschnitten als an feinen Flachschnitten zu studiren, weil gerade über den Schläuchen das Eierstocksepithel gewöhnlich sehr abgeflacht ist, und man also Verhältnisse vor sich hat, wie sie von den sogenannten Endothelien her bekannt sind, die auf feinen Längsschnitten auch wohl nur schwerlich gesehen werden können. Recht gut kann man die Beziehungen des Oberflächenepithels zu den jungen Schläuchen, in denen es noch nicht zur Bildung von Eiern gekommen ist, studiren, wenn man den Eierstock einer Hündin für einen Tag in 0,1 % Osmiumsäure einlegt und mit einem Scalpell breite Fetzen des Epithels abhebt. Es zeigen sich alsdann eine continuirliche einschichtige Mosaik polygonaler Zellen und dicht unter der Oberfläche an zahlreichen Stellen runde Lücken. Fig. 72 stellt ein solches Präparat, von der Unterfläche gesehen, aus dem Ovarium eines drei Monate alten Hundes dar; man erkennt die regelmässige Mosaik des Epithels und dicht gestellte Vertiefungen, aus denen die im Eierstockstroma haftenden jungen Eischläuche herausgerissen sind. Die flachen Grübchen auf der Unterfläche des Epithels (cf. x in Fig. 72) sind durch abgeplattete Zellen gegen die Oberfläche geschlossen. Bei g ist eine Zelle auf der Unterfläche des Epithels erhalten, deren Kern in maulbeerförmiger Theilung begriffen ist. Wachsen also die für die Regeneration bestimmten Zellen durch Theilung zu Schläuchen aus, so dringen sie nicht allein in die Tiefe vor, sondern flachen auch, bevor sie von dem wuchernden Bindegewebe gänzlich in das Innere des Eierstocks verlagert werden, das ihnen direct aufliegende Epithel ab.

Die verschiedene Grösse der Schläuche zu verschiedenen Zeiten des Jahres und das Vorkommen von Uebergangsstadien zu ächten kleinen Eiern erhebt also die von Pflüger behauptete periodische Neubildung von Eiern bei den Säugethieren über allen Zweifel. Ebenso ist aber auch der von Waldeyer (pag. 45, Eierstock und Ei) gegebenen Auseinandersetzung die Berechtigung nicht abzuspochen: weil in der That die Neubildung der Eier im erwachsenen Thiere nicht den ganzen Cyclus wie im Embryo

durchläuft. Dies geschieht aber auch nicht im Hoden, wo ja ebenfalls, wie wir vorher angenommen, von der ersten Entwicklung her Zellen inert in den Schläuchen liegen bleiben, und, sobald sie die Umwandlung zu Samenfäden erleiden sollen, die Weiterentwicklung von dem Stadium beginnen, worin sie bei der ersten Entstehung gleichsam erstarrt waren; während ihre Schwesterzellen schon gleich die ganze weitere Entwicklung zu fertigen Geschlechtsproducten durchlaufen hatten.

Es erübrigt zum Schlusse, noch einige Bemerkungen über die Bedeutung des Follikelepithels beizubringen. Semper namentlich stellt an vielen Stellen seiner Arbeit über das Urogenitalsystem der Plagiostomen den Satz auf, dass die Follikelepithelzellen die Fähigkeit haben, sich zu verändern und die Zahl der Follikel zu vermehren. Wir finden hier also dieselbe Ansicht wieder, die von la Valette St. George für die Regeneration im Hoden widerlegt hatte. Aber auch für den Eierstock sind schon lange gute Gründe beigebracht, dass dem Follikelepithel keine Bedeutung für die Neubildung von Eiern zukomme. Die Semper'sche<sup>1)</sup> Beobachtung von dem Vorkommen polyedrischer oder runder Zellen von sehr verschieden grossem Durchmesser zwischen den langen, cylindrischen Zellen des Eifollikelepithels bei *Raja clavata* ist von Balfour<sup>2)</sup> richtig gedeutet worden; es kommt diesen vergrösserten Epithelien kein anderer Werth zu, als den vergrösserten Granulosazellen beim Eie der Reptilien<sup>3)</sup>; sie liefern Nährmaterial dem Eie und werden bei der Bildung des Dotters aufgebraucht. Wenn es erlaubt ist eine Ansicht über diesen Punkt vorzubringen, so scheint die Aehnlichkeit der vergrösserten Granulosazellen mit den Zellen des Corpus luteum darauf hinzudeuten, dass in den Follikelepithelien solche chemische Processe vorgehen, welche die Aufsaugung des in ihnen deponirten Materials erleichtern; vielleicht dürfte an eine fettige Degeneration gedacht werden, wie sie sehr schön an den gelben Körpern des Eidechseneierstocks gradatim zu demonstriren ist. Die glänzenden gelblichen Körnchen der ver-

1) Semper: Das Urogenitalsystem der Plagiostomen etc. pag. 361.

2) Balfour: Quaterly journal of microscop. science; vol. 18. — new ser. pag. 408.

3) Eimer: d. Arch. Bd. VIII und Braun: Arbeiten aus dem zoolog.-zootom. Institut in Würzburg, Bd. IV.

grösserten Follikelepithelien des Corpus luteum fliessen allmählig zu grösseren Kugeln zusammen, worauf dann die Resorption erfolgt, und das Corpus luteum vernarbt. Für die Dotterbildung verlegen wir mit Gegenbaur<sup>1)</sup> den Schwerpunkt in die Eizelle selbst, die das von den Follikelzellen zugeführte Material in sich verarbeitet; wir nehmen mit Pflüger<sup>2)</sup> eine Betheiligung des Follikelepithels an der Bildung der Zona radiata an und finden die wesentlichste Bedeutung der Membrana granulosa darin, dass sie „als Sprengorgan des Eierstocks zu dienen hat, welches dem Ei den Weg an die Oberfläche bahnen muss<sup>3)</sup>.“

## V.

### Von der Bedeutung der Hodenzwischensubstanz.

Seit Leydig hat ein constanter Bestandtheil des Hodens der Säugethiere, Vögel und Reptilien die Aufmerksamkeit vieler Beobachter erregt und mannigfache Deutung erfahren. Im Allgemeinen wurde die sogenannte Leydig'sche Zwischensubstanz zum Bindegewebe gerechnet. Waldeyer hat sie mit ähnlichen Zellen anderer Organe in das gut umgrenzte, neue Gebiet der „Plasmazellen“ eingereiht und darin wohl allgemeine Zustimmung erfahren.

Mit der Niederschrift dieser Arbeit beschäftigt finde ich in dem eben erschienenen vierten Hefte des 15. Jahrganges des Journal de l'anatomie et de la physiologie par Ch. Robin et G. Pouchet einen Aufsatz des Herrn Tourneux, worin zum ersten Male gewisse „Plasma“-Zellen des Ovariums mit den Zwischensubstanzzellen des Hodens verglichen werden. Dies würde nun für unsere Zwecke von nebensächlicher Bedeutung sein, da ja bekanntermassen in vielen Organen derartige Bildungen nachgewiesen sind. Doch hoffe ich zeigen zu können, dass die Zwischensubstanz des Hodens ein Gebilde eigener Art ist. Sie findet allerdings ihr Homologon im Eierstock; ist aber mit diesem zugleich von den Plasmazellen durchaus verschieden.

1) Gegenbaur: Müller's Archiv 1861.

2) Pflüger: Ueber die Eierstöcke der Säugethiere und des Menschen; pag. 81.

3) Pflüger: eod. loc. pag. 41.

Herr F. Tournoux leitet seinen Aufsatz mit einer historischen Darstellung ein, worin er Kölliker die Entdeckung der Zwischensubstanz des Hodens zuschreibt. Es hat aber schon Messing diesen Irrthum berichtigt; trotzdem wird Messing's Arbeit in dem ziemlich umfangreichen Literaturverzeichniss bei Tournoux aufgeführt. Vor Kölliker hatte nämlich Leydig im Jahre 1850 (Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie Bd. II p. 47) die sogenannte Zwischensubstanz des Säugethierhodens beschrieben und mit folgenden Worten charakterisirt: „— die, wenn sie nur in geringer Menge vorhanden ist, dem Laufe der Blutgefäße folgt; die Samenkanälchen allenthalben einbettet, wenn sie an Masse sehr zugenommen hat.“ Leydig beschrieb somit als der Erste die Zwischensubstanz des Hodens. Seine ersten Angaben mögen aber, nachdem er sie in seinem Lehrbuch der Histologie (1857) wiederholt und erweitert hatte, in Vergessenheit gerathen sein. Kölliker's Mikroskopische Anatomie stammt aus dem Jahre 1854; so mag es kommen, dass man die in jenem so verbreiteten Lehrbuch gegebenen Notizen für die ersten Nachrichten über die fragliche Bildung gehalten hat.

Geht man in der nun folgenden Literatur auf die Quellen der verschiedenen Meinungen über das Wesen der Zwischensubstanz zurück, so findet sich die eine in der Arbeit Boll's vom Jahre 1869, Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der acinösen Drüsen, wo zum ersten Male die Zwischensubstanz des Hodens zum Gefäßsystem in nähere Beziehung gebracht wurde. Boll beschreibt vom Hoden des Igels und des Kaninchens accessorische Zellen an den Uebergangszellen der Capillaren in Arterien und Venen: „Sehr merkwürdig“, sagt er p. 20, „war bei beiden Thieren die Structur der Blutcapillaren, die eine deutliche Zusammensetzung aus ziemlich starken, deutlich begrenzten, polygonalen granulirten Zellen zeigten, so dass ich erst daran dachte, feine Schläuche eines ächten Epithels vor mir zu haben, bis ich durch die Anwesenheit von Blutkörperchen innerhalb derselben eines Besseren belehrt wurde.“

Waldeyer fasst in seiner Arbeit: Die Entwicklung der Carcinome (Virchow's Archiv Bd. 55 p. 132) die Hodenzwischensubstanz als einen Zellenbesatz namentlich der kleinen Arterien des Hodens, als sogenannte Perithelien, auf. Mihalkowics (Beiträge zur Anatomie und Histologie des Hodens, Berichte der Königl.



Sächs. Ges. der Wissenschaften 1873) lässt die Lymphbahnen zwischen den Zwischensubstanzzellen entstehen und von diesem primären Lückensystem aus sich in die grösseren mit Endothel bekleideten Lymphgefässe fortsetzen.

Nach diesen Autoren gehört also die Zwischensubstanz des Hodens zum Bindegewebe, wofür sich auch, mehr allgemein gefasst, Leydig, Kölliker und v. Ebner (v. Ebner: Untersuchungen über den Bau der Samenkanälchen u. s. w. in den: Untersuchungen aus dem Institut für Physiologie und Histologie in Graz 2. Heft p. 200. 1871) ausgesprochen hatten. Waldeyer rangirte dann, wie schon erwähnt, die Zwischensubstanz des Hodens unter die Plasmazellen ein (Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. 11).

Eine andere Reihe von Autoren rechnet die Zwischensubstanz des Hodens zum Nervengewebe. Nachdem Henle in seiner Eingeweidelehre sehr zurückhaltend auf die Aehnlichkeit der Zellen mit Ganglienzellen hingewiesen hatte, glaubte später Letzerich und Harvey ganz bestimmt nervöse Apparate in der Zwischensubstanz des Hodens zu erkennen.

Am ausführlichsten hat F. Hofmeister in den Wiener Sitzungs-Berichten vom Jahre 1872, p. 77 sqq. über unseren Gegenstand geschrieben. Hofmeister ist geneigt, die Zwischensubstanz des Hodens als Epithelialgebilde aufzufassen; sagt aber, dass eine eingehendere Deutung erst dann möglich sein wird, wenn einerseits die Entwicklung des Hodens von seinen ersten Anlagen an bekannt, andrerseits auch das Bindegewebsgerüste desselben genauer studirt sein wird. Die Beziehung zu den Gefässen interpretirt Hofmeister richtig dahin, dass diese in den Spalträumen zwischen den Samenkanälchen verlaufen und demgemäss mit der Zwischensubstanz streckenweise zusammentreffen müssen.

Eine ähnlich umfassende Arbeit hat W. Messing in seiner Inaugural-Dissertation (Anatomische Untersuchungen über die Testikel der Säugethiere Dorpat 1877) geliefert. Auch Messing, vielleicht mehr geneigt, die Zwischensubstanz des Hodens zum Bindegewebe zu rechnen, erwartet eine definitive Entscheidung von Seiten der Entwicklungsgeschichte.

Nun haben beide Autoren schon gewichtige Beiträge nach dieser Richtung geliefert. Hofmeister gibt an, dass die Zwischensubstanz bei viermonatlichen Embryonen am mächtigsten entwickelt sei, fast zwei Drittel des Hodens ausmache; während der

Entwicklungsperiode einen Stillstand erleide, um dann wieder von Neuem zu wuchern. Ich kann die Angaben Hofmeister's durchaus bestätigen. Messing beschreibt ausführlicher die mächtig entwickelte Zwischensubstanz des Pferdes und berichtet über Embryonen dieses Thieres p. 69: „Bei dem kleineren Embryo bestand, ich möchte fast sagen, der ganze Hoden aus dieser Zwischensubstanz; die noch wenig entwickelten Hodenkanälchen waren nur spärlich in dieselbe eingestreut.“

Was ferner für die Frage nach der Natur der Hodenzwischensubstanz nicht ohne Bedeutung scheint, ist die Beobachtung Ehrlich's (Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. XIII, p. 263), dass neben den Zellen der Corpora lutea auch die Zellen der Zwischensubstanz des Hodens nicht jene charakteristische Anilinfärbung erleiden, wie sie bei der Mehrzahl der Plasmazellen auftritt.

Von meinen eignen Untersuchungen, welche sich über eine grosse Zahl von Säugethieren, Vögeln und Reptilien erstrecken, habe ich im Detail nur Weniges anzuführen, da ich hier nur die Angaben meiner Vorgänger zu bestätigen hätte. Ich verweise mit Bezug hierauf auf die überaus sorgfältige Arbeit Hofmeister's und erwähne nur Folgendes. Die Hodenzwischensubstanz ist, wie Leydig zuerst für Säugethiere und Reptilien, Mihalkovics für die Vögel nachgewiesen, constant vorhanden. Die Zwischensubstanz folgt dem Laufe der Blutgefässe, bildet aber keine eigentlichen Scheiden um dieselben, wie Boll zuerst angegeben hatte. Sie ist in Strängen oder Kugeln angeordnet. Die Zahl der in den einzelnen Strängen oder Kugeln gruppirten Zellen schwankt bedeutend; oft liegen viele, oft nur wenige Zellen zusammen; selten ist eine einzige Zelle, von Bindegewebe eingehüllt, isolirt anzutreffen. Mihalkovics erkannte an der Aussenfläche grösserer Stränge Endothelien. Wenn man nicht zu dünne Schnitte von Hoden, die in Müller'scher Flüssigkeit erhärtet wurden, zerzupft, kann man namentlich bei jüngeren Thieren eine continuirliche Haut um die einzelnen Gruppen von Zwischensubstanzzellen nachweisen, so dass man eher von Schläuchen, wie sie vom Eierstock bekannt sind, reden könnte. Die Ueberosmiumsäure schwärzt die in den Zellen der Zwischensubstanz enthaltenen Körnchen und macht die Zellgrenzen deutlich; doch gelingt es nur schwer, bei dieser Behandlung Kerne der Umhüllungsmembran nachzuweisen. Wir finden

ein ähnliches Verhalten bei den Hodenfollikeln von von la Valette St. George angegeben <sup>1)</sup>; auch hier treten die Kerne der Hülle — die Follikelkerne — bei der Behandlung mit Osmiumsäure nicht deutlich hervor. In Fig. 80 Taf. IV ist ein Schlauch der Hodenzwischensubstanz aus einem in Ueberosmiumsäure gehärteten Hoden eines dreimonatlichen Hundes dargestellt. Durch Herrn von la Valette St. George wurde ich auf ein Object aufmerksam gemacht, was Beides, die Kapselmembran und die Unabhängigkeit der Zwischensubstanz von den Blutgefässen, in exquisitester Weise demonstrirt. Es ist dies der Hoden von *Sciurus vulgaris*, dem Eichhörnchen. Die beigefügte Zeichnung verdanke ich ebenfalls der Güte des Herrn von la Valette St. George. Das Präparat stammt von einem in Alcohol gehärteten Hoden, den ich nachzuuntersuchen die Gelegenheit hatte. Ein anderes, in Osmiumsäure gehärtetes Präparat, zeigte zwar die Grenzen der einzelnen Zellen distincter, doch nicht so evident die Kerne der umhüllenden Membran, wie sie hier bei h dargestellt sind. Die Lücken bei x sind durchschnitene und nur in den Umrissen wiedergegebene Hodenkanäle. Auch beim Eichhörnchen ziehen naturgemäss die Blutgefässe durch die Zwischensubstanz hindurch. Die Abgrenzung der Zwischensubstanz in grössere und kleinere mit eigener Membran versehene Kugeln weist jedoch sofort jede intimere Beziehung zu den Blutgefässen zurück, die bei langgestreckter Anordnung der Zwischensubstanz, wie sie sich vornehmlich beim Kaninchen findet, wohl vermuthet werden könnte. Aber auch selbst dann kann man durch geeignete Methoden die Unabhängigkeit der Zwischensubstanz von den Blutgefässen nachweisen. Man erreicht dies dadurch am einfachsten, dass man kleine Keile aus der in Müller'scher Flüssigkeit oder 0,1 % Osmiumsäure conservirten Hodensubstanz ausschneidet und vorsichtig die Hodenkanäle mit Nadeln herauszertrt. Die Blutgefässe, und das gilt von kleinen Arterien, Venen und Capillaren, liegen dann von spärlichem Bindegewebe umhüllt frei zu Tage; daneben, aber in durchaus eigenthümlicher Anordnung und nur auf kurze Strecken dem Laufe der Blutgefässe sich anschliessend, die Zwischensubstanz. Dabei überzeugt man sich leicht von der Integrität sowohl

---

1) Archiv für mikroskop. Anatomie, Bd. XII pag. 801 (Tafel XXXIV, Fig. 2 und 3).

der Blutgefässe als der Zwischensubstanz; die Arterien und Venen haben ihre Adventitia und die Zellstränge ihre formgebende Hülle.

Um noch einen nebensächlichen Punkt kurz zu berühren, so will ich hinzufügen, dass die Pigmentirung der Zwischensubstanz, soviel ich aus eigener Erfahrung und durch den Vergleich der Angaben verschiedener Autoren weiss, in einigen Species nur individuell bei Erwachsenen auftritt.

Wenn wir uns nun nach ähnlichen Bildungen im Eierstock umsehen, so möchte ich zuvor an die Metamorphose erinnern, welche bekanntermassen die Granulosazellen bei der Bildung des Corpus luteum durchmachen. Es hat zwar nicht an Beobachtern gefehlt, welche der Membrana granulosa jede Betheiligung am Zustandekommen eines gelben Körpers abgesprochen haben. Hier wäre in erster Linie His (Beobachtungen über den Bau des Säugethiereierstocks, Arch. f. mikroskopische Anatomie, Bd. I, pag. 151) zu nennen. Doch hat in neuester Zeit G. R. Wagener (Bemerkungen über den Eierstock und den gelben Körper; Archiv für Anatomie u. Entwicklungsgeschichte, Jahrg. 1879 pag. 175) überzeugend dargethan, dass bei der Bildung des Corpus luteum sowohl die Follikelhaut als die Membrana granulosa betheiligt seien. Die Ansicht Bischoff's <sup>1)</sup>, Schrön's <sup>2)</sup>, Pflüger's <sup>3)</sup> und Luschka's <sup>4)</sup>, der sich auch Waldeyer <sup>5)</sup> angeschlossen hatte, ist somit von Neuem bestätigt worden. Wie von Baer zu dieser Divergenz der Meinungen steht, habe ich nicht in Erfahrung bringen können, da mir seine Werke nicht zugänglich waren, und sowohl His als Wagener ihn als Gewährsmann für ihre Ansicht citiren. Nach Wagener (l. c. pag. 188) vergrössern sich die Granulosazellen und nehmen Körnchen in ihren Leib auf. Von der Follikelhaut her wandern Gefässe, von Riesenzellen begleitet, ein und liefern den zweiten, bindegewebigen, Bestandtheil des Corpus luteum. Die

---

1) Bischoff: Entwicklungsgeschichte der Säugethiere und des Menschen, pag. 33.

2) Schrön: Beitrag zur Kenntniss der Anatomie und Physiologie des Eierstocks der Säugethiere. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Bd. XII, pag. 422.

3) Pflüger: Ueber die Eierstöcke der Säugethiere und des Menschen, pag. 95.

4) Luschka: Die Anatomie des menschlichen Beckens, pag. 331.

5) Waldeyer: Eierstock und Ei, pag. 94.

eigenthümliche Umwandlung der Granulosazellen zu grossen körnerreichen Zellen wurde von Wagener gradatim verfolgt und ist auch unter andern Bedingungen bei Reptilien schon früher beobachtet worden. Ich erinnere an die Untersuchungen Gegenbaur's<sup>1)</sup>, Waldeyer's<sup>2)</sup> und Eimer's<sup>3)</sup> über die Eientwicklung bei Reptilien. Die jüngsten fertigen Follikel, von denen sich ein Exemplar aus dem Eierstock einer am 29. Juli untersuchten *Lacerta agilis* in Fig. 58 dargestellt findet, haben ein einschichtiges helles Follikelepithel. In Eiern von 0,15 mm Durchmesser findet eine Vermehrung der Granulosazellen statt; das Follikelepithel wird mehrschichtig, aber noch sind alle Zellen gleich und von blassem Aussehen. Bei grösseren Eiern finden sich nun, wie dies schon Gegenbaur angegeben, zwei Arten von Zellen in der Membrana granulosa, von denen die grösseren mit zahlreichen Körnchen erfüllt sind. Zwischen den grösseren Zellen sind kleinere gelagert, die aussen nach der bindegewebigen Follikelwand zu ein continuirliches Lager bilden, im Inneren der Membrana granulosa dagegen die grossen granulirten Zellen allseitig umgeben. Die Körnchen in den Zellen sind namentlich frisch und nach kurzer Behandlung mit dünnen Lösungen von Ueberosmiumsäure (5 Minuten in 0,1% Osmiumsäure) deutlich zu sehen. Im absoluten Alcohol tritt die Granulation der grossen Zellen weniger hervor; um so klarer aber der Unterschied zwischen den grossen und kleinen Follikelepithelzellen. Nach einem in Alcohol erhärteten Schnitt ist Fig. 62 gezeichnet: D ist der Dotter, Z die hier noch homogen erscheinende Zona pellucida, F eine Lage des Follikelepithels. Es unterliegt hier keinem Zweifel, dass die vorher homogenen Follikelzellen sich in jene granulirten grossen Zellen umgewandelt haben.

Vom Corpus luteum der *Lacerta agilis* gibt Leydig (Arten der Saurier pag. 133) an, dass es von einer fettigen Metamorphose des Follikelepithels herrühre. Es ist aber, wie Waldeyer (Eier-

---

1) Gegenbaur: Ueber den Bau und die Entwicklung der Wirbelthiere. Archiv für Anatomie und Physiologie, 1861, pag. 523.

2) Waldeyer: Eierstock und Ei, pag. 71.

3) Eimer: Untersuchungen über die Eier der Reptilien, Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. VIII. Man vergleiche namentlich Fig. 20 der Tafel XII.

stock und Ei, pag. 71) mitgetheilt hat, bei älteren der Reife nahen Follikeln zwischen Dotterhaut und bindegewebiger Follikelwand nur eine einschichtige Lage kleiner abgeplatteter Zellen übrig geblieben, indem die übrigen höchstwahrscheinlich als Bildungsmaterial für den Eidotter aufgebraucht wurden. Die Metamorphose der restingen Zellen des Follikelepithels zu den körnigen grossen Zellen des Corpus luteum, auf dessen Innenfläche, wie ich wenigstens für die erste Zeit seines Bestehens bestimmt versichern kann, keine bindegewebigen Bestandtheile sich finden, geht also in analoger Weise wieder vor sich, wie sie früher während der Reifung des Eies sich schon vollzogen hatte. Nachdem das Ei den Follikel verlassen, vergrössern sich die im Innern des Follikels zurückgebliebenen Granulosazellen und bilden die Zellen des Corpus luteum. Die grossen granulirten Zellen der das Echsenei umhüllenden Membrana granulosa und die Zellen des jungen Corpus luteum haben die grösste Aehnlichkeit mit den Zwischensubstanzzellen des Echsenhodens.

Ist nun für die Zellen der Membrana granulosa nachgewiesen, dass sie in die den Zellen der Hodenzwischensubstanz sehr ähnlichen Zellen des Corpus luteum übergehen, so wird man wohl daran denken dürfen, dass unter Umständen eine bei normalen Bedingungen zu einem Ei oder einer Spermatogonie heranwachsende Zelle in eine den Zellen der Corpora lutea oder der Hodenzwischensubstanz ähnliche Form sich umgebildet habe. Es stammen nämlich Ei und Follikelzelle aus derselben Quelle; mag man nun an den für Vögel und Säugethiere von Waldeyer angegebenen Modus der Eibildung denken, oder an den zweiten, wie ich ihn für die Amphibien vorhin geschildert habe.

Dazu kommt Folgendes: Die Hodenzwischensubstanz und die homologen Bildungen im Eierstock finden sich nachweislich nur bei den Thierclassen, wo die wirklich reifenden weiblichen Keime zu den angelegten in einem grellen Missverhältnisse stehen. Es ist nämlich die Anlage dieser Keime bei einem Säugethier, einem Vogel oder einem Reptil, sowohl im Embryo als bei jeder Brunstperiode mindestens ebenso gross, als bei einem Amphibium oder einem Fische, und doch ist die Fruchtbarkeit der Letzteren eine ganz enorme im Vergleich mit den höheren Thieren. Es muss somit, wie dies auch allgemein anerkannt wird, bei den höchst organisirten Thieren die grösste Zahl der Keime zu Grunde gehen.

Indem wir nun noch hypothetisch annehmen, dass der functionelle Theil auch des Hodens der Säuger und Vögel (für Reptilien ist es ja bereits von Braun nachgewiesen worden) wie die Pflüger'schen Eischläuche dieser Thierclassen vom Keimepithel abstamme, aber einer nur einmaligen Abschnürung von der Oberfläche her seinen Ursprung verdanke, während beim Eierstock periodische Neubildung von der Oberfläche stattfindet, behaupten wir, die Hodenzwischensubstanz und die homologe Substanz im Eierstock besteht aus Pflüger'schen Schläuchen, die auf einem niedrigen Entwicklungsgrade stehen geblieben sind, und sich entweder zu functionellen Hodenschläuchen oder zu Eiern hätten ausbilden können. Was an Beweisen dafür vorgebracht werden kann, ist Folgendes.

Wie Pflüger angegeben, und wie sich leicht bestätigen lässt, findet während des ganzen zeugungsfähigen Alters der Säuger periodisch eine Neubildung von Eischläuchen von der Oberfläche des Ovariums her statt. Und jedesmal zeigen sich alsdann in der Zone, wo sich aus den neugebildeten Schläuchen schon kleine Follikel abgeschnürt haben, schlauchförmige Bildungen ganz mit jenen grossen granulirten Zellen angefüllt, wie wir sie von der Zwischensubstanz des Hodens beschrieben haben. Dass nun jene Schläuche abortive Eischläuche sind, glaube ich aus folgendem Befunde mit grosser Gewissheit darthun zu können. Von den Eierstöcken zweier drei Monate alten Hündinnen wies der eine unter der Zone der Eischläuche dicht gedrängt stehende, isolirte Eifollikel auf. Die abortiven Eischläuche waren nicht sehr zahlreich eingesprengt. In dem anderen Eierstock fanden sich unterhalb der Eischläuche nur sehr selten fertige Follikel; dagegen startete die Zone, welche im anderen Eierstock durch die fertig gebildeten kleinen Eier eingenommen wurde, von jenen abortiven Bildungen. Ueber Form und Lage dieser Substanz orientirt man sich am besten an Eierstöcken, die in Ueberosmiumsäure gehärtet wurden. Die jungen Eier und die unfertigen Schläuche sind alsdann schwach braun gefärbt und homogen; die Zellen der abortiven Schläuche dagegen strotzend von tief schwarz gefärbten eingelagerten Körnchen. Der Zellkern ist stark glänzend, hat ein grosses Kernkörperchen: alles Eigenschaften, wie sie den Zellen der Zwischensubstanz und den umgewandelten Granulosazellen zukommen. Zum Vergleich mit der Hodenzwischensubstanz diene Figur 81, aus einem Schnitt des in Osmiumsäure gehärteten Ovariums eines dreimonatlichen

Hundes. Die abgebildeten Schläuche liegen in der Zone der fertigen Follikel und unterscheiden sich von den höher gelegenen jüngeren schlauchförmigen Bildungen in der angegebenen Weise. Sie kommen bei neugeborenen Hündinnen noch nicht vor. Bei der grossen Gesetzmässigkeit, in der wir seit Pflüger die von der Oberfläche gegen das Centrum zu fortschreitende Entwicklung der Eier kennen gelernt haben, sind wir berechtigt, die besprochenen Schläuche für abortiv zu erklären; da sie sich in der Zone fertiger Follikel finden und diese Zone bei weiter gehender Entwicklung ausserdem nicht reicher sondern ärmer an reifenden Eiern wird. Es gehen auch von den fertig gebildeten Follikeln noch eine grosse Zahl zu Grunde. Wagener hat in seiner Arbeit: Bemerkungen über den Eierstock und den gelben Körper l. c. Tafel VIII, eine Reihe interessanter Rückbildungen von Eiern abgebildet. Am meisten beachtenswerth ist Fig. 19A, indem sich hier die äusseren Granulosazellen schon ganz den Luteinzellen und den Zellen in den abortiven Eischläuchen analog umgewandelt haben. Auch die von His zuerst genauer studirten Kornzellen der Follikelmembran möchte ich hierher rechnen. Der von His gegebenen Beschreibung habe ich kaum etwas hinzuzufügen. Die Zellen stimmen in Form und Verhalten gegen Reagentien durchaus mit der Hodenzwischensubstanz und dem Inhalt der abortiven Eischläuche überein. Es ist von His schon hervorgehoben worden, dass die Kornzellen in der Wand des reifenden Follikels immer zahlreicher werden. Wenn man bedenkt, dass der reifende Follikel durch seine zunehmende Grösse immer mit neuen abortiven Eischläuchen in Berührung kommen wird, so hat dies Factum nichts Auffallendes. Recht instructiv sind die von His gegebenen Figuren 4 und 5 der 10. Tafel zum 1. Bd. des Archivs für mikroskopische Anatomie.

Geeignete Objecte haben uns nun ferner gezeigt, dass die schlauch- oder kugelförmigen Bildungen der Zwischensubstanz im Hoden und Eierstock von den Plasmazellen absolut verschieden sind, da beide Formen nebeneinander vorkommen können.

Die frappante Eigenthümlichkeit der Plasmazellen, in ihren Leib bei gewisser von Ehrlich vorgeschriebener Behandlung den Dahliafarbstoff aufzunehmen, (Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. XIII) während die Kerne dieser Zellen und das übrige Gewebe ungefärbt bleiben, bestimmte mich, diese Reaction von Neuem



an einer grossen Zahl von Objecten zu prüfen. Ich kann nun, wie Ehrlich bereits angegeben, durchaus bestätigen, dass die Zellen der Hodenzwischensubstanz und die Luteinzellen die Reaction nicht zeigen. Es bleiben auch die abortiven Schläuche und die Kornzellen des Eierstocks ungefärbt. Daneben finden sich aber im Hoden und im Eierstock von Hunden — ich habe dreimonatliche und achtmonatliche Thiere untersucht — ächte Plasmazellen von derselben Anordnung und demselben Verhalten gegen Dahlia wie sie Ehrlich aus anderen Organen beschrieben, und wo sie mit Leichtigkeit nachgewiesen werden können. Die Plasmazellen sind spärlich, und liegen von einander durch grosse Zwischenräume getrennt in Curvenzügen, die sich wohl dem Laufe der Blutgefässe anschliessen mögen; sie sind meist spindelförmig im Hoden und Eierstock und heben sich durch ihren tiefblau gefärbten Zellenleib, in dem der ungefärbte Kern eine wie mit dem Locheisen ausgestemte Lücke bei schwächerer Vergrösserung vortäuscht, von dem ganzen übrigen, ungefärbten Gewebe scharf und bestimmt ab. Ich glaube keine Zeichnung begeben zu müssen, um dies Verhalten zu illustriren. Die Präparate sind ohne Mühe herzustellen, und man wird sich leicht von dem Gesagten überzeugen können. Ein gutes Präparat wird sofort die Heterogenität der ächten Plasmazellen und der Hoden- und Eierstockzweischensubstanz demonstriren. Am auffälligsten wird der Unterschied, wenn man ein Stück der zu untersuchenden männlichen oder weiblichen Keimdrüse in Osmiumsäure härtet; ein anderes nach Erhärtung in Alcohol mit Dahlia färbt. Auf feinen Schnitten des Osmiumsäurepräparats kann man sich sofort über Lage und Form der Zwischensubstanz orientiren; die Plasmazellen treten nicht hervor. Feine Schnitte des in Alcohol gehärteten und in Dahlia gefärbten Präparates zeigen auffällig und klar die Vertheilung und Gestaltung der Plasmazellen. Man sieht auf den ersten Blick, dass beide Bildungen Nichts mit einander gemein haben.

In Eierstöcken erwachsener Schweine habe ich Plasmazellen vermisst; abortive Eischläuche und His'sche Kornzellen lassen sich an Osmiumsäurepräparaten leicht nachweisen; ich muss deshalb die Geschlechtsdrüsen junger Hunde zur Nachuntersuchung empfehlen.

Bei der grossen Uebereinstimmung der von Hoden und Eierstock bis jetzt behandelten Gebilde — der Hodenzwischensubstanz

einerseits und der abortiven Eischläuche andererseits — wird es wohl erlaubt sein, beide für identisch und wie dies näher ausgeführt wurde, von den Plasmazellen verschieden zu erklären. Die abortiven Eischläuche stammen vom Keimepithel; wir vermuthen, dass die Hodenzwischensubstanz bei Vögeln und Säugethieren aus derselben Quelle sich ableite. Bestimmter kann dies schon nach Braun's Beobachtungen für die Hodenzwischensubstanz der Reptilien geschehen. Es findet sich bei Braun die Angabe, dass man in frühen Stadien eine Menge Ureier im Stroma des Hodens finde. Von diesen Ureiern, die wie beim Ovarium vom Keimepithel abgeleitet werden, wird weiter ausgesagt, dass sie in die Hodenkanälchen, die Abkömmlinge des Wolff'schen Körpers, einwandern oder vielleicht zum Theil zu Grunde gehen. Der auf p. 159 der oben citirten Arbeit Braun's gegebenen Formulirung: „Ueber die Herkunft der eigenthümlichen gelben Zellen zwischen den Hodenkanälchen der Eidechsen, auf welche Wagner, Leydig u. A. aufmerksam gemacht haben, und die sich leicht in jedem Zerzupfungspräparat nachweisen lassen, konnte ich mir keine bestimmte Ansicht bilden“ möchte ich jedoch nicht zustimmen, sondern mir vielmehr folgenden Schluss erlauben:

Da nachgewiesenermassen diese Zwischensubstanz in ihrem ganzen Verhalten genau mit unzweifelhaften Abkömmlingen des weiblichen Keimlagers übereinkommt, so wird man ungezwungen die Zwischensubstanz des Echsenhodens als modificirte Ureier ansehen dürfen.

Wir halten nach dem Gesagten die Hodenzwischensubstanz und die abortiven Eischläuche für gleichartige Gebilde. Man wird die Homologie derselben mit Bestimmtheit behaupten können, wenn mit grösserer Gewissheit als bisher die Ableitung des functionellen Theiles des Hodens vom Keimepithel auch für Vögel und Säugethiere wird nachgewiesen sein.

Bei den höheren Thieren verkümmert demgemäss eine grosse Zahl von Keimen und bildet im Hoden und Eierstock eine Substanz, die in Schläuchen oder Nestern zwischen den zur Reife gelangenden Theilen persistirt und bestimmte Veränderungen erleidet: indem sie im Eierstock mit der Reifung der Follikel vernichtet durch die periodische Neubildung von Eischläuchen wieder ersetzt wird, im Hoden dagegen persistirend das bisher unter dem Namen der Leydig'schen Zwischensubstanz bekannte Gewebe bildet.

## VI.

## Allgemeine und resümirende Betrachtungen.

Die Vermehrung aller lebenden Formen und die Erhaltung ihres Bestandes geschieht nur nach einem Princip, dem der Theilung. Wir kennen keine andere Art der Entstehung: denn für eine sich heute noch vollziehende *Generatio aequivoca* ist trotz der angestrengtesten Bemühungen kein einziger, stichhaltiger Beweis beizubringen gewesen.

Gehen wir auf die niedersten, einzelligen Organismen zurück, wo uns die fundamentalen Erscheinungen des Lebens von allen complicirenden Beigaben höherer Wesen nackt und frei entgegen treten, so gewahren wir bald eine doppelte Art der elterlichen Zeugung. Das eine Mal genügt, wie bei der Vermehrung der Zellen in den Leibern vielzelliger Organismen, die einfache Theilung zur Erzielung einer Brut. Man ist darüber einig <sup>1)</sup>, dass dieser Modus alle Arten der ungeschlechtlichen Fortpflanzung umgreift. Das andere Mal aber wird der Act der Theilung erst durch eine Conjugation eingeleitet, und dieses sind die mannigfachen Arten der geschlechtlichen Fortpflanzung. — Beide Fortpflanzungsformen kommen gemischt oder abwechselnd im Thier- und Pflanzenreich vor. — In ihrer primitivsten Gestalt vollzieht sich die Conjugation in der Weise, dass die ganzen Leiber der einzelligen elterlichen Individuen sich vermischen und entweder vereint oder nach der Conjugation wiederum getrennt zur Theilung sich anschicken. Bei diesen Wesen gibt es weder Geschlechtsorgane, noch sonstige geschlechtliche Unterschiede: sie sind homologe Zellen, Individuen und Generationsorgane zugleich. Das Individuum geht ganz auf

---

1) O. Bütschli: Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und die Conjugation der Infusorien. Frankfurt a. M. 1876, pag. 207: „Ich muss daher auch jetzt eine Fortpflanzung der Infusorien auf anderem Wege als durch einfache Theilung oder Knospenbildung (die nur als eine Modification der Theilung aufzufassen ist), für nicht erwiesen halten.“

C. Gegenbaur: Grundriss der vergleichenden Anatomie; zweite verbesserte Auflage, 1878, pag. 17: „diese Vermehrung durch Sprossenbildung geht ohne scharfe Grenze in die am meisten verbreitete Art der Vermehrung, nämlich jene durch Theilung über“.

in die Erhaltung der Art: was bei einer Amöbe noch vor Kurzem dem Leibe zur Fortbewegung diente, kann bald darauf in ein Theilprodukt aufgenommen und vom Mutterthiere losgelöst, als Junges eine eigene Existenz führen.

Bei den mehrzelligen Organismen tritt die Individualität charakteristischer und selbstständiger hervor; für die Erhaltung der Art sind bestimmte Drüsen: die Geschlechtsdrüsen, angelegt und es unterliegt heute keinem Zweifel mehr, dass das Wesentliche der geschlechtlichen Fortpflanzung vielzelliger Organismen in der Vereinigung der Producte der männlichen und weiblichen Geschlechtsdrüse besteht, dass alle vorausgehenden oder begleitenden Vorgänge nur den Werth besitzen, das Zusammentreffen von Samenkörper und Ei mehr und mehr zu sichern.

Durch die neuesten Untersuchungen über das Wesen der Befruchtung von Strassburger, van Bambeke, Bütschli, Fol, O. Hertwig, Calberla <sup>1)</sup> wurde der Beweis geführt, für die Auffassung der organischen Welt von der höchsten Bedeutung, dass die Vereinigung von Samen und Ei, also die Einleitung der geschlechtlichen Fortpflanzung bei vielzelliger Organismen, in derselben Weise sich vollziehe wie die Conjugation einzelliger Wesen. Wird man in beiden dasselbe Princip widererkennen?

Die Conjugation einzelliger Organismen vollzieht sich zwischen zwei homologen Zellen, denen alle das Leben charakterisirende Eigenschaften zukommen. Wir werden demgemäss für die Conjugation von Samen und Ei die Fragen zu beantworten haben: 1) sind die Geschlechtsstoffe Zellen; 2) sind diese Zellen homolog; 3) kommen dem Ei und dem Samenkörper, jedem für sich, alle das Leben charakterisirende Eigenschaften zu, das heisst, sind die Geschlechtsproducte durch Theilung bestimmter Zellen entstanden, die zu einer sehr frühen Zeit — vor jeder histologischen Differenzirung — in der embryonalen Anlage als etwas Besonderes kenntlich waren?

Die erste unserer drei Fragen hat eigentlich nur histori-

---

1) In Betreff der Literatur verweise ich auf die sorgfältigen Angaben O. Hertwig's in seinen: Beiträgen zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies; Morphologisches Jahrbuch, Bd. I, p. 347; Bd. III, pag. 271. Die Arbeit Calberla's über den Befruchtungsvorgang beim Eie von *Petromyzon Planeri* findet sich: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Bd. XXX, pag. 437.

sches Interesse, da für das Ei schon Schwann <sup>1)</sup> dieselbe in bejahendem Sinne erledigt hat und spätere Einwände von Gegenbaur <sup>2)</sup>, Pflüger <sup>3)</sup>, von la Valette St. George <sup>4)</sup> und vielen Anderen gebührend zurückgewiesen worden sind. Auch die Auffassung des thierischen Eies von Seiten Goette's <sup>5)</sup> hat wohl bei keinem Biologen Anklang gefunden; doch hat man die Annahme Goette's bisher bloß aus Gründen, welche die Analogie an die Hand gab, zurückgewiesen. Wir konnten zeigen, dass die von Goette dargestellten Phasen der Entwicklung in der That vorkommen; wir glauben aber auch nachgewiesen zu haben, dass Goette für die Construction der Oogenese bei den Batrachiern nicht alle Stadien der Entwicklung vorgelegen, und dass demgemäss die beobachteten leicht falsch gedeutet werden konnten. Das Ei der Batrachier entsteht nicht durch Verschmelzung mehrerer Zellen; das dieser Auffassung zu Grunde liegende Bild — die maulbeerförmige Kerntheilung einer Primordialzelle — ist die Vorbereitung zur Bildung von Ei und Follikelepithel: eine ächte multiple Zelltheilung. Goette hat die Eigenthümlichkeit des Batrachiereies, viele Keimflecke im Keimbläschen zu tragen, auf die Vereinigung mehrerer Kerne zum Keimbläschen zurückgeführt; wir konnten sowohl für Batrachier, als Teleostier und Reptilien den Nachweis liefern, dass die vielen Keimflecke durch Abspaltung von einem früher vorhandenen solitären gebildet werden, indem stets bei den kleinsten ächten Eiern nur ein Keimfleck, bei grösseren deren viele vorhanden sind (cf. p. 76, 79 und 82). Das Ei ist also seiner Entstehung nach eine Zelle, die allerdings im weiteren Wachsthum durch Einlagerung von Nährmaterial und bei den höheren Thieren durch die Auflagerung einer von Aussen hinzugekommenen Membran, der *Zona pellucida* oder *radiata*, modificirt wird.

In der Lehre von der Entwicklung der männlichen Zeugungspro-

---

1) Schwann: Mikroskopische Untersuchungen über die Uebereinstimmung in der Structur und dem Wachsthum der Thiere und Pflanzen. 1839.

2) C. Gegenbaur: Ueber den Bau und die Entwicklung der Wirbelthiereier mit partieller Dottertheilung; Müller's Archiv 1861.

3) Pflüger: Ueber die Eierstöcke der Säugethiere und des Menschen, 1863.

4) von la Valette St. George: Ueber den Keimfleck und die Deutung der Eitheile, d. Archiv, Bd. II.

5) A. Goette: Die Entwicklungsgeschichte der Unke, 1875.

ducte wird es stets als ein grosses Verdienst Kölliker's<sup>1)</sup> zu verzeichnen sein, den Nachweis geliefert zu haben, dass die Samenkörper aus Zellen des zugehörigen Organismus entstehen; dass die Samenkörper in ihren mannigfachen Formen stets eine modificirte aber ganze Zelle repräsentiren, ist durch von la Valette St. George<sup>2)</sup> und Schweigger-Seidel<sup>3)</sup> nachgewiesen worden; das gefundene Gesetz wird durch neue sorgfältige Beobachtungen an bis dahin ununtersucht gebliebenen Objecten immer mehr und mehr bestätigt.

Nicht so einfach für uns wird die Beantwortung der zweiten Frage zu geben sein; doch wollen wir versuchen, die für ihre Bejahung oder Verneinung geltend zu machenden Gründe gegeneinander abzuwägen.

Ehe wir jedoch auf die Dignität der Geschlechtsstoffe selbst eingehen, sei es erlaubt, diejenigen Formveränderungen ins Auge zu fassen, die im Gefolge der ausschliesslichen Ausbildung eines Geschlechtes als äussere Geschlechtsverschiedenheiten auftreten; es sind dies: die ganze äussere Form und die neben den Geschlechtsdrüsen in den Dienst der Fortpflanzung gestellten Organe.

Was die äussere Form anlangt, so nehmen ihre geschlechtlichen Verschiedenheiten von den höchsten zu den niedersten Organismen, oder bei höheren embryologisch rückwärts verfolgt, immer mehr und mehr ab, bis schliesslich kein Unterschied mehr nachgewiesen werden kann. Dabei erkennen wir, dass das Geschlecht nicht das einzig Formgebende innerhalb der Species ist; da sonst beim Uebergang vom hermaphroditischen zum eingeschlechtlichen Zustande neben ausgesprochen männlichen oder weiblichen Individuen nur noch solche vorkommen könnten, die auf niederen Entwicklungsstufen des einen oder des anderen Geschlechtes stehen geblieben sind. Es gibt aber Formen, beispielsweise sei an die Arbeiter der Ameisen erinnert, die zum Zweck ganz anderer Aufgaben als der Fortpflanzung in bestimmter, charakteristischer Weise ab-

1) A. Kölliker: Beiträge zur Kenntniss der Geschlechtsverhältnisse und der Samenflüssigkeit wirbelloser Thiere, 1841.

2) von la Valette St. George: Ueber die Genese der Samenkörper, d. Arch., Bd. I.

3) Schweigger-Seidel: Ueber die Samenkörperchen und ihre Entwicklung, ebenda; beide Arbeiten erschienen gleichzeitig.

geändert und von Männchen und Weibchen ihrer Art gleich weit verschieden sind: in der Form des Bruststückes, in dem Mangel der Flügel und zuweilen der Augen, sowie in den Instincten<sup>1)</sup>. Man wird wohl nicht einwenden, dass diese Arbeiter eben deshalb, weil ihre Geschlechtsorgane verkümmert sind, jene eigenthümliche Organisation erhalten haben.

Die männliche und weibliche Form sind nur als Variationen derselben Urform aufzufassen; Variationen, die einem bestimmten Bedürfnisse, den specifischen Leistungen beim Fortpflanzungsgeschäft, am besten entsprechen. Dass diese Variation durchgreifender ist, als diejenigen, welche einen Organismus für eine andere Leistung geschickter machen, hängt ab von der Fülle der gestellten Anforderungen; dass im concreten Falle sie nicht grösser zu sein braucht, als bei einer Form, die nach anderer Richtung variirte, und demzufolge alles Andere besser verrichtet als irgend eine Aufgabe beim Fortpflanzungsgeschäft, geht aus dem oben angeführten Beispiel von den Arbeitern der Ameisen hervor.

Auch die äusseren Geschlechtsorgane bilden sich durch Variation aus einer ursprünglich gleichen Anlage: männliche und weibliche Copulations- und Leitungsapparate sind homologe Theile<sup>1)</sup>. Die Copulationsorgane sind nur einfach angelegt; die Leitungsapparate aber bei den meisten Thieren doppelt, also hermaphroditisch, so dass der ausgebildete männliche Leitungsapparat dem fertigen weiblichen analog, der verkümmerte männliche Ausführungsgang dem ausgebildeten weiblichen homolog ist. Immer aber stammen die Ausführungsgänge (Wolff-Müller'sche Gänge) von dem Epithel der Bauchhöhle ab, der bei niederen Thieren die Function der Ableitung der Geschlechtsproducte zugefallen war. Die Bedeutung der Duplicität der Ausführungsgänge ist nicht leicht zu verkennen, indem dadurch bei den Hermaphroditen eine Selbstbefruchtung erschwert und eine gegenseitige Copulation angestrebt wird.

---

1) Darwin: Ueber die Entstehung der Arten; übersetzt von J. V. Carus, 1872, pag. 309.

1) Waldeyer: Eierstock und Ei, pag. 152: „Hier giebt es in der That einen indifferenten, gewissermassen neutralen Urzustand, der sich dann entweder nach der männlichen oder weiblichen Seite hin weiter ausprägt“. Man vergleiche hierzu auch die älteren Arbeiten von Rathke und J. Müller, citirt bei Waldeyer. Ebenso Leuckart: Zeugung, Handwörterbuch der Physiologie von R. Wagner, IV. Bd., pag. 763.

Wir haben nunmehr die Dignität der Geschlechtsdrüsen selbst zu prüfen, deren Verschiedenheit zu allererst das Geschlecht charakterisirt und alle weiteren körperlichen und geistigen Unterschiede inducirt.

Nach der bei Weitem grössten Mehrzahl bis jetzt vorhandener entwicklungsgeschichtlicher <sup>1)</sup> Studien ist man nur berechtigt, eine allerdings bis in die kleinsten Details durchgeführte Analogie in den Geschlechtsdrüsen anzunehmen. Dass diese Kenntniss nicht mit einem Schlage gewonnen wurde, beweist eine sorgfältige Musterrung der uns jetzt unbegreiflich erscheinenden Vergleiche <sup>2)</sup>, die vor Reichert und von la Valette St. George auf diesem Gebiete durchgeführt wurden.

Die erste Entdeckung eines analogen Entwicklungsganges männlicher und weiblicher Geschlechtsproducte und die Charakterisirung des Zeitmomentes, wo die Eigenthümlichkeiten des Geschlechts an den bis dahin indifferenten Geschlechtsstoffen auftreten, verdanken wir Reichert <sup>3)</sup>. Von ihm wird zuerst eine Samennutterzelle mit einer Eizelle verglichen, und obgleich die Vorstellung über die Vermehrung der Zellen eine antiquirte ist, so bleibt doch der aufgestellten Analogie stets eine hohe Bedeutung.

Die Reichert'schen Beobachtungen sind an Nematoden gemacht; bei höheren Thieren sind die feineren histologischen Verhältnisse complicirter, und während man schon längst daran gewöhnt war, das Ovarium als das Analogon des Hodens zu nennen,

1) Entwicklungsgeschichtliche Studien brauchen sich nicht auf die embryonale Periode allein zu beschränken. Alle Beobachtungen des continuirlichen Ueberganges von einem gegebenen Zustande zu einem späteren, in der äusseren Form und der histologischen Zusammensetzung veränderten, soweit dies überhaupt in die Grenzen des Normalen fällt, gehören unter diesen Begriff.

2) Von vielen nur eine Probe: A. Lereboullet (*Anatomie des organes génitaux des animaux vertébrés*; Nova Acta Acad. Caes. Leop. T. XXIII, P. I, 1851) stellt eine Analogie zwischen männlicher und weiblicher Geschlechtsdrüse auf, die er dadurch begründet, dass die Ampullen oder Schläuche der Hoden mit den Graaf'schen Follikeln der Eierstöcke verglichen werden. Wie die Membrana granulosa der Follikel die Eier produciren, so liefere der epitheliale Belag der Hodenschläuche oder Hodenampullen die Spermatozoen.

3) C. B. Reichert: Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Samenkörperchen bei den Nematoden. Müller's Archiv 1847, pag. 126.



so gelang es doch erst von la Valette St. George<sup>1)</sup> dieselben Analogien für die Geschlechtsproducte höherer Thiere aufzufinden, die von Reichert bei den Würmern entdeckt worden waren. Der Cardinalpunkt der Arbeiten von la Valette St. George's mit Bezug auf diese Frage, ist die Erkenntniss, dass die vergleichbaren Theile bei niedern Thieren — Spermatogonie und Eizelle — bei den höheren Thieren noch besondere Hüllen besitzen und mit diesen einander analog sind. Trotz dieser grossen Uebereinstimmung in den fertigen Geschlechtsproducten und in der Art der Vereinigung von Samen und Ei mit der Conjugation einzelliger Organismen, bei der nachgewiesenen Homologie aller das Geschlecht charakterisirenden Einrichtungen, wird man in den Angaben der Autoren über die erste Entstehung der Geschlechtsdrüsen jeden Anhalt für eine Homologisirung der Geschlechtsstoffe vermissen. Aus den Beobachtungen Waldeyer's und Semper's ist vielmehr mit grosser Wahrscheinlichkeit zu folgern, dass der rudimentäre Hermaphroditismus höherer Thiere schon früh in der embryonalen Anlage vorgebildet sei. Auch diejenigen Autoren, denen wir die Aufklärung über den Vorgang der Befruchtung verdanken, halten Samen und Ei für ungleichwerthige Individuen (cfr. Bütschli, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge etc. pag. 214). Wir können demgemäss die Homologie der männlichen und weiblichen Zeugungsstoffe nur mit Rücksicht auf unsere eignen Beobachtungen aussprechen; dabei setzen wir voraus, dass diese Beobachtungen sich auch bei den übrigen Thierklassen mutatis mutandis werden bestätigen lassen. Wir konnten uns nicht davon überzeugen, dass die Eier aus dem Keimepithel und die Samenzellen vom Wolff'schen Gange sich herleiten; sondern mit Semper und Braun führten wir die functionellen Theile des Hodens und Eierstocks auf dieselbe Quelle, das Keimepithel, zurück. Wir wurden aber durch die Eigenthümlichkeiten unseres Untersuchungsmaterials dahin geführt, im Keimepithel noch besondere Zellen „die Geschlechtszellen“ zu erkennen, von denen ausschliesslich durch fortgesetzte Theilung die Geschlechtsstoffe abstammen.

---

1) von la Valette St. George: Die Spermatogenese bei den Amphibien; d. Archiv, Bd. XII, pag. 821: „Als Ausgangspunkte des Vergleiches würden Ei und Samenfollikel nebeneinander zu stellen sein mit ihrem Inhalte“. Vergl. auch die Anmerkung dazu.

Es wäre demgemäss der nach Waldeyer schon sehr früh ausgesprochene Gegensatz des Geschlechts nicht vorhanden; sondern in beiden Geschlechtern würden aus dem „Keimepithel“ die functionellen Theile der Geschlechtsdrüse sich entwickeln; aus den Wolff'schen Gängen und der Urniere die Ausführungsgänge der männlichen Geschlechtsdrüse hervorgehen, deren Homologon beim Eierstock bald nach der Anlage verkümmert und von Kölliker wohl mit Unrecht für die Matrix der Granulosazellen der Eier gehalten worden ist. Das Keimepithel anlangend, so vermuthen wir, dass bei höheren Wirbelthieren den „Geschlechtszellen“ der Batrachier gleichwerthige Zellen mit Peritonealepithelien gemischt vorkommen, sich aber erst secundär als „Geschlechtszellen“ zu erkennen geben.

Während wir uns in diesem Punkte mehr der Semper'schen Auffassung und Darstellung nähern, so kommen wir doch nicht mit ihm über den Zeitpunkt und die Art der Geschlechtsdifferenzirung nach Ausbildung der Ureiernester überein. Den ausgesprochenen Hermaphroditismus und damit einen Gegensatz des Geschlechts, statuirt Semper freilich erst in späterer Entwicklungsperiode als Waldeyer, aber seine principielle Auffassung des Vorganges ist trotzdem, wie uns wenigstens scheint, dieselbe zu der Waldeyer sich bekennt. Was für Waldeyer das Keimepithel (cf. Virchow und Hirsch Jahresbericht pro 1874, Bd. I., pag. 172), das sind für Semper die Ureiernester, wovon unser Autor pag. 392 seines Werkes über das Urogenitalsystem der Plagiostomen sagt: „Dort wird die centrale Zelle zum Ei und es dienen ihr wohl die umgebenden Follikelzellen als Nährzellen (Ludwig); hier wird umgekehrt die centrale Zelle resorbirt, gradezu aufgezehrt und die Ausbildung der Spermatozoen ist ausschliesslich an die Umbildung der Follikelepithelzellen gebunden.“ Diesen Bildungsmodus hat von la Valette St. George<sup>1)</sup> im Hoden erwachsener Plagiostomen nicht auffinden können, obwohl nach Semper kein Unterschied bei Embryonen und geschlechtsreifen Männchen in der Bildung der Ampullen bestehen soll. Unsere Untersuchungen haben uns gezeigt, dass aus den Ureiernestern, den Pflüger'schen Schläuchen, sowohl Eier als Spermatogonien

---

1) von la Valette St. George: De spermatosomatum evolutione in Plagiostomis; Bonn 1878.

entstehen können, und dass der Unterschied der Geschlechtsstoffe weder auf einer räumlichen Trennung zweier zuerst vereinigten heterogenen Anlagen (Waldeyer), noch auf der Abspaltung von einer gemeinschaftlichen Uranlage und darauf folgender verschiedenartigen Entwicklung (Semper), sondern einfach in den verschiedenen Wachstums- und Umbildungsvorgängen derselben embryonalen Zellen beruhe. Zellen eines Pflüger'schen Schlauches werden zum Ei, indem sie bei Batrachieren aus sich eine Granulosa produciren und alsdann ungetheilt weiter wachsen; sie werden zu Samenfäden indem die der Eizelle morphologisch gleichwerthige Spermatogonie sich vielfach theilt, beständig von einer der Granulosa des Eies homologen Follikelhaut umschlossen. Eier und Spermatogonien sind bei Batrachiern und Knochenfischen ganz sicher homologe Bildungen, weil sie durch Variation aus derselben Anlage hervorgegangen sind; es wird sich dasselbe auch für die Geschlechtsstoffe aller Wesen nachweisen lassen.

Wollen wir nun die Befruchtungs- und Conjugationserscheinungen identificiren, so werden wir von der Spermatogonie noch einen Schritt weiter zu thun haben und physiologische Gleichwerthigkeit zwischen den Spermatoocyten und der Spermatogonie verlangen müssen. Da die Spermatoocyten jedoch durch Theilung aus der Spermatogonie hervorgehen, und nicht jede Theilung der Zellen mit Arbeitstheilung verbunden ist, so wird der Annahme kein ernstes Bedenken entgegengetragen werden können, dass beim Befruchtungsakt höherer Thiere zwei homologe Zellen zusammentreten, wie bei der Conjugation niederer Organismen. Es ist in Uebereinstimmung mit der activen Rolle, die dem Samen bei der Befruchtung zufällt, dass sowohl im Thier- wie im Pflanzenreich die der Eizelle morphologisch entsprechende Spermatogonie sich vielfältig theilt, und so auf einen weiblichen Keim viele männliche liefert.

Man wird demgemäss die Geschlechter nicht als etwas Verschiedenes, ihre Entstehung nicht als die fortschreitende Ausprägung eines von vorn herein gegebenen, aber latenten und nicht in die Erscheinung tretenden Gegensatzes auffassen. Die Bildung des Geschlechts, am auffälligsten durch die Geschlechtsdrüsen repräsentirt, vollzieht sich nicht etwa in der Weise, wie die Lunge aus dem Darm sich abspaltet, um mit dem zurückbleibenden Theile desselben besser und vollendeter die Aufgaben zu lösen, welche

dem primitivrn Darm gestellt waren; die Differenzirung des Geschlechts und die Entwicklung von Hoden und Eierstock geht aus einer indifferenten Anlage vor sich, wie die Flügel und die Beine eines Vogels, die verschiedenen Segmentanhänge eines Gliedertieres sich als homologe Theile entwickeln.

Es treten somit bei der Befruchtung nicht zwei heterogene Elemente zusammen, die einander ergänzen, zusammen ein Ganzes bilden; es treffen sich vielmehr zwei homologe Zellen, von denen die eine zum Zweck der Conjugation sich in eine beweglichere Form umgegossen, die andere sich mit Nährstoffen beladen und mit Schutzvorrichtungen versehen hatte. Offenbar ist durch diese Anschauung an dem thatsächlichen Vorkommen des Hermaphroditismus und seinem rudimentären Bestehen bei den höchsten Thieren in keiner Weise Zweifel erregt, wenn auch die Auffassung der Erscheinungen modificirt wurde.

Man wird demgemäss ferner nicht daran denken dürfen, dass bei der ungeschlechtlichen Zeugung in einer Zelle (oder einem Complex von Zellen bei der Knospenbildung von Thieren mit mehreren Leibesschichten) die beiden Energien enthalten seien, die bei der Befruchtung von Samen und Ei zusammentreffen; die ungeschlechtliche Zeugung geht entweder continuirlich neben der geschlechtlichen her oder wechselt mit ihr ab. Bei niederen Thieren ist der Vorgang augenfällig zu verfolgen. Auf eine Conjugation — Verjüngung wie Bütsch li dies treffend genannt hat — folgt die Theilung der vereinigten oder wieder getrennten Individuen, die dann ohne intercurrirende Conjugation eine Zeit lang fortgeht. Besteht aber in den höheren Organismen nicht fortwährend eine ungeschlechtliche Zeugung? Wo die Individualisirung einer Zellen-colonie noch nicht gross genug geworden ist, schafft die ungeschlechtliche Vermehrung, d. h. die ohne direkt vorausgehende Conjugation erfolgende Theilung, neue Individuen; wo die Einordnung der Theile in ein einheitliches Ganze straffer geworden ist, da sorgt die ungeschlechtliche Theilung der Zellen nur für den Ersatz des abgängigen Alten im einheitlichen Organismus selbst.

Es scheint, als ob alle Zellen, ehe sie in Theilung verfallen können, den Verjüngungsprocess der Conjugation durchgemacht haben müssen; dann aber für lange Zeit auch in ihren Nachkommen dieses Jncitamentes nicht mehr bedürfen. Die Theilung nach der Conjugation schafft Individuen verschiedener Dignität, je nachdem

sie einfach additionell oder mit Arbeitstheilung verläuft. Bei einzelligen Organismen gibt es nur eine einfache additionelle Theilung; jede neu entstandene Zelle löst sich vom Mutterorganismus los und wird dadurch individualisirt. Bei mehrzelligen Organismen gehen beide Theilungsformen nebeneinander her und der Begriff des Individuums — des zur selbständigen Existenz befähigten Organismus — lässt sich nur experimentell feststellen; da manche vielzelligen Organismen künstlich theilbar sind, und die einzelnen Theile nicht allein fortleben, sondern zu vollständigen Individuen wie der Stammorganismus wieder heranwachsen. Wir scheiden vorläufig aus unserer Betrachtung denjenigen Zellencomplex mehrzelliger Organismen aus, der durch einfache additionelle Theilung sich vermehrend, den Zwecken des Gesamtorganismus nicht zu Gute kommt und ausschliesslich für die Erhaltung der Art in Form der Geschlechtsdrüsen bestimmt ist.

Die Individuen niederster Ordnung, die Zellen, treten bei den Thieren in verschiedener Weise zu dem engeren Verbands eines Individuums höherer Ordnung zusammen und sind nur unter gewissen Bedingungen zu einer selbständigen Existenz befähigt. Oft genügen dieselben Bedingungen unter denen ein Ganzes existirte, für das gesonderte Fortleben der spontan oder künstlich geschaffenen Theile; schliesslich aber sind die Bedingungen für das Bestehen der Theile nur noch in dem complicirten Organismus, dem sie angehören, selbst zu finden. So entsteht bei denjenigen Organismen, in denen durch günstige Bedingungen gewissen Zellencomplexen die Möglichkeit der Loslösung vom mütterlichen Organismus — der Amme — gegeben ist, der Generationswechsel; bei anderen Thieren wird diese Erscheinung unterdrückt, wengleich der eine Factor für ihre Entstehung — die ungeschlechtliche Vermehrung, die Zelltheilung ohne direct vorausgehende Conjugation — vorhanden ist. Zwischen den extremen Formen mangelt es nicht an Uebergängen.

In dem gewaltigen Formenreichtum der Cestoden wechselt mit geschlechtlicher Zeugung eine „ungeschlechtliche Vermehrung“ ab<sup>1)</sup>, indem der Zelltheilungsprocess der Amme viele gleichartige Segmente schafft. Meistens bleibt aber die Individualität der entstandenen Segmente latent, während in anderen Fällen<sup>2)</sup> jedes ein-

---

1) J. J. Steenstrup: Generationswechsel.

2) van Beneden: Les vers cestoides ou acotyles; Bruxelles 1850.

zelne Glied als selbständiges Thier von der Amme sich löst. Während aber bei niederen Thieren die Segmentirung wenigstens äusserlich ausgesprochen ist und bei den Cestoden in der Bethätigung der Geschlechtsfunctionen sogar einen individuellen Character bewahrt, geht bei höheren Thieren die im Embryo ange deutete Segmentirung bei der weiteren Entwicklung mehr und mehr verloren.

Für das Pflanzenreich hat Vöchting neue experimentelle Beiträge über Individuum und Individualisirung geliefert; doch wird man seinem Ausspruch<sup>1)</sup>: „So führt also Alles zu der Annahme, dass in dem Stoff- und Kräftecomplex jeder einzelnen lebendigen vegetativen Zelle des Organismus die Möglichkeit zur Reproduction der Totalität mit ihrer mannigfachen Gliederung gegeben ist“ für das Thierreich nicht beistimmen können; da es den Anschein hat, als ob nach einer einmal vollzogenen Theilung der Hauptfunctionen eine Reproduction des Ganzen aus einem Theile allein nicht mehr möglich sei. Dieses scheint aus der Betheiligung aller Leibesschichten (Keimblätter) bei der Knospenbildung hervorzugehen.

Die Fähigkeit der Reproduction, welche Vöchting jeder vegetativen Pflanzenzelle zuschreibt, kommt bei den mehrzelligen thierischen Organismen nur einer einzigen Zellenart zu, und dies sind die Geschlechtsstoffe. Auch hier geht der Vereinigung aller Theilproducte einer Zelle (Eizelle nach der Befruchtung) in ein Individuum höherer Ordnung eine Individualisirung jeder einzelnen durch Theilung entstandenen Zelle voraus, da die definitiven Eier durch Teilung der Ureier sich bilden. Diesen Vorgang hat Pflüger<sup>2)</sup> schon mit dem Generationswechsel verglichen, der in der That Nichts weiter ist, als die Individualisirung von Theilproducten, die unter günstigen Bedingungen eine Selbständigkeit erlangen.

Es ist nun offenbar nöthig, dass den Geschlechtsstoffen alle das Leben characterisirenden Eigenschaften zukommen, und dass nicht etwa eine Bindegewebs- oder Muskelzelle Zellencolonien durch

---

1) H. Vöchting: Ueber Organbildung im Thierreich; Bonn 1878, pag. 255.

2) Pflüger: Ueber die Eierstöcke der Säugethiere und des Menschen; pag. 58.

Theilung erzeugen könne, in denen auch noch Drüsen, Nerven und die mannichfachen Gewebstheile höherer Thiere enthalten sind. Ist es entwicklungsgeschichtlich wahrscheinlich zu machen, dass die Zellen, von denen die Geschlechtsstoffe durch einfache additionelle Theilung sich ableiten, vor jeder histologischen Differenzirung und unbetheiligt an der in der Keimblätterbildung ausgesprochenen Arbeitstheilung aus dem befruchteten Ei zum Zweck der Erhaltung der Art gesondert wurden?

Wir glauben dies bis zu einem gewissen Grade in den beschreibenden Theilen und namentlich durch unsere Beobachtungen an den Larven der Batrachier nachgewiesen zu haben. Es sei hier unsere Aufgabe, aus der Literatur noch weitere Beweise beizubringen.

Den embryonalen Character unserer Geschlechtszellen hat Götte<sup>1)</sup> schon mehrfach in seinem Werk über die Entwicklung der Unke erwähnt; auch dass die Dottersubstanz aus diesen Zellen später schwinde als in allen aus den Embryonalanlagen hervorgehenden Körpertheilen. Indem er aber später die ganze Geschlechtsleiste sammt dem Fettkörper auf die „Geschlechtszellen“ zurückführt, entzieht er uns den Boden eines zwingenden Beweises, und so kommt es wohl, dass Götte selbst auf den embryonalen Character der Geschlechtszellen kein Gewicht legt. Wir konnten aber nachweisen, dass nur die Ureiernester aus den Geschlechtszellen hervorgehen und alles Uebrige: Oberflächenepithel, bindegewebige Hüllen der Geschlechtszellen von dem Peritonealepithel sich ableitet, dessen proteusartige Gestaltungen durch die entwicklungsgeschichtlichen Funde der letzten Jahre hinlänglich bekannt sind. Man denke an die flachen sogenannten Endothelien, die Wimperzellen des Peritoneums weiblicher Frösche, die Eileiterdrüsen, die Epithelien der Niere, den Fettkörper, alles Abkömmlinge des Zellenbelags der Bauchhöhle.

Wir haben an verschiedenen Stellen schon darauf hingewiesen, dass man für die höheren Thiere wohl schwerlich wegen des Mangels hervortretender embryonaler Charactere ihrer Geschlechtszellen einen Beweis wird erbringen können; dagegen liefert die Entwicklungsgeschichte niederer Thiere brauchbares Material.

So berichtet Leuckart<sup>2)</sup> über die Entstehung der Geschlechts-

1) A. Goette: Die Entwicklungsgeschichte der Unke; pag. 31, 831.

2) R. Leuckart: Die menschlichen Parasiten; Bd. II, pag. 65.

drüsen der Nematoden, dass die Anlage bei Männchen und Weibchen dieselbe sei und weiter wörtlich: „Vor vollständiger Entwicklung der Embryonalanlage besitzen die Zellen — die Anlage der Geschlechtsdrüsen — eine grobkörnige Beschaffenheit und eine frappante Uebereinstimmung mit den übrigen Embryonalzellen, dass man deren directe Abstammung von diesen Gebilden nicht bezweifeln kann“. Die Gebrüder Hertwig<sup>1)</sup> konnten bei Medusen die Geschlechtsorgane von Zellen ableiten, die vereinzelt im Bereich der Magentaschen unter dem Ectoderm gelagert waren, und gestützt auf diesen Befund, suchten sie die Annahme wahrscheinlich zu machen, dass weder die geschlechtliche Differenzirung mit der Keimblätterbildung in Beziehung stehe, noch eine Nöthigung vorliege, die Entwicklung der Geschlechtsorgane in der ganzen Thierreihe in gleicher Weise mit dem einen oder dem anderen Keimblatt in Zusammenhang zu bringen. Schon vor dieser Arbeit der Gebrüder Hertwig war durch J. Ciamician<sup>2)</sup> die durch von Beneden aufgestellte Hypothese von dem männlichen Character des Ectoderms und dem weiblichen des Entoderms widerlegt worden, da Ciamician durch directe Beobachtung nachgewiesen hatte, dass es Formen unter den Hydroiden gebe, bei denen jene behauptete Regelmässigkeit der örtlichen Ableitung von Ei und Samen nicht zutrefte: indem bei Tubularia beides aus dem Ectoderm; bei Eudendrium die Eier aus dem Ectoderm, die Spermatozomen aus dem Entoderm sich bilden. Vor dem Erscheinen der Hertwig'schen Arbeit hatte ich in der Sitzung der Niederrheinischen Gesellschaft zu Bonn vom 22. Juli 1878 und in der Sectionssitzung für Anatomie und Physiologie vom 16. September 1878 auf der Naturforscher-Versammlung zu Cassel die Grundzüge meiner jetzt vorliegenden Arbeit vorgetragen und durch Abbildungen erläutert. Ich glaube also vor den Gebrüdern Hertwig den unsere dritte Frage tangirenden Gedanken ausgesprochen und ihn wahrscheinlicher gemacht zu haben, als es das Beweismaterial der Gebrüder Hertwig erlaubt. Doch möchte ich auf Priorität weniger

---

1) O. und R. Hertwig: Der Organismus der Medusen und seine Stellung zur Keimblättertheorie; Jena 1878; pag. 17 und 36.

2) J. Ciamician: Zur Frage über die Entstehung der Geschlechtsstoffe bei den Hydroiden; Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, Bd. XXX, pag. 501.



Anspruch erheben, als dem aufrichtigen Gefühl der Befriedigung Ausdruck verleihen, dass auch das von anderer Seite gelieferte Beobachtungsmaterial für die Richtigkeit unserer Annahme spricht.

Was meine Beobachtungen sachlich nun vor denen der Gebrüder Hertwig voraus haben ist in dem lang erhaltenen embryonalen Zustand der Geschlechtszellen bei den Batrachiern zu suchen, der den „Geschlechtszellen“ der Medusen fehlt; diese Eigenthümlichkeit macht es sicher, dass die Geschlechtszellen nicht von solchen Zellen abstammen, die schon den embryonalen Character abgelegt und vielleicht schon irgend welche Gewebsformation gebildet haben. Das konnte an dem Material der Gebrüder Hertwig nicht nachgewiesen werden.

Das weitere Beweismaterial für die Behauptung der absoluten Unabhängigkeit der Geschlechtszellen von einem der drei Keimblätter, wohin sie nur aus irgend welchen Gründen verlagert worden seien, ist weder in der Arbeit der Gebrüder Hertwig, noch in der meinigen zu finden. Es würde auch ein nutzloses Bemühen sein, bei Wirbelthieren diesen Beweis erbringen zu wollen. Es gibt aber Beobachtungen an niederen Thieren, die unsere Annahme sehr wahrscheinlich machen.

Von der Entwicklung der *Moina rectirostris* berichtet C. Grob-  
ben<sup>1)</sup>, dass vor der Sonderung der drei Keimblätter schon „die Genitalzelle“ kenntlich sei, und aus dieser die Geschlechtsdrüsen durch fortgesetzte Theilung entstehen. Auch ist von Grob-  
ben die Verlagerung der getheilten Genitalzelle in das Innere des Körpers direct beobachtet worden. Bei der immer noch nicht beseitigten Unsicherheit über die Ableitung des Mesoderms bezeichnen die Grob-  
ben'schen Beobachtungen gewiss einen Fortschritt unserer Kenntnisse gegenüber dem von früheren Autoren eingenommenen Standpunkte, demzufolge dieses Keimblatt bei niederen Thieren mit den Anlagen der Geschlechtsdrüsen zugleich aus zwei symmetrisch gelagerten, sogenannten Mesodermzellen hervorgehen sollte.

Was nun die Stellung anlangt, welche Kölliker<sup>2)</sup> zur Keimblättertheorie einnimmt, indem er sagt: „Es gibt keine einfachen

---

1) C. Grob-  
ben: Entwicklungsgeschichte der *Moina rectirostris*; Arbeiten aus dem zool. Institute der Universität Wien etc. II. Bd., pag. 203 sqq.

2) A. Kölliker: Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere, II. Aufl., pag. 390 u. 388.

histologischen Primitivorgane, vielmehr besitzen wahrscheinlich alle Keimblätter *potentia* die Fähigkeit alle Gewebe zu erzeugen," und weiter: „Es kann daher nicht auffallen, wenn das spätere, mittlere Keimblatt auch die Epithelien der Urniere und der Geschlechtsdrüsen erzeugt," so müssen wir bekennen, dass wir dieser Auffassung nicht beitreten können. Wir erklären das Entstehen verschiedenartiger Gewebsformationen aus einem Keimblatt durch eine in dieser morphologischen Einheit vollzogene Zusammenlagerung verschiedenartiger Zellen. Auch noch später kommen derartige Verlagerungen vor, wie die Entstehungsgeschichte des Auges beweist. Die Entwicklung der Geschlechtsdrüsen im Bereich des mittleren Keimblattes erklären wir demgemäss durch die dorthin gerichtete Einwanderung der Geschlechtszellen, welche auf diese Weise in eine geschützte Körperhöhle deponirt werden.

Embryologische Studien an niederen Thieren machen es wahrscheinlich, dass die Anlagen der Geschlechtsdrüsen schon früh vor jeder Arbeitstheilung der Zellen aus den zum Aufbau des Thierleibes verbrauchten Furchungskugeln abgesondert werden. Wir glauben den Nachweis geliefert zu haben, dass aus den Geschlechtszellen nur die Geschlechtsstoffe hervorgehen, und dass aus dem Peritonealepithel nur diejenigen Apparate sich bilden, welche gesondert die Functionen übernehmen, die vorher von der primitiven Bauchhöhle summarisch geleistet wurden.

Es theilt sich demgemäss das gefurchte Ei in das Zellenmaterial des Individuums und in die Zellen für die Erhaltung der Art. In beiden Theilen geht die Zellenvermehrung continuirlich weiter; nur tritt im Leibe des Individuums die Arbeitstheilung hinzu, während in seinen Geschlechtszellen sich eine einfache additionelle Theilung vollzieht. Die beiden Zellengruppen und ihre Abkömmlinge vermehren sich aber durchaus unabhängig von einander, so dass die Geschlechtszellen an dem Aufbau der Gewebe des Individuums keinen Antheil haben, und aus dem Zellenmaterial des Individuums keine einzige Samen- oder Eizelle hervorgeht. Nach der Abspaltung der Geschlechtszellen sind die *Conti* des Individuums und der Art völlig getrennt, und wir glauben aus diesem Verhalten die „Constanz“ der Art, d. h. die in der Erscheinung des Atavismus gipfelnde Zähigkeit, mit der sich die Eigenthümlichkeiten der Vorfahren vererben, begreiflicher zu finden. Denn Samen und Ei stammen nicht von dem Zellenmaterial des elter-

lichen Organismus ab, sondern haben mit ihm gleichen Ursprung; da sie aber in ihm aufbewahrt werden, so sind sie auch den Bedingungen unterworfen, welche auf den elterlichen Organismus modificirend einwirken, weshalb die Vererbung der „erworbenen“ Eigenschaften nicht ausgeschlossen ist.

Die Differenzirung des Geschlechts ist nicht die Uebertragung zweier vorher vereinten Functionen an zwei verschiedene Abkömmlinge einer Uranlage; sie ist vielmehr die Variation homologer Zellen zur besseren Vollziehung der Conjugation. Ei und Samenkörper gehen durch verschiedenartige Entwicklung gleichwerthiger Zellen hervor, und die erste Verschiedenheit des Geschlechts beruht einfach in einer weitergehenden Theilung der „männlichen“ Geschlechtszellen, wie wir es bei den Pflanzen und beim Studium der Ei- und Samenentwicklung selbst der höchst organisirten Thiere deutlich gewahren. Dann kommt die Umwandlung der männlichen und weiblichen Zeugungsstoffe hinzu: die Eizelle wird passiv, und die Samenzelle vertauscht die trägere amoeboider Beweglichkeit mit der Flimmerung. Erst bei ganz hoher Organisation tritt der Unterschied in der Art der Aufspeicherung der Zeugungsstoffe, die verschiedenartige Bindegewebsentwicklung in den Geschlechtsdrüsen, die Entwicklung und Modification der Ausführungsgänge hinzu; Körperanhänge, äussere Leibesform, die Instincte, der Intellect variiren zur besseren Leistung der Aufgaben, welche durch die Umwandlung der Zeugungsstoffe „dem Manne“ und „dem Weibe“ zugefallen sind.

---

### Erklärung der Abbildungen auf Tafel I, II, III, IV.

---

#### Tafel I.

Fig. 1. Geschlechtszellen der Larve von *Rana fusca* zu Anfang Mai. Der Kern der Zellen ist unter den zahlreichen glänzenden Dotterplättchen noch nicht sichtbar geworden; die Zellen selbst sind von kleineren Peritonealzellen umgeben, in denen keine Dotterelemente mehr vorhanden und deren Kerne (bei h) deutlich sichtbar sind. Alcoholpräparat; Zeiss F, Oc. I.

- Fig. 2. Geschlechtszellen der Larve von *Rana fusca*, einige Tage älter als die vorige. Die Dotterplättchen sind beinahe vollständig aufgelöst; der Kern und die umhüllenden Peritonealzellen (h) treten deutlicher hervor. Alcoholpräparat, zerzupft; Zeiss F, Oc. I.
- Fig. 3, 4 und 5. Geschlechtszellen der Larve von *Rana fusca*, Mitte Mai. Die Dotterplättchen sind vollständig geschwunden; in Fig. 4 und 5 erkennt man Theilung des Kernes der Geschlechtszelle innerhalb ihrer peritonealen Hülle. Alcoholpräparat, zerzupft; Zeiss F. Oc. I.
- Fig. 6, 7 und 8. Geschlechtszellen der *Rana fusca* gegen Ende Mai. Die Hüllenzellen sind nicht deutlich zu erkennen. Frisch in Jodserum zerzupft; Zeiss F, Oc. I.
- Fig. 9, 10, 11 und 12. Geschlechtszellen der *Rana fusca* gegen Ende Mai. Man erkennt die Hülle der einzelnen Nester (Pflüger'sche Schläuche) deutlich; die Zellen in den Nestern haben sich etwas von der Wand durch Schrumpfung zurückgezogen. Alcoholpräparat, zerzupft; Zeiss F, Oc. I.
- Fig. 13. Geschlechtszellen der *Rana fusca* zu Anfang Juni. Bei g ist noch eine Zelle des nicht vollständig in der Zeichnung dargestellten Nestes in dem vorhergehenden Stadium (cf. Fig. 10, 11 und 12) erhalten. Bei g ist das Protoplasma der Zelle körnig; der Kern homogen mit einem Kernkörperchen. Der Leib der übrigen Zellen ist durchsichtig geworden; ihre Kerne sind im frischen Zustande grob granulirt und schrumpfen in absolutem Alcohol in der dargestellten Weise zusammen.
- Fig. 14. Theil eines Pflüger'schen Schlauches (Nestes) mit den grob granulirten Kernen in den einzelnen Zellen. Die Kerne der Kapselhülle bei h. Aus der Geschlechtsdrüse der Larve von *Rana fusca* zu Anfang Juni. Alcoholpräparat, zerzupft; Zeiss F, Oc. I (wie Fig. 13).
- Fig. 15. Aus dem unteren fadenförmigen Theile der Geschlechtsdrüse der vierbeinigen Larve von *Bufo cinereus* gegen Mitte Juni. Bei g maulbeerförmige Kerntheilung. Zerzupfungspräparat aus absolutem Alcohol; Zeiss CC, Oc. III.
- Fig. 16. Aus einem feinen Schnitt ebendaher. Alcoholpräparat; Zeiss CC, Oc. III.
- Fig. 17a. Aus einem feinen Schnitt von derselben Abtheilung der Geschlechtsdrüse. Der Alcohol hat nicht so intensiv eingewirkt wie bei Fig. 16; man sieht die Zellengrenzen. Die Hülle ist nicht abgehoben; ihre Kerne (h) deutlich sichtbar. Zeiss F, Oc. I.
- Fig. 17b. Von der entsprechenden Stelle eines stark im absoluten Alcohol geschrumpften Präparates. Die Zellengrenzen sind nicht zu erkennen; die Hülle ist weit vom Inhalt abgehoben.
- Fig. 18—22. Aus dem vorderen verdickten Ende der Geschlechtsdrüse (rudimentäres Ovarium) zweibeiniger Larven von *Bufo cinereus*. Die Figur 18 stammt von jüngeren Exemplaren als die folgenden; hier

liegen die Eizellen E sammt ihrer Membrana granulosa F noch in einer gemeinsamen bindegewebigen kernhaltigen (h) Hülle. Im absoluten Alcohol hat sich der Inhalt von der Hülle abgehoben; das Ganze entspricht einem Pflüger'schen Eischlauch, in dem der Durch- und Umwachsungsprocess, die Bildung einer bindegewebigen Hülle für jedes Ei, noch nicht stattgefunden hat. In den kleineren Eiern bemerkt man nur ein Keimbläschen, in den grösseren bisweilen zwei oder mehrere; so in Figur 18 bei E oben, ebenso in Figur 19. Bei den Exemplaren, von denen die in Figur 20, 21 und 22 dargestellten Präparate stammen, war jedes Ei schon von einer bindegewebigen Hülle, der Follikelmembran, umgeben. In Fig. 20 liegen zwei Eier in einer Follikelmembran. Man muss mit Berücksichtigung der Grössenverhältnisse der Eier, in denen nur ein Keimbläschen vorkommt, solcher, deren Keimbläschen sich theilt und der Follikel worin zwei Eier gefunden werden, annehmen, dass noch Theilungen von Eizellen vorkommen, die sich schon mit Follikelepithel umgeben haben. In Fig. 20 ist die bindegewebige Hülle vom Inhalt abgehoben; in Fig. 21 und 22 ist dieselbe gar nicht dargestellt worden, Alcoholpräparate bei Zeiss F, Oc. I entworfen.

Fig. 23. Ein Ei mit seinen Hüllen aus dem vorderen Abschnitte der Geschlechtsdrüse einer vierbeinigen Kröte (*Bufo cinereus*) vom 12. Juni. (Der Schwanz war schon abgeworfen.) Zerzupfungspräparat aus absolutem Alcohol; Zeiss F, Oc. I (vergl. von la Valette St. George, dieses Archiv Bd. XII, Tafel 35, Fig. 74); h Kerne der Theca folliculi; F Kerne des Follikelepithels.

Fig. 24 und 25. (g) Geschlechts- und (h) Hüllzellen von 3,5 cm langen Larven des *Triton cristatus* aus 2% doppelt chromsaurem Ammoniak isolirt. Zeiss F, Oc. I.

Fig. 26. Aus der Geschlechtsdrüse einer 6 cm langen Larve von *Salamandra maculata*. Es sind fertige Eier vorhanden, wie in der Figur dargestellt. Es kommen aber auch die Vorstufen dazu, wie sie von *Rana fusca* in Fig. 17a dargestellt worden, vor. In den Schläuchen sind aber nicht alle Zellen zugleich in maulbeerförmiger Kerntheilung, so dass ich bei der Anfertigung der Zeichnung in den mir zu Gebote stehenden Präparaten dieselbe übersehen habe. Nachdem ich aber alle meine Präparate zur Controle mit den Zeichnungen nochmals revidirte, fand ich an einigen Stellen in langgestreckten Pflüger'schen Schläuchen mit vier bis fünf Eiern noch eine oder zwei Zellen, deren Kern sich „maulbeerförmig“ theilte. Um diese Zellen war noch kein Follikelepithel gelagert; die Keimbläschen der fertigen Eizellen im Schlauche waren rund begrenzt, die Eier selbst von ihrem Follikelepithel umgeben. Auch hier waren die Keimbläschen der kleineren Eier rund und einfach; in grösseren Eiern kamen Theilungsstadien oder zwei völlig getrennte Keimbläs-

- chen vor; genau wie es vorher vom vorderen verdickten Ende der Geschlechtsdrüse bei den Bufonenlarven angegeben wurde. — Schnitt durch die in absolutem Alcohol erhärtete Drüse, Zeiss CC, Oc. I.
- Fig. 27. Flächenschnitt von der in Alcohol erhärteten Geschlechtsdrüse einer 6 cm langen Larve von *Salamandra maculata*, um das Vorhandensein eines „Endothels“ in dieser Zeit zu demonstrieren. Zeiss F, Oc. I.
- Fig. 28<sup>a</sup>, 28<sup>b</sup>, 29 u. 30. Aus doppelt chromsaurem Ammoniak isolirte Hüllen der Geschlechtszellen einer 3 cm langen Larve von *Salamandra maculata*.
- Fig. 31. Flächenschnitt von der Geschlechtsdrüse einer 1,5 cm langen jungen Forelle mit Dottersack. Die Geschlechtszelle  $g^1$  liegt noch im Niveau der Peritonealzellen;  $g^2$  wird von ihnen umwachsen. Bei  $g^2$  sind nicht alle deckenden und benachbarten Peritonealzellen gezeichnet, um eine bessere Ansicht von der tiefer gelegenen Geschlechtszelle geben zu können. Ansicht von der Bauchfläche. Alcoholpräparat. Zeiss F, Oc. I.
- Fig. 32. Theilung einer Geschlechtszelle von einer etwas älteren Forelle. Zerzupfungspräparat. Die Hüllzellen auf der Oberfläche der getheilten Geschlechtszelle sind nicht dargestellt. Zeiss F, Oc. I.
- Fig. 33. Ein Pflüger'scher Schlauch, hervorgegangen durch fortgesetzte Theilung einer Geschlechtszelle. Junge Forelle ohne Dottersack 5,3 cm lang vom 9. Mai (Beckenniernere angelegt; Vorniere persistirt; zwischen beiden ein frei verlaufendes Stück der Wolff'schen Gänge). Auch in diesem Zerzupfungspräparat sind die Hüllzellen an der Oberfläche nicht dargestellt. In Jodserum frisch untersucht; die Grenzen der einzelnen Zellen nicht deutlich sichtbar. Zeiss F, Oc. I.

## T a f e l II.

- Fig. 34. Aus einem Querschnitt eines 4 mm langen ca. vierwöchentlichen, bei 3° R. angebrüteten Forellenembryo's aus der Mitte des Körpers. (Die Urwirbel stellen hohle Blasen dar; die Chorda dorsalis ist kleinzellig; Augen- und Ohrblase angelegt. In allen Zellen stecken noch viele Dotterkörner. Im vorderen Drittel des Rumpfes ist der Wolff'sche Gang noch nicht geschlossen. Das Stadium entspricht also dem von Rosenberg in seinen Untersuchungen über die Teleostierniere vom Hecht in Figur 1 abgebildeten.) In 2% doppelt chromsaurem Ammoniak gehärtet und mit Carmin tingirt. Zeiss CC, Oc. III. W der Wolff'sche Gang der rechten Körperhälfte; g, Geschlechtszellen; Hypobl., das Darmdrüsenblatt; P, das Darmfaserblatt; P.S., die Pleuroperitonealspalte; A, die Aorta.
- Fig. 35. Frisches in Jodserum isolirtes Präparat des Wolff'schen Ganges mit seinem Ueberzug von Peritonealzellen (P) und Geschlechtszellen (g) von einem 1 cm langen Forellenembryo. Rechts ist der Wolff'sche

Gang (W) im optischen Längsschnitt gezeichnet, um zu zeigen, dass an der Stelle, wo die Geschlechtszellen sich finden, der Gang keine Wimperzellen führt, wie in seinem vorderen Abschnitt. Zeiss CC, Oc. III.

- Fig. 36. Aus einem Querschnitt durch die entsprechende Gegend eines ungefährl. gleich alten Forellenembryo's in 2% doppelchromsaurem Ammoniak gehärtet und in Carmin gefärbt. Die Geschlechtszelle g liegt auf niveau der Peritonealzellen P. W, Wolff'scher Gang. Zeiss CC, Oc. III.
- Fig. 37. Aus einem Querschnitt durch dieselbe Gegend (Rückenflosse) einer gleichbehandelten 2 cm langen Forelle. Die Geschlechtszelle g ist von den Peritonealzellen h umwachsen. Zeiss CC, Oc. III.
- Fig. 38. Flächenschnitt von der Oberfläche der Geschlechtsdrüsenanlage einer 2 cm langen Forelle, in absolutem Alcohol erhärtet. Die Peritonealzellen auf der Oberfläche der Geschlechtszellen (g) sind nicht dargestellt. Zeiss F, Oc. II.
- Fig. 39. Grosser Theil der isolirten Geschlechtsdrüse einer 2 cm langen Forelle. Die Peritonealzellen auf der Oberfläche der Geschlechtszellen (g) sind nicht gezeichnet. Man erkennt Theilungsvorgänge der Geschlechtszellen. Zeiss CC, Oc. III.
- Fig. 40. Ein Stück der isolirten Geschlechtsdrüse einer 2,4 cm langen Forelle ohne Dotter. Die Geschlechtszellen (g) bilden weit von einander getrennte Nester, auf deren Oberfläche die Peritonealzellen in der Zeichnung nicht wiedergegeben sind. Zeiss CC, Oc. III.
- Fig. 41. Längsschnitt durch einen Theil der Geschlechtsdrüse einer 2,5 cm langen Forelle, etwa 14 Tage älter als die vorige. Alcoholpräparat, Zeiss CC, Oc. III.
- Fig. 42. Eischlauch von einer erwachsenen *Gadus lota* im November. Die Kerne der Hülle bei h, die Primordialeier bei g.
- Fig. 43. Flächenschnitt von der Oberfläche der Geschlechtsdrüsenanlage einer Larve von *Rana fusca*; 9. Mai. Alcoholpräparat. Zeiss F, Oc. I.

In den folgenden Figuren bedeutet wie in den Arbeiten von la Valette St. George's

Fk, Follikelkern (auf Tafel III ist durch ein Verschen F dafür gesetzt)

Ck, Cystenkerne,

Sg, Spermatogonie,

Scyt, Spermatocyte,

Scyst, Spermatocyste,

Fh, Follikelhaut.

- Fig. 44. Feiner Schnitt durch eine langgezogene Hodenampulle des *Bombinator igneus* im Juli. Im Lumen dieser eben entleerten Ampulle liegen noch vereinzelt reife Samenfäden, Ssm; alle Spermatogonien in einer Follikelhaut eingeschlossen; manche in maulbeerförmiger Kerntheilung; an zwei Stellen schon viele Spermatocyten im Follikel: eine Cystenhaut hat sich noch nicht gebildet. Alcoholpräparat.

- Fig. 45. Von der Eierstocksoberfläche der *Rana esculenta* im November. Das Endothel geht continuirlich über Eianlagen und reife Eier hinweg. Alcoholpräparat, versilbert. Zeiss CC, Oc. III.
- Fig. 46. Von der Eierstocksoberfläche der *Rana esculenta* Ende März. Ueber die Eianlagen zieht continuirlich das Endothel hin. Einfache Theilungen bei a, maulbeerförmige bei b. Zwischen den gleichgrossen Zellen keine kleineren vorhanden. Alcoholpräparat, versilbert. Zeiss F, Oc. I.
- Fig. 47. Von der Oberfläche des Eierstocks im August — *Rana esculenta*. — Das Endothel zieht continuirlich über die in maulbeerförmiger Kerntheilung begriffenen Eianlagen hin. Die Grenzen der Zellen sind schwer sichtbar, aber bestimmt vorhanden. Alcoholpräparat, versilbert und mit Carmin tingirt. Zeiss F, Oc. I.
- Fig. 47a. Zellen aus einem Pflüger'schen Schlauch in der Geschlechtsdrüse einer 5,5 cm langen *Tinca chrysis*. Alcoholpräparat. Zeiss F, Oc. I.
- Fig. 47b. Maulbeerförmig getheilter Kern ebendaher. Zeiss F, Oc. I.
- Fig. 48. Maulbeerförmig getheilter Kern aus dem Ovarium von *Bombinator igneus*.
- Fig. 49. Eine Spermatogonie in ihrer Follikelhaut von *Rana esculenta*, Ende Juli. Frisch in Humor aqueus des Thieres untersucht. Zeiss F, Oc. I.
- Fig. 50. Ein in Humor aqueus des Thieres isolirter maulbeerförmig getheilter Kern aus dem Hoden des *Bombinator igneus*. Juli. Zeiss F, Oc. I.  
(Vergl. v. le Valette St. George: Dieses Archiv, Bd. XII, Tafel 35, Figur 36, 68 und 36a.)

## Tafel III.

- Fig. 51. Follikel (Samenzellengruppe in einer kernhaltigen Kapsel) aus dem Hoden von *Cyprinus erythrophthalmus*. Isolationspräparat in 5% molybdänsaurem Ammoniak conservirt. November. Zeiss F, Oc. I.
- Fig. 52. Ein junges Ei mit seinem Follikelepithel aus dem abgelaichten Eierstock eines grossen Exemplares von *Gadus lota*. Die Membrana Folliculi ist nicht dargestellt. Präparat 5 Minuten lang mit 0,1% Ueberosmiumsäure behandelt und sofort untersucht. Zeiss F, Oc. I.
- Fig. 52a. Profilansicht des Follikelepithels eines ausgedrückten Eies von 0,15 mm Durchmesser. Von demselben Eierstock wie Fig. 52. Osmiumpräparat. Zeiss F, Oc. I.
- Fig. 53. Aus dem Hoden von *Bombinator igneus* am 25. Juli. Alcoholpräparat in verdünntem Glycerin untersucht. Ein Samenfollikel mit seinen beiden Häuten, der Follikel- und Cystenwand; m Kerne der Ampullenwand. Zeiss F, Oc. I.
- Fig. 54. Aus dem Hoden von *Lacerta agilis*. 23. Juni. Alcoholpräparat in verdünntem Glycerin untersucht. — Ein Samenfollikel. — m, Kerne der Membrana propria eines Hodenkanälchen. Zeiss F, Oc. III.



- Fig. 55. Eine Spermatogonie mit Follikelhäut der Membrana propria des Hodenkanälchens aufsitzend von einer einjährigen *Rana esculenta*.
- Fig. 56. Feiner Schnitt durch einen in absolutem Alcohol erhärteten Hoden einer jungen *Rana platyrhinus* vom 27. Juli. Es ist ein Hodenkanälchen mit seinem Ausführungsgang getroffen. Im Hodenkanälchen liegen Spermatogonien und ihre Derivate von Follikelzellen eingeschlossen. Zeiss F, Oc. I.
- Fig. 57. Aus dem in absolutem Alcohol erhärteten Hoden einer jungen Krähe vom 30. Mai. Zeiss F, Oc. I. (NB. Die grössten Eifollikel eines gleich alten Weibchen haben  $60 \mu$  im Durchmesser.)
- Fig. 58. Ein junges Ei einer Ende Juli untersuchten *Lacerta agilis*. Das Follikelepithel bildet noch eine einfache Lage gleicher Zellen. Osmiumsäurepräparat in verdünntem Glycerin untersucht. Zeiss F, Oc. I.
- Fig. 59. Eine Samencyste von *Tenebrio molitor*. August. Isolationspräparat in Jodserum untersucht. Zeiss CC, Oc. I.
- Fig. 60. Eine eröffnete Samencyste von *Tenebrio molitor*. Die Samenfäden sind nicht vollständig dargestellt. Isolationspräparat. August. In Jodserum untersucht. Zeiss F, Oc. I. (Vergl. von la Valette St. George, dieses Archiv Bd. X, Tafel 35, Figg. 43—47.)
- Fig. 61. Feiner Schnitt aus dem Hoden eines jungen *Cypselus apus*. Alcoholpräparat. Sg. eine in Theilung begriffene Spermatogonie; links davon eine ungetheilte. Alle Spermatogonien oder ihre Derivate von Follikelzellen umhüllt. Zeiss F, Oc. I.
- Fig. 62. Schnitt durch ein 2 mm grosses Ei der *Lacerta agilis*. In 2% doppelt chromsaurem Kali und dann in Alcohol erhärtet. F das aus zwei Zellenarten bestehende Follikelepithel; Z die Zona pellucida; D der Dotter.
- Fig. 63. Aus dem Eierstock der *Rana fusca* vom Ende Juli. Alcohol-Carminpräparat; Zeiss F, Oc. I. M eine in maulbeerförmiger Kerntheilung begriffene Eianlage; E fertiges Ei; F Kern der Follikelzellen.
- Fig. 64. Von der Oberfläche des Eierstocks der *Rana esculenta* zu Ende November. Versilbertes Alcoholpräparat.
- Fig. 65. Aus dem Eierstock von *Bufo cinereus* drei Tage nach dem Laichen; g eine Eianlage mit ungetheiltem; M mit maulbeerförmig getheiltem Kern. h Hüllzellen. Das Endothel der Oberfläche ist nicht dargestellt.
- Fig. 66. Von der Hodenoberfläche einer *Rana fusca* aus der Mitte October. Das Präparat ist bei der Einstellung dicht unterhalb der Membrana propria eines Hodenkanälchens gezeichnet. Man sieht die durch die Samenfollikel hervorgebrachte Felderung und die der Membrana anliegenden Spermatogonien; bei Ck schimmert ein dem Lumen des Hodenschlauches näher gelegener Cystenkernel durch. Alcoholpräparat; Zeiss F, Oc. II.
- Fig. 67. Von der Hodenoberfläche einer *Rana fusca* im November. Die

Spermatogonien sind theils in maulbeerförmiger Kerntheilung bei M; theils sind sie schon mit Follikelzellen umgeben Sg; andere befinden sich in ihrer Follikelhaut schon wieder in maulbeerförmiger Kerntheilung. Alcoholpräparat; Zeiss F, Oc. I.

- Fig. 68. Von der Oberfläche des Eierstocks einer *Rana esculenta* im November. Versilbertes Alcoholpräparat.
- Fig. 69. Aus dem Hoden von *Rana fusca* im October. Die Spermatogonien bilden Ketten dicht an der Membrana propria der Hodenschläuche; einige, M, haben maulbeerförmig getheilte Kerne. Feiner Schlauchquerschnitt aus einem Alcoholpräparat; Zeiss F, Oc. I.
- Fig. 70. Aus dem Hoden von *Rana fusca* im August. Unterhalb des Samenfollikels, dessen Cystenkerne bei Ck, eine in Theilung begriffene Spermatogonie. Alcoholpräparat, feiner Schnitt; Zeiss F, Oc. I.
- Fig. 71. Aus dem Hoden von *Rana fusca* zu Anfang April. Ein entleerter Samenfollikel, dessen Cystenkerne bei Ck undeutlich oberhalb einer in Theilung begriffenen Spermatogonie hervorschimmert. Alcoholpräparat; feiner Schnitt; Zeiss F, Oc. I.

## Tafel IV.

- Fig. 72. Die Unterfläche des abgehobenen Eierstocksepithels eines 3 Monat alten Hundes. Bei x die Lücken der herausgezerrten Pflüger'schen Eischläuche; bei g ein maulbeerförmig getheilter Kern. Zerzupfungspräparat eines in 0,1 % Osmiumsäure 24 Stunden aufbewahrten Eierstocks. Zeiss F, Oc. I.
- Fig. 73. Feiner Schnitt aus dem Hoden von *Cyprinus erythrophthalmus* im November. Die Figur ist in der Lithographie nicht correct wiedergegeben worden. So geht der Contour des ersten rechts oben gelegenen Kernes der Membrana propria des nur theilweise dargestellten Hodenacinus irrthümlich in den kleinsten Follikel über, dessen Follikelkerne F nicht, wie er sollte, durch leichte Schattirung der Umgebung höher gelegen erscheint als der Inhalt des Follikels. An dem nach links gelegenen Follikel sind die äusseren Contouren der Follikelkerne gar nicht gezeichnet; ihre Lage verräth sich nur durch die leichten Biegungen in der äusseren Begrenzung des Follikels. Alcoholpräparat; Zeiss F, Oc. I.
- Fig. 74. Aus dem Eierstock einer 18 cm langen *Gadus lota*, Ende März. Osmiumsäurepräparat; Zeiss Immers. M, Oc. I.
- Fig. 75. Aus dem Eierstock derselben *Gadus lota*. Ein Theil eines Pflüger'schen Eierschlauches; darin zwei Eier mit Follikelepithel; die Follikelzellen des kleinen Eies sind grösser als die des grösseren Eies. Osmiumsäurepräparat mit Carmin tingirt; Zeiss F, Oc. III.
- Fig. 76. Ein maulbeerförmig getheilter Kern einer Spermatogonie von *Cyprinus erythrophthalmus* (b). Kern eines Spermatoocyten (a). Frisch in Jodserum untersucht. Zeiss F, Oc. I.

- Fig. 77, 78 und 79. Frisch in Jodserum untersuchte amoeboider Theilstücke von Samenfollikeln aus dem Hoden von *Cyprinus erythrophthalmus* im November. 77 und 78 aufeinanderfolgende Phasen desselben Präparates, worin zu Anfang die Kerne nicht wahrgenommen werden konnten.
- Fig. 80. Schlauch der Leydig'schen Zwischensubstanz aus dem Hoden eines 3 Monat alten Hundes. Osmiumsäurepräparat; Zeiss F, Oc. I.
- Fig. 81. Abortive Eischläuche aus dem Ovarium einer gleich alten Hündin. Osmiumsäurepräparat; Zeiss F, Oc. I.
- Fig. 82. Schnitt aus dem Hoden eines 3 Monat alten Hundes. A, Blutgefäss; LS, Leydig'sche Zwischensubstanz; H.C. Hodencanal. Zeiss A, Oc. I.
- Fig. 83. Leydig'sche Zwischensubstanz aus dem Hoden des Eichhörnchen; h Kerne der Kapsel um die Zwischensubstanzzellen. Alcoholpräparat. (v. la Valette St. George del.)
- Fig. 84. Bau der Hodencanäle einer jungen Krähe; an die gewundenen breiten Hodencanäle schliessen sich engere Tubuli recti an.
- Fig. 85. Spermatogonie — amoeboid — aus dem Hoden von *Emberiza citrinella*; Ende März frisch in Jodserum untersucht.
- Fig. 86. Versilbertes Endothel der vorderen Bauchfläche einer jungen *Rana fusca* vom Anfang Juni. Zeiss CC, Oc. I.
- Fig. 87. Wimperepithel derselben Gegend von einem erwachsenen Weibchen der *Rana fusca*. Zeiss CC, Oc. I.
- Fig. 88. Hodenschlauch von *Pelobates fuscus* aus 2% doppelt chromsaurem Ammoniak isolirt. Zeiss CC, Oc. III.
- Fig. 89. Vier isolirte Hodenschläuche von *Pelobates fuscus* — gleichaltes Thier wie das vorige — vom 20. Juli, also etwa 4 Monate alt. Der functionelle Theil ist breiter als der ausführende. Zeiss A, Oc. III.
- Fig. 90. Keimbläschen eines Eies von *Gadus lota* mit vielen Keimflecken. In Jodserum untersucht. Zeiss F, Oc. I.
- Fig. 91. Keimbläschen eines kleineren Eies von *Gadus lota* mit einem grossen und zwei kleinen Keimflecken. In Jodserum untersucht. Zeiss F, Oc. I.
- Fig. 92. Aus der Niere einer am 15. August untersuchten ♂ *Rana esculenta*; Samenfäden in der Kapsel eines Malpighi'schen Körperchen.
- Fig. 93. Netzwerk in einem Kern aus der Geschlechtsdrüse einer 3,5 cm langen Larve von *Rana esculenta*, Ende Juli. Zeiss F, Oc. III.

---

Seite 109 bitte zu lesen Zeile 7 v. u.

. . . . . höheren Thiere wegen des Mangels hervortretender embryonaler Charactere ihrer Geschlechtszellen wohl schwerlich einen Beweis . . . . .

---

## Zur Histologie der Dipnoër-Schuppen.

Von

Prof. **R. Wiedersheim** in Freiburg i. B.

Hierzu Tafel V.

Die ersten, mir bekannt gewordenen Beobachtungen über Dipnoër-Schuppen datiren auf das Jahr 1839 zurück und sind in der Arbeit Owen's über *Lepidosiren amnetcens* (Protopterus) niedergelegt. Sie beschränken sich auf Angaben über allgemeine Form- und Grössenverhältnisse, sowie auf einige histologische Bemerkungen, welchen indessen von unserem heutigen Standpunkt nur ein geringer Werth beizumessen ist. Ganz dasselbe gilt für die im Jahr 1840 herausgegebene Monographie Bischoff's über *Lepidosiren paradoxa*, worin das Schuppenkleid nur flüchtig berührt und keiner mikroskopischen Prüfung unterzogen ist. In ausgedehntem Maasse thut dies jedoch Hyrtl in seiner fünf Jahre später erschienenen Arbeit über dasselbe Thier; gleichwohl aber ist auch hierin Vieles irrthümlich aufgefasst, wenn auch wieder manche zutreffende Bemerkungen, wie z. B. über die Befestigung der Schuppen in der Cutis, über die Kalkschicht ihrer Oberfläche etc. mit unterlaufen. Weit über allen den genannten Arbeiten steht diejenige Kölliker's (Würzb. naturw. Zeitschr. I), worauf ich später zu sprechen kommen werde.

Die neuesten Studien über Dipnoër-Schuppen hat Günther an *Ceratodus* angestellt und nach seinen Angaben und Abbildungen scheint jenes Thier von *Lepidosiren* und *Protopterus* principiell nicht abzuweichen. Wenn wir absehen von der mehr rechteckigen Form und durchweg viel grösseren Entwicklung der einzelnen Schuppen, so finden wir namentlich in folgenden Punkten eine Uebereinstimmung aller drei Dipnoër: die äussere Fläche ist rauh, mit verkalkten, kegelförmigen Prominenzen über und über besät, die innere dagegen durchaus glatt. Letztere besteht aus zahlreichen Schichten von „Faserknorpel“, welche sich gegenseitig durchkreuzen und zwar bei *Ceratodus* unter einem Winkel von

90 oder 45°. Eine weitere Uebereinstimmung erblicken wir in dem Vorhandensein eines fast über die ganze Schuppe sich erstreckenden Netzwerkes von hellen Linien, die auch schon Owen l. c. sowie Hyrtl erkannt und richtig abgebildet haben.

Mir selbst stand *Ceratodus* nicht zur Verfügung, wohl aber *Lepidosiren paradoxa* und *annectens*. Beide zeigen keine wesentlichen Unterschiede in ihrem Schuppenbau und so kann die hier folgende Beschreibung des letztgenannten Thieres fast durchaus auch auf *Lepidosiren paradoxa* übertragen werden.

#### A. Die Schuppen von *Lepidosiren annectens* (Protopterus).

Von der freien Hautoberfläche ausgehend stösst man zuerst auf eine dünne, bräunliche, von Schuppe zu Schuppe continuirlich überspringende Schicht, die ich zuerst für die Epidermis gehalten, später aber auch noch theilweise als dem Corium angehörig erkannt habe. Eine scharf abgegrenzte Epidermis vermochte ich nicht nachzuweisen, woran übrigens, nach den Kölliker'schen Mittheilungen (l. c.) zu schliessen, der da und dort etwas defecte Zustand des Präparates schuld gewesen sein mag. An verschiedenen Stellen eingesprengte, rundliche und ovale Gebilde (Fig. 2 e, e), sind vielleicht als letzte Reste von Hautdrüsen aufzufassen, doch will ich das nicht als ganz sichere Behauptung aufstellen.

Entfernt man die oben erwähnte, braune, den freien Abschnitt der Schuppe florartig deckende Schicht, so gelingt dies in vollständiger Weise bis zum hinteren Schuppenrand, wo die Trennung nur mit Mühe und auch so nie gänzlich zu bewerkstelligen ist; immer bleiben Fetzen daran hängen, so dass der Rand der isolirten Schuppe hier stets wie zerrissen aussieht (Fig. 3 a<sup>1</sup>). Auf derselben Figur deutet die bogige, schwarz punktirte Linie die Grenze an zwischen dem freiliegenden, nach dem Schwanzende des Thieres schauenden (a<sup>1</sup>) und dem vorderen, von der nächst folgenden Schuppe dachziegelartig gedeckten Abschnitt (a<sup>1</sup>).

---

1) Ueber die allgemeine Configuration der Schuppe vergleiche dieselbe Abbildung. Der grösste Breitendurchmesser entspricht ungefähr der grössten Länge der Schuppe. Beide stellen sich bei Schuppen aus der mittleren Rumpfgegend auf 6—7 Mill. Bei *Lepidosiren paradoxa* sind die Schuppen gestreckter, mehr rechteckig.

Ein parallel der Längsaxe des Thieres durch die Haut geführter Schnitt (Fig. 2) eröffnet uns einen vortrefflichen Einblick in die genaueren Beziehungen der Schuppen zur Cutis und gerade darin, dass frühere Untersucher einen solchen anzufertigen unterlassen haben, liegt der Grund ihrer unzureichenden Darstellung.

Der Wahrheit nach am nächsten kommt die Beschreibung von Hyrtl und Kölliker, die ausdrücklich bemerken, dass die Schuppen von *L. paradoxa* nicht auf, sondern im Corium selbst zu suchen, dass sie, mit anderen Worten, von letzterem gänzlich umschlossen seien. Ganz dasselbe gilt nun auch für *Protopterus*, wie ein Blick auf die Figur 2 beweist. Bei *h* liegt die äusserste Schicht des grossen Seitenrumpfmuskels, an welchen sich die den ganzen Körper einhüllende starke Fascie *i* unmittelbar anschliesst. Ihre Fasern sind stark in einander gefilzt und entsenden gegen die freie Hautfläche heraus blattartige Fortsätze, wovon immer zwei nahe neben einander entspringen und von den nächst hinteren und vorderen durch regelmässige Intervalle getrennt sind. Anfangs enge zusammenliegend und so einen engen Spaltraum begrenzend entfernen sich die Blätter nach aussen zu mehr und mehr von einander, bis sie schliesslich gegen die freie Hautfläche zu wieder mehr convergiren und hier durch zahlreiche, korkzieherartig und auch wellig verlaufende elastische Fasern gegenseitig verbunden werden (*pp*). Durch den so erfolgenden Abschluss des zwischen ihnen liegenden Spaltraumes entsteht eine Tasche (*n*), die zur Aufnahme der Schuppe (*o*) bestimmt ist. Letztere verhält sich zu den beiden Blättern folgendermassen: das obere, dorsal von ihr liegende ist weitaus schwächer entwickelt, als das an der ventralen Schuppenfläche liegende Blatt und kommt mit der Schuppe nirgends in unmittelbarem Contact, sondern ist gleich anfangs, weit mehr aber noch gegen die Peripherie zu, von ihr abgehoben (*l*).

Viel stärker entwickelt und der ventralen Schuppenfläche entweder gleich von Anfang an oder doch von ihrer Mitte an eng anliegend ist die untere Lamelle (*k*), welche sich auch noch besonders dadurch von der oberen unterscheidet, dass sie gegen das hintere, freie Ende der Schuppe mit deren Unterfläche auf's Innigste sich verlöthet und schliesslich bei dem Punkt *g* vollkommen mit ihr verwächst, um dann unter welligem Verlauf und unter immer fortschreitender Verdünnung in die subepidermoidale Schicht des Coriums sich einzusenken (*f*). Sie ist dieser innigen

Beziehungen zur Schuppe wegen als die eigentliche Matrix derselben zu betrachten.

Der zwischen je zwei solchen paarigen Lamellen-Systemen existirende Zwischenraum (*g*) ist von einem äusserst zarten Maschengewebe aus Bindegewebsfibrillen, in denen sich spärliche Kerne nachweisen lassen, erfüllt. Ich habe mir die Frage vorgelegt, ob wir es hier nicht mit einem zur Ernährung der Schuppe in Beziehung stehenden Lymphraum zu schaffen haben? Dieser Gedanke liegt um so näher, als einerseits von Blutgefässen kaum Spuren zu entdecken<sup>1)</sup> sind und andererseits, wie wir später sehen werden, in der Schuppe selbst Einrichtungen bestehen, die sehr wohl damit in Einklang zu bringen sind.

Auch ohne dass man die Schuppe aus ihrer Tasche befreit, lässt sich auf Durchschnitten derselben (Fig. 20 und Fig. 4) schon so viel erkennen, dass sie aus zwei Schichten besteht, einer dickeren unteren und einer dünneren oberen (Kölliker's Faserschicht und Ganoanlage). Erstere ist ventralwärts glatt, letztere dorsalwärts rauh wie mit kleinen Stacheln versehen. In ihrem Centrum ist die Schuppe am dicksten, gegen die Peripherie zu verflacht sie sich mehr und mehr.

Zur Gewinnung einer genaueren Vorstellung ihres Baues muss man stärkere Vergrösserungen anwenden, später auch die Schuppe isoliren und von der Fläche betrachten. Dabei leisten Doppelfärbungen mit Pikro-Carmin und Methyl-Grün sehr gute Dienste und man thut gut, auch entkalkte Präparate zum Vergleiche herbeizuziehen.

Was nun zunächst die untere Lage der Schuppe anbelangt, so besteht sie, je nachdem man einen mehr central oder mehr peripher liegenden Abschnitt derselben in's Auge fasst, aus verschiedenen, der Zahl nach zwischen 5 und 12 schwankenden Bindegewebschichten, die sich unter einem rechten Winkel kreuzen. So wechselt also z. B. auf der Fig. 7 eine Querlage (*Q*) stets mit einer Längslage (*L*) ab, doch darf man sich die Sache nicht so vorstellen, als ob beide in einem einfachen, gegenseitigen Appositions-Verhältnisse stehen würden, die anstossenden Lagen sind vielmehr untrennbar mit einander verwachsen. Reisst man sie mit Anwendung einiger Gewalt doch von einander, so sieht jede davon aus wie mit kurzen Haaren oder wie mit Gras bewachsen, was ein Zeugniß ablegt von der innigen Verquickung der einzel-

1) Kölliker ist hierin zu andern Resultaten gelangt.

nen Fasersysteme. Die Regelmässigkeit der Schichtung erstreckt sich nicht ununterbrochen über die ganze Schuppe hin, sondern ist von Stelle zu Stelle (Fig. 4 \*\*) der Art unterbrochen, dass hier eine regellose, enge Verfilzung sämtlicher Fasern statt hat.

Da und dort erscheinen grössere und kleinere Spalten dazwischen, so dass für die aus den oben erwähnten Lymphräumen stammende Ernährungsflüssigkeit der Weg um so mehr vorgezeichnet ist, als je eine solche Verwerfung der Fasersysteme einem der später zu betrachtenden Maschenzwischenräume auf der Schuppenoberfläche entspricht.

Die unterste Faserschicht (Fig. 7  $L^1$ ) geht in die Fibrillen der anliegenden Schuppentaschenwand ohne scharfe Grenze über, ein Umstand, den ich oben schon angedeutet habe. Etwas deutlicher setzt sich das oberste Stratum ( $Q^1$ ) von der zweiten Hauptlage der Schuppe ab und diese will ich jetzt näher besprechen.

Betrachtet man die Schuppe von ihrer oberen Fläche, so sieht man sie von einem bei Pikrocarminzusatz lebhaft roth gefärbten Netzwerk überzogen. Die einzelnen Maschen sind von sehr ungleicher Grösse, jedoch alle mehr oder weniger nach der Längsachse der Schuppe gestreckt. Ihr Inneres ist von einer grossen Zahl kleinster Zähne besetzt, denn als solche entpuppen sich bei starker Vergrösserung die von früheren Untersuchern als „Stacheln“, „Dornen“, „Spitzen“ und „kegelartige Prominenzen“ beschriebenen Gebilde. An jedem Zähne lässt sich eine aus Dentin bestehende, meist nach rückwärts gegen das Schwanzende des Thieres gekrümmte freie Spitze, sowie ein damit verwachsener, aus Cementsubstanz bestehender Sockel unterscheiden. Fig. 6 und 7 bei *D* und *S*. Letztere erheben sich kegelartig über das Niveau der Schuppe und oft ist der zugehörige Zahn abgebrochen, so dass man wie in einen kleinen Krater in die Höhlung des Sockels hineinzuschauen vermag. Im optischen Querschnitt erscheint die Sockeloberfläche auf Figur 6  $S^1S^2$ , wo man durch die glasartig hellen Zähne hindurchsieht. Trotz der eben geschilderten Verhältnisse jedoch vermochte ich im eigentlichen Zahn selbst keine Pulphöhle, keine Dentinröhrchen und ebensowenig eine Schmelzlage nachzuweisen; auch vermisste ich in der Cementsubstanz jede Spur von Knochenkörperchen oder von Kalkkugeln, wie letztere von Günther (l. c.) bei *Ceratodus* beschrieben worden sind.

Sehr interessant war es mir zu sehen, dass die



Zahnsockel nicht etwa einzeln im unterliegenden Bindegewebsstroma der zweiten Schuppenschicht eingepflanzt liegen, sondern dass sie sich basalwärts bandartig ausbreiten, um mit benachbarten in Verbindung zu treten (Fig. 5—7). Daraus resultirt ein äusserst zierliches, fein längsgestreiftes Netzwerk aus Cementsubstanz, worin aber ebensowenig Knochenkörperchen nachzuweisen sind, als in den eigentlichen Zahnsockeln.

Durch die einzelnen, ovalen oder runden Maschen <sup>1)</sup> *f* hindurch erblickt man die oberste Schicht der bindegewebigen Grundlage der Schuppe und alle Versuche, das aufliegende Cementnetz von letzterer in toto abzuheben, misslingen am frischen, unentkalkten Präparat, indem Alles glasartig abspringt und in Trümmer geht. Ganz vortrefflich aber erreicht man dieses Ziel an Schuppen, die einige Tage in Chromsäure gelegen haben. Sind diese Präparate vollends in geeigneter Weise gefärbt worden, so erhält man in dem gänzlich isolirten Filigran-Netz eines der reizendsten Bilder, die einem unter dem Mikroskop vor Augen kommen können.

Die Zähnen stehen nicht überall auf der Schuppe gleich zahlreich zerstreut, sondern werden gegen das Hinterende der Schuppe zu spärlicher (vergl. Fig. 2, wo von dem Punkte *z* bis zum hinteren freien Schuppenende keine Zähne mehr sitzen), bis sie endlich ganz aufhören, wogegen das Cementnetz auch hier noch erhalten ist. Die Maschen erscheinen dabei aber lange nicht mehr so regelmässig, sind verzerrt und öffnen sich frei nach aussen gegen den Schuppenrand. (Vergl. hierüber auch Kölliker l. c.)

Schliesslich noch ein Wort über das oben schon genannte Netz auf der Schuppenoberfläche. Dasselbe besteht — ich will dies noch einmal ausdrücklich hervorheben — nicht etwa aus einer besonderen Substanz, sondern ist das Resultat folgender zweier Umstände. Erstens fehlen daselbst die Cementbänder und Zähne vollkommen und zweitens erleiden hier die sonst regelmässig alternirenden Bindegewebschichten eine Verwerfung, durchflechten sich unregelmässig und erzeugen Spalträume. Dadurch wird die ganze Schuppenreihe gewissermassen in secundäre Schuppen oder

---

1) Sie sind bei *L. paradoxa* viel enger, d. h. die Zahnsockel rücken hier näher zusammen.

Felder zerlegt, wovon jedes durch Conerescenz zahlreicher Zahnsockel auf seiner Dorsalfläche einen gefensterten, zahntragenden Knochenmantel erzeugt.

### B. Vergleichender Theil.

Die Hertwig'schen Untersuchungen über das Hautskelet der Fische haben gezeigt, dass die Haifische und in gewissem Sinne auch noch manche Ganoiden ein primitiveres Verhalten darstellen als die Panzerwelse und auch als Polypterus. Während nämlich in der über und über bezahnten Haut der Selachier, sowie in der Bauchhaut der Acipenseriden und *Lepidosteus* jedes Zähnechen mit seiner Basalplatte oder seinem Sockel getrennt von seinen Nachbarn der Haut aufsitzt, sind die Zahnsockel an anderen Körperstellen bei *Acipenser ruthenus* und *Lepidosteus* zu mächtigen Knochenplatten zusammengeflossen, ein Verhalten, das sich über den ganzen Körper erstreckt bei gewissen Siluroiden, wie z. B. bei *Hypostoma*. Es liegt auf der Hand, dass die letzterwähnte Entwicklungsstufe nicht plötzlich und sprungweise erreicht worden ist, sondern dass ein früheres Stadium angenommen werden muss, wo die Conerescenz der Basalplatten vorerst nur angebahnt gewesen sein konnte. Eine solche Entwicklungsstufe kannte man bisher nicht, ich glaube sie aber in den Schuppen von **Protopterus** aufgefunden zu haben, so dass dadurch eine fühlbare Lücke zwischen dem Hautskelet der Selachier einer- sowie der Ganoiden und Panzerwelse andererseits ausgefüllt wird. Dass sich das Hautskelet von *Protopterus* schon etwas näher an das der Ganoiden anschliesst, dafür sprechen meiner Ansicht nach zwei Punkte, die man wohl im Auge behalten muss. Einmal kommen auch bei Acipenseriden schon die ersten Spuren einer allmählig vor sich gehenden Assimilation mehrerer Basalplättchen zu einer grösseren Platte vor, obgleich die einbezogene Zahl von Zähnen entfernt nicht diejenige erreicht, wie sie uns auf jedem Schuppenfeld von *Protopterus* entgegentritt. Eine zweite Begründung der oben geäusserten Ansicht erblicke ich in der histologischen Uebereinstimmung, insofern den Acipenseriden wenigstens so gut wie *Protopterus* die Pulpahöhle, der Schmelz und die Dentinröhrchen in den Hautzähnen fehlen. Dadurch stehen

sie im Gegensatz sowohl zu den Selachiern als zu den Panzerwelsen, welche beide hierin das ursprünglichere Verhalten bewahrt und nicht wie jene secundäre Umänderungen erlitten haben.

Die Schuppen von *Ceratodus* geben, nach der Darstellung Günther's zu schliessen, insofern ein höchst interessantes Vergleichungsobject mit *Protopterus* ab, als dort die central liegenden Maschen in der Cementsubstanz bis auf minimale, die Zahnbasis umgebende Löcher reducirt sind, während sie auf den Seitenpartieen der Schuppe noch weiter offen sind, wenn auch lange nicht mehr in dem Grade, wie bei *Protopterus* 1). Somit sind hier auf einer und derselben Schuppe zwei verschiedene Entwicklungsstufen repräsentirt, welche sich an diejenige der Schuppe von *Protopterus* und *L. paradoxa* unmittelbar anreihen und zu den grösseren Knochenschildern der Ganoiden und Panzerwelse hinüberleiten.

Das Hautskelet von *Protopterus* zeigt somit ein primitiveres Verhalten als dasjenige von *Ceratodus* und *L. paradoxa* und es erwächst uns ein neuer Beweis dafür, dass gewisse Organsysteme eine ganz eigenartige Entwicklung nehmen, dass die einen zurückbleiben, während andere weiter fortschreiten oder sich sogar, wie die Extremitäten, bereits wieder rückbilden können.

---

### Erklärung der Tafel V.

---

- Fig. 1. Die Schuppen in ihrem gegenseitigen Deckungsverhältniss. Halbschematisch. Der Pfeil deutet die Richtung des Schwanzes an.
- Fig. 2. Schnitt durch die Haut, um die Schuppentaschen mit den inliegenden Schuppen zu zeigen. Hartnack V, I.
- Fig. 3. Eine isolirte Schuppe von ihrer Oberfläche gesehen. Hartnack: I, I.
- Fig. 4. Längsschnitt durch eine Schuppe. Hartnack: VII, I.
- Fig. 5. Einige Schuppenfelder mit dem aufliegenden Zahn-Cementnetz. Die Zähne selbst sind nur im mittleren Feld vorgezeichnet. Hartnack: V, I.
- Fig. 6. Ein Abschnitt aus dem isolirten Zahn-Cementnetz mit den aufsitzenden Zähnen. Hartnack: VIII, I.
- Fig. 7. Ein Stück aus dem Längsdurchschnitt einer Schuppe. Hartnack: VIII, III.

Ueber die näheren Bezeichnungen vergleiche den Text.

---

1) *Ceratodus* schliesst sich somit hierin direkt an *L. paradoxa* an.

## Die Picrocarminfärbung und ihre Anwendung auf die Entzündungslehre.

Von

Prof. **E. Neumann** in Königsberg i. Pr.

Hierzu Tafel VI.

E. Schwarz<sup>1)</sup> empfahl zuerst behufs einer Doppelfärbung mikroskopischer Objekte die combinirte Anwendung des Carmin und der Pierinsäure und bald darauf führte Ranvier<sup>2)</sup> das beide Farbstoffe in sich vereinigende picrocarminsäure Ammoniak (gewöhnlich schlechtweg als Picrocarmin bezeichnet) in die histologische Technik ein. Seitdem erfreut sich diese Färbungsmethode bei den Mikroskopikern einer grossen Beliebtheit und namentlich französische Histologen machen, wie die mit zahlreichen schönen gelb und roth kolorirten Tafeln geschmückten Bände der Archives de physiologie von Brown-Séguard, Charcot und Vulpian zeigen, eine sehr ausgedehnte Anwendung von derselben. Die Gesetze, welche das verschiedene Verhalten der einzelnen Gewebsbestandtheile bei dieser Behandlungsweise und ihre Auswahl unter den beiden, ihnen gleichzeitig dargebotenen Farbstoffen bestimmen, sind jedoch bisher nur unvollkommen erforscht und die hierüber vorliegenden Angaben sind nicht ganz widerspruchsfrei. Die von den Autoren gegebenen Beschreibungen und Abbildungen picrocarmin-gefärbter Präparate lassen gewisse Verschiedenheiten der Farbenvertheilung erkennen, ohne dass die Ursache dieser Differenz aus abweichenden Anwendungsmethoden ersichtlich wäre und mancher Beobachter dürfte, wie es auch mir anfänglich erging, die Erfahrung gemacht haben, dass das Resultat der Färbung von mancherlei Einflüssen abhängt, welche er nicht zu beherrschen im

1) E. Schwarz über eine Methode der doppelten Färbung mikroskopischer Objekte. Wiener Akad. Sitzungsberichte Bd. 55 p. 671. 1867.

2) Ranvier, Archives de physiologie 1868, p. 319; 1871—72 p. 131 und 775.

Stande ist, wie denn noch kürzlich Weigert<sup>1)</sup> gelegentlich seiner Empfehlung des Bismarckbraun gegen das Picrocarmin in gleicher Weise wie gegen das einfache Carmin den Vorwurf der Unzuverlässigkeit erhoben hat. Unter diesen Umständen glaube ich eine, seit 2—3 Jahren im hiesigen Pathologischen Institut vielfach benutzte, modifizierte Methode der Picrocarminfärbung den Fachgenossen empfehlen zu dürfen, von welcher ich eine prompte und constante Wirkung rühmen kann und die eine sehr charakteristische Farbdifferenzirung der Gewebselemente liefert. Ich bin durch eine sehr naheliegende Kombination auf dieselbe gekommen und möchte glauben, dass auch andere Untersucher bereits denselben Weg eingeschlagen; zu allgemeinerer Verwendung dürfte sie jedenfalls bisher nicht gelangt sein, und selbst in Ranvier's *Traité technique d'histologie* finde ich keine darauf bezügliche Angabe<sup>2)</sup>.

Die Methode schliesst sich an das von Schweigger-Seidel<sup>3)</sup> für die Herstellung einfacher Carminfärbungen angegebene Verfahren an und besteht im Wesentlichen darin, dass die mikroskopischen Schnitte, nachdem sie in der Lösung des Ranvier'schen Farbstoffes eine mehr oder weniger gesättigte orangenrothe Färbung angenommen haben, der Einwirkung einer Mischung von Salzsäure und Glycerin ausgesetzt werden. Man kann hierzu das von Schweigger-Seidel angegebene Mischungsverhältniss (1 Thl. Säure auf 200 Thl. Glycerin) benutzen, doch braucht man sich keineswegs an dasselbe zu binden und kann sich mit der Vorschrift begnügen, dass man auf einige Cubikcentimeter Glycerin 1 bis 2 Tropfen Salzsäure nimmt, da ein etwas grösserer oder geringerer Säuregehalt des Glycerins nur auf die Schnelligkeit der Wirkung von Einfluss ist, ohne dieselbe übrigens zu ändern; von Wichtigkeit ist nur, den richtigen Zeitpunkt abzapassen, in

---

1) Weigert, *Archiv für mikrosk. Anatomie*, XV, p. 258, sowie auch *Virchow's Archiv*, Bd. 72 p. 223.

2) Es sei denn, dass Ranvier mit den Worten „*quelle que soit la liqueur carminée, que l'on emploie, il est nécessaire, pour avoir une belle election, de conserver les pièces dans le baume ou dans un milieu acide*“ (p. 100) das Princip der nachträglichen Säurebehandlung auch für die Picrocarminfärbung aussprechen wollte. Bei Besprechung der letzteren bemerkt er Nichts darüber.

3) Vergl. Cyon über die Nerven der Peritoneum, *Arbeiten aus dem physiolog. Institut in Leipzig*, herausgegeben von Ludwig, 1868.

welchem die Säurewirkung abgebrochen und das Präparat in reines Glycerin übertragen wird. Am leichtesten geschieht dies, wenn man die Wirkung in einem auf den Objektträger gebrachten Tropfen der Säuremischung vor sich gehen lässt und den Effekt von Zeit zu Zeit unter dem Mikroskop beobachtet. Derselbe ist dann vollendet, wenn die frühere diffuse Carminfärbung sich, wie bei dem Schweigger-Seidel'schen Verfahren, auf die Zellkerne konzentriert hat und aus den übrigen Gewebstheilen fast vollständig verschwunden ist. Hierzu reicht bei schwächer gefärbten Präparaten und kräftiger Säurewirkung unter Umständen  $\frac{1}{2}$  bis 1 Stunde aus, während man intensiv tingirte Schnitte der Einwirkung einer schwachen Säuremischung ohne Gefahr 24 Stunden und länger überlassen kann. Die Anwendbarkeit der Methode erstreckt sich ebensowohl auf Alkoholpräparate, als auf solche, die in Chromsäure oder Müller'scher Flüssigkeit gelegen haben, doch habe ich bei den ersteren die besten Resultate gewonnen. Was die Conservirung der so hergestellten Präparate betrifft, so ist mir eine Uebertragung derselben in Canada-Balsam nur selten in gewünschter Weise gelungen; meistens geht dabei aus ihnen das Gelb ziemlich vollständig verloren. Dagegen halten sie sich in Glycerin von einem Lackrahmen umgeben, lange Zeit sehr gut, namentlich wenn für vollständige Entfernung der Säure gesorgt ist, wenn auch allerdings nach Verlauf von Monaten die ursprüngliche Farbenschönheit schwindet und die markirte Farbendifferenzirung unter Auftreten unreiner Farbentöne sich etwas verwischt.

Der wesentlichste Vorzug der auf die beschriebene Weise angewandten Picrocarminfärbung besteht nun gegenüber der Schweigger-Seidel'schen einfachen Carminfärbung darin, dass sie, abgesehen von den schön roth gefärbten Zellkernen, die übrigen Gewebsbestandtheile, welche bei letzterer gleichmässig entfärbt erscheinen, in 2 scharf gesonderte Gruppen scheidet: in solche, die eine saturirte, zitronengelbe Picrinfarbe annehmen und in solche, die ganz farblos sind oder doch wenigstens nur einen ganz blassen röthlichen oder gelblichen Farbenschimmer darbieten. Zu der ersteren Gruppe gehören alle aus Proteinsubstanzen bestehenden Gewebstheile: das körnige Zellprotoplasma, die kontraktile Substanz der glatten und quergestreiften Muskelfasern, das Blutfibrin (in Thromben und dgl.), das Schilddrüsen-Colloid, die Amyloid-Substanz und das sog. „käsige“ Material; ihnen schliesst sich an die Horn-

substanz der Epidermis, Haare und Nägel, sowie die Grundsubstanz des Knorpels. Die zweite Gruppe wird gebildet durch die Interzellulärsubstanz des fibrillären Bindegewebes inclusive elastische Fasern, die Knochengrundsubstanz, die mucinöse Substanz des Schleimgewebes und der Schleimzellen, Fett.

Am auffallendsten tritt diese Differenzirung in entschieden gelbe und in mehr oder weniger vollständig entfärbte Theile übrigens an solchen Präparaten hervor, die durch eine vorangegangene energische Picrocarminbehandlung in Folge einer überwiegenden Aufnahme des Carmins in allen Theilen eine gleichmässig dunkelrothe Farbe angenommen hatten; unter der Einwirkung der Säure sieht man alsdann, indem der rothe Farbstoff sich auf die Zellkerne zurückzieht, aus den Gebilden der letzterwähnten Kategorie die rothe Färbung einfach verschwinden, während in den der ersteren Gruppe angehörigen Theilen dagegen eine gelbe Farbe an Stelle der rothen tritt; so erscheinen z. B. häufig die Muskelfasern vor der Säurebehandlung von dunkelrother Carminfarbe, nach derselben gelb und dasselbe gilt vom Faserstoff und den übrigen oben genannten Massen. Anders bei schwächerer Tinktion mit der Picrocarminlösung; hier erscheint noch bevor die Säure angewandt wird, die Substanz der Muskelfaser gelb gefärbt im Gegensatz zu dem Bindegewebe, welches diffus roth ist, und die Säurewirkung beschränkt sich alsdann lediglich auf eine Entfärbung des letztern und eine Uebertragung des Carmin auf die Zellkerne.

Schliesslich sei bemerkt, dass auch die der Anfertigung der Schnitte vorausgegangene Behandlung der Präparate nicht ohne Einfluss auf die beschriebene Reaktion ist; so möchte ich z. B. hervorheben, dass, worauf mich Herr Dr. Baumgarten aufmerksam machte, aus Präparaten, welche in Müller'scher Flüssigkeit und Alkohol erhärtet worden, das Carmin durch die Säure schwerer sich extrahiren lässt und viel fester haftet als nach einfacher Alkoholhärtung.

Da Empfehlungen neuer histologischer Untersuchungsmethoden bei dem grossen Angebot, welches in dieser Beziehung zur Zeit besteht, nur zu leicht mit einigem Misstrauen aufgenommen werden und Gefahr laufen, keine Beachtung zu finden, wenn von

dem Empfehlenden nicht zugleich durch ein Beispiel der Nachweis geliefert wird, dass auf dem neuen Wege Resultate erzielt werden können, zu welchen die bereits üblichen Hilfsmittel nicht ausreichen, oder die aus denselben doch wenigstens nur unsicherer und schwieriger gewonnen werden können, so sei es mir gestattet, im Anschlusse an das Obige, hier einige Beobachtungen mitzutheilen, die mir besonders geeignet erscheinen, die Vorzüge der Methode erkennen zu lassen. Dieselben betreffen ein eigenthümlich verändertes Verhalten der Grundsubstanz des Bindegewebes bei entzündlichen und verwandten Prozessen, welches durch die angegebene Picrocarminfärbung in sehr markirter Weise hervortritt, an ungefärbten und auch, soweit meine Erfahrungen mit den sonst gebräuchlichen Farbstoffen reichen, an anders gefärbten Präparaten dagegen sehr leicht übersehen wird, sodass es trotz der Häufigkeit seines Vorkommens und seiner unzweifelhaft wichtigen Bedeutung für die bei jenen Prozessen auftretenden makroskopischen Veränderungen von den pathologischen Histologen bisher nicht genügend gewürdigt worden ist.

Während das Verhalten der zelligen Elemente des Bindegewebes bekanntlich seit einer Reihe von Jahren im Vordergrunde der Tagesfragen steht, müssen wir auf ältere Zeiten zurückgehen, um zu erfahren, dass auch mit der fibrillären Grundsubstanz desselben bei der Entzündung Veränderungen vor sich gehen und wir finden hier insbesondere Angaben über eine „fibrinöse“ Umwandlung derselben, durch welche unter Umständen eine so grosse Faserstoffähnlichkeit des Bindegewebes entstehen soll, dass eine Unterscheidung desselben vom wirklichen Blut- oder Exsudatfibrin schwierig wird. Ich erinnere hier an die von Rokitansky<sup>1)</sup>, Virchow<sup>2)</sup> und Buhl<sup>3)</sup> gegebene Darstellung von der Entzündung der serösen Häute.

Rokitansky wies zuerst darauf hin, dass man bei letzteren das auftretende Faserstoffexsudat wohl zu sondern habe von einer unter demselben befindlichen eigenthümlich veränderten Gewebsschicht, welche „die faserige Textur verloren und eine hyaline

1) Rokitansky, Lehrbuch d. pathol. Anatomie. 3. Aufl. 1855. Bd. I, pag. 148.

2) Virchow, Gesammelte Abhandlungen, 1856, pag. 136.

3) Buhl, über das Faserstoffexsudat. Sitzungsberichte der Kgl. Bayer. Akademie der Wissenschaften, 1863, Bd. II, pag. 59.



gallertige Beschaffenheit angenommen habe“, er lässt dieselbe aus dem normalen Gewebe der serösen Haut durch eine Gewebsvegetation entstehen, welche „in Form eines zartvillösen Anfluges, papillenartiger Granulationen, leistenartiger verzweigter, anastomosirender Fältchen hervorspriesst“ und sich zu einer einfachen oder durchbrochenen (areolirten) Lamelle oder einem Maschenwerk gestaltet, aus dem wieder Zotten, Papillen und Leisten hervorgehen. Virchow, der bekanntlich die Lehre aufstellte, dass eine fibrinöse Exsudation aus dem Blute bei der Entzündung nicht stattfände, vielmehr aller dabei auftretender Faserstoff Produkt eines chemischen Umsatzes in den Geweben sei, spricht sehr bestimmt von einer Entstehung fibrinöser Massen aus dem Bindegewebe und giebt folgende Beschreibung von den sogenannten fibrinösen Entzündungen der serösen Häute, „die trockene rauhe, schon für das blosse Auge und das Gefühl unebene, matt aussehende Fibrinschicht hängt mit dem Gewebe sehr dicht zusammen und es ist zuweilen hier ebenso schwierig, wie bei den diphtheritischen Exsudaten der Schleimhäute, eine Grenze zwischen dem Exsudat und dem Gewebe zu sehen; eines geht in das andere über und man kann nicht selten das Exsudat so kontinuierlich mit dem Bindegewebe zusammenhängen sehen, dass es vollständig den Eindruck macht, als sei das Exsudat eben nur umgewandelte Interzellulärsubstanz des Bindegewebes. Dieses wird gewöhnlich so homogen, es verliert sein fibrilläres Aussehen so vollständig, dass man es mit Hornhaut oder irgend einem anderen faserknorpeligen Theile vergleichen kann; auch tritt das Exsudat nicht gleichmässig hervor, sondern sehr häufig, wie Rokitansky sehr gut beschrieben hat, in allerlei areolären, netzförmigen und maschigen Figuren.“ Hiermit in Uebereinstimmung erklärte auch bei späterer Gelegenheit <sup>1)</sup> Virchow, dass die fibrinösen Exsudate „zum Theil nichts weiter als umgewandeltes, aufgequollenes Gewebe selbst seien.“ Aehnlich ist der Standpunkt Buhl's; indem er freilich das Vorkommen einer echten fibrinösen Transsudation aus dem Blute bei der Entzündung nicht in Abrede stellt, betont er doch auch, dass die sogenannten fibrinösen „Pseudomembranen“ seröser Häute, welche „blasse milchweisse oder gelbweisse, oder gelbröthliche, durchscheinende oder

1) Virchow, zur neueren Geschichte der Eiterlehre. Archiv XV, pag. 533, 1858.

undurchsichtige, kohärente oder brüchige, lamellös geschichtete, mit zottiger oder netzartiger Oberfläche versehene, von der serösen Haut mehr oder weniger leicht abziehbare oder abschabbare Massen“ darstelle, keine Faserstoffexsudate seien, sondern von vornherein die Bedeutung einer eigenthümlich gearteten Gewebsschicht haben; er bezeichnet dieselbe als „Faserstoffähnliche embryonale Bindegewebswucherung“ oder als „desuciden Faserstoff“ und führt als Beweis für seine Ansicht an, dass man an dieser fälschlich für aufgelagertes Exsudat gehaltenen Pseudomembran nicht nur öfters eine Epithelbedeckung wahrnehmen könne, sondern dass dieselbe auch bis in ihre äussersten Schichten hinein deutlich das Gepräge einer geweblichen Organisation zeige; während die tieferen Lagen gefäss- und zellenreich seien, scheinen die oberen allerdings bei oberflächlicher Betrachtung amorph und structurlos zu sein, lassen jedoch „in der areolären, gleichsam spongiösen Masse, den dickwulstigen gallertigen Netzen und zottigen warzigen Erhebungen zweifellos roth imbibirte Zellkerne erkennen, welche in grossen Distanzen durch eine reichliche Interzellulärsubstanz auseinandergedrängt sind“; auch findet zwischen tiefer und oberflächlich gelegener Schicht der Pseudomembran ein ganz allmählicher Uebergang und keine scharfe Abgrenzung statt.

Wie wenig diese von den genannten Forschern ausgesprochenen Ansichten gegenüber der alten bequemen Lehre von den fibrinösen Exsudaten Eingang gefunden haben, ersieht man leicht aus einer Durchsicht der neueren Handbücher der allgemeinen Pathologie und pathologischen Anatomie; aber es muss hervorgehoben werden, dass selbst Autoren, welche durch eigene speziell darauf gerichtete Untersuchung sich Einsicht in die fraglichen Verhältnisse zu verschaffen gesucht haben, zu dem Resultate gelangt sind, dass die alte Lehre die richtige sei. So konnte z. B. E. Wagner<sup>1)</sup> Virchow's und Buhl's Angaben nicht bestätigen, glaubt vielmehr daran festhalten zu müssen, dass der an der Oberfläche der entzündeten Pleura auftretende Faserstoff aus den hyperaemischen Gefässen abstamme und auch Weigert<sup>2)</sup>, der in neuester Zeit die pathologische Faserstoff-

1) E. Wagner, Beiträge zur pathologischen Anatomie der Pleura, Archiv für Heilkunde, XI, p. 43.

2) Weigert, über Croup und Diphtheritis. Virchow's Archiv, 72, Separatabdruck p. 40.

bildung erörtert hat, scheint geneigt für die serösen Häute eine Betheiligung der Substanz des Bindegewebes an derselben in Abrede zu stellen.

Hiernach kann man noch gegenwärtig mit demselben Rechte, wie es vor nunmehr 16 Jahren Buhl that, sagen, dass „eine Klarheit und Einstimmigkeit über diesen wichtigen Punkt des Entzündungsprocesses nicht existirt und dass es vor der Hand Jedem überlassen bleibt, sich je nach den persönlichen Neigungen der einen oder anderen Meinung anzuschliessen“. Auch hier kann, wie in so vielen andern Fragen, ein Fortschritt nur von einer Vervollkommnung der Untersuchungsmethode erwartet werden und es scheint mir nach meinen Erfahrungen nicht zweifelhaft, dass die Anwendung der oben beschriebenen Picrocarminbehandlung in dieser Hinsicht grosse Vortheile darbietet. Dieselbe lässt nämlich durch den eintretenden Farbeffekt unmittelbar erkennen, dass im Verlaufe vieler entzündlicher Prozesse eine mit Aufquellung und Homogenisirung verbundene chemische Veränderung der Interzellulärsubstanz des Bindegewebes erfolgt, welche dieselbe einer Faserstoffmasse ähnlich macht; die Veränderung giebt sich kund durch eine intensiv gelbe Farbe, welche das Picrocarmin erzeugt; der Gegensatz zu dem fast farblosen Aussehen der unveränderten Umgebung ist kaum weniger markirt, als die Farbendifferenz zwischen amyloiden und nicht amyloiden Theilen bei Behandlung pathologischer Präparate mit den bekannten Reagentien und ebenso, wie es mit Hilfe der letzteren möglich ist, die ersten Spuren einer beginnenden Amyloiddegeneration aufzufinden, gestattet die Picrocarminfärbung die Verfolgung der in Rede stehenden Veränderung bis zu ihrem ersten Debut. Da nun dieses veränderte Verhalten der bindegewebigen Grundsubstanz gegen Picrocarmin zusammentrifft mit der Ausbildung einer auch makroskopisch auffälligen Faserstoffähnlichkeit und da ferner in solchen Fällen auch anderen mikrochemischen Reagentien (Essigsäure, Kalilösung, Salpetersäure, wässrige Jod-Jodkaliumlösung) gegenüber die veränderten Theile des Gewebes das Verhalten einer Proteinsubstanz darbieten, so dürfte sich gegen die Aufstellung einer „fibrinoiden Degeneration“ des Bindegewebes und gegen die Bezeichnung der aus ihr hervorgehenden Masse als „fibrinoide Substanz“ oder „desmoider Faserstoff“ (Buhl) kaum etwas einwenden lassen. Der von Buhl

vorgeschlagene Name „faserstoffähnliche Bindegewebswucherung“ erscheint mir insofern unpassend, als ich den Prozess als einen einfach passiven, degenerativen auffasse und ihn in nahe Beziehung bringen möchte zu dem neuerdings von Cohnheim und Weigert formulirten Begriff der „Coagulatinsecrose“, wenn ich auch die Möglichkeit einer Rückkehr des degenerirten Gewebes in den normalen Zustand nicht unbedingt in Abrede stellen will.

Was die Verbreitung des Prozesses betrifft, so muss ich dieselbe für eine sehr grosse halten; meine bisherigen Beobachtungen erstrecken sich vorzugsweise auf die serösen Häute, die Gefässwandungen und die Synovialmembranen.

### 1. Seröse Häute.

Ein sehr günstiges Objekt für das Studium der fibrinoiden Umwandlung des Bindegewebes liefern gewisse Formen subacuter Entzündung, wie sie z. B. nicht selten an der Oberfläche tuberculöser Lungen gefunden werden. An Stellen, wo frische käsige Knoten oder Kavernen nahe an die Pleura heranreichen, erscheint dieselbe in solchen Fällen in bekannter Weise abgesehen von einer meist nur unbedeutenden hyperplastischen Verdickung, mit einer dünnen, festhaftenden meistens etwas durchscheinenden, fast gallertigen, oft aber auch mehr oder weniger opaken, gelblichweissen Schicht überdeckt, welche ebensowohl durch ihre geringe Kohärenz und ihre bei dem Versuche der Ablösung mit der Pinzette sich erweisende Brüchigkeit als durch das sehr unregelmässige Relief ihrer mit Zotten, Fäden und leistenförmigen Riffen besetzten Oberfläche ihre Zugehörigkeit zu dem Pleuragewebe zweifelhaft macht und vielmehr die Annahme eines erstarrten Faserstoffexsudats zu rechtfertigen scheint. Noch mehr wird man zu letzterer Annahme hingedrängt, wenn man sieht, wie diese Schicht an den Lungenrändern sich zu einer beträchtlichen Höhe erhebt, sodass dieselben von einem, oft mehrere Linien breiten Bande mit zackigem oder zottigem Rande eingesäumt erscheinen. Die mikroskopische Untersuchung abgelöster Fetzen dieser Massen ergibt keine sicheren Aufschlüsse über die Natur derselben, es lässt sich durch dieselbe nur konstatiren, dass es sich hier im Gegensatz zu den Produkten einer eitrigfibrinösen Pleuritis, welche

eine dichte Anhäufung von Eiterzellen in einem Netze feiner Fibrinfäden darbieten, um eine zell- und kernarme Substanz handelt, deren wesentlichster Bestandtheil unregelmässig verschlungene oder mit einer gewissen Regelmässigkeit netzförmig verbundene breite Bänder darstellen, welche theils homogen theils feinstreifig erscheinen und durch ihren Glanz an das Verhalten amyloider Massen erinnern. Macht man Durchschnitte durch die gehärteten Theile, so hat es bei Anwendung der beschriebenen Picrocarminfärbung keine Schwierigkeit, sich zu überzeugen, dass ein allmählicher Uebergang zwischen dem Gewebe der Pleura und den scheinbar ganz heterogenen, den Eindruck einer Auflagerung machenden Schicht stattfindet. Die Figuren 1 und 2, welche ich nach derartigen Präparaten habe anfertigen lassen, veranschaulichen die vorliegenden Verhältnisse annähernd getreu. In Fig. 1, welche einen senkrechten Durchschnitt durch eine mit faserstoffähnlicher Auflagerung bedeckte Pleura und das anstossende Lungengewebe darstellt, sieht man bei a und b die Pseudomembran sich als ein fast gleichmässig breites gelbes Band darstellen, unter welchem das Pleuragewebe einen ungefähr gleich breiten röthlichen Streifen bildet; letztere bildet bei c (welche Stelle einem scharfen Lungenrande entspricht) einen stumpfen Winkel und über diesen erhebt sich bei d eine pilzförmige Masse, welche, obwohl sie makroskopisch ganz den Eindruck eines verdickten Theils der aufgelagerten Pseudomembran macht, im mikroskopischen Bilde deutlich durch die bunte Vermischung der beiden differenten Farben eine Zusammensetzung aus bindegewebigen und faserstoffähnlichen Theilen erkennen lässt; letztere bilden an der Oberfläche eine kontinuierliche Schicht, an welche sich nach der Tiefe zu in abnehmender Mächtigkeit gelbgefärbte Einlagerungen in das röthliche Bindegewebe anschliessen. In Fig. 2 ist ein Abschnitt dieser pilzförmigen Masse bei stärkerer Vergrösserung gezeichnet und lässt die Vertheilung der fibrinoiden Substanz in dem pleuralen Bindegewebe deutlich erkennen. Sie bildet innerhalb derselben gelbe, meistens etwas geschlängelte Bänder und gelbe Inseln, welche letztere Querschnitten der ersteren entsprechen. Diese gelben Bänder, welche sich meistens durch ihr homogenes, glasiges Aussehen auszeichnen, an denen indessen bisweilen auch noch eine feinstreifige Zeichnung angedeutet ist, sind in ihrer Substanz frei von zelligen Elementen, welche sich in dem zwischenliegenden Gewebe in

reichlicher Anzahl vorfinden (in der Figur als rothe Pünktchen angedeutet), sind jedoch an ihren Rändern häufig von denselben eingesäumt und nach der Oberfläche hin, wo sie sich dicht zusammendrängen und nur schmale Interstitien zwischen ihnen übrig bleiben, nimmt demnach auch der Zellenreichtum mehr und mehr ab. Eine die Oberfläche selbst bekleidende Schicht endothelialer Zellen habe ich nur ausnahmsweise an einzelnen Stellen zu Gesicht bekommen.

Die Deutung dieser gelben Bänder als eigenthümlich degenerirter Bindegewebsbündel kann nicht bezweifelt werden, ebenso wenig dass dieser Degenerationsprocess ein auf dem Boden einer Entzündung neugebildetes, junges Bindegewebe betroffen hat, denn die Grenze des alten Pleuragewebes, welche durch die elastischen Faserzüge (see Fig. 1) gekennzeichnet wird, geht unter den degenerirten Theilen hinweg. Doch will ich hier ausdrücklich einer anderen Auffassung begegnen, welche geltend gemacht werden könnte. Könnte hier nicht ursprünglich ein einfaches „Faserstoffexsudat“ an der Oberfläche der Pleura bestanden haben, in welches erst späterhin ein junges Bindegewebe hineingewachsen? Liegen also nicht etwa ähnliche Verhältnisse vor, wie bei der sogenannten „Organisation“ eines Blutgefäßstrombus? Ohne in Abrede stellen zu wollen, dass Faserstoffexsudate in demselben Sinne, wie Blutgerinnsel, sich organisiren können, d. h. dass sich ihnen ein aus den umgebenden Theilen hervorwachsendes Bindegewebe substituiren kann, muss ich für die in Rede stehenden Fälle eine solche Auffassung zurückweisen. Der wellig geschlängelte Verlauf der gelben faserstoffähnlichen Bänder, die in ihnen bisweilen noch sichtbare fibrilläre Streifung und vor Allem ihre bestimmte Beziehung zu den zelligen Elementen des Bindegewebes, welche sich zu ihnen in derselben Weise verhalten, wie zu gewöhnlichen Fibrillenbündeln (wie es namentlich deutlich an solchen Schnitten hervortritt, welche nebeneinander liegende Bindegewebsbündel und Faserstoffbänder im Querschnitt zeigen, beide gemeinsam umspannen von den bekannten netzförmigen Figuren der Bindegewebszellen) schliessen den Gedanken, dass die Faserstoffmassen die zurückgebliebenen Ueberreste eines amorphen Exsudates seien, vollständig aus und zwingen vielmehr dazu, ihren Ursprung auf ein gesetzmässig organisirtes Gewebe zurückzuführen. Unentschieden muss dabei freilich bleiben, ob es sich um eine wirkliche Umwandlung colla-

gener Substanz in Fibrin oder einen fibrinähnlichen Körper oder um eine blosse Infiltration des Bindegewebes mit einer gerinnenden Proteinsubstanz handelt.

Uebereinstimmende Bilder habe ich in solchen Fällen von Pericarditis erhalten, bei welcher von der Oberfläche bereits eine junge Bindegewebeeffloreszenz ausgegangen war, was auch bei den klinisch „akut“ verlaufenden Erkrankungen sicher im Laufe von wenigen Tagen zu Stande kommt. Mit der angegebenen Färbungsmethode lässt sich hier sehr leicht die Richtigkeit der Angabe Buhl's (l. c.) konstatiren, dass das dem Pericardium aufgelagerte zell- und gefässreiche neugebildete Bindegewebe ohne bestimmte Grenze in eine Schicht übergeht, welche mikroskopisch den Eindruck eines amorphen Faserstoffexsudates macht, während man mikroskopisch regelmässig angeordnete Zellkerne in ihr findet, welche durch eine reichliche, gequollene Interzellulärsubstanz auseinandergedrängt sind. Die Bedeutung dieser letzteren, durch Picrocarmin gelb gefärbten Schicht ergibt sich am deutlichsten in der Uebergangszone; hier sieht man dieselbe sich entwickeln aus anfänglich zerstreuten, nach der Oberfläche hin an Zahl zunehmenden, aus Bindegewebsbündeln hervorgehenden gelben Bändern, welche in das noch übrigens unveränderte Gewebe eingelagert sind. An der Oberfläche erhebt sie sich zu zottigen Wülsten, an welchen Buhl einen deutlichen Endothelbelag beobachtet hat, was mir leider nicht geglückt ist.

Ob bei akuten Entzündungen der serösen Häute, welche ohne jede Bindegewebsproduktion an der Oberfläche verlaufen, ebenfalls eine fibrinoide Entartung des Gewebes zur Bildung der Pseudomembranen beiträgt oder ob letztere lediglich aus aufgelagertem fibrinösem Exsudat besteht, habe ich nicht entscheiden können. Bei der croupöse Pneumonien begleitenden fibrinösen Pleuritis, sowie bei akuten purulenten puerperalen Peritonitiden habe ich allerdings wiederholt den Eindruck gehabt, als wenn die untersten Schichten der Pseudomembran aus den faserstoffähnlich umgewandelten obersten (oberhalb der elastischen Faserzüge gelegenen) Schichten der Serosa gebildet würden.

## 2. Gefässintima und Endocardium.

Auch hier scheinen vorzugsweise entzündliche mit Gewebsneubildung verbundene Prozesse einen günstigen Boden für das

Auftreten der fibrinoiden Substanz abzugeben. Nach meinen Beobachtungen spielt dieselbe eine nicht unwichtige Rolle in den Veränderungen, welche auf das Zustandekommen einer aneurysmatischen Erweiterung und Perforation arteriosclerotischen Gefässe von Einfluss sind. In mehreren Fällen, in welchen keineswegs umfangreiche Aneurysmen durch Ruptur tödtlich endeten hatten, habe ich den in Rede stehenden Degenerationsprocess in sehr exquisiter Weise in der Gefässwand ausgebildet gefunden. Schon bei der makroskopischen Betrachtung gewährte dieselbe einen charakteristischen Anblick. Die Innenfläche der Arterie wird durch eine röthliche, transparente Gewebsschicht gebildet, welche sich zwar leicht in grösseren häutigen Stücken abziehen lässt, aber doch eine grosse Brüchigkeit und wenig Kohärenz besitzt; ihre Oberfläche ist sammtartig reuh und des normalen spiegelnden Glanzes beraubt. Diese Beschaffenheit erzeugt eine grosse Aehnlichkeit mit dem Ansehen einer aus dem Blute ausgeschiedenen Fibrinschicht und es ist wohl anzunehmen, dass man sich mit dieser Deutung gewöhnlich begnügt und eine genauere Untersuchung in solchen Fällen unterlassen hat. Letztere ergibt, dass es sich um eine fibrinoide Degeneration der Gefässwand handelt, welche von der durch den arteriosclerotischen Process bereits verdickten Intima ihren Ausgang nimmt, sich jedoch auch auf die äusseren Theile der Wand erstrecken kann, womit die Widerstandsfähigkeit derselben natürlich aufs Aeusserste herabgesetzt wird.

Macht man einen senkrechten Durchschnitt durch die erkrankte Gefässwand und färbt denselben in Pierocarmin, so zeichnen sich diejenigen Theile, welche die beschriebene makroskopisch auffällige Veränderung darbieten, sofort durch eine intensiv gelbe Färbung aus und man erkennt im Innern derselben gleichzeitig in ziemlich regelmässiger Anordnung spärliche rothgefärbte kleine Kerne, anscheinend in kleinen Lücken der homogenen, glasisigen, gelben Substanz gelegen. Wenn schon hierdurch der Eindruck hervorgerufen wird, dass hier ein eigenthümlich entartetes Gewebe vorliegt, so wird man daran um so weniger zweifeln, wenn man den allmählichen Uebergang zu den in der Tiefe gelegenen Gewebsschichten der Gefässwand verfolgt und man nun überdies bei der Untersuchung der ersten Anfänge des Processes in der Peripherie der erkrankten Stellen der Gefässwand findet, dass hier die durch ihre gelbe Färbung charakterisirten Theile



bisweilen im Innern der sclerotisch verdickten Intima eingeschlossen sind, so dass die obersten (dem Gefässlumen zugewandten) Schichten der letzteren sich noch in ihrem ursprünglichen Zustande erhalten zeigen, während die tieferen Theile derselben bereits durch fibrinöse Substanz ersetzt sind, ein Verhältniss, welches an die bekanntlich ebenfalls von unten nach oben vorschreitenden fettigen Degenerationsprozesse in den sclerotischen Platten der Arterien erinnert. Eine Verwechslung mit wirklichem Faserstoff, welcher einen thrombotischen Niederschlag auf der Innenfläche des Gefässes bildet, ist hier natürlich ganz ausgeschlossen und keine andere Erklärung möglich, als die, dass die fibrinoide Substanz durch einen in die Gefässwand selbst eingetretenen Degenerationsprozess entstanden ist. Fig. 3 ist einem solchen Präparate nachgebildet; bei a sieht man noch intakte Gewebzüge die fibrinöse Substanz überdecken, bei b tritt letztere an die Oberfläche und quillt daselbst zu einem flachen Hügel hervor. Uebrigens zeigt die Zeichnung den gewöhnlichen Befund vorgeschrittener Arterienclerose: starke Verdickung der Intima, Atrophie der Media (M. M.), welche nicht nur stark verdünnt, sondern auch vielfach in ihrer Kontinuität unterbrochen ist. Das Präparat stammt von einem Aneurysma der Aorta, welches in die Trachea perforirt war. — In Bezug auf seinen histologischen Charakter schliesst sich der Prozess genau an die oben beschriebenen Erkrankungen der Pleura und des Pericardium an; auch hier ist mit der durch die gelbe Färbung sich kundgebenden chemischen Veränderung der Fibrillenbündel eine starke Aufquellung und Homogenisirung sowie ein Auseinanderrücken der Gewebszellen verbunden, welche letztere schliesslich durch die Einklemmung in die Spalten der quellenden Grundsubstanz eine Atrophie zu erleiden scheinen.

Dass die geschilderte Erkrankung der arteriellen Gefässwand unter Umständen auch die Grenzen der inneren Gefässhaut überschreiten kann, habe ich in einem Fall an Aortenaneurysma gesehen, welches mit einer kleinen Oeffnung in die Lungenarterie durchgebrochen war. Hier wurde im Umfange der Perforationsöffnung die Wand der Aorta allein durch eine dünne Schicht fibrinoider Substanz gebildet, welche der Aussenfläche der Lungenarterie auflag; Schnitte, welche die verdünnte Stelle der Aorta im Zusammenhange mit den angrenzenden weniger veränderten Theilen derselben erkennen liessen, zeigten, dass die zurückgebliebene

fibrinoide Substanzschicht die Fortsetzung der Adventitia darstellte, während Media und Intima gänzlich fehlten. Hieraus geht hervor, dass die fibrinoide Umwandlung nicht nur durch die ganze Dicke der Gefässwand vorschreiten kann, sondern dass auch die degenerirten Theile einer vollständigen Auflösung anheimfallen können, sodass, abgesehen von der mit der Entartung verbundenen Erweichung und Konsistenzverminderung der Gefässwand, als zweites, das Zustandekommen einer Perforation begünstigendes Moment die aus dem Verlust der inneren Schichten sich ergebende Verdünnung hinzukommt <sup>1)</sup>.

In Bezug auf das Endocardium muss ich mich einstweilen bestimmter Angaben enthalten, da mir keine hinreichend beweisenden Beobachtungen über das Vorkommen der gleichen Erkrankungsform bei demselben zu Gebote stehen. Doch sei es mir gestattet zu bemerken, dass sich in der Substanz mancher Vegetationen der Klappen bei sogenannter „verrucöser“ Endocarditis und zwar in der Basis derselben eine Gewebsstruktur findet, welche mir die Annahme sehr nahelegt, dass es sich hier um ein entzündlich gewuchertes Klappengewebe handelt, welches die beschriebene fibrinoide Metamorphose eingegangen. Doch finde ich allerdings gerade hier die Unterscheidung von aufgelagerten thrombotischen Faserstoffmassen sehr schwierig.

### 3. Synovialhäute.

An den sogen. synovialen Sehnenscheiden (Schleimscheiden) führt der fibrinoide Degenerationsprocess, wie ich in

1) Von Interesse erscheint mir hier die Erinnerung an eine alte Angabe Rokitansky's (Pathologische Anatomie, II, pag. 558, 1844). Derselbe erwähnt eine besondere Form von Aneurysmen, welche sich durch ihre Neigung zu Zerreibungen bei unbedeutendem Umfange auszeichnen, und beschreibt dieselbe als mit einem Halse aufsitzende, erbsen-, bohnen- bis haselnussgrosse Säcke, in deren Wandung die beiden innern Gefässhäute zu Grunde gegangen sind, sodass dieselbe entweder nur aus der äusseren Zellscheide besteht (Aneurysma mixtum externum) oder, was der gewöhnliche Fall ist, aus der Zellscheide und einer neugebildeten innern Gefässhaut — „es bildet sich alsbald eine innere Gefässhaut in Form einer recenten Auflagerung“ —. Diese von Rokitansky aus dem Blutfaserstoff abgeleitete und daher vermuthlich fibrinähnliche „recente Auflagerung“ scheint mir der von mir beschriebenen fibrinoiden Schicht, welche aus einer Entartung der Gefässwand hervorgeht, zu entsprechen.

mehreren Fällen zu beobachten Gelegenheit hatte, zu einem sehr auffälligen Befunde, nämlich zu der Bildung der bekannten, über ihrer Bedeutung noch immer kontroversen *Corpuscula oryzoidea* (Reiskörperchen). Eine Darstellung dieser Entwicklungsweise der genannten Körper, welche mir bereits aus früheren gelegentlichen Beobachtungen sehr wahrscheinlich geworden war, ist vor einigen Jahren von Herrn Dr. Hoefmann, der im hiesigen pathologischen Institute die Untersuchungen in zwei Fällen ausführte, freilich ohne Benutzung der Picrocarminfärbung, in seiner Dissertation gegeben worden<sup>1)</sup>. In diesen Fällen handelte es sich um Erkrankungen der Sehnenscheiden der Fingerflexoren, welche in der gewöhnlichen Weise zu beträchtlich grossen, in der Gegend der Handwurzel zwerchsackartig eingeschnürten Geschwulsttaschen aufgetrieben und mit einer grossen Menge von Reiskörpern erfüllt waren. Die anatomische Untersuchung fand unter besonders günstigen Verhältnissen statt, da bei der Operation nicht nur der Inhalt entleert, sondern auch die Wand der Säcke möglichst vollständig extirpiert worden war und da ausserdem in dem einen Falle, in welchem 6 Wochen zuvor durch Inzisionsöffnungen der Sack bereits von seinem Inhalt befreit worden war und sich innerhalb dieses kurzen Zeitraumes wiederum jene Körper in grosser Zahl gebildet hatten, es feststand, dass hier Bildungen jüngsten Datums vorlagen.

Die Wand der beiden Säcke liess in übereinstimmender Weise einen chronischen Entzündungsprozess der Sehnenscheide erkennen, welcher vollständig den Charakter der fungösen Gelenkentzündung an sich trug (*Tenosynovitis fungosa* nach Volkman); sie war umgewandelt in eine dicke Lage eines zellen- und gefässreichen Granulationsgewebes, in welchem auch, wie Herr Dr. P. Baumgarten entdeckte, echte Tuberkel in Form kleinster, mit Riesenzellen ausgestatteter zelliger Herde nicht fehlten. Der Innenfläche hafteten in grosser Menge theils mittels eines Stieles, theils mit breiter Basis auf das Mannichfachste gestaltete, grösstentheils winzige Körperchen an, die in ihrem ganzen Verhalten den frei in der Höhle liegenden *Corpuscula oryzoidea* glichen, und dieselbe Substanz bekleidete auch in dünner Schicht einzelne Theile der

1) Hoefmann, über Ganglien und chronisch-fungöse Sehnenscheidenentzündungen. Diss. inaug. Regimonti. 1876.

inneren Höhlenwand, als wenn sie über dieselbe ausgegossen wäre. Ging hieraus bereits mit Wahrscheinlichkeit hervor, dass bei der Entstehung der Körper die Wandung des Sackes eine Rolle spielte, so ergab die mikroskopische Untersuchung senkrechter Durchschnitte mit Bestimmtheit, dass jene aufgelagerte Schicht nichts anderes als einen degenerirten Theil des Gewebes der Wandung darstellte. Hoefmann (l. c. p. 62) beschreibt dieselbe nach Carmin-Präparaten als einen die Wand nach innen begrenzenden, auffallend dunkelroth gefärbten Saum: „dieser besteht aus amorphen, körnigen Massen, die theils einzelne formlose Plaques, theils durch Verschmelzen derselben Streifen und Klumpen bilden; es zeigt sich aber nirgends ein scharfer Uebergang zwischen der Granulationsschicht und der amorphen Masse, sondern es scheint, als ob nach innen zu sich in der Grundsubstanz der ersteren einzelne rothe Massen einlagern, die bald an Mächtigkeit zunehmen, während die Kerne dazwischen in ihren Contouren noch scharf erhalten bleiben, jedoch an Menge abnehmen, so dass schliesslich in der innersten Schicht, wo die amorphe Substanz so mächtig, dass sie einen fast kontinuierlichen Saum bildet, sich nur noch vereinzelt Kerne nachweisen lassen.“ Neuerdings angefertigte Präparate, welche ich der beschriebenen Methode der Picrocarminfärbung unterwarf, liessen die Entwicklung der obersten, scheinbar amorphen „Auflagerung“, die sich wiederum intensiv gelb färbt, aus dem darunter gelegenen zellenreichen Gewebe sehr deutlich erkennen. Der Befund bot nur insofern eine Abweichung von der früher gegebenen Beschreibung des Degenerationsprozesses in serösen Häuten und Gefässen dar, als die fibrinoide Substanz der angeführten Darstellung Hoefmann's gemäss im Beginn nicht in Form längerer, Bindegewebsbündeln entsprechender Bänder sich zeigte, sondern vielmehr einzelne Klumpen oder Schollen bildete, ähnlich den amyloiden Schollen bei der Speckentartung der Milz und Leber; durch die Vereinigung dieser anfänglich getrennten Massen kam dann gegen die Oberfläche hin eine zusammenhängende amorphe Schicht zu Stande, in welcher nur spärliche Reste rother Zellkerne sich erhalten hatten.

Derselbe Degenerationsprozess zeigte sich in gewissen breit-aufsitzenden konischen oder platten blattförmigen Auswüchsen der Innenfläche der Wand, welche ihrer ganzen Beschaffenheit nach als in der Entwicklung begriffene, adhärente Corpuscula oryzo-

dea aufgefasst werden mussten. Zum grössten Theile wurden dieselben aus einer fibrinoiden Substanz gebildet, welche an der Basis einen allmählichen Uebergang zu einem wohlgehaltenen, zellreichen Gewebe zeigt. Bisweilen bildete auch letzteres den Hauptbestandtheil und die Degeneration war nur auf die oberen Abschnitte, selbst wohl nur auf die äussersten Spitzen der Auswüchse beschränkt. Hier hatte also die Bildung der Corpuseula unzweifelhaft im Sinne Virchow's<sup>1)</sup> mit einer villösen Gewebswucherung begonnen. Nicht so klar lag dieses Verhältniss zu Tage bei den mit dünnem, fadenförmigem Stiele der Wand aufsitzenden und bei den freien Körpern. Dieselben bestanden fast gänzlich aus einer Masse, welche man, bei dem Mangel geweblicher Struktur, sehr wohl für ein amorphes Gerinnungsprodukt halten konnte; war ein Stiel vorhanden, so sah man diesen aus einem glänzenden, fasrigen Fibrillenbündel bestehen, welches sich in die Masse des Körperchens als geschlängelter, zentraler Strang verfolgen liess und im Innern desselben in einzelne pinselförmig auseinanderweichende Fasern sich auflöste, von einer Gewebswucherung war hier Nichts zu konstatiren. Dennoch wird von vornherein auch für diese Bildungen, da sie makroskopisch sich ganz ähnlich verhalten, derselbe Entstehungsmodus, den die Untersuchung jener kleinen Exkreszenzen ergeben hat, wahrscheinlich sein; wenigstens muss zugegeben werden, dass der weitere Fortschritt des beschriebenen Degenerationsprozesses zu einer vollständigen Vernichtung einer ursprünglich vorhandenen Gewebsstruktur geführt haben konnte. Eine genauere Untersuchung ergab überdies, dass die scheinbar amorphe Substanz der feingestielten und der freien Körper dennoch nicht immer völlig einer geweblichen Struktur entbehrte. Hoeftmann fand nicht nur bisweilen an den Stielen der Körper eine das Sehnenbündel mantelartig umschliessende Schicht von Granulationsgewebe, sondern konstatirte auch an einigen freien Körpern eine Zusammensetzung aus „konzentrischen Schichten jener amorphen Masse, die bei Carminfärbung schon durch ihre dunkle Färbung abstechen und von einander getrennt werden durch mantelartig dieselben umgebende, schmale Bindegewebsstreifen, die zum Theil deutliche fibrilläre Streifung und scharfe, spindlige Kerne zeigen“ (l. c. p. 64). Bei einem dieser Körper und zwar einem

---

1) Virchow, Geschwülste, I, pag. 208.

der grössten überhaupt gelang es sogar, eine periphere Lage von länglichen Kernen nachzuweisen, die einen fast epithelartigen Ueberzug bildeten, indem sie äusserst dicht gedrängt in vier- bis sechsfacher Lage übereinandergeschichtet waren, die grösseren derselben befanden sich in der Peripherie, während sie nach innen hin kleiner wurden<sup>1)</sup>. Ferner habe ich selbst wiederholt an solchen Corpuscula oryzoidea, die ihrem äusseren Habitus nach durchaus den Eindruck einer amorphen Masse machten, eine Zusammensetzung aus breiten glänzenden, homogenen Bändern von gleichmässiger Breite beobachtet, welche nach Art von Bindegewebsbündeln plexusartig untereinander verflochten waren, so dass zwischen ihnen nur schmale, spaltförmige Interstitien übrigblieben, in welchen deutlich Kerne erkennbar waren. Offenbar hängt es von der Architektur des ursprünglich vorhandenen, der fibrinoiden Degeneration anheimfallenden Gewebes ab, ob die aus letztem hervorgehenden Körper einen konzentrisch zwiebelschalenartigen Bau zeigen (was der gewöhnliche Fall zu sein scheint) oder ob sie die letzterwähnte plexiforme Struktur darbieten.

Ich will mich nicht des Fehlers schuldig machen, die aus den angeführten Beobachtungen sich für die Bildung der Corpuscula oryzoidea ergebenden Resultate in der Weise zu verallgemeinern, dass ich einen anderen Entstehungsmodus leugne. Beachtenswerth aber dürfte jedenfalls sein, dass auch derjenige Autor, welcher, soweit mir bekannt, zuletzt dieser Frage eine eingehende Untersuchung gewidmet hat, R. Volkmann (in seinen „Beiträgen zur Chirurgie“ p. 212) zu dem Schluss gekommen ist, dass die Corpuscula oryzoidea nicht durchweg als einfache geronnene Niederschläge aus der Synovia oder einem Exsudat zu betrachten seien, dass vielmehr bei ihrer Entstehung, wie schon H. Meckel angegeben hatte, auch durch „Einlagerung von Albuminaten“ veränderte Gewebstheile eine Rolle spielen. Er fand in einem reiskörperchenhaltigen Hygrom nicht nur die Fibrillenbündel der durch dasselbe hindurchverlaufenden, jedoch in ihrer Continuität getrennten Fingerstrecksehnen durch eingelagerte Albuminate aufgequollen und durchtränkt, sondern es zeigten sich auch

---

1) Dieser Befund erinnert an eine Angabe Michon's (Concours-Thèse Paris 1857), dass er ein die amorphen, der Wand aufsitzenden Massen deckendes Epithel gefunden habe.

„die derben Bindegewebszüge der Kapsel durch feingranulirte, keine Organisation zeigende Schichten weit auseinander geschoben und das aufgequollene Gewebe von denselben Massen so durchtränkt, dass die Struktur fast ganz verschwindet.“ Ebenso findet sich an einem anderen Orte bei Volkmann <sup>1)</sup> die Angabe, dass die *Corpuscula oryzoidea* zwar aus Bindegewebe beständen, in welchem bei Essigsäurezusatz Kerne hervortreten, dass die Struktur indessen durch infiltrirte Eiweiss- und Faserstoffmassen meist etwas verwischt, unendlich wäre. Nur darin kann ich Volkmann nicht beistimmen, wenn er den Ursprung dieser infiltrirenden Albuminate vorzugsweise in der Synovia sucht, da wir, wie aus dem früher Mitgetheilten hervorgeht, dieselbe Erscheinung auch in verschiedenen anderen Organen finden, wo eine Durchtränkung mit Synovia gar nicht in Frage kommt. Ausserdem möchte ich auch hervorheben, dass, da sich der beschriebene Degenerationsprozess in allen Stadien bis zur völligen Aufhebung der geweblichen Struktur verfolgen lässt, auch für solche *Corpuscula oryzoidea*, die als durchaus amorphe Massen sich darstellen, der gewebliche Ursprung keineswegs mit Bestimmtheit ausgeschlossen werden kann.

Ueber die in Schleimbeuteln und Gelenkhöhlen vorkommenden Reiskörperchen stehen mir keine Erfahrungen zu Gebote; in letzteren habe ich jedoch bei chronischen fungösen, mit Tuberkelbildung verbundenen Entzündungen die Oberfläche der Granulationen öfters mit einer dünnen Schicht fibrinoider Substanz bedeckt gefunden, welche ich aus einer Degeneration der obersten Gewebsschichten ableiten musste.

#### 4. Schleimhäute.

Sowohl bei der mit croupöser Auflagerung verbundenen als auch bei der reinen Diphtheritis nimmt das Gewebe der Schleimhaut in seinen obersten Schichten, wie bekannt, eine dem geronnenen Fibrin ähnliche Beschaffenheit an. Diese stets als necrotisch zu betrachtenden Theile erscheinen unter dem Mikroskop amorph, meistens körnig und färben sich, mit Picrocarmin in der angegebenen Weise behandelt, gleichmässig intensiv gelb mit Ausnahme zerstreuter rother Kerne; ihre Grenze gegen das darunterliegende,

1) R. Volkmann, Krankheiten der Bewegungsorgane in Pitha-Billroth's Handbuch der Chirurgie, pag. 827.

meistens sehr zellreiche und mit blutgefüllten Gefäßen versehene Gewebe ist eine scharfe und wird durch eine ziemlich regelmäßige, horizontale Linie gebildet, doch lassen sich sowohl elastische Fasern als Blutgefäße (letztere zum Theil noch mit kenntlichen Blutkörperchen erfüllt) in sie hinein verfolgen, wie ich insbesondere in einem Falle von diphtheritischem Croup in der Trachea sehr schön sehen konnte. Cohnheim und Weigert haben den Zustand neuerdings als Coagulationsnecrose bezeichnet und denselben auf eine Durchtränkung mit fibrinogenreicher gerinnender Lymphe bezogen, welche in dem zuvor abgestorbenen Theile eintritt. Ich meinerseits möchte grade in der Anhäufung gerinnender fibrinähnlicher Massen eine Ursache der eintretenden Necrose erblicken und, wie schon oben angedeutet, den Vorgang als einen mit der beschriebenen fibrinoiden Degeneration anderer Gewebe verwandten auffassen.

Zum Schluss füge ich hier die Bemerkung hinzu, dass die von mir empfohlene Picrocarminfärbung ein sehr brauchbares Mittel ist, um das von Langhans in der Placenta beschriebene „canalisierte Fibrin“ zur Anschauung zu bringen, da dasselbe durch eine sehr ausgeprägte gelbe Färbung sich dabei scharf von den übrigen Theilen der Placenta abhebt.

---

### Erklärung der Abbildungen auf Tafel VI.

---

- Fig. 1. Schnitt durch die Pleura und das anstossende Lungengewebe bei Pleuritis.  
a, b Pleurablätter mit einer „Pseudomembran“ bedeckt, bei c unter einem stumpfen Winkel (einem scharfen Lungenrande entsprechend) zusammenstossend.  
d pilzförmige Erhebung der „Pseudomembran“, eee elastische Faserzüge der Pleura.
- Fig. 2. Ein Abschnitt von d der vorigen Figur bei stärkerer Vergrößerung.
- Fig. 3. Schnitt durch die Wand eines Aortenaneurysma. I. Intima, M. Media, A. Adventitia. Bei a fibrinoide Degeneration der Intima, welche noch nicht bis an die Oberfläche heranreicht, bei b Verbreitung derselben bis zur Oberfläche.
-







## Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen.

### Theil II.

Von

**Walther Flemming,**

Professor der Anatomie in Kiel.

---

Hierzu Tafel VII, VIII, IX (1, 2, 3).

---

### Inhalt.

Vorbemerkungen über die angewandten Benennungen.

Abschnitt 1. Prüfung hinsichtlich des allgemeinen Vorkommens indirecter Kerntheilung. (Enthält zugleich die Besprechung der neuesten Literatur über Zelltheilung.)

A. Einleitung.

B. Amphibien (Siredon, Proteus, Triton, Hodenepithel von Salamandra, Krötenlarven).

C. Pflanzen.

D. Säugethiere.

Anhang: Ueber die Kerntheilung bei mehrkernigen Zellen.

Abschnitt 2. Neue Ergebnisse über die Morphologie und Mechanik der Zelltheilung.

Einleitung.

A. Anfangsphasen.

B. Die Segmentirung der Kernfäden, und der Uebergang vom Knäuel zum Stern.

C. Die Umordnung der Sternform zur Aequatorialplatte.

D. Die Längsspaltung der Kernfäden.

E. Die Tochterkernfiguren.

F. Die achromatische Fadenfigur.

Schluss.

Abschnitt 3. Ueber die Entwicklung der Samenfäden bei Salamandra.

Bemerkungen zur Technik.

Literaturverzeichniss.

---

### Vorbemerkungen über die angewandten Benennungen.

Bei der Beschreibung eines neuentdeckten Gebietes ist die Wahl der ersten Benennungen nicht gleichgültig, und Uebereinstimmung der verschiedenen Erforscher in der Namengebung sehr wünschenswerth. Ich habe mich deshalb in meiner Terminologie den früheren und gleichzeitigen Beobachtern möglichst nahe zu halten gesucht, und für das von mir neu Beschriebene möglichst einfache Ausdrücke gewählt. In einigen Puncten konnte Ersteres nicht geschehen; diese Vorbemerkungen sollen die Gründe dafür darlegen und zugleich bestimmt definiren, was unter den hier gebrauchten Namen zu verstehen ist, um Missdeutungen vorzubeugen.

Den Ausdruck „Ruhe des Kerns“ habe ich, was mir selbstverständlich schien, stets nur im Gegensatz zu den Veränderungen während der Theilung gebraucht, und fahre darin fort. Es soll damit nicht etwa gesagt sein, dass ein nicht in Theilung stehender Kern stets in absoluter Ruhe sein müsste; vielmehr habe ich selbst Bewegungen und Formveränderungen der ganzen Kerne und ihrer Netzwerke, wenn auch geringfügige erwähnt (Th. I, pag. 314, 317), wie solche neuerdings von Prudden<sup>1)</sup> und Schleicher (11) näher studirt sind.

Die Namen für die morphologischen Theile des Kerns:

1. Kerngerüst oder Kernnetz, intranucleares G. oder N.; darin als Verdickungen:

2. Netzknoten; und als besonders beschaffene Körper:

3. eigentliche Kernkörperchen oder Nucleolen;

4. Kernmembran oder -Wand;

5. Zwischensubstanz des Kerns, d. i. seine ganze übrige Masse ausser den vorigen Theilen — behalte ich wie früher (Th. I, p. 349) bei; denn sie sind, bei Berücksichtigung der von mir a. a. O. und von Anderen gegebenen Beschreibungen dieser Theile, jedenfalls nicht misszuverstehen und involviren keinerlei unbewiesene Voraussetzungen, was bis jetzt mit allen anderen für diese Dinge gewählten Namen mehr oder weniger der Fall ist.

Auf Grund eines reinen Missverständnisses hat Klein (12)

---

1) Beobachtungen am lebenden Knorpel. Virchow's Arch. Bd. 15, H. 2.

das Wort „Gerüst“ angefochten; er meint „dieser Name <sup>1)</sup>“ müsse ein passives Stroma bedeuten, während das Netz der wesentliche und lebende Theil des Kerns sei“. Mich wundert nur, dass Klein den Namen „Netz“ in dieser Hinsicht für besser hält und allein gebraucht; denn ein Netz ist an sich gerade ebenso todt oder lebendig, wie ein Gerüst. Der letztere Name ist im Sinne der deutschen Sprache genauer und besser, und darum von mir gewählt, weil Gerüst ein Balkenwerk bezeichnet, welches nach drei Dimensionen ausgedehnt ist (wie es im Kern der Fall ist), Netz aber ein bloss flächenhaft ausgedehntes. So ist es ja im Grunde auch sprachlich ungenau, von dem „Reticulum“ eines Lymphknotens zu reden. Da aber dieser Gebrauch verbreitet, und Missdeutungen kaum denkbar sind, so habe ich stets auch das Wort „Netz“ oder „Netzwerk“ abwechselnd und gleichbedeutend mit „Gerüst“ gebraucht und fahre darin fort.

Hiermit soll also ein für allemal der Gedanke ausgeschlossen sein, als ob ich das Kerngerüst für ein „passives Stroma“ hielte; im I. Theil dieser Arbeiten (p. 348 ff., p. 368 u. a. a. O.) findet sich genügend ausgesprochen und motivirt, dass und warum ich es vielmehr als einen besonders wesentlichen lebendigen Theil des Kerns ansehe. Freilich haben wir darum noch keinen Grund, es als den allein lebenden zu betrachten, und die Zwischensubstanz schlechtweg für flüssig und unbelebt zu halten; um so weniger, da sie bei der Theilungsmetamorphose des Kerns sichtlich theilhaftig ist <sup>2)</sup>, und da Klein (12) kürzlich gute Gründe dafür beigebracht hat, dass sie nicht flüssig ist.

Von Schleicher (11) ist kürzlich gegen den Ausdruck „reticuläre Structur“ oder „Gerüst“ der Einwand erhoben worden, dass sie nicht exact seien, weil die so benannten Theile in ihrer Form veränderlich, contractil seien. Das Letztere ist zuzugeben und, wie ich eben erwähnt habe, von mir ja ebenfalls beobachtet; da aber eine gerüstförmige oder „reticuläre“ Anordnung der betreffenden Substanz im Kern doch jedenfalls den vorherrschenden Zustand repräsentirt, und wir einmal einen kurzen Ausdruck brauchen, so scheinen mir jene Namen dennoch die besten; ein beweg-

1) Klein übersetzt allerdings: „Framework“. Ich würde auf diese Uebertragung nie verfallen sein, sondern mit „intranuclear structure“ übersetzt haben. Structura heisst ja: Gerüst.

2) Vergl. hiefür und für das Nächstfolgende: Th. I, Abschnitt 2.

liches Gerüst bleibt doch immer ein Gerüst. — Ich entnehme übrigens einer freundlichen brieflichen Mittheilung Schleicher's, dass er die erwähnten Bedenken im Wesentlichen aufgibt.

Der summarischen Eintheilung des Gesamtkerns in „Kernsubstanz“ und „Kernsaft“ kann ich mich nicht anschliessen; es sprechen gegen diese folgende Gründe: 1) Unter „Kernsubstanz“ müsste man ausser der Kernmembran und dem Gerüst auch die Nucleolen einbegreifen, diese sind aber entschieden anders beschaffen, wie jene. 2) Der Name Kernsubstanz sagt über die Beschaffenheit des betreffenden Dinges gar nichts aus, nicht einmal morphologisch; der Name Kernsaft würde die Voraussetzung bedingen, dass das betreffende Ding flüssig sei; was wir nicht wissen.

Ich habe früher (Th. I p. 361) geäußert, dass man vielleicht die Namen Kernsubstanz und -Saft auf die Theilungsphänomene übertragen könne, indem man die tingirbare Substanz, welche die Tochterkerne anlegt, Kernsubstanz nannte, das Uebrigbleibende Kernsaft. Bei näherer Prüfung aber erscheint auch dies unthunlich; denn auch in der letzteren Substanz giebt es noch geformte Dinge, die nicht tingirbaren, axial gestellten „Kernfäden“ (achromatische Fäden, s. u.), ausserdem noch verästelte Fäden (s. Th. I Taf. 17 Fig. 15); diese Substanz kann also nicht einfach „Saft“ genannt werden.

Den Namen Kernsubstanz werde ich also hiernach nur anwenden, um, im Gegensatz zu der umgebenden Zellsubstanz (Protoplasma), Materie zu bezeichnen, welche dem Kern angehört.

Für die Kernvermehrung mit Fadenmetamorphose der Kernmasse habe ich den Namen „indirecte Kerntheilung“ vorgeschlagen, der auf mehreren Seiten schon Verwendung gefunden hat. Eine directe Kerntheilung ist dem gegenüber eine solche ohne Fadenmetamorphose, eine unmittelbare Zersehnürung des Kerns. Indem ich diese Bezeichnungen weiter brauche, muss ich nochmals darauf hinweisen, dass sie provisorische sind. Denn wir wissen bis jetzt nicht, ob es eine directe Kerntheilung in letzterem Sinne wirklich giebt; sie wird nur hypothetisch angenommen, und ich selbst möchte mich dieser Hypothese gegenüber lieber für jetzt neutral halten<sup>1)</sup>.

1) Ich verweise hierfür auf den unter 13 citirten Aufsatz.

Wenn es sich herausstellen sollte, dass in der That keine directen Kernzerschnürungen vorkommen, dass alle anscheinenden derartigen Fälle (z. B. farblose Blutzellen) sich auf Theilung mit Fadenmetamorphose zurückführen lassen, so würde für die letztere das Epitheton „indirect“ natürlich ganz überflüssig werden, sie repräsentirte dann die einzige Form der Kerntheilung.

Inzwischen hat Schleicher (3) für die Bewegungen der nuclearen Fäden bei der Zelltheilung den Ausdruck Karyokinesis eingeführt; allerdings bezog er ihn bisher nur auf diejenigen Stadien, welche der Aequatorialplatte voraufgehen (also meine Knäuel und Sterne), und ebenso ist noch neuerdings Strasburger (8) verfahren. Aus meinem Th. I ergibt sich aber, dass auch in allen weiteren Stadien, in der Aequatorialplatte sowohl als in den rückläufigen Phasen der Tochterkerne, Bewegungen der Fäden fortdauern, und zwar Bewegungen, die keineswegs schwächer sind als diejenigen der ersten Mutterphasen; also wird man die Bezeichnung „Kinesis“ consequenterweise auch auf alle diese Stadien auszudehnen haben. In diesem Sinne adoptire ich hier den passenden und bequemen Ausdruck, und nach brieflicher Verständigung hat Schleicher sich mit dieser Ausdehnung desselben einverstanden erklärt. Wir werden also von nun an unter Karyokinesis verstehen: Sämmtliche Bewegungen oder Lageveränderungen, welche die im Kern entstehenden Fäden während der Zelltheilung durchmachen, vom Anfang der Knäuelform des Mutterkerns bis zur Rückkehr der Gerüstform der Tochterkerne.

Hierbei muss ich nur einen Vorbehalt machen. Schleicher (a. a. O.) nennt dieselben Bewegungen der Fäden, die ihm sonst karyokinetische heissen, zuweilen auch „amoeboid“. Beides kann ich keinesfalls gleichbedeutend finden, und muss letztere Bezeichnung hier ausdrücklich ausschliessen. Das Wort amoeboid involviret hier zwar an sich nur einen Vergleich, keine Erklärung oder Deutung; aber wir setzen bei den Bewegungen einer „amoeboiden Zelle“ als selbstverständlich voraus, dass die nächsten Ursachen für die Formänderung dabei in der Zelle selbst liegen, und nennen diese deshalb contractil. Bei der Bewegung oder Lageveränderung der Fäden einer Kernfigur aber wissen wir noch durchaus nichts Sicheres darüber, ob ihre nächsten Ursachen in den Fäden, oder ausserhalb derselben liegen, oder ob beides gleichzeitig

der Fall ist. Und es ist ohnehin nicht zulässig, die typischen Manoeuvres dieser Fäden, die in mehreren Phasen bei ihnen allen fast isochronisch, in einem und demselben Sinne erfolgen<sup>1)</sup>, mit den ganz unregelmässigen Kriechbewegungen einer Amoebe zu vergleichen. Ich vermeide es sogar, die Fäden contractil zu nennen, damit nicht leichtbefriedigte Gemüther in diesem blossen Wort schon glauben mögen irgend welche Erklärung zu finden.

Statt „karyokinetische Figur“ werde ich der Kürze wegen, wie bisher, Kernfigur sagen. Auch Strasburger hat diesen Namen jetzt acceptirt (8, p. 285), allerdings bisher nur für die Mittelstadien der Reihe, die Spindel- oder Tonnenformen. Ich wende dagegen, wie früher, den Namen Kernfigur auf alle Formphasen des Fadengebildes an.

Für die Theilungsstadien, welche den Sternphasen entsprechen, sollen gelegentlich die Worte *Monaster* (Muttersternphase) und *Dyaster* (Tochtersternphase) in Anwendung kommen, welche von H. Fol für die Strahlung im Protoplasma der Eizelle eingeführt, und kürzlich bereits von E. Klein (12) für die entsprechenden Kernfiguren gebraucht sind. (S. in meinem Th. I, p. 421 Abs. 3.)

Einige der neueren Schriftsteller haben inzwischen Anstoss daran genommen, dass ich in der Formenreihe der Kerntheilung eine bestimmte Anzahl von Phasen aufgestellt und benannt habe. Der Haupteinwand, der dabei geltend gemacht wurde: dass Repräsentanten meiner Phasen von Salamandra nicht bei allen andern Objecten zu finden seien, fällt nunmehr fort; denn aus No. 13 des Lit. Verz., aus dem hier folgenden Abschnitt 2, unter Vergleichung der neuesten Publikationen Strasburger's, Klein's und Arnold's geht wohl zur Genüge hervor, dass bei den verschiedensten Zellenarten von Amphibien, Säugethieren, Pflanzen (und wie ich gleich als meine vorläufige Annahme hier notiren möchte: auch bei Eizellen, überhaupt allenthalben bei der (indirecten) Zelltheilung) die Kernfiguren während der Theilung successiv Formen durchlaufen, welche sich der Reihe nach durch die Benennungen kurz und passend bezeichnen lassen: Knäuel

---

1) So wenigstens vom Beginn der Muttersternphase bis zum Ende der Tochtersternphase.



(Korb), Stern, Aequatorialplatte, dann für jeden Tochterkern umgekehrt: Stern, Knäuel; wenn dies auch nicht bei allen Zellenarten gleich deutlich hervortritt. Hiernach, und durch die Nothwendigkeit kürzer Ausdrücke, scheint mir mein Verfahren hinreichend berechtigt; auch haben die neueren Autoren schon allgemein von jenen Ausdrücken in ihrer Darstellung Gebrauch gemacht. — Ich will nur nochmals <sup>1)</sup> besonders darauf hinweisen, dass ich unter einer Phase keinen bestimmt begrenzten Abschnitt verstehe, was ja dem Sinne dieses Wortes direct zuwider laufen würde; sondern, wie es das Wort sagt, eine Erscheinungsform, welche bei der Scheidung eines Zellkerns regelmässig und in bestimmter Reihenfolge mit den übrigen durchlaufen wird.

Die Phase, welche der Theilung der Kernfigur vorausgeht (z. B. Fig. 12 Taf. 1 hier) habe ich Aequatorialplatte genannt. Strasburger bezeichnete das entsprechende Stadium der Pflanzenzellentheilungen früher als Kernplatte; in seiner neuen Mittheilung braucht er für dasselbe, und zugleich auch noch für die zunächst darauf folgenden Trennungsstadien, auch die Worte „Kerntonne“ oder „Kernspindel“, je nach der Form bei verschiedenen Zellenarten (l. c. p. 284). Für die Stadien mit schon vorgeschrittener Localtrennung (z. B. Fig. 23, 25 Taf. 2 hier) werde ich die letzteren Ausdrücke als sehr passende gleichfalls benutzen, für die vorhergehende Phase aber, in der die Elemente in der That im Aequator durcheinandergeschoben und zu einer Plattenform angeordnet liegen, mir den Namen Aequatorialplatte reserviren; denn es ist ja offenbar für die Physiologie des Vorganges von wesentlicher Bedeutung, dass das Stadium, welches der Trennung vorhergeht, und somit zwischen den progressiven und regressiven Theil der ganzen Karyokinesis mitten inne steht, eine Zusammendrängung der Elemente nach der Aequatorialebene zu darstellt, und es scheint passend, das gleich durch den Namen anzudeuten. Näheres hierüber wird unten im 2. Abschnitt gesagt werden.

Es handelt sich für weiteres Studium der Theilungserscheinungen um ein kurzes Wort für Dasjenige, was ich bisher „tingirbare Substanz des Kerns“ genannt habe. Da der Ausdruck „Kernsubstanz“ offenbar zu vielen Missverständnissen ausgesetzt wäre (s. weiter oben), so will ich dafür einstweilen den Namen

---

1) Vergl. Th. I, Seite 394 oben.

Chromatin bilden. Es soll damit nicht präjudicirt sein, dass diese Substanz ein bestimmt constituirter, in allen Kernen sich gleichbleibender chemischer Körper sein müsste; obwohl dies gewiss möglich ist, wissen wir doch noch lange nicht genug über die nuclearen Stoffe, um es anzunehmen<sup>1)</sup>. Mit Chromatin soll demnach nur bezeichnet sein: diejenige Substanz im Zellkern, welche bei den als Kerntinctionen<sup>2)</sup> bekannten Behandlungen mit Farbstoffen die Farbe aufnimmt. Aus meiner Darstellung der Tinctionsergebnisse bei ruhenden und in Theilung begriffenen Kernen (Theil I, Abschnitt 1) folgt von selbst, dass das Chromatin durch den ganzen ruhenden Kern vertheilt ist, zwar vorwiegend in den Nucleolen, dem Netzwerk und der Membran, aber auch in der Zwischensubstanz; während es bei der Kerntheilung sich lediglich in den Fadenfiguren ansammelt.

Für die nicht färbbare Substanz des Kerns bietet sich damit von selbst der Name Achromatin, und es erklären sich demnach die im Weiteren gebrauchten Worte chromatisch und achromatisch.

---

### Abschnitt 1.

#### **Prüfungen bei anderen Objekten (Amphibien, Säugethiere, Pflanzen) hinsichtlich des allgemeinen Vorkommens der indirecten Kerntheilung.**

Dieser Abschnitt enthält zugleich die Besprechung der Literatur, welche seit der Abfassung des I. Theils erschienen ist.

---

#### A.

Die Fortsetzung meiner Arbeiten über Bau und Lebensphänomene der Zelle hat sich zunächst auf die Frage gerichtet, welche

1) Darum vermeide ich auch einstweilen Beziehungen zu dem Namen Nuclein, so lange wir nicht wissen, ob diese Verbindung überhaupt im Kern bestimmt localisirt und an gewisse morphologische Theile gebunden ist. Vergl. auch Theil I, pag. 356 oben.

2) Bekanntlich giebt es eine Anzahl von Tinctionen, besonders mit verschiedenen Carmintincturen, welche zugleich oder sogar vorzugsweise auf Zellprotoplasma wirken, die Kerne weniger betreffen. Diese Tinctionen sind hier selbstverständlich ausgeschlossen.

Verbreitung die im ersten Theil beschriebene indirecte Kerntheilung besitzt. Eine vollgültig sichere Antwort darauf ist zwar natürlich ohne Untersuchung aller betreffenden Objecte nicht möglich; doch habe ich zu dem Schluss gelangen können, dass ein anderer Vermehrungsmodus, als der der Zelltheilung mit indirecter Kernvermehrung, bisher nicht nachgewiesen ist und also vorerst kein Grund vorliegt, an einen anderen zu glauben. Dies gilt wenigstens für die fixen Gewebszellen der Thier- und wohl auch Pflanzenkörper. Für freie, amöboide Zellen bleibt es noch fraglich, ob auch bei ihren Theilungen Vorgänge am Kern mitspielen, die der indirecten Kerntheilung homolog, nur weniger augenfällig sind, — oder ob hier wirklich directe Kernzerschürungen vorkommen.

Die Begründung hierfür habe ich zum Theil bereits in einem andern Orte (13) erschienenen Aufsätze gegeben.

Es trifft sich eigen, dass gleichzeitig mit meinem eben erwähnten Aufsatz ein anderer von E. Klein veröffentlicht wurde (12), in welchem in dem fraglichen Punkt gerade das Entgegengesetzte ins Auge gefasst wird. — Während nämlich Klein nach eigenen Untersuchungen bei Triton meine sachlichen Angaben über die indirecte Kerntheilung bis in's Detail hinein bestätigt gefunden hat, hält er daneben an der Annahme einer directen noch fest. Allerdings nicht ohne eine Begründung; diese aber kann ich als beweiskräftig nicht anerkennen.

Sie besteht in Folgendem: Klein hat beobachtet, dass das Abwerfen der äusseren Hautepithelschicht beim erwachsenen Triton mit sehr rascher Wiederholung vor sich geht (alle 5—7 Tage), Klein meint deshalb, (s. p. 417 ff.) wenn der Ersatz lediglich durch Zelltheilung mit indirecter Kernvermehrung erfolgte, so müsse man eine sehr grosse Zahl von Theilungsfiguren in den persistenten Epithelschichten finden. Er hat Zählungen der in je einem Schwanzquerschnitt (von zwei Zellen Dicke) vorhandenen Kernfiguren angestellt, und fand in zwei solchen Versuchen einmal 17 Theilungen auf 840 Kerne, das andere Mal 23 : 240; diese Zahl der Theilungen erscheint ihm zu gering, um den Ersatz für die abgestossenen Zellenlagen in wenigen Tagen zu liefern. Lediglich aus diesem Grunde nimmt er an, dass daneben noch eine andere Zellvermehrungsform mit directer Kernspaltung stattfinden müsse.

Ich gestehe, dass ich diesen Schluss in keiner Weise begründet finden kann. Auch wenn ich die von Klein gegebenen Ver-

hältnisszahlen zu Grunde lege, finde ich die Menge der Theilungen vollkommen ausreichend, um den Abwurf einer einfachen Zellschicht (denn es wird nur eine Lage abgeworfen, wie Klein selbst p. 410 angiebt) in drei bis vier Tagen reichlich zu ersetzen. Ich stelle hierfür folgende einfache Rechnung zur Erwägung:

An der Stelle von Klein's erster Zählung (17 Theilungen auf 840 Zellen) haben wir ein Gebiet, wo zu gegebener Zeit etwa auf je 50 Zellen eine Theilung kommt. Vorausgesetzt, dass die Frequenz der Theilungen sich auf diesem Gebiet dauernd gleich bleiben soll, wird also jedesmal, wenn eine Zelle mit der Theilung fertig ist, irgend eine andere damit anfangen. Die Dauer einer Theilung lässt sich nach meinen Beobachtungen (Theil I) an Salamanderlarven auf durchschnittlich 3 Stunden annehmen; bei Triton wird es wohl ähnlich sein. Es würden dann auf den Tag 8 Theilungen kommen, also 6 Tage<sup>1)</sup> verlaufen, bis auf dem betreffenden Gebiet aus jenen 50 Zellen 100 (genau 98) geworden sind, d. h. bis sich die Zellenzahl überhaupt verdoppelt hat.

Auf dem Gebiet von Klein's zweiter Zählung aber, wo die Theilungen weit zahlreicher waren (23 : 240) würde fast auf je 10 Zellen schon eine Theilung kommen, und nach gleicher Berechnung die Verdoppelung der Zellen bereits in  $1\frac{1}{4}$  Tag erreicht sein. Nimmt man das Mittel zwischen den beiden Gebieten (etwa  $2\frac{1}{2}$  Tag), so hat man damit selbst noch eine geringere Zeit als diejenige, binnen welcher nach Klein's Beobachtungen die Deckschichte wirklich abgelöst wird, und also ein Ersatz dafür fertig gestellt sein soll (5—7 Tage).

Da nun aber vollends die Zellen an den betreffenden Hautstellen zwei oder mehr Lagen dick liegen, und Theilungen nicht bloss in einer, sondern mindestens in zweien dieser Schichten vorkommen, so würden damit noch doppelt so viel Zellen producirt werden, als zum Ersatz einer Lage nöthig sind. Es folgt daraus, dass die Zellentheilungen nicht einmal so frequent zu erfolgen brauchen, wie auf den Gebieten, wo Klein gerade gezählt hat, um doch den Ersatz liefern zu können.

Dass das Vorkommen eingeschnürter und gelappter Kernfor-

---

1) Genau noch weniger, da man eigentlich Zinseszinsrechnung anwenden müsste.

men nicht zu Schlüssen auf directe Kernspaltungen berechtigen kann, habe ich a. a. O. (13) und im Theil I d. A. wohl genügend gezeigt: noch Niemand hat an localisirten Gewebszellen eine directe Trennung solcher Kernform unter dem Auge geschehen sehen, wenigstens kenne ich keine Beschreibung, die dies bewährte. Klein hat dies im vorliegenden Falle überhaupt nicht versucht, da seine Angaben l. c. sich nur auf conservirtes Gewebe beziehen; ich habe dagegen sehr vielfach den Versuch gemacht und auf viele Stunden ausgedehnt, ob sich directe Durchschnürungen solcher Kerne am lebenden Object einstellen würden; aber bis jetzt immer mit negativem Erfolg.

Ebensowenig ist es mir verständlich, dass Klein eine Stütze für die Annahme directer Kernzerschnürungen in Bildern finden will, wie sie seine Fig. 33—35 Taf. 18 l. c. darstellen, und damit eine Ansicht Eberth's aufnimmt (2), die ich speciell bestritten habe (Th. I). Es sind dies Knäuelformen<sup>1)</sup>, die gerade einmal in der Mitte etwas eingeschnürt erscheinen, oder eine solche Anordnung der Fäden haben, dass sich eine gewisse Doppelsymmetrie ergibt<sup>2)</sup>. Solche kann man öfter an fixirten Objecten finden<sup>3)</sup>; aber nach ihnen den Schluss zu ziehen, dass sich eine solche Kernfigur im Weiterleben einfach mitten durchgeschnürt hätte, ist nicht im Mindesten gerecht. Ich habe beschrieben, dass in allen von mir lebend beobachteten Fällen von Kerntheilungen niemals solche directe Theilungen der Kernfigur vorkamen, sondern immer regelrecht vorher die Sternform und die Aequatorialplatte auftrat. Dagegen können einzelne conservirte

---

1) Die Verwechslung, die ich durch mehrfachen Hinweis im Theil I (pag. 374 Anm., pag. 405, 406) abzuwenden gesucht hatte, ist bei Klein doch eingetreten (pag. 414 a. a. O.): er schreibt Eberth die Bezeichnung von Formen, wie Fig. 4 Taf. 1 hier, als Korbformen (basket) zu. Diese Formen sind vielmehr von mir anfänglich Körbe genannt, während Eberth und Mayzel mit diesem Ausdruck Kernfiguren in beginnender Tochtersternphase meinen, wie etwa Fig. 25 und 26 Taf. 3 hier. Damit daraus keine Missverständnisse entstehen, habe ich die erstgenannten Formen dann Knäuel genannt.

2) Es ist ganz denkbar, dass die Dicentric schon in den Stadien vor der Aequatorialplatte mehr oder weniger ausgeprägt und erkennbar sein kann. Ich habe manche derartige Figuren in meinen Präparaten.

3) Z. B. meine Fig. 6 und 7, Taf. 1 hier.

Präparate, nach denen allein Klein geurtheilt hat, nicht in Betracht kommen <sup>1)</sup>).

Weit überzeugender aber als der negative Befund, dass man eine directe Kerntheilung noch nicht mit hinreichender Sicherheit gesehen hat, scheint mir die positive Thatsache: dass Zelltheilung mit indirecter Kerntheilung bis jetzt noch an jedem Object gefunden worden ist, welches man ernstlich und mit den nöthigen Cautelen und Methoden darauf untersucht hat, falls es überhaupt nicht zu ungünstig war, mit Ausnahme der farblosen Blutzellen.

Ich habe in dieser Richtung eine Reihe neuer Prüfungen an folgenden Objecten angestellt: Axolotl, Krötenlarven, Säuge-thierembryen, geborenen Säuge-thieren, Pflanzenzellen (Nothoscorodon und Allium), Ovarialeizellen von Salamandra, Spermakleinzellen von derselben.

Dass sich hier überall indirecte Kerntheilung finden würde, konnte ich zwar von vornherein annehmen. Durch die sehr extensiven Untersuchungen Mayzel's (s. Theil I) wissen wir bereits, dass dieselbe bei Batrachiern und deren Larven, ebenso bei Vogelembryen vorkommt; Semper und Balfour haben Kernfiguren in dem Follikelinhalt wachsender Ovarien von Fischen gesehen, Bütschli an Blutzellen des Hühnerkeims, E. van Beneden an der Keimscheibe des Kaninchens; Mayzel und Eberth haben solche in der Hornhaut von Vögeln und Säuge-thieren, bei pathologischer Zellenvermehrung, gefunden. Für Pflanzenzellen endlich sind wir durch Strasburger schon lange über das weit verbreitete Vorkommen von Kernfadenfiguren bei der Theilung unterrichtet <sup>2)</sup>.

Was ich bei den genannten Objecten zu prüfen hatte, war also nicht mehr das Vorkommen dieser Dinge überhaupt, sondern

1) Ich selbst habe mich im Winter 1877, wo ich noch keine lebende Theilung sicher beobachtet hatte, nach fixirten Objecten in demselben Irrthum befunden wie jetzt Klein und früher Eberth: ich schloss nach Bildern, wie Klein's Fig. 33, auf directe Theilungen dieser Figuren, und habe damals den Theilungsgang dem entsprechend in einem Vortrag falsch dargestellt (Schriften des naturw. Vereins, Kiel 1878, Februar, p. 31, Fig. 13). Im Sommer 1878 haben mich die lebenden Objecte eines Besseren belehrt. (S. am gleichen Ort, 1. August 1878.)

2) Die betreffende Literatur siehe in Th. I und in Nr. 13 des hiesigen Lit.-Verz.

die Fragen: 1) finden sie sich auch in physiologisch wachsenden Geweben hier überall in der Reichlichkeit, dass es zulässig ist auch hier die sämtliche Zellenvermehrung auf diese Prozesse zurückzuführen? Und ferner: 2) finden sich auch bei allen diesen Objecten sämtliche Hauptphasen der indirecten Kerntheilung vertreten, welche ich bei Salamandra aufstellen konnte<sup>1)</sup>?

Die letztere Frage ist für die Fortführung der Arbeiten über Zell- und Kerntheilung von grosser praktischer Bedeutung. Wenn wir versuchen wollen, auf optischem Wege tiefer in die Mechanik dieser Vorgänge einzudringen — ein Anfang dazu ist im nächsten Abschnitt dieser Arbeit gemacht — so erscheint es mir unumgänglich, dabei besonders die Amphibien und zwar vor Allen die Urodelen zu Grunde zu legen, einfach deshalb, weil diese die grössten Zellen und Kerne haben. Es wird — das kann ich nach vielfältiger Vergleichung behaupten — mit unsern heutigen optischen Mitteln niemals möglich sein, an den bis jetzt auf Theilungsvorgänge untersuchten Arten von Pflanzenzellen, Säugethier-, Vögel-, Fisch- und vielen Evertebraten-Zellen so viel Detail von den Theilungserscheinungen zu sehen, wie Salamandra, Triton und Siredon schon bei mittelstarken Linsen sehen lassen. Wenn man aber an letztern Objecten das allgemeine Wesen des Processes weiter studiren will, muss man vorher wissen: sind alle Hauptphasen, die bei ihnen vorkommen<sup>2)</sup> auch bei den anderen Objecten vertreten, oder ist vielleicht Manches davon bloss jenen eigenthümlich und deshalb unwesentlich?

Ich konnte freilich auch hier schon vorweg vermuthen, dass letzteres nicht der Fall sein würde. Zwar haben viele Untersucher der Säugethier- und Pflanzenzellentheilung die Anfangs- und Endformen (Knäuel, Sterne) nicht gesehen oder beobachtet, und lediglich über das Mittelstadium, die Kernspindel oder Kerntonne, berichtet; aber es finden sich auch Angaben von Semper<sup>3)</sup> und Balfour über Sternformen bei Fischen; Schneider hat Knäuelformen („Rosetten“) von Würmern (Eizellentheilung) beschrieben, Eberth's Abbildungen zeigen, dass es auch in der

1) S. Theil I, pag. 409.

2) Siehe die Tabelle, Th. I, p. 409, und hier, Abschnitt 2, am Schluss.

3) Siehe Lit.-Verz., Th. I.

entzündeten Hornhaut von Säugethieren (Kaninchen) derartige Formen giebt; und da die übrigen Beobachter auf solche Formen überhaupt noch nicht geachtet hatten, so konnten sie in ihren Fällen sehr wohl übersehen sein. —

So, wie es hiernach vorauszusetzen war, habe ich denn auch Alles bei den untersuchten Objecten im Wesentlichen gefunden; darum halte ich mich bei ihrer Beschreibung sehr kurz, und gebe diese eigentlich nur, um die Zweifel, die auf vielen Seiten noch gegenüber diesen Dingen zu herrschen scheinen, beseitigen zu helfen, und zugleich zu den Angaben Anderer Stellung zu nehmen.

## B.

### Amphibien.

Dass beim Axolotl (und überhaupt bei geschwänzten Amphibien) die Verhältnisse der Kernfiguren ganz die gleichen sein würden wie beim Salamander und seiner Larve, war vorauszusetzen, und wurde im letzten Frühling und Sommer durch Untersuchung mehrerer älterer, und eines sehr jungen aus dem Ei gezogenen Siredon, am Epithel (Haut, Kiemenbögen, Lunge), im Knorpel (Kiemenbögen), im Bindegewebe (ebenda) und an rothen Blutzellen bestätigt. Vortheile gegenüber Salamandra bietet das Object nicht, die Zellen sind vielmehr etwas kleiner wie dort <sup>1)</sup>. — Das Gleiche gilt für *Proteus anguineus*, bei dem die übrigen Zellenarten keineswegs so bedeutende Grössen haben, wie es bekanntlich bei seinen rothen Blutzellen der Fall ist. So lange es daher nicht gelingt, *Proteus* aus dem Ei zu züchten oder experimentell an ihm Zellenvermehrung zu erzielen, möchte ich empfehlen, sich an ihm nicht mit Zelltheilungsstudien zu bemühen.

Seit dem Erscheinen des I. Theiles dieser Beiträge sind von zwei anderen Seiten Mittheilungen über die Zelltheilung bei geschwänzten Amphibien (Triton) publicirt worden.

Peremeschko (5) untersuchte bei der Tritonlarve den Vorgang lebend und mit Reagentien. Seine Specialarbeit, die unmittelbar nach der meinigen

---

1) Nach brieflicher Mittheilung hat Mayzel inzwischen ebenfalls den Axolotl hinsichtlich der Kerntheilung geprüft, mit gleichem Ergebniss.



erschien<sup>1)</sup> und diese noch nicht berücksichtigte, lässt einige Punkte erheblich von meinen Befunden abweichen<sup>2)</sup>, doch in einer so eben publicirten Mittheilung desselben Autor's über die Theilung der rothen Blutkörper bei Krötenlarven (16) erscheint schon Manches von diesen Widersprüchen ausgeglichen. Es bleiben, wenn ich diese letzte Aeusserung Peremeschko's mit zu Grunde lege, noch folgende wesentliche Differenzen zwischen uns:

1) Eine anfängliche bedeutende Vergrößerung des Kerns, welche von P. als wesentliche betrachtet wurde, kann zwar vorkommen, aber fast ebenso oft fehlen.

2) Peremeschko lässt noch immer zunächst Körner im Kern entstehen, und zu Fäden „auswachsen“, welche die weiteren Kernfiguren bilden. Ich konnte dagegen an den grösseren Kernen bei Salamandra feststellen<sup>3)</sup>, dass diese anscheinenden Körner nur optische Durchschnitte von Fäden sind, und dass sich das ganze Fadengewinde des folgenden Stadiums in continuo auf Grund des ruhenden Kernnetzes, wenn auch nicht aus diesem allein, hervorildet. Dies ist nun auch für Peremeschko's Object (Triton) von Klein bestätigt worden (s. u.).

3) Dass es Stadien geben sollte, wo Körner und Fäden im Kern vermischt vorkämen (Peremeschko p. 452, Fig. 54 u. 55), kann ich hiernach nicht zugeben; die anscheinenden Körner sind hier nichts Anderes als optische Schnitte.

4) Auch in der letztcitirten Mittheilung hält P. daran fest, dass in dem Stadium der Aequatorialplatte (Kerntonne) die Fäden in der Mitte auseinanderreißen sollen. Ich habe im Th. I bereits geschildert, dass die Sache ganz anders liegt, dass die Fäden der zwei Tochterkernanlagen in diesem Stadium bereits getrennt sind, und verweise für Näheres über die höchst eigenthümliche Mechanik dieser Vorgänge auf den hier folgenden Abschnitt 2.

5) Ferner beschreibt Peremeschko, dass in oder kurz nach diesem Trennungsstadium die Fäden der beiden Tochterkernhälften so liegen sollen, dass sie sich mit ihren Enden untereinander kreuzen (l. c. p. 442—443, Fig. 35, 36).

Nach diesem Wortlaut wäre anzunehmen, dass es sich hier um die wirkliche Durcheinanderschiebung der gegenseitigen Fäden handelt, welche z. B. hier in meiner Fig. 10—13 Taf. I, in m. Th. I in Fig. 2g und 8 Taf. 16 dargestellt ist; und ich glaube auch, dass Peremeschko's Fig. 63 wirklich einem solchen Zustand entsprechen kann. Die Figuren 35 und 36 aber, auf die er sich ebenfalls bezieht, sind damit keineswegs gleichbedeutend,

---

1) Peremeschko's vorläufige Mittheilung ging dagegen der meinigen um kurze Zeit voraus.

2) Vergl. dafür: Theil I, pag. 407—408.

3) Es ist kaum nöthig zu bemerken, dass man für diese Feststellung sich an die bestconservirten und schärfst gefärbten, aufgehellten Objecte halten muss, wie mir solche in grosser Zahl vorliegen.

sie sind offenbar keine eigentlichen Aequatorialplatten mehr, sondern schon getrennte Tochtersterne, und diese nur anscheinende Durchkreuzung der Strahlenden beruht, wie es mir vorkommt, darauf, dass die Figuren Peremeschko's schräg lagen.

6) In seiner erstgenannten Arbeit hat Peremeschko die Knäuel- und Sternformen des Mutterkerns noch nicht auseinandergehalten und ihre typische Folge (Knäuel-Stern) nicht erkannt. Nach seiner Darstellung der Blutzellentheilung im letztgenannten Aufsatz (p. 674) glaubte ich hoffen zu dürfen, dass wir hierüber jetzt einig seien; doch nach seiner neuesten Arbeit (18, p. 182, s. unten) bin ich nicht sicher, ob dem so ist.

7) Endlich hat Peremeschko die von mir beschriebene rückläufige Metamorphose der Tochterkerne nicht beachtet (obwohl er nach seinen Abbildungen die betreffenden Formen offenbar richtig gesehen hat), und eine Stelle auf p. 674 des letztg. Aufs. (unten) lässt schliessen, dass er die homogenen Klümpchenformen der Tochterkerne (vergl. Fig. 29 Taf. 2 hier) für Natur hält, was sich allerdings mit der regressiven Metamorphose der Töchter schlecht vertragen würde. Ich habe gezeigt, dass diese Formen am lebenden Kern nur scheinbar homogen sind, wegen der Blässe des Objects (s. Th. I, Fig. 3k Taf. 16, Text p. 388 dort); dass sie ausserdem auch durch Reagenzienwirkung künstlich hervorgebracht werden können, davon wird unten (siehe: Pflanzenzellen) noch die Rede sein.

---

Als Vorstehendes geschrieben war, erschien so eben eine weitere Mittheilung Peremeschko's (18), als Fortsetzung der besprochenen. Aus ihrem Inhalt ist bemerkenswerth der Befund einer Nervenkernteilung (l. c. p. 172), welche zu beobachten bisher noch nicht geglückt war; ferner, dass Peremeschko das Verhalten der Kerne bei der Theilung weisser Blutzellen als ganz gleich darstellt mit dem bei anderen Zellenarten, und eine Anzahl entsprechender Bilder mittheilt (Fig. 16—25). Wenn sich Letzteres bestätigt, würde es meines Erachtens bei weitem den wichtigsten Theil der Arbeit darstellen; denn nach den bisherigen Befunden haben Bütschli und ich annehmen müssen, dass der Kernteilungsvorgang bei farblosen Blutzellen gegenüber dem anderer Zellenarten sehr abweiche, so sehr, dass ich ihn vorläufig (vergl. Th. I, am Schlusse) als eine directe Theilung gegenüber der indirecten, karyokinetischen, bezeichnet habe. Doch gestehe ich, gegen diese Trennung von vorn herein eine Aversion empfunden zu haben, und habe deshalb stets betont (l. c. p. 423, und: 13 Lit.) dass möglicher Weise doch die Kernveränderung auch bei der Theilung der amöboiden Zellen im Princip homolog sein könne mit den Verhältnissen bei andern, nur einfacher oder weniger deutlich. Sollte bei Triton diese Deutlichkeit grösser sein, so würde ich mich sehr freuen, durch Peremeschko jetzt die allgemeine Homologie hergestellt zu sehen. Vor der Hand jedoch bin ich

durch seine Darstellung (p. 171) noch nicht durchaus überzeugt, dass die fraglichen rundlichen Zellen sicher farblose Blutzellen waren <sup>1)</sup>.

Dass die Theilungen der Bindsbstanzzellen und Muskelzellen in allem Wesentlichen mit denen der Epithelzellen übereinstimmen, hatte ich bereits beschrieben (Th. I, 394 ff.), und dasselbe hatte für die ersteren auch Peremeschko selbst in seiner vorl. Mittheilung erwähnt. Der Autor liefert jetzt dafür noch eine Anzahl Zeichnungen nach dem lebenden Object.

Aus Peremeschko's Besprechung meiner Angaben (am Schluss) geht hervor, dass er die Differenzen, die ich oben notirte, auch jetzt im Wesentlichen aufrecht hält. Gerade das, was ich als mein wesentlichstes Ergebniss ansehe, die Regelmässigkeit in der Folge und Rückfolge der Kernfiguren, hat Peremeschko nicht gefunden. Er sagt wörtlich: „es sei ihm bei Triton nicht gelungen, alle die Phasen der Kerntheilung zu beobachten, die ich bei Salamanderlarven beschrieben habe“; und ich nehme Act von seiner Aeusserung „dass die letzteren wahrscheinlich ein viel günstigeres Object für diese Beobachtungen darstellen, als das seinige ist“. Dies ist freilich wahr <sup>2)</sup>; aber Peremeschko hat inzwischen aus Klein's Arbeit (12, s. u.) ersehen können, dass sich gerade auch bei Triton das von mir Beschriebene hinreichend bestätigen lässt, wenn man nur wohlconservirte, scharf gefärbte und klar aufgehellte Präparate benutzt.

In Peremeschko's Besprechung meiner Angaben ist Einiges zu berichtigen. Er behauptet, „die gelappten Kerne seien meistens compact, ohne Gerüst“, und führt an, „Flemming zeichne sie auch ohne Gerüst“, wobei er meine Fig. 10 Taf. XV, Th. I, citirt. Der Autor hat wohl meine Ausführungen über die Reagentienwirkungen auf Kerne nicht berücksichtigt (l. c. p. 329 ff.); er hätte daraus ersehen können, dass die Kerne in dem Object der betr. Fig. 10 nur scheinbar ohne Gerüst sind (vergl. das Citat derselben Figur auf p. 330 l. c., Zeile 10). In Fig. 1 m Taf. XV, Fig. 1, 2 Taf. XVI habe ich ebenfalls gelappte Kerne, und zwar lebendige gezeichnet, aber mit Gerüsten.

Ferner schreibt mir Peremeschko wiederholt irrig den Ausdruck „Axenplatte“ zu, offenbar für das Stadium, das ich Aequatorialplatte

1) Ich kann über Triton zwar nicht urtheilen, da ich bisher vergeblich versucht habe, von ihm Larven zu erhalten. Bei Salamandra aber sind im Larvenschwanz die fixen Zellen oft von so rundlichen Formen, dass die Diagnose zwischen ihnen und Wanderzellen sehr misslich ist. Und innerhalb der Blutgefässe sind die Jugendformen rother Blutzellen, die noch kein oder wenig Hämoglobin haben, von farblosen Blutzellen nicht zu unterscheiden. Erstere aber theilen sich, wie ich beschrieb, indirect.

2) Wenn ich auch die Larve von Triton noch nicht habe studiren können, so kenne ich doch seine Kerntheilungen vom erwachsenen Thier theils nach Mayzel's, theils nach eigenen Präparaten, und erlaube mir danach obiges Urtheil.

genannt habe. Ich habe ersteren niemals gebraucht; er hat gar keinen Sinn, denn die Theilungsaxe der Zelle ist doch die Linie, die von einem Theilungspol zum andern geht; in dem betreffenden Stadium aber sind die Kernfäden in der Ebene des Aequators zu einer Platte gruppirt. Auch verstehe ich nicht, wie Peremeschko seine Fig. 2 l. c. mit meinen Aequatorialplatten (z. B. Fig. 12, 13 Taf. 1 hier) vergleichen kann. Die erstere ist so undeutlich, dass ich nicht weiss, wo ich sie in der Figurenreihe unterbringen soll; am ersten noch bei den Knäuel- oder Sternformen. Dagegen scheint mir seine Fig. 63 Tafel XIX in der That eine Aequatorialplatte zu sein.

Ich habe in meinem Th. I p. 371 gesagt: „Wenn aber auch in den jetzt folgenden Stadien (grobe Knäuel, Sterne) noch Trennungen der Fäden in freie Körner, und Wiederverschmelzungen der letzteren vorkommen sollten (Schleicher, Peremeschko), so würde mich dies Wunder nehmen“. Peremeschko bemerkt jetzt (18 p. 181), dass ich ihm diese Ansicht unrichtiger Weise zugeschoben hätte. In der That ist in seiner ersten vorläufigen Mittheilung nicht wörtlich, wie bei Schleicher, von einem Zerfallen von Fäden zu Körnern, sondern nur von einem sehr unregelmässigen Figurenspiel die Rede, und ich bedaure also, mich nicht dem entsprechend genauer ausgedrückt zu haben; der Sache nach war ich aber im Recht, denn Peremeschko zeigt gleich auf der folgenden Seite 182, dass er auch jetzt gerade derselben Meinung ist, der ich damals gegenüber treten wollte, indem er wörtlich sagt: „Man sieht nicht selten auch im sternförmigen Kern, dass an der Stelle der Fäden Körner und kurze Stäbchen auftreten“. Ob man sich das Auftreten dieser angeblichen Körner durch ein Zerfallen der Fäden, oder anders (wie? Flemming) erklären will, war für meine Kritik gleichgültig, denn ich habe überhaupt bestritten, dass solche Körner neben Fäden in diesen Stadien bei Salamandra vorkommen, erkläre hier alle scheinbaren Bilder der Art für optische Schnitte, und muss nach Klein's und meinen eigenen Erfahrungen vermuthen, dass es bei Triton und überall ebenso ist.

Endlich erklärt Peremeschko die hellen Höfe um die Kernfiguren, die zuerst Eberth, dann Strasburger und ich gesehen haben, für Artefacte. Er lässt dabei ausser Acht, dass ich diese Höfe an lebenden Epithelzellen bei Salamandra constatirt habe (Th. I pag. 376), was bei den blasserem Elementen der Tritonlarve vielleicht nicht thunlich ist. Dass aber diese Höfe sich allerdings durch Reagentienwirkung vergrössern können, habe ich schon an derselben Stelle erwähnt; und dass sie von Natur verschieden gross ausfallen können, ist schon aus meinen früheren Figuren (l. c. Taf. XVII, XVIII) ersichtlich.

Die Arbeit Kleins (12) behandelt das gleiche Object wie die eben erwähnte (Triton, Zelltheilung im Hautepithel des erwachsenen Thiers <sup>1)</sup>), und

1) Bei Salamandra sind die Theilungen beim Erwachsenen durchaus ebenso beschaffen wie bei der Larve; ich schliesse danach, dass es bei Triton nicht anders sein dürfte.

giebt für dieses eine vollständige Bestätigung meiner Befunde an Salamandra, bis in die Einzelheiten. Besonders werthvoll ist es mir, dass Klein sich auch hier von der regressiven Umwandlung der Tochterkerne überzeugt hat (l. c. p. 415, siehe meinen Th. I, p. 391 u. a.), während alle Anderen, die gleichzeitig oder nach meinen dortigen Angaben über die Sache schrieben (Schleicher, Peremeschko, Strasburger) diese so augenfällige und doch gewiss nicht unwichtige Thatsache unbeachtet lassen oder sogar für viele Objecte negiren (Strasburger, s. u.). Auch darin, dass die ersten Anfangsstadien der Theilung nicht aus Körnern, sondern aus gewundenen Fäden bestehen, finde ich bei Klein Zustimmung. Es bleiben nur wenige Punkte, in denen seine und meine Angaben sich nicht ganz decken, und die mir dabei wesentlich genug scheinen um sie hier zu markiren:

1) Klein lässt das Stadium der Aequatorialplatte oder Kerntonne<sup>1)</sup> fast unberücksichtigt, oder identificirt es doch mit der Dyasterfigur, welche der schon erfolgten localen Trennung der Tochterkerne entspricht<sup>2)</sup>; diese letztere Figur lässt er direct aus dem Mutterstern, dem Monaster, hervorgehen, ohne zu erwähnen, wie er sich die Umordnung dabei denkt.

Nun erscheint mir aber gerade diese Umordnung als eine besonders wichtige Phase der Karyokinesis, weil gerade sie es ist, die den Uebergang aus der Monocentrie in der Zelle zur Dicentrie kennzeichnet. Es ist mir ganz ersichtlich, warum Klein diesen Punkt weniger beachtet hat: er arbeitete nur an conservirten Präparaten, an denen die eigentlichen, flach zusammengedrängten Aequatorialplatten selten gefunden werden, weil sie nur kurz dauern.

Es würde mir ebenso gegangen sein, wenn ich nicht gleich anfangs viele lebendige Theilungen verfolgt hätte. Bei solchen sieht man niemals, dass ein Mutterstern sich direct in zwei Tochtersterne trennte; sondern es tritt immer ganz unfehlbar ein Stadium dazwischen ein, wo die Fäden sich in den Aequator zusammendrängen, wie in Fig. 10—14 Taf. I hier, erst dann folgt die locale Trennung, die Tonnenform und die Tochtersterne.

2) Die Längsspaltung der Strahlen des Muttersterns (Fig. 9 Taf. I hier, Th. I p. 379) scheint Klein bei Triton nicht gefunden zu haben, wenigstens hat er darüber nichts erwähnt<sup>3)</sup>. Dass diese Erscheinung bei Triton wirklich ganz fehlen sollte, ist mir bei der sonstigen Uebereinstimmung, und auch nach Peremeschko's unten citirten Befunden, nicht wahrscheinlich. Näheres über die Doppelfäden wird im folgenden Capitel gesagt werden.

---

1) Siehe z. B. Fig. 10—14 Taf. I hier.

2) Siehe Klein's Fig. 20—22, und Fig. 15, 16 Taf. I hier; Fig. 8, 6, 11 Taf. 18 Th. I.

3) Vergl. dagegen Peremeschko, a. a. O. p. 182, welcher Doppelstrahlen jedenfalls gesehen hat, wenn er auch über ihre Deutung noch zweifelhaft zu sein scheint.

## Theilungen der Hodenepithelzellen bei Urodelen (Salamandra).

Die Arbeit an diesem Object habe ich zwar zum grossen Theil mit Hinblick auf die cellularen und nuclearen Vorgänge bei der Spermatogenese aufgenommen (vergl. darüber Abschnitt 3); es stellten sich aber dabei die Hodenepithelien von Salamandra als ein sehr gutes Specimen für Beobachtung der Zell- und Kerntheilung heraus, und zugleich als eines, bei dem die Karyokinese einige eigenthümliche Abweichungen gegenüber anderen Zellenarten desselben Thieres zeigt. Der Uebersichtlichkeit wegen will ich diese Besonderheiten hier zusammenstellen; Einiges davon findet noch im Abschnitt 2<sup>1)</sup> und Abschn. 3 specielle Besprechung.

Wenn man einen Salamanderhoden mit zahlreichen Zelltheilungen gefunden hat — was in der geeigneten Jahreszeit (Juli, August) sehr leicht ist — und diese Theilungen ohne Zusatz, oder mit Essigsäure oder Färbung<sup>2)</sup> bei 200—500facher Vergrösserung untersucht, so fällt vor Allem neben den übrigen Theilungsphasen, die den bisher von mir beschriebenen ganz gleichen, eine Form durch ihre Fremdartigkeit auf: es ist dies das Stadium, das offenbar der Aequatorialplatte entspricht (Taf. 3 Fig. 41, 42, 50). Es präsentirt sich wie eine bauchige Fischreuse. Bei etwas lockeren Figuren dieser Art, besonders wenn man sie schräg oder gerade vom Pol gesehen vor sich hat (Fig. 41), erkennt man leicht, dass je zwei Fäden an den Polen in einander umbiegen. In der Aequatorialebene aber sucht man oft an diesen Figuren vergeblich nach deutlichen Unterbrechungen der Fäden, wie sie bei anderen Zellenarten<sup>3)</sup> so ersichtlich vorkommen<sup>4)</sup>. Deshalb haben mich diese Formen anfangs sehr frappirt, da sie das Gesetz umzustossen schienen, das ich für die Theilungen anderer Zellenarten bereits früher aufzustellen gehabt hatte: dass die Gruppierung der Fäden in Abschnitte, die je einem Tochterkern zugehören sollen, in der Phase der Aequatorialplatte schon erfolgt ist.

1) Unter: „die Umordnung der Sternform zur Aequatorialplatte“.

2) Methoden s. Abschn. 3.

3) S. Th. I, pag. 382, 383 ff., Fig. 13, 14 Taf. 17; hier: Fig. 12 Taf. 1 u. a.

4) Diese Figuren erinnern dadurch sehr an viele Abbildungen Bütschli's (in dessen Werk: Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle etc.) von Kernspindeln bei Infusorien.

Dieser Widerspruch ist aber nur scheinbar. — Erstens kann man an manchen Fäden in einer solchen Kernfigur deutliche Unterbrechungen im Aequator wahrnehmen, auch wo die Uebrigen hier keine zeigen (s. die Figuren). Ferner sieht man bei Reagenzienwirkung (besonders Essigsäure) im Aequator an Fäden, die vorher anscheinend ganz continuirlich von Pol zu Pol der Figur liefen, bald Unterbrechungen, bald blosse Aufblähungen auftreten (Taf. 3 Fig. 59), offenbar ein Zeichen, dass hier eine differente Beschaffenheit des Fadens vorgelegen haben muss. Endlich ganz entscheidend ist die Beobachtung des lebenden Objects, dessen Figurenreihe auf Taf. 3 Fig. 35 gezeigt ist. Da hier in den vorhergehenden Stadien (a, b) ja getrennte Fadenschleifen, von halber Länge wie die Tonnenfigur vorkommen, so muss man urtheilen, dass der äquatoriale Zusammenhang der Fäden (siehe 35 d, ein Faden) in dieser Figur nichts anderes repräsentirt, als eine temporäre Berührung oder Verschmelzung der einander gegenüberstehenden Fadenenden. Danach ist es verständlich, wenn an diesen Verschmelzungsstellen die Beschaffenheit der Substanz der Art abweichend von der des übrigen Fadens ist, dass hier die erwähnten Aufquellungen (Fig. 59) durch das Reagens (Essigsäure) zu Stande kommen.

Ich habe die letzteren bisher nur an Essigsäurepräparaten gefunden; an mit Chromsäurebehandelten und gefärbten findet sich statt dieser Anschwellungen vielfach an den Zusammenhangsstellen im Aequator eine blässere und etwas verdünnte Stelle. — An den Essigsäurepräparaten finde ich zuweilen eine helle, kreuzförmige oder längsgestellte Spalte in der Mitte einer solchen Anschwellung (Fig. 59 und 59 a, siehe deren Erkl.).

Ob diese äquatoriale Verschmelzung von Fadenenden vielleicht eine allgemeine Eigenschaft dieser Phase ist, lässt sich noch nicht entscheiden. Dass sie auch bei anderen Zellenarten vorkommt, habe ich früher besprochen und abgebildet <sup>1)</sup>, und schon dort nach den vorhergehenden Stadien geschlossen, dass die Fäden, die man hier hie und da im Aequator zusammenhängen sieht, dies nicht schon vorher dauernd gethan haben können, sondern sich erst aneinandergelegt haben müssen.

---

1) Th. I, p. 381: 4. Phase, ff.; ebenda p. 387; Fig. 6, 7 Taf. 18, 13 Taf. 17.

Bei der Trennung der beiden Tonnenhälften bemerkt man hier oft recht deutlich, dass je zwei, vorher verschmolzene Fäden einen dünnen Strang zwischen sich ausziehen, der erst später durchreißt. Diese Stränge sind nicht identisch mit den achromatischen Fäden, von denen gleich die Rede sein wird, denn sie zeigen sich oft deutlich tingirt.

Eine andere Eigenheit der Hodenzellentheilungen ist die Deutlichkeit der blassen, achromatischen Fadenfigur<sup>1)</sup> innerhalb der chromatischen (s. Taf. 3 Fig. 43—47).

Bei keiner anderen Zellenart von Salamandra habe ich sie bis jetzt so scharf darstellen können; nur annähernd in einigen Fällen bei Knorpelzellen. In Sternformen (wie Fig. 40) finde ich bei den Hodenzellen noch nichts von diesen Fäden, erst nach dem Auseinanderweichen der Aequatorialplatte (Fig. 43) werden sie deutlich. Man sieht in letzteren Stadien oft einzelne chromatische Fadenschleifen aus den übrigen unordentlich herausgerückt, manchmal bis an die Pole der achromatischen Spindel gerückt (Fig. 43 bis 44); bei schwächerer Vergrößerung sieht solche Figur aus, als läge in dem Pol der feinfadigen blassen Spindel, oder nahe an ihm, noch ein grobes gefärbtes Korn<sup>2)</sup>. Es handelt sich dabei um nichts weiter, als um Unregelmässigkeiten in der Mechanik der Kernfigur, wie sie auch in anderen Stadien vorkommen: es liegen ja auch in den Knäuel- und Sternphasen (Taf. 1 Fig. 8, Taf. 3 Fig. 35 b) oft einzelne Schleifen zeitweise weit abgerückt; so kommt es auch in der Aequatorialplatte und Kerntonne (Taf. 3 Fig. 45, Taf. 1 Fig. 10 u. f.) oft vor, dass der eine Schenkel einer Schleife herausgeklappt gefunden wird. Dass dies blosse Unregelmässigkeit

1) Vergl. Abschnitt 2, am Schluss.

2) An einem kleinzelligeren Object, wie Salamandra ist, würde deshalb auch der sorgfältigste Beobachter solche Bilder nicht anders wie in diesem Sinne deuten. Die Kernfiguren in Fig. 43 und 44 sind eben gross genug, um mit Hartnack 9 à imm. deutlich zu sehen, dass es sich nicht um Körner, sondern um Fadenschleifen handelt, deren einer Schenkel, oder auch beide, natürlich oft in der Verkürzung gesehen werden, wo sie dem entsprechend liegen.

Diese Dinge sind also etwas ganz Anderes, wie die wirklichen differenzirten Körper besonderer Art, die sich an den Polen bei Eizellen finden (Taf. 2 Fig. 33), und hier, wie es scheint, durch Verschmelzung von Körnern in den achromatischen Fäden entstehen (Taf. 3 Fig. 32).



ten sind, ergibt sich einfach aus dem lebendig-beobachteten Verlauf einer Hodenzellentheilung, wie in Taf. 3 Fig. 35. Man sieht ja hier, dass die regellos herausgerückten Fadenschleifen in b nachher wieder richtig unter die übrigen eingeordnet werden. So wird es denn wohl auch bei Fig. 43 und 44 sein: die einzelnen Schleifen an den Polen haben hier ihren Weg zu diesen schon vorläufig gefunden, mag es nun sein, um gleich dort zu bleiben, oder um vorher noch unter die Uebrigen nach dem Aequator zurückzukehren.

In manchen Fällen habe ich an Kernfiguren von Hodenzellen, wie Taf. 3 Fig. 46 und 47, auch Andeutungen von äquatorialen Differenzirungen in den blassen Fäden gesehen, welche offenbar Strasburger's „Zellplattenelementen“ entsprechen. Ob sie hier bei meinem Object abgegrenzte körperliche Elemente sind, oder nur der Ausdruck einer Vacuolisirung (durch die Reagentien) der blassen Fäden an dieser Stelle, oder endlich ob sie nur Unterbrechungen der Fäden im Aequator entsprechen, kann ich bei der Zartheit der Verhältnisse und der Nothwendigkeit von Reagentien hier nicht entscheiden. Am lebendigen Object (Fig. 35) sieht man von den achromatischen Fäden überhaupt nichts.

Endlich ist es auffallend, dass die Längsspaltung der Kernfäden in der Knäuel- oder Sternphase (Taf. 1 Fig. 9), die bei den ektodermatischen Epithelien, den Binde substanz-Muskel- und rothen Blutzellen von Salamandra so auffallend und so deutlich ist, sich bei den Hodenzellen nicht ausspricht. In einigen Stern- und Knäuelformen habe ich jedoch auch hier Andeutungen davon gesehen, allerdings nur der Art, dass je ein Faden aus zwei enganeinanderliegenden zusammengesetzt war, nie mit einer so scharfen Spaltung, wie bei jenen anderen Zellenarten (Epithel Taf. 1 Fig. 9 hier, Binde substanz Th. I Taf. 17 Fig. 11). Wenn hier also eine solche Spaltung ebenfalls typisch vorkommt, so muss sie kurz dauern und muss im Stadium der Kerntonne auch schon eine Wiederverschmelzung erfolgt sein; denn in diesem ist die Zahl der Fadenschleifen so gering, dass eine Verdoppelung der Elemente des Sterns unmöglich angenommen werden kann. Feinstrahlige Sterne, wie sie im Epithel massenhaft vorkommen (Th. I Taf. 17 Fig. 12) habe ich bei Hodenzellen nie gefunden. — Einiges über die Fädenspaltung wird noch im Abschn. 2 seine Stelle finden.

---

Bei Krötenlarven (wahrscheinlich *Bufo*) habe ich das Epithel des Mundbodens und der Bindegewebstheile des Kopfes und der Schwanzflosse untersucht, und Knäuel und Sternformen der Mutter- und Tochterkerne, sowie Aequatorialplatten, ganz wie bei *Salamandra* gefunden. Als Proben aus vielen gebe ich nur zwei Formen auf Taf. 3 Fig. 27 u. 28. Nur Längsspaltung der Sternstrahlen beim Mutterkern war nirgends deutlich erkennbar, was auch für das demnächst zu beschreibende Object gilt: bei der Kleinheit der Elemente wird es aber kaum möglich sein hier diese Erscheinung zu sehen, auch vorausgesetzt, dass sie existirt.

Es werden aber bei den Batrachiern und ebenso bei den Säugethieren und Pflanzen die Kernfiguren leichter durch die Reagentien entstellt, als bei den geschwänzten Amphibien; besonders häufig betrifft dies die Tochterkernpaare in ihren Stern- und Knäuelphasen (Fig. 28, vergl. Taf. 3 Fig. 29), welche oft zusammenschrumpfen und eine solche Verbackung der Fäden erleiden, dass sie wie homogene Klumpen erscheinen.

Ueber die Zelltheilung im Knorpel von Batrachiern ist inzwischen die ausführliche Arbeit Schleicher's (3) erschienen; sie wurde gleichzeitig mit meinem Th. I, am Orte unmittelbar vor diesem publicirt.

Auf den ersten Blick scheinen Schleicher's Abbildungen und Beschreibungen gegenüber den meinen grosse Differenzen zu bieten; denn nach Schleicher würden sich freie Körner und Fäden im Kern bilden, und eine Zeit lang Bewegungen ohne alle Regelmässigkeit ausführen (denn wenn auch Schleicher Sternformen des Mutterkerns sehr richtig beobachtet hat, so nahm er sie doch nicht für typische, bei jeder Theilung an bestimmter Stelle wiederkehrende); das Stadium der Aequatorialplatte findet sich bei ihm nicht erwähnt; die Tochterkerne würden nach ihm zunächst zu homogenen Klumpen werden, dann in „Körner und Stäbchen“ zerfallen. Kurz, gerade das, was ich gefunden und als besonders wesentlich hervorgehoben habe, die Regelmässigkeit in der gesammten Formenreihe, nimmt Schleicher ausdrücklich in Abrede.

Trotzdem war ich beim ersten Blick auf Schleicher's Figuren überzeugt, dass er vollkommen richtig, nur nicht ausreichend beobachtet hat, und dass in seinen Objecten sämmtliche Phasen der Kerntheilung vertreten sind, die ich beschrieben habe. Ich glaube, wer sorgfältig die beiderseitigen Figurenreihen vergleicht, wird schon danach diese Meinung mit mir theilen. Schleicher's Objecte sind bei ihrer Kleinheit weit ungünstiger wie die meinigen; er hat sie hauptsächlich nur lebend untersucht und nicht durch geeignete scharfe Tinctionen controlirt, hat danach nur soviel beschrieben und offenbar sehr getreu gezeichnet, als sich am lebendigen Präparat mit voller Sicherheit sehen lässt; und dies ist eben lange nicht Alles. Seine Bil-

der stellen daher nur Bruchstücke der wirklichen Kernfiguren dar; dennoch kann ich aus vielen derselben ganz gut diagnosticiren, welche Phase sie betreffen.

Ich habe übrigens inzwischen, gleichzeitig mit Schleicher's Publication, schon mitgetheilt<sup>1)</sup>, dass im Knorpel bei Salamandra ganz dieselbe Formenreihe der Theilung zu finden ist, die ich für alle übrigen Gewebszellen aufgestellt habe. Hiernach durfte ich es wohl überflüssig finden, die Kerntheilung auch im Knorpel der Bättrachier nochmals zu prüfen; denn es scheint ganz undenkbar, dass gerade nur im Knorpel bei diesen so grosse Abweichungen vorkommen sollten, wie es Schleicher's Angaben entsprechen würde, während ja, wie so eben erwähnt, im Epithel und Bindegewebe<sup>2)</sup> bei denselben Thieren der Process in nichts Wesentlichem von dem bei Salamandra gefundenen abweicht. —

Ich erspare es hiernach auch, auf verschiedene Angriffe zu entgegnen, die Schleicher gegen meine vorläufigen Angaben gerichtet hatte; sie sind durch meinen Theil I im Voraus widerlegt und ich hoffe, dass Schleicher, nachdem er die Freundlichkeit gehabt hat, einige meiner Präparate zu prüfen, sie nicht weiter aufrecht halten wird. — Nur das Eine muss ich in dieser Hinsicht bemerken, dass Schleicher's Aeusserung (p. 284): „ich hätte nur das für andere Gewebe gelehrt, was er (Schleicher) schon für den Knorpel beschrieben habe“ — nicht sachlich richtig ist. Denn erstens sind meine bezüglichen Arbeiten schon ein Jahr vor dem Erscheinen von Schleicher's erster vorläufiger Mittheilung begonnen und ganz unabhängig von dieser gewesen, zweitens aber und besonders habe ich ja keineswegs dasselbe beschrieben wie Schleicher, sondern etwas ganz Anderes, und möchte darum meine Ergebnisse nicht mit denen seiner eben besprochenen Arbeit indentificirt wissen.

Da letzteres inzwischen von einigen Seiten geschehen ist, will ich hier kurz die sehr wesentlichen Unterschiede kennzeichnen, die zwischen Schleicher's und meinen Resultaten bestehen:

Schleicher hat für die Theilung von Knorpelzellen beschrieben, dass in dem vorher homogen beschaffenen Kerninhalt<sup>3)</sup> Körner und Fäden von unregelmässiger Form und Zahl auftreten, amoeboide Bewegungen ganz unregelmässiger Art ausführen (Karyokinesis) und dann zu der von Bütschli und Strasburger entdeckten spindel- oder tonnenförmigen Figur zusammentreten; dass diese sich darauf in

1) Th. I p. 395, Taf. 16 Fig. 10.

2) und auch bei rothen Blutzellen, s. u. Peremeschko.

3) Seitdem hat sich jedoch Schleicher auch an seinen Objecten von dem Vorkommen intranuclearer Structuren überzeugt, und befindet sich nach freundlicher briefl. Aeusserung über den Bau des Zellkerns im Ganzen mit mir in Uebereinstimmung.

die zwei Tochterkernmassen trennt; dass deren jede dann zu einem homogenen Klümpchen wird; dass dieses auf eine Zeit lang wieder „in Körner und Stäbchen zerfällt“, welche wieder Bewegungen ausführen und dann zu einem Kern mit einander verschmelzen.

Ich habe dagegen für die Theilung der meisten Gewebzellenarten beschrieben, dass sich im Kern im Anschluss an dessen Gerüststructur und Membran, ein in sich zusammenhängendes Fadengewinde von gleichmässiger Dicke ausbildet, das nach und nach sämmtliche tingirbare Substanz des Kerns in sich fasst, und sich zu einem Knäuel formt, der darin schon regelmässige Ordnung zeigt, dass seine Windungen im Ganzen gleiche Abstände von einander haben. Dann zerfällt dieser gewundene Faden in Segmente, und diese Fadenstücke machen Lageveränderungen durch, welche regelmässig und typisch folgende Phasen zeigen: Knäuel, Stern (Systolen und Diastolen desselben), Aequatorialplatte; Trennung; dann für die Fäden jeder Hälfte, also jeden Tochterkern, wieder umgekehrt: Stern, Knäuel, Ruhe.

Es ergibt sich von selbst, dass Dieses etwas Anderes ist, als Schleicher's Befund, und dass die hiermit erkannte Ordnung bessere Aussicht auf Verstehen der Mechanik des Vorgangs giebt, als wenn wir bloss mit ganz irregulären, amoeboiden Bewegungen zu rechnen hätten.

### C.

#### Pflanzen.

In den Arbeiten Strasburger's, welche bis 1879 publicirt waren, findet sich für Pflanzenzelltheilungen nur die Mittelform der Kernfiguren (Kernspindel, Kerntonne) beschrieben und ist ausserdem für einige Pflanzen auch von granulirten Anfangsstadien die Rede. Da es mir aber a priori wahrscheinlich war, dass sich Repräsentanten der ganzen, von mir beschriebenen Formenreihe auch hier ergeben würden, so unternahm ich es bei *Nothoscorodon fragrans* und nahestehenden (*Allium odorum* u. A.) darnach zu suchen. Dies ist mir inzwischen sehr abgekürzt worden durch zwei im letzten Sommer publicirte Aufsätze Strasburger's (8, 14). Nach Kenntnissnahme von Schleicher's und meinen Angaben hat derselbe sich durch eigene Prüfung über-

zeugt, dass gewundene Fadenknäuel in den Anfangsstadien auch bei seinen pflanzlichen Objecten vorkommen, und dass sich auch bei den Tochterkernen Formen finden, welche den von mir beschriebenen entsprechen (s. Strasburger's Taf. IV l. c., Fig. 13 bis 17, 31—34, 27, 55).

Es bleibt hiernach aber noch eine Anzahl, meines Erachtens wesentlicher Punkte, in denen Strasburger noch keine Uebereinstimmung zwischen unseren Objecten gefunden hat; ich aber solche theils wirklich finde, theils nicht ausgeschlossen sehen kann <sup>1)</sup>.

1) Strasburger hält auch jetzt noch daran fest, dass in den ersten Anfangsstadien distincte Körner in den Kernen auftreten, und erst nachmals zu Fäden auswachsen sollen.

Nach den Exemplaren dieser Stadien dagegen, welche ich selbst bei *Allium* und *Nothoscorodon* finde, muss ich sagen, dass mir diese Auffassung nicht begründet scheint. Bei schon etwas weiter vorgeschrittenen Formen, wie in Fig. 20, 18 Taf. 2 hier, kann man ohne Mühe erkennen, dass wirklich nur Fäden, und optische Schnitte von solchen vorliegen; obwohl erst die scharfe Tinction und der Beleuchtungsapparat dies hinreichend erkennen lässt. Die Formen Fig. 20 liegen freilich schon nicht mehr weit vor solchen, für die auch Strasburger jetzt das alleinige Vorkommen von Fäden zugiebt (vergl. seine Fig. 14, 15 Taf. 37 a. a. O.). Aber auch von den vorangehenden Stadien, von denen in Fig. 19 hier eines skizzirt ist, kann man nicht behaupten, dass sie aus Körnern beständen. Wo sie hinreichend locker gebaut sind, unterscheidet man stellenweise deutliche Fäden-

---

1) Es ist mir bei den *Allium*- und verwandten Arten, die mir Herr College Engler freundlichst verschaffte, leider nicht gelungen recht günstige Stadien der Entwicklung zu treffen, wo die Theilungen im Endosperm so massenhaft gehäuft zu finden sind, wie ich dies an gütig gesandten Präparaten Strasburger's bewundern konnte. Doch habe ich eine hinreichende Anzahl von Theilungsstadien durch längeres Suchen zusammengefunden, um das Obige daraus schliessen zu können.

Die Theilungen lassen sich bei diesen Pflanzen durch Chromsäure und Pikrinsäure nicht so sicher und schön conserviren, wie bei Thiergeweben; es ist dafür zu empfehlen, die Knospen oder sonstigen Stücke vor dem Einlegen anzuschneiden. Ich stimme Strasburger darin zu, dass der Alkohol die Theilungen hier oft sehr gut conservirt; einige Stadien (besonders Tochterknäuel) erleiden jedoch dadurch leichter wie bei Thierzellen Schrumpfung, was auch Strasburger a. a. O. zugiebt. Meistens habe ich Alkoholhärtung und Kernfärbung mit Alauncarmin gebraucht. Der Alkohol ist auch bei Thierzellentheilungen brauchbar, aber viel unsicherer als Chrom und Pikrin.

windungen; doch gehören dazu bei der Kleinheit der Objecte, und bei der hier sehr dichten Lagerung der fraglichen „Windungen oder Körner“, schon starke Systeme, und ich gebe gern zu, dass die Sicherstellung, ob allein Eins oder das Andere vorliegt, an diesen Kernen unmöglich ist. Hier aber scheint mir der Analogieschluss in sein volles Recht treten zu können. Ein Epithelkern von Salamandra, wie ihn meine Fig. 2 c Taf. 17 im I. Theil dieser Beiträge zeigt, befindet sich im entsprechenden Zustand wie der kleine runde Pflanzenkern in Fig. 19 Taf. 2 hier; jener ist aber viel grösser, dabei von flacher Form, deshalb gelingt es bei ihm leicht festzustellen, dass er nur Windungen und nicht Körner enthält <sup>1)</sup>.

Bei dem Pflanzenkern von Fig. 19 hier dagegen ist dies nicht möglich, auch wenn hier ebenfalls bloss Windungen da sind; da dieselben bei ihrer Feinheit und der Kleinheit des Kerns entsprechend viel dichter liegen, und da ausserdem, weil der Kern mehr rund ist, relativ viel mehr Windungen übereinander liegen und sich gegenseitig verdunkeln, als es bei dem platten Epithelkern der Fall ist.

Daher erlaube ich mir, aus dem günstigen Object auf das ungünstigere zu schliessen; und verstehe es nicht recht, dass Strasburger und Andere sich dazu in diesem und anderen Fällen nicht entschliessen wollen. Denn durch mein Verfahren wird auch für diese Stadien die Homologie bei Thieren und Pflanzen hinreichend hergestellt, durch die Annahme aber von körnigen Anfangsstadien bei Pflanzen u. A. — welche doch, wie hier erörtert ward, durch die Thatsachen nicht postulirt ist — wird gleich für die ersten Theilungsphasen eine erhebliche Verschiedenheit bei den genannten Objecten aufgestellt.

2) Das Vorkommen von Sternformen des Mutterkerns hat Strasburger an Pflanzenzellen bisher nicht speciell bestätigt; nur für *Psilotum triquetrum* (Sporenmutterzellen) bemerkt er, dass zuweilen eine radiäre Anordnung vorkomme, doch nicht so ausgesprochen wie bei meinen Objecten. Ich muss zugeben, dass ich die Muttersterne bei *Allium* und *Nothoscrodon* noch nicht in solcher Deutlichkeit und Eleganz der Form vorgefunden habe, wie bei Thierzellen; sie scheinen dort immer mehr zusammengedrängt zu sein und zu Biegungen der Strahlen zu neigen. Doch glaube ich den betreffenden Formen, die ich bis jetzt bei Pflanzen gefunden habe (Beispiel Fig. 21 und 22 Tafel 2) immerhin einen deutlich radiären Bau zuschreiben zu müssen, um so mehr, da an den Tochterkernen auch hier, bei den Pflanzen, recht augenfällige Radiärformen sich finden (Fig. 24).

3) Die Stadien bei Pflanzen, die Strasburger früher mit dem Namen Kernplatte belegt hatte (z. B. seine Fig. 20—22 Taf. IV, Lit.-Verz. 8),

---

1) Vergl. den Text Th. I, p. 368 oben: die einzelnen scheinbaren Körner in der Fig. 2 c Tafel 17 sind nur optische Schnitte, wie auch in anderen der Figuren.

entsprechen offenbar denjenigen, welche ich bei Thierzellen Aequatorialplatte genannt habe.

In diesen sind nun an meinen thierischen Objecten aufs Deutlichste zwei Systeme von etwa gleichlangen und gleichdicken Fäden vorhanden, je einem künftigen Tochterkern entsprechend; jeder Faden ist zu einer Schleife geknickt, die den Umbiegungswinkel nach dem betreffenden Pol kehrt<sup>1)</sup>, und die aequatorialen Enden der beiden Fädengruppen liegen zwischeneinandergeschoben oder einander etwa gegenüber. (Siehe Fig. 10—14 Taf. 1 hier.) Eine Continuitätstrennung der Fäden beider Tochterkerngruppen findet von diesem Stadium aus nicht mehr Statt, sie hat schon vorher Statt gefunden: nur kann allerdings eine temporäre Verschmelzung, und dann Trennung von Fäden jetzt Statt finden.

Nach Strasburger's Darstellung dagegen würden die Elemente der Kernplatte bei den Pflanzen nebeneinandergelagerte Körner sein, von etwa elliptischer Form, die sich erst jetzt halbiren (s. Strasburger's Fig. 20—22, 47—48, 35, 56 u. a.).

Für solche Fälle, in denen Strasburger zugiebt, dass vor diesem Stadium Fäden, nicht Körner vorhanden sind (Nothoscorodon u. A.), ist es mir nicht verständlich geworden, wie er sich die Lagerung dieser Elemente zur Aequatorialplatte, resp. Kerntonne denkt.

Ich habe in Fig. 23 Taf. 2 hier eine Aequatorialplatte von *Allium odorum* (aus dem Umfang des Fruchtknotens) wiedergegeben, mit Hartnack 9 à imm. gesehen und vergrössert dargestellt<sup>2)</sup>. Soviel ist an dieser Figur, und anderen ähnlichen, ganz sicher, dass Fäden da sind, und nicht unregelmässig geformte und verwaschen aussehende Körner, wie sie Strasburger in den entsprechenden, vorher citirten Figuren darstellt. Im Specielleren aber habe ich freilich die Verhältnisse in dieser Figur nur so dargestellt, wie sie mir zu sein scheinen, und wie sie jedenfalls sein können. Sie liegen schon zu sehr an der Grenze des Erkennbaren, als dass man dies behaupten könnte. Das Element links oben in der Figur scheint eine abgerückte gebogene Fadenschleife zu sein; an den Polarseiten glaube ich Umbiegungen von Fäden zu sehen. — Aber wenn dies für diesen Fall und viele ähnliche nicht zu beweisen ist, so darf man ebensowenig behaupten, dass Alles dies nicht da sei, und dass etwa gar die Fäden an den Polen alle frei aufhörten. Denn der aequatoriale Durchmesser der färbbaren Figur in Fig. 23 Taf. 2

1) Abgesehen von Unregelmässigkeiten in der Lagerung (vergl. Abschnitt 2, und Fig. 14 Taf. 1, Fig. 35 d Taf. 3 hier.

2) Stärkere Immersionen (z. B. Seibert und Krafft Nr. 11) nützen hierfür auch nicht mehr. Was sie an der Vergrösserung verstärken, nehmen sie an Licht weg. Ich bin für solche Objecte allmählig dahin gekommen, dass ich nichts mehr beschreibe, als was ich nicht auch mit Imm. 9 von Hartnack sehen kann.

ist =  $18\mu$ , der polare =  $15-16\mu$ ; der aequatoriale Durchmesser der Aequatorialplatte in Fig. 14 Taf. 1 dagegen, von Salamandra, beträgt  $28\mu$ , der polare  $22\mu$ . Hier kann man gerade noch ganz deutlich sehen, dass man Fadenschleifen vor sich hat, die an der Polseite umbiegen; dort bei der Pflanze, bei den kleineren Verhältnissen, ist das nicht zu verlangen.

Hiernach kann ich nicht glauben, dass wirklich eine so tief greifende Heterologie zwischen diesen Stadien bei Pflanzen und Thieren besteht, wie sie aus Strasburger's Angaben folgen würde; sondern muss es für das Wahrscheinlichste halten, dass die Aequatorialplatten der Pflanzen im Wesentlichen in derselben Art gruppirt sind wie bei Thierzellen, wenn man dies auch bei ersteren nur an besonders günstigen Objecten wird entscheiden können.

Ich übersehe hierbei nicht, dass bei dem letztuntersuchten Strasburger'schen Object (*Tradescantia*-Haare) die Grössenverhältnisse günstiger sind; nach seinen Massangaben p. 3 l. c. würden die Kerndimensionen hier denen von Salamandra ziemlich nahe kommen. Aber so viel ich entnehme, hat Strasburger bei diesem Object bis jetzt noch keine geeigneten Tinctionen angestellt; vielleicht sind sie hier auch nicht ausführbar. Ohne gute Tinction und Aufhellung mit aetherischem Oel aber würde ich auch bei Salamandra den Bau von Aequatorialplatten, wie in Fig. 10—14 Taf. I hier, nicht sicher erkennen können, sie würden meistens nur als Anhäufungen von undeutlichen Körnern oder Stäbchen erscheinen. Die Reagentien, welche auch Strasburger angewandt hat, (Chromsäure, Alkohol, Osmiumsäure) würden mir hierbei ohne Tinction sehr wenig helfen; und da Strasburger auch sonst die letztere noch nicht in derselben Weise, wie ich, ausgenutzt zu haben scheint, so muss ich mir zunächst erlauben, mich mehr auf meine eigenen Erfahrungen zu verlassen.

4) Strasburger scheint für sicher zu halten, dass bei Pflanzen nach dem Stadium der Kerntonne die beiden Tochterkernmassen je zu einem homogenen Klümpchen verschmelzen, und erst nachträglich diese Klumpen sich wieder zu Fadencomplexen differenzieren.

Hieran muss ich zweifeln. Ich würde diesen Zweifel nicht äussern ohne eigene Prüfung lebender pflanzlicher Theilungen, wenn ich mir von solcher eine Entscheidung versprechen könnte; das ist aber nicht der Fall. Denn soviel ist gewiss, dass, wie ich früher erwähnt habe, in dem Stadium meiner Fig. 28 Taf. 2 hier die Windungen der Tochterkernfäden meistens sehr dicht zusammenrücken; am lebenden Object sehen die Tochterkerne dann selbst bei der grosskernigen Salamandra scheinbar homogen aus (vergl. in m. Theil I Taf. 16 Fig. 3 i k), und man braucht erst Essigsäure oder andere Dinge, um zu zeigen, dass sie es doch nicht sind (Ebenda, k<sup>1</sup>). Bei einem kleineren Pflanzenkern wäre darüber auch so keine Sicherheit zu bekommen.

Ich habe aber ein anderes Argument. Aus eigenen conservirten und tingirten Präparaten von Salamandra kann ich in Menge Tochterkerne de-



monstriren, welche sich durchaus als homogene, höckerige Klumpen darstellen (z. B. Fig. 29 Taf. 2). Das sind fast durchweg solche Präparate, an denen auch die übrigen Kernfiguren, sowie die ruhenden Kerne mehr oder minder Schrumpfung und (die ersteren) Zusammenballung erlitten haben. Je besser dagegen im Allgemeinen die Conservation, je regelmässiger geformt die Muttersterne und -Knäuel sind, desto weniger findet man von solchen homogenen Tochterkernen. Ich kann dies behaupten, nachdem ich nunmehr ein recht grosses Material geprüft, und einige Tausende von conservirten Kerntheilungen, von verschiedener Güte der Erhaltung, vor Augen gehabt habe.

Ich halte also dafür, dass man an diesem Stadium im Leben überhaupt nicht feststellen kann, ob es homogen oder fadig differenzirt ist; dass aber in der That das Letztere stattfindet, und dass überall, wo solche Tochterkernpaare an Reagentienpräparaten homogen erscheinen, eine künstliche Verklumpung der Fadenwindungen vorliegt. Besonders leicht verklumpend wirkt in dieser Hinsicht der Alkohol. —

Auch bei den Tochtersternen (in Formen wie Fig. 26 Taf. 2 u. 24 Taf. 2) kommen solche künstliche Conglutinationen oft vor, und zwar natürlich besonders an der Stelle, wo die Fäden der Halbsterne am engsten genähert liegen, nämlich an der Polarseite, resp. im Centrum des Sterns. Es hat dies verschiedene der Schriftsteller zu der Meinung geführt, dass die Fäden der Tochterfiguren in dieser Form „zunächst an der Polseite mit einander verschmolzen“. Auch diese Bilder muss ich vielmehr als Artefacte auffassen.

Dabei bestimmt mich noch ganz besonders Folgendes:

In Präparaten von Amphibien u. A., welche überhaupt an Schrumpfungen reich sind, findet sich, dass ausser dieser Tochterkernphase auch unter den Mutterkernfiguren gerade die am häufigsten zu einer homogenen Masse zusammengeklumpt sind, in welchen ebenfalls die Fadenelemente besonders dicht gedrängt liegen: nämlich die systolischen Sterne und die Aequatorialplatten. Bei diesen kann aber nicht der geringste Zweifel sein, dass dies Artefacte sind und dass die Fäden in natura getrennt waren. Der Schluss daraus ergibt sich fast von selbst: In der Mutterfigur folgen aufeinander die Formen: Knäuel-Stern-Aequatorialplatte, indem dabei sicher und nachweisbar keine Verschmelzung, keine Wiederneubildung von Fäden erfolgt, sondern die Fäden durch die beiden Figuren hindurch morphologisch erhalten bleiben und nur umgeordnet werden. Bei den Tochterfiguren andererseits folgen aufeinander die Formen: Aequatorialplatte — Stern — Knäuel. Es liegt schon a priori am Nächsten, dass es dabei in Bezug auf das morphologische Erhalten-Bleiben der Fäden nicht anders sein wird, als vorher beim Mutterkern; dies wird, wie mir scheint, noch stärker dadurch bezeugt, dass die bestconservirten Präparate es zeigen, und nicht dadurch in Frage gestellt, dass man es an den lebenden und an weniger gut conservirten Objecten nicht immer sehen kann.

Ich möchte nicht dahin verstanden werden, als ob ich hiermit die Vollkommenheit der Präparate Strasburger's irgend herabsetzen wollte, deren Schönheit mir die gesandte Probe hinreichend gezeigt hat. Aber gerade für diese Stadien der Tochterkerne sind diese pflanzlichen Objecte besonders ungünstig, man wird daran vielleicht niemals etwas anderes erzielen können, als die erwähnten artificiellen Verschmelzungen. Denn die Kerne und Kernfiguren sind hier erstens relativ klein, und zweitens ist die Menge der Windungen resp. Fadenstücke grösser, daher die Lagerung dichter, als bei vielen Zellen von Amphibien; je enger aber ihre Lagerung, desto leichter sind sie natürlich der Conglutination durch die Reagentien ausgesetzt, und desto mehr macht solcher Knäuel am lebenden Kern den Eindruck des Verschmolzenseins.

Vielleicht mögen, wie ich gern zugeben will, die Verhältnisse in diesem Stadium bei Pflanzen vielfach überhaupt so liegen, dass eine Unterscheidung: ob Windungen, ob homogene Beschaffenheit — wirklich unmöglich bleibt. Es kann ja sein, dass in den Stadien der Tochterkerne, welche Strasburger z. B. von *Tradescantia* (l. c. p. 7 unten) nach dem Leben beschreibt, und ebenso in vielen anderen Objecten, die Fäden dieser Kerne wirklich ganz bis zur Berührung aneinandertreten. Aber es ist doch noch ein Unterschied zwischen Berührung und Verschmelzung. Nehmen wir die erstere an, so bleibt der Fadenbau auch in diesem Stadium gewahrt, und es lässt sich damit eine hinreichende Homologie der Formenreihe für Thier- und Pflanzenzellen durchführen; nimmt man eine Verschmelzung an, so ist diese Homologie zerstört. So lange die Wahl zwischen diesen zwei Annahmen bleibt — und das scheint mir noch durchaus der Fall zu sein — ziehe ich entschieden die erstere vor <sup>1)</sup>.

5) Die Längsspaltung der Fäden (Th. 1 Taf. 17 Fig. 10, 11, 16 Fig. 5, hier Taf. 1 Fig. 9) hat Strasburger bei Pflanzen nicht gesehen und scheint nicht anzunehmen, dass sie hier vorkommt. Nach Objecten, wie sie meine Fig. 21 Taf. 2 hier zeigt, muss ich Letzteres doch glauben, obwohl sie offenbar auch hier viel undeutlicher ist wie bei Thierzellen, und obwohl ich auch für Letztere zugebe (s. o. b. Hodenzellen), dass die Erscheinung vielleicht in manchen Fällen fehlen kann. — In Fig. 21 sind nur diejenigen Fäden doppelt dargestellt, bei denen dies Verhalten ganz deutlich und unzweifelhaft mit Hartn. Imm. 9 und Zeiss Imm. 2 vorliegt, auch schon mit schwächeren Systemen erkennbar ist. Es ist möglich, dass in derselben Kernfigur auch alle übrigen Fäden gespalten sind und nur die Hälften enger aneinanderliegen, wie bei den doppelt dargestellten; bei manchen sieht es so

---

1) Strasburger giebt übrigens in seiner letzten Mittheilung zu, dass der Alkohol gerade in den hier in Rede stehenden Phasen Veränderungen gedachter Art machen könne. Auch Chrom- und Pikrinsäure verhalten sich hierin, so viel ich finde, bei Pflanzen nicht unschuldiger.

aus, ich habe es aber in der Zeichnung nicht dargestellt, wo es nicht ganz sicher war.

Ich bemerke dazu noch, dass die betreffenden Objecte von Allium Alkoholpräparate sind, und dass ich an solchen auch bei Thierzellen die Fädenspaltung nie so deutlich finde, wie an Chrom- und Pikrinpräparaten.

6) Eine der hauptsächlichsten Differenzen endlich ist folgende: gerade diejenige Erscheinung bei der Kerntheilung, die mir für die Physiologie und Mechanik des ganzen Processes besonders bemerkenswerth erschienen ist, die rückläufige Wiederholung der Figurenreihe des Mutterkerns durch die der Tochterkerne, erkennt Strasburger zwar für meine Objecte an, leugnet sie aber für die seinigen.

Dies ist mir nicht ganz verständlich, weil Strasburger's eigene Beschreibung im Wesentlichen sämmtliche Formen enthält, welche durch die rückläufige Metamorphose der Tochterkerne postulirt werden: (Siehe seine Taf. IV l. c. Fig. 23, 24, 57, 58: Tochtersterne; 26, 27, 28, Tochterknäuel, allerdings stark parallelfädig. In der Beschreibung der Zelltheilung bei Tradescantia, p. 5, heisst es: „Die Stäbchen legen sich nunmehr etwas fächerförmig auseinander“. Es ist sehr möglich, dass dieses Auseinanderklappen bei Pflanzenzellen nicht so hochgradig wird, wie bei vielen Thierzellen; immerhin involvirt es eine Sternform, besonders deutlich wenn vom Pol gesehen. Was darauf folgt (Str. ebenda p. 7): die „quere Streifung“ dann die „fleckige Zeichnung“ der lebend gesehenen Kerne würde ich eben für equivalent halten mit den gegitterten und Knäuelphasen der Tochterkerne, wie sie in meinen Figg. 17 Taf. 17, 2, 3 Taf. 18, 18 Taf. 17, Theil I dieser Beiträge, gezeichnet sind; nur dass die Copie der Mutterphasen durch die Tochterphasen bei den Thierzellen viel deutlicher ausfällt).

Wenn ich also in allen bis hier besprochenen Puncten noch keinen Grund finde, erhebliche Verschiedenheiten des Theilungsvorgangs bei Pflanzen und Thieren anzunehmen, so sind dagegen in einigen andern wirkliche Differenzen bei beiden Objecten jetzt sicherzustellen.

Erstens in dem Verhalten der Nucleolen. Diese erhalten sich bei Pflanzen während der Karyokinesis im Mutterkern weit länger in ihrer Form, als bei Thieren, und umgekehrt treten sie dort in den Tochterkernen weit früher wieder auf, wie hier. Dies ist durch die neue Mittheilung Strasburger's (8) erwiesen, und ich kann es durchaus bestätigen (s. Fig. 18 Taf. 2 hier). Nach einigen Figuren Eberth's (2) wäre ein ähnliches Verhalten auch bei manchen Wirbelthieren anzunehmen. Ich habe mit Rücksicht darauf nochmals viele der betreffenden Stadien (lockere Knäuelform) von Salamandra und Siredon, wie auch von Säugethieren bei bestem Licht mit starken Systemen geprüft, kann jedoch versichern, dass hier in der That nichts von Nucleolen zu erkennen ist (vergl. Fig. 3, 4, 5 Taf. 17, Th. I).

Für die Beurtheilung der physiologischen Rolle, die die verschiedenen Bestandtheile des Kerns bei der Theilung spielen, ist diese Thatsache jedenfalls als wichtig zu notiren (s. Abschnitt 2).

Eine andere Differenz liegt darin, dass bei Pflanzen die blassen, nicht tingirbaren Fäden, die noch innerhalb der tingirbaren Kernfigur in axialer Lagerung vorkommen (z. B. Fig. 22—26 hier), weit deutlicher hervortreten. Dasselbe ist jedoch auch bei manchen Thierzellenarten der Fall<sup>1)</sup>. — Dieser Unterschied ist aber kein fundamentaler. Ich habe nunmehr auch bei Salamandra diese Fäden gefunden; sie sind freilich bei Epithel-, Blut- und Bindegewebszellen (s. Fig. 12 Taf. 1 hier) nur selten, und auch dann fast niemals besonders scharf zu sehen, deutlicher bei den Hodenepithelien und zuweilen bei Knorpelzellen (womit eine Beobachtung Schleicher's bestätigt wird (Fig. 3, 4, 10 Taf. 13); in allen diesen Fällen ist übrigens Untersuchung in nicht zu stark brechenden Medien nöthig, um sie hier zu erkennen. Hiernach muss ich denken, woran ich früher noch zweifelte (Th. I), dass diese Fäden, in mehr oder minder deutlicher Ausprägung, ganz wohl ein allgemeines Vorkommen bei der indirecten Zelltheilung sein können und müssen sie gewiss, neben der eigentlichen tingirbaren Kernfigur, für das weitere Studium des Vorgangs grosse Beachtung verdienen. (Weiteres hierüber und zur Begründung s. im Abschnitt 2.)

Hiermit gerathe ich nun in einige Collision mit der Definition und Eintheilung der Kerntheilungstypen, welche Strasburger so eben in seiner citirten Schrift (8 p. 284) aufgestellt hat. Er bezeichnet diejenigen Formen der Aequatorialplatte, welche er selbst in dem Integument der Ovula bei *Nothoscorodon*, und ich überall bei Salamandra fand (z. B. Fig. 12 Taf. 1 hier) als Kerntonnen, die Formen mit jenen blassen Fasern als Kernspindeln; seine Ansicht geht dahin, dass bei den Spindeln eine Sonderung der Kernsubstanz in die eigentlichen Kernplattenelemente<sup>2)</sup> und jene blassen Fasern stattfände, bei den Tonnen aber eine solche Sonderung überhaupt nicht einträte. — Nun aber finde ich, wie gesagt, dass diese Sonderung auch in den letzteren bei Salamandra nicht ausbleibt; es wird sich also fragen, ob jene Unterscheidung aufrecht erhalten werden soll, da sie hiernach vielleicht nur auf ein Mehr oder Minder der Deutlichkeit herauskommen dürfte<sup>3)</sup>. Als bequeme Bezeichnungen der Totalform kann man die Ausdrücke Tonne und Spindel natürlich trotzdem benutzen.

---

Strasburger hat in jüngster Zeit ausgesprochen: „die Beobachtungen der Kerntheilung in ausgeprägten Thieren und Pflanzen gäben bis jetzt, oft bis in die feinsten Details, übereinstimmende

1) So: beim Endothel der Froschhornhaut (Mayzel); ferner bei Eizellen und Furchungszellen.

2) Das ist das Nämliche, was ich Kernfigur nenne, das Tingirbare.

3) Vergl. am Schluss des Abschnitts 2, unter: „Die achromatische Fadenfigur“.

Resultate“; und: „diese Uebereinstimmung sei trotz bestehender Abweichungen noch gross genug, um in beiden Fällen auf gleiche, die Theilung beherrschende Kräfte schliessen zu lassen.“

Ich habe eine solche Uebereinstimmung von vornherein für wahrscheinlich gehalten, und hoffe, dass sie sich noch bis in viel feineres Detail wird durchführen lassen, als dies jetzt anzugehen scheint. Soll dies aber geschehen, so werden vor Allem erst die obigen Punkte aufgeklärt werden müssen, die ich deshalb hier unter 1) bis 6) genau zusammengestellt habe: denn wenn Strasburger's bisherige Ansichten über sie aufrecht gehalten würden, dann scheint mir durch sie keineswegs eine Uebereinstimmung, sondern eine so erhebliche Differenz bedingt zu werden, dass es vielmehr sehr schwer sein würde, für beide Fälle auf gleiche wirkende Kräfte zu schliessen. Ich führe als ein besonders deutliches Beispiel dafür nur das oben unter 3) besprochene Stadium der Aequatorialplatte an: wenn wir wirklich im einen Fall (Pflanzen) hier Körner hätten, die sich erst um diese Zeit theilen; im anderen (Thiere) aber Fadensegmente, die sich schon lange vorher, im Knäuel- oder Kranzstadium getrennt haben und in der Aequatorialplatte nur einander gegenübereücken — so würde ich zunächst keine Möglichkeit sehen für beide Erscheinungen gleiche wirkende Kräfte zu construiren.

## D.

### Säugethiere.

Für pathologische Fälle sind durch Eberth (2) vom Kaninchen schon einige Kernfiguren beschrieben worden, in denen sich deutlich Knäuel- und Sternformen erkennen lassen. Es fragte sich für mich, ob sich dieselben auch im physiologischen Wachsthum ergeben würden.

Ich habe sie in grosser Menge gefunden: 1) bei Kaninchenembryonen im Epithel und der Binde substanz des Amnion, im Körper epithel und Bindegewebe, im wachsenden Muskel und im Knorpel. Das Amnion ist ein besonders bequemes und an Theilungen reiches Object. Behandlung: Chromsäure 0,1 pCt., Safranin oder Hämatoxylin; oder Pikrinsäure, Hämatoxylin oder Partsch-Grenacher'sches Alauncarmin.

Ferner 2) bei saugenden Kätzchen im Mesenterium und Omentum (Bindegewebszellen und Zellen der jungen Fettanlagen). Behandlung ebenso, oder noch bequemer: Essigsäure 0,5 pCt. auf die am Objectglas ausgebreitete Membran, vorsichtiges Abwaschen mit Wasser, Hämatoxylin.

Fig. 30 a—d geben nur einige Beispiele. Die Kernfiguren unterscheiden sich, so weit man bei ihrer geringeren Grösse urtheilen kann, in nichts Wesentlichem von denen bei Salamandra. Deutliche feinfadige Kernspindeln (im Sinne Strasburger's, s. o. bei „Pflanzenzellen“) konnte ich hier bisher nicht sehen, halte dies aber bei der Kleinheit der Verhältnisse für keinen Beleg gegen ihr Vorkommen. Die Tochter-Kernknäuel (s. Fig. 28, 29 von der Krötenlarve), die systolischen Sterne und Aequatorialplatten werden öfter durch die Reagentien verschrumpft und zu homogenen klumpigen Massen geballt, als bei den Amphibien, was bei den kleinen Elementen natürlich ist, denn je kleiner die Kernfigur, desto weniger locker liegen die Fäden, desto leichter werden sie also conglutinirt werden.

Der Versuch, am frischen Omentum die Theilung auf geheiztem Objectglas zu verfolgen, war resultatlos, denn die lebenden Kernfiguren bleiben hier wegen ihrer Blässe undeutlich.

---

Untersuchungen, die ich über die Kernvermehrung bei der Theilung thierischer Eizellen begonnen habe, sind noch nicht zum Abschluss gelangt. Vorläufig möchte ich aber die Vermuthung aussprechen, dass auch hier, so abweichend die Verhältnisse auf den ersten Blick aussehen, in den Hauptsachen Homologie sich ergeben wird. Die färbbaren Elemente („Kernplattenelemente“) sind bekanntlich in Ei- und Furchungszellen relativ klein und schwer zu beobachten; ich sehe bis jetzt jedoch keinen stichhaltigen Einwand dagegen, dass auch hier die Theilung mit Knäuel- und Sternformen beginnen kann; für die Eier von Mesostomum hat Schneider ja die ersteren bereits nachgewiesen.

Die Skizzen Taf. 2 Fig. 31—34 habe ich mir erlaubt nach Präparaten von *Toxopneustes lividus* zu zeichnen, die mir von Herman Fol vor zwei Jahren zum Geschenk gemacht wurden<sup>1)</sup>;

1) Osmium-Carmin. Ein anderes mitgesandtes Präparat Fol's, Pi-

sie sind ganz einfach gehalten, da sie nur zeigen sollen, in welcher Art ich ihre Formen auf die Verhältnisse bei anderen Zellen beziehen möchte. Fig. 34 würde die Aequatorialplatte sein (vergl. Taf. 1 Fig. 10—14 von Salamandra, Taf. 2 Fig. 22 (eigentlich noch Stern) und Fig. 23 von Pflanzen); Fig. 31: Trennung und beginnende Tochtersternform = Fig. 25, weiter Fig. 26, Taf. 2. Fig. 32, 33: Knäuelform der Tochterkerne = Taf. 2 Fig. 28, Taf. 3 Fig. 35 g.) — Bei der Kleinheit der Kernfiguren der Eizellen, der Feinheit ihrer Fäden und der Verdunkelung durch die grosse körnerreiche Masse des Eiprotoplasmas, ist es freilich nicht möglich den Bau dieser Figuren so klar zu sehen wie bei den anderen Objecten, und ich kann nicht beweisen, dass er wirklich derselbe ist; halte dies aber für das Nächstliegende. Eigenthümlich sind bei den Eizellentheilungen Wirbelloser die Elemente, die in den blassen Kernfäden, an oder nahe den Polen, in den Stadien der Tochterknäuel deutlich werden (Fig. 32 x) und bald zu einem glänzenden Körper zusammenzurücken scheinen (Fig. 33 x). Es ist dies, was H. Fol (6) „*corpuscule central d'un aster*“ nennt.

H. Fol selbst hat in dem eben citirten Werk zahlreiche schöne und sorgfältige Abbildungen der betreffenden Stadien gegeben (Taf. 6ua a. a. O.), die, wie mir scheint, mit der hier gekennzeichneten Auffassung nicht in Widerspruch stehen, wenn auch Einzelnes darin auf den ersten Blick so erscheint. So besonders, dass die Tochterkernfiguren, welche ich als Knäuel ansehen möchte (Fig. 32, 33 hier), in den Abbildungen Fol's und Anderer aus getrennten Körperchen zu bestehen scheinen. Ich gebe zu, dass man bei manchen solchen Figuren mehr den letzteren Eindruck erhält; andere sehen mir aber wieder ganz wie zusammenhängende und etwas geschrumpfte Knäuel aus, und da einige Veränderung durch die Reagentien mir hier in allen Fällen im Spiel zu sein scheint, so halte ich die Annahme, dass meine Auffassung durchführbar ist, für gestattet.

---

Das wesentliche Ergebniss der vergleichenden Untersuchung, über die ich so eben berichtete, lautet also kurz:

h  
krinsäure, zeigt die achromatischen Fäden sehr schön erhalten, die chromatische Kernfigur dagegen ist hier weniger deutlich.

1) Die Hauptglieder der von mir bei Salamandra aufgestellten Reihe der Kerntheilungsfiguren:

Mutterkern	Tochterkern
(progressiv).	(regressiv).
↓ Ruhe (Gerüst)	↑ Ruhe (Gerüst)
↓ Knäuel	↑ Knäuel
↓ Stern	↑ Sterne
↘ Aequatorialplatte ↗	
(oder Kerntonne, Kernspindel)	

haben sich bei fast allen den untersuchten Objecten in gleicher Reihe wiederfinden lassen und zeigen nur bei manchen formelle Abweichungen, welche nicht als wesentlich zu betrachten sind; bei denjenigen der Objecte, wo die Uebereinstimmung in einzelnen Punkten nicht klar ausgesprochen ist, liegen die Beobachtungsverhältnisse so ungünstig, dass es mindestens ebenso gut freistehen muss jene Uebereinstimmung anzunehmen, als sie zu bezweifeln.

Es ist also gestattet, das bei Salamandra gefundene Gesetz, wonach die Mutterformen in umgekehrter Reihe durch die Tochterformen copirt werden, auch auf die übrigen untersuchten Objecte auszudehnen; und es ist hiernach ferner denkbar (obschon, wie ich ausdrücklich zugebe, noch nicht erwiesen), dass die Mechanik des Theilungsvorganges, wie sie im folgenden Abschnitt für die Urodelen näher dargelegt wird, für alle Zellenarten überhaupt bei Thieren und Pflanzen Geltung hat. Diese Annahme beansprucht für sich dasselbe Recht, mit welchem wir auch in anderen Dingen Analogieschlüsse von Bekanntem auf Unbekanntes machen.

2) Irgend welche Belege dafür, dass ausser dem Typus der indirecten Kerntheilung oder Karyokinesis noch andere, fundamental davon verschiedene Kernvermehrungsarten vorkämen, haben sich bei dieser Untersuchung nicht ergeben <sup>1)</sup>.

---

1) Vergl., Nr. 13, Lit.-Verz.



## Anhang.

## Ueber die Kernvervielfältigung bei mehrkernigen Zellen.

Auf die mehrkernigen Zellen ist in jüngster Zeit ein besonderes Interesse gelenkt, indem ein in Dingen der Cellularphysiologie ausgezeichneter Forscher, Ed. van Beneden, sie als Repräsentantinnen einer directen, ohne Fadenmetamorphose verlaufenden Kerntheilung in Anspruch genommen hat (1). Ich habe an einem anderen Orte (13) ausgeführt, weshalb ich meinem Freund van Beneden hierin nicht beitreten kann, und dass nichts im Wege steht, auch in den mehrkernigen Zellen die Kernproduction auf indirecte Theilung zurückzuführen.

Kurz darauf hat M. Treub (17) für verschiedene mehrkernige Zellenarten von Phanerogamen (*Humulus*, *Vinca*, *Urtica*) nachgewiesen, dass bei der Kernvermehrung in ihnen die typischen Kernfiguren zu finden sind; und das Gleiche ergibt sich aus den neuerdings veröffentlichten Untersuchungen von Schmitz (15) für die vielkernigen Zellen der Siphonocladaceen (Thallophyten).

Einen indirecten Beweis dafür, dass es bei Thierzellen ebenso ist, hatte ich schon am eben citirten Ort erbracht (13, p. 14); den directen kann ich jetzt nachtragen.

Objecte, die sich zum Studium der Production vielkerniger Zellen ganz vorzüglich eignen, sind die Hodenepithelien von *Salamandra* <sup>1)</sup> zur Zeit, wo die Samenbildung beginnt (Juli, August). Wie im Abschnitt 3 näher beschrieben wird, führen die massenhaften indirecten Kernvermehrungen, die hier auftreten, nur zum Theil zur Zellvermehrung; andernteils bleibt diese aus und es resultiren vielkernige Zellen (Taf. 3 Fig. 49–52), die zum Theil zu einer Grösse und einem Kernreichthum anwachsen können, der ihnen vollsten Anspruch auf den Namen Riesenzellen giebt <sup>2)</sup>. Die Abbildungen zeigen ohne Weiteres, dass die Reproduction der Kerne hier nach dem Typus der indirecten Theilung verläuft; und wenn es auch nicht zu widerlegen ist, dass etwa

1) Und wohl auch von anderen Thieren.

2) Ueber die Beziehungen dieser Bildungen zu von la Valette St. George's Spermatocysten siehe Abschnitt 3.

daneben noch directe Kernzerschnürungen vorkommen könnten, so sieht man doch durchaus keinen Grund für eine solche Annahme.

Zwei Erscheinungen sind nun bei diesen Objecten besonders auffallend, und bemerkenswerth für die Physiologie der Kerntheilung.

Erstens, dass die Kerne in je einer multinuclearen Zelle vorwiegend alle zugleich in Theilung gefunden werden. Dieselbe Erfahrung hat auch Treub bei seinen Pflanzenobjecten gemacht; er sagt (a. a. O. p. 2 Sep. Abd.): „Les noyaux d'une même cellule se divisent de préférence tous à la fois.“

Zweitens, dass sogar fast immer die Kerne in je einer multinuclearen Zelle sich sämmtlich in der gleichen Theilungsphase befinden (für Beides s. d. Abbildungen).

Man sieht dies Beides so häufig, dass ich es anfangs für ein unabänderliches Gesetz gehalten habe; doch mit Unrecht. Denn bei längerem Suchen fand ich eine ziemliche Anzahl von Fällen, wie der in Fig. 52 dargestellte (s. d. Erkl.), wo die Mutterzellen, Kernfiguren von verschiedenen Phasen enthielten; und wo also anzunehmen ist, dass die einen Kerne entweder später als die anderen in Theilung getreten, oder langsamer damit vorwärts gekommen sind.

Es kommt auch vor, dass ein Kern in einer multinuclearen Zelle ganz ungetheilt verharret, während andere sich theilen. Allerdings habe ich bis jetzt bei allem Suchen nur wenige derartige Fälle gefunden, in denen ruhende Kerne neben Theilungsfiguren lagen. Erstere waren dann in der Minderzahl (Fig. 49a).

Die eben erwähnten Fälle sind aber gegenüber der gleichzeitigen Theilung aller Kerne relativ so selten, dass die letztere jedenfalls als die Regel betrachtet werden muss. Danach lässt sich der selbstverständliche und nicht unwichtige Schluss ziehen, dass die nächsten Ursachen, welche einen Kern zur Theilungsmetamorphose veranlassen, nicht oder nicht allein in ihm selbst wirken, sondern zugleich durch die ganze Substanz der Zelle hindurch thätig sind, in welcher er liegt. Wenn dies für vielkernige Zellen gilt, so wird es sich auch auf einkernige beziehen lassen; und damit werden wir darauf geführt, auch in dem Protoplasma der in Theilung tretenden Zelle nach etwa erkennbaren Erscheinungen, die darauf Bezug haben, genauer zu suchen als dies bis jetzt geschehen ist.

Ausserdem kommt hier in Betracht, was im Abschnitt 3 näher besprochen wird: dass sogar in ganzen Abschnitten der Hodenkanäle, und zwar in Abschnitten von recht bedeutender Ausdehnung, die Theilungen zum grössten Theil, oft sogar sämmtlich in gleichem Stadium gefunden werden. Dies zeigt offenbar, dass die zur Theilung disponirenden Einflüsse von Aussen her auf die betreffenden Zellen wirken müssen; man wird wohl selbstverständlich hier an die Beschaffenheit der Transsudate denken, welche aus den Blutgefässen her, oder indirect durch die Lymphwege, an die Zellen herangelangen.

Fälle, die den gleichen Gedanken anregen, hatte ich schon früher an Kiemenblättern von Salamandra gefunden. Ich habe mehrere solche vor mir gehabt, an welchen fast sämmtliche Binde-substanzzellen des Kiemenblattes zweikernig waren.

Ich erinnere hierfür an die bekannten Befunde, nach denen in der Leber des Kaninchens oft auf grosse Strecken hin die Leberzellen sich grossentheils zweikernig oder mehrkernig ergeben. Ich selbst habe an einer Schweinsleber ausgedehnte Stellen gefunden, wo etwa 50 Procent der Leberzellen zwei oder mehr, zum Theil bis fünf Kerne besaßen.

Schon ehe ich die indirecte Theilung bei den vielkernigen Hodenzellen auffand, war mir im Frühling d. J. ein einzelner Fall der Art auch bei einer Epithelzelle des Mundbodens von der Salamanderlarve vorgekommen. Die Zelle (Taf. 1 Fig. 16) enthält sechs Kernfiguren, und zwar sind es drei Paar Tochtersterne. Es scheint dies aber im Epithel bei Salamandra eine Seltenheit zu sein, denn es blieb bis jetzt der einzige Fall, den ich hier bei aller Aufmerksamkeit fand. — Ein gutes Object für das Studium solcher Riesenzellentheilungen muss das Amnion von Säugethierembryen (Kaninchen) sein; denn seine Binde-substanz ist stellenweise sehr reich an schönen, vielkernigen Zellen. Bis jetzt habe ich aber noch keine solche mit Kerntheilungen fixirt gefunden und vermüthe darum, dass es sich hier ebenso, wie vielfach anderswo, um schubweises Auftreten von Theilungen handelt, und dass ich bisher nicht so glücklich war, einen solchen Schub mit der Fixirung zu treffen.

Das beschriebene kann, wie mir scheint, auch zur Aufklärung einer Angabe von Eberth (2) dienen: dieser stellt in seiner

Taf. 19 Fig. 19 eine Zelle mit vier Kernfiguren dar (Phase wahrscheinlich: Tochterknäuel), die er als eine gleichzeitige Viertheilung einer Zelle auffasst. Wie Strasburger und ich selbst (Th. I p. 404) dem gegenüber hervorzuheben hatten, haben wir niemals gesehen, dass eine Zelle sich zur Zeit in mehr als zwei Zellen getheilt hätte; trotzdem glaube ich, dass Eberth's Beobachtung vollständig richtig ist, dass sie aber die Theilung einer zweikernig gewesenen Zelle repräsentirt, deren Kerne, ganz wie bei meinen Objecten, gleichzeitig in Action getreten, und in der Phase der Tochtersterne fixirt worden waren.

Schon nach dem hier Mitgetheilten und den erwähnten Befunden Treub's besteht also kein Recht zu dem Glauben, dass die vielkernigen Zellen durch einen anderen Modus der Kernvermehrung entständen, oder ihre Kerne auf eine andere Weise vermehrten, als durch indirecte Kerntheilung, mit den auch sonst allgemein verbreiteten Phasen der Karyokinesis.

---

## Abschnitt 2.

### Neue Ergebnisse über Morphologie und Mechanik der Zelltheilung.

---

Unser verehrter Altmeister in der entwicklungsgeschichtlichen Forschung, v. Bischoff, sagt in einem kürzlich erschienenen Aufsatz:

„So glaube ich noch jetzt, bei aller Conjugation der Kerne, und bei allen karyolytischen, spindelförmigen und sonnenstrahligen Figuren, dass das Wesen der Befruchtung nicht beobachtet, sondern nur mit dem Gedanken erfasst werden kann 1).“

Mit ebenso vielem Recht, wie über das Wesen der Befruchtung, könnte man diesen Satz über das Wesen der Zelltheilung aussprechen. Für beide Fälle ist er unbestreitbar, so weit es sich um das wirklich-letzte Wesen der Prozesse handelt. Alle die

---

1) Leopoldina. XV, Aug. 1879, p. 128.

Arbeit, welche gegenwärtig in die Vorgänge bei der Befruchtung, bei der Zelltheilung, überhaupt bei allen Lebensäusserungen der Zelle einzudringen sucht, kann sich zunächst nur auf das morphologisch- und chemisch- Wahrnehmbare richten. Wer aber jenen Ausspruch zum Motto nehmen wollte, um dieser Arbeit die Wichtigkeit abzusprechen, würde Unrecht haben. Wir werden allerdings das innerste Wesen dieser Vorgänge wohl niemals sehen können. Wir können auch nicht sehen, welches im lebenden Körper die Stellungen der Herzklappen bei Systole und Diastole sind; trotzdem dürfen wir behaupten sie gut zu kennen, weil wir sie hinreichend mit dem Gedanken erfasst haben; dieser Gedanke aber ist lediglich abgeleitet aus genauer anatomischer, physiologischer und physikalischer Beobachtung. Wenn wir jetzt Beobachtungen über die Lebenserscheinungen der Zelle sammeln und vergleichen, so geschieht auch dies in der Hoffnung, dass sie zu erklärenden Gedanken und physikalischem Verständniss jener Erscheinungen helfen werden und müssen, und dass sie dazu unumgänglich nöthig sind. Ohne diese Idee würde ich keinen Grund sehen, mein Mikroskop weiter zu benutzen.

Mit dieser Einleitung wollte ich es motiviren, dass ich in der folgenden Beschreibung mich ziemlich stark in's Detail vertiefe, und die grossen Lücken meiner Beobachtungen nur darin finde, dass sie noch lange nicht detaillirt genug sein konnten.

Um über die Mechanik dieser Vorgänge auch nur Vermuthungen zu machen, muss man zunächst genau wissen, welches ihre sichtbaren Formerscheinungen sind und was daran regulär, was variabel ist.

---

Welche Kräfte sind in der Zelle während ihrer Theilung thätig? — Der erste Schritt zur Lösung dieser Frage muss gethan werden durch Beantwortung der anderen, rein morphologischen: Erfolgen die Lageveränderungen der sichtbaren geformten Elemente in Zelle und Kern nach einem bestimmbar Schema, und wenn, nach welchem?

Nach den ersten Arbeiten von Bütschli, Strasburger und O. Hertwig schien sich ein solches Schema ziemlich einfach zu geben; man kannte nur die Kernplatten und Kernspindeln, man

glaubte sonach zu haben: eine längsfaserige Differenzirung des Kerninhalts, darin eine Anhäufung von Körnern im Aequator, eine Theilung dieser Körner, und ein Abrücken ihrer Hälften gegen die Pole.

Nach den neueren Arbeiten über Thierzellentheilungen ist dies Schema nicht mehr zu halten, zum Mindesten nicht als Allgemeingültiges. Es ist ohne Erläuterung klar, dass die Knäuel- und Sternformen gar nicht darin unterzubringen sind. Ebensowenig passt in dasselbe der Bau der Aequatorialplatten<sup>1)</sup> bei Thierzellen. — Bei solcher Sachlage muss man eben fast von vorn anfangen, und vor Allem wo möglich die Morphologie des Vorgangs genauer feststellen, als dies bisher geschehen ist.

Hierfür blieb mir zunächst fast allein der Weg, an fixirten und conservirten Präparaten zu arbeiten. Denn die Hoffnung, bei Salamandra und ähnlich günstigen Objecten an der lebenden Zelle noch weiter zu kommen, erwies sich zunächst als trügerisch; nur bei den Hodenzellen (s. u.) habe ich hierin geringe Erfolge gehabt, im Uebrigen an der Salamanderlarve mich in diesem Sommer überzeugt, dass sich in vivo nicht mehr sehen lässt, als was ich schon beschrieben habe.

Die conservirten Präparate haben mich dafür etwas entschädigt. Ich habe nach und nach eine grosse Sammlung von solchen angelegt, und indem ich stets die bestconservirten Kerntheilungen ausmusterte und verglich, und viele Hunderte von solchen für jedes Stadium vor Augen bekam, manche neue Einblicke erhalten.

Eine solche Massenuntersuchung ist schon desshalb werthvoll, weil je nach der Einwirkung der Reagentien die Kernfiguren bald mehr locker, bald mehr zusammengedrängt ausfallen; in ersterem Fall lässt sich ihr Bau natürlich besser durchblicken. Ferner hat mir an scharfgefärbten Präparaten das Arbeiten mit dem Beleuchtungsapparat sehr geholfen; indem man durch ihn die Reflexe mildert und fast nur das Gefärbte im Object sieht, kann man die Fäden oft genauer verfolgen.

---

1) Vorläufige Beschreibungen und Vermuthungen hinsichtlich dieser Phase hatte ich schon im I. Theil, p. 383 gegeben. Für das Nähere siehe weiter unten in diesem Abschnitt.

## A.

## Anfangsphasen.

Für diese war die neue Ausbeute am geringsten. Ueber die Art, in der sich die tingirbare Kernfigur aus dem ruhenden Kern hervor- bildet, kann ich meinen früheren Angaben (Th. I p. 364 ff.) nichts Wesentliches hinzusetzen. Bei der Durchmusterung einer sehr grossen Menge von ersten Anfangsstadien, wie die im Th. I Taf. 17 Fig. 1, 2, hier Taf. 1 Fig. 1, 2 gezeichneten, und einer noch viel grösseren Zahl noch nicht in Theilung getretener Kerne, ergab sich nur immer überzeugender der Eindruck: dass die feinfadige dichte Knäuelform (Fig. 1 b) mit der die Karyokinesis anhebt, sich bildet auf morphologischer Grundlage des Netzwerks im ruhenden Kern, aber aus der gesammten tingirbaren Substanz des Kerns. Nach der hier angenommenen Bezeichnung drücke ich dies so aus: das Chromatin des ganzen Kerns wird allmählig in das Netzwerk aufgenommen, dieses wächst dadurch und nimmt eine gleichmässige <sup>1)</sup> Anordnung an, dergestalt, dass seine Fäden mehr und mehr einen ebenmässig gewundenen Verlauf bekommen, und dass diese Windungen im Ganzen gleiche Distanzen gegeneinander erhalten; abgesehen davon, dass die Windungen ausserdem noch meistens in der Peripherie der Kernfigur sich enger lagern, als im Centrum. — Darauf Verkürzung, und zugleich Verdickung dieses zusammenhängenden Fadengewindes. Eine Discontinuität desselben schon in diesen Stadien halte ich selbst bei Salamandra nicht für nachweisbar, viel weniger bei anderen Objecten mit kleineren Kernen; trotzdem für nicht unmöglich.

Nicht der geringste Anhalt ergab sich dafür, dass anfangs Körner vorhanden sein, und „zu Fäden auswachsen“ sollten, wie dies Andere behaupten (Peremeschko, Strasburger l. c.). Ich empfehle diesen Behauptungen gegenüber recht gut gefärbte, und mit Balsam aufgehellte Objecte, natürlich von grosskernigen Geweben.

Besonders habe ich ferner das Verhalten der Nucleolen während der Entstehung der Kernfigur in's Auge gefasst. Für Salamandra liess es sich dabei ganz sicher stellen, dass sie schon

---

1) Statt der ungleichmässigen, die es normal im ruhenden Kern hat.

in sehr frühen Stadien des Mutterknäuels (Th. I Taf. 17 Fig. 2 c) verschwunden sein können, und dass sie, umgekehrt entsprechend, erst in den spätesten Tochterstadien wieder auftreten. In beiden Fällen zeigen sich die betreffenden Körperchen übrigens als Verdickungen der Netzbälkchen; ob sie schon den eigentlichen Nucleolen entsprechen, oder nur Verdickungen der Bälkchen, in welchen noch die Nucleolen als besondere Körper liegen, oder sich bilden werden, ist hier nicht zu entscheiden.

Bei den Theilungen der Pflanzenzellen dagegen ist es ganz evident — und ich kann darin Strasburger's neueste Angaben (l. c.) nur bestätigen — dass die Nucleolen in der Mutterkernfigur sich viel länger erhalten, so wie sie auch hier in den Tochterfiguren relativ viel frühzeitiger wieder auftreten <sup>1)</sup> (S. Strasburger's Figuren, Lit. 8).

Ich glaube zu sehen, dass die Nucleolen in diesen Fällen nie ganz frei liegen, sondern stets mit Bälkchen zusammenhängen und möchte deshalb mit Strasburger (l. c. p. 279), vermuthen, dass ihre Bildung durch Anschwellung einzelner Bälkchen eingeleitet wird. Sie sind bei vielen Pflanzenzellen relativ bei Weitem grösser, als bei Thierzellen.

Ich finde, dass hier sowohl die schwindenden Nucleolen in den Mutterstadien, als die wiedererscheinenden in den Tochterstadien, regelmässig excentrisch liegen. Auch für die ruhenden Kerne scheint mir übrigens eine solche Lage die Regel zu sein.

Aus diesen wenigen Kenntnissen über das Verhalten der Nucleolen bei der Zelltheilung lassen sich immerhin schon einige bemerkenswerthe Schlüsse ziehen:

Erstens der: dass die Nucleolen nicht die zunächst wichtigen und anstossgebenden Factoren bei der Kerntheilung, beziehungsweise Zelltheilung sein können. — Nach dem Verhalten bei Thierzellen, wo die Nucleolen sich im Beginn des Theilungsvorganges schon vertheilt haben, könnte man zu der Annahme versucht sein, dass ihre Auflösung und Aufnahme in das Netzwerk erst die Anregung zu dessen weiterer Umgestaltung giebt. Ich habe mich vor solcher Hypo-

---

1) Dieser Umstand ist wohl auch ein deutlicher Hinweis darauf, dass von einer regressiven Metamorphose der Tochterkerne auch hier bei Pflanzenzellen geredet werden kann. Weiteres darüber s. u.



these wohl gehütet. Das Verhalten bei Pflanzenzellen zeigt aufs Klarste, wie unrichtig sie wäre; denn hier persistiren die Kernkörperchen noch mitten im Knäuelstadium.

Zweitens: Dass die Nucleolen überhaupt keinerlei morphologischen Antheil an der Kernvermehrung nehmen — was sich nach dem Mitgetheilten von selbst versteht.

Drittens, und dies ist allerdings noch kein Schluss, sondern nur eine aufgeworfene Vermuthung: dass die Dinge, die wir Nucleolen nennen, vielleicht gar keine morphologisch wichtige Theile des Kerns sein mögen, sondern nur Ablagerungen von Substanzen, welche für den Stoffwechsel im Kern verbraucht und wieder neugebildet werden; sie würden damit gewiss physiologisch wichtige Theile des Kerns bleiben, — was ohnehin durch ihr fast allgemeines Vorkommen bewährt wird, — aber doch keine eigentlich organischen d. h. morphologisch-wesentlichen Kernbestandtheile.

Nach dem, was wir über ihre Entstehung bisher wissen (s. o.) scheint ihr Auftreten in den Netzbälkchen zu erfolgen oder doch von diesen auszugehen; es ist also der eben gebrauchte Ausdruck Ablagerung nicht so zu verstehen, als ob sie frei in der Zwischensubstanz anschössen.

Es ist hiefür besonders bemerkenswerth, dass nach Strasburger (14 p. 4) Körner in den Tradescantiakernen vorkommen, welche er nach ihrer Jodreaction als Stärke anspricht.

Ich stelle jedoch das eben Gesagte nicht als Hypothese auf, und will nur Aufmerksamkeit auf den Gegenstand lenken, was bei unserer bisherigen totalen Unkenntniss über das Wesen der Nucleolen wohl angebracht ist.

Es dürfte hier am Orte sein, eine Frage zu berühren die ich im ersten Theil dieser Beiträge schon einmal kurz gestreift habe <sup>1)</sup>. Viele sehr gute Beobachter <sup>2)</sup> haben Endigungen von Nervenfasern im Kernkörperchen beschrieben. Ich glaube, dass Zweifel an der objectiven Richtigkeit dieser Beobachtungen nicht berechtigt sind; wohl aber kann es die Frage sein, ob die gesehenen Stränge in den betreffenden Fällen wirklich Nervenfasern gewesen sind, und

1) A. a. O. p. 351.

2) S. am eben citirten Ort, sowie in dem Aufsatz J. Arnold's: „Ueber feinere Structur der Zellen etc.“, Virchow's Archiv Bd. 77, 1879.

nicht etwa Netzbälkchen des Kerns, die gerade einen etwas gestreckten Verlauf hatten und in der Continuität von Nervenfasern lagen, welche an die Zelle heran oder an ihr vorbeizogen. — Das Verhalten der Nucleolen bei der Zelltheilung scheint mir wenigstens die Annahme sehr schwierig zu machen, dass dieselben intranucleare Nervenendorgane sein sollten; denn man hätte in diesem Fall anzunehmen, dass ein solches Endorgan bei der Zelltheilung im Mutterkern sich morphologisch auflösen, im Tochterkern sich ebenso neu bilden müsste, und dabei im letzteren Falle stets richtig sein Nervenende wieder treffen müsste. Ehe man sich zu einer solchen Annahme entschliesst, müssten, wie es mir scheint, noch zwingendere Gründe für eine intranucleare Nervenendigung vorliegen, als ich sie bis jetzt in den oben erwähnten Beobachtungen finden kann.

Ich will hierzu vorläufig bemerken, dass ich in meinen Kiemenblattpräparaten von Salamandra sehr schön Nervenfasern bis zwischen die Epithelzellen verfolgen, auch nicht ausschliessen kann, dass sie vielleicht Zweige an die Epithelzellen schicken, obwohl sich dies nicht sicher sehen lässt; dass ich aber bei sorgfältigem Suchen noch kein einziges Bild gesehen habe, nach welchem man auf das Eintreten einer nervösen Endfaser in einen Kern schliessen könnte.

## B.

### Die Segmentirung der Kernfäden und der Uebergang vom Knäuel zum Stern.

Für diese Stadien und das folgende habe ich jetzt wesentliche neue Einblicke gewonnen, nach denen sich meine früheren Anschauungen und Vermuthungen über die Lageveränderungen der Fäden ergänzen und verbessern lassen.

Es ist im I. Theil (p. 368, 375) gesagt worden, dass in Knäuelformen vom Habitus der Fig. 16, 2, 3 Taf. I hier Unterbrechungen des Fadengewindes bei den geschwänzten Amphibien noch nicht mit Sicherheit zu erkennen sind, geschweige denn bei Organismen mit kleineren Kernen. Es bleibt bei der anfänglichen Feinheit der Fäden, und der Dichtigkeit der Windungen trotzdem möglich, dass solche Unterbrechungen, oder dazu disponirte Stellen

schon jetzt, ja schon von Anfang an existiren, es ist aber an meinen sämtlichen, oben im Abschnitt I besprochenen Objecten nichts zu sehen, was einen solchen Schluss sicherstellen, oder gar ein „Auswachsen von Körnern zu Fäden“ annehmen lassen könnte.

Die ersten sichern Unterbrechungen in dem Fadenknäuel sehe ich in Stadien wie Fig. 4 T. 1. Aber dann kann man wiederum spätere, schon mehr lockere Knäuel finden, schon auf dem Uebergang zu Kranzformen, oder selbst Kränze, in denen noch keine, oder nur einzelne Discontinuitäten zu sehen sind. Man darf daraus vermuthungsweise schliessen, dass die Zertheilung des continuirlichen Fadenknäuels in einzelne Fadenstücke an keinen ganz bestimmten Zeitpunkt der Karyokinese gebunden ist.

Und sie kann sogar noch später erfolgen. — Früher nahm ich vermuthungsweise an <sup>1)</sup>, dass in der Kranzphase (Fig. 6 Taf. 17 Th. I) schon alle Fadenabschnitte von gleicher Länge gebildet seien, dass jeder davon sich zunächst in die ungefähre Form einer 8 lege, so dass er eine Schlinge nach central, die andere peripherwärts kehre — und dass dieses die Kranzform sei; — dass ferner dann die peripheren Umbiegungen des Kranzes sich trennten, und so der Stern mit seinen freien Enden resultire; und dass endlich — was freilich nur rein vermuthet wurde — auch die centralen Umbiegungen sich trennen könnten, und demnach die Aequatorialplatte (Fig. 14 Taf. 17 Th. I, Fig. 17 ff. T. 1 hier) aus zwei gleichen Gruppen isolirter Hälften von Fadenabschnitten bestehen würde; abgesehen von der Längsspaltung der Fäden, die ausserdem inzwischen jeden Abschnitt noch einmal in 2 Längshälften getheilt hat.

Nach meinen jetzigen Erfahrungen gestaltet sich die Sache anders, und zwar etwas einfacher. Wenn man davon ausgeht, dass die Segmentirung des Fadenwerkes bald früher bald später erfolgt, steht der Annahme nichts entgegen dass sie sich zum Theil auch bis in die Kranz- und Sternphase hinein verzögern kann. Dann sind ihre letzten Nachzügler in Bildern zu finden, wie sie z. B. meine Fig. 11 Taf. 17 Th. I zeigt, wo gerade noch eine letzte Schlinge in der Abtrennung begriffen ist. Diese muss nicht (wie dort bei 5,52) an der äussersten Umbiegung in der Peripherie, sondern kann auch weiter central erfolgen.

1) Th. I, p. 377, weiter p. 383.

Mit andern Worten: die richtenden Kräfte, die das Fadengebilde in die Kranzform und weiter in die regelmässigere Sternform bringen, beginnen im einen Fall auf den Knäuel schon zu wirken, ehe er in gleiche Segmente zerfallen war, im andern Fall auch erst dann, wenn dies schon geschehen ist. (Offenbar sind ja Kranzformen, wie Fig. 6 Taf. 17 Th. I, schon die Ansätze zum Stern, indem viele Fäden hier schon im Ganzen radiäre, wenn auch noch stark gebogene Verlaufsrichtungen bekommen haben.)

Ich würde sehr gern die Erklärung auf einem andern Wege suchen, der mit den Ansichten Strasburger's, Peremeschko's und Schleicher's ll. cc. mehr zusammenführte: wenn, wie nach Diesen, zunächst im Kerne Körner entstehen und zu Fäden auswachsen, so könnten hiernach die Unterbrechungen, die sich in den Knäueln und Kränzen wie Fig. 4, 5 Taf. 1 hier, Fig. 6 Taf. 17 Th. I finden, einfach auf freie Enden von Fäden zurückzuführen sein, die noch in der Verlängerung begriffen sind: die Discontinuität wäre damit das Primäre, nicht, wie ich und ebenso Klein es ansehen, das Secundäre.

Aber eine solche Annahme wird mir eben deswegen unmöglich, weil, nach ihr, selbstverständlich um so mehr Unterbrechungen zu finden sein müssten, je weiter zurückliegende Stadien man untersucht; während, wie aus meiner Beschreibung hervorgeht, gerade das Umgekehrte der Fall ist. Ferner auch schon deswegen, weil ich bei meinen Objecten überhaupt niemals Körner finde.

Noch bemerkenswerther für die Mechanik des Vorganges scheint mir der weitere Punkt, den ich jetzt, für Salamandra wenigstens, sicherstellen kann: die centralen Umbiegungen der Fäden in der Kranz- und Sternform trennen sich überhaupt nicht<sup>1)</sup>.

---

1) Ich will im Folgenden mit „Schleife“ ein Fadensegment von der Form eines v oder u bezeichnen, an dem also ein Winkel, und zwei gleich dicke und gleich- oder nahezu gleichlange Schenkel mit freien Enden zu unterscheiden sind. Der Winkel kann bald spitzer bald stumpfer sein, und ist in den meisten Fällen ausgerundet, nicht scharf; die Schenkel sind bald gerade, bald geschwungen, zuweilen um einander gedreht.

Ich weiss wohl, dass Schleife kein ganz scharfer Ausdruck für einen solchen v-förmig oder u-förmig geknickten Faden ist; doch ist er ja in einigen Fällen in ganz entsprechendem Sinne schon eingebürgert (Schleife eines Weges; Henle'sche Schleifen in der Niere), ich weiss keinen besseren und komme ohne ein kurzes Wort nicht aus.

Diese Sicherheit habe ich erst durch sorgfältige Vergleichung einer grossen Menge von Kernfiguren der betreffenden Stadien gewonnen.

Es giebt nämlich Varianten, in Bezug auf die Länge der entstehenden Fädensegmente sowohl<sup>1)</sup> als auf die Dichtigkeit ihrer Lagerung. Wo letztere gross ist, bleibt es unmöglich zu entscheiden, ob im Centrum eines Sterns freie Enden liegen oder nicht. Aber die Figuren fallen in vielen Fällen so locker aus, dass man jeden einzelnen Faden darin abgrenzen kann, und es trifft das besonders immer zusammen mit grosser Kürze der Segmente. Unter solchen Exemplaren findet man nun viele, welche, wie Fig. 8, 9 Taf. I, Fig. 35 a b und 40 Taf. 3, das Zustandekommen und den Bau der Sternfigur sehr anschaulich demonstrieren können. Als die zusammensetzenden Elemente zeigen sich Fadenschleifen, genau oder nahezu in der Mitte ihrer Länge geknickt oder auch sanfter gebogen; diese Schleifen können, bevor es zur eigentlichen Radiärform kommt, oft sehr wirr durcheinander oder auseinandergerückt liegen<sup>2)</sup>, wie in Fig. 5, 6, 7, 8 Taf. I, 35 a b Taf. 3 hier. Oftmals liegen einzelne Fäden ganz aus der übrigen Gruppe dislocirt (Fig. 8, 9, 35). Die Ordnung aber, welcher auch diese sich zu fügen haben, liegt darin, dass mit dem Antritt der Monasterphase nunmehr die Umbiegungswinkel der Schleifen nach dem Centrum hingezogen, die freien Enden der Schenkel vom Centrum abgekehrt werden.

Es können dazu oft lange vergebliche Ansätze gemacht werden, und dadurch recht wirre Figurenbilder entstehen, deren Verstehen mir lange Mühe gemacht hat. Dahin gehören besonders Anordnungen wie in Fig. 6 und 7 Taf. I, wo die Schleifen, in zwei ziemlich gleichen Portionen, nach den Polen zu fast von ein-

---

1) Vielleicht auch ziemlich grosse Varianten in der Zahl von Segmenten, und damit der Strahlen der Sterne (die letztere selbstverständlich die doppelte der Segmente).

2) Und es begreift sich wohl, dass Andere (Schleicher, Peremeschko), offenbar nach solchen Objecten urtheilend, den Bewegungen der Fäden in diesen Stadien alle Regelmässigkeit abgesprochen haben. — Ich selbst habe diese anscheinend ordnungslosen Formen zwar wohl berücksichtigt (Th. I p. 377 oben), aber absichtlich zunächst nicht sie, sondern die regulären zum Ausgangspunkt der Beschreibung genommen und früher fast nur von Letzteren Beispiele gezeichnet.

ander abrücker, so dass man denken könnte, sie wollten sich jetzt schon zu den Tochterkernen sondern, ohne sich vorher zur Aequatorialplatte gruppiert zu haben. Auf diesen Glauben ist auch Klein verfallen (12). Aber ich kenne solche Bilder hinreichend von den lebenden Theilungen her, und weiss, dass man bei deren Verfolgung niemals eine derartige directe Trennung geschehen sieht, sondern dass die Fäden sich stets vorher wieder im Aequator zusammenfinden. — In solchen Figuren liegen viele der Schleifenwinkel schon deutlich nach dem Centrum oder der Aequatorialebene hingewandt (s. Fig. 6, 7 Taf. I), andere noch nicht; und es ist möglich, dass auch die schon centrirten Schleifen diese Lage noch zeitweilig wieder aufgeben können; dass, um mich so auszudrücken, die Centralattraction in ihrer Stärke längere Zeit schwankt, und zeitweise ganz erlahmt, so dass es dann wieder sehr unregelmässige Fädenlagen giebt. Endlich aber überwiegt die centrirende Kraft; auch die letzten ungehorsamen Fadenschleifen werden einrangirt und die Sternform ist fertig, nach dem einfachen Schema: Winkel der Schleifen nach dem Centrum, Enden der Schenkel nach der Peripherie (Fig. 8, 9, 40 hier und Fig. 10, 11 Taf. 17 Th. I).

Es muss hier nun eingeschaltet werden, dass die Sternformen nicht bei allen Zellenarten so regelmässig ausfallen, wie in denen des Epithels, Bindegewebes, Blutes (d. h. rothe Zellen) und (wie ich wenigstens für Salamandra auch behaupten kann) des Knorpels. Bei den Hodenzellen von Salamandra, deren Theilungsfiguren sich zugleich besonders durch Kürze der Fadensegmente auszeichnen, rücken die Umbiegungsschleifen der Fäden nur selten so dicht an das Centrum, dass die betreffende Figur recht deutlich den Eindruck eines Sternes macht (Fig. 40).

Hier, bei Hodenzellen, konnte ich die betreffenden Stadien lebend unter dem Auge verfolgen, wobei man Bilder wie in Fig. 10 a—c auftreten und sich langsam verändern sieht<sup>1)</sup>. Nach

---

1) Verfahren: Freischwimmende Zellen in frisch aus dem angeschnittenen Hoden entnommener Flüssigkeit, ohne jeden Zusatz eingedeckt. Die Theilungen halten sich dabei häufig längere Zeit lebend und im Fortgang, sterben aber doch viel öfter ab als am Larvenschwanz. Die Fäden sind an jenen ganz freiliegenden Zellen natürlich klarer erkennbar, als am letzteren Object.

dem Eindruck solcher Objecte würde man zunächst an wirklich ganz unregelmässige karyokinetische Bewegungen denken, wie sie Schleicher als typisch angesehen hat; doch wenn man dieselben fixirt (mit Essigsäure, Pikrinsäure) und färbt, so lässt sich durch die Schraube feststellen, dass auch in anscheinend ganz regellosen Figuren doch eine Ordnung besteht, nämlich eben die, dass die Winkel dem Centrum mehr genähert liegen als die freien Enden der Schleifenschenkel (vergl. Fig. 40 und deren Erklärung).

Es ist übrigens möglich, dass auch bei Hautepithelzellen die Annäherung der Schleifen an das Centrum in manchen Fällen nicht weiter geht wie z. B. in Fig. 9 Taf. I hier <sup>1)</sup>; die Regel aber sind bei Epithel-, Bindegewebs- und rothen Blutzellen gut ausgesprochene Sterne, in denen die Schleifen sich im Centrum ganz oder nahezu berühren.

Für die eben citirten Abbildungen bitte ich Folgendes zu berücksichtigen: Es ist nicht wohl möglich, eine solche Gruppe von umgebogenen Fäden, die nach dem angegebenen Typus: „Biegungswinkel central, Enden peripher“ gelagert sind, wirklich anschaulich durch Zeichnung wiederzugeben, man müsste denn ein sehr grosses Format und körperliche Schattirung dazu nehmen. Wenn also auch an meinen Objecten, wie z. B. Fig. 9, 40, die Einstellung zeigt, dass die Schleifen durchweg dem Centrum näher liegen als die freien Enden, so konnte dies in der Zeichnung nur dadurch ganz schematisch angedeutet werden, dass die Schleifen meistens dunkler dargestellt sind als die Enden. — Es kommt nun aber noch hinzu, dass nicht alle Fäden gleichweit vom Centrum entfernt liegen; ferner, dass man natürlich viele Fäden mehr oder weniger von oben, im queren oder schrägen optischen Durchschnitt sieht; endlich, dass die Fadenschenkel nicht stets rein radiäre Richtungen einhalten, sondern vielfach gebogen und gewunden liegen. Alles dies wirkt zusammen dahin, dass die Sternform auch nach Tinction an vielen Exemplaren kaum herauszukennen ist (insbesondere bei den Hodenzellen mit ihren kurzen Fadensegmenten); und gar am blassen lebenden Object, wo man die einzelnen Fäden nur schwer mit der Einstellung verfolgen kann, wird sie vielfach ganz undeutlich, es sind da systolische Sterne mit gebogenen Strahlen oft gar nicht unterscheidbar von Aequatorialplatten, und die

---

1) Solche stark zerstreute Figuren, wie sie mir von Epithelzellen in Menge vorliegen, theils mit einfachen, theils Doppelfäden, entsprechen jedoch wohl gewiss Diastolen; die betreffende Systole kann immerhin ein kurzstrahliger Stern sein, wie Taf. 2 Fig. 30 c. Bei den Hodenzellen aber braucht es, nach meinen directen Beobachtungen am lebenden Object, zu einer so engen Centrirung wirklich nicht zu kommen.

einzigste Möglichkeit der Diagnose des Stadiums liegt in fortgehender Beobachtung.

Im Abschnitt 1 bei „Pflanzenzellen“ wurde schon gesagt, dass auch bei diesen ganz reine Sternformen nicht zu finden waren; vermuthlich wohl aus ähnlichen Gründen.

Die Segmente, d. i. Schleifen, scheinen in je einer Kernfigur immer nahezu gleiche Länge zu haben <sup>1)</sup> (dagegen sind sie in der einen Kernfigur länger wie in der anderen); und ferner sind die zwei Schenkel einer Schleife zu der Zeit, wo die eigentliche Sternform besteht, untereinander ziemlich gleich lang. Auch dies ist durch die Zeichnung nicht gut wiederzugeben: diejenigen Fäden, resp. Schleifenschenkel, die in vielen meiner Figuren hier, sowie in Fig. 8, 10, 11, 12 Taf. 17 Th. I, in der Verkürzung, also in optischen Schnitten gesehen wurden, mussten natürlich so dargestellt werden, dass sie kürzer als die übrigen erscheinen; was also nicht reell zu nehmen ist. — Peremeschko (5, 16) hält dafür, dass bei Triton während dieser Phasen abwechselnde Verlängerungen und Verkürzungen, Verfeinerungen und Verdickungen der Fäden vorkommen. An meinen lebenden Objecten von Salamandra kann ich hiervon nichts feststellen; alle anscheinenden Verkürzungen von Fäden können hier auf blosser Lageveränderungen bezogen werden, der Art, dass die Fäden schräg oder vertikal gegen die Objecttischebene zu liegen kommen und also nur verkürzt gesehen werden. — Doch will ich hiermit Peremeschko's Annahme nicht entgegen treten, da ich die lebende Tritonlarve nicht untersuchen konnte.

Wenn ich früher annahm, dass in der systolischen Sternform wenigstens die polaren Strahlen sich verkürzen müssten (Th. I p. 381), so kann ich diese Annahme jetzt nicht mehr für nothwendig halten. Die Erklärung dafür findet sich unter dem folgenden Titel.

---

1) Doch kann ich die Möglichkeit nicht ausschliessen, dass bei sehr flachgeformten Zellen (z. B. Endothelien, vergl. Fig. 10 Taf. 17 Th. I) die Strahlen des Sterns, die sich gegen die Flachseiten richten, wirklich etwas kürzer sind; jedoch ist dies nicht so hochgradig wie es in der Figur erscheint, wo man auf diese Strahlen fast der Länge nach sieht und wo sie deshalb sehr verkürzt gezeichnet werden mussten.



## C.

## Die Umordnung der Sternform zur Aequatorialplatte.

Dies Stadium ist für die Erkenntniss der Physiologie der Zelltheilung deshalb besonders wichtig, weil es den Uebergang des monocentrischen Kräftespiels in der Zelle in ein dicentrisches enthält.

Die Form der Kernfigur, die ich Aequatorialplatte genannt habe (Taf. 1 Fig. 10—14) entspricht offenbar Strasburger's „Kernplatte“, zum Theil auch noch seiner „Kerntonne oder Spindel.“ Der genannte Forscher und Andere nehmen für ihre Objecte als selbstverständlich an, dass dabei eine bündelförmige Gruppe von Kernfäden vorliegt, in der Mitte der Zelle etwa parallel zur Axe geordnet, welche sich sämmtlich in ihrer Mitte, also im Aequator der Zelle, erst jetzt halbiren, und auseinanderrücken.

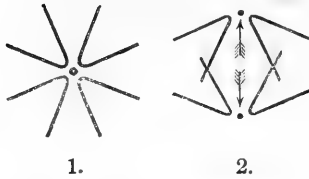
Dass diese Annahme für meine Objecte nicht zutrifft, ist bereits in meinem Th. I, p. 381 ff. begründet, indem dort gezeigt wurde, dass man bei allen dort untersuchten Zellenarten in diesen Stadien stets Unterbrechungen der Fäden im Aequator findet, niemals aber Aequatorialplatten, in denen alle Fäden in der Axenrichtung durch die ganze Kernfigur hindurchreichten. Wie aber diese Figur morphologisch zu Stande kommt, hatte ich damals noch nicht ermittelt und deshalb nur einige Vermuthungen darüber geäußert (l. c. p. 383), die ausdrücklich als solche bezeichnet wurden.

Diese Lücke kann ich jetzt ausfüllen, und zwar in unerwartet einfacher Weise.

Wie oben angeführt, trennen die centralen Fadenschleifen sich nicht während des Bestehens der Sternform. Sie thun es ebensowenig während der Dauer der Aequatorialplatte. Sie werden vielmehr aus der Sternform mit herübergenommen, und nur umgeordnet in einer Weise, die sich am Einfachsten aus folgendem Schema ergibt:

Nehmen wir der Uebersichtlichkeit wegen an, man hätte einen Stern von nur acht Strahlen, d. h. also von vier Fadenschleifen, deren jede den Winkel nach dem Centrum, die Schenkelenden nach der Peripherie wendet (1 im Holzschnitt):

Holzschnitt I.



Man denke sich nun einen als Kraftcentrum wirkenden Punkt, der die Eigenschaft haben soll, die Winkeltheile der Fäden anzuziehen, die freien Schenkelenden abzustossen; dies Centrum wird bei der Anordnung Fig. 1 die Sternform zu erhalten streben. Man denke sich ferner dieses Centrum in zwei getheilt, und diese nach den Polen auseinanderrückend. Ein jedes wird die Umbiegungswinkel, die ihm zunächst liegen, mit sich ziehen in die Lage, welche durch Fig. 2 im obigen Holzschnitt gezeigt wird: damit ist der Stern auseinandergeklappt in zwei Hälften, in welchen die Fadenschleifen jetzt nach dem Typus liegen: Winkel nach dem Pol, Schenkelenden nach dem Aequator.

So sind zwei, noch flache oder glockenförmige Tochtersterne entstanden, in deren jedem zugleich, mit Bezug auf das Territorium der künftigen zugehörigen Halbzelle, wieder dieselbe Anordnung herrscht wie vorher im Mutterstern: Winkel central, Schenkelenden peripher.

Dass es so und nicht anders zugeht, ergibt sich fast schon aus einem unbefangenen Blick auf die vorbergehenden und folgenden Formen: Taf. 3 Fig. 35 a—e nach einer lebend verfolgten Theilung. In a b ist offenbar die gleiche Anzahl Fadenschleifen in der Mutterfigur vorhanden, wie in e in beiden Tochterfiguren zusammen; und so wird man dies überall in den gleichen Stadien finden; wenn auch nicht alle Fäden ganz deutlich einzeln zu verfolgen und zu zählen sind, kann man es doch sehr wohl abschätzen. Es brauchen also nur die in Fig. 35 a b vorhandenen Schleifen in der oben (Holzschnitt) bezeichneten Weise umgeordnet zu werden, damit Fig. 35 d und weiter 35 e daraus entsteht.

Das Stadium nun, in welchem dies geschieht, Fig. 35 c, wird sich freilich an der lebenden Zelle bei allen bisher benutzten Objecten schwerlich genau darauf prüfen lassen: da die blassen lebenden Fäden in ihm besonders dicht gelagert sind, sieht man

immer nur undeutliche Bilder dieser Phase, wie Th. I, Taf. 16 Fig. 1 g, 4 d, Fig. 35 c hier. Aber an gut conservirten und scharf tingirten Aequatorialplatten erhält man hinreichenden Aufschluss. Unter Hunderten von solchen, die ich nach und nach untersuchte <sup>1)</sup>, fanden sich viele, in denen die Fäden hinreichend locker lagen <sup>2)</sup>, um grossentheils im ganzen Verlauf verfolgt zu werden. Aus diesen Vielen sind einige Beispiele in Taf. 1 Fig. 10—14 gezeichnet.

Niemals habe ich zunächst, wie gesagt, eine solche Aequatorialplatte gefunden, in welcher sämtliche Fäden nachweisbar im Aequator zusammengehangen hätten (wie es der Ansicht Anderer entsprechen würde). Man findet dies (für Epithel-Bindegewebs-Blutzellen) immer nur bei einzelnen Fäden. Eine Abweichung bilden wieder die Hodenzellen, bei denen allerdings ein solcher Zusammenhang im Aequator sehr vielfach zu beobachten ist (Fig. 35 d, 42, 59). Aber gerade hier liess sich durch fortlaufende Beobachtung des lebendigen Objects (Fig. 35) finden, dass dieser Zusammenhang weit naturgemässer als ein secundärer, denn als ein primärer aufzufassen ist. Denn die dort verfolgte Reihe ergibt ja, dass vor dem Stadium, in welchem solche Zusammenhänge im Aequator vorkommen (Fig. 35 d), ein anderes liegt (Fig. 35 a b), in welchem im Ganzen eine gleiche Anzahl gleich grosser Fadenschleifen vorhanden ist, wie später in beiden Tochterportionen zusammengenommen. Um demnach aus der ersteren Figur die letzteren abzuleiten, erscheint es als das Nächstliegende und Naturgemässeste anzunehmen: die Schleifen in Fig. 35 b lagern sich so, dass ihre Winkel nach den Polen, die freien Enden nach der Aequatorialebene zu liegen kommen, und die freien Enden gerathen dabei theilweise in Berührung und vielleicht temporäre Verschmelzung.

Dieser Annahme entspricht nun vollständig dasjenige, was man an recht locker und durchsichtig gebauten, gut gefärbten Aequatorialplatten sehen kann. Ich will dies durch ein Holzschnitt-

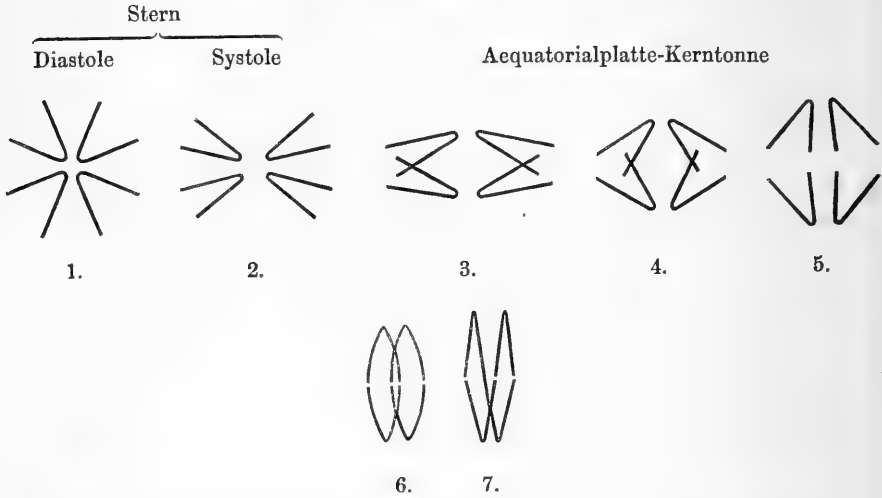
---

1) Die Präparate liegen sämmtlich aufbewahrt vor.

2) Denn hier, wie in allen Stadien, giebt es individuelle Verschiedenheiten; bei der einen Zelle enggedrängte, bei der anderen verstreutere Lage der Fäden der Kernfigur.

schema, wie oben, unter Verweis auf die genaueren Abbildungen der Objecte selbst verdeutlichen:

Holzschnitt II.



Gehen wir aus von dem diastolischen Stern, 1. (vgl. z. B. Fig. 9 hier). In der Systole, 2. neigen sich seine Strahlen, d. h. die Schenkel der Fadenschleifen, gegen die Aequatorialebene (vgl. Fig. 8 hier, Fig. 5 T. 18 Th. I). In der dann folgenden eigentlichen Aequatorialplatte (3) schlägt diese Neigung über die Parallelebene des Aequators hinüber, die Winkel werden polarwärts, die Schenkelenden äquatorialwärts gezogen, die Schleifen sind jetzt umgeklappt; aber sie liegen bis jetzt noch schwach geneigt gegen die Aequatorialebene, daher die stark abgeplattete Form dieser Kernfigur (3. im Holzschnitt, vgl. Taf. 1 Fig. 10, 11, 13). Mehr und mehr werden dann die Winkel polarwärts abgerückt, die Schenkel stellen sich immer steiler gegen den Aequator (4. im Holzschnitt, vgl. Taf. 1 Fig. 12, 14, Taf. 2 Fig. 23), bis endlich die tonnenartigen Formen erreicht sind. In den letzteren Stadien (oder auch schon vorher) kann es nun zur Berührung und Verschmelzung von Schenkelenden kommen (im Holzschn. 6, 7 angedeutet), die sich bei der folgenden Entfernung der Tochterkernfiguren wieder trennen.

Wenn man sich statt der wenigen Fadenschleifen, die im Holzschnittschema angegeben sind, die vielen denkt, welche die

Abbildungen zeigen; wenn man ferner berücksichtigt, dass man es mit körperlichen Figuren zu thun hat und dass die meisten Fäden nicht so gesehen werden, wie sie das Schema auf die Papierebene projicirt, sondern in verschiedener Verkürzung, resp. als optische Durchschnitte; und wenn man endlich hinzunimmt, dass die Schleifenschenkel vielfach nicht gerade gestreckt, sondern in Curven liegen, und dass nicht alle mathematisch-genau einrangirt sind, sondern dass manche Unregelmässigkeiten vorkommen: so wird man wohl ohne Schwierigkeit die Figuren der Tafeln in dem gegebenen Schema unterbringen können, und wird es verstehen, dass am lebenden Object, wo man fast nichts als blasse optische Schnitte sieht, das Bild einer solchen Aequatorialplatte nicht anders ausfallen kann, als es in den Figuren der Taf. XVI Th. I angedeutet ist.

Auch werden hiernach leicht die anscheinend sonderbaren Bilder verständlich, welche in der Phase der Aequatorialplatte sich oft an minder deutlichen Objecten, besonders an lebendigen bieten, wie ich sie im Th. I. auf Taf. 16 Fig. 2 k und 6, Taf. 17 Fig. 13 dargestellt habe: man findet hier, besonders im Aequator, geschlängelte Fäden, die oft (Taf. 16 l. c. Fig. 6) Verbindungsbrücken zwischen den polar angeordneten Fäden zu sein scheinen, aber es nicht sind <sup>1)</sup>. Man denke sich im Holzschnitt II Fig. 3 u. 4 statt der 4 Fadenschleifen deren etwa 20—60, körperlich in einer Tonnenform angeordnet, aber nur zum Theil mit graden, zum andern Theil mit stark geschlängelten Schenkeln, die durcheinandergeschoben liegen: so werden bei wechselnder Einstellung Bilder entstehen müssen wie in jener, Fig. 13, Th. I Taf. 17, Fig. 6 Taf. 16.

Die auf Taf. 2 Fig. 15 a gezeichnete Aequatorialplatte giebt ein Beispiel solcher geschlängelter und etwas irregulärer Lage eines Theiles der Fäden, in einem Zustand, wo die Figur schon kurz vor der Scheidung in ihre Tochterhälften steht.

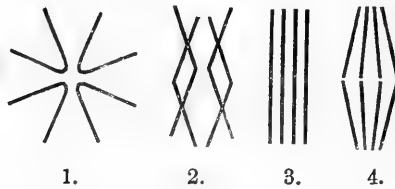
Die einzige sonstige Möglichkeit, an die ich denken könnte, um die Figuren in anderer Weise aus einander abzuleiten, und zwar in solcher Art, dass ein wirklicher primärer Zusammenhang der Fäden aus dem Sternstadium her und eine nachträgliche Trennung im Aequator dabei zulässig bleiben könnte, würde folgende sein:

---

1) Vielleicht gehören hierher auch Bilder, wie sie vor mir bereits Eberth beschrieben hat (a. a. O. Fig. 9 a b Taf. 19, s. Text p. 529); er bezieht sie auf Verbindungsbrücken der Fäden.

Man könnte annehmen, dass die Fadenschleifen der Sternfigur sich gerade streckten, und die so gestreckten Fäden sich zu einem Bündel parallel der Axe um diese anordneten, und dass dann eine Halbierung jedes Fadens in der Aequatorialebene erfolgte. Der Process würde dann etwa nach diesem Schema darzustellen sein:

## Holzschnitt III.



Dies ist aber mit dem wirklichen Habitus der Figuren nicht vereinbar, aus folgenden Gründen:

1) bei einem solchen Verlauf müsste man an den Polarseiten der Aequatorialplatten und Kerntonnen stets freie Fadenenden finden (vergl. obiges Schema, 2, 3, 4). Dies ist nicht der Fall; wo nur irgend die Figur locker genug ist, um dort überhaupt etwas deutlich zu sehen, sieht man Umbiegungen (Fig. 12, 13, 14 an den Polseiten).

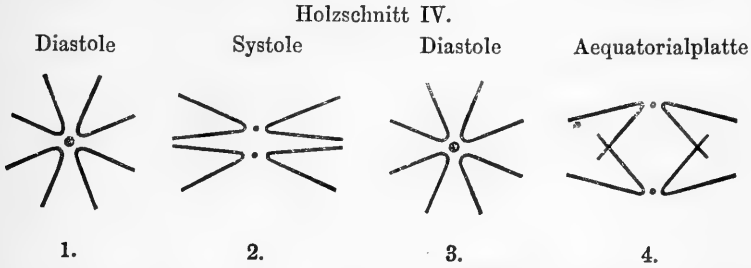
2) Unterbrechungen der Fäden in der Aequatorialebene müssten erst in den späten Stadien der Kerntonnen (Holzschnitt III, 4) zu finden sein; man sieht sie aber in allen Aequatorialplatten.

3) und besonders: die Figur müsste in polarer Richtung viel länger gestreckt sein, als sie ist; sie müsste immer mindestens eine Länge haben, gleich dem Durchmesser eines diastolischen Sterns (folgt einfach aus der Betrachtung des Schema's, Holzschn. III).

Dies trifft aber keineswegs ein, die Aequatorialplatten haben vielmehr bedeutend geringere polare Länge, als der Stern Durchmesser hat; dies Verhältniss ist durchweg dasjenige, welches dem früheren Schema (Holzschnitt II) entspricht (s. dort 1, 3, 4).

Aus all' diesen Gründen muss ich die eben erwähnte Annahme unmöglich finden und die meinige ihr gegenüber festhalten. Für die letztere spricht übrigens weiter noch sehr deutlich das Verhalten der Tochterkernfiguren in ihrer ersten Phase, der Sternform: denn die Tochtersterne bestehen aus gerade ebenso langen Schleifen wie der Mutterstern, nicht aus einzelnen geradlinigen Fäden (s. weiter unten); es ist von selbst klar, dass dies sich nach dem Schema Holzschnitt II auf's Einfachste ergibt, bei anderen Voraussetzungen aber sehr complicirte Erklärungen erfordern würde.

Unter den Voraussetzungen, die oben bei der Erläuterung des Holzschnitts II gemacht wurden, würde sich auch ein Verständniss für eine bis jetzt räthselhafte Erscheinung eröffnen, nämlich für die abwechselnden Systolen und Diastolen der Sternformen (Th. I p. 380).



In den Figuren sollen die in der Mitte angebrachten Punkte eine ganz schematische Bezeichnung für die hypothetischen Kraftcentren sein. In der diastolischen Sternform (1.) ist ein solches Centrum da; man kann nun annehmen, dass ein Ansatz zur Zerlegung dieses Centrums in zwei bereits mit jeder Systole gemacht wird (2), dass aber diese Versuche mehrmals misslingen, und die Fadenfigur zunächst wieder in die Monocentrie zurückfällt (3), bis endlich die trennende Kraft das Uebergewicht erhält (4). Bei jedem verfehlten Versuche dieser Art werden die Schleifenwinkel durch die auseinanderrückenden Centren etwas nach polarwärts von einander abgezogen, dadurch die Schleifenschenkel nach äquatorialwärts gegeneinander geneigt (2), und das entspricht vollkommen der systolischen Form der Sterne.

Dass eine solche Neigung der Strahlen gegen den Aequator bei dieser Form zu Grunde liegen müsse, habe ich schon früher angegeben, glaubte aber zugleich noch annehmen zu müssen, dass eine Verkürzung der polaren Strahlen mitspiele (Th. I p. 381). Es ist auch schwierig zu entscheiden, ob eine solche nicht wirklich vorkommt, doch würde nach dem obigen Schema ihre Annahme nicht nöthig sein, um den Habitus der systolischen Sterne zu erklären.

#### D.

#### Die Längsspaltung der Kernfäden.

Diese Erscheinung habe ich bei der Darstellung an diesem Ort bis jetzt unberücksichtigt gelassen. — Sie ist mir in ihrer

Bedeutung ebenso vollkommen räthselhaft geblieben, wie früher (Th. I, p. 380, 383). Nach sehr viel ausgedehnterer Untersuchung kann ich, wie schon damals, behaupten, dass sie bei den Theilungen der Epithelien, Bindsesubstanzzellen, Muskelzellen, rothen Blutscheiben und Knorpelzellen von Salamandra ein constantes Phänomen der Kerntheilung, und hier an jedem gut conservirten und gefärbten Object <sup>1)</sup> schon mit 300facher Vergrößerung deutlich erkennbar ist. An Kunstproducte wird Niemand denken, wenn er nur einige, geschweige denn viele wohlerhaltene Exemplare gesehen hat. Wollte man ja annehmen, dass die vollständige Spaltung in zwei Längsfäden erst durch Wirkung von Reagentien <sup>2)</sup> zu Stande käme, so müsste man doch zugeben, dass eine Disposition dazu, also ein Aufbau der Fäden aus zwei differenzirten Längshälften, dafür schon vorgelegen haben muss; sonst wäre die Erscheinung kaum zu verstehen. Ausserdem spricht der Umstand, dass bei den genannten Zellenarten die Fädenstücke der Aequatorialplatten, der Kerntonnen und der Anfangsphasen der Tochterkerne von halber Dicke und von doppelter Zahl gefunden werden, wie am dickstrahligen Mutterstern — wohl hinreichend für die Natürlichkeit der Doppelfäden.

Allerdings bin ich aber bei der Untersuchung der Hodenzellentheilungen (s. o. Abschnitt 1) zunächst zweifelhaft geworden, ob die Fädenspaltung allgemeine Verbreitung hat. Denn hier konnte ich, wie am eben cit. Orte mitgetheilt ist, nur in einzelnen Fällen Andeutungen von Längsspaltung an Reagentienpräparaten sehen, an den lebenden freischwimmenden Hodenzellen nichts davon mit Sicherheit feststellen (s. Fig. 35). Auch sind hier die Fäden der Kerntonnen und die Tochtersterne ebenso dick wie die der Muttersterne und -Knäuel (vergl. Fig. 35).

Es bleiben demnach zwei Möglichkeiten: entweder, die Fädenspaltung kommt überhaupt nicht bei allen Zellenarten vor; oder sie ist bei Objecten, wie den Hodenzellen, ein wenig augen-

---

1) Wo dagegen etwas Quellung eingetreten ist, da werden die Doppelfäden häufig wieder mit einander verbacken. Dies tritt sehr gewöhnlich an Essigsäurepräparaten auf, auch wenn im Uebrigen die Formen der Kernfiguren gut fixirt sind.

2) In einigen günstigen Fällen habe ich jedoch die Doppelfäden ja auch lebend wahrnehmen können, s. Th. I, p. 380, Fig. 5 Taf. 16.



fälliger und sehr rasch vorübergehender Process, dergestalt, dass die Fädenhälften sich kaum von einander entfernen und im Stadium der Kerntonne meist schon wieder mit einander verschmolzen sind.

Dass man von der Fädenspaltung an den anderen Objecten, die im Abschnitt 1 dies. Abh. besprochen sind (Triton, Batrachier, Pflanzen, Säugethieren), bis jetzt nichts sehen konnte, beweist übrigens an sich nicht, dass sie bei diesen fehlen müsste, weil diese Objecte fast alle viel zu klein und ungünstig für Entscheidungen darüber sind (für Pflanzen siehe jedoch Taf. 2 Fig. 21).

Sonst habe ich noch Folgendes über die Fädenspaltung feststellen können:

1. Sie kann schon im lockeren Knäuelstadium oder in der Kranzform, oder endlich, was doch das Häufigste bleibt, in der Sternform auftreten. Ich habe dies schon früher a. a. O. vorläufig ausgesagt, kann es aber jetzt durch eine viel grössere Zahl von Objecten belegen.
2. Die Fädenspaltung tritt entweder durchaus gleichzeitig bei allen Schleifen oder Fadensegmenten der betreffenden Kernfigur auf; oder, wenn sie sich auch an den einen Fäden etwas früher als an anderen vollzieht, so ist ihr Auftreten auf einen sehr kurzen Zeitraum confinirt. Dies geht deutlich daraus hervor, dass man fast immer, wo überhaupt Fädenspaltung in einer Kernfigur vorliegt, dieselbe durch die ganze Figur hindurch antrifft: sehr selten dagegen Bilder, wo einzelne Fadenstücke schon gespalten, andere noch ungespalten sind <sup>1)</sup>. — Dies beweist, dass das Moment, welches die Tendenz zur Längsspaltung der Kernfäden setzt, gleichzeitig durch die ganze Kernfigur hindurch wirksam sein muss.

## E.

### Die Tochterkernfiguren.

Während sie sich aus der Aequatorialplatte sondern und auseinanderzurücken beginnen, zeigen sie die etwas variablen Formen,

1) Ein Bild letzterer Art ist in der Fig. 7 Taf. 17, Theil I, dargestellt. Die Stelle in Fig. 5 Taf. 17 daselbst hingegen, wo ein ganz kleiner Fadenabschnitt breit gespalten dargestellt ist, beruht auf einem Zeichenfehler.

die mit Körben (Eberth), Halbtonnen (Strasburger) oder halbaufgeblühten Compositenblumen (Mayzel) verglichen worden sind. Doch wird ihr Bau durch diese Vergleiche nicht vollständig erläutert. Nach allen drei Vergleichsobjecten würde man an Stäbchen denken, die sowohl nach dem Pol wie nach dem Aequator freie Enden haben. Das ist jedoch (sicher wenigstens bei den Urodelen) nicht der Fall, sondern wie sich schon aus den oben beschriebenen Bauverhältnissen der Aequatorialplatten ergibt, haben wir nach der Trennung ebenso wie vor derselben: Fadenschleifen, deren Schenkel an den Polen in einander übergehen. Dies wird die schematische Figur 15 Taf. I leicht erläutern, vergl. Holzschnitt II, 5. Zuweilen finden sich übrigens solche Figuren, die diesem Schema an Regelmässigkeit kaum etwas nachgeben: jede Tochterfigur hat etwa Palmenform, indem die eine Hälfte der Schleifenschenkel central als Stamm, die andere peripher als Blätterglocke gruppirt ist; doch allerdings die erstere nie so ganz dicht gelagert, wie es das Schema Fig. 15 giebt. Besonders häufig finde ich regelmässige Formen solcher Art bei rothen Blutzellen.

Ob diese Form constant durchschritten wird, kann ich nicht sagen; jedenfalls ändert sie sich bald in der Art, dass die central liegenden Schenkel ebenfalls mehr in die Peripherie, zwischen die übrigen rücken (Fig. 11 Taf. 18 Th. I). Die polaren Umbiegungen bleiben auch jetzt erhalten<sup>1)</sup> (Fig. 35 e Taf. 3, Fig. 15 c, 15 d Taf. 2).

Dass diese Tochterkernfiguren einen radiären Bau haben, — wenn auch den von abgeflachten und hohlgeformten Sternen — versteht sich besonders bei der Ansicht vom Pol von selbst, und ich glaube daher ganz im Recht zu sein, wenn ich schon in dieser Phase die Repetition des Muttersterns sehe. Bei vielen Exemplaren wird die Aehnlichkeit mit letzterem noch vollkommener, indem ein Theil der Strahlen des Tochterkerns am Rande nach der Polseite hin umklappt (Fig. 16 Taf. 17 Th. I); doch gebe ich zu, dass letzteres nicht in allen Fällen eintritt, und dass auch, wo es vorkommt, die Tochtersterne doch immer etwas abgeflacht bleiben.

---

1) Wenigstens finde ich dies überall, wo die Figur hinreichend locker gebaut ist um dergleichen deutlich zu sehen; wo die Fäden eng liegen, sind solche Dinge nicht zu entscheiden.

In solchen Fällen, wo die Kernfiguren überhaupt recht locker angeordnet sind, zeigt sich die radiäre Anordnung bei den Tochtersternen besonders deutlich; ebenso lässt sich an solchen auf das Sicherste sehen, dass die Schleifen an der Polseite erhalten bleiben (Fig. 15 c, 15 d Taf. 2, s. Erkl.).

Ich habe die Vermuthung hingestellt (Th. I p. 393), dass die Fädenschleifen bei Salamandra noch in der Kerntonne, oder auch erst in den Tochtersternen, je 2 zu 2 der Länge nach mit einander wieder verschmelzen. Es wäre in der That schwierig, diese Annahme zu umgehen, mit Hinblick auf die Längsspaltung, die vorher im Mutterstern stattfand. Nach dieser zeigen sich die Fäden, ganz wie zu erwarten, halb so dünn und doppelt so zahlreich wie vorher (s. Fig. 10, 11—14 hier), aber in den späteren Formen der Tochtersterne sind sie wiederum halb so zahlreich und doppelt so dick, wie in den feinstrahligen Figuren. Die Annahme einer Längverschmelzung von zwei zu zwei Fäden bietet dafür gewiss die nächstliegende Erklärung. —

Ich finde nun, dass sich durch diese Annahme auch ein anderer Befund aufklären lässt, den ich früher beschrieb und der damals räthselhaft erscheinen musste. Man findet hin und wieder — nicht häufig — Doppelsterne in einer Zelle (Fig. 9 Taf. 17 Theil I), welche man zunächst als Tochtersterne ansehen könnte gleich denen in Fig. 24 oder 30 d hier, — wenn sie nicht doppelstrahlig wären, gerade so wie die in Spaltung begriffenen Muttersterne Fig. 9 hier. Aus letzterem Grunde habe ich ihre Deutung früher fraglich gelassen, und selbst für möglich gehalten, dass sie Abnormitäten des Theilungsvorganges vorstellen könnten. — Wenn man sich aber erinnert, dass die Längsspaltung der Strahlen am Mutterstern bald früher bald später eintreten kann (s. oben), so liegt es nahe zu erwarten, dass es sich mit dem regressiv-entsprechenden Vorgang, der (hypothetischen) Wiederverschmelzung je zweier Fadenschleifen, ähnlich verhalten mag. Für gewöhnlich würde dieselbe schon in der Kerntonne oder selbst schon in der Aequatorialplatte erfolgen, wo sich bei der dichten Lagerung der Elemente davon nichts Deutliches erkennen lässt; hie und da könnte sich aber die Wiederverschmelzung bis in die spätere, eigentliche Sternform der Tochterkerne verzögern, und damit fänden dann Bilder, wie die doppelstrahligen Doppelsterne in Fig. 9 Taf. 16 Theil I, von selbst ihre Erklärung. —

Nach andern Untersuchern soll in den Stadien der Fig. 15 Taf. 1, 24, 26 Taf. 2 eine Verschmelzung der Fäden an der Polseite eintreten, und von hier aus gegen den Aequator weitergreifen. Für die urodelen Amphibien kann ich dies nicht zugeben, und bei den anderen Objecten, die ich untersuchte (Abschn. 1) wenigstens keinen Beweis dafür finden. — Es ist wahr, dass in vielen Fällen die Fäden, und besonders die Fadenschleifen an den Polen, recht eng gedrängt liegen, so dass sie am lebenden Object den Eindruck einer confluirten Masse geben; ebenso, dass man oft an gefärbten Reagentienpräparaten solche Polverschmelzungen sieht; ich besitze solche in Menge, aber es sind dies immer solche, an denen auch andere Kernfiguren Quellungen oder Schrumpfungen zeigen: je schöner und vollkommener conservirt das Object, desto weniger findet man von solchen verbackenen Tochterkernen. Ich muss dieselben also für Kunstproducte halten, und kann mich dabei auch für Triton auf Klein berufen, der von einem Homogenwerden der Tochterkerne nichts aussagt, und der nach seinen Abbildungen zu urtheilen über sehr schön conservirte Objecte verfügt hat.

Ueber die folgenden Formen der Tochterkerne habe ich meinen früheren Mittheilungen wenig hinzuzusetzen: ich finde durch ausgedehntere Untersuchung nur bestätigt, dass auf die Sternform eine Kranzform folgt, also auch noch von radiärem Typus (Fig. 17 Taf. 17 Th. I), aber mit gewundenen und geschlungenen Fäden, an denen sich immer weniger Unterbrechungen finden; und die, von der Polseite betrachtet, häufig eine freie Mitte erkennen lässt. Es scheint mir diese Umformung nicht besser erklärbar, als durch die Annahme, dass jetzt die peripheren Enden der Schleifenschenkel in den Tochterkernen mit einander verschmelzen; die centralen Umbiegungen brauchen, wie sich aus dem Obigen ergibt, überhaupt niemals getrennt gewesen zu sein. —

Es scheint, dass ganz reine Kranzformen, mit freiem Mittelfeld, nicht immer vorzukommen brauchen; deshalb habe ich auch die Kranzform als besondere Phase gestrichen und in die folgende einbezogen (gilt ebenso für die Mutterformen, s. o.).

Es verengert sich darauf die Figur zu einem Knäuel, und dessen Windungen lagern sich so dicht, dass sie am lebenden Präparat als homogener Klumpen imponiren und durch Reagentien oft zu einem solchen entstellt werden (Fig. 29; Näheres darüber

s. in Abschnitt I bei „Pflanzenzellen“. — Ich behaupte nicht, dass nicht bei Zellen anderer Organismen (Strasburger u. A.) wirklich Zusammenlagerungen der Fäden in diesem Stadium vorkommen, welche bis zur Berührung gehen; sehe aber keinen Grund dies eine Verschmelzung zu nennen, um so weniger, da in dem alsbald folgenden Stadium der Fadenbau der Tochterkerne wieder auf's Deutlichste hervortritt.

Denn es folgen jetzt die Tochterfiguren mit querer Gitterung (Fig. 2, 3 Taf. 18 Th. I) und gehen endlich in die unregelmässigeren Gerüste über, die zum Ruhezustand zurückleiten. In Formen der Töchter, wie sie Fig. 1 b Taf. 1 vom Mutterkern zeigt, bemerkt man bei Urodelen zuerst unregelmässige Verdickungen in den Bälkchen: den Netzknoten, vielleicht schon den Bildungsstellen von Nucleolen entsprechend. Wie Strasburger (8) gezeigt hat, treten die letzteren dagegen bei Pflanzenzellen schon weit früher auf.

## F.

### Die achromatische Fadenfigur.

Durch die Arbeiten von Bütschli, Strasburger, O. Hertwig und Mayzel ll. cc. waren schon seit längerer Zeit von verschiedenen Objecten <sup>1)</sup> jene Formen der Kerntheilungsfigur bekannt, in denen ein Bündel feiner Fasern, meist in Gestalt einer Spindel, von Pol zu Pol angeordnet liegt, und an der Mitte dieses Bündels sich gröbere Elemente angehäuft finden (z. B. Fig. 34); welche letzteren dann sich trennen und, als Grundlagen des Tochterkerns, polarwärts auseinanderrücken. Diesen Formen verdankt der Name „Kernspindel“ seine Entstehung.

Die genannten Autoren hatten anfangs angenommen, dass die letzterwähnten gröberen Elemente (die sie meist als „Körner“ bezeichneten und die identisch mit Strasburger's „Kernplatten-elementen“ sind) Anschwellungen jener feineren Fasern (der „Kernfasern“) seien.

In Mayzel's Ergebnissen an der Frochhornhaut und anderen Objecten (1876—77, siehe die Figuren bei Strasburger. Jenai-

---

1) So: Eizellen von verschiedenen Wirbellosen, Infusorien, Pflanzen (Bütschli, Strasburger, Hertwig); Endothel der Froschhornhaut (Mayzel).

sche Zeitschr. Dec. 1877, nach Präparaten Mayzel's) ist jedoch bereits die richtige Erkenntniss enthalten, dass die „Kernplattenelemente“ nicht bloss Körner sind, und dass sie, was noch wichtiger, nicht Anschwellungen der feinen „Kernfasern“ darzustellen brauchen, sondern ohne Continuität mit diesen sein können. Dass Letzteres der Fall sein kann, hat auch Strasburger am cit. Ort bereits zugegeben.

Ich habe mich nun inzwischen überzeugt:

- 1) dass die erwähnten Kernplattenelemente an jenen Objecten jedenfalls die Homologa sind zu den Bestandtheilen der tingirbaren Kernfigur, also zu den Kernfäden, bei Salamandra u. a. Amphibien (Th. I, 420 u. a).
- 2) Dass dieselben sich von jenen anderen, feinen „Kernfasern“ durch jene eben erwähnte Eigenschaft durchweg unterscheiden: die ersteren sind stark tingirbar, die letzteren nicht — ein Unterschied, dem von anderen Seiten keine Aufmerksamkeit geschenkt zu sein scheint <sup>1)</sup>.
- 3) Dass die tingirbaren Kernfäden an allen denjenigen Objecten, die ich schon damals prüfen konnte, nicht Anschwellungen der blassen Kernfasern, sondern neben ihnen gelegen sind (s. Th. I. Taf. 18, Fig. 17).

Diese Punkte habe ich nun an allen weiteren Objecten, die ich prüfte, bestätigt gefunden.

Zunächst konnte ich auch bei denselben Zellenarten von Salamandra, deren Theilungen im Th. I beschrieben sind und wo ich die blassen Fäden früher vermisste und deshalb ihr Vorkommen noch für zweifelhaft hielt <sup>2)</sup>, jetzt das letztere nachweisen. Dies

1) Arnold (s. am Schluss) hat soeben die gleiche Wahrnehmung mitgetheilt.

2) Theil I p. 419, 420. Dass hierfür Grund vorlag, und dass diese Zweifel nicht etwa bloss auf oberflächliche Untersuchung hin erhoben wurden, dafür kann ich mich jetzt auch auf einen so ausgezeichneten und sachkundigen Beobachter wie Strasburger berufen. Dieser selbst hat, nach Kenntniss meiner Beschreibung und Präparate von Salamandra und nach eigener genauer Prüfung seiner pflanzlichen Objecte, gerade ebenso geurtheilt, wie ich es damals vermuthungsweise that: indem er annahm, dass in den betreffenden Fällen (Salamandra, Nothoscorodon u. A.) die feinen Kernspindelfasern in der That fehlten (Strasburger, 8, p. 283 ff.). Wenn ich ihm jetzt also hierin entgegenrete, so habe ich damit auch mich selbst zu berichtigen.

gelingt hier allerdings nicht leicht, und nur an einer Minderzahl von Zelltheilungen.

Da die feinen Fäden bei scharfer und reiner Kerntinction keine Spur von Farbe aufnehmen, und bei starker Aufhellung ganz unsichtbar werden, so bemerkt man grade an den besten Präparaten von gefärbten Kernfiguren von ihnen nichts. Um sie aufzusuchen, habe ich also jetzt diese Methoden vermieden, und einfach mit Essigsäure gearbeitet, oder Chrom- und Pikrinpräparate bloss in Wasser oder verdünntem Glycerin untersucht. Hierbei fand ich an Theilungen von Epithelzellen, Bindegewebs- und Knorpelzellen, in den Stern- und Aequatorialplattenphasen, zuweilen deutlich erkennbare, wenn auch immerhin sehr zarte derartige Kernfasern an den Polen (Taf. 1 Fig. 12).

Noch viel klarer erkennbar sind sie bei Hodenzellentheilungen von Salamandra (Taf. 3 Fig. 43 ff.); die Objecte sind mit Chromsäure fixirt und in Glycerin aufbewahrt; bei klarer Damarlackaufhellung sieht man dagegen auch in den Hodenzellen diese Fäden nicht. Sehr deutlich sind sie öfter in Objecten, bei denen die Lackaufhellung unvollkommen gerathen, Wasser oder Alkohol zurückgeblieben ist.

Es ist wahr, dass bei den anderen, vorher erwähnten Zellarten diese blassen Fäden an den Polen, und ebenso die zwischen den Trennungshälften der Kernfigur im Aequator ausgespannten Fäden (Fig. 46, 47, 31 ff.) viel zarter, und meist weniger regelmässig geradlinig gestreckt sind wie bei den Hodenzellen und anderen Objecten; dass vielfach nur Spuren, und in den meisten Fällen gar nichts von ihnen erkennbar ist; doch glaube ich auch hier, dass die wenigen positiven Fälle schwerer wiegen müssen als die vielen negativen, wenn sich durch erstere der Schluss auf eine allgemeine Gleichartigkeit dieser Vorgänge gewinnen lässt.

An Pflanzenzellen sind diese achromatischen Fäden oft ausserordentlich deutlich, wie schon Strasburger's zahlreiche Abbildungen zeigen. Strasburger ist das verschiedene Verhalten der beiden Fädenarten gegen Tinction noch nicht bekannt gewesen: es lässt sich gerade hier, bei Pflanzenzellen sehr schön demonstrieren, da die Kerntinctionen hier schärfer auszufallen pflegen wie bei den meisten Thiergeweben (s. Fig. 25 und 26 von *Allium odorum*, aus der Peripherie eines Fruchtknotens. Die Farbenintensität ist (wie auch in meinen früheren Bildern) möglichst ge-

nau so gegeben, wie sie an den Präparaten vorliegt). Uebrigens kann auch hier bei den einen Kerntheilungsfiguren die achromatische Fadenspindel aufs deutlichste zu sehen sein, während andere, unmittelbar daneben in derselben Gewebsformation liegend, sie nur verwaschen oder gar nicht zeigen.

Mit den eben beschriebenen blassen Fäden nun scheint mir eine Erscheinung geradezu identisch zu sein, welche vielfach erwähnt, aber so viel ich finde, noch in keine Beziehung zu jenen gesetzt ist. Es sind dies die blassen Fäden, die nach der Beschreibung Strasburger's und Anderer beim Auseinanderweichen der Tochterfiguren zwischen diesen ausgespannt liegen bleiben, und welche Strasburger neuerdings als Zellfäden bezeichnet hat, da sich in ihnen bei Pflanzen die „Zellplatte“ anlegt.

Beim Ansehen der zahlreichen Abbildungen in Strasburger's Buch: „Ueber Zellbildung und Zelltheilung“ ist es mir fast befremdend, dass der Gedanke an die Identität dieser Fäden mit den späteren „Zellfäden“ nicht schon zum Ausdruck gekommen ist. Strasburger hat aber offenbar nicht die Ansicht, die ich hier vertrete, da er in seiner neuen Arbeit (8, p. 277) bei der Beschreibung des Trennungsstadiums von *Nothoscorodon* sagt: „Fig. 22 zeigt den nächsten Zustand: die Kernplattenhälften sind weiter auseinandergerückt, es beginnt das Einziehen der feinfaserigen Spindelhälften in dieselben. Zwischen den beiden auseinanderweichenden Kernplattenhälften werden die Fäden sichtbar, die ich nicht weiter Kernfäden nennen will, vielmehr von jetzt an Zellfäden. Diese Namenänderung ist nothwendig, weil die Bezeichnung Kernfäden einerseits zu einer Verwechslung mit den Fäden innerhalb der Kernfigur führt, andererseits aber die Zellfäden auch nicht von der Kernsubstanz stammen, vielmehr von dem zwischen die Kernhälften eindringenden Zellplasma gebildet werden, so weit aber zunächst Kernsubstanz in diesen Fäden vorhanden ist, diese alsbald in die beiden Schwesterkerne einbezogen wird.“ Strasburger nimmt also an, dass die früheren Kernspindelfäden morphologisch zu existiren aufhören, in die Tochterkerne aufgenommen werden, und dass die von ihm Zellfäden genannten Dinge neu zwischen den Kernhälften auftreten. — Die Objecte, auf die sich diese seine Beschreibung bezieht, sind Alkoholpräparate von *Nothoscorodon*, wie auch ich sie (nebst *Allium*) benutzt habe, nur dass ich auch noch Färbung anwandte. Ich kann an diesen Objecten nichts finden, was zu Strasburger's obiger Ansicht nöthigte; Kernfiguren, wie z. B. in Fig. 23, 25, 26 hier machen ganz den Eindruck, dass die blassen Fäden an den Polen Fortsetzungen der blassen Fäden im Aequator sind, und dass eine und dieselbe feinfadige



achromatische Spindel vom Stadium Fig. 22 bis zum Stadium Fig. 26 bestehen bleibt. — Dagegen will ich dem nicht widersprechen, dass bei der Rückverwandlung der Tochterkerne diese achromatischen Fäden in jene wieder mit einbezogen werden können, wie Strasburger dies annimmt.

Ich finde, dass diese Fäden überall, wo ich sie überhaupt deutlich darstellen kann, eben denselben Unterschied gegen die Kernfäden zeigen, wie jene blassen Fasern der Kernspindel: sie sind nicht tingirbar (Fig. 25, 26). Und es scheint mir, wie gesagt, die einfachste Annahme, dass diese Fäden gar nichts Anderes sind als jene: dass sie nicht etwa von den Kernhälften ausgesponnen, oder anderweitig gebildet werden, sondern von vorn herein im Innern der Aequatorialplatte und Kerntonne angelegt sind, schon ehe diese sich trennt; und dass also die beiden tingirbaren Trennungshälften sich nur an ihnen entlang verschieben, indem sie nach den Polen rücken und dadurch die blassen Fäden im Aequatorialtheil frei werden lassen. — Jedenfalls steht dieser Annahme, so viel ich sehe, für jetzt nichts im Wege.

Allerdings ist mir eine Erscheinung wohl bekannt, die man gegen die eben vorgetragene Ansicht, und für ein Ausgesponnenwerden der Fäden, geltend machen könnte: die chromatischen Fäden in den auseinanderrückenden Tochterfiguren sind an ihren äquatorialen Enden zuweilen verdünnt, und solche verdünnte Enden werden zuweilen mit gegenüberliegenden zusammenhängend gefunden (Fig. 42, 43). Doch es ist ja oben (in diesem Abschnitt C) schon gezeigt, dass öfter in dieser Phase Berührung mit Verschmelzung von Fädenenden vorkommt, und es lässt sich ganz wohl denken, dass an diesen Stellen dann, beim Auseinanderrücken, jene Verbindungsfäden wirklich ausgezogen werden; darum können aber jene hier in Rede stehenden, achromatischen Fäden ganz unabhängig hiervon noch daneben existiren und brauchen beide Dinge nichts miteinander zu thun zu haben.

Der Annahme, dass diese achromatischen Fäden nur von den auseinanderrückenden Tochterkernfiguren selbst ausgesponnen, also aus ihnen heraus entwickelt würden, würde auch schon folgende einfache Thatsache widersprechen, die jedes gute Tinctionspräparat solcher Formen zeigt: die tingirbaren Tochterkernfiguren sind an Masse stets gleichzuschätzen der vorherigen Mutterkernfigur. Sollte eine so beträchtliche Substanzmenge, wie sie namentlich bei den Pflanzenzellen die achromatischen Fä-

den ausmachen, aus ihnen heraus entwickelt werden, so würde sich schwer begreifen lassen, dass sie dabei gleiches Volum bewahren.

Ausserdem ist die Annahme, dass diese Fäden (Zellfäden Strasburger) mit den blassen Fäden der Kernspindel identisch sind, in keinem Widerspruch mit bisher beobachteten Thatsachen: sie bedingt vor Allem keinerlei Zweifel an der Richtigkeit von Strasburger's Angaben über die Theilung bei *Tradescantia* (14). Allerdings bemerkt derselbe für dieses Object nichts über das Vorhandensein von feinen Fasern in den vorhergehenden Phasen, und rechnet diese Theilung deshalb unter die Gruppe der „Kerntonnen“; doch halte ich es für vollkommen möglich, dass hier, so wie bei vielen anderen Objecten (gerade auch *Salamandra*) die feinen Fäden im Stadium der Aequatorialplatte nur deshalb nicht erkennbar sind, weil sie durch die hier sehr dicken und massigen tingirbaren Fäden verdeckt werden. Bei einer Aequatorialplatte von *Nothoscorodon* oder *Allium*, wie in Fig. 23 hier, freue ich mich schon, gerade deutlich sehen zu können, dass die tingirbare Figur aus Fäden, nicht aus Körnern besteht; ob nun dazwischen in dieser Figur noch feine untingirbare Fasern stecken, wie deren einzelne in der Mitte, an der Scheidungsstelle, und viele an den Enden ja sichtbar werden), das ist nicht erkennbar, aber völlig möglich. — An manchen derartigen Figuren sind auch an den Polen die blassen Fäden nicht erkennbar.

Die neueste Aeusserung Strasburger's über die betreffenden „Zellfäden“ bei *Tradescantia*: „Es kann keinem Zweifel unterliegen, dass diese Substanz schon vorher zwischen den Kernstäbchen (d. i. den tingirbaren Kernfäden) vertreten war, denn man sieht die Stäbchen sich deutlich aus derselben zurückziehen“ — würde sich mit meiner Auffassung sehr gut vereinbaren lassen, wenn sie auch offenbar nicht dasselbe mit ihr besagt.

Diese meine Auffassung also ist kurz wiederholt folgende: In der Theilungsmetamorphose des Zellkerns sondern sich in demselben zwei morphologisch unterscheidbare Figuren. Die eine nimmt sämmtliches Chromatin des Kerns auf und stellt die tingirbare Fadenfigur dar. Die andere besteht aus Achromatin; es ist dabei aber festzuhalten, dass nicht die sämmtliche achromatische Substanz des Kerns in sie einzugehen braucht, da zwischen den blassen Fasern der Kernspindeln in vielen Fällen

noch erheblicher Raum übrig bleibt. In welchem Zeitpunkt der Karyokinese die letztere Figur sich morphologisch zuerst ausprägt, wissen wir nicht; nach den jetzigen Kenntnissen wird sie erst um die Zeit, wo die tingirbare Figur die Form des Sterns oder der Aequatorialplatte hat, in Gestalt einer polar-gestreckten Fadenspindel deutlich. Es bleibt jedoch möglich, dass die Fäden dieser Spindel auch schon vorher, während der Knäuelform der tingirbaren Figur, irgendwie morphologisch angelegt sind.

Man kann also die beiden differenten Fadenfiguren, die so entstehen, als chromatische und achromatische Figur unterscheiden; die erstere ist identisch mit dem, was hier sonst für gewöhnlich Kernfigur genannt wird; die zweite identisch mit Strasburger's Zellfäden, und zugleich mit der feinfaserigen „Kernspindel“ der Autoren. Ich werde jene Bezeichnungen im Weiteren gebrauchen.

Der äusseren Form nach besteht noch der Unterschied, dass bei den einen Zellenarten die achromatische Figur sehr lang gestreckt ist, deshalb in den Stadien des Sterns und der Aequatorialplatte an den Polen über die chromatische deutlich hervorragt (Th. I. Taf. 18 Fig. 17, Fig. 25, 34 hier); bei den anderen aber eine kurzgestutzte Form hat, und deshalb in der chromatischen Figur oft verborgen bleibt.

Jene würden Strasburger's „Kernspindeln“, diese seinen „Kerntonnen“ entsprechen. — Fig. 12 hier zeigt eine Aequatorialplatte letzterer Form (Epithel von Salamandra), in welcher an den Polen die achromatischen Fäden, allerdings sehr blass, etwas hervorragen.

Die achromatischen Figuren verdienen jedenfalls ein nicht minder aufmerksames Studium, als die chromatischen; denn in so fern es überhaupt zulässig ist, Richtungs- oder Attractionscentren anzunehmen und zu localisiren, welche die Umlagerungen der chromatischen Kernfäden beherrschen, muss man die Lage solcher Centren in den Raumbereich der achromatischen Figur fallen lassen.

Ihr Studium ist aber bei Wirbelthierzellen wegen ihrer grossen Blässe sehr schwierig. Ich habe bis jetzt in wenigen Fällen, bei Knorpel-, Bindschubstanz- und Epithelzellen, in den achromatischen Fäden äquatoriale Differenzirungen wahrnehmen können, welche den Strasburger'schen Zellplatten zu entsprechen scheinen (Taf. 2 Fig. 15b), welche letzteren bei Pflanzen ja äus-

serst deutlich sind. Ob diese Dinge bei den Thierzellen constant zu nennen sind und hier dieselbe Bedeutung haben, die ihnen Strasburger für die Pflanzenzelltheilung gab, kann ich noch nicht beantworten. Nach Strasburger und Treub haben die Zellfäden in solchen Fällen, wo die Theilung des Zellkörpers nicht durch Abschnürung, sondern durch Spaltung geschieht, diese Spaltung einzuleiten oder doch dabei mitzuwirken. (Näheres s. in: 14 u. A.) Bei Thierzellen finden sich jedoch diese Fäden, oder Zellplattenelemente, auch in Fällen, wo die Theilung sicher mit Abschnürung erfolgt (z. B. Schleimzellen des Epithels, Salamanderlarve, Th. I. Taf. 16 Fig. 4; s. auch Strasburger 14, p. 12); grade ein solcher deutlicher Fall ist z. B. auf Taf. 2 Fig. 15 b hier abgebildet, man sieht dort mitten in dem Einschnürungshals eine lichte Marke, in der sehr feine Elemente in der Aequatorialebene in gleichen Abständen vertheilt zu sein scheinen. Deutliche Fäden waren in diesem Falle nicht sichtbar, doch eine Längsstreckung der Reticulirung im Zellplasma in der Nähe der Theilungsmarke zu erkennen. — Natürlich wäre es a priori das Annehmbarste, dass diese Dinge hier überall dieselbe Bedeutung für die Zelltheilung haben, wie bei Pflanzenzellen, dass also auch in den Fällen, wo die Zelltheilung durch Abschnürung erfolgt, diese Differenzirungen der blassen Fäden dazu in Beziehung stehen.

Die achromatische Fadenfigur ist gerade an denjenigen Objecten besonders augenfällig ausgesprochen, an welchen Bütschli, H. Fol, Strasburger, O. Hertwig zuerst gearbeitet haben: so besonders Eizellen, viele Pflanzenzellen. Daher erklärt es sich, dass diese Formen der „Kernspindel“, mit verhältnissmässig massigen blassen, polar geordneten Fasern und verhältnissmässig kleinen chromatischen Fäden (vergl. Fig. 31—34) den genannten Untersuchern anfangs als typisch für die Kerntheilung überhaupt erschienen sind<sup>1)</sup>. Sie sind dies ebensowenig, als andererseits ein specifischer Unterschied zwischen ihnen und den sonstigen Formen zu existiren braucht; nach dem, was hier entwickelt ist, handelt es sich doch wahrscheinlich nur um formale Verschiedenheiten, und wird damit die Gesamtauffassung sehr vereinfacht. Bei den ebengenannten Objecten, Eizellen u. A., sind die Kerne eben wohl relativ ärmer an Chromatin, als sie es z. B.

1) Auf die Färbungsergebnisse haben übrigens die genannten Autoren noch keine Aufmerksamkeit gerichtet.

bei sämmtlichen Zellen von Salamandra sind; so wird natürlich dieses Verhältniss auch in der Theilung stark hervortreten, indem die chromatischen Fäden — Strasburger's „Kernplattenelemente“ — an Masse oft weit zurückstehen gegen die achromatischen. Es wird freilich wohl so bald nicht gelingen, z. B. bei Eizellen zu entscheiden, ob diese kleinen chromatischen Fäden (Fig. 31—33, 34) hier wirklich dieselben Lagerungen und Formen durchmachen, wie bei den Gewebszellen. Bisher sind dieselben von Strasburger und Anderen vielfach nur als Körner erwähnt worden, die sich trennen sollen. Ich habe, wie oben (Abschn. 1) gesagt, bis jetzt vergeblich sicherzustellen gesucht, ob diese Elemente auch beim Ei Fadenschleifen sind. Die Verhältnisse sind dafür selbst an sonst günstigen Objecten (Echinodermen) zu klein, und zu sehr verdeckt durch das dotterhaltige Plasma der Eizelle. An Pflanzenzellen, wo die Dimensionen der chromatischen Elemente relativ bedeutender sind (Fig. 22—26), sieht man dagegen ja deutlich, dass es Fäden sind und nicht Körner, und an einzelnen besonders günstigen Objecten, wie die der beiden genannten Figuren, lässt sich denn auch nahezu noch sehen, dass Fadenschleifen vorhanden sind, die an der Polseite umbiegen (Fig. 23), gerade wie in den Aequatorialplatten bei Salamandra (Fig. 10—14). Ebenso bei den Hodenzellen (Fig. 44, 45). Also in Fällen, wo die deutlichsten, feinfadigen achromatischen „Kernspindeln“ vorliegen, wie hier, walten daneben in der chromatischen Figur dieselben Verhältnisse ob wie bei den Theilungen der Zellen, in welchen von den feinen achromatischen Fäden nichts zu erkennen ist. Da liegt doch wohl die Annahme am Nächsten, dass es sich ebenso auch bei den Eizellen u. A., und überhaupt allergegen ähnlich verhalten wird, dass die Dinge, die hier wegen ihrer Kleinheit und Undeutlichkeit wie Körner aussehen, ebenfalls Fadenschleifen sind; dass also die Reihe der chromatischen Figuren überall in den Hauptsachen übereinstimmen wird mit der Reihe, die ich bei den Amphibien finde und bei so vielen anderen Objecten bestätigen konnte. Dies ist natürlich bis auf Weiteres nur eine Annahme; aber es muss zugegeben werden, dass sie die einfachste und nächstliegende ist, weil sie eine allgemeine Uebereinstimmung unter Formen herstellen kann, die sonst als äusserst heterolog erscheinen müssten.

Eben deshalb, um die Aussicht auf eine solche allgemeine

Homologie möglichst weit offen zu halten, habe ich auch hier und weiter oben (Abschn. I) besonders hervorgehoben, dass die Möglichkeit eines allgemeinen Vorkommens der achromatischen Fadenfigur neben der chromatischen nicht ausgeschlossen erscheint, ob schon die erstere bei vielen Zellenarten nicht zu sehen ist; und habe mich deshalb Strasburger's Unterscheidung von Kern-tonnen (denen die achromatischen Fäden fehlen würden) und Kern-spindeln (mit solchen) nicht anschliessen wollen. Ich proponire zunächst folgende Betrachtung der Sache:

Man gehe von der Annahme aus, — die übrigens durch die Tinctionsresultate hinlänglich motivirt ist — dass die Kerne verschiedener Zellenarten Chromatin und Achromatin in verschiedenem Mengenverhältniss enthalten; und dass eben diese Differenz, wenn schon in geringerem Grade, auch bei verschiedenen Zellenindividuen einer und derselben Gewebsart vorkommen kann. Wenn ein Kern, der recht reich an Achromatin und relativ arm an Chromatin ist, in Theilung geräth, so werden die achromatischen Fäden entsprechend grösser, deutlicher ausfallen und weniger durch die chromatischen Fäden verdeckt werden; dann wird im Trennungsstadium das Bild einer „Kernspindel“ hervortreten. Im umgekehrten Fall werden die achromatischen Fäden zart und blass sein, vielfach deshalb ganz unsichtbar bleiben; man sieht dann in den betreffenden Phasen oft nichts anderes als die grobfadige chromatische Kernfigur, wie bei den meisten Zellen von Salamandra, im Integument von *Nothoscorodon* nach Strasburger, u. A. m. — Unter dieser Betrachtungsweise lassen die scheinbar differenten Formen sich einfach unter einem einheitlichen Gesichtspunkt zusammenfassen, und es wird damit sogar leicht verständlich, dass von zwei Zellen der gleichen Art, im selben Gewebe, die eine nur die grobe chromatische Figur zeigt, die andere daneben die feine achromatische, was ich, wie früher erwähnt, bei Thierzellen wie Pflanzenzellen oft gefunden habe: die Ursache kann lediglich darin liegen, dass der eine Kern chromatinreicher oder -ärmer war wie der andere.

Darum scheint mir diese Anschauung, als die einfachere und einheitlichere, der Annahme zweier ganz verschiedenen Kerntheilungstypen vorzuziehen. Doch gebe ich gern zu, dass erst weitere Untersuchung darüber zu entscheiden haben wird, ob die Letztere wirklich auszuschliessen ist.

---

Um die Ergebnisse aus diesem Abschnitt recht übersichtlich zu machen, bringe ich sie in das tabellarische Schema des Zelltheilungsvorgangs, das im Th. I (p. 409) aufgestellt wurde. Die Hauptglieder der Reihe konnten dabei wie früher bestehen bleiben; in einigen Punkten sind, entsprechend den neuen Ermittlungen, Aenderungen angebracht.

Ich bitte für die Tabelle auch die Holzschnitte I. II. IV oben im Text zu vergleichen.

### Mutterkern

(progressiv).

1. Gerüst (Ruhe).  
↓ Ansammlung des Chromatins zum
2. Knäuel,  
der sich allmählig lockert, unter Verdickung seiner Fäden.

↓  
Segmentirung  
d. i. deutliche Trennung<sup>1)</sup> in Fadenstücke.

Bevor die Segmentirung ganz vollendet ist, tritt gewöhnlich eine

#### Kranzform

des Fadengewindes auf, offenbar schon Einleitung zu dem folgenden radiären Typus.

Die Segmente biegen sich zu Schleifen, beginnen sich nach dem Typus: Winkel der Schleife nach dem Centrum, freie Enden ihrer Schenkel nach der Peripherie, zu ordnen, und so entsteht die

3. Sternform.  
↓ (In dieser und der vorhergehenden Phase werden die achromatischen Fäden deutlich.)

Systolen und Diastolen des Sterns (Erklärung vergl. Text, d. Abschn. C.); Längsspaltung der Strahlen, die aber auch schon in den vorigen Phasen geschehen kann.

Nachdem durch die Systolen des Sterns schon Versuche dazu gemacht sind, folgt die

definitive Umordnung der Schleifen in den Typus: Winkel nach den Polen, freie Enden nach dem Aequator (gilt für je eine Hälfte der vorhandenen Schleifenzahl).

Damit ist entstanden die

#### ↘ 4. Aequatorialplatte. ↗

### Tochterkerne

(regressiv).

- (1.) Gerüst (Ruhe).  
↑ Wiedervermischung des Chromatins und Achromatins.
- (2.) Knäuel,  
der sich allmählig verdichtet, Unterbrechungen des Fadengewindes sind nicht mehr deutlich.

Unterbrechungen des Gewindes werden immer weniger und undeutlicher sichtbar (Verschmelzung von Fädenenden?)

Oft: Kranzform.

Die Fäden nehmen geschlängeltere Lagen an.

- ↑  
(3.) Sternform.

Längsverschmelzung von je zwei Fäden?

↑

Allmähliche Wiederordnung der Schleifen in je einer Tochterfigur nach dem Typus (in Beziehung auf die künftige Halbzelle): Winkel nach dem Centrum, freie Enden nach der Peripherie.

1) Es soll hiermit die Möglichkeit offen bleiben, dass die Segmentirung,

Wenn in diesem Schema in der That der allgemeine, typische Lagewechsel gegeben ist, den die Kernfäden bei der Theilung durchmachen, so ist damit natürlich eine wirkliche Theorie der Kerntheilungsmechanik noch bei Weitem nicht gewonnen. Das Unbekannte, das hier wie überall in den Kauf genommen werden muss, ist die Ursache des Uebergangs von der Monocentrie in die Dicentrie: die Zerlegung einer hypothetischen, attrahirenden oder richtenden centralen Kraft, in zwei derartige Richtungscentren, die nach den Polen auseinanderrücken.

Auch in den Anschauungen, welche Strasburger über das mechanische Wesen der Zelltheilung geäußert hat <sup>1)</sup>, ist die Ursache, aus welcher sich ein polarer Gegensatz in der Zelle, beziehungsweise in der Kernspindel oder Kerntonne ausbildet, um deren Theilung zu veranlassen — als unbekannt und gegeben hingenommen. Gedanken über die speciellere Mechanik des Theilungsvorganges hat Strasburger bis jetzt nur an ein Stadium geknüpft, das der Aequatorialplatte, Kernspindel oder Kerntonne, also das der Theilung unmittelbar vorangehende. Er hält es für annehmbar <sup>2)</sup>, dass bei den Kernspindeln eine abstossende Action von den Polen ausgehe, und die Elemente der Kernplatte (d. i. also meine chromatischen Fäden) in den Aequator zusammendränge. Ich gebe durchaus zu, dass man sich die Kräfte, welche z. B. aus meiner Fig. 9 Taf. 1 die Fig. 10, oder aus meinem Holzschnitt I oben Fig. 1 die Fig. 2 hervorgehen lassen, ebensowohl als von den Polen abstossende, wie als vom Centrum aus richtende vorstellen könnte. Beide Annahmen sind einstweilen rein hypothetisch, ich will keine von beiden verfechten, und habe die obige Darstellung, wonach man sich ein anfangs centrales, später in axialer Richtung getheiltes Kraftcentrum zu denken hätte, ausdrücklich nur zur Erleichterung des Verständnisses benutzt.

Müsste man aber schon zwischen jenen beiden wählen, so würde ich der letzteren vor der ersteren (Strasburger's) den Vorzug geben müssen. Denn seine Anschauung, dass die Aequa-

oder die Disposition bestimmter Stellen zur Trennung, schon im vorigen Stadium bestanden haben kann, wenn auch nicht erkennbar.

1) Zellbildung und Zelltheilung, 2. Aufl., p. 246, 272, und: 8, p. 285 ff.

2) 8, p. 285. Seine frühere (am oben a. O.) viel positiver lautende Behauptung in dieser Richtung (vergl. meinen Th. I, p. 416 ff.) hat Strasburger an dieser Stelle schon erheblich gemildert.



torialplatte durch eine von den Polen ausgehende, abstossende Action gebildet werde, würde eben nur für diese einzelne Figur einen Erklärungsweg zeigen; während die Zuhülfenahme centrierender Attractionen, wie ich sie im Obigen angewandt habe, auch die Sternformen und selbst zum Theil noch die Knäuelformen mechanisch verständlich machen hilft (s. oben). — Ferner kann ich nicht zugeben, dass, wie Strasburger jetzt vermuthet (8, p. 286), bei der Bildung der „Kerntonnen“ das Kräftespiel ein ganz anderes sein sollte wie bei den „Kernspindeln“. In dem Object z. B. meiner Fig. 13 u. 14 (Epithel, Salamandra), die nach Strasburger doch Kerntonnen wären, sind zwar die achromatischen Fäden nicht erkennbar, diese Figuren sind aber gewiss darum nicht specifisch verschieden von Fig. 12 (dasselbe Epithel, Salamandra), welche die achromatischen Fäden eben wahrnehmen lässt. Damit hat sie aber alle Requisite einer „Kernspindel“; es sind in ihr gewiss die gleichen wirkenden Kräfte anzunehmen, wie in Figur 23 — und, wie ich eben denken muss, in allen Kernfiguren dieser und anderer Phasen, ungeachtet äusserlicher Formunterschiede.

Ueber diese wirkenden Kräfte selbst wissen wir also noch nichts. Der Weg zu ihrer Erforschung aber wird, wie mir scheint, erleichtert durch die hier gegebene, genauere Darstellung der Morphologie des Vorganges. Es wird dadurch möglich, zunächst die Frage nach Sitz und Wesen dieser Kräfte exacter zu stellen, wie es bisher geschehen konnte. Es fragt sich:

1) Haben wir ein materielles Substrat dieser Kräfte in derjenigen Substanz zu suchen, welche zwischen den Kernfäden liegt?

oder 2): gehen die richtenden Kräfte in der Zelle vielmehr eigentlich von den Kernfäden selbst aus?

oder 3): gehen dieselben vielleicht gar nicht von den Kernsubstanzen selbst, sondern vom Protoplasma der Zelle aus, und üben ihre richtende Wirkung auf die ersteren nur von Aussen?

oder endlich 4): Wirken mehrere dieser Factoren, oder Alle, zugleich?

Wenn man die Annahme 1) zu Grunde legen will, so würden die Kraftcentren in die achromatische Substanz zu liegen kommen, die zwischen den chromatischen Kernfäden bleibt, und welche, in Gestalt der achromatischen Fäden, ja auch einen morphologischen Bau besitzt.

Unter der Annahme 2) ist es klar, dass die chromatischen Kernfäden sich nicht in allen ihren Abschnitten physikalisch gleichartig verhalten können. Dasselbe wird jedoch gleichfalls schon postuliert durch die Annahme 1). Mögen die Fäden in der Weise des Holzschnitts II typisch gerichtet werden, oder mögen sie selbst sich durch Anziehung und Abstossung richten, in beiden Fällen müssen sie dann je zur Zeit an den Winkeln anders beschaffen sein wie an den Schenkelenden. Man wollte einmal die Voraussetzung machen, die oben bei der Beschreibung der Einfachheit wegen zu Grunde gelegt wurde: es handle sich in Fig. 1. 2 jenes Holzschnitts um ein Centrum, das attrahirend auf die Winkel der Schleifen wirkt, abstossend auf ihre Schenkelenden, und das sich in Fig. 3. 4 ebenda in zwei getheilt habe, die nach den Polen rücken. Die Umlagerung der Fäden würde sich dann sehr einfach z. B. unter der Annahme darstellen: jeder Schleifenschenkel sei ein Magnet, der etwa seinen positiven Pol am Winkel, seinen negativen am freien Ende habe; und das hypothetisch gedachte Centrum sei ein negativer Magnetpol, der in 1. 2 im Centrum läge, in 3. 4 in zwei getheilt nach den Polen rückte. Unter der Voraussetzung, dass der Magnetismus des Centrums stärker wäre, als der der Fäden, wird ein Blick auf die Figur und die zugehörige Erläuterung im Text das hinreichend klar stellen. — Ich brauche wohl kaum zu bemerken, dass ich hiemit nicht eine magnetische Theorie der Zelltheilung aufgestellt haben will; aber man wird zugeben, dass es den Erscheinungen gegenüber in der That sehr nahe liegt, hier an Vorgänge electropolarer Natur zu denken, und dass sich damit eine Aussicht ergeben würde, dem Wesen der Zelltheilung auch von physiologischer Seite näher zu kommen.

Ich habe diesem Gedanken schon im Anfang 1879 in einem, im Kieler physiologischen Verein gehaltenen Vortrag kurz Ausdruck gegeben; in dem schon vorher entstandenen, und alsbald nachher erschienenen Werke von Herman Fol (6) ist derselbe, ganz unabhängig von meinen Arbeiten, ebenfalls für das Verständniss des Theilungsvorgangs herangezogen worden (v. a. a. O.: *La théorie électrolytique des mouvements protoplasmiques*, p. 264 ff.). Da Fol sich in diesen Erörterungen wesentlich nur auf die Vorgänge im Protoplasma der Eizellen bezieht, die näheren Formveränderungen am Kern aber ihm bei der Abfassung noch nicht bekannt waren, so will ich ein Eingehen auf seine Ideen so lange ver-

schieben, bis die Zahl der Anknüpfungspunkte sich vermehrt haben wird.

Wenn man eine Construction in obigem Sinne, also nach electricen oder magnetischen Polaritäten, zu Grunde legen wollte, so würde offenbar die obige Annahme 1) vor 2) den Vorzug verdienen. Denn es wäre, Annahme 2) vorausgesetzt, sehr schwierig ein Verständniss dafür zu finden, dass die Schleifenwinkel in je einer Tochterfigur, welche alle die gleiche Polarität haben, einander genähert bleiben, und ebenso dass die Enden der Schleifenschenkel, ebenfalls gleich-polar, sich einander in der Aequatorialplatte nähern. Unter der Annahme 1) dagegen, welche zulässt, dass die Polarität der hypothetischen Richtungscentren die der Kernfäden an Kraft überwiegen mag, wären jene Umstände einfacher erklärbar.

Für die unter 3) und 4) aufgeführten Annahmen giebt es, so viel ich sehe, bis jetzt keinen bestimmten Anhalt; da aber nichts ihrer Möglichkeit im Wege steht, durften sie nicht unerwähnt bleiben. —

Es ist hier der Ort, auch den Versuch zur Erklärung der strahligen Plasmastructuren zu erwähnen, den Klein in seiner letzten Arbeit (12, p. 416—417) gemacht hat. Klein nimmt am ruhenden Kern einen Zusammenhang der Fäden des Kernnetzes mit Fädengerüsten im Zellplasma an<sup>1)</sup>, und denkt, dass die Radien-systeme im Plasma bei der Zelltheilung entstehen, indem das Netzwerk des Kernes sich contrahire und damit die Netzfäden des Zellplasma concentrisch zu sich heranziehe. Ich bin ebenfalls gewiss der Ansicht, dass die Strahlungen im Plasma und die Kernfigurenformen mechanisch mit einander in Beziehung stehen; ich habe dies früher (Th. I p. 421 ff.) schon hervorgehoben und dargelegt, dass offenbar die Muttersternfigur des Kernes im Gauzen dem Monaster im Plasma, die Sternformen der Tochterkerne dem Dyaster im Plasma entsprechen. Es ist aber auch ersichtlich, dass unter Berücksichtigung der Metamorphose des Kernes, und aller der hier beschriebenen Lageveränderungen der Kernfäden,

---

1) Wie auch Frommann. Ich möchte hier vorläufig wiederholen, dass ich einen solchen Zusammenhang keineswegs in Abrede stellen kann und will, aber bis jetzt nichts gesehen habe, was ihn positiv beweist. Näheres darüber in der Fortsetzung dieser Beiträge.

die Erklärung der Strahlung im Plasma nicht in so einfacher Weise gefunden werden kann, wie Klein sie an jener Stelle sucht.

---

Wenn sonach das ganze physiologische Resultat dieses Abschnitts nur darin besteht, dass sich jetzt mehr Ordnung in unsere Kenntnisse bringen, und eine etwas genauere Fragestellung gewinnen lässt, wie früher, so mag das als ein sehr geringer Fortschritt erscheinen. Ich halte es aber für besser, mich zunächst hiermit zu begnügen, als irgend eine Hypothese aufzustellen, die vielleicht im Anfang Aufmerksamkeit finden würde, um nach einiger Zeit das dunkle Schicksal anderer zu theilen.

Das Ergebniss, auf das es mir für jetzt besonders ankommt, ist die Wahrung der Möglichkeit, den Zelltheilungsvorgang überall auf principiell und fundamental gleiche Erscheinungen zurückzuführen, und damit der Annahme überall gleicher spielender Kräfte Raum zu lassen. Wenn es so grosse morphologische Verschiedenheiten gäbe, wie Strasburger und Andere dies noch annehmen, und mit der Voraussetzung gleicher wirkender Kräfte vereinbaren zu können glauben; so würde mir die letztere Annahme unmöglich werden. Ich gebe sie aber nicht auf. Ich habe hier versucht zu beschreiben, was an meinen Objecten deutlich zu ersehen ist, und damit zu vereinbaren, was Andere gesehen haben, wenn letzteres auch zum Theil recht schwer und nur durch Vermuthungen möglich war. Ich überlasse es nun dem Leser zu urtheilen, ob er lieber fundamentale Verschiedenheiten annehmen, oder mit mir denken will, dass ein genauerer Einblick auch bei anderen schwierigeren Objecten noch Uebereinstimmungen mit dem Typus herausstellen wird, der hier dargelegt wurde.

Uebrigens bin ich ganz darauf vorbereitet, dass meine Angaben über diesen Typus an vielen Stellen zunächst wenig Glauben finden werden. Namentlich betrifft dies die Schilderung der Scheidung der Kernfigur in ihre Tochterhälften, welche in diesem Abschnitt unter den Titeln: „Die Segmentirung der Kernfäden“ und: „Die Umordnung der Sternform zur Aequatorialplatte“ gegeben ist. Ich sehe ja aus den neuesten oben besprochenen Arbeiten, dass die besten Beobachter unter meinen Mitarbeitern sich noch

nicht von der Annahme trennen können, dass erst in der Phase der Aequatorialplatte oder Kerntonne eine Trennung, eine Zerrei-  
 sung von vorher zusammenhängenden Elementen erfolgen müsse, weil  
 es an den relativ kleinen, oder sonst ungünstigen Elementen ihrer  
 Objecte so aussieht. Da ich einen ziemlichen Theil dieser Objecte  
 nachuntersucht habe, so darf ich mir das Urtheil erlauben, dass  
 es dort zwar so aussieht, aber nicht so zu sein braucht, vielmehr  
 ganz gut ebenso sein kann wie bei Salamandra. Deshalb sehe  
 ich ruhig den Zweifeln entgegen, die sich wahrscheinlich gegen  
 die hier gegebene Darstellung erheben werden. Es wird ja wohl  
 einmal ein Untersucher mit der erforderlichen Sorgfalt die Kern-  
 theilung bei Salamandra nachprüfen; dann wird er finden, was  
 ich beschrieben habe — und ausserdem hoffentlich noch mehr —  
 und wird bestätigen müssen, dass meine Construction des Vorgan-  
 ges ihre hinreichende Begründung hat, so seltsam sie auf den  
 ersten Blick Demjenigen erscheinen mag, der die Vorzüge dieses  
 Objectes noch nicht aus eigener Anschauung und aus dem Ver-  
 gleich mit anderen kennt.

---

### A b s c h n i t t 3.

#### Ueber die Entwicklung der Samenfäden bei Salamandra.

---

Ich habe diesen Gegenstand im Sommer 1879 zur Untersu-  
 chung genommen, hauptsächlich, um damit vielleicht etwas Neues  
 über die Lebenserscheinungen des Zellkerns zu erfahren. Denn  
 dass die Spermatozoenköpfe sich aus der Substanz von Zellkernen  
 hervorbilden, kann man nach den vielen neueren Arbeiten über  
 dies Thema wohl ausgemacht nennen. Wenn auch einige Unter-  
 sucher (v. Ebner, Neumann) der Ansicht sind, dass die Gebilde,  
 welche die Köpfe liefern, durch eine freie Neubildung im Zellpro-  
 toplasma entstehen, so wird doch auch von ihnen den entsprechen-  
 den Gebilden die Natur von Kernen nicht direct abgesprochen.

Es fragte sich also für mich, was sich an den günstigen,  
 grosskernigen Elementen von Salamandra über das Wesen des

Vorgangs ergeben würde, und ob irgend eine Stütze für eine freie Kernbildung, im eben gedachten Sinn, sich finden liesse.

War Letzteres nicht der Fall — und das habe ich freilich a priori vermuthet — so ergab sich eine andere Frage. Wenn das Material, das die männliche Keimdrüse dauernd oder periodisch neu zu liefern hat, nicht auf Grund freier Zellbildung, sondern nach dem bisher allein bekannten Modus, durch Zelltheilung entsteht, so müssen sich hier massenhafte Zelltheilungen finden; und das wird auch gewiss von allen den Forschern, die eine freie Kernbildung hier nicht annehmen, vorausgesetzt. Aber unter allen den vielen und genauen Specialuntersuchungen, die über die Spermatogenese angestellt wurden, ist keine, in welcher sich indirecte Kernvermehrung bei Wirbelthieren in den Samendrüsengängen beschrieben findet <sup>1)</sup>. v. la Valette St. George, bei dem man die Vermehrungsart der Hodenepithelien besonders nahe berücksichtigt findet, schildert sie durchaus unter dem Bilde einer directen Kern- und Zellabschnürung. Kommt solche hier wirklich vor? Oder wenn nicht, was ist der Grund, dass bei den vielen Studien über den Gegenstand hier die indirecte Kerntheilung nicht schon massenhaft gesehen worden ist?

Dass sie hier im Hoden überhaupt sich findet, war mir von vornherein sicher durch eine Angabe von J. Spengel (26). Auf S. 31 dieses Werks beschreibt derselbe aus dem Hoden einer *Cocilia rostrata* eine Zelle mit einer sternförmigen, durch Hämatoxylin stark gefärbten Figur an Statt der Körner, und ferner von verschiedenen Gattungen (besonders *Epicrium glutinosum*, Taf. II l. c. Fig. 23 u. 32): „dass an einzelnen Zellballen des Hodens fast sämtliche Kerne in höchst eigenthümlicher Weise umgebildet waren: es fand sich an ihrer Stelle eine oft wunderbar gestaltete, in Hämatoxylin beinahe schwarz gefärbte Figur, die ich am Liebsten mit chinesischen Schriftzeichen vergleichen möchte.“ Es sind dies nach den Zeichnungen jedenfalls Kerntheilungsfiguren, durch die Aufbewahrung in Alkohol etwas verstümmelt. Spengel selbst sagt weiter: „Da so umgewandelte Zellen sehr oft wiederkehren, in verschieden behandelten Präparaten, und stets massenhaft beisammen, so bin ich geneigt auch diese Bilder auf Zelltheilungen

---

1) Abgesehen von der gelegentlichen Angabe von Spengel (l. c.), die im Text alsbald zur Sprache kommt.

zu beziehen.“ Diese vorsichtige Ausdrucksweise ist dadurch erklärlich, dass zur Zeit der Abfassung (vor 1876) die ersten Angaben über Gewebszellentheilung (Strasburger, Mayzel 1875), dem Verfasser noch kaum bekannt sein konnten.

Ausserdem wissen wir ja schon durch Bütschli und Auerbach (Lit. siehe im I. Theil), dass bei Wirbellosen (Arthropoden), die Theilung der Spermatozoen-Keimzellen mit Fadenfiguren einhergeht <sup>1)</sup>.

In der That habe ich denn auch gefunden, dass die Vermehrung der Hodenepithelkerne resp. Zellen von Salamandra, behufs der Samenfädenbildung, mit indirecter Kerntheilung verläuft. — Diese findet sich zur Zeit vor der Samenreifung in solchen Massen, dass es nicht motivirt ist, daneben noch an irgend einen anderen Theilungsmodus, etwa directe Kernzerschnürung, zu denken; und ausserdem ergibt sich kein positiver Befund, der für einen solchen andern Modus sprechen könnte.

Der Grund aber dafür, dass von diesen massenhaften indirecten Theilungen im Hodenepithel bei Wirbelthieren noch nichts bekannt geworden war, liegt grossentheils darin, dass dieselben schubweise, und auf kurze Zeiträume zusammengedrängt, verlaufen, in den (viel grösseren) Intervallen aber sistiren. Wer mit seiner Untersuchung in die Intervalle geräth, hat keine Aussicht, auch nur eine einzige Theilung zu finden <sup>2)</sup>. Die Aufklärung hierüber folgt am Schluss.

---

1) Während meiner Untersuchungen schrieb mir Mayzel, dass er sehr schöne Kernfiguren in den Hodenzellen von Raupen gefunden hat; ebenso dass er sich auch mit der Vermehrung der Hodenzellen bei Triton und Salamandra beschäftigt habe, doch sei es ihm hier noch nicht gelungen, alle typischen Theilungsfiguren aufzufinden.

2) Indem ich vermuthe, dass hierauf die negativen Befunde der Autoren grossentheils beruhen, mache ich allerdings den noch unbewiesenen, aber wahrscheinlichen Schluss, dass es sich hierin bei Rarinen und Säugethieren ebenso verhält, wie bei Urodelen.

Ein weiterer Grund für jene negativen Befunde liegt aber auch in den bisher gebrauchten Reagentien. Kali bichromicum z. B. zerstört die Kernfiguren (Siehe Lit. 13).

Während des April, Mai und Juni habe ich vergebens eine ziemliche Anzahl von Salamandramännchen getödtet; keine Theilung war im Hoden zu finden. In der letzten Hälfte des Juli traten dieselben in Menge auf, und waren dann bis gegen Ende September, doch in abnehmender Masse, anzutreffen. Gleichzeitig mit den ersten Theilungsschüben im Juli trat auch die erste Spermatozoenbildung auf, anfangs spärlich und bis gegen Ende September an Frequenz zunehmend <sup>1)</sup>. Aber beides findet sich auch dann keineswegs durch die ganze Geschlechtsdrüse gleichmässig verbreitet.

Die Hoden von Salamandra, Triton u. A. bestehen, wie durch die Untersuchungen von Leydig (21), Duvernoy (20) und Spengel (l. c.) bekannt ist, aus einer Reihe grösserer und kleinerer, an Aesten des Samenganges aufgerichteten Abschnitten oder Lappen, von verschiedener Farbe, die, entsprechend Leydig's Beschreibung l. c., etwa zwischen grau, weiss und blass-schwefelgelb wechselt. Es fällt auf, dass beiderseits nicht nur die Zahl der Lappen gleich, sondern auch die Grösse, Form und auch Farbe der symmetrisch gegenüberliegenden nahezu eine und dieselbe ist. Ich muss mich Spengel in der Annahme anschliessen, dass diese segmentirte Form „nur das Resultat complicirter Wachsthums-, Degenerations- und Regenerationsvorgänge sei“ (l. c. p. 65). Die verschiedene Farbe der Abschnitte aber ist jedenfalls bedingt durch den Entwicklungszustand der Drüsenepithelien, wie dies schon Leydig erkannt hat (l. c. p. 74).

Leydig sagt an dieser Stelle von den jüngeren Entwicklungsstufen: „In den grauen Lappen haben die kurzen Drüsen-schläuche keine Spermatozoiden, sondern sind von grossen, 0,0120 mm messenden Zellen angefüllt. Der Inhalt der Zellen ist blass, feinkörnig, der grosse Kern hat mehrere Nucleoli.“ — Es muss hiernach zufällig Leydig ebensowenig, wie einem anderen Beobachter bei Salamandra und Triton geglückt sein gerade einen Theilungsschub zu treffen; denn sonst würden die massenhaften und

---

1) Ob diese Zeitverhältnisse an allen Orten und bei in Freiheit lebenden Thieren die gleichen sind, kann ich nicht sagen. Die von mir benutzten Salamander waren aus Prag, Tübingen und Heidelberg bezogen (einige schon überwintert, die meisten diesjährig), wurden in grossen Behältern mit Moos und Erde halb im Freien gehalten und mit Regenwürmern gefüttert.



auffallenden Kerntheilungsfiguren hier gewiss von ihnen nicht unbemerkt geblieben sein.

Mein Präparationsverfahren war: 1. Untersuchung des frischen Objects, Anschneiden des Hodenlappens, etwas Zupfen, Abstreichen der hervorquellenden Flüssigkeit auf das Objectglas, Eindeckung ohne Zusatz. 2. Ebenso, und Färbung auf dem Objectglas mit Bismarckbraun in Essigsäure gelöst<sup>1)</sup>, oder ebenso, nach vorheriger Pikrin- oder Chrombehandlung, mit Hämatoxylin. 3. Schnitte vom in Alkohol abs. gehärteten Hoden, Färbung mit Carminalaun.

Was zunächst die ruhenden Epithelzellenkerne angeht, so ist Leydig's Aeusserung „sie hätten mehrere Nucleoli“, wohl nicht wörtlich zu nehmen, sondern auf ihre sehr dichten und dickbalkigen Reticula zu beziehen (Fig. 37, 48 Taf. 3). Offenbar liegt das gleiche in der Abbildung Spengel's vor (l. c. Fig. 27, 28 Taf. II), obschon auch er nur Körner gezeichnet und ihre Verbindung zu Netzen nicht beachtet hat<sup>2)</sup>. Uebrigens sind die Balken nicht gleichmässig dick, sondern enthalten zahlreiche Knoten. —

Diese dichten, grobbalkigen Kernnetze scheinen eine allgemeine Eigenthümlichkeit der Hodenepithelien zu sein, auch bei Wirbellosen: ich verweise u. a. auf die Abbildungen von Grobben (Decapoden), Lit. Th. I.

Das Protoplasma der Hodenzellen kann ich nicht eben feinkörnig nennen: frisch sieht es homogen aus und enthält einzelne, aus Fett oder Lecithinkörpern bestehende Körnchen, an Essigpräparaten sieht man darin oft Streifungen, ähnlich wie sie im Plasma frischer Knorpelzellen vorkommen (Th. I, Taf. 15 Fig. 2c).

In einem Hodencanalabschnitt<sup>3)</sup>, der keine Theilungen hat, sind die Epithelzellen alle von etwa gleicher, und zwar bedeu-

1) Diese bequeme Kerntinction verdanke ich einer brieflichen Mittheilung von Mayzel. Die Präparate blassen leider in Glycerin nachträglich oft ab; im Anfang sind die Tinctionen schön und scharf. Die Bismarckbraunfärbung ist, wie bekannt, von Weigert angegeben.

2) Offenbar entsprechen wohl diesem Zustand der Kerne auch die Abbildungen, welche v. la Valette in Fig. 5, 6 Taf. 34, Fig. 34, 35, 36 Taf. 35 giebt und als zweites Bildungsstadium der Spermatoocyten bezeichnet.

3) Damit ist nicht ein ganzer Hodenlappen gemeint, sondern nur eine gewisse, variabel grosse Strecke seines Canalsystems. Ehe die Theilungen überhaupt beginnen, können aber allerdings selbst durch den ganzen Lappen hindurch die Elemente von gleicher Grösse sein.

tender Grösse. Wo schon Theilungen geschehen sind, finden sich in verschiedenen Stufen kleinere Zellen resp. Kerne; und zwar immer solche von gleicher Grösse haufenweise bei einander. Und wo man Theilungen in flagranti findet, da liegen sie gleichfalls in grosser Ausdehnung haufen- oder nesterweise (s. Fig. 48 a), offenbar ganz dasselbe, was Spengel bei *Epicrium glutinosum* gesehen hat (L. c. Fig. 26).

Wie von la Valette St. George<sup>1)</sup> gefunden und ausführlich beschrieben hat, geschieht die Spermatogenese bei Anuren (Frosch, Kröte) in der Weise, dass die Hodenepithelzellen durch Kernvermehrung zu grossen Mutterzellen anwachsen, zugleich aber durch interne Zellenabgrenzung den Charakter von blossen vielkernigen Zellen verlieren. v. la Valette hat diese Gebilde passend *Spermatocysten* genannt, die Inhaltzellen, aus denen je ein Samenfaden entsteht, *Spermatocyten*. Er nimmt an, dass bei Triton und Salamandra ganz die gleichen Verhältnisse vorliegen.

In der That lässt sich das, was ich beschrieben und weiter zu beschreiben habe, mit diesen Angaben gut vereinigen. An frischen Zupfpräparaten sowohl von solchen Stellen, die noch keine Theilungen haben, als von solchen mit Theilungen, findet man zahlreiche mehr- und vielkernige Zellen wie in Fig. 49, beziehungsweise Zellen mit mehreren oder vielen Theilungsfiguren, wie in Fig. 50—52. Ich habe solche Schollen gesehen, die über 12 Kernfiguren der gleichen Phase führten; bis zu solchen Zuständen ist das Protoplasma der Zelle noch vielfach ein Ganzes, keine Abgrenzung im Zellenterritorium lässt sich darin sehen — ich bemerke, dass ich besondere Aufmerksamkeit auf diesen Punct verwandt habe, und dass die Abwesenheit von Zellengrenzen hier ganz leicht und sicher festzustellen ist, da die mehrfachen Kerne vielfach einander berühren (Fig. 49). Bei stärkerer Kernvermehrung (und vielleicht auch manchmal schon bei geringerer tritt dann aber die Abmarkung von Zellenleibern ein. In jedem Zupfpräparat findet man als grösste Masse der vorhandenen Elemente zwar nicht *Spermatocysten*, sondern einzelne Zellen mit ruhenden Kernen oder Kernfiguren, wie sie die Figg. 36—47 zeigen; aber es steht natürlich der Annahme nichts im Wege, dass diese sämmtlich aus zerstörten, geplatzen *Spermatocysten*

1) Vierte Mittheilung etc., in diesem Archiv.

frei geworden sind. Und der Befund an Schnitten von gehärteten Hoden bekräftigt es hinreichend, dass die gesammte Samenzellenvermehrung auch hier auf jenem von v. la Valette entdeckten Wege der endogenen Zellbildung vor sich geht. Die Schnitte zeigen, dass in der That jene Haufen oder Bezirke im Epithel der Canäle, die wie oben gesagt, Theilungen von gleichen Phasen, oder Kerne von gleicher Grösse führen (Fig. 48 T. 3), dem Inhalt je einer Spermatozyste entsprechen; man kann vielfach deutlich am Schnitt die kernhaltige Cystenmembran erkennen (Fig. 48)<sup>1)</sup>.

Auffallend ist bei Salamandra nur die Grösse der Spermatozysten, die Massenhaftigkeit der Zellenvermehrung in ihnen: denn es kann hier als das Gewöhnliche gelten, dass eine Cyste es auf viele Hunderte von Tochterzellen bringt, während bei Anuren, wenigstens nach v. la Valette's Zeichnungen zu urtheilen, diese Zahl geringer bleibt.

Nur in einem wesentlichen Punet also differiren meine bisher besprochenen Befunde von denen v. la Valette's, und können zu ihrer Ergänzung dienen: er hat keine Bilder indirecter Zelltheilung gefunden, der Art wie die hier beschriebenen, sondern er lässt die Kerne sich durch Abschnürung („Furchung“, dies. Arch. Bd. 12 p. 820) theilen<sup>2)</sup> (viele seiner Figuren l. c.). Dies beruht aber wohl nur darauf, dass v. la Valette gerade keine Theilungsschübe getroffen hat, vielleicht auch darauf, dass die Kernfiguren bei den kleineren Elementen seiner Objecte schwieriger zu erkennen sind. Als Vermuthung möchte ich es immerhin äussern, dass die eigenthümlichen Bilder der Kerne in einigen Cysten seiner Fig. 34 (Bombinator) Kernfiguren entsprechen könnten.

Von den Eigenthümlichkeiten, welche die Formen der Kernfiguren in den Hodenzellen gegenüber anderen Zellenarten zeigen, ist schon oben im Abschnitt 2 die Rede gewesen, auf den ich

---

1) Dagegen habe ich nicht feststellen können, dass an meinen Objecten ausserdem noch bindegewebige, radiär durch die Canäle ziehende Septa vorkämen, wie sie von la Valette bei Anuren gefunden und unter dem Namen Follikelhaut beschrieben hat.

2) Doch halte ich es für möglich, dass der Fig. 4 und Fig. 119 in von la Valette's neuester Abhandlung (Fünfte Mitth., dieses Archiv 1878, p. 261) indirecte Kerntheilungen zu Grunde gelegen haben; er deutet dieselben aber nicht in dieser Weise.

hier verweise. Es mag nur noch besonders betont sein, dass der synchronische Verlauf der Theilungen aller Kerne oder Tochterzellen in je einer Mutterzelle oder Spermatozyste zwar durchaus als die Regel anzusehen ist, daher eben die haufenweise Vertheilung gleicher Theilungsphasen; dass aber von dieser Regel doch auch zahlreiche Ausnahmen vorkommen.

---

An den Hoden von *Rana temporaria* habe ich zum Vergleich einige Prüfungen im Lauf des October vorgenommen, und auch hier bei einigen Thieren Stellen (resp. Cysten) mit indirecten Kerntheilungen gefunden, wenn auch bis jetzt nicht zahlreich. Es ist nicht zu zweifeln, dass es sich bei den Anuren mit den Theilungen ganz ähnlich oder gleich verhalten wird wie bei den Urodelen, da die ganzen Verhältnisse der Spermatozystenbildung in beiden Fällen doch wohl homolog sind. Ich habe es daher für überflüssig gehalten, noch weiter bei Fröschen nach Theilungen zu suchen.

---

Ich wende mich nun zu der Entwicklung der Samenfäden aus den Zellen der Cysten.

Zur Orientirung vorher einige Worte über die fertigen Samenfäden der Urodelen. Ihr Bau ist lange bekannt (Leydig, Lehrb. der Hist. u. a. a. O.), besonders genau von Schweigger-Seidel (23, 1865) bei Triton beschrieben: sie bestehen danach (Fig. 54 hier) aus dem lang spiessförmigen Kopf *k*, dem kurz cylindrischen Mittelstück *m* und dem, mit undulirendem Kamm versehenen Schwanz (*f*). Schweigger-Seidel hat bereits gefunden, dass auf Essigsäurezusatz das Mittelstück aufquillt und eine feine Membran sich vom Kopfe abhebt (l. c. Fig. B. 4, hier 54). Auch die Tinctionsfähigkeit bei Carminbehandlung hat Schweigger-Seidel geprüft, und festgestellt, dass das Carmin bei vorsichtiger Anwendung nur das Köpfchen des Samenkörpers, nicht Mittelstück und Schwanz färbt (p. 326)<sup>1)</sup>.

1) Die Stelle auf Schweigger-Seidel's p. 315 a. a. O., nach welcher sich bei Triton das Mittelstück (*b*) gefärbt hätte, scheint mir ein Druckfehler zu sein, da er diese Sache sonst wohl auf p. 326 hätte erwähnen müssen.

Er hat bei diesen Färbungen nach eigener Angabe viel Schwierigkeiten gehabt, und sie sind nur blass gerathen. Unsere heutige Tinctionstechnik macht die Sache leichter. Ich habe seit lange die gewöhnliche Färbung mit Methylviolett, oder anderen Anilinen in Cursen benutzt, um an Hodenschnitten zu zeigen, dass die Samenfädenköpfe Kernen entsprechen: sie färben sich damit brillant. Sehr brauchbar ist dazu auch das Alauncarmin (Fig. 56 hier), mit Untersuchung in Wasser oder Glycerin: der Kopf allein ist scharf rosenroth gefärbt, das Mittelstück ganz ungefärbt, glänzend, Faden und Kamm blass und farblos.

Auf die weiteren Feinheiten im Bau der Samenfäden, welche an anderen Objecten von mehreren Forschern, besonders genau von Th. Eimer (24) studirt worden sind, habe ich hier noch nicht einzugehen, und wende mich nunmehr zu der Spermatogenese.

Es existirt, so viel mir bekannt ist, nur eine kurze Beschreibung und wenige Abbildungen v. la Valette's, welche den Vorgang der Samenfadenbildung bei Salamandra betreffen<sup>1)</sup>. Es heisst dort: „Der Kern streckt sich und wird zum Kopfe des Samenkörpers. Mehrfach sieht man ihn eingerollt in der Zelle. Seine äusserste Spitze bildet in der Länge von 0,008 mm einen vom übrigen Kopfe deutlich abgesetzten Anhang. Die zwei, von v. la Valette gezeichneten späteren Entwicklungsstadien der Fäden (l. c. Fig. VII, 5, 6) entsprechen im Ganzen der Fig. 55 a b c hier.

---

Uebrigens lässt er es möglich, dass das Mittelstück bei Urodelen nicht ganz dem bei Raninen entsprechen möge.

Während des Schreibens dieser Arbeit erhalte ich Nr. 76, October, des Quart. Journ. micr. science, mit dem Aufsatz von Heneage Gibbes: Structure of the Vertebrate Spermatozoon. Der Verfasser beschreibt die bekannten, hier oben erwähnten Formeigenschaften der Urodelen-Samenfäden, wobei man eine Erwähnung der früheren Literatur, namentlich Schweigger-Seidel's, vermisst. Als neu hat Gibbes gefunden, was ich bestätigen kann, dass der Rand des undulirenden Flossenkammes sich als ein verdickter, spiraliger Strang darstellt (filament, Gibbes). Bezüglich der Tinction findet der Verfasser, wie Schweigger-Seidel und ich (s. hier oben), dass das Mittelstück sich gegen Färbung nicht wie der Kopf, sondern wie der Schwanz verhält.

Die wichtigste, und höchst interessante Angabe von Gibbes ist jedenfalls die, dass die Samenfäden der Säugethiere ebenfalls ein „filament“, also ein Homologon des Flossenkammes besitzen.

1) Zweite Mittheilung, dies Archiv, Bd. III.

Die drei bei ihm dargestellten jungen Stadien dagegen (Fig. VII 2, 3, 4), die als „Zellen mit verändertem Kerne“ erläutert sind und nur einen nach und nach sich verlängernden Kern im Innern einer kleinen Zelle zeigen, enthalten nicht ganz das, was ich gefunden habe.

Man braucht im August und September nicht lange zu suchen, um auf Thiere zu treffen, in deren Hoden alle Bildungsstadien der Samenfäden neben einander vorliegen. Fig. 53 und 55 zeigt ihre Bilder vom frischen Präparat, ohne Zusatz; Fig. 57 nach Essigsäure-Bismarekbraun-Behandlung; Fig. 56 nach Fixirung mit Alkohol und Alauncarminfärbung.

Allerdings ist es mit der Samenzellenbildung in sofern gerade so wie mit den Theilungen, dass sich die Elemente einer Cyste fast alle im gleichen Stadium befinden; und der Leser könnte sich deshalb wundern, dass in den betreffenden Abbildungen die verschiedenen Entwicklungsstadien bunt durcheinanderliegen. Dafür ist zu berücksichtigen, dass diese Bilder nach Präparaten gezeichnet sind, die von der frisch abgestrichenen Flüssigkeit aus dem angeschnittenen und zerzupften Hoden, mit Fixirung und Färbung, auf dem Objectglas gemacht wurden: dabei gerathen natürlich vielfach die Elemente aus verschiedenen weit entwickelten Cysten durcheinander, und es sind gerade solche Stellen, die zum Zeichnen ausgesucht wurden.

Es fällt vor Allem auf, dass die Figur, die sich offenbar als die Bildungsgrundlage des Samenfadenskopfes ausweist (Fig. 53, 56, 57), nicht ein Kern ist und nicht als solcher in der Zelle liegt, wie es v. la Valette's Figuren entsprechen würde; sondern der künftige Kopf ist eine Substanzportion des Kerns und liegt in diesem, umschlossen von der Kernmembran *k m*. Und weiter fällt es sofort auf, wenn man einen vergleichenden Blick auf die gefärbten Präparate wirft, dass dieser Körper, der zum Kopf wird, nichts anderes ist als die tingirbare Substanz des Kerns. Wie sich dieselbe sondert, zeigt am Klarsten die Fig. 57. Durch die Essigsäure und Farbe sieht man an den noch nicht in Umwandlung getretenen Kernen hier die sehr dichten, grobbalkigen Reticula scharfmarkirt; die jungen Köpfe sind an Masse und Quantität der Farbe, die sie aufnehmen, klärlich gleich mit der Substanz des Netzwerkes, addirt mit der färbbaren Substanz, die noch in der Zwischenmasse des Kerns vertheilt, ge-

steckt hat; sie selber sind in diesen ihren jüngsten Stadien netzförmig gebaut (a b c)<sup>1)</sup> in den folgenden (d) verdichten sie sich immer mehr und verschmelzen endlich (e, f) zu einer homogenen Masse. Bei solchen Reagentienwirkungen, wo die Reticula überhaupt nicht deutlich hervortreten<sup>2)</sup>, s. Fig. 56, hat man ganz entsprechende Bilder: es sind hier die jungen Köpfe gerade ebenso, wie die noch unveränderten Kerne, scheinbar ohne Reticulirung; aber die Gesammtintensität der Farbe zeigt sich auch hier grösser am jungen Kopf als am noch unveränderten Kern, und wiederum am gereiften Kopf grösser als am jungen.

Man braucht diese Bilder nur kurz anzusehen, um sofort den Schluss zu ziehen: es ist nicht der ganze Kern, sondern die tingirbare Substanz des Kerns, das Chromatin, was zum Samenfadenkopf wird.

Die Formen nun, welche der junge Kopf successiv annimmt, sind in Fig. 56 und 57 successiv gezeigt; es ist zuerst ein länglicher und dabei umgeknickter, nicht rein cylindrischer Strang, der immer mehr in die Länge wächst, dabei dünner wird, und zugleich an Lichtbrechungsvermögen (und ebenso an Tinctionsfähigkeit) zunimmt. Je länger er wird, desto mehr windet er sich, und es entstehen dabei in den Stadien der Fig. 53 u. 57 c knäuelartige Anordnungen, die den Knäuelformen bei der Zelltheilung (z. B. Fig. 36) sehr ähnlich sein können; man könnte sie fast mit solchen verwechseln, wenn nicht in Hodenabschnitten, bei denen die Samenfadenbildung schon im Gang ist, die Theilungen überhaupt ganz fehlten oder doch nur selten noch vorkämen.

Weiter liegt der immer schlanker gewordene Kopf in schön geschwungener Spiralanordnung innerhalb des Kerns: das dickere Ende ist das hintere (Fig. d, e, f u. a.).

Der Contour des Kerns, also die Kernmembran (k m) ist in Stadien, wie Fig. 56 f, meist deutlich wahrnehmbar; von da ab getraue ich mir nicht mehr zu sagen, wo er geblieben ist. In Formen, wie 56 g und 57 d, f sieht man zu beiden Seiten des Kopfes meist einen blassen, aber deutlichen Substanzstreifen entlanglaufen, so wie ihn die Zeichnungen angeben; es scheint mir dies aber sicherlich schon die Anlage des Schwanzes zu sein und

1) Bei a in Fig. 57 (rechts) ist der Buchstabe a vergessen.

2) Ich verweise zur Erläuterung dieser Wirkungen auf Th. I, p. 329 ff.

ich muss mit den früheren Forschern annehmen, dass dieser aus dem Plasma der Zelle, nicht aus dem achromatischen Rest des Kerns entsteht. Den Verbleib dieses Restes möchte ich vielmehr anderswo suchen: wenn man zu dem reifen Samenfaden Essigsäure setzt, so hebt sich, wie Schweigger-Seidel fand, vom Kopf eine zarte, vorher unsichtbare Membran ab, die nicht tingierbar zu sein scheint. Ich möchte vermuthen, dass dies das Residium der achromatischen Kernsubstanz ist.

Das Mittelstück des Samenfadens wird seit Schweigger-Seidel allgemein als ein Product der Zellsubstanz, nicht des Kerns angesehen; dafür besteht der gewichtige Grund, dass es sich bei Kerntinctionen nicht färbt. Ueber seine Entwicklung, einen jedenfalls wichtigen Punkt, habe ich noch nichts sicher ausmachen können. Der Vorgang kann kaum anders gedacht werden als in der Art, dass das dickere (dem künftigen Schwanz zusehende Ende des Kopfes (Fig. 57 bei c) mit dem Zellplasma jetzt in Verbindung tritt, und zwar in der Art, dass diese Verbindungsstelle (als „Mittelstück“) differenzirt bleibt. — Die Kernmembran ist an solchen Formen (wie eben an der Stelle Fig. 57 c) oft noch gut erkennbar, aber es ist nicht sicher zu entscheiden, ob sie an der betreffenden Stelle wirklich klafft, oder nur eine Falte macht.

Die fast reifen Samenfädenköpfe in meiner Fig. 55 — Formen, wie sie auch schon v. la Valette (a. a. O.) bekannt waren — haben an variablen Stellen, oft an mehreren zugleich, seitlich blasse, plattenförmige Substanzreste ansitzen (s. v. la Valette's und meine Figuren), und ebensolche Substanz findet sich eingeschlossen von den spiraligen Windungen der Köpfe (ebenda). Es sieht am meisten danach aus, dass diese Substanz nicht dem Zellprotoplasma entstammt, sondern den Rest des Achromatins im Kern darstellt, welches nach und nach ganz zu der oben erwähnten, hyalinen Hülle des Kopfes verdichtet wird.

An diesen Stadien fällt noch ein, bisher unbeschriebenes Merkmal auf: auf das Mittelstück folgt gegen den Schwanz zu zunächst eine Verdünnung, dann ein kleines, meist rauh contourirtes Knötchen, das direct in den Schwanzfaden übergeht (Fig. 55 ab bei k). Die Verdünnung ist nicht mit dem „Hals“ der Samenfäden gleichzusetzen, welcher von Eimer (l. c.) bei anderen Objecten entdeckt wurde; denn dieser folgt direct nach hinten auf den Kopf, jene Verdünnung aber auf das Mittelstück. — Uebrigens ist



am reifen Samenfaden von Salamandra weder die Verdünnung noch das Knötchen mehr erkennbar.

Ueber die Bildung des Schwanzes und seines Flossenkammes habe ich bisher nichts mit Sicherheit ermitteln können: dass diese Theile aus dem Protoplasma des Spermatoocyts gebildet werden ohne Mitbetheiligung der Kernsubstanz, lässt schon ihr negatives Verhalten gegen Kernfärbungsmittel schliessen. Denn das Achromatin des Kerns würde seiner Masse nach bei weitem nicht ausreichen, um jene Theile zu liefern; und ausserdem konnte ich ja den Verbleib des Achromatins anderswo finden.

Es scheint mir jedoch, dass der Schwanzfaden und Kamm in folgender Art entstehen: das Zellplasma faltet sich zwischen die Windungen, in die sich der Kopf legt, hinein, indem es sich so zu einem gleichfalls gewundenen Strange verdichtet, der nachher mit dem Kopf sich allmählig grade streckt. So liegt er denn zunächst neben dem Kopf entlang gelagert, sein freies Ende nach derselben Seite hin gekehrt, wie das des Kopfes (Fig. 55 d) — eine Lage, — in der diese jungen Samenfäden in der That oft gefunden werden, wo sie nicht schon durch die Präparation verzerrt sind (in Fig. 55 a, b, c hat der Schwanz zwar im Ganzen noch diese Lage, hat sich aber schon etwas daraus gelöst). — Dies entspräche auch dem Situs, den bei *Bombinator igneus* Kopf und Schwanz bleibend gegeneinander behalten (vergl. die Angaben Eimer's a. a. O).

Was die späteren Entwicklungsstadien der Samenfäden, bez. Spermatozysten angeht, so habe ich die Ergebnisse v. laVallette's<sup>1)</sup> nur zu bestätigen. Ich gebe in Fig. 58 noch einen Ueberblick von einem Hodenschnitt, welcher Durchschnitte mehrerer Cysten verschiedener Entwicklungsstufen zeigt; in jeder Cyste sind die Fäden alle ganz oder nahezu im gleichen Ausbildungsstadium.

---

Das wesentlichste allgemeine Ergebniss dieser Befunde lässt sich in Folgendem ausdrücken:

Man kann die Zelltheilung einen ungeschlechtlichen Fortpflanzungsprocess nennen. Bei ihr sondert sich das Chromatin des Kerns vom Achromatin, sammelt sich zu typisch geform-

1) S. dessen Mittheilung in dies. Arch. Bd. 12, Fig. 31, 32 u. a. a. O.

ten Figuren und scheidet sich in zwei Theile, die die Grundlagen der Tochterkerne abgeben.

Es giebt nun jedenfalls zu denken, dass, wie ich hier gezeigt habe, bei der geschlechtlichen Fortpflanzung, der Conjugation von Samenzelle und Eizelle, die Vorbereitung der ersteren zu diesem Vorgang in der Hauptsache den gleichen Charakter trägt wie dort: auch hier eine morphologische Trennung des Chromatins, das offenbar den wesentlichen Theil, so zu sagen das Befruchtungsorgan des Samenfadens liefert, nämlich den Kopf, — von dem Achromatin.

Es stellt sich damit von selbst die Frage, ob auch bei der Vorbereitung des Kerns der Eizelle, also bei der Reifung des Eies im Ovarium, sich eine entsprechende Scheidung beider Substanzen ausspricht <sup>1)</sup>.

Was im Speciellen in meinen Befunden gegenüber denen v. la Valette's (s. o.) abweicht, stelle ich hier nochmals kurz zusammen: Es ist nicht der ganze Kern, welcher sich streckt und zum Kopf wird, sondern der Kopf bildet sich im Kern, aus dessen Chromatin. Eine abweichende Beschaffenheit der äussersten Spitze des Kopfes konnte ich nicht constatiren. Die Zellenvermehrung im Hoden behufs der Samenbildung geschieht nicht mit directer Kerntheilung, welche überhaupt noch nirgends nachgewiesen ist, sondern mit indirecter.

Vor langer Zeit hat Kölliker (19) angegeben, dass beim Meerschweinchen die in Bildung begriffenen Samenfäden spiralg aufgerollt im Innern der Bildungszelle lägen. Diese Angabe hat bisher von Allen, die sich darüber äusserten, den directesten Widerspruch erfahren <sup>2)</sup>. Ich habe über die Verhältnisse beim Meerschweinchen noch keine Erfahrung; merkwürdig und des Notirens werth ist es aber wohl gewiss, dass hier bei einer ganz anderen Wirbelthierform Bilder vorkommen <sup>3)</sup>, die auf das Augenfälligste an das von Kölliker Beschriebene erinnern. Freilich ist dabei festzuhalten: das Spiralg-Aufgewundene ist hier bei

1) Hierauf gerichtete Arbeiten habe ich seit dem letzten Frühling, gemeinsam mit Hrn. Stud. Wiebe, unternommen und es wird darüber im nächstfolgenden Theil dieser Beiträge berichtet werden.

2) Vergl. u. A. Schweigger-Seidel, a. a. O.

3) z. B. meine Fig. 53 d e, 56 g.

Salamandra nicht ein Samenfaden, sondern ein Samenfadenkopf, und liegt nicht bloss in einer Zelle, sondern in einem Kern. Auch will ich hiermit nicht die Vermuthung aufstellen, dass ähnliche Verhältnisse, wie diese Spirallagerung, überall vorkämen, wogegen die Befunde Anderer wenigstens bis jetzt durchaus zu sprechen scheinen.

Eine Darstellung übrigens, welche für die Plagiostomen auf ein ähnliches Verhalten schliessen lässt, findet sich in dem umfassenden unter Nr. 25 d. Lit.-Verz. citirten Werke Semper's. In Fig. 14 seiner Taf. 17, und dem zugehörigen Text (s. p. 262 u. a.) beschreibt derselbe die jungen Formen der Samenfadenköpfe aufs Deutlichste als geschwungene Stäbchen. Auch sonst lassen sich meine Befunde in sehr Vielem mit denen Semper's in Homologie bringen; seine Ampullen sind offenbar gleichwerthig den Spermatozysten der Amphibien; Semper hat erkannt und in vielen Abbildungen dargestellt, dass der Inhalt einer solchen an Spermatozoen sich zur Zeit stets in gleichem Reifungsstadium befindet. Ueber die Vermehrung des Ampulleninhalts durch Zelltheilung finde ich bei ihm keine Angaben, die mit meinen Befunden in sichere Beziehung zu bringen wären, möchte aber vermuthen, dass die kleinen und eigenthümlichen Kernformen, die er in Taf. 17 Fig. 18 dargestellt hat, vielleicht dahin gehören; bei den ziemlich kleinzelligen Geweben der Fische wird das Detail der Formen schwer festzustellen gewesen sein. Auch das ist hervorzuheben, dass Semper die jungen Spermatozoenköpfe als deutlich in Bläschen eingeschlossen erkannt hat (p. 262 unten, Fig. 18b). Er spricht diese Bläschen zwar als Zellmembranen an, vielleicht darf ich aber darin statt dessen die Kernmembranen erkennen und damit auch hierin unsere Befunde in Einklang bringen.

Im Uebrigen kann ich die vielen werthvollen Detailangaben, die in Bezug auf andere Thierformen über die Genese der Samenfadentheile vorliegen (Kölliker, v. la Valette, Ankermann, Schweigger-Seidel, v. Ebner, Merkel, v. Brunn, Neumann, Sertoli u. A.) hier ohne eigene Kenntniss der Objecte noch nicht in Vergleich ziehen; das geht auch ohnedem aus ihnen hervor, dass an eine durchgreifende Uebereinstimmung in allen Einzelheiten für die ganze Wirbelthierreihe nicht zu denken ist. Dennoch, so gross auch die morphologischen Abwei-

chungen sind, glaube ich die Möglichkeit festhalten zu können, dass ein Princip sich überall wiederfinden lassen wird: die Scheidung der Kernsubstanz in die zwei Substanzen, die ich hier Chromatin und Achromatin genannt habe, und die Verwendung der ersteren, um den essentiellen Theil des Samenfadenkopfes zu bilden.

Ich habe mich ganz fern gehalten vom Eingreifen in die Erörterung über die Spermatogenese, die besonders von v. la Valette, Merkel, v. Ebner, Neumann und Sertoli während des letzten Jahrzehnts geführt worden ist; denn ich wäre mit der Untersuchung einer einzelnen Thierform dazu nicht berechtigt. Für diese Form: Salamandra, oder ich darf wohl gleich ohne Scrupel sagen: für die Urodelen — muss ich mich den letzten Angaben v. la Valette's in der Hauptsache, um die es sich bei jener Controverse bisher gehandelt hat, durchaus anschliessen: dass sich hier, wie bei seinen Objecten, durch Kerntheilung bez. Zelltheilung Spermatocysten bilden, deren Inhaltzellen dann je einen Samenfaden liefern. Es ist hierbei nicht ausgeschlossen, dass auch eine einzelne Hodenepithelzelle, ohne sich zu theilen, frei werden und sich irgendwo im Innern des Canals zu einem Samenfaden umbilden könnte. Ich finde an meinem Object nichts, was an die langgestreckten Spermatoblastenzellen anderer Autoren und an anderes von ihnen Gesehene erinnerte; aber ihre Beschreibungen sind viel zu präzise, als dass ich zweifeln könnte, dass ihnen richtige Beobachtungen zu Grunde liegen. Die grossen Abweichungen in der Form, auf welche diese Beobachtungen hinweisen, lassen aber meines Erachtens noch immer die Möglichkeit zu, dass das Princip der Spermabildung für alle Thierformen das gleiche bleibt und sich überall im Wesentlichen auf das Gesetz zurückführen lässt, das v. la Valette am Schlusse seiner fünften Mittheilung formulirt hat.

Jedenfalls kann ich nach dem vorliegenden Material nicht annehmen, dass ein Spermatozoonkopf sich auf andere Weise zu bilden vermag, als aus einem vorhandenen, durch indirecte Theilung entstandenen Zellkern.

---

Ich bin endlich noch Rechenschaft schuldig für die Angabe (s. oben), dass die Theilungen der Hodenepithelien bei Salamandra, und wahrscheinlich wohl auch anderswo, schubweise eintreten. — Dieser Schluss gründet sich auf Folgendes:

Wo man bei einem Salamander an irgend einer Stelle eines Hodenlappens Theilungen gefunden hat, da finden sie sich auch in ziemlich ebensogrosser Zahl an anderen Stellen durch den ganzen Lappen vertheilt; und ebenso in anderen Lappen von gleicher Farbe beim selben Thier, auch auf der anderen Seite.

Wo man umgekehrt bei der ersten Probe keine Theilungen findet, da wird man fast immer bei demselben Thier auch weiter vergeblich danach suchen.

Nun finden sich aber Thiere mit Theilungen und Thiere ohne Theilungen stets nebeneinander während der ganzen Zeit von Juli bis Ende September<sup>1)</sup>. Ich habe immer sofort, wenn ich ein Thier mit Theilungen fand, noch einige andere untersucht, um zu sehen ob nunmehr vielleicht allgemein die Zellvermehrung im Gange sei; aber es fanden sich sowohl im Juli, als August, als auch gegen Ende September auch solche ohne Theilungen, und zwar ziemlich in gleicher Zahl wie die anderen.

Man kann aber nicht annehmen, dass die Thiere, bei denen man keine Theilungen gefunden hat, überhaupt an Samenfäden steril geblieben wären: denn es fand sich um Anfang October bei allen (7) Männchen, die ich um diese Zeit untersuchte, Spermatozoenbildung; und angesichts der Masse der dann gebildeten Spermatozoenköpfe, überhaupt der gewachsenen Grösse der Hodenlappen, ist nothwendig anzunehmen, dass überall bei diesen Thieren vorher eine starke Kern- bez. Zellvermehrung vor sich gegangen sein muss.

Nach dem Allen scheint die Annahme unmöglich, dass bei einem Thier, bei dem die Theilungen einmal begonnen haben, dieselben nun ohne Unterbrechung fortliefen, bis die Spermatozoenbildung beginnt; es müssen vielmehr Pausen in den Theilungen angenommen werden.

Doch sind diese Pausen in der genannten Zeit bei Salamandra nicht so lang, dass man nicht im Ganzen doch bei jedem

---

1) Nur während der Zeit vom 22. August bis 15. September habe ich mit der Untersuchung pausirt.

zweiten oder dritten Thier auf Theilungen träfe. Wenn es bei Anuren ebenso ist, so kann man fragen, warum die Untersucher beim Frosch nicht schon längst die wahren Zelltheilungen gefunden haben. Dafür ist nicht zu vergessen, dass bei der geringeren Grösse der Elemente die Kernfiguren hier nicht so leicht zu erkennen sind. Ich habe, wie oben erwähnt, solche bei *Rana temporaria* gefunden; ich glaube aber selbst, dass sie mir entgangen wären, wenn ich vorher nicht die Formen der indirecten Kerntheilung an grösseren, günstigeren Objecten kennen gelernt hätte<sup>1)</sup>.

---

Der nächste Theil dieser Beiträge wird über weitere Ergebnisse bezüglich der Structur von Zelle und Kern, ferner über die Entwicklungsgeschichte und den Bau des Ovarialeies berichten.

---

### Bemerkungen zur Technik.

Bei fortgesetzter Vergleichung habe ich immer wieder bestätigt gefunden, dass die von mir bisher gebrauchte Pikrin- und Chromsäure, mit nachfolgender Hämatoxylin- oder Anilinfärbung, für Wirbelthierzellen (auch Säugethiere) vor dem Alkohol u. a. Reagentien Vorzüge hat. Dass man auch mit ersteren Mitteln oft Schrumpfung und Verzerrungen (mit Pikrinsäure zuweilen auch andererseits Quellungen) der Kernfiguren und ruhenden Kerne bekommt, geht schon aus meiner Darstellung hervor; durch die andern Reagentien geschieht dies aber noch häufiger und stärker, namentlich der Alkohol hat Neigung, die Fäden in allen Phasen mit engerer Lagerung zusammenzuklumpen. — Essigsäure bewirkt oft das Gleiche und lässt die Kernfäden oft etwas aufquellen, wodurch namentlich die Doppelstrahlen unkenntlich werden können.

Doch habe ich zur Bequemlichkeit vielfach jetzt auch angewendet: 1) directe Färbung des frischen Objects mit Essigsäure-Bismarckbraun nach Mayzel (s. oben, Hodenzellen; jetzt auch von Peremeschko benutzt). Die

---

1) Ausserdem aber werden die Kernfiguren gerade durch die Reagentien, welche leider für die genannten Arbeiten meistens benutzt wurden — Chromkali, Osmium — zerstört oder undeutlich.

Präparate blassen bei Aufbewahrung in Glycerin leicht ab, sind aber Anfangs sehr brauchbar. 2) Präparate aus Alkohol, Färbung mit Alauncarmin nach Partsch<sup>1)</sup>, Darstellung nach Grenacher<sup>2)</sup>. 3) Färbung von Pikrin- oder Alkoholpräparaten mit Picrocarmin. Letzteres macht oft Quellungen, besonders wenn nicht ganz neutral.

Wo man Zeit ersparen will, und es nicht darauf ankommt, Kerntheilungen möglichst schön zu erhalten, sondern nur ihre Hauptformen festzustellen, können alle diese Methoden dienen. Die Anilin- und Hämatoxylinfärbungen erfordern, wie früher (Th. I) gesagt, ziemliche Sorgfalt, und die letzteren gerathen mir nur dann recht schön, wenn ich sehr langsam mit sehr dünnen Lösungen färbe und öfter probire, um Ueberfärbung zu vermeiden. Doch würde ich immer nur die letzteren Behandlungen wählen, wo es auf feineres Studium der Karyokinesis abgesehen ist.

Am Amphibienhoden habe ich bisher bei Härtung mit Chrom- und Pikrinsäure nur schlechte Erfolge gehabt; beide härten ihn nicht genug, machen sehr störende Gerinnungen in der Zwischenflüssigkeit, und öfter wie anderswo Schrumpfungen der Kernfiguren. Mit Chrom- oder Pikrinbehandlung des frischen Hodenpräparats auf dem Objectträger nebst Färbung bekommt man jedoch gute Erfolge (s. Fig. 42 bis 47 Taf. 3), man muss sich nur vor Ueberfärbung hüten.

Bei Pflanzenzellen gerathen alle gebräuchlichen Kernfärbungen besonders leicht und intensiv, die mit Hämatoxylin (nach Chrom-, Pikrin- oder Alkoholbehandlung) meistens so dunkel, dass sie für feinere Studien schlecht brauchbar sind. (Weiteres s. oben bei: Pflanzenzellen, Abschn. 1.)

---

In einer während des Druckes d. Beitr. erschienenen Abhandlung<sup>3)</sup> spricht A. Brandt in einer persönlichen Bemerkung sein Bedauern darüber aus, dass ich im I. Theil zwar zwei seiner Arbeiten citirt habe, einer Analyse derselben aber ausgewichen sei.

Ich habe die Arbeiten Brandt's, gleich vielen anderen, welche das Ei und die Eitheilung betreffen, dort lediglich deshalb<sup>4)</sup> nicht analysirt, weil jener Theil meiner Schrift sich zunächst mit Zelltheilungen in Geweben beschäftigen wollte. Es war naturgemäss, die Besprechung jener Literatur auf den folgenden Theil meines Arbeitsplanes zu verschieben, der selbst specieller mit der Eizelle zu thun haben wird. Dies war mit Bezug auf die Arbeiten

---

1) Dies Archiv, Bd. 14, 1877, p. 180.

2) Ebenda Bd. 16, 1879. Für Curszwecke finde ich die Methode besonders bequem und empfehlenswerth.

3) A. Brandt, Commentare zur Keimbläschentheorie des Eies. II. Dies. Arch. Bd. XVII, Heft 4. 1880, p. 571.

4) Th. I, p. 398 Anmerkung, p. 400.

Brandt's um so mehr motivirt, als ich dieselben nicht besprechen kann, ohne ihnen in Manchem ausführlicher entgegenzutreten; ich erinnere nur daran, dass Brandt den Kern des Eies als eine amöboide „primäre Zelle“ betrachtet, die Gerüste in Zellkernen als „Verzweigungen des Kernkörperchens“ ansieht, die Theilungsmetamorphose des Kerns auf „amöboide“ Bewegungen <sup>1)</sup> zurückführt. Wer meine Ergebnisse über den Kern im Th. I p. 356, 357 ff., und hier im Abschnitt 2 berücksichtigen will, wird daraus schon ersehen, dass ich die betreffenden Anschauungen Brandt's nicht theilen kann, und seinen Ausspruch: „dass meine Wahrnehmungen so zu sagen eine Brücke zu seiner Amöboidtheorie bildeten“ ablehnen muss. Die nähere Motivirung dafür habe ich aber erst an dem Ort zu geben, wohin sie dem Gegenstand nach gehört.

---

### Citirte Literatur

auf deren Nummern im Text verwiesen ist.

---

#### A. Ueber Zelltheilung.

(Nach der Reihenfolge der Publication. Frühere Lit. siehe unter Nr. 4.)

1. Beneden, E. van, La maturation de l'oeuf cc. des mammifères. Bull. de l'acad. roy. de Belg. 2. Sér. t. 40, 1875.
2. C. J. Eberth, Ueber Kern- und Zelltheilung. Virchow's Archiv, 1876. S. 523.
3. W. Schleicher, Die Knorpel-Zelltheilung. Dies. Archiv. Bd. 16, p. 248, Dec. 1878.
4. W. Flemming, Th. I dieser Beiträge, dies. Arch. Bd. 16, p. 302. Dec. 1878.
5. Peremeschko, Ueber die Theilung der thierischen Zellen. Dies. Arch. Bd. 16, 1879.
6. Fol, Herman, Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie chez divers animaux. Genève 1879.
7. E. Klein, Observations on the Structure of Cells and Nuclei, II. Quart. Journ. of micr. Science. Vol. 19. N. S., 1879.
8. E. Strasburger, Neue Beobachtungen über Zellbildung und Zelltheilung. Botan. Zeitung Nr. 17 und 18, 25. April 1879.
9. E. Klein, Ein Beitrag zur Kenntniss der Structur des Zellkerns und der Lebenserscheinungen der Drüsenzellen. Centralbl. f. d. med. Wiss. Nr. 17, 26. April 1879.

---

1) Vergl. hier p. 155 unten ff.



10. W. Flemming, Zur Kenntniss der Gerüste im Zellkern und ihrer Veränderung durch chromsaure Salze. *Centralbl. f. d. med. Wiss.*, Nr. 23, 18. Mai 1879.

11. W. Schleicher, Nouvelles communications sur la cellule cartilagineuse vivante. *Bull. de l'acad. roy. de Belg.* 2. Sér. T. 47. Nr. 6, Juin 1879.

12. E. Klein, On the glandular epithelium and division of nuclei in the skin of the newt. *Quart. Journ. of micr. science*, July 1879.

13. W. Flemming, Ueber das Verhalten des Kerns bei der Zelltheilung, und über die Bedeutung mehrkerniger Zellen. *Virchow's Arch.*, Bd. 77, März 1879.

14. E. Strasburger, Ueber ein zu Demonstrationen geeignetes Zelltheilungsobject. *Sitz.-Ber. der Jenaischen Ges. f. Med. u. Nat.*, 18. Juli 1879.

15. Schmitz, Sep.-Abdr. a. d. *Sitz.-Ber. der niederrheinischen Ges. f. Natur- und Heilk.* in Bonn, 4. Aug. 1879: Mehrkernige Zellen und Zelltheilung bei Thallophyten. Eine frühere Mittheil. desselben Autors schon vom 5. Mai 1879, ebenda.

16. Peremeschko, Ueber die Theilung der rothen Blutkörperchen bei Amphibien. *Centralbl. f. d. med. Wiss.*, Nr. 38, August 1879.

17. M. Treub, Sur la pluralité des noyaux dans certaines cellules végétales. *Comptes rendus*, 1. Sept. 1879.

18. Peremeschko, Fortsetzung von Nr. 5, *dies. Arch.*, Bd. 17, 1879.

Nachtrag: J. Arnold, Beobachtungen über Kerntheilungen in den Zellen der Geschwülste. *Virchow's Archiv*, Bd. 78. (Erschien nach Abschluss dieser Arbeit, wird, als in vielen Punkten wichtig, im nächsten Theil näher besprochen werden.)

## B. Ueber Entwicklung der Samenfäden.

19. Kölliker, Beiträge zur Kenntniss der Geschlechtsverhältnisse und der Samenflüssigkeit wirbelloser Thiere, nebst einem Versuch über das Wesen und die Bedeutung der sogenannten Samenthiere. Berlin 1841.

20. Duvernoy, Fragments sur les organes génito-urinaires etc., 3. fragment. *Mém. prés. par divers savants à l'Académie des sciences*. 1851.

21. Leydig, Untersuchungen über Fische und Reptilien.

22. v. la Valette St. George, Ueber die Genese der Samenkörper. Fortlaufende Arbeiten in diesem Archiv: 1. Mittheilung Bd. 1, p. 403 ff.; 2. Mittheilung Bd. 3, p. 263; 4. Mittheilung Bd. 12, p. 797; 5. Mittheilung Bd. 15, p. 261.

23. Schweigger-Seidel, Ueber die Samenkörperchen und ihre Entwicklung. *Dies. Arch.* Bd. 1, p. 309.

24. Th. Eimer, Untersuchungen über den Bau und die Bewegung der Samenfäden. *Phys.-med. Gesellsch. in Würzburg*, N. F., Bd. 6.

25. C. Semper, das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für das der übrigen Wirbelthiere. Arb. a. d. zool.-zoot. Institut in Würzburg, 1875.

26. Spengel, Das Urogenitalsystem der Amphibien. Arbeiten a. d. zoolog.-zootom. Inst. in Würzburg. III.

27. E. Neumann, Untersuchungen über die Entwicklung der Spermatozoiden. Dies. Archiv, Bd. 11, p. 292.

28. Grobben, Beiträge zur Kenntniss der männlichen Geschlechtsorgane der Decapoden. Wien, Hölder, 1878.

Nachtrag: Heneage Gibbes, Structure of the vertebrate spermatozoon, Quart. Journ. micr. science Nr. 76, 1879.

Weismann, Beiträge zur Natur-Geschichte der Daphnoiden. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1879. (Enthält Manches hier in Betracht kommende; konnte, wie andere Literatur über Wirbellose, hier noch nicht analysirt werden.)

---

### Erklärung der Abbildungen auf Tafel VII, VIII, IX (1, 2, 3).

---

Für alle Zeichnungen gilt Folgendes:

1. Sie sind mit Hartnack Syst. 7, 8, 9 à imm., Zeiss 1 und 2 à imm., gezeichnet und zur Verdeutlichung meistens etwas vergrößert dargestellt.

2. Ueberall soll durch die hellere oder dunklere Schattirung an den Fäden der Kernfiguren ausgedrückt sein, dass die verschieden schattirten Strecken in verschiedenen Ebenen liegen (meistens: die bei tieferer Einstellung gesehenen Theile heller gehalten).

3. Wo im Verlauf oder an den Enden von Fäden gleich grosse dunkle oder helle Punkte oder Kreise dargestellt sind (beispielsweise: Taf. I Fig. 1b, Fig. 2, 11, 12), da bezeichnen dieselben nicht Körner oder Kernkörperchen, sondern optische Quer- oder Schrägschnitte von Fäden.

4. Die dunkle Schattirung der Kernfadenfiguren entspricht überall der Tinction; in Fig. 35 Taf. 3 (nach dem lebenden Präparat) sind, um Fehler bei der Lithographie auszuschliessen, die Fäden ebenfalls dunkler gegeben als sie in den blassen lebenden Kernfiguren aussehen.

5. Wo in den Figuren der eine Schenkel oder Theil einer Fadenschleife kürzer und dunkler gezeichnet, ist die Kürze nicht reell zu nehmen, es soll dadurch nur ausgedrückt sein, dass der betreffende Theil in optischer Verkürzung gesehen ist.

6. Das Zellplasma ist überall nur schematisch gehalten.

---

Tafel VII (1).

(Bitte die Holzschnitte im Abschnitt 2 zu vergleichen.)

(Alle Abbildungen von Salamandra).

Fig. 1. a: Ruhender Epithelzellenkern, aus einer Gegend, wo zahlreiche Theilungen vorlagen. Von den Bälkchen des Gerüsts sind nur diejenigen gezeichnet, die bei nahezu der gleichen Einstellung zu sehen waren.

b: Ein Anfangsstadium der Theilung, mit drei noch erhaltenen Nucleolenresten. Zwischensubstanz des Kerns schon nicht mehr tingirbar. Auch hier nur etwa die Hälfte der sichtbaren Fadenwindungen gezeichnet. — Alle anscheinenden Körner sind optische Querschnitte ausser den drei Nucleolen.

Fig. 2. Ein Kern, der durch den Schnitt zerbrochen ist; man sieht unten in der Figur nur die untere Wand der Kernfigur, oben, an der Spitze, ist sie ganz geblieben. Man kann so im unteren Theil der Figur jeden einzelnen Faden sehr klar verfolgen. Vergrössert dargestellt.

Das Stadium ist um Weniges weiter, wie das der vorigen Figur in b. Zeigt deutlich (auch mit Seibert XI à imm. controlirt), dass kein einziges Korn, sondern nur gewundene Fäden da sind. Da diese vielfach abgebrochen, glaubt man freie Enden zu sehen, solche sind aber sicher nicht vorhanden gewesen, denn im oberen, noch ganz erhaltenen Theil der Figur ist keine einzige Unterbrechung; die Stellen, an welchen hier Fäden als aufgehörend gezeichnet wurden, sind solche, an denen dieselben senkrecht in die Tiefe biegen, wo sich jeder weiter verfolgen lässt. Dies konnte der Deutlichkeit zu Liebe nicht mitgezeichnet werden.

Fig. 3 und 4. Kernfiguren in ähnlichen Knäuelstadien, Fig. 4 etwas weiter, schon mit deutlichen Unterbrechungen, mit noch sichtbarer Kernmembran.

Fig. 5. Ein Knäuel schon durchweg in Schleifen segmentirt, in Auflösung.

Fig. 6 und 7. Ebenso, dabei (als nicht regelmässige Erscheinung) Sondernung der Fäden in zwei etwa gleiche Gruppen, die aber nicht direct zur Theilung führt; es würde vielmehr Stern und Aequatorialplatte folgen (s. folgende Figuren).

Fig. 8. Sternform, in der einige (3) Schleifen zeitweilig abgerückt sind.

Fig. 9. Locker angeordnete Sternform, zugleich Längsspaltung der Fäden. Die bei höherer Einstellung sichtbaren Fädentheile sind dunkler dargestellt. (Ist in der Lithographie nicht gehörig ausgedrückt.)

Fig. 10, 11. Auf die Sternform folgend, Aequatorialplatten.

Fig. 12. Ebenso, etwas stärker vergrössert dargestellt: an den Polen sieht man achromatische Fäden, doch sehr bloss, hervorragend — am

unteren Pol nur eben erkennbar. — Die dunklen Kreise entsprechen überall optischen Quer- und Schiefschnitten von Fäden; Körner sind nicht vorhanden, wie überhaupt in keiner der Figuren der Tafel.

- Fig. 13 und 14. Aequatorialplatten mit einzelnen etwas abgerückten Schleifen.  
 Fig. 15. Schematische Figur, den Bau der auf die vorige folgenden Form (Kerntonne) erläuternd.  
 Fig. 16. Eine dreikernige Epithelzelle mit eben erfolgter Kerntheilung (drei Paar Tochtersterne).

#### Tafel VIII (2).

Fig. 17—26: Theilungen von Pflanzenkernen, 17—19 von *Nothoscorodon fragrans*, die übrigen von *Allium odorum*.

(Alle nach Tinctionspräparaten, die Kernfiguren sind überall in der Intensität gefärbt zu denken, wie in Fig. 25—26. Alkohol-Alauncarmin.)

- Fig. 17. Ruhender Kern aus dem Endosperm.  
 Fig. 18. Mutterknäuel ebendaher, Nucleolen hier noch vorhanden.  
 Fig. 19. Früheres Anfangsstadium; erscheint körnig, bei gutem Licht sind jedoch Fäden zu sehen und lassen sich die sämtlichen scheinbaren Körner als optische Schnitte von Fäden annehmen (vergl. Fig. 1 b und 2 Taf. 1, Fig. 2 c Taf. 17 Th. I).  
 Fig. 20. Ein etwas weiter vorwärts liegendes Stadium; hier ist die Deutung der anscheinenden Körner als optische Schnitte ganz einleuchtend.  
 Fig. 21. Sternform von *Allium* (wie die folgenden aus der Peripherie des Fruchtknotens). Ein Theil der Fäden mit deutlicher Spaltung; diese ist nur bei denjenigen gezeichnet, wo sie ganz unzweifelhaft zu sehen war.  
 Fig. 22. Flache Sternform ebendaher, an den Enden tritt die achromatische Fadenspinde hervor. (Die dunkel gehaltenen Fadenenden sind die in optischer Verkürzung, also von oben gesehenen; die Fäden liegen etwas gebogen.)  
 Fig. 23. Aequatorialplatte von *Allium* (vergl. vor. Tafel und den Text unter: Pflanzenzellen, Abschn. 1). Das Element links oben ist wahrscheinlich eine abgerückte Fadenschleife (vergl. Fig. 43—45, Fig. 13); es ist klar erkennbar, dass nur Fäden und nicht Körner vorliegen, im Uebrigen sind die Verhältnisse so dargestellt, wie sie zu sein scheinen, denn die Kernfigur ist um ein Drittel kleiner wie diejenigen in Fig. 10—14 Taf. 1, wo gerade noch das Gezeichnete klar erkennbar ist.  
 Fig. 24. Tochtersterne von *Allium*. Liegen schief übereinander, bei verschiedener Einstellung sichtbar.  
 Fig. 25. *Allium*, kurz nach der Trennung der Kernfigur. Achromatische Fadenspinde sowohl in der Mitte, als an den Polen sichtbar.

- Fig. 26. Ebenso, etwas späteres Stadium: die Tochtersterne von flacher und gehöhelter Form, man sieht in die Höhlung der unteren hinein. Bestehen ganz aus distincten, unverschmolzenen Fäden.
- Fig. 27, 28, 29 vom Mundepithel der Krötenlarve, Chrom-Saffranin. 27 Mutterknäuel, Seibert imm. XI; 28 Tochterknäuel, Hartnack 9 imm. 3; 29 Tochterknäuel, in denen die Fäden durch Reagentienwirkung conglutinirt sind, so dass sie wie homogene Ballen erscheinen.
- Fig. 30 a b c. Theilungen von Bindsbstanzzellen im Omentum des saugenden Kätzchens, worin massenhafte Theilungen; a aus einer Fettanlage; Essigsäure-Alkohol-Hämatoxylin; d. Bindsbstanzzelle in Theilung (Tochtersterne) aus dem Amnion des Kaninchens; dies enthielt hier und im Epithel zahlreiche Theilungen in den verschiedensten Phasen.
- Fig. 31—34. Skizzen von Eizellen theilungen zum Vergleich (nach Präparaten von H. Fol, von *Toxopneustes lividus*, Osmium Carmin). 34 würde der Aequatorialplatte entsprechen (Fig. 10—14 vor. Taf.), 31 der Trennung bezw. weiter: Sternform der Tochterkerne, 32 und 33 der Knäuelform der Tochterkerne (vergl. Fig. 15 b, 28).

Folgende Figuren: Nachträge zu Taf. I, von Salamandra, Epithel.

- Fig. 15 a: Aequatorialplatte mit theilweise geschlängelten und unregelmässig gelagerten Fäden.
- Fig. 15 b: Zelltheilung, wie immer während der Knäuelphase der Tochterkerne (vgl. Fig. 28, 32); man sieht hier am Einschnürungshals eine sehr zarte helle Marke, darin äusserst feine Elemente gleichmässig vertheilt (entsprechend den Zellplattenelementen Strasburger's?).
- Fig. 15 c: Tochtersterne kurz nach der Trennung, das Paar etwas schief gesehen: deutliche polar-centrale Umbiegungen.
- Fig. 15 d: Ebenso, etwas später; ebenfalls schrägliegend. Vom Pol gesehen, würde der obere Kern als Ring mit freier Mitte erscheinen, doch an der einen Seite (oben) nur schwach geschlossen durch eine einzelne Fadenschleife; der Ring des unteren Kerns nicht geschlossen, würde bei Polansicht Hufeisenform haben. Dies wird oft gefunden.
- Beide Figuren zeigen, dass die Existenz von isolirten Fadenschleifen aus der Aequatorialplatte bis in diese Sternform fort-dauert (Vrgl. die Holzschnite im Abschn. 2).

#### Tafel IX (3).

Aus den männlichen Keimdrüsen von Salamandra,  
Juli, August, September.

- Fig. 35 a g: Lebend verfolgte Theilung einer Hodenepithelzelle (aus Spermatozyste) frisches Präparat ohne Zusatz. Die Fäden der Deutlichkeit

halber dunkler dargestellt, als sie lebend erscheinen. Von a bis g verlief nahezu eine Stunde.

Die isolirt abgerückten Fadenschleifen in a am oberen Pol sah man sehr langsam abgerückt und wieder herangezogen werden; dann die in b am unteren Pol ebenso abrücken, waren in c wieder vollständig einrangirt. d verlängerte sich etwas und führte dann rasch zur Trennung über (e). Nach g starb die Zelle ab, nachdem eben die Einschnürungsmarke (links) erschienen war.

- Fig. 36, wie alle folgenden: Zellen aus Spermatozysten. 36: Mutterknäuel.  
 Fig. 37. Zelle nicht in Theilung, das charakteristische dichte, grobbalkige Kerngerüst der Hodenzellen. 38, 39 Mutterknäuel. 40 Mutterstern (die Winkel der Schleifen sind schematisch dunkel dargestellt. Vergl. Fig. 9 Taf. I). 41 und 42 Aequatorialplatten (hier mit der Kerntonne zusammenfallend), 41 schräg von oben, und mit leicht geschlängelten Fäden, 42 von der Seite. Wie meistens, die tieferliegenden Fäden blasser dargestellt. 44—45 solche Kerntonnen in beginnender Trennung, einzelne Fäden bezw. Schleifenschenkel sind unregelmässig abgerückt (nach den Polen) oder ausgeklappt. Man sieht die achromatischen Fäden. 46, 47 Tochtersternform und -Knäuelform, die achromatischen Fäden erscheinen körnig (vielleicht nur Reagentienwirkung).

(Fig. 37—41. Essigsäure-Bismarckbraun nach Mayzel, Fig. 36 und 42—47 Chromsäure-Hämatoxylin).

- Fig. 48. Aus einem Schnitt durch einen Juli-Hoden, schwache Vergrößerung, Alkohol-Alauncarmin. 4 Spermatozystendurchschnitte, Inhaltzellen je in gleichen, gegeneinander in verschiedenen Theilungsstadien: die Formen der Kerne sind an den nebengezeichneten Zellen vergrössert dargestellt (a: vergl. Fig. 42, b: etwa Fig. 36, c schon fertige Theilungen, d: Fig. 37). Das gleiche Verhalten überall im Hoden vertheilt.

Fig. 49—52: Vielkernige Zellen und deren Theilung. Essigsäure-Bismarckbraun.

Fig. 49. Vierkernige Zelle ebendaher, Kerne ruhend.

Fig. 49a. Zelle mit einem ruhenden Kern und zwei Tonnen.

Fig. 50 mit 6 Kerntonnen, 51: mit 6 Paar Tochterknäueln, 52: nebeneinander in der Zelle zwei Kerntonnen (eine schräg liegend) und 1 Paar Tochtersterne, der letztere Kern war also früher in Theilung getreten als die beiden anderen.

Fig. 53. Schmalere Kerntonne, in der an einzelnen Fäden die äquatorialen Anschwellungen oder Aufquellungen aufgetreten sind (vergl. Abschn. 3);

links eine solche im Profil, in der Mitte von vorn, bei a: die letztere Anschwellung stärker vergrößert dargestellt. (Vielleicht nur Reagentienwirkung.) Essigsäure-Bismarckbraun.

Zugleich Unregelmässigkeit der Kernfigur. Oben ein Schleifen-schenkel herausgeklappt, unten eine Schleife abgerückt, beide sehr in Verkürzung gesehen (vergl. z. B. Fig. 35 d, rechts unten).

(Aus Versehen ist diese Figur und die folgende mit 53 bezeichnet).

Fig. 53—58: Spermatogenese. (Salamandra, September—October.)

Fig. 53. Bildung von Samenfädenköpfen in Kernen, nicht Zellen; das Protoplasma der Zellen ist nicht mitgezeichnet, jede Figur gleich einem Kern. Frisch ohne Zusatz.

Fig. 54. Fertiger Samenfaden, Vordertheil: k. Kopf, m. Mittelstück, f. Schwanz mit Flossensaum. Sofort nach Zusatz sehr verdünnter Essigsäure beobachtet, das Mittelstück ist dadurch etwas gequollen.

Vergl. Fig. 56 h: fertiger Samenfaden mit Alauncarminfärbung. Mittelstück (m) und Schwanz ungefärbt.

Fig. 55 a b c d aufeinanderfolgende spätere Bildungsstadien von Samenfäden, frisch s. Text. k: fragliches Knötchen hinter dem Mittelstück; letzteres ist frisch nicht zu erkennen. d: anfängliche Lage von Schwanz und Kopf zu einander.

Fig. 56 (Alkohol-Alauncarmin) und 57 (Essigsäure-Bismarckbraun) zeigen die Uebergangsstadien der Bildung der Köpfe in den Kernen, aus dem Chromatin derselben. Vergl. Fig. 53 (frisch, schwächer vergr.), s. Text Abschn. 3. km. in Fig. 56 und 57: Kernmembran. Die Mittelstücke der jungen Fäden in d, e, f Fig. 57 durch die Essigsäure aufgequollen.

Fig. 58. Skizze aus dem Schnitt von einem Octoberhoden, Alcohol-Alauncarmin; schwache Vergr. — 7 Spermatocysten in einem Canaldurchschnitt, mit Inhalt in verschiedenen Bildungsstadien.

Kiel, December 1879.

**Ueber J. J. Woodward's neueste Mikrophotographien  
von Amphipleura pellucida und Pleurosigma  
angulatum.**

Von

**C. Janisch,**

Director der Wilhelmshütte bei Bornum-Seesen.

---

Hierzu Tafel X, XI, XII.

---

I.

Unter den zur Prüfung starker mikroskopischer Objective gebräuchlichen Prüfungs-Objecten gilt zur Zeit Amphipleura pellucida, zumal in Balsam liegend, wohl als das schwierigste. Um nun an diesem Objecte die Leistung verschiedener Objective festzustellen, hat J. J. Woodward in Washington mit den vorzüglichsten ihm zur Verfügung stehenden Objectivsystemen aus best renommirten amerikanischen, englischen und deutschen Werkstätten eine Anzahl mikroskopischer Aufnahmen ein und derselben Frustel von Amphipleura pellucida hergestellt und über die gewonnenen Resultate unter Einsendung einer Serie dieser Photogramme im Journal of the Royal Microscopical Society, 1879, S. 663 ff. ausführlich berichtet.

Da die erzielten Resultate für jeden Mikroskopiker von grossem Interesse sind, so wandte ich mich an Herrn Woodward mit der Bitte, mir eine Serie dieser Photogramme zur Publication geneigtest zu überlassen, welchem Gesuche Herr Woodward in freundlichster Weise entsprach, wofür ich demselben hiermit auch öffentlich meinen verbindlichsten Dank sage.

Eine Reproduction der erhaltenen 17 Copien in der Originalgrösse wäre aber der Kosten wegen nicht ausführbar gewesen, weshalb ich die einzelnen Bilder in ihren Contouren ausgeschnitten und auf drei Tafeln zusammengestellt habe. Hiernach sind



die beigegebenen drei Tafeln bei Max Gemoser in München nach wiederholter photographischer Aufnahme und hierbei um ein Drittheil verkleinert in photographischem Pressendruck hergestellt. Wie alle photographischen Reproduktionen, so geben auch diese drei Tafeln die ganze Schönheit der Woodward'schen Original-Photogramme nicht vollständig wieder; aber der Druck ist als ein so gelungener anzusprechen, dass durch denselben die Verschiedenheit in der Leistung der einzelnen Objective im gleichen Maasse wiedergegeben ist, wie in den Originalen.

Die Woodward'schen Original-Photogramme sind bei sehr bedeutender, 2700- bis 3400facher Vergrößerung angefertigt. Bekanntlich kann man aber zur Steigerung der Vergrößerung beim Photographiren das gewöhnliche Ocular mit gutem Erfolge nicht zu Hülfe nehmen; ebenso ist eine Verlängerung der Camera in dem Maasse, dass das Objectivsystem allein eine so starke Vergrößerung ergeben würde, gleichfalls nicht ausführbar, da bei starken Objectivsystemen nur für einen ganz bestimmten Bildabstand — entweder also für den kurzen continentalen Tubus von 8 Zoll Länge, oder für den 10zölligen englischen Tubus — die sphärische Aberration der Linsen mit grösster Sorgfalt corrigirt ist. Bei den gewöhnlichen (Wasser-)Immersionssystemen, bei denen die einzelnen Linsen, um den Einfluss verschieden dicker Deckgläser zu corrigiren, mittelst eines feinen Schraubengewindes einander genähert oder von einander entfernt werden können, kann diese Correctionsschraube auch benutzt werden, um bei grösserem Bildabstande, wenigstens innerhalb mässiger Grenzen, die auftretende Krümmung des Gesichtsfeldes zu beseitigen. Die von Carl Zeiss in Jena in neuester Zeit hergestellten Objectiv-Systeme für homogene Immersion (Oel-Immersion) besitzen aber eine solche Correctionsschraube nicht, und da grade diese so vorzüglichen Systeme für den Bildabstand, für welchen sie adjustirt sind, so äusserst empfindlich sind, dass schon eine Verschiebung des Bildabstandes von wenigen Centimetern eine Veränderung des Correctionszustandes sichtbar werden lässt, so würden die neuen Zeiss'schen Systeme nur zu photographischen Aufnahmen von verhältnissmässig schwacher Vergrößerung zu verwenden gewesen sein, wenn nicht Woodward eine Einrichtung ersonnen hätte, die es gestattet, den Bildabstand in jede gewünschte Entfernung zu verschieben, die Vergrößerung des Objectivsystems hierdurch also be-

liebig zu steigern; durch die Veröffentlichung dieses Verfahrens hat sich Woodward den Dank aller Microphotographen erworben.

Schon früher wurde beim Sonnen- oder Gasmikroskope eine Concavlinse angewandt, um die Vergrößerung des Objectivsystems zu steigern und das auf dem Schirme entworfene Bild möglichst plan zu machen. Woodward hat sich nun eine solche achromatische Concav - Linse, Amplifier, von Tolles in Boston schon vor 10 Jahren machen lassen, welche bei einem Durchmesser von 0,7 Zoll und einer Brennweite von 6,5 Zoll so geschliffen ist, dass sie an Stelle des Oculars eingesetzt, die aus dem Objectiv austretenden Strahlenkegel in gleicher Richtung, wie beim Beobachten mit dem Ocular, fortlaufen lässt. Diesen Amplifier verwendet Woodward beim Photographiren in nachstehender Weise.

Nachdem ein beliebiges Object mit irgend einem schwachen Objective ganz genau eingestellt worden ist, wird das Ocular entfernt und an dessen Stelle die Concavlinse gebracht, die in eine längere Hülse gefasst ist, die sich sanft im Tubus verschieben lässt und die eine feine Eintheilung, z. B. in Millimeter, trägt. Das Mikroskop wird nun, ohne die genaue Einstellung zu verändern, in die photographische Camera gebracht und die Concavlinse durch Versuche so lang vor- oder zurückgeschoben, bis auf der Visirscheibe das Object in grösster Schärfe erscheint, wo alsdann die Ebenheit des Gesichtsfeldes die gleiche sein wird, wie beim Beobachten durch das Ocular. Die so ermittelte Stellung der Schiebhülse im Tubus wird an der Scala abgelesen und notirt, und diese Stellung der Hülse ist für jedes andere Objectiv, also auch für die Oel-Immersionssysteme, für den gewählten Bildabstand stets die gleiche. Für geringere oder grössere Bildabstände muss aber die Stellung der Concavlinse durch neue Versuche ermittelt werden. Zeiss giebt seinen Systemen für homogene Immersion zu photographischen Aufnahmen eine ähnliche Concavlinse auf Wunsch bei, die das vom Objectiv erzeugte Bild zwei- bis dreimal vergrössert.

Um beim Beobachten mit diffusem Tageslichte oder bei Lampenlicht so feine Details, wie die Querstreifen von *Amphipleura pellucida*, sichtbar zu machen, muss bekanntlich die allerschiefste Beleuchtung angewendet werden, die meist nicht durch den Spiegel allein, sondern nur mittelst des Abbe'schen (oder eines ähnlich construirten) Beleuchtungsapparates zu erzielen

ist. Wird dagegen directes Sonnenlicht wie beim Photographiren, zur Beleuchtung angewendet, so reicht, wie Woodward durch seine Versuche festgestellt hat, eine weit weniger schiefe Beleuchtung zur Sichtbarmachung dieser Details aus. Woodward gebraucht deshalb zur Beleuchtung beim Photographiren einen 3zölligen Illuminator von  $12^\circ$  Oeffnungswinkel, welcher in einem Winkel von nur  $45^\circ$  gegen die Achse des Mikroskops geneigt, monochromatisches Sonnenlicht auf das Object wirft. Mit diesem Illuminator sind die Aufnahmen der in den Figuren 1 bis 11 auf Tafel X und XI dargestellten Bilder gemacht. Um dann zu beweisen, dass bei monochromatischem Sonnenlichte eine Zunahme der Schrägheit der Beleuchtungs-Büschel keine Verbesserung der Leistung des Objectivs erzeugt, sind die Photogramme Fig. 12 und Fig. 13 auf Taf. XI beigelegt, welche dieselbe Frustel darstellen, wie sie mittelst eines Immersions-Illuminator bei schrägstem Lichteinfall, ohne das Bild zu verzerren, gesehen wird.

Auch diese Ermittlung Woodward's, dass eine Schiefe der Beleuchtung von nur  $45^\circ$  gegen die Mikroskop-Achse geneigt zur photographischen Darstellung der Querstreifen von *Amphipleura pellucida* oder ähnlich feiner Structuren bereits ausreichend ist, ist für die Mikrophotographie von grossem Werthe, weil jedes Objectiv bei so mässiger Schiefe zweifellos bessere Bilder giebt, als bei allerschrägstem Lichteinfall. Diese Ermittlung wird theoretisch dadurch erklärt, dass — da bei *Amphipleura pellucida* die Streifen-Distanz  $0,23 \mu$  beträgt und das photographisch wirksamste Licht eine Wellenlänge von  $0,40$  bis  $0,42 \mu$  umfasst — bei jedem Systeme von  $1,00$  numerischer Oeffnung und darüber hinaus bereits das erste Beugungsbüschel schon voll in die Oeffnung eintritt, sobald der einfallende Strahlenkegel pp.  $45^\circ$  in Balsam gegen die Achse geneigt ist. Da nun ein zweites Beugungsbüschel doch auf alle Fälle unerreichbar ist, so giebt eine grössere Schiefe keinen Vortheil mehr, sondern nur Nachtheil — stärkere Lichtverluste und grössere Empfindlichkeit des Objectives gegen alle kleinen Abweichungen. — Beim Sehen aber, wo Licht von grösserer Wellenlänge wirken muss, oder auch wenn noch feinere Streifungen, unter  $0,20 \mu$  Abstand, photographirt werden sollten, müsste eine schrägere Beleuchtung angewendet werden, damit auch nur das erste Beugungsbüschel in die Oeffnung des Objectivs einfallen, und durch Zusammenwirken dieses Beugungsbüschels mit

dem direct einfallenden Lichtbüschel das Bild der Structur entstehen kann <sup>1)</sup>).

Die auf Taf. X und XI in den Figuren 1 bis 13 dargestellte Frustel von *Amphipleura pellucida* ist nach Woodward's Messungen 0,0037 Zoll Engl. lang und hat 102 Querlinien in  $\frac{1}{1000}$  Zoll. Diese Frustel liegt auf einem Präparate, das aus einer Aufsammlung in den botanischen Gärten von Hull im Jahre 1859 ursprünglich trocken liegend dem Herrn W. A. Sellivant in Columbus, Ohio, zugesandt und von diesem Woodward zugestellt wurde. Behufs Anstellung der photographischen Aufnahme hat Woodward dies Präparat in Balsam eingelegt, wodurch bekanntlich die Sichtbarmachung der Querlinien noch erschwert wird.

Ueber seine Aufnahmen und die hierbei erzielten Resultate bemerkt Woodward:

- A. Photogramme von *Amphipleura pellucida*, beleuchtet durch monochromatisches Sonnenlicht; Condensor ein 3zölliges Objectiv von  $12^\circ$  Winkelöffnung, in einem Winkel von  $45^\circ$  zur Achse des Mikroskops geneigt:
- Fig. 1. Zeiss Oel-Immersionssystem  $\frac{1}{12}''$ ; Oeffnungswinkel  $114^\circ$ ; (Original-Vergröss. 2830) 1886mal vergrössert.
- Fig. 2. Dasselbe Objectiv (Orig.-Vergr. 2760) 1840mal.
- Fig. 3. Zeiss Oel-Imm.-System  $\frac{1}{8}''$ ; Oeffnungswinkel  $115^\circ$ . — (Orig.-Vergr. 2700) 1800mal.
- Fig. 4. Tolles Oel-Immersionssystem  $\frac{1}{10}''$ ; Oeffnungswinkel  $122^\circ$ ; (Orig.-Vergr. 2700) 1800mal.
- Fig. 5. Spencer Glycerin-Immersionssystem  $\frac{1}{10}''$ ; Oeffnungswinkel  $105^\circ$ ; (Orig.-Vergr. 2830) 1886mal.
- Fig. 6. Spencer Glycerin-Immersionssystem  $\frac{1}{6}''$ ; Oeffnungswinkel  $106^\circ$ ; (Orig.-Vergr. 1900), 1266mal.
- Fig. 7. Das Negativ von Fig. 6 auf 1840fache Vergrößerung gebracht; (Orig.-Vergr. 2760).
- Fig. 8. Tolles Wasser-Immersionssystem  $\frac{1}{18}''$ ; Oeffnungswinkel  $91^\circ$ ; (Orig.-Vergr. 2760), 1840mal.
- Fig. 9. Powell and Lealand Wasser-Imm.-System  $\frac{1}{8}''$ ; Oeffnungswinkel  $105^\circ$ ; (Orig.-Vergr. 2700), 1800mal.
- Fig. 10. Powell and Lealand Wasser-Imm.-System  $\frac{1}{16}''$ ; Oeffnungswinkel  $103^\circ$ ; (Orig.-Vergr. 2700), 1800mal.

1) Abbe, Beiträge zur Theorie des Mikroskops, im IX. Bände dieses Archivs, S. 440 u. ff.

Fig.11. Powell and Lealand Wasser-Imm.-System  $\frac{1}{25}$ ''; Oeffnungswinkel  $91^{\circ}$ ; (Orig.-Vergr. 2900), 1022mal.

B. Photogramme von *Amphipleura pellucida*, beleuchtet durch monochromatisches Sonnenlicht mit einem Immersions-Illuminator und bei dem schrägsten Lichteinfall, den jedes Objectiv ohne Bildverzerrung zuliess.

Fig.12. Zeiss Oel-Immersionssystem  $\frac{1}{12}$ '' (dasselbe wie bei Fig. 1); (Orig.-Vergr. 2830), 1886mal.

Fig.13. Tolles Oel-Immersionssystem (dasselbe wie bei Fig. 4); (Orig.-Vergr. 2760), 1840mal.

„Seit meiner Untersuchung dieser Objective bin ich gezwungen, dem Zeiss'schen  $\frac{1}{12}$ '' , sowohl bei Lampen-, wie bei Sonnenlicht den Vorzug vor allen andern genannten, und, ich darf in der That hinzusetzen, vor allen Objectiven zu geben, welche ich jemals untersucht habe.“

„Hiernächst kommt eine Gruppe, welche das  $\frac{1}{10}$ '' Oel-Immersionssystem von Tolles, das  $\frac{1}{6}$ '' und das  $\frac{1}{10}$ '' Glycerin-Immersionssystem von Spencer, und das  $\frac{1}{8}$ '' Oel-Immersionssystem von Zeiss umfasst. Alle diese Objective leisten in der That Vorzügliches. Als ich im letzten Januar (1879) an Zeiss schrieb, sprach ich die Ansicht aus, dass die Leistung seines  $\frac{1}{8}$ '' völlig gleich käme „dem Besten aus der grossen Sammlung von Objectiven, welche dem Museum angehören.“ Aber weitere Versuche überzeugten mich, dass meine erste photographische Arbeit dem Spencer'schen  $\frac{1}{10}$ '' keine Gerechtigkeit widerfahren liess. Später empfang ich noch das  $\frac{1}{6}$ '' von demselben Verfertiger und das  $\frac{1}{10}$ '' Oel-Immersionssystem von Tolles. Nach fortgesetzten Versuchen betrachte ich nun diese drei Objective an definirender Kraft als dem Zeiss'schen  $\frac{1}{8}$ '' überlegen. Wie sie mit diesem und jedem andern zu vergleichen seien, mag nach den Photogrammen unparteiisch beurtheilt werden. Von den Wasser-Immersionssystemen steht das Tolles'sche  $\frac{1}{18}$ '' nach meiner Schätzung obenan; demnächst kommen die Objective von Powell and Lealand.“

„Durch das Studium dieser Photographien wird unter andern Punkten auch erwiesen, dass die Ueberlegenheit der Glycerin- und Oel-Immersionssysteme keine blosser Folge ihres grösseren Oeffnungswinkels ist. Denn die Apertur von Spencer's  $\frac{1}{6}$ '' übertrifft nur wenig, die des  $\frac{1}{10}$ '' gar nicht

diejenige des  $\frac{1}{8}$ " von Powell and Lealand und dennoch ist ihre Leistung eine viel bessere. Ebenso ist der Oeffnungswinkel des Zeiss'schen Oel-Immersion-Systems  $\frac{1}{12}$ " thatsächlich geringer, als der Oeffnungswinkel von Tolles  $\frac{1}{10}$ ", und trotzdem überragt die Leistung des Ersteren das Letztere; ein ähnliches Resultat ergibt die Vergleichung von Tolles  $\frac{1}{18}$ " mit den Powell and Lealand'schen Objectiven. Dessen ungeachtet zweifle ich nicht im mindesten, dass jede Gradzunahme des inneren Winkels über  $82^\circ$  von wesentlichem Vortheile sein wird, immer vorausgesetzt, dass die Aberrationen sorgfältig corrigirt sind; aber ein Nachstehen in der gebrauchten Formel oder in der Geschicklichkeit und Sorgfalt, welche auf die Construction verwandt worden, mag die Vortheile, welche aus dieser Quelle hergeleitet werden sollen, mehr als unwirksam machen. Ferner zweifle ich überhaupt nicht an der Ueberlegenheit im Allgemeinen des Glycerins als Immersionsflüssigkeit über Wasser, oder des Cedernöls und anderer Flüssigkeiten, welche dem Crown Glase an Lichtbrechung und Zerstreuung sehr nahe kommen, über Glycerin. Aber diese Ueberlegenheit zeigt sich nicht blos deshalb, weil ein vergrößerter Winkel ermöglicht wird. Denn es ist in der That, da der Winkel der Totalreflexion aus Crown-glas in Wasser etwas mehr als  $60^\circ$  beträgt, theoretisch keineswegs unmöglich, Wasser-Immersion-Objective mit einem Winkel zu construiren, welcher ebenso gross ist, wie der der Oel-Immersion Objective von Zeiss, oder der Glycerin-Objective von Spencer. Die Schwierigkeit besteht in diesem Falle nur darin, die Aberrationen zu beseitigen, welche unvermeidlich durch Refraction an der Oberfläche des Deckglases und der ebenen Vorderfläche des Objectivs entstehen. Diese Aberrationen fallen gänzlich fort, sobald die Immersion-Flüssigkeit die gleiche Brechung und Zerstreuung hat, wie das zu der Frontlinse und dem Deckglase verwendete Glas; sie sind vergleichungsweise unbedeutend bei Glycerin, viel beträchtlicher bei Wasser und am grössten bei trockenen Objectiven. Professor Abbe hat in der bereits erwähnten Abhandlung die Aufmerksamkeit auf diesen Umstand gelenkt, welcher mir sogar wichtiger erscheint, als die Thatsache, dass homogene Immersion keinen Verlust giebt durch Reflexion an der

vorderen Oberfläche des Objectivs, und Glycerin Immersion nur sehr wenig; doch muss auch dieses seinen Einfluss haben.“

„Alle diese Umstände in Betracht gezogen, bin ich geneigt eine weitere Verbesserung an Objectiven eher in der Richtung von homogener Immersion als von Glycerin-Immersion zu erwarten. Dazu haben wir bei homogener Immersion noch den grossen Vortheil, die Correctionsfassung für verschiedene Dicke der Deckgläser entbehren zu können und hierdurch von dem bejammernswerthen Verluste an Zeit befreit zu werden, welcher durch den Gebrauch jener, bei Glycerin- und Wasser-Immersion durchaus erforderlichen Vorrichtung herbeigeführt wird.“

„Aus letzterem Grunde gebe ich für gewöhnliche Arbeiten meinem Zeiss'schen  $\frac{1}{8}$ “ den Vorzug vor den Objectiven, von welchen ich gesagt habe, dass sie jenes an definirender Kraft etwas überträfen, weil es sofort Resultate giebt, welche nicht wesentlich geringer sind, als die besten, die ich mit den anderen Objectiven nur mit vieler Mühe und Zeitverlust erhalten kann.“

„Endlich habe ich, um die herrliche Leistung des Zeiss'schen  $\frac{1}{12}$ “ an einer trocken liegenden Amphipleura-Schaale zu zeigen, der Serie die Photographie Nro. 14 von einer sehr zarten Frustel, auf einem Präparate von Amphipleura pellucida von Bridge of Allan, Schottland, hinzugefügt, welches von meinem Freunde, Professor Hamilton L. Smith in Geneva, New-York, angefertigt worden ist. Diese Frustel ist nur 0,0029“ lang und hat 105 Streifen in 0,001“. Sie ist 3400mal vergrössert.“

Letztere Frustel erscheint auf unserer Taf. XI in Fig. 14 in 2266facher Vergrösserung.

Da Woodward zu diesen Versuchen nur die allerbesten ihm zur Verfügung stehenden Objective benutzt hat, von denen bereits bekannt, dass sie die Querstreifen von Amphipleura pellucida gut und schön lösen, so ist es ganz natürlich, dass die Unterschiede in der Leistung der einzelnen Systeme keine gewaltig grossen sein können. In der Mitte der Frustel erscheinen deshalb die Querstreifen bei allen Bildern in fast gleicher Deutlichkeit. Je vorzüglicher aber die Correction des Linsensystems ausgeführt ist, eine desto grössere Ausdehnung erreicht die Eben-

heit des Gesichtsfeldes, so dass mit den best corrigirten Objectiven die Querstreifen über die ganze Frustel, bis zu den äussersten Enden derselben in fast gleicher Schärfe, wie in der Mitte erscheinen; während bei nicht ganz gelungener Correction eine scheinbare Krümmung des Gesichtsfeldes eintritt, wo dann die Enden ein mehr oder minder verschwommenes Bild zeigen.

Bei Woodward's Original-Photogrammen treten diese Unterschiede in der grösseren oder geringeren Ausdehnung des ebenen Sehfeldes sehr ersichtlich auch noch an zwei anderen Amphipleura-Schaalen hervor, die in demselben Gesichtsfelde liegen, und zwar die Eine dicht an dem einen Ende, die Zweite zur Seite der dargestellten Frustel; auch an diesen Exemplaren zeigen die best corrigirten Systeme die Querstreifen auf der ganzen Schaale in gleicher Deutlichkeit; während bei abnehmender Planheit des Gesichtsfeldes zunächst die Querlinien theilweise oder ganz verschwinden, bis schliesslich selbst die Contouren der Randfrusteln undeutlich werden.

Diese Unterschiede in der Leistung der Objective, die von den Mikroskopikern als „Wölbung“ oder „Unebenheit des Gesichtsfeldes“ bisher bezeichnet wurden, sind, wie ich aus einem Vortrage des Herrn Professor Abbe: Ueber die Bedingungen des Aplanatismus der Linsensysteme (gehalten in der Sitzung der Jenaischen Gesellsch. f. Medizin und Naturwissenschaft am 28. Nov. 1879) erfahre, die Wirkung von Convergenz-Fehlern der Objective.

## II.

Als vor etwa drei Decennien *Pleurosigma angulatum* als eins der schwierigsten Prüfungsobjecte für starke Mikroskop-Objectivsysteme aufgestellt wurde, galt es als Beweis einer sehr vorzüglichen Ausführung des Systems, wenn dasselbe bei schiefster Spiegelstellung auf der Oberfläche dieser Diatomee drei sich unter einem Winkel von 60 Grad schneidende Liniensysteme zeigte, wenn auch zunächst noch jedes dieser Systeme gesondert. Kurze Zeit darauf, zumal nach Construction der Immersions-Systeme, gelang es die Objective so weit zu verbessern, dass die drei Liniensysteme gleichzeitig zur Ansicht gebracht werden konnten, wodurch die Oberfläche als in kleine sechseckige Felder getheilt erschien. Aber bei nur etwas veränderter Einstellung und bei kleiner Ab-



änderung der Beleuchtung erschienen statt der Sechsecke kleine Kreise, oder Dreiecke oder rautenförmige Felder. Es entbrannte nun ein heftiger Streit unter den Mikroskopikern, ob die Structur dieser Diatomeenschaale nur durch drei Streifensysteme, oder durch Kreise oder Sechsecke gebildet werde, wobei die Meinungen auch darüber auseinander gingen, ob die Felderzeichnungen erhaben oder vertieft seien.

Dass dieser Streit ein missiger gewesen, ist durch Abbe's Theorie der mikroskopischen Wahrnehmung festgestellt worden, wonach bei Structuren, die eine bestimmte Feinheit überschreiten, das mikroskopische Bild nicht mehr „das Abbild körperlicher Formen darstellt, sondern nur das Vorhandensein solcher Structurbedingungen beweiset, als zur Erzeugung des die Abbildung vermittelnden Beugungsphänomens nothwendig und hinreichend sind.“ (Abbe in Schultze's Archiv IX. 1873. S. 452.)

Zur Erläuterung seiner Theorie liess Abbe bei Carl Zeiss in Jena einen Diffractionsapparat anfertigen, mit dessen Hülfe an den grössten hierbei in Betracht kommenden Structurverhältnissen das Erscheinen der Absorptions- und der Beugungsbilder sehr klar zur Anschauung kommt <sup>1)</sup>. Um für feinere Structuren dieselben Erscheinungen wahrnehmen zu können, construirte Abbe eine kleine Blende mit einem Stege in der Mitte, der das Absorptionsbild so vollständig abblendet, dass durch die beiden seitlichen halbmondförmigen Oeffnungen nur die Beugungsbilder durchgelassen werden. Wird nun beim Beobachten einer Pleurosigma-angulatum-Schaale diese Blende dicht über die hintere Linse eines Weitwinkel-Objectivs so eingesetzt, dass der Steg parallel der Mittelrippe der Frustel verläuft, so treten neue, der Mittelrippe parallel verlaufende, sehr dichtstehende **Längelinien** auf.

Diese brillante Erscheinung ist von Woodward mittelst eines Zeiss'schen Oel-Immersionssystems  $\frac{1}{8}$ " bei 1850maliger Vergrößerung photographirt worden. Nach einer solchen Originalaufnahme wurde das Bild auf Taf. XII Fig. C in 1085facher Vergrößerung durch photographischen Pressendruck hergestellt.

Abbe glaubte anfänglich, dass nur diejenigen Theile der

---

1) Ueber diesen Diffractions-Apparat hat L. Dippel ausführlich berichtet in der Berliner Zeitschrift für Mikroskopie, II. Jahrgang 1879—1880, Heft II, Seite 42 u. ff.

Frustel, die dem Deckglase anhängen, zwischen denen und dem Deckglase also keine Luftschicht befindlich ist, diese Erscheinung zeigen. Woodward hat jedoch durch Versuche festgestellt, dass das Erscheinen oder Nichterscheinen dieser Diffractionslinien einzig und allein von der Intensität der Beleuchtungsbüschel abhängig ist, so dass beim Beobachten mit diffusem Tageslichte, oder bei Lampenlicht nur die dem Deckglase anhängenden Theile der Frustel diese Diffractionslinien zeigen, während bei Beleuchtung mit directem Sonnenlichte diese Erscheinung über die ganze Frustel sichtbar wird.

Auf Taf. XII ist in Fig. B dieselbe Frustel mit demselben Objective in ganz gleicher Entfernung des Schirmes vom Präparate, also in gleicher Vergrößerung in einer solchen Beleuchtung dargestellt, dass die Schaale die bekannte Zeichnung der hexagonalen Felder zeigt. Da aber zur deutlichsten Sichtbarmachung der Diffractionslinien die Einstellung ein ganz klein wenig gegen die Einstellung, die die Hexagone am deutlichsten zeigt, geändert werden muss, so ist die Vergrößerung der beiden Figuren C und B auch eine etwas verschiedene, welche Differenz jedoch Woodward kaum auf 1 Procent schätzt. In Figur A dieser Tafel ist sodann die vollständige Schaale der Frustel von *Pleurosigma angulatum*, die zu diesem Versuche ausgewählt worden, abgebildet, aufgenommen mit Powell and Lealand's Wasser-Immersionssystem  $\frac{1}{6}$ " bei 730facher Vergrößerung und hier wiedergegeben in 428maliger Vergrößerung.

Die photographirte *Pleurosigma*-Schaale ist 0,0106" lang, 0,0020" breit und hat 46 diagonale und ebenso viele Querlinien in  $\frac{1}{1000}$  Zoll; während bei dem in Fig. C dargestellten Abbe'schen Experimente 85 Länglinien in  $\frac{1}{1000}$  Zoll erscheinen.

## Neue Coelenteraten aus dem Golf von Neapel.

Von

Dr. **Conrad Keller** in Zürich.

---

Hierzu Tafel XIII, XIV.

---

Im Frühjahr 1879, als ich in Neapel die Entwicklung mariner Spongien verfolgte, suchte ich mir gleichzeitig einen Einblick in die Fauna des Golfes zu verschaffen.

Es stand mir hierzu lebendes Material aus dem Kriegshafen und aus den Aquarien der Station sozusagen täglich zur Verfügung, wiederholt wurden auch aus verschiedenen Tiefen bei Capri und bei Ischia lebende Spongien heraufgeholt.

Sodann besitzt die zoologische Station eine reichhaltige Spongiensammlung, deren Werth dadurch noch erhöht wird, dass Oscar Schmidt, der um die Kenntniss der Mittelmeerarten so verdiente Forscher, die einzelnen Stücke theils selbst bestimmt, theils die vorhandenen Bestimmungen durchgesehen hat.

Zeigt die Fauna von Neapel mit derjenigen des adriatischen Meeres auch eine vielfach Uebereinstimmung, so ist ihr Charakter dennoch bemerkenswerth und abweichend geworden durch das Auftreten von Formen, welche der Adria fehlen, dagegen aus dem atlantischen Gebiet bekannt geworden sind.

Ich erinnere an die zierliche *Tisiphonia agariciformis*, die durch Wyville Thomson aus den Tiefen des Golfstromes bekannt wurde und auch auf Schlammgrund der neapolitanischen Gewässer vorkommt.

Neu für Neapel und für das Mittelmeergebiet überhaupt ist das allerdings nur einmal beobachtete Vorkommen der atlantischen Gattung *Phakellia* Bow. Während die englischen Küsten und diejenigen von Florida als das Gebiet der Phakellien bisher bekannt waren, hat sich die *Phakellia folium* durch ihre Anwesenheit im Golfe bemerkbar gemacht.

Ist die Fauna erst vollständig durchgearbeitet, so dürften noch weitere zu atlantischen Formen hinneigende Species bekannt werden.

So ist das atlantische Gebiet die eigentliche Heimat der Chalinen und sind dieselben hier durch eine ungemein häufige Form, welche ich als *Chalinula fertilis* bezeichne, bereichert, eine Form, welche offenbar stark an *Halichondria simulans* (*Chalina simulans*) anklängt.

Ich bin nicht in der Lage, jetzt schon eine faunistische Zusammenstellung sämtlicher bekannten und noch zu beschreibenden neuen Arten, welche der Golf beherbergt, liefern zu können, führe aber in Folgendem einige neue und gut ausgeprägte Arten auf, weil sie mir der Erwähnung werth erscheinen.

1) *Rhizaxinella clavigera* Nov. gen. et spec.

(Taf. XIII, Fig. 1—3.)

Einen hübschen aber seltenen Schwamm, welcher nur zweimal in einer Tiefe von 120 Meter gedredget wurde, und welcher unbestimmt in den Sammlungen der Station sich vorfand, glaubte ich anfänglich der Gattung *Axinella* einverleiben zu sollen, muss ihm jedoch nach genauerer Prüfung von derselben abtrennen.

Oscar Schmidt hatte 1862 in seinen Spongien des adriatischen Meeres die Gattung *Axinella* aufgestellt und vereinigt darin diejenigen Kieselschwämme, deren einfache Nadeln durch ein vorzugsweise in der Längsrichtung ausgedehntes Hornnetzwerk im Axentheile umschlossen werden. Sehr zutreffend charakterisirt er die hierher gehörenden Formen als *Halichondriae subelasticae et flexibiles. Axis firmior et fibris subcorneis et spicula includentibus formatus*. Aus der Adria werden fünf Arten aufgeführt:

- 1) *Axinella cinnamomea* (*Grantia cinnamomea* Nardo);
- 2) *Axinella verrucosa* (*Spongia verrucosa* Esper);
- 3) *Axinella polypoides*;
- 4) *Axinella cannabina* (*Spongia cannabina* Esper);
- 5) *Axinella foveolaria* (*Grantia foveolaria* Nardo).

Als sechste Mittelmeerart fügte er 1868 in seinen „Spongien der Küste von Algier“ noch die algerische Species *Axinella salicina* hinzu.

In den neapolitanischen Gewässern kamen mir nur *Ax. cin-*

namomea und *Ax. polypoides* zu Gesicht. Erstere ist auf den schroff abfallenden Gründen bei Capri in der Nähe der blauen Grotte und um die Faraglione-felsen herum ziemlich häufig und gewöhnlich dicht mit ihrem bekannten Parasiten *Palythoa axinellae* besetzt.

Die neue, auffallend gestaltete Spongie, welche bisher nur zweimal mit der Dredge aus sandigem Grunde heraufgeholt wurde und wovon ein Exemplar in den Sammlungen der Station, das zweite dagegen in den Sammlungen des schweizerischen Polytechnikums aufbewahrt ist, theilt die elastische Beschaffenheit mit den Axinellen, Clathrien und Raspailien. Auch der strauchartige Habitus dieser Gattungen findet sich hier wieder.

Diese Art besitzt ganz wie *Axinella polypoides* eine feste, die Kieselgebilde umschliessende Hornachse, welche auf Quer- und Längsschnitten sehr scharf markirt ist, ja an manchen Stellen durchschimmert.

Dagegen weicht die Nadelbildung von den Axinellen ab und ist die Art ihrer Befestigung auf dem Boden völlig abweichend. Während die Axinelle mit einfacher oder membranartig verbreiteter Basis ihrer Unterlage aufsitzen, findet sich bei unserem Schwamm ein reich entwickelter Wurzelschopf.

Derselbe mag in ähnlicher Weise zur Fixirung auf dem sandigen oder schlammigen Grunde dienen, wie die Wurzeläusläufer von *Tisiphonia agariciformis*, in deren Gesellschaft diese Art aufgefunden wurde.

Diese Eigenthümlichkeit mag trotz der nahen Beziehung zu *Axinella* die Aufstellung einer besonderen Gattung rechtfertigen.

Der sich senkrecht erhebende, drehrunde Stiel trägt am Ende die grossen, scharf abgesetzten keulenförmigen Individuen und wir haben somit eine Analogie mit andern Coelenteraten, beispielsweise mit den Tubulariden und Campanulariden, deren Körper ebenfalls in zwei deutlich getrennte Abtheilungen, als *Hydrocaulos* und als *Hydranth* bezeichnet, zerfallen.

### Wurzelschopf.

Derselbe fixirt die basale abgerundete Portion des Stieles und reicht bis auf eine Höhe von 2 cm.

Die Hornsubstanz, welche wohl in ähnlicher Weise wie bei den Spongiden ein Ausscheidungsproduct von Mesodermzellen dar-

stellt, ist in diesem Abschnitt spärlich entwickelt und findet sich nur in den grösseren vom Stiel abgehenden Ausläufern reichlicher.

Die Nadeln verlaufen vorherrschend longitudinal. Schon bei einem jungen, etwa 3 Zoll hohen Exemplar, das noch ein einziges unentwickeltes Keulchen an der Spitze trägt, fand ich den Wurzelschopf auffallend entwickelt.

#### Stielabschnitt.

Der drehrunde, dichotomisch verzweigte Stiel besitzt überall ungefähr den gleichen Durchmesser von 5 mm.

Die deutlich begränzte Hornachse ist braungelb und ihr Durchmesser beträgt im Mittel 2 mm.

Die stabförmigen geraden Kieselnadeln liegen ausserordentlich dicht. In der Achse liegen sie der Längsachse parallel, sind an beiden Enden abgerundet bis geknöpft (Fig. 3 b). Die Nadeln der Rinde sind etwas schwächer (Fig. 3 a) und kürzer, stehen senkrecht oder schief zur Oberfläche und ragen über dieselbe hervor. Nach aussen sind sie zugespitzt. Das gegen die Achse gerichtete Ende ist geknöpft.

Im Stielabschnitt ist das Canalsystem ganz unentwickelt.

#### Die keulenförmigen Individuen

sind im ausgebildeten Zustande scharf vom Stiel abgesetzt, walzenförmig mit einer Einschnürung in der Mitte.

Jüngere Keulen sind mehr kugelig und ohne Osculum.†

Gegen das Ende der entwickelten Keulen findet sich ein Osculum von circa 3 mm Weite. An einer grossen, 6 Zoll hohen Staude mit sechs Individuen fand ich eine Keule mit zwei Mundöffnungen.

Im Wesentlichen ist der Bau der Keule derselbe wie im Stengelstück und lässt sich eine Rindenschicht von cavernösem Bau (Fig. 2) und ein centraler Kern von fester Consistenz unterscheiden. Der Centraltheil ist, wie Durchschnitte lehren, nichts anderes als das kolbig erweiterte Ende der Stielachse und reicht bis in die Nähe des Osculum.

Im Rindentheil liegen die stecknadelförmigen, am inneren Ende geknöpften Nadeln in Zügen, die senkrecht zur Oberfläche gerichtet sind. Das Osculum ist von einer dichtern Lage paralleler vorstehender Nadeln umgeben und wird dadurch kranzmündig oder rüsselmündig.

Die Wände des in der Rinde verlaufenden Gastralraumes sind glatt.

Die Farbe des Schwammes ist weisslich oder gelbgrau.

*Cribrella labiata* Nov. spec.

(Taf. XIII, Fig. 4—6).

Diese neue Art wurde wiederholt in der Nähe von Capri mit der Dredge aus einer Tiefe von 100 bis 120 m heraufgeholt und bildet meist längliche Knollen nach Art der Chondrosien oder vieler Suberitesarten. Letzterer Gattung müsste man ihn, gestützt auf die Kieselgebilde, auch einverleiben, wenn die Oscularbildung nicht völlig abweichend wäre. Mit Bezug auf die Einströmungsöffnungen trägt diese Art den ausgeprägtesten Charakter der von Schmidt in den Spongien des adriatischen Meeres aufgestellten Gattung *Cribrella*, welche er diagnostiziert als: *Halichondriae, quarum foramina microscopica, per quae aqua intrat in corpus, non disposita sunt sine ordine supra totam superficiem, sed collecta in acervos et cribra distincte circumscripta.*

Wie aus der in natürlicher Grösse ersichtlichen Abbildung hervorgeht, ist diese neapolitanische Art von den bisher bekannten Mittelmeerarten (*Cribrella hamigera* O. S. und *Cribrella elegans* O. S.) stark abweichend.

Die Porenbezirke liegen ziemlich weit auseinander und bilden längliche oder kreisrunde oder unregelmässige Siebe, welche kraterartig auf kegelförmigen Erhebungen sitzen, bei vielen Exemplaren aber auch einfach in die Oberfläche eingegraben erscheinen.

Die Poren sind verhältnissmässig weit und von blossem Auge sichtbar.

Die Wand jedes Porensiebes, wohl ein modifizirtes Osculum darstellend, ist umgeben von einer gegen die Umgebung scharf abgesetzten, vorstreckbaren Lippe, einem hellen, schwefelgelben Ringwall. Diese schwefelgelben Lippen können sich, namentlich wenn der Schwamm ruhig im frischen Seewasser liegt, schornsteinartig emporheben, wird er beunruhigt, so legen sich dieselben über die Porensiebe hinweg und können diese beinahe vollständig verschliessen.

Die Porenfelder sind wie auch das innere Schwammgewebe hell schwefelgelb.

Wie man sich durch die mikroskopische Analyse überzeugt, wird diese Färbung bedingt durch eine Unmasse farbstoffhaltiger Mesodermzellen. Dieser Farbstoff ist wohl ganz identisch mit demjenigen von *Aplysina aerophoba* Nardo.

An der Luft zeigt er wenigstens ganz die gleiche Veränderungen, der Schwamm wird schmutzig blaugrün bis schwarz und die farbstoffhaltigen Zellen werden unter dem Mikroskop rasch spangrün.

Zwischen den Porenbezirken ist die thalartig vertiefte, glatte und glänzende Schwammoberfläche im Leben röthlichgrau bis graugelb.

Die Kieselgebilde sind in diesem Schwamm nur von einerlei Art. Wie bei *Suberites* sind es geknöpfte Nadeln, mit weitem Centralkanal versehen, der am geknöpften Ende sich blasig erweitert.

Sie sind schwach gebogen und liegen regellos durch einander. Nur in der Lippengegend findet man sie in paralleler Lagerung.

An der Oberfläche liegen sie dichter als im Innern und bilden eine deutlich abgegränzte feste Rinde von 1—2 mm Dicke, ähnlich wie bei *Stelletta*, *Geodia* und andern Corticeaten.

Die Markmasse enthält ein reichentwickeltes, unregelmässiges Canalsystem. In den grösseren Canälen trifft man als häufige Bildung von Strecke zu Strecke eine in der Mitte durchbohrte quer-gestellte Membran diaphragmaartig ins Canallumen vorspringend.

Derartige Bildungen trifft man übrigens, wenn auch weniger zahlreich, bei *Esperien*.

### *Taberella* Nov. genus.

(Taf. XIV.)

Zwei Arten kugelige Spongien, welche gar nicht selten vorkommen, weiss ich in keiner der bisherigen Gattungen unterzubringen, trotzdem dieselben Anklänge nach mehreren Richtungen hin besitzen.

Aeusserlich gleichen sie der Gattung *Tethya* auffallend, stimmen mit derselben auch in der Anordnung der Nadeln völlig überein, indem von einem Centrum aus spiralig gedrehte Nadelzüge,



aus einfachen Stabnadeln gebildet, streng radiär nach der Oberfläche ausstrahlen. Dagegen fehlt eine deutliche Rinde vollständig. Die Hartgebilde sind nur von einerlei Art und die für *Tethya* so charakteristischen Kieselsterne fehlen vollständig. Dagegen findet man höchstens eine Andeutung einer Rindenschicht durch feinere Nadeln, welche als schwache Lage in der Rinde stecken.

Sie der Gattung *Radiella*, welche Oscar Schmidt 1870 in seinen Grundzügen einer Spongienfauna des atlantischen Gebietes begründet, einzuverleiben, geht aus dem Grunde nicht, weil die geknüpften Stecknadeln fehlen.

Nabe Beziehungen dieser Arten finden sich zur Gattung *Rinalda* O. Schm.

Eine einlässlichere anatomische Darstellung findet sich für diese Gattung zwar bei Oscar Schmidt nicht, dagegen lieferte uns eine solche unlängst Merejkowsky in seinen *Etudes sur les Sponges de la mer Blanche*, St. Petersburg 1876 an der Hand seiner *Rinalda avitica*. Daraus geht soviel hervor, dass die Hartgebilde und das Canalsystem, auf welche es doch in der Systematik zunächst aukommen muss, zu sehr von dem differiren, was sich an den von mir aufzustellenden Arten vorfindet.

Ich bin daher zur Aufstellung einer neuen Gattung genöthigt und verstehe unter den Tubereilen kugelige oder knollige Spongien vom Habitus der *Tethyen* mit einfachen stabförmigen Nadeln, welche von einem deutlich umgränzten Centrum aus in derben, spiralig gedrehten Zügen nach der Oberfläche verlaufen. Zwischen diesen Zügen finden sich kleinere, schwächere Stabnadeln als schwache Andeutung einer Rindenlage. Kieselsterne fehlen vollständig, ebenso geknüpfte Elemente. Oseulum nicht vorhanden.

Man wird kaum fehl gehen, wenn man annimmt, dass die Gattung *Tuberella* sich eng an *Tethya* anschliesst und aus ihr durch vollständigen Ausfall der Kieselsterne hervorgegangen ist.

Ich fand zwei hieher gehörige Arten:

1) *Tuberella tethyoides* Nov. spec.

(Taf. XIV, Fig. 7—9.)

Aus den Aquarien der zoologischen Station und aus der Gegend von Nisita wurde mir dieser Schwamm wiederholt eingebracht. In den Sammlungen fand ich ihn unter Exemplaren von

*Tethya lyncurium*, womit er allerdings ohne ganz genaue Untersuchung verwechselt werden muss. Ja sogar bei der mikroskopischen Prüfung muss mit der grössten Genauigkeit verfahren werden, um die Verschiedenheit von *Tethya lyncurium* zu constatiren.

Die aus stabförmigen Nadeln gebildeten Züge stimmen damit ganz überein und gegen die Oberfläche des Schwammes hin finde ich nicht selten Gruppen von Sternen, von denen ich aber mit Bestimmtheit angeben kann, dass dieselben gar nicht von unserer Schwammart abstammen.

Einmal sind die Stacheln der Sterne nicht so lang wie bei *Tethya lyncurium* und stumpfer. Dann fällt bei genauerer Prüfung der Umstand sofort auf, dass ihr Lichtbrechungsvermögen von demjenigen der umgebenden Kieselgebilde verschieden ist.

Kommen solche Sterne zur Ansicht, so genügt ein Zusatz von concentrirter Essigsäure, um dieselben unter Entwicklung von Kohlensäure zum Verschwinden zu bringen.

Diese Sterne von kohlenisaurem Kalk stammen zweifellos von zusammengesetzten Ascidiën, der Gattung *Didemnum* zugehörig, ab, welche mehrere ungemein häufige Arten aufweist und deren Cellulosemantel diese Kalksterne in unzähligen Mengen enthält.

Nach dem Zerfall dieser im Aquarium sehr bald absterbenden Ascidiën können diese mit andern Gegenständen vom Schwamm aufgenommen werden, wie man zuweilen im Gewebe Nadeln von Renieren- und Suberitesarten antrifft.

Die Knollen, denen ein deutliches Osculum fehlt, erreichen einen Durchmesser von 5—8 cm.

Gegen die Peripherie hin liegen vereinzelt Subdermalräume.

Die Oberfläche ist im unverletzten Zustande durch hervorstehende Nadeln, wie behaart oder mit einem feinen Flaum überzogen.

Vereinzelt erheben sich spitzere oder stumpfere Papillen.

Die Farbe des lebenden Schwammes variirt, sie ist bald intensiv gelbroth mit heller Basis, bald gelb und roth gefleckt. Es hängt dies von der Stärke der Entwicklung braunrother Zellgruppen ab, welche unter der Oberfläche liegen und eine ca. 1—1½ mm dicke Schicht bilden. Im Innern ist der Schwamm schwefelgelb (Fig. 8).

Ob diese Art, was durch die Anordnung der Kieselgebilde und den äusseren Habitus allerdings wahrscheinlich gemacht wird, direct aus *Tethya lynceurium* herausgebildet hat, oder ob die äussere Aehnlichkeit auf blosser Mimicry beruht, will ich hier unentschieden lassen.

## 2) *Tuberella papillata* Nov. spec.

(Taf. XIV, Fig. 10.)

Damit benenne ich einen grossen hübschen Schwamm, welchen ich während meines Aufenthaltes in Neapel dreimal erhielt und der Knollen von 8—10 cm Durchmesser bildet.

Der central gelegene Kern ist massiger und die Faserzüge derber, als bei der vorhergehenden Art.

Die ganze Oberfläche ist bedeckt mit einer Menge spitzer, ungefähr  $\frac{1}{2}$  cm hoher Papillen. Bei einem jungen Exemplare fand ich diese dicht gedrängten oben abgerundeten Kegel alle von gleicher Grösse. Ein grösseres Stück, wovon ich in beigegebener Tafel XIV Fig. 10 eine Abbildung gebe, zeigte neben den spitzen Papillen vier über die andern hervorragende ungefähr  $1\frac{1}{2}$  cm hohe zitzenartige Gebilde, aber ohne Oseculum.

An der Basis erscheint der Schwamm stark eingeschnürt und mit verbreiterter Basis aufsitzend.

Die Farbe desselben ist im Leben ein dunkles Rothbraun. Die Spitzen der Papillen sind weiss. Im Alcohol wird er schmutzig braun.

Wie man sich an einem durchschnittenen Stück überzeugen kann, ist der lebende Schwamm im Innern orangegelb, der Kern dagegen weisslich.

## Erklärung der Abbildungen auf Tafel XIII und XIV.

### Tafel XIII.

- Fig. 1. *Rhizaxinella clavigera*. Nov. spec. in natürlicher Grösse und mit 2 entwickelten Individuen und einer noch jungen Keule.
- Fig. 2. Durchschnitt durch ein halb ausgebildetes keulenförmiges Individuum. Central liegt das kolbig erweiterte Ende der Stielachse, am Rande die cavernöse Rinde. Natürliche Grösse.

- Fig. 3. Starkvergrösserte Nadeln von *Rhizaxinella clavigera*.  
 a) aus der Rinde,  
 b) aus dem Achsentheil.
- Fig. 4. *Cribrella labiata* Nov. spec. in natürlicher Grösse.
- Fig. 5. Durchschnitt durch dieselbe mit Mark und Rindensubstanz. Natürliche Grösse.
- Fig. 6. Nadeln von *Cribrella labiata* stark vergrössert.

## Tafel XIV.

- Fig. 7. *Tuberella tethyoides*. Nov. gen. et. spec. in natürlicher Grösse.
- Fig. 8. Durchschnitt durch *Tuberella tethyoides*.
- Fig. 9. Darstellung des Kieselselcelettes von *Tuberella tethyoides*. Stärkere Vergrösserung.
- Fig. 10. *Tuberella papillata*. Nov. spec. In natürlicher Grösse.

## Zusatz zu obiger Abhandlung (von Keller).

Von

**Oscar Schmidt.**

Ich ergreife mit Erlaubniss des Herrn Verfassers, die Gelegenheit, einige die Spongienfauna Neapels betreffende Beobachtungen hier anzufügen, welche schon seit einigen Jahren der Veröffentlichung harren. Von den von Herrn Keller beschriebenen Arten erinnere ich mich nicht, eine zu Gesicht bekommen zu haben, dagegen kenne ich verschiedene andere bisher unbekannte Arten, die wiederum meinem Mitarbeiter entgangen sind.

*Stelletta carbonaria* N.

Sie bildet unregelmässige Körper von schwärzlichem, schlackenartigem Aussehn, das durch diesen Habitus sich von allen anderen mir je vorgekommenen Spongien unterscheidet. Dieses Aussehn stellt sich nicht in Folge späterer Veränderungen ein, sondern ist dem frischen Schwamme eigenthümlich.

An Harttheilen finden sich spitz-spitze und stumpf-spitze Stabnadeln als Hauptmasse, dann sparsam Gabelanker mit kürzerem Stiel, feine schlankstrahlige Sternechen und Spiralsterne, wie bei *Spirastrella*.

### *Stelletta fibulifera* N.

Von unregelmässiger unbestimmter Gestalt. Von Kieselkörpern: a) grössere Umspitzer, b) ganz feine schlanke Umspitzer, c) einfache Anker, oft mit gebogenem Schaft, d) Spangen, ähnlich denen der *Desmacidinen*, e) Sternechen mit keulenförmigen Radien, f) Sternechen mit schlanken, spitzen Radien, nicht genau von einem Centrum ausgehend, sondern den Spiralsternen verwandt.

### *Tethyophaena silifica* N.

Körper stumpf kegelförmig, mit unregelmässigen kleineren Höckern besetzt, gegen 6 cm hoch, röthlichgelb, also äusserlich ähnlich wie die Keller'sche *Tuberella tethyoides*. Aufgebrochen bietet *Tethyophaena* auch denselben Anblick, wie der obengenannte Schwamm und wie *Tethya*. Sie besitzt die bekannten stumpfspitzen Tethyen-Nadeln in Spiralbündeln geordnet, aber es fehlen und zwar wiederum wie bei *Tuberella*, die Sterne. Statt deren ist unsere Spongie erfüllt von unregelmässigen röhriigen oder zellenförmigen Verkieselungen. Die Verkieselung tritt zu den verschiedensten Momenten der Gewebebildung ein, theils schon wenn die Zellen noch vollkommen getrennt sind, theils wenn sie sich zu längeren Bändern gestreckt haben. Im letzteren Falle entstehen oft lange Röhren, die parallel sich mit einander verbinden und gleichsam zu Blöcken mit einander verwachsen, theils sich kreuzen. Dazwischen finden sich auf den mikroskopischen Schnitten die unregelmässigsten Kiesel-Labyrinth.

So erscheint also das Kieselmaterial, welches von der *Tethya* zu den Sternen verarbeitet wird, hier zu unregelmässigen Verkieselungen der Zellenwände und der amorphen Weichtheile verwendet zu werden.

Die Verwandtschaft mit *Tuberella tethyoides* ist die allernächste; vielleicht wäre es vorzuziehen, statt des von mir verwendeten Namens die neue Form *Tuberella silifica* zu nennen, worüber die Vergleichung weiterer Exemplare entscheiden mag.

Zwei fernere neue Arten aus dem Golf von Neapel habe ich in der Sammlung der Station hinterlegt als *Plicatella* <sup>1)</sup> *villosa* und *Phakellia plicata*. Ihre Harttheile stimmen mit denen der genannten Gattungen überein; diejenigen der *Phakellia plicata* mit denen der *Ph. incisa*, nur dass sie etwas grösser sind. Auch hier müssen noch mehr Exemplare beobachtet werden.

Der interessanteste Fund Kellers ist *Rhizaxinella clavigera*, wozu ich aus der Nähe von Marseille und ebenfalls vom Schlammgrunde durch die Güte Marions einen Pendant kenne und besitze. Im Aeusseren stimmt der Schwamm von Marseille mit jenem auffallend überein, vor allem in der Anpassung an den weichen Boden durch Wurzelbildung. Jedoch ist der Stiel unregelmässig, stellenweise platt, und die Kolben, welche Keller wegen des Osculum mit Recht Individuen nennt, entbehren dieser Oeffnungen und verhalten sich sammt den Stielen wie gewisse mundlose Suberiten. Diesen schliessen sie sich auch durch die Nadeln an. Ich bemerke, dass ich mit Rücksicht auf diese auch Kellers Schwamm eher zur Familie der Suberitiden ziehen würde. Ich möchte sogar die beiden Vorkommnisse für blosse Varietäten eines noch näher zu bestimmenden mittelmeerischen Suberiten halten, wobei *Sub. lobatus* und *massa* in erster Reihe ins Auge zu fassen wären. Es ist einer der Fälle, wo die Artbildung in Folge veränderter Lebensweise zu demonstrieren ist. Ob die bewurzelte Form jetzt noch Varietät oder in ihren Nachkommen schon fest ist, bleibt dabei gleichgültig. Einen weiteren Beleg hierfür liefert eine gleichfalls in Marseille von demselben Standort erhaltene wurzelbildende Renierine. Beide Spongien werden im II. demnächst erscheinenden Hefte der „Spongien des Meerbusens von Mexico“ besprochen und abgebildet werden.

---

1) Spongienfauna d. atl. Oceans. 1870. S. 41.

Aus der histologischen Abtheilung des physiologischen Institutes zu Berlin.

## Ueber den Bau der Spinalganglien.

Von

Dr. **Bernhard Rawitz**, Unterarzt.

---

Hierzu Tafel XV.

---

### I.

#### Die Struktur der Zellen.

Erwägungen über die rückläufige Erregbarkeit waren es, die mich im Sommersemester 1878 veranlassten, Untersuchungen über die Spinalganglien anzustellen, indem ich hoffte, eine anatomische Unterlage für jene Beobachtung zu finden, oder ihr dieselbe zu entziehen: auf jeden Fall also eine physiologische Streitfrage auf anatomischem Wege entscheiden zu können. Als selbstverständlich setzte ich dabei voraus, dass der Bau dieses kleinen Organes, das durch den Bell'schen Lehrsatz eine grosse Bedeutung gewonnen hatte, völlig klar und nicht mehr Objekt der Diskussion sei.

Bald aber wurde ich eines Besseren belehrt. Das Studium der sehr umfangreichen Literatur über diesen Gegenstand zeigte mir eine solche Verwirrung der Ansichten über die Struktur der das Organ konstituierenden Elemente, dass ich, wollte ich anders mein Ziel erreichen, über diesen Punkt durch eigene Untersuchungen mir Klarheit verschaffen musste.

Je tiefer ich aber eindrang, um so mehr trat die Erwägung zurück, die als Ausgangspunkt gedient hatte, um so schärfer drängte sich die Frage über die Natur der Ganglienzellen in den Vordergrund und um so weiter wurden die Gesichtspunkte, die zu erledigen nothwendig erschienen.

In seinem „Handwörterbuch der Physiologie“ (Bd. 3, Abth. 1, p. 360) tritt Rudolf Wagner für die ausschliessliche Bipolarität der Ganglienzellen in den Spinalganglien ein. In diesen Unter-

suchungen und seiner späteren Arbeit <sup>1)</sup>, die nur an torpedo angestellt sind, weist er die Existenz unipolarer Zellen zurück. Der Umstand, dass der aus dem Ganglion austretende Nervenstamm dicker sei, als der eintretende, erhält nach ihm dadurch seine Erklärung, dass die von der Ganglienzelle abgehende Nervenfasern stärker sei, als die an dieselbe herantretende. Er fasst als Hauptkriterium einer sensiblen Faser auf die Interpolation einer Ganglienzelle in ihren Verlauf und bringt dies mit dem Bell'schen Lehrsatz in Verbindung. Diese Beobachtungen, die nur an einer Ordnung einer Thierklasse gewonnen waren, wurden zwar bestätigt, haben aber eine Verallgemeinerung nicht erfahren.

Bidder <sup>2)</sup> konstatierte, gleichfalls bei Fischen, und zwar an den Ganglien des Trigemini und Vagus vom Hecht, das ausschliessliche Vorkommen bipolarer Zellen.

(In diesem Theile der Arbeit ist ausschliesslich auf die Struktur der unipolaren Zellen Rücksicht genommen, während die der bipolaren (Taf. XV Fig. 1 u. 2) als nicht von hervorragender Wichtigkeit bei Seite gelassen wurde. Ich will daher nur ganz kurz auf die von Bidder angegebenen Details eingehen. Er behauptet, dass eine eigentliche Unterbrechung der Faser durch die Zelle, ein Uebergehen der ersteren in die letztere nicht stattfindet, sondern dass vielmehr die Zelle in einer Erweiterung der Nervenfasern liege. Das heisst mit anderen Worten: von einem Mantel Nerven-substanz umhüllt liegt eine fortsatzlose Zelle. Die Methode der Untersuchung, Zerzupfen in Wasser, ein leichter Grad von Fäulniss, hat aber so wenig berechtigten Anspruch auf das Prädikat „tadellos“, dass die dadurch gewonnenen Resultate nicht allein mit Vorsicht, sondern auch mit Misstrauen aufgenommen werden müssen.)

Stannius <sup>3)</sup> findet bei Fischen gleichfalls nur bipolare Zellen, deren Fortsätze von theils schmalen, theils breiten Nervenfasern gebildet werden.

Auch Henle (in seiner Nervenlehre) und Kölliker (mikro-

---

1) R. Wagner: Neue Untersuchungen über den Bau und die Endigung der Nerven und die Struktur der Ganglien.

2) Bidder: Zur Lehre vom Verhältniss der Ganglienkörper zu den Nervenfasern.

3) Stannius: Das peripherische Nervensystem der Fische.



skopische Anatomie) erkennen bei Fischen das Vorkommen bipolarer Zellen an. In neuester Zeit ist Holl (Wiener Acad. Sitzungsberichte 1877) für die Bipolarität der Zellen bei höheren Wirbeltieren in die Schranken getreten. Er machte Querschnitte vom ein- und austretenden Stamme, zählte die Nervenfasern und hat deren Anzahl bei beiden stets gleich gefunden.

Die Physiologie hat sich dieser Thatsachen bemächtigt und darauf eine Theorie von der Funktion der Spinalganglien gegründet. Die von der Peripherie ausgehenden sensiblen Reize werden im Spinalganglion verstärkt, erhalten hier also gewissermassen relais. So ist es leicht erklärlich, dass keiner dieser oft ganz minimalen Reize auf dem langen Wege von der Peripherie zum Centrum verloren geht.

Der Fehler in der physiologischen und der anatomischen These liegt darin, dass in dieser die bei einer Thierklasse gemachte Beobachtung als massgebend für die gesammte Wirbeltierreihe hingestellt und in jener eine so ungenaue Thatsache in verallgemeinernder Weise angewendet wird.

Nirgends ist bekanntlich der Schluss per analogiam gefährlicher und für die Wissenschaft verwirrender, als im Gebiete der Neurohistologie. Was für die Fische gilt, gilt nicht nothwendig für Frösche, und was bei diesen als Thatsache festgestellt ist, ist es darum noch nicht bei Vögeln und Säugern.

Jede Beobachtung über die Spinalganglien, zu der das Material aus einer anderen Thierklasse genommen wurde, hat daher Thatsachen zu Tage gefördert, die den eben angeführten oft diametral gegenüberstehen.

Kölliker <sup>1)</sup>, der, wie schon erwähnt, die Wagner'schen Beobachtungen für die Fische bestätigt, sagt: „Ich läugne das Vorkommen ähnlicher Verhältnisse bei höheren Thieren auf das Bestimmteste“. Er behauptet mit Recht gegen Rudolf Wagner, dass es durchaus kein Kriterium für eine sensible Faser sei, dass sie in ihrem Verlaufe eine Ganglienzelle habe; ihr Aussehen als Faser wird in Nichts dadurch geändert. Ferner erkennt er die Nothwendigkeit bipolarer Zellen für den Bell'schen Lehrsatz nicht an. Nach ihm entsteht das Ganglion der hinteren Wurzel bei höheren Thieren dadurch, dass um die Nervenfasern und zwischen

---

1) Kölliker: Mikroskop. Anatomie, Bd. 2, p. 502 u. ff.

dieselben sich Ganglienzellen lagern, die allem Anscheine nach besonderen Nervenfasern als Ursprung dienen, mit den durch das Ganglion hindurchgehenden aber nichts zu thun haben. D. h. er statuirt für die Spinalganglien höherer Wirbelthiere das ausschliessliche Vorkommen unipolarer Zellen.

Aehnliches behauptet Hyrtl<sup>1)</sup>: „Der Bau aller Intervertebralknoten stimmt darin überein, dass die Fasern der hinteren Wurzel zwischen den unipolaren Ganglienzellen der Knoten hindurchgehen, ohne mit ihnen sich zu verbinden, aus den Ganglienzellen aber neue Fasern entstehen, welche sich zu den durchgehenden hinzugesellen und somit die Summe der austretenden Fasern eines Ganglions grösser, als jene der eintretenden ist“.

Auch Henle (Nervenlehre) vindizirt den Spinalganglien höherer Wirbelthiere unipolare Zellen.

Schwalbe<sup>2)</sup> ist in neuerer Zeit wieder voll für die Unipolarität der Zellen bei höheren Wirbelthieren in die Schranken getreten. Der Hauptfehler seiner schönen Arbeit scheint mir darin zu liegen, dass er eigentlich eine *petitio principii* begeht, indem er das, was er erst beweisen muss, nämlich die Unipolarität, als bewiesen voraussetzt. Darum ist auf seine Untersuchungen so wenig von physiologischer Seite Rücksicht genommen worden.

Diesen anatomischen Beobachtungen zur Seite stehen die Experimente Axmanns<sup>3)</sup>, die derselbe in einer Monographie veröffentlicht hat. Aus denselben, gegen die Lothar Meyer (in Virchow's Archiv, Bd. 6), eine sehr schwache Widerlegung versucht hat, geht hervor, dass in den Ganglien ein System von Nervenfasern seinen Ursprung nimmt, das der Ernährung und Sekretion vorsteht.

Die Axmann'schen Untersuchungen erhalten eine werthvolle Unterstützung in den pathologisch-anatomischen Beobachtungen Baerensprungs<sup>4)</sup>, der bei Fällen von Herpes Zoster die zur Sektion gelangten, Veränderungen in den Spinalganglien fand, und

1) Hyrtl: Anatomie, pg. 832 (9. Aufl.)

2) G. Schwalbe: Ueber den Bau der Spinalganglien nebst Bemerkungen über die sympathischen Ganglienzellen. M. Schultze's Archiv, Bd. 4.

3) Axmann: Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Physiologie des Gangliennervensystems des Menschen und der Wirbelthiere. Berlin 1853.

4) v. Baerensprung: Beiträge zur Kenntniss des Zoster, Charité-Annalen 1863.

zwar Wucherung des Bindegewebes. Die dadurch hervorgerufene Kompression der nervösen Elemente sieht Baerensprung als Ursache der Krankheit an. Seine Angaben über die anatomische Gliederung des Ganglion sind durchaus falsch.

So standen die Verhältnisse, als Arnold<sup>1)</sup> seine Untersuchungen über die Zellen der Sympathicusganglien veröffentlichte. Schroff und unvermittelt standen die anatomischen Thatsachen einander gegenüber und jede neue Arbeit vermehrte noch die Kluft. Erst die Arnold'schen Beobachtungen schienen die verbindende Brücke bilden zu wollen.

Er fand, dass zwar eine gerade, breite Nervenfasern an die Ganglienzelle herantrete, dass aber noch ausserdem eine zweite Nervenfasern von demselben Pole der Zelle, wie die erste, abginge. Diese zweite Fasern, die Beale schon früher beschrieben, aber nicht abgebildet hat, nimmt ihren Ursprung in feinen, vom Kernkörperchen entspringenden Fäserchen, welche den Zellenleib wie mit einem Netze überziehen, unter sich in manchfacher Kommunikation stehen und sich am Abgangspole zu einer feinen, zarten Fasern vereinigen, die die breite in mehr oder weniger zahlreichen Spiralturen umwindet.

Diese Arnold'sche „Spiralfasern“, die bei den sympathischen Ganglienzellen vorkommt, wird stillschweigend auch den Zellen der Spinalganglien zugeschrieben.

Kollmann und Arnstein, Bidder<sup>2)</sup>, W. Krause, Courvoisier und viele Andere bestätigten und erweiterten die Arnold'schen Beobachtungen.

Bestätigt sich die Arnold'sche Spiralfasern wirklich, dann fällt der frühere durchgreifende Unterschied von unipolaren und bipolaren Zellen fort; dann haben wir überall bipolare Zellen, nur dass bei der einen Thierklasse die Nervenfasern von den entgegengesetzten Polen abgehen, bei der anderen von demselben. Man hat dann nur zwischen oppositipolen und geminipolen Zellen zu unterscheiden (Courvoisier).

Wollte ich der Frage über den Bau der Spinalganglien näher

1) Arnold: Ueber die feineren histologischen Verhältnisse der Ganglienzellen in dem Sympathicus des Frosches. Virchow's Archiv Bd. 32.

2) Bidder: Die Endigungsweise der Herzzweige des n. vagus beim Frosch. Reicherts-du Bois-Reymonds Archiv 1868.

treten, so musste ich in erster Linie auf die Arnold'schen Untersuchungen Rücksicht nehmen und Stellung zur „Spiralfaser“ gewinnen. Dabei musste auf alle die Untersuchungen zurückgegriffen werden, die in früherer und neuester Zeit über die Struktur der Ganglien-Zelle angestellt sind und es mussten Probleme von durchaus untergeordneter Bedeutung zu lösen versucht werden. So entstand der erste Theil meiner Arbeit „über die Struktur der Zellen“.

Was auch immer meine Untersuchungsergebnisse ergeben mochten, ob sie für, ob wider die Spiralfaser sprachen, es mussten die Uebergänge von der Ganglienzelle, wie sie bei den Knorpelfischen, zu der, wie sie beim Menschen sich zeigt, gefunden werden; es musste ferner die Topographie der Ganglien selber, im weitesten Sinne des Wortes, festgestellt werden. Dies war nur möglich durch eine successive Untersuchung des Organes durch die gesammte Wirbelthierreihe. Die Ergebnisse dieser noch nicht abgeschlossenen Arbeit sollen im zweiten Theile niedergelegt werden.

Da in allen anatomischen Fragen, in's besondere bei denen der Neurohistologie, das Hauptkriterium die Entwicklungsgeschichte abgeben muss, meine Untersuchungen mich ausserdem bei jungen Thieren höchst interessante und wichtige Verhältnisse kennen lehrten (cfr. meine vorläufige Mittheilung „die Markentwicklung in den Spinalganglien.“ Centralbl. f. d. med. Wissensch. 1879 Nr. 42), so ergaben sich als dritter Theil meiner Arbeit Studien über die genesis der Spinalganglien.

In folgendem will ich die Resultate meiner Untersuchungen über die Struktur der Zellen mittheilen.

Zerzupft man ein Spinalganglion eines höheren Wirbelthieres in 0,75 % Kochsalzlösung, so sieht man Folgendes:

Die Ganglienzellen haben eine birn- oder besser eine keulenförmige Gestalt. Ihre Substanz, die deutlich, etwas grob granulirt erscheint, lässt zwei Schichten erkennen, welche sich ziemlich scharf gegen einander absetzen. Die eine hellere und feiner granulirte liegt an dem Pole der Zelle, von dem aus der Nerv abgeht, ist gegen die zweite halbkreisförmig begrenzt und enthält eine Menge von unregelmässig angeordneten, hellen, ovalen Kernen (Taf. XV Fig. 4), die Courvoisier<sup>1)</sup> Polarkerne genannt hat und die weiter unten

---

1) Courvoisier: Ueber die Zellen der Spinalganglien, sowie des Sympathicus beim Frosch: M. Schultze's Archiv Bd. IV 1868.

ausführlicher zu besprechen sind. Im dunkleren, gröber granulirten Theile liegt der Zellkern. Derselbe ist rund oder leicht oval, hat eine bläschenförmige Gestalt und setzt sich gegen seine Umgebung nicht scharf begrenzt ab, von der er sich durch sein helleres Aussehen unterscheidet. In ihm liegt das stärker lichtbrechende, kreisrunde, zuweilen einfache, zuweilen doppelt vorhandene Kernkörperchen. Im ersteren Falle, wenn es einfach ist, hat es öfters eine Vacuole.

Konstant ist die Lagerung des Kernes und sein Verhältniss zur abgehenden Nervenfasern, und zwar liegt der Kern dem Nervenabgang genau gegenüber<sup>1)</sup>. Den Pol, an dem der Kern liegt, nenne ich deshalb Kernpol, denjenigen, von dem aus der Nerv abgeht, den Nervenpol. An letzterem befindet sich eine unregelmässig begrenzte Zone orangefarbenen oder rothbraunen Pigmentes (Taf. XV Fig. 3), das grobkörnig oder stäbchenförmig erscheint. Es liegt dies Pigment in jener vorhin beschriebenen helleren Zone, deren bogenförmige Grenze ihre Konkavität dem Nervenpole zukehrt. Beiläufig will ich erwähnen, dass das Pigment durch alle Reagentien seine Farbe verliert. Von der Zelle geht nur eine Nervenfasern ab, die sehr bald doppelt konturirt erscheint. Im doppelten Kontur treten nach kurzer Einwirkung des Reagens deutlich die Lantermann'schen Einkerbungen auf. Den Nerv in die Zelle hinein zu verfolgen, ist nicht möglich, da er in manchen Fällen am Anfang der hellen, kernhaltigen Zone endet oder, wenn dies nicht der Fall ist, in seinem Verlaufe durch die dunkle Protoplasmamasse dem Blicke des Beobachters entzogen wird.

Als Anomalie möchte ich folgende Erscheinung erwähnen. Eine Zelle hatte die Gestalt einer nach unten zu abgerundeten Wulff'schen Flasche, also zwei an verschiedenen Stellen der Zelle aber nach derselben Richtung hin abgehende Fasern. Die eine derselben, die kürzere, konnte vor einer scharfen Kritik nicht bestehen, sie erwies sich als Kunstprodukt, das durch die Präparirnadels hervorgebracht war. Die andere liess sich eine ziemlich grosse Strecke weit verfolgen und zeigte dann eine dichotomische Theilung mit Ranvier'scher Einschnürung (Taf. XV Fig. 6). Es entspricht dies der von Ranvier<sup>2)</sup> beschriebenen Form der „T-Fasern“. Er

1) Dies Verhältniss kommt bei bipolaren Zellen nicht vor, hier liegt der Kern in der Mitte der Zelle. cfr. Fig. 1 und 2 auf Taf. XV.

2) Ranvier: Comptes rendus, 1875, p. 1274.

behauptet, dass es keine unipolaren Zellen gäbe, sondern jede bipolar sei. In kurzer Entfernung vom Nervenpol findet nach ihm eine dichotomische Theilung statt, so dass die eine der dadurch entstehenden Fasern zum Centrum, die andere zur Peripherie geht. Die Verjüngung, die an der Einschnürung stattfindet, soll ein Abreissen der Theilung erleichtern und so die Seltenheit derartiger Bilder erklären.

In allerdings nur ausserordentlich seltenen Fällen ist es mir gelungen, diese Beobachtung zu wiederholen. Aber gerade deswegen bin ich nicht geneigt, die Ranvier'schen Schlussfolgerungen als berechtigt anzuerkennen. Darum weil man in vielen hundert Untersuchungen drei- oder viermal dichotomische Theilungen angetroffen hat, ist man noch nicht genöthigt anzunehmen, dass dies die Regel sei und in allen anderen Fällen durch persönliches Ungeschick das Bild zerstört werde. Es ist eine eigenthümliche Erscheinung, dass selbst die grössten Histologen einer physiologischen Theorie zu Liebe ihre Geschicklichkeit bezweifeln und die Richtigkeit der von ihnen gefundenen Thatsachen in Frage stellen, anstatt dass sie, umgekehrt, der physiologischen Theorie zu Leibe gehen.

Wenn ferner Ranvier annimmt, dass von den durch die Theilung entstehenden beiden Fasern die eine centripetal, die andere centrifugal verlaufe <sup>1)</sup>, so muss ich das auf das Entschiedenste in Abrede stellen. In den wenigen Fällen, in denen ich das erwähnte Bild zur Beobachtung bekam, fand die Theilung in sehr grosser Entfernung von der Abgangsstelle statt. Ferner bilden die beiden Theilfasern einen spitzen, nicht einen gestreckten Winkel, was doch der Fall sein müsste, wenn sie wirklich nach entgegengesetzten Richtungen gehen würden. Endlich zeigen meine sämmtlichen Schnittpräparate (ich habe ein Ganglion stets serienweise ohne Verlust in viele Schnitte zerlegt), auch nicht die geringste Andeutung von einem derartigen Verhältnisse.

Schwalbe führt in seiner schon erwähnten Arbeit eine, leicht zu wiederholende, Beobachtung an, die ebenfalls gegen die Ranvier'sche Behauptung spricht. Der aus einem Ganglion austretende Nervenstamm ist stets dicker, als die eintretende sensible

---

1) Dadurch würden auf das leichteste die oben erwähnten Holl'schen Beobachtungen erklärt.

Wurzel; bei der Eidechse z. B. beträgt nach ihm die Breite des eintretenden Stammes 0,149 mm, die des austretenden 0,249 mm.

Aus diesen Gründen muss ich die zweite Ranvier'sche Behauptung als irrig zurückweisen und kann die erste nur in sehr beschänktem Masse gelten lassen.

Kehren wir nach dieser Abschweifung zum Ausgangspunkte zurück.

Hatte das zu untersuchende Object längere Zeit (2—3 Stunden) in der Kochsalzlösung verweilt, dann traten folgende Erscheinungen auf (Taf. XV Fig. 5). Die Zelle füllte die Kapsel nicht ganz aus, sondern hatte sich von derselben zurückgezogen. Auf der Kapsel zeigte sich eine eigenthümliche Zeichnung, wodurch ein Bild entstand, wie es Arnold beschrieben und auf das ich später noch näher eingehen muss. Ein ziemlich regelmässiges Maschenetz überspannte die Zelle und schien in letzter Instanz mit dem jetzt strahlig erscheinenden, zuweilen Fortsätze aussendenden Kernkörperchen zusammenzuhängen. Dies sind reine Schrumpfungsercheinungen.

Die Masse der Zellen beim Frosche vom Nerven- zum Kernpol schwanken zwischen 0,10248 mm und 0,6222 mm, die grössten Durchmesser der Kerne schwankten zwischen 0,03014 mm und 0,01507 mm, die der Kernkörperchen zwischen 0,00822 mm und 0,00411 mm: also bei einer ziemlich beträchtlichen Schwankungsbreite ziemlich grosse Werthe.

So werthvoll diese Methode, die den Ausgangspunkt für fast jede histologische Detailuntersuchung bilden sollte, auch ist, so ist sie doch zur Erkennung derjenigen Strukturverhältnisse, um die es sich hier handelt, nicht mass- und ausschlaggebend. Die Isolation der Zellen kann nur durch sehr gewaltsames Zerzupfen geschehen und ist meist unvollkommen, denn das pericelluläre Bindegewebe ist sehr zäh und schwer zerreisslich. Ich musste mich daher nach anderen Methoden umsehen, die das Bindegewebe lösten, oder zum wenigsten seine Resistenz minderten, ohne dass dabei die histologische Integrität der Zellen verletzt würde. Eine solche Methode aufzufinden ist mir leider nicht gelungen. Alle wirken in stärkerer oder schwächerer Weise alterirend ein und bei ihrer Anwendung muss man daher auf das Peinlichste die Fehlerquellen berücksichtigen. Am zweckentsprechendsten ist mir die von Ar-

nold<sup>1)</sup> empfohlene Behandlungsweise erschienen, die richtig und kritisch angewandt, die besten, ja fast allein brauchbaren Resultate liefert. Dieselbe besteht darin, dass man das Object 4—5 Minuten in 0,2 % Essigsäure und dann auf 12—48 Stunden in 0,01 % Chromsäure legt. Ich wendete gewöhnlich 0,1 % Essigsäure und dann 0,01 % Chromsäure an und liess die Ganglien in dem ersten Reagens, je nach ihrer Grösse, 5—10 Minuten, im letzteren 24—48 Stunden liegen und zerpuffte dann in Glycerin. Als Tinktionsmittel habe ich fast ausschliesslich Goldchlorid (2% und 0,1 %) benutzt, das mir die histologisch und ästhetisch schönsten Bilder lieferte, ohne dass ich die anderen Reagentien vernachlässigte.

In so zubereiteten Objecten ist die Isolation der Zellen sehr leicht, die sich bei einiger Uebung ohne die geringste Gewaltanwendung bewerkstelligen lässt. Der Zellenleib hat sich ziemlich stark von der Kapsel retrahirt; dieselbe erscheint in ungefärbten Präparaten als glashelle, hier und da etwas gefaltete Membran, die überall geschlossen ist und keinerlei Verletzungen erkennen lässt. Sie begleitet den einzigen abgehenden Axencylinder und wird, nachdem derselbe sich mit Mark umgeben, zur Schwann'schen Scheide (Taf. XV Fig. 9).

Die Zellen sind unipolar, d. h. nicht oppositipol; nirgends ist, wie ich nochmals hervorheben muss, an der Kapsel auch nur die geringste Andeutung einer Verletzung vorhanden, die den Verdacht erwecken könnte, als sei eine zweite Faser abgerissen<sup>1)</sup>.

Dies gilt für Kaltblüter wie für Warmblüter. Guye<sup>1)</sup> hat im Sympathicus des Kaninchens bipolare Zellen gefunden. Da man für gewöhnlich die beim Sympathicus gefundenen Resultate auf die Spinalganglien anwendet und umgekehrt (was wohl nicht immer ganz gerechtfertigt sein dürfte), so möchte ich die Richtigkeit jener Beobachtungen anzweifeln.

1) loco citato.

2) Nochmals will ich hervorheben, dass ich auf die Struktur und das Vorkommen der bipolaren Zellen in diesem Theile keine Rücksicht genommen habe, da es mir nur daran lag, die Existenz der unipolaren Zellen nachzuweisen.

3) Guye: Centralblatt für die med. Wissensch., 1866. Die Ganglienzellen des Sympathicus beim Kaninchen.



Die Unipolarität aller Ganglienzellen in den Spinalganglien, namentlich der höheren Wirbelthiere, die durch die Arnold'sche Untersuchungsmethode auf das leichteste zu demonstrieren ist, ist eine nicht zu bestreitende Thatsache. Dabei will ich vorläufig die Spiralfaser unberücksichtigt lassen.

In keiner Weise kann ich daher die Arndt'schen <sup>1)</sup> Untersuchungsergebnisse als richtig anerkennen.

Nach ihm sollen die Ganglienzellen unseres Organes wenigstens bipolar sein; aber auch multipolare sollen vorkommen. Seine Figur 16 stellt eine solche multipolare Zelle dar. Lanzettförmige Fortsätze sollen vom Zellenrande nach verschiedenen Richtungen hin ausstrahlen und zum grossen Theil Kommissurfäden sein.

Aber wie die Verbindung zweier Ganglienzellen im Rückenmark von allen vorurtheilsfreien Beobachtern, in erster Linie von Deiters in seinem berühmten Werke, in's Reich der Fabeln verwiesen ist, ebenso gehört dahin die Behauptung von einer Verbindung zweier Ganglienzellen im Spinalganglion. Wer an der Hand einer sicheren Methode, deren Fehlerquellen genau gekannt sind, den Bau jenes kleinen Organes zu erforschen sucht, wer Vergrösserungen anwendet, die innerhalb der Grenze für die Leistungsfähigkeit unserer Instrumente liegen, dem wird eine derartige Behauptung unbegreiflich erscheinen.

Deiters nennt die Verbindung zweier Ganglienzellen des Rückenmarkes eine histologische Absurdität, man könnte das Gleiche von der Arnold'schen Beobachtung sagen. Wer bei tausendfacher Vergrösserung untersucht, und zwar Gebilde von so ausserordentlich zarter Beschaffenheit, wie die Ganglienzellen, die so sehr leicht auch durch das scheinbar harmloseste Reagens verändert werden, der begiebt sich jeder Kritik. Hier hört das Wissen auf, hier beginnt der Glaube, die exakte Forschung muss sich beugen vor dem kühnen Fluge einer allzu üppigen Phantasie.

2% Goldchloridlösung, welche die Zellen etwas härtet, aber auch brüchiger macht und nach deren Anwendung man Isolationen auf grosse Strecken nicht ausführen kann, giebt sehr schöne, überzeu-

---

1) Arndt: Ueber die Ganglienkörper der Spinalganglien. M. Schultze's Archiv 1875.

gende Bilder von der Unipolarität. Die überall geschlossene Kapsel begleitet, wie weiter oben schon erwähnt, die abgehende Faser. Interessant ist der Verlauf dieser letzteren innerhalb der Kapsel (Taf. XV Fig. 7). Stets am Kernpole entspringend verlässt sie nicht immer in gerader Richtung die Zelle, sondern macht erst eine Halbkreistour um dieselbe innerhalb der Kapsel, um dann ihren Lauf zur Peripherie einzuschlagen. Schwalbe<sup>1)</sup> nennt derartige Fasern „umwindende“ und führt auf dieses Verhältniss den Umstand zurück, dass es so schwer sei, die Zellen mit ihren Fortsätzen auf weite Strecken zu isoliren.

Neben den unipolaren Zellen findet man nicht so selten, wie man a priori anzunehmen geneigt wäre, apolare Zellen. Dieselben sind weniger häufig bei erwachsenen, als bei jugendlichen Thieren (10—14 Tage alten), weniger zahlreich bei Poikilothermen, als bei Homiothermen. Sie liegen nie allein für sich, in welchem Falle sie vor der Kritik kaum bestehen könnten, sondern stets mit einer ausgesprochen unipolaren Zelle zusammen in einer Kapsel (Taf. XV Fig. 8). Die gesammte Zelle hat dann stets eine etwas langgestreckte Form. Die apolaren, richtiger fortsatzlosen Elemente, liegen den fortsatzführenden als halbmondförmige Kuppen an, deren Enden leicht zugespitzt erscheinen. Dass man es hier nicht mit doppelkernigen Zellen zu thun hat, geht daraus hervor, dass zwischen beiden ein feiner dunkler Streif sichtbar ist, der mit der Kapsel zusammenhängt und offenbar die Grenze zwischen beiden bildet. Ob solche Gebilde funktionsunfähige alte Zellen oder Jugendformationen sind, was wahrscheinlicher ist und was schon Sigmund Mayer<sup>2)</sup> für ähnliche Gebilde im Sympathicus angenommen hat, will ich unerörtert lassen.

Bei Anwendung der 2% Goldlösung findet man einen tinktoriellen Unterschied zwischen Zelle einerseits und Kapsel und Nerv andererseits. Letztere sind schwach rosa gefärbt, während die erstere eine tiefblaue, fast schwarze Farbe angenommen hat, ein Verhältniss, dessen schon Bidder<sup>3)</sup> Erwähnung thut.

Neben den gewöhnlichen birn- oder keulenförmigen Zellen

1) l. c.

2) Sigmund Mayer im Stricker'schen Handbuche.

3) Bidder: Reichert's und du Bois-Reymond's Archiv 1868.

findet man auch kleine eckige, oder noch häufiger Pokal ähnliche Gebilde, mit dünnem kurzem Fortsatz (Taf. XV Fig. 10). Derselbe ist an seinem Ende etwas zugespitzt. Diese Elemente, die einen Kern besitzen, der im Verhältniss zu ihrem Durchmesser ausserordentlich gross ist und den ganzen Kernpol ausfüllt, sind offenbar jugendliche Zellen. Sie kommen verschwindend selten bei erwachsenen Thieren vor (beim Frosche habe ich sie gar nicht gefunden), dagegen relativ häufig bei jugendlichen (10—14 Tage alt).

Die Zellen erscheinen schon grob granulirt bei Anwendung von 0,75% NaCl-Lösung. In noch viel höherem Grade tritt diese granulirte Beschaffenheit nach Anwendung der Arnold'schen Methode hervor. Die Zelle retrahirt sich dabei mehr oder weniger stark von der Kapsel (hier scheinen individuelle Differenzen vorzuliegen) und zwar findet dabei die Retraktion hauptsächlich vom Nervenpole aus statt. Der Kern wird in seinen Konturen verwischt und ist nur undeutlich sichtbar, das Kernkörperchen verliert seinen Glanz. Dabei erhält es eine strahlige Beschaffenheit, die namentlich bei Anwendung einer stärkeren Vergrösserung, etwa des Seibert'schen Immersionssystems No. 7, deutlicher wird (Taf. XV Fig. 11). In dem wirren Bilde, das unter solchen Umständen der Zellenleib darbietet, sondern sich bei längerer Beobachtung Erscheinungen ab, die frappant an das von Arnold beschriebene Verhältniss erinnern. Es sieht in der That so aus, als ob die ganze Zelle übersponnen sei von einem Netzwerk äusserst feiner Fäden, deren Durchmesser unmessbar ist. Alle diese Fäden scheinen vom Kernkörperchen auszugehen, von dem sie mit dreieckiger Basis entspringen. Welches Schicksal dieselben erleiden, das entzieht sich an ungefärbten Präparaten der Beobachtung.

Ist das, was man hier sieht <sup>1)</sup> aber wirklich die Erscheinung präformirter Gebilde?

Wenn man bedenkt, welchen chemischen Eingriffen das Ganglion ausgesetzt wird, wenn man berücksichtigt, dass man aus einem Heer von Granulis sich allerlei Formationen konstruiren kann, so wird man stutzig.

Die Essigsäure, in so verdünnter Form und in so kurzer Zeit sie auch angewendet wird, lässt die Elemente aufquellen. Ja, sie

---

1) Vergl. auch: Courvoisier, Beobachtungen über den sympathischen Grenzstrang. M. Schultze's Archiv, Bd. 2.

muss es thun, um die nachher folgende Isolation überhaupt zu ermöglichen. Diese quellende Wirkung wird paralysirt durch die schrumpfende der nachher angewendeten, dünnen Chromsäurelösung. Dieses Reagens muss mindestens 24 Stunden einwirken, um allen Theilen die genügende Widerstandsfähigkeit gegen die Insulte der Präparirnadel zu verleihen. Dieses sind die Nachtheile der Methode, die berücksichtigt werden müssen, und die eine Menge von Fehlerquellen setzen. Man kann aber Fehlschlüsse vermeiden, wenn man scharf kritisch beobachtet. Ein weniger alterirendes Reagens, das Kochsalz, das doch immerhin den inneren Bau der Elemente unberührt lässt, wenn es auch nicht gewährt, ihre äussere Gestalt bei seiner Anwendung zu erhalten, dieses Reagens bringt das fragliche Fadennetz nicht zur Beobachtung. (Das Fadennetz, das nach stundenlanger Einwirkung auftritt, gehört der Kapsel an und weist auf Faltenbildungen in derselben und Schrumpfung hin.) Wir haben ausserdem ein grobgranulirtes Object, das wir bei starker Vergrösserung betrachten müssen. Nur zu leicht verbindet man da, absichtslos, die einzelnen Granula zu Linien, und hat man erst eine Linie, so ist ein Liniennetz bald gefunden.

Ich kann aus jenen Gründen jenes Arnold'sche Fadennetz nicht als präformirt anerkennen, ebensowenig wie ich die strahlige Beschaffenheit des Kernkörperchens als natürlich betrachten kann. Ich halte diese Erscheinungen vielmehr für Schrumpfungsphänomene.

Hier möchte ich einer Untersuchungsweise das Wort reden, die ich in ihren schüchternen Anfängen in meiner Arbeit über „die Ranvier'schen Einschnürungen und Lantermann'schen Einkerbungen“ (His-Braune — du Bois-Reymond Archiv 1878 Anat. Abth.) entwickelt habe. Jede Betrachtung eines Objectes, das längere Zeit der Einwirkung eines Reagens ausgesetzt war, muss in Betreff der feineren Struktur falsche Resultate liefern, weil das Endprodukt der Einwirkung, nicht deren Reihenfolge zur Beobachtung gelangt. Aber gerade die Erkennung der letzteren ist, wenigstens bei Arbeiten im Gebiete der Neurohistologie, von entscheidender Wichtigkeit. Erst wenn man gesehen hat, wie das Gewebe unter der allmählichen Einwirkung der Zusatzflüssigkeit Veränderungen eingeht, wenn man die Natur dieser Veränderungen erkannt hat, erst dann ist man berechtigt, Schlüsse über die Struktur zu ziehen. Ich glaube wohl, dass eine Menge falscher

und ungenauer Beobachtungen der Wissenschaft erspart blieben, wenn diese Betrachtungsweise streng durchgeführt würde.

Auch die Spiralfaser kann ich nicht als präformirt anerkennen.

Um dieselbe überhaupt zu Gesicht zu bekommen, muss man Färbemittel anwenden, und zwar sollen dünne Goldlösungen (0,1%) und dünne Charminlösungen von Vortheil sein. Mit letzteren, die Bidder <sup>1)</sup> empfohlen hat, habe ich kein Glück gehabt; die Objecte wurden darnach brüchig und die Bilder nicht verwerthbar. Aber auch mit der Goldimprägnirung habe ich fast durchweg negative Resultate zu verzeichnen. Ich will nicht sagen, dass ich nie die Spiralfaser gesehen habe, aber wenn ich ein Bild unter dem Mikroskop hatte, das an dieselben erinnerte, so konnte es doch eine scharfe Kritik nicht ertragen. Striche, die quer über die Schneide der Nervenfasern gehen, die einen leicht geschlängelten Verlauf haben oder sich zu einer Spirale vereinigen, die täuschend dem Arnold'schen Bilde glich, berechtigten mich einerseits, wie das seltene Vorkommen andererseits nicht, dieselben als Ausdruck einer zweiten Nervenfasers aufzufassen.

Auch die Abbildungen der Vertheidiger der Spiralfaser können mich von der Präexistenz derselben nicht überzeugen. Bidder's und Arnold's Bilder sind ein wenig schematisch, Kollmann's und Arnstein's <sup>2)</sup> sind nicht ganz klar. Auch der Zeichnung, die W. Krause <sup>3)</sup> in seiner allgemeinen Anatomie giebt, dürfte wohl keine überzeugende Kraft zukommen.

Eben jene oben erwähnten Fehlerquellen der Isolationsmethode sind auch hier zu berücksichtigen: nach der leichten Quellung die stärkere Schrumpfung der nervösen Elemente. Die Scheide wird für den Nerven etwas zu weit und legt sich in Folge dessen und in Folge der Präparation in Falten, die jenes Bild vor-täuschen.

Die Arnold'sche Spiralfaser ist also ein optisches Phänomen, hervorgerufen durch Faltenbildung der Scheide.

---

1) Bidder: Reichert-du Bois-Reymond's Archiv 1868.

2) Kollmann und Arnstein: Die Ganglienzellen des Sympathicus. Zeitschrift für Biologie, Bd. II.

3) A. W. Krause: Allgemeine und mikroskopische Anatomie 1876.

Arnold hat ferner eine Beobachtung wiederholt, die schon Harless <sup>1)</sup> am Torpedo gemacht hat, die seitdem vielfach beschrieben ist, der aber nie rechter Glaube geschenkt wurde. Er lässt den Axencylinder im Kernkörperchen enden und betrachtet letzteres als eine knopfartige Anschwellung des ersteren. Ja, er geht noch weiter. Nach ihm ist der Kern der Zelle nichts weiter, als eine Anschwellung des Nervenmarkes. So kommt er, mit Rücksicht auf jenes Fadennetz, schliesslich zum Leugnen der Zellennatur des Ganglienkörpers.

Mir ist es leider nie gelungen, auch nur andeutungsweise ähnliche Bilder zu erhalten.

Aber selbst wenn es richtig wäre, wenn der Kern eine Fortsetzung des Markes, das Kernkörperchen das Ende des Axencylinders wäre (logisch müsste man das Verhältniss umkehren), selbst wenn das Fadennetz in Wirklichkeit vorhanden wäre, so sehe ich doch in der ganzen Arnold'schen Deduktion auch nicht einen zwingenden Grund für das Leugnen der Zellennatur. Ausserdem, in zweiter Linie, sprechen auch alle physiologischen Thatsachen so dagegen, dass man ruhig den Arnold'schen Pessimismus ablehnen kann.

Betrachten wir nun den Kern und jene oben erwähnten „Polarkerne.“

Was den ersteren anlangt, so habe ich zu den bisher bekannten Thatsachen Neue nicht hinzuzufügen. Davon, dass derselbe eine Membran habe, ein Schluss, der aus dem an ihm beobachteten doppelten Kontur gezogen wird, habe ich mich nicht überzeugen können. Uebrigens ist diese Frage von so untergeordneter Bedeutung, dass ein näheres Eingehen darauf nicht der Mühe lohnt.

Nur bei jugendlichen Thieren findet man hin und wieder Zellen, die zwei Kerne haben, bei erwachsenen kommt er nur einfach vor.

In der oben erwähnten helleren Schicht der Zelle, die am Nervenpol liegt, hat Courvoisier <sup>2)</sup> eine Kernanhäufung beschrieben. Diese Kerne sollen sich von den sogenannten Kapselkernen dadurch unterscheiden, dass sie weniger glänzend sind und sich

1) Harless: Müller's Archiv, 1841, p. 283.

2) l. c.

in Goldlösung nicht färben. Dem letzteren kann ich nicht ganz zustimmen. In meinen Präparaten sind alle Kerne, ob sie der Kapsel, ob dem perizellulären Bindegewebe angehören, ob es die Polarkerne sind, gleichmässig rosa tingirt. Ihre Gestalt ist länglich oval; ihre Substanz deutlich grob granulirt, ihre Zahl sehr wechselnd. Weniger reichlich und gut sind sie bei Poikilothermen zu sehen (Taf. XV Fig. 9), Säuger, besonders Meerschweinchen und Kaninchen, haben sie in grosser Menge (Taf. XV Fig. 12), wie überhaupt der Reichthum der Kapsel und des Bindegewebes an Kernen bei den letzteren ein ungleich grösserer ist, als bei den ersteren.

Die Polarkerne sind in der hellen Schicht unregelmässig angeordnet und scheinen vollkommen mit den Kapselkernen identisch zu sein. Diese letzteren werden sichtbar, wenn die Zelle sich von der Kapsel retrahirt hat, man sieht sie dann regelmässig, wandständig angeordnet. Sie sind die Kerne eines von Fraentzel <sup>1)</sup> beschriebenen Endothelialüberzuges der Kapsel.

Häufig kann man um dieselben deutliche Striche sehen, die viereckige oder polygonale Felder auf der Kapsel bilden. Die Thatsache, dass diese Kerne meistens wandständig gesehen werden, ist auf den Umstand zurückzuführen, dass die Retraktion der Zelle von der Kapsel gleichmässig von den Seiten her erfolgt.

Aber auch auf dem Theile der Kapsel, der den Zellenleib bedeckt, sind sie vorhanden und man kann dies unter günstigen Umständen leicht konstatiren, namentlich dann, wenn die Präparate, nur angefärbt sind (Taf. XV Fig. 13) und man sich des Abbe'schen Beleuchtungsapparates ohne Blendung bedient. In letzterem Falle, wo die Objecte in Licht ertränkt werden, sieht man die nervösen Bestandtheile zwar nicht oder nur sehr undeutlich. Dagegen treten die kernigen Elemente des Bindegewebes, und dazu muss wohl die Kapsel gerechnet werden, obwohl in ihr keine Fibrillen vorhanden sind, wie Arndt <sup>2)</sup> behauptet, in schönster Weise hervor.

Die Kapsel erscheint dann, namentlich bei Säugern, mit zahlreichen Kernen bedeckt. Unter solchen Verhältnissen fällt auch das Auffallende in der Kernanhäufung am Nervenpole weg.

---

1) Fraentzel: Virchow's Archiv, Bd. 38, p. 554.

2) l. c.

Bei gewöhnlicher Beleuchtung und intensiverer Färbung werden die über der Zelle gelegenen Kerne wenig sichtbar in Folge der dunkleren Tinktion des Zellenleibes, treten dagegen mehr am Nervenpole hervor, weil hier, als am *locus minoris resistentiae*, die stärkste Retraktion stattfindet.

Aus diesem Grunde bin ich geneigt, Kapsel- und Polarkerne als identisch zu betrachten. Dass sie wirklich Kerne eines Endothelüberzuges sind, geht ausser aus jener oben beschriebenen Beobachtung noch aus folgender hervor. In einem Präparate vom Ganglion gasseri des Frosches zeigte eine kleine Zelle fünf grosse, dunkelrothe Kerne (Taf. XV Fig. 14), die in viereckigen Feldern lagen. An einem Ende der Kapsel fand sich ein Eindruck und an demselben ein rundliches Gebilde mit Kern, Kernkörperchen und einem Fortsatz, der nach der freien Seite hin abging. Es war also offenbar eine Zelle aus der Kapsel ausgetreten, wodurch die Kerne der letzteren schön sichtbar wurden.

Welche Grösse diese Kerne erreichen können, zeigt die beigegebene Abbildung einer Ganglienzelle aus dem Ganglion gasseri von Triton cristatus (Taf. XV Fig. 15).

Nur Weniges möchte ich noch über die „fibrilläre Struktur“ unserer Gebilde hinzufügen.

Deutliche Bilder von derselben zu erhalten, war mir nicht möglich, obgleich ich auf das minutiöseste die von Max Schultze angegebenen Untersuchungsmethoden befolgte und namentlich das Jodserum anwendete, zu dessen Herstellung mir, in Folge eines glücklichen Zufalles, das Fruchtwasser von einem Wiederkäuerembryo zu Gebote stand.

Indessen wage ich nicht, aus meinen negativen Resultaten einen Schluss zu ziehen. Die bestechende Konsequenz der von Max Schultze aufgestellten Theorie von der fibrillären Struktur der nervösen Elemente, die Wucht der von ihm vorgebrachten Thatsachen drängen jeden Zweifel an ihrer Richtigkeit zurück, obgleich sie ihn nicht ganz zu beseitigen vermögen.

Darauf kam es mir aber auch bei meinen Untersuchungen gar nicht an. Ich wollte Klarheit über die Existenz der Spiralfaser gewinnen und bin zu der Ueberzeugung gelangt, dass dieselbe nicht als präformirt zu betrachten ist.

Vielmehr kommen in den Spinalganglien der (von mir untersuchten Arten) Amphibien und Säugethiere (leider



konnte ich von Reptilien und Vögeln kein brauchbares Material erlangen) **nur unipolare Zellen vor.**

Damit ist denn die alte Kluft zwischen den Beobachtungen an Torpedo und an Säugern wieder hergestellt.

Diese zu überbrücken muss nun meine nächste Aufgabe sein; es müssen sich Verbindungen in der vorhandenen Wirbelthierreihe zwischen dem einen Extrem zum anderen herstellen lassen, es müssen, durch eine successive Untersuchung der Spinalganglien bei allen Wirbelthierklassen, Uebergänge von den Fischen zum Menschen gefunden werden.

Am Schlusse dieser Abhandlung ist es mir eine angenehme Pflicht, den Gefühlen des Dankes gegen meinen hochverehrten Lehrer, Herrn Geh. Med.-Rath du Bois-Reymond öffentlich Ausdruck verleihen zu können für die Erlaubniss, meine Untersuchungen in der histologischen Abtheilung des physiologischen Laboratoriums hiesiger Universität anstellen zu dürfen.

---

### Erklärung der Abbildungen auf Tafel XV.

---

- Fig. 1. Ganglienzelle aus dem Spinalganglion von torpedo marmorata.  
 Fig. 2. Ganglienzelle aus der motorischen Portion des Ganglion Gasseri vom Hecht.  
 Fig. 3, 4, 5. Ganglienzellen aus dem Spinalganglion vom Frosch in Kochsalz (0,75 %) isolirt (<sup>400</sup>/<sub>1</sub>).  
 Fig. 6. Dichotomische Theilung.  
 Fig. 7, 8. Ganglienzellen aus dem Spinalganglion des Frosches nach der Arnold'schen Methode isolirt, mit 2 % Goldchloridlösung imprägnirt (<sup>300</sup>/<sub>1</sub>, <sup>500</sup>/<sub>1</sub>).  
 Fig. 9. Eine ebensolche Zelle mit 0,1 % Goldchloridlösung behandelt.  
 Fig. 10. Becherförmige Zelle aus dem Ganglion Gasseri eines jungen Hundes (14 Tage alt) (<sup>300</sup>/<sub>1</sub>).  
 Fig. 11. Ganglienzelle aus dem Spinalganglion des Frosches nach der Arnold'schen Methode isolirt (<sup>700</sup>/<sub>1</sub>).  
 Fig. 12. Ganglienzelle aus dem Spinalganglion des Meerschweinchens (<sup>400</sup>/<sub>1</sub>).  
 Fig. 13. Ganglienzelle aus dem Spinalganglion eines jungen Hundes (<sup>300</sup>/<sub>1</sub>).  
 Fig. 14. Ganglienzelle aus dem Ganglion Gasseri des Frosches mit Picrocarmin tingirt.  
 Fig. 15. Ganglienzelle aus dem Ganglion Gasseri von Triton cristatus.
-

## Ueber Degeneration und Regeneration zerquetschter Nerven.

Von

Professor **E. Neumann**  
in Königsberg i. Pr.

(Nach in Gemeinschaft mit Dr. G. Dobbert angestellten Untersuchungen.)

Hierzu Tafel XVI.

Obwohl bereits seit geraumer Zeit kaum ein Jahr verflossen ist, welches nicht neue Untersuchungen nach Nervendurchschneidungen und die hienach eintretenden Degenerations- und Regenerations-Vorgänge zu Tage gefördert hätte, so ist doch unstreitig der gesicherte Erwerb auf diesem Forschungsgebiete immer noch als ein wenig befriedigender zu bezeichnen; vielmehr hat fast jede neue Arbeit auch neue Zweifel geweckt. Eine andere Methode, welche sich zum Studium dieser Prozesse eignet, da sie in gleicher Weise, wie die Durchschneidung, eine Unterbrechung der Leitung im Nerven bewirkt, nämlich die Zerquetschung desselben an umschriebener Stelle, ist bisher, wie es scheint, nicht zur Anstellung einer grösseren systematischen Versuchsreihe benutzt worden und doch kann es keinem Zweifel unterworfen sein, dass dadurch viel einfachere und übersichtlichere anatomische Verhältnisse geschaffen werden. Dieser Umstand ermuthigte mich, von Neuem das schwierige Problem in Angriff zu nehmen und ich theile in den folgenden Zeilen die Resultate mit, zu welchen eine nach der genannten Richtung hin durchgeführte Untersuchung, an der Herr Dr. G. Dobbert thätigen Antheil nahm, geführt hat.

Die Literatur, soweit mir dieselbe bekannt ist, enthält nur wenige kurze, speziell hierhergehörige Notizen; so hat z. B. Erb <sup>1)</sup>

---

<sup>1)</sup> Erb, zur Pathologie und pathol. Anatomie peripherer Nerven. Archiv f. klin. Medicin. Bd. V.

einige Experimente mitgetheilt, in welchen er bei Fröschen und Kaninchen den N. ischiadicus oder Aeste desselben mit einer Pinzette zerquetscht hatte; ebenso berichten Hertz <sup>1)</sup> und neuerdings Ranvier <sup>2)</sup> über solche Versuche und auch Beneke <sup>3)</sup> bediente sich bei seinen Versuchen neben der einfachen Discision und Excision eines Nervenstückes der Quetschung durch einen kräftig zugeschnürten und dann sofort wieder entfernten Ligaturfaden, ohne jedoch in der Beschreibung die Folgen dieser verschiedenen operativen Eingriffe zu sondern.

Bei unseren in grosser Zahl an Fröschen und Kaninchen ausgeführten Experimenten benutzten wir stets das letztere von Beneke angegebene Operationsverfahren. Ein etwa  $\frac{1}{4}$  mm dicker Zwirnfaden wurde unter dem Nerven durchgeführt, eine Schlinge aus demselben gebildet, diese über einem cylindrisch zusammengerollten kleinen Lederstücke oder einer kleinen Federspule mit Kraft zugezogen, unmittelbar darauf durchschnitten und entfernt. Bei Kaninchen wurden zu den Versuchen ihrer leichten Zugänglichkeit wegen theils die N. ulnares (oberhalb der Ellenbogenbeuge) theils die N. tibiales postici (in der Kniekehle) gewählt und der Ligatur eine Freilegung der Nerven durch Inzision der Bedeckung vorausgeschickt. Zu den Froschexperimenten diente dagegen ausschliesslich der N. ischiadicus oberhalb der Theilungsstelle und zwar wurde auch hier anfänglich so verfahren, dass die Haut gespalten und der Nerv in dem Muskelinterstitium aufgesucht wurde. Bald machte ich jedoch die Erfahrung, dass man mit einem noch einfacheren Operationsverfahren eben so sicher zum Ziele kommt, es genügte nämlich unterhalb des Nerven hart am Knochen den Oberschenkel mit einer Nadel zu durchstechen und mittelst derselben den Ligaturfaden einzuführen, der alsdann über der Rückenfläche des Oberschenkels zugeschnürt wurde; bei dieser Ligatur en masse ist die Wirkung auf den Nerven, wie ich mich überzeugte, ganz dieselbe wie bei isolirter Zerquetschung desselben; ausserdem werden auch die Muskeln von der Ligatur durchschnit-

1) Hertz, über Degeneration und Regeneration durchschnittener Nerven. Virchow's Archiv, Bd. 46.

2) Ranvier, Leçons sur l'histologie du système nerveux. II. p. 25.

3) Beneke, über die histologischen Vorgänge in durchschnittenen Nerven. Virchow's Archiv, Bd. 55.

ten, während die dünne und elastische Haut (ich benutzte meistens jüngere Exemplare von *Rana temporanea*) gewöhnlich keine Kontinuitätstrennung, abgesehen von den Stichstellen, erleidet, obwohl es allerdings auch vorkommt, dass dieselbe in gewissem Umfange zersprengt wird. Abgesehen von letzteren Fällen ist der Eingriff offenbar ein sehr geringfügiger und ich habe nur wenige Frösche dabei verloren, obwohl ich häufig genug die Operation doppelseitig ausführte.

Ich beginne die Darstellung meiner Versuchsergebnisse mit einer kurzen Beschreibung der makroskopisch wahrnehmbaren Veränderungen. Dieselben beschränken sich fast lediglich auf die Quetschstelle, da der peripherische Theil des Nerven trotz eintretender Degeneration sein normales Aussehen kaum ändert; es erklärt sich dies daraus, dass unter den genannten Bedingungen immer bald, wie wir sehen werden, eine Neubildung von Nervenfasern folgt und die Degeneration also nicht, wie nach Durchschneidungen, zu einer makroskopisch kenntlichen Atrophie vorschreitet. An der Stelle der Umschnürung sind die Veränderungen, wie begreiflich, im Allgemeinen um so auffälliger, je kürzere Zeit nach der Operation verflossen ist. Der unmittelbare Effekt derselben besteht in einer tiefen circulären Schnürfurche, sodass centrales und peripherisches Nervenstück nur durch ein sehr dünnes Filament in Verbindung bleiben; die röthliche und transparente Beschaffenheit des Verbindungstückes lehrt sofort, dass hier alles Mark aus den Nervenfasern ausgepresst ist und hiermit im Einklange steht, dass der Nerv ober- und unterhalb der Schnürstelle bei aufmerksamer Betrachtung oft eine deutliche kolbige Anschwellung erkennen lässt, — Verhältnisse, welche in dem sogleich zu erwähnenden mikroskopischen Befunde der einzelnen Fasern ihr vollständiges Spiegelbild finden. In der nächsten Zeit markirt sich die Quetschung weniger durch eine Einschnürung, da diese sich ziemlich bald ganz ausgleicht, als vielmehr durch eine mehr oder weniger intensive Röthung, welche hauptsächlich von Blutextravasaten herrührt (s. weiter unten); nicht selten bildet sich in diesem Stadium sogar eine spindelförmige Auftreibung der verletzten Stelle aus. Allmählig verliert sich alsdann im weiteren Verlaufe die Röthung, der Durchmesser des Nerven nimmt wieder etwas ab und zuletzt bleibt als Merkzeichen der Verletzung nur eine flach eingeschnürte etwas transparente graue Stelle zurück, welche

eine etwas grössere Ausdehnung hat als die ursprüngliche Schnürfurche. Auch diese letzte Spur verwischt sich allmählig vollständig, bei Kaninchen schon nach 10—14 Tagen, bei Fröschen frühestens nach einem Monat.

Eine Verwachsung des Nerven mit der Umgebung tritt, selbst bei gleichzeitiger Verletzung der letzteren durch die beschriebene Umschnürung en masse, während der ganzen Dauer des Heilungsprozesses nicht ein; ebensowenig kommt es an der Quetschstelle zu einer festen Verlöthung der Nervenfasern untereinander durch ein Narbengewebe, vielmehr lassen sich letztere jederzeit leicht in ihrem Verlaufe durch die Quetschstelle hindurch verfolgen und hierin liegt für die mikroskopische Untersuchung ein sehr wesentlicher Vortheil gegenüber den Schnittwunden, bei denen bekanntlich sehr bald eine so innige Verschmelzung der Nervenstümpfe mit einem Narbengewebe stattfindet, dass es nur mit Mühe gelingt, ihr Verhalten innerhalb desselben zu erkennen. Besonders geeignet für die isolirte Darstellung der einzelnen Fasern ist die von mir bereits vor längerer Zeit <sup>1)</sup> zum Studium der Nervenregeneration empfohlene und seitdem von fast allen späteren Untersuchern (Eichhorst, Ranvier, Tizzoni u. A.) mit Vorliebe benutzte Behandlung mit Ueberosmiumsäure. Wenn der verletzte Nerv, frisch dem Körper entnommen, 24 Stunden lang in einer 1procentigen Lösung dieses Reagens verweilt hat und alsdann noch auf einige Tage in destillirtes Wasser eingelegt worden ist, so ist der Zusammenhang seiner Fasern so gelockert und diese selbst haben so an Festigkeit gewonnen, dass ihre Isolirung auf grosse Strecken hin, auch durch den Ort der Verletzung hindurch, keine grösseren Schwierigkeiten darbietet, als bei einem ganz normalen Nerven.

Wenn noch kürzlich Ranvier <sup>2)</sup> das Zerzupfen des zentralen Stumpfes durchschnittener Nerven und die Herstellung von Präparaten, an welchen man die Fasern desselben in die jungen Fasern der Narbe übergehen sieht, als eine mühsame und delikate Operation bezeichnet hat, so kann man an zerquetschten Nerven, die sich im Zustande der Regeneration befinden, diesen Uebergang bei jeder Faser mit Leichtigkeit erkennen und die verschiedenen

1) E. Neumann, Degeneration und Regeneration nach Nervendurchschneidungen. Archiv f. Heilkunde, IX, p. 193. 1868.

2) Ranvier l. c. II. p. 60.

Modifikationen desselben in dem Präparat eines einzigen kleinen Nervenbündels übersehen. — Dass andererseits die Osmiumbehandlung auch mancherlei Schattenseiten hat, kann nicht geläugnet werden; hierher rechne ich vor Allem den Umstand, dass an solchen Präparaten eine Darstellung des Achsencylinders durch Tinktionsmittel nur sehr unvollkommen gelingt; wenigstens ist es mir nicht möglich gewesen, denselben durch irgend ein von mir versuchtes Mittel so deutlich innerhalb der schwarzen Markscheide zu färben, wie es etwa die von Cossy und Dèjérine <sup>1)</sup> gegebenen Abbildungen von Präparaten, die mit Picrocarmin behandelt worden, zeigen. Auffallender Weise bezeichnen die genannten Autoren die von ihnen angewandte Methode als die Ranvier'sche, während Ranvier selbst (l. c. I p. 327), ebenso wenig wie ich, an Osmium-Präparaten eine Färbung der Achsencylinder durch Picrocarmin erzielte, wenn es sich um degenerirte Nerven, auf welche sich die Angaben von Cossy und Dèjérine beziehen, handelte. Sehr schöne Färbungen der Kerne kann man dagegen durch Benutzung saurer Carminlösung (nach Schweigger-Seidel) erhalten.

Um eine feste Basis für die Beurtheilung der mikroskopischen Veränderungen zu gewinnen, mit welchen der Nerv auf das ihm zugefügte Trauma reagirt, ist es natürlich zunächst erforderlich, die unmittelbare Wirkung der Quetschung zu kennen. Dieselbe wird durch die Fig. 1 dargestellt. Man sieht die Faser in einer der Breite des zur Umschnürung benutzten Ligaturfadens entsprechenden Längenausdehnung aufs Aeusserste verdünnt und, wie die Osmiumfärbung darthut, vollständig ihres Markgehaltes beraubt; dieser verdünnte, meist etwas geschlängelte Theil der Fasern nimmt nach aufwärts wie nach abwärts sehr allmählig an Breite zu, sodass 2 lange, spitz ausgezogene Kegel gebildet werden, und hierauf folgt, indem dabei meistens wiederum ein geringer Abfall der Faserbreite stattfindet, der Uebergang in die normal beschaffenen Abschnitte. Fragen wir, wie sich in diesem Zustande die einzelnen Bestandtheile der Nervenfaser verhalten, so ist es zunächst klar, dass die Schwann'sche Scheide in ihrer Continuität erhalten bleibt, sie ist es, welche, indem sie ihres Inhaltes verlustig gegangen ist, die dünne fadenförmige Verbindung zwischen beiden

1) Cossy und Dèjérine, Recherches sur la dégénérescence des nerfs séparés de leur centre. Archives de physiologie, 1875, p. 567.

Nervenenden herstellt; in gleicher Weise verhalten sich die Bindegewebsfibrillen der Henle'schen Scheide, welche man ebenfalls deutlich in ihrer Kontinuität durch die Quetschstelle hindurch verfolgen kann, theils frei zwischen den kollabirten Schwann'schen Scheiden verlaufend theils den letzten so innig anhaftend, dass es schwer zu entscheiden ist, ob das wellig geschlängelte Aussehen der letzteren nicht vielleicht den begleitenden Fibrillen zuzuschreiben ist. Ueber die Kerne der Schwann'schen Scheide giebt eine gelungene Carmintfärbung Auskunft: sie lehrt, dass dieselben durch die quetschende Wirkung des Fadens nicht (oder wenigstens nur zum Theil) verdrängt werden, denn es ist sehr gewöhnlich, dass man in den dünnen Verbindungsfäden der Nervenfasern rothe Kerne, kleine spindelförmige Auftreibungen bedingend, eingelagert findet (Fig. 1a), woraus zu folgern sein dürfte, dass sie der Innenfläche der Schwann'schen Scheiden nicht locker anliegen, sondern derselben inniger adhären resp. in der Membran der Scheiden fest eingefügt sind. — Ueber das Verhalten des Nervenmarks ist es ebenfalls leicht sich zu orientiren; es ist unzweifelhaft aus der Quetschstelle nach beiden Seiten hin verdrängt und in die angrenzenden Theile der Fasern hineingepresst worden; dies geht theils aus der meistens deutlich sichtbaren Aufschwellung derselben vor ihrem Uebergange in die normal beschaffenen Theile theils aus der intensiven Schwärzung der Fasern ober- und unterhalb der Einschnürung hervor. Achtet man auf den letzten Umstand, so kann man oft genau die Grenze angeben, bis zu welcher das eingepresste Mark vorgedrungen; in einer scharf gezeichneten, übrigens sehr wechselnd gestalteten Bogenlinie (Fig. 1 b. b.), welche von einem Rande der Nervenfaser zu dem anderen hinüberläuft, hört das normale Aussehen der Nervenfaser mit ihrem hellen Mittelstreifen und ihren dunkeln Rändern auf und von hier ab sieht man den Inhalt der Faser durch eine gleichmässig dunkelschwarze Markmasse gebildet, welche unter allmählichem Abklingen der Farbe sich bis in die Spitzen jener kegelförmigen Faserabschnitte erstreckt. Von Interesse ist hiebei die Frage, ob die Ranvier'schen Schnürringe, falls solche in unmittelbarer Nähe der Quetschstelle im Bereiche der Markeinpressung vorhanden sind, dem weiteren Vordringen des Markes ein Ziel setzen; es ist das entschieden nicht der Fall, vielmehr wird das Mark durch dieselben hindurchgepresst, sie verbreitern sich dabei

etwas und erscheinen von derselben dunkelgeschwärzten Markmasse erfüllt, wie sie sich beiderseits von ihr befindet (Fig. 2). Es stimmt dies sehr wohl mit der von Boll<sup>1)</sup>, Hesse<sup>2)</sup> u. A. konstatirten Thatsache überein, dass ein künstlich durch Zusatz von Wasser in den Nervenfasern erzeugter Markstrom durch die Ranvier'schen Einschnürungen hindurchgeht, ohne an ihnen ein solches Hinderniss zu finden, dass man das Vorhandensein einer wirklichen Scheidewand daselbst anzunehmen hätte. — Am schwierigsten ist die Ermittlung des Verhaltens des Achsencylinders; sicher ist, dass er gemeinsam mit dem Marke an der Stelle der Ligaturumschnürung eine vollständige Unterbrechung erleidet und dass der dieser Stelle der Faser entsprechende Abschnitt desselben nach oben und unten verdrängt wird, fraglich dagegen, ob er sich hier inmitten des Markes als axiales Band erhält oder ob er sich mit diesem etwa vermischt. Dürfen wir den zentralen hellen Streifen im Bilde einer normalen, mit Osmium behandelten Nervenfasers als Ausdruck der Sonderung des Inhalts desselben in Markscheide und Achsencylinder betrachten, so scheint die letzte Annahme wahrscheinlicher, da, wie angegeben, in den an die Ligatur angrenzenden Theilen jener helle Streifen in der Mitte fehlt und vielmehr eine gleichmässig dunkle Färbung auftritt. Eine Entscheidung hierüber (und auch über den Verbleib der neuerdings wiederum von mehreren Forschern mit Bestimmtheit angenommenen Achsencylinderscheide<sup>2)</sup>) wird sich vermuthlich erst fällen lassen, wenn wir in dem Besitz vollkommenerer Mittel zur Darstellung des Achsencylinders gelangt sein werden, als wir sie gegenwärtig besitzen<sup>3)</sup>. —

An den beschriebenen, durch die Verletzung erzeugten Zustand der Fasern schliessen sich nun, wie es bei Durchschneidungen der

1) Boll, über Zersetzungsbilder der markhaltigen Nervenfasers. *Archiv f. Anat. und Physiol.* 1877 p. 288.

2) Hesse, zur Kenntniss der peripherischen markhaltigen Nervenfasers *ibid.* 1879 p. 34.

3) Wenn vorstehend, sowie auch im weiteren Verlaufe dieser Abhandlung die Kühne-Ewald'schen „Hornscheiden“ keine Berücksichtigung gefunden haben, so wird diese Versäumniss, hoffe ich, Entschuldigung finden, nachdem Hesse (l. c.) mit, wie mir scheint, guten Gründen die Präexistenz derselben als morphologischer Bestandtheile der Nervenfasers angefochten hat.



Fall ist, Veränderungen, theils degenerativer theils regenerativer Natur. Während der periphere an der Quetschstelle gelegene Theil der Faser eine Umwandlung erfährt, der ihn des Leitungsvermögens beraubt, entwickeln sich innerhalb der Schwann'schen Scheide zuerst an der Stelle, wo dieselbe durch die Quetschung ihres Inhaltes beraubt ist, weiterhin im ganzen peripherischen Abschnitte zum Ersatz für die degenerirten Elemente neue funktionsfähige Nervenfasern. In der Beschreibung der Detail's dieser Vorgänge will ich die bei den verschiedenen Versuchsthiere, Fröschen und Kaninchen gewonnenen Resultate auseinander halten.

### I. Versuche bei Fröschen.

Schon Eichhorst<sup>1)</sup> ist der früher vielfach verbreiteten Ansicht, dass sich Frösche zum Studium der Nervenregeneration nicht eignen, entgegengetreten und hat angegeben, dass sich bei denselben, wenn sie unter günstigen Verhältnissen sich befinden und namentlich auch gefüttert werden, der Regenerationsprozess in derselben Weise, wie bei Kaninchen, allerdings langsamer, vollzieht. Nach meinen sehr zahlreichen Froschexperimenten kann ich diesen Angaben nicht nur beipflichten, sondern muss diese Thiere sogar ganz besonders zu Untersuchungen über die Wirkung der Nervenquetschung empfehlen, da die Operation, in der oben angegebenen Weise ausgeführt, eine höchst einfache ist und die danach eintretenden Heilungsvorgänge sich in relativ kurzer Zeit entwickeln, sodass ich z. B. schon nach 12 Tagen an der Quetschstelle neugebildete Nervenfasern zu erkennen im Stande war. Man erhält dieses günstige Resultat übrigens auch ohne dass man den Fröschen Nahrung giebt oder ihnen in anderer Beziehung eine besondere Pflege zu Theil werden lässt, wenn man nur einem Umstande Rechnung trägt, der bekanntlich auf das ganze vegetative Leben der Frösche von entscheidendem Einfluss ist: der Jahreszeit. Während der Wintermonate bis zum Frühjahr hin ist die Reaktion, welche dem Trauma folgt, eine äusserst träge oder wohl selbst = Null, man sieht alsdann nicht nur die Neubildung von Nervenfasern ausbleiben, sondern auch die degenerativen Veränderungen des

1) Eichhorst, über Nervendegeneration und Nervenregeneration. Virchow's Archiv Bd. 59.

peripherischen Nerventheils bleiben auf einer minimalen Stufe stehen. Man muss sich daher lediglich an Sommerfrösche (natürlich frisch eingefangene) halten und wählt am besten die Zeit zwischen Anfang Juni und Ende September. Die Schnelligkeit, mit welcher hier die Restitution eines zerquetschten Nerven erfolgt, ist geradezu überraschend im Vergleich mit dem torpiden Verhalten der Winterfrösche und die von früheren Beobachtern erhaltenen negativen Resultate können sich nur auf letztere beziehen. Uebrigens habe ich es meistens vorgezogen, junge kleine Frösche zu benutzen, da sie die Operation nicht nur besser zu ertragen scheinen, sondern auch die Energie des Heilungsprocesses bei ihnen offenbar eine grössere ist.

1. Periphere Degeneration. Beginnen wir mit der in dem peripherischen Nerventheile eintretenden Degeneration. Dieselbe ist, wie ich besonders betonen möchte, in allen Fällen zu beobachten, in welchen später eine Restitution erfolgt; niemals habe ich gesehen, dass eine Neubildung von Nervenfasern an der Quetschstelle eine direkte Verbindung zwischen den Fasern des zentralen Nerventheils und den intakt gebliebenen peripherischen Fasern hergestellt hätte. Diese Thatsache scheint mir für die noch immer nicht entschiedene, vielmehr selbst in neuester Zeit <sup>1)</sup> in verschiedenem Sinne beantwortete Frage, ob durchschnittene Nerven bei passender Coaptation durch eine Naht *prima intentione* zusammenwachsen können, nicht ohne Interesse zu sein, denn sicherlich sind die Bedingungen zu einer Wiedervereinigung in unserem Falle, wo die beiden Enden jeder Faser mittelst der Schwann'schen Scheide mit einander in Verbindung bleiben und sich in kurzer Distanz gegenüberstehen, als so günstige zu bezeichnen, wie sie durch die gelungenste Nerven-naht kaum erreicht werden und, wenn wir trotzdem sehen, dass der vom Zentrum durch die Quetschung abgetrennte Nerv zunächst einer Degeneration unrettbar verfällt und dass demnach die Funktionsfähigkeit desselben durch in ihm neu entstehende Fasern wiederhergestellt werden muss, so wird eine *prima reunio* eines durchschnittenen Nerven mit Erhaltung der peripherischen Fasern zum Mindesten nicht als wahrscheinlich gelten können.

Dass das nach Quetschungen auftretende Bild der paralyti-

1) Cfr. Gluck, Virchow's Arch., Bd. 72, p. 624. Ranvier l. c. p. 276.

schen Degeneration in allen Stücken übereinstimmt mit dem, welches man nach Nervendurchschneidungen beobachtet, bedarf kaum einer besonderen Erwähnung, und ich kann daher, nachdem noch in neuester Zeit so zahlreiche genaue Beschreibungen und Abbildungen des Zustandes gegeben worden sind, welche in den wesentlichsten Punkten eine erfreuliche Uebereinstimmung erkennen lassen, hier von einer Darstellung desselben ab ovo absehen. Insbesondere gilt dies von der vielbesprochenen Zerstücklung und dem Schwunde des Markes aus den Fasern, Erscheinungen, deren Kenntniss noch kürzlich durch die Untersuchungen Colasanti's<sup>1)</sup> vervollständigt worden ist; es mag genügen, wenn ich hier nur einige noch schwebende Streitfragen berühre.

Während früher in Betreff der degenerativen Veränderungen hauptsächlich die Frage kontrovers war, ob dieselben nur in der erwähnten Zerklüftung und allmählig vorschreitenden Resorption der Markscheide beständen oder ob daneben auch der Achsencylinder dem Untergang anheimfällt, liegt die Sache gegenwärtig anders; fast alle Autoren erkennen an, dass die degenerirten Fasern weder als die leeren, ihres Inhalts gänzlich beraubten Schwannschen Scheiden noch als die von letzteren bekleideten Achsencylinder zu betrachten seien, sondern dass sich bei ihnen vielmehr im Innern der Scheiden unter gleichzeitiger Vermehrung der Kerne eine eigenthümliche, der normalen Faser fremde Inhaltmasse entwickelt, welche, weder die Charaktere des Markes noch die des Achsencylinders an sich tragend, die Stelle beider einnimmt und somit einen im Allgemeinen kontinuierlichen cylindrischen, jedoch ungleichmässig breiten und von verschiedenen Einschlüssen unterbrochenen Strang darstellt. Ich glaube das Verdienst für mich in Anspruch nehmen zu dürfen, in einer früheren Arbeit zuerst auf diese den normalen Bestandtheilen sich substituierende in Osmium-Präparaten „matt glänzend und leicht gelblich“ erscheinende Inhaltmasse hingewiesen und dieselbe dadurch richtig charakterisirt zu haben, dass ich, was auch neuerdings Tizzoni<sup>2)</sup> adoptirt hat, die degenerirten Fasern als solche bezeichnete, „die in den em-

1) Colasanti, über die Degeneration durchschnittener Nerven. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1878. Physiologische Abtheilung, p. 206.

2) Tizzoni, Referat in dem Hoffmann-Schwalbe'schen Jahresbericht für 1878, p. 105.

bryonalen Zustand, in welchem eine Scheidung zwischen Mark und Achsencylinder noch nicht besteht, zurückgekehrt sind“. Später hat Ranvier<sup>1)</sup> auf diese Substanz den Namen Protoplasma angewandt, welcher vollständig meiner Auffassung entspricht, obwohl ich bemerken möchte, dass man sowohl an frisch in Humor aqueus oder Blutserum als auch an nach Osmiumbehandlung in Wasser zerzupften Nerven an jener Substanz vergebens nach der „körnigen“ Beschaffenheit sucht, welche an den meisten andern Orten zu den charakteristischen Attributen des Protoplasma gehört, dass dieselbe vielmehr, wenn man von den in sie eingelagerten Fetttröpfchen, Markballen etc. absieht, ein fast absolut homogenes höchstens leicht längsstreifiges Aussehen besitzt. — Aus der bezeichneten Auffassung ergibt sich nun ohne Weiteres der Schluss, dass gleichzeitig mit der fortschreitenden Zerstückelung und Abnahme des Markes auch der Achsencylinder aus der Faser verschwindet, dass, mit anderen Worten, die Schicksale beider bei der paralytischen Degeneration solidarisch verknüpft sind. Ueberall, wo die Osmium-Säure in leicht sichtbarer Weise eine Unterbrechung der Markscheide durch jene protoplasmatische Masse nachweist, ist auch die Kontinuität des Achsencylinders unterbrochen, sodass ein einheitlich beschaffener (protoplasmatischer) Inhalt den Querschnitt der Nervenfasern erfüllt, und je mehr der Markgehalt der Faser reducirt wird, desto mehr schwinden auch die Bruchstücke des Achsencylinders, welche sich, wie Cossy und Dejerine<sup>2)</sup>, Engelmann<sup>3)</sup> und Ranvier<sup>4)</sup> gezeigt haben, anfänglich noch durch Carmin innerhalb der Markstücke nachweisen lassen. Im Widerspruch mit dieser Auffassung des Degenerationsprozesses stehen nur vereinzelte Angaben neuerer Untersucher, so behauptet Rumpff<sup>5)</sup>, dass er bei Fröschen noch 16 Tage nach der Durchschneidung des Ischiadicus in dem peripherischen Theil desselben den Achsencylinder vollständig erhalten gefunden habe, während bereits die Erregbarkeit erloschen war und Korrybutt-

1) Ranvier Comptes rendus LXXV p. 1831. 1873.

2) l. c.

3) Engelmann, über Degeneration von Nervenfasern. Pflüger's Archiv XIII p. 486.

4) l. c. I p. 328.

5) Rumpff, Untersuchungen aus dem Heidelberger Physiol. Laboratorium II p. 318.

Daskiewicz<sup>1)</sup> will sich durch Anwendung von Goldchlorid auf degenerirte Nerven überzeugt haben, dass in denselben Bruchstücke des Achsencylinders persistiren und zwar auch an solchen Stellen, wo das Mark bereits verschwunden ist. Rumpff möchte ich indessen zu erwägen geben, ob nicht das von ihm dargestellte und für den Achsencylinder erklärte cylindrische Band vielleicht ein durch die Behandlungsmethode (Entmarkung durch Alcohol und Aether) erzeugtes Artefakt (Gerinnungsprodukt?) war und in Betreff der Angabe von Korybutt-Daskiewicz kann ich gleichfalls einen Zweifel nicht unterdrücken; bei der bekannten Launenhaftigkeit der Goldfärbung muss jedenfalls eine sehr grosse Sicherheit in der Anwendung der Methode vorausgesetzt werden, wenn ein Untersucher es unternimmt, daraus, dass sich gewisse Inhaltstheile der Fasern, die sich übrigens in keiner Weise morphologisch von dem übrigen Inhalt differenzirten, stärker färbten, auf ihre Natur als Achsencylinderbruchstücke schliessen zu wollen.

Eine Frage von grossem Interesse ist natürlich die nach dem Ursprunge jener protoplasmaartigen Masse, welche sich den normalen Bestandtheilen der Nervenfasern substituirt. Die Beantwortung derselben ist schwieriger als man nach den vorliegenden Aeusserungen der neueren Autoren, die meistens kurz darüber hinweggehen, erwarten sollte. Ich hatte mich bei früherer Gelegenheit (l. c.) dahin ausgesprochen, dass der veränderte Inhalt der Fasern aus einer chemischen Umwandlung des Markes hervorgehe, vermöge deren die Differenzirung des Markes und Achsencylinders aufhört. In demselben Sinne haben sich später Eichhorst<sup>2)</sup> und Sigmund Mayer<sup>3)</sup> geäussert; Ersterer fügte hinzu, dass wahrscheinlich auch der Achsencylinder eine chemische Umwandlung erfährt, in Folge deren eine vollständige Verschmelzung zwischen ihm und dem Marke eintritt, Letzterer formulirte die Hypothese genauer, indem er eine „Alteration in dem chemischen und morphologischen Verhalten des Markes und Achsencylinders“, und die Bildung einer homogenen kernreichen Masse aus denselben,

---

1) Korybutt-Daskiewicz, über Degener. und Regener. der markhaltigen Nerven. Diss. inauguralis, Strassburg 1878, p. 30.

2) Eichhorst l. c.

3) Sigmund Mayer, die peripherische Ganglienzelle und das sympathische Nervensystem, 1876 p. 15.

welche „in ihren chemischen und morphologischen Charakteren mehr dem Achsencylinder als der Markscheide sich nähert“, annimmt und hinsichtlich der Natur des im Marke eintretenden chemischen Processes vermuthet, dass daselbst „eine Scheidung in eine fettige und eine albuminoide Substanz Platz greife, von denen erstere sehr rasch zur Resorption gelangt, letztere aber mit der Achsencylindersubstanz einheitlich verschmilzt.“ Eine andere Ansicht wird von Ranvier vertreten. Nachdem seine Untersuchungen über die normale markhaltige Nervenfasern<sup>1)</sup> ihn zu dem Ergebnisse geführt hatten, dass nicht nur die Kerne der Schwann'schen Scheiden in eine Protoplasma-Masse eingebettet seien, sondern auch die Innenfläche derselben von einer dünnen Schicht Protoplasma in mehr oder weniger beträchtlicher Ausdehnung bedeckt und dadurch von der Markscheide getrennt sei, glaubte er sich zu dem Schlusse berechtigt, dass der protoplasmatische Inhalt paralytisch degenerirter Fasern aus einer Vermehrung des normal vorhandenen Protoplasma hervorgehe, welches an Stelle der durch Resorption schwindenden andern Bestandtheile der Nervenfasern treten soll. Nicht also um eine Umwandlung des Markes und Achsencylinders im Protoplasma, wie ich mit Eichhorst und S. Mayer annehme, sondern um eine einfache Verdrängung durch dasselbe würde es sich handeln.

Eine sichere Entscheidung zwischen beiden gegenüberstehenden Ansichten dürfte einstweilen unmöglich sein. Wer möchte sich zutrauen, ein sicheres Urtheil darüber abzugeben, inwieweit zu der Bildung von körnigem Protoplasma aus der hyalinen Substanz eine Endothelzelle, wie eine solche bei entzündlichen Processen vorkommt, die Bestandtheile der alten Zellschubstanz verwandt werden oder ob etwa ein in der Zelle ursprünglich in minimaler Menge vorhandenes Protoplasma durch von aussen her zugeführtes Material wächst und die alte Zellschubstanz verdrängt? Dieselben Schwierigkeiten stellen sich in unserem Falle der Entscheidung entgegen und man wird sich der Ranvier'schen apodiktischen Darstellung gegenüber jedenfalls dessen bewusst bleiben müssen, dass nicht nur im Allgemeinen die Thatsache als feststehend zu betrachten sein dürfte, dass gewisse spezifisch ausgebildete („geformte“) Gewebselemente in den indifferenten embryonalen Zustand des Proto-

---

1) Ranvier, Archives de Physiol. normale et pathologique IV p. 119.

plasmas zurückkehren können, sondern dass auch für unseren speziellen Fall die Annahme einer solchen Umwandlung durch gewisse Umstände sehr nahe gelegt wird. Ranvier selbst hat sich dieser Wahrnehmung nicht verschliessen können und prüft man seine Angaben genauer, so findet man, dass er sich der von mir aufgestellten „bizarren Theorie“ an einigen Stellen sehr nähert. Er nimmt wenigstens gleichfalls an, dass während des Degenerationsprozesses, bevor es zu der von ihm behaupteten vollständigen Resorption des Markes kommt, eine Aenderung der chemischen Konstitution desselben eintritt, in welcher Beziehung er sich auf die viel schwächere Färbung beruft, welche viele Markballen unter der Einwirkung der Osmiumsäure annehmen <sup>1)</sup>. Auch über die Natur dieses chemischen Vorganges äussert er sich in ähnlicher Weise, wie es S. Mayer gethan hatte; indem er nämlich das Myelin als eine Mischung von Fett und Proteinsubstanz betrachtet, lässt er das Fett aus demselben bei der Degeneration durch einen Verseifungsprozess (*la myeline est transformée en un savon organique l. c. II. 17*) verschwinden und in löslichem Zustande in benachbarte Gewebelemente eindringen, in welchen es sich wiederum in Tropfenform niederschlagen soll. Abweichend von der Hypothese S. Mayer's, die Ranvier übrigens gänzlich ignorirt, wäre hiernach nur der Umstand, dass der Letztere schliesslich auch die zurückbleibende Eiweisssubstanz des Markes durch Resorption aus den Fasern verloren gehen lässt, während Jener ein Zurückbleiben und eine Amalgamirung derselben mit der Achsencylindersubstanz vermuthet. Aber auch in dieser Beziehung ist der Gegensatz kein schroffer, denn Ranvier macht eine entschiedene Concession zu Gunsten letzterer Auffassung, wenn er an einer Stelle seines Werkes <sup>2)</sup> das Zugrundegehen des Markes als eine „Absorption“ desselben durch das Protoplasma der Fasern bezeichnet und den Vorgang mit der Absorption von Myelinemulsionen, welche in die Bauchhöhle eines Thieres eingespritzt werden, durch das Protoplasma kontraktiler Zellen vergleicht. Ranvier erkennt somit an, dass dem die degenerirten Fasern erfüllenden protoplasmatischen Inhalte gewisse Bestandtheile der alten Markscheide einverleibt werden.

1) Ranvier, *Leçons*, Bd. II p. 9.

2) *l. c. I*, p. 324.

Ich will hier nicht auf die von einigen anderen Autoren hinsichtlich dieser Frage gemachten Angaben eingehen, welche zwar auch den zurückbleibenden Inhalt der Fasern als Residuum des Markes zu betrachten scheinen, sich jedoch in mehr oder weniger unbestimmter Weise darüber aussprechen<sup>1)</sup>, und beschränke mich darauf, späteren Untersuchern folgende zwei Beobachtungen zur Prüfung zu empfehlen, in welchen ich bemerkenswerthe Stützen der Umwandlungstheorie erblicke: 1) finde ich in degenerirten Nerven nicht selten Fasern, welche an gewissen Stellen einen ganz allmählichen Uebergang zwischen markhaltigen und marklosen Theilen zeigen, indem an Osmiumpräparaten die dunkelblauschwarze Farbe der ersteren sich in ein mattes Grau verliert, welches alsdann in den leicht gelblichen Schimmer übergeht, welcher den marklosen „protoplastischen“ Theilen zukommt. Ich habe diese Thatsache bereits früher (l. c. p. 201) hervorgehoben und muss an der Richtigkeit der Beobachtung festhalten; Fig. 3 möge zur Illustration derselben dienen. In der Regel sind freilich die schwarzen Markmassen aufs Schärfste gegen die farblosen Theile abgegrenzt; 2) im Beginn des Degenerationsprozesses finden sich öfters umschriebene, Markdefekte und entsprechende Protoplasmaanhäufungen an Stellen, wo eine Präexistenz von Protoplasma bisher nicht erwiesen ist, nämlich an peripherischen Stellen, wo keine Kerne vorhanden sind (Fig. 9), somit namentlich an den Enden der interannulären Segmente beiderseits von den Ranvier'schen Schnürringen (Fig. 8). Die sichere Feststellung dieser Thatsache, welche, wie mir scheint, einen entscheidenden Beweis für die Möglichkeit einer Umbildung des Inhalts der Fasern in Protoplasma abgeben würde, unterliegt allerdings grossen Schwierigkeiten und es ist mir wohl bekannt, dass nach Ranvier dem Protoplasma in den normalen Fasern eine sehr weite Verbreitung zukommt, indem er nicht nur die Innenflächen der Schwann'schen Scheiden in der ganzen Ausdehnung der interannulären Segmente von einer dünnen Protoplastmaschicht bekleidet sein lässt, sondern auch ein Eindringen desselben in die Inzisuren der Markscheide und einen Uebergang desselben an den Schnürringen auf den Achsencylinder, um welchen es eben-

---

1) Am unzweideutigsten ist die Angabe von Korrybutt-Daskiewicz l. c. p. 34 „das Mark wird umgewandelt, um in der Folge als Material für die Neubildung verbraucht zu werden“.



falls einen vollständigen Ueberzug bilden soll, annimmt <sup>1)</sup>. Diese Aufstellungen sind indessen bisher, soweit mir die Literatur bekannt ist, von keinem andern Beobachter bestätigt worden. Ranvier selbst hat sich an einem andern Orte <sup>2)</sup> neuerdings mit viel grösserer Reserve darüber ausgesprochen („chez les jeunes sujets, la masse de protoplasma, qui entoure le noyan du segment interannulaire est plus considerable; on peut la suivre à une plus grande distance sous la membrane de Schwann en dehors des limites du noyan, elle semble même la doubler dans toute son étendue“) und Engelmann <sup>3)</sup> sagt mit grosser Bestimmtheit „die den Kern bergende, im Längsprofil spindelförmige protoplasmaartige Masse hat höchstens 2 bis 3 Mal die Länge des Kerns, über diese Entfernung hinaus lässt sie sich nicht erkennen.“ Von der Erledigung dieser noch schwebenden Streitfrage wird es natürlich abhängen, in welcher Weise die obige Beobachtung an degenerirten Nerven zu deuten ist. — Schliesslich bemerke ich in Bezug auf die kürzlich von Tizzoni <sup>4)</sup> und Korybutt-Daskiewicz <sup>5)</sup> aufgestellte Behauptung, dass der Hauptfaktor bei der Zerstörung der Markscheide das Eindringen von Wanderzellen sei, welche das Myelin in sich aufnehmen und theils im Innern der Fasern umbilden, theils damit beladen wieder heraustreten sollen, dass ich diesem Momente jedenfalls eine nur untergeordnete Bedeutung für die periphere Degeneration beilegen kann, da ich jenseits der Quetschstelle nur sehr selten in den Fasern Wanderzellen ähnliche Gebilde gesehen und noch weniger mich von dem häufigen oder konstanten Vorkommen Myelin beladener Zellen ausserhalb der Fasern überzeugen konnte.

Wie schon oben erwähnt, ist der protoplasmatische Inhalt der degenerirten Nerven stets reich an Kernen. Dass es sich dabei um eine wirkliche Vermehrung der normal vorhandenen Kerne handle, habe ich gegen Schiff <sup>6)</sup>, welcher meinte, dass die prä-existenten Kerne nach dem Verschwinden der Markscheide nur in grösserer Zahl deutlich sichtbar hervortreten, nachgewiesen und

1) Ranvier, Leçons, Bd. I p. 119.

2) Ranvier, Traite technique d'histologie, p. 735.

3) Engelmann l. c. p. 475.

4) Tizzoni, Zentralbl. f. d. medicin. Wiss. 1878, Nro. 13.

5) Korrybutt-Daskiewicz l. c.

6) Schiff, Archiv f. gemeinschaftl. Arbeiten, I p. 609. 1854.

ist gegenwärtig wohl fast allgemein anerkannt, nur Engelmann <sup>1)</sup> hat auffälliger Weise noch in neuerer Zeit einen unzweifelhaft unbegründeten Widerspruch dagegen erhoben. Wenn es auch einige Schwierigkeiten hat, sich hiervon an ungefärbten Osmiumpräparaten zu überzeugen, da die Umrisse der Kerne selbst hier nur wenig deutlich sich aus dem mattglänzenden Protoplasma hervorheben und auch dem geübten Auge meistens nur die stärker glänzenden, häufig erheblich grossen, rundlichen Kernkörperchen sichtbar sind, so sind doch Präparate, die nachträglich mit Carmin, Hämatoxylin, Bismarckbraun behandelt worden, ganz unzweideutig, insbesondere seitdem wir durch Ranvier wissen, dass je einem interannulären Segment der normalen Faser nur ein Kern zukommt. Die im Allgemeinen sehr unregelmässige, häufig gruppenweise Vertheilung der Kerne ist von Eichhorst, Cossy und Dejerine, Ranvier u. A. in vortrefflichen Abbildungen wiedergegeben und bedarf deshalb keiner wiederholten Beschreibung; um so unvollkommener ist unsere Kenntniss über ihren Ursprung. Da ich eine „Einwanderung von Kernen“, wie Korybutt - Daskiewicz will, aus dem oben angeführten Grunde nicht gelten lassen kann, so bleibt meines Dafürhaltens nur die Alternative zwischen einer Kernvermehrung durch Theilung, welche von den meisten Autoren bisher angenommen, von den Wenigsten aber durch Beobachtungen gestützt ist, und einer freien Kernbildung, wie sie S. Mayer wahrscheinlich zu machen gesucht hat. Detaillirte Angaben über das Vorkommen von Theilungsformen der Kerne, welche dem alten von Remak aufgestellten Schema (Vergrösserung des Kerns, biskuitförmige Einschnürung und Theilung des Kernkörperchens, später des Kerns selbst) entsprechen, sind von Ranvier (l. c. II p. 3) nach Beobachtungen an Kaninchen gemacht worden, und man wird sich hiernach allerdings schwer von dem Gedanken einer Kerntheilung lossagen können; trotzdem kann es nach den neuesten Erörterungen Flemming's <sup>2)</sup> vielleicht zweifelhaft erscheinen, ob man berechtigt ist, aus den von Ranvier beschriebenen Bildern einen solchen Schluss zu ziehen. Ich habe Aehnliches einige Male gleichfalls bei Kaninchen, nicht aber bei Fröschen gesehen und möchte einstweilen glauben, dass die Mayer'sche

1) Engelmann, l. c. p. 486.

2) Flemming, über das Verhalten des Kerns bei der Zelltheilung etc. Virch. Archiv, Bd. 77 p. 1.

Idee einer freien Entstehung von Kernen in dem Protoplasma der Fasern um so weniger zu verwerfen ist, als auch unter anderen Verhältnissen nach mehrfachen Angaben <sup>1)</sup> eine antochthone Kernbildung in den Achsencylindern kernloser Fasern vorzukommen scheint. Man möge wenigstens nicht vergessen, dass, um die in degenerirten Fasern zu beobachtende Verbreitung der Kerne über alle Theile derselben aus einfachen Kerntheilungen zu erklären, man gezwungen wäre, entweder eine Aktivität der Kerne selbst, welche sie zu Wanderungen innerhalb der Fasern befähigt, oder lebhaftere Protoplasmaströmungen anzunehmen, denen die Kerne folgen. Diese beiden Annahmen dürften aber nach unserem gegenwärtigen Wissen keine grosse Wahrscheinlichkeit für sich haben und sie erscheinen insbesondere für diejenigen Fälle unstatthaft, in welchen man zwischen die in kurzen Intervallen (von 0,05 bis 0,2 mm) gelegenen Kerne cylindrische Bruchstücke des Markes, welche die Scheide der Fasern vollständig erfüllen und die Kerne von einander absperren, eingeschaltet findet. Ich habe solche Bilder bei Winterfröschen öfters gefunden, bei denen selbst nach längerer Zeit der Degenerationsprozess in einem Anfangsstadium stehen geblieben war (Fig. 4, 5, 7). Sehr auffällig war mir hier auch das öftere Vorkommen von Kernen zu beiden Seiten einer Einschnürung, welche ich für einen veränderten Ranvier'schen Schnürring halten musste, also an einer Stelle, wo früher keine Kerne präexistirten (Fig. 6).

Noch eine andere Frage hat selbst in neuester Zeit eine verschiedene Beantwortung gefunden, die Frage nämlich, welchen Gang die Degeneration in den vom Centrum abgetrennten Nerven einschlägt. Während Tizzoni die Behauptung Erb's, dass dieselbe in centrifugaler Richtung vorschreitet, bestätigt, will sich Colasanti überzeugt haben, dass sie, wie schon früher Beneke (l. c.) angegeben, „gleichzeitig und gleichmässig“ sämmtliche Abschnitte des peripherischen Nervenstückes ergreift und Ranvier <sup>2)</sup> erneuerte eine dritte, vor längerer Zeit von W. Krause <sup>3)</sup> ausge-

1) H. Müller, Würzb. Med. Zeitschr. I, p. 51. Roth, Virchow's Archiv Bd. 55 p. 157, Bd. 58 p. 255.

2) Ranvier, Leçons, II, p. 549.

3) W. Krause, die terminalen Körperchen der einfach sensiblen Nerven, p. 26.

sprochene Ansicht, dass nämlich die degenerativen Veränderungen in den peripherischen Endausbreitungen des Nerven beginnen und von hier centripetal nach oben hinauf rücken. Da sich meine eigenen Untersuchungen nicht auf die letzten Nervenendigungen erstreckt haben, so vermag ich die letztere Angabe, insofern sie den sehr frühzeitigen Eintritt der Degeneration in denselben (nach Ranvier bei Kaninchen bereits in 24 Stunden) betrifft, nicht zu bestreiten, dagegen muss ich mich in Bezug auf das Verhalten der weiter aufwärts gelegenen Theile der Nervenbahn entschieden an Erb anschliessen. Gerade die Frösche sind, wie dieser Forscher bereits erinnert, wegen des relativ langsamen Ablaufs des Processes für die Entscheidung der in Rede stehenden Frage ein sehr günstiges Untersuchungsobjekt. Bei einem Vergleich von Nervenstücken des Ischiadicus nahe unterhalb der Quetschungsstelle und anderen, welche den Unterschenkel- oder Fussnerven entnommen waren, habe ich ganz konstant gefunden, dass die Veränderungen in ersteren immer weiter vorgeschritten waren als in den letzteren; je weiter ich mich von der Stelle der Läsion entfernte, ein desto früheres Stadium der Degeneration stellte sich heraus. Natürlich gilt dies nur für diejenige Periode, in welcher der Process noch in der Ausbildung begriffen ist; hat derselbe seine Höhe erreicht, so lässt sich ein Unterschied der mehr central oder peripherisch gelegenen Abschnitte des Nerven in Bezug auf die degenerativen Veränderungen nicht mehr wahrnehmen, sondern nur hinsichtlich der mittlerweile zu Stande gekommenen regenerativen Vorgänge, von welchen ich hier gleich bemerken will, dass ich sie bei meinen Versuchen ebenso wie die Degeneration, stets in centrifugaler Richtung fortschreiten sah. — Von besonderem Interesse erschien mir die Beachtung der Frage, ob die, wie bereits erwähnt, sehr schnell eintretende Neubildung von Nervenfasern an den Quetschstellen dem weiteren Fortschritte der Degeneration in dem peripherischen Stücke Einhalt thut, wie man nach den über die schnelle Herstellung der Nervenleitung in durchschnittenen und wieder durch die Naht vereinigten Nerven gemachten Angaben vermuthen sollte. Ich muss diese Frage aufs Bestimmteste verneinen. Während ich zu der Zeit, wo die „Ueberbrückung“ der Quetschstelle durch neue Fasern beginnt (nämlich bei Sommerfröschen nach 2 Wochen) die Degeneration selbst in der Nähe dieser Stelle noch wenig vorgeschritten fand, so war dieselbe später im ganzen peri-

pherischen Nerven hochgradig entwickelt, hatte also gleichzeitig mit der Regeneration weitere Fortschritte gemacht. Es ergibt sich hieraus, dass eine einfache Restitution der alten Fasern, ein Rückgängigwerden des Degenerationsprozesses selbst bei Beginn desselben nicht mehr möglich ist, dass der Nerv vielmehr stets seine später wieder eintretende Leitungsfähigkeit neugebildeten Fasern verdankt.

2. Die Veränderungen der Quetschstelle. Wir gelangen hiermit zu der Betrachtung derjenigen Vorgänge, welche der Nervenquetschung eigenthümlich sind und für welche die Untersuchungen an durchschnittenen Nerven keine Analogie bieten. Erinnern wir uns des Zustandes der Nervenfasern, welcher als das unmittelbare Ergebniss der Umschnüfung sich ergibt, so würde die Frage, deren Beantwortung uns jetzt obliegt, sich einfach so gestalten: wie kommt die Ausfüllung derjenigen Nervenstrecke, aus welcher durch die Quetschung der Inhalt ausgepresst worden ist, mit neuer leitungsfähiger Nervensubstanz zu Stande? oder mit anderen Worten: wie bilden sich in dem leeren Theile der Schwann'schen Scheide neue Nervenfasern? Dass in der That die zwischen centalem und peripherischem Nervenstücke die Verbindung herstellenden Schwann'schen Scheiden sich im Verlaufe des ganzen Regenerationsprozesses erhalten, und dass die Faserneubildung innerhalb derselben erfolgt, kann nicht dem mindesten Zweifel unterliegen und es wäre durchaus irrig, anzunehmen, dass es zu irgend einer Zeit durch den Untergang dieser Scheiden in den Quetschstellen in ähnlicher Weise, wie bei Durchschneidungen, zu einer Aufhebung der Faserkontinuität käme. Diesem Umstande verdanken wir es, dass wir für diesen Fall eine jede Beteiligung der ausserhalb der Fasern befindlichen Gewebstheile, insbesondere des Peri- und Endoneurium, an der Faserneubildung, wie eine solche für den Heilungsprozess nach Nervendurchscheidungen noch in neuester Zeit behauptet worden ist<sup>1)</sup>, ausschliessen und von vornherein annehmen dürfen, dass die durch die Quetschung lädirten Nerven selbständig aus sich heraus sich regeneriren. Der einzige Einwand, der hiegegen erhoben werden könnte, besteht in der Möglichkeit, dass Wanderzellen die

1) Gluck, Experimentelles zur Frage der Nervennaht und der Nervenregeneration, l. c.

Schwann'schen Scheiden penetriren und alsdann bei der Neubildung der Fasern eine Rolle spielen. Ich muss diesen Einwand, obwohl derselbe durch die schon erwähnten Angaben von Tizzoni und Korybutt-Daskiewicz eine gewisse faktische Unterlage zu erhalten scheint, für durchaus unerheblich halten, da ich nach meinen Erfahrungen das Eindringen solcher Zellen an der Quetschstelle ebenso wie in dem übrigen peripherischen Nerventheil für ein nur ausnahmsweises halten kann und überdies nichts beobachtet habe, was die an sich unwahrscheinliche und selbst von Tizzoni nicht behauptete Betheiligung dieser eingewanderten Zellen an dem Regenerationsprozesse wahrscheinlich zu machen geeignet wäre.

Der folgenden Beschreibung der von mir an der Quetschstelle beobachteten Erscheinungen liegen vor Allem Isolationspräparate der Fasern zu Grunde, die sich, wie schon erwähnt, leicht herstellen lassen, da ein die Fasern fest verlöthendes Narbengewebe fehlt. Ich verfuhr meistens in der Weise, dass der Nerv nahe oberhalb und ebenso unterhalb der Quetschstelle durchschnitten wurde und dieses excidirte Stück alsdann nach vorheriger Behandlung in Osmium und Aq.-destillata durch Zerzupfen in seine einzelnen Fasern zerlegt wurde. War der peripherische Degenerationsprozess aber, wie es in den früheren Stadien der Fall ist, noch wenig ausgebildet, so fand ich es, um eine Verwechslung zwischen peripherischen und centralen Theilen der Fasern zu vermeiden, rathsam, den Nerv an der Quetschstelle selbst zu durchschneiden und alsdann das Endstück beider Nerventheile einer gesonderten Untersuchung zu unterwerfen. In Bezug auf den Zeitraum, über welchen sich meine Beobachtung erstreckt, sei ferner bemerkt, dass ich, obwohl die entscheidenden Vorgänge bereits in die ersten Wochen fallen, ich es doch nicht versäumt habe, die operirten Thiere zum Theil auch in sehr viel späteren Terminen (bis zum 95. Tage hin) zu untersuchen.

Die ersten Veränderungen, welche auftreten, bestehen darin, dass 1) die kollabirten Primitivscheiden der Fasern sich wiederum mit einer geringen Menge kleiner krümliger Markpartikelchen füllen und dadurch etwas an Breite gewinnen (Fig. 10) und dass 2) sowohl ober- als unterhalb eine Zerstücklung des Markes, ein Zerfallen desselben in unregelmässige Bruchstücke von verschiedener Länge stattfindet. Die erstere Erscheinung dürfte ihre ein-

fachste Erklärung darin finden, dass in den beiderseits an die Quetschstelle zunächst anstossenden Theilen der Nervenfasern das daselbst zusammengepresste und in seiner molekulären Struktur durch den mechanischen Eingriff alterirte Mark in ähnlicher Weise, wie es Ranvier <sup>1)</sup> bei Discisionen für das die Schnittenden erfüllende Mark angiebt, dem quellenden Einflusse eindringender Diffusionsströme ausgesetzt ist; natürlich wird unter solchen Verhältnissen ein Theil des Markes in die entleerten Theile der Fasern zurückstauen müssen, da sich seiner Expansion nach dieser Richtung hin der geringste Widerstand entgegenstellt. Jedenfalls haben diese, schon in den ersten Tagen sich zeigenden aus kleinen Markkrümeln zusammengesetzten Inhaltsreste der gequetschten Fasern keine direkte Beziehung zu der Regeneration, es lässt sich annehmen, dass sie durch einfache Resorption später verschwinden. Was 2) die an die Quetschung sich beiderseits anschliessende Zerklüftung des Markes in gewissen Strecken betrifft, so handelt es sich hier um dieselbe Erscheinung, die man bekanntlich auch an den Endstücken durchschnittener Nerven wahrnimmt und für welche neuerdings von Colasanti die Bezeichnung „traumatische Veränderung“ zur Unterscheidung von den Degenerationsvorgängen im peripherischen Nerven gebraucht worden ist. Nach meinen Beobachtungen gestalten sich diese Veränderungen in äusserst unregelmässiger Weise, so dass fast jede Faser ein anderes Bild darbietet, kleine Markkrümel, runde Markballen, cylindrische Markfragmente wechseln nicht nur in der verschiedensten Weise mit markleeren Strecken, sondern es finden sich auch Stellen, in denen (nach Osmiumfärbung) gefärbte und farblose Theile durch allmähliges Abklingen der Farbe in einander übergehen. Was das Verhältniss dieses Zustandes der zunächst an die Quetschstelle anstossenden Fasertheile zu der peripherischen Degeneration betrifft, so trat bei meinen Versuchen die letztere stets so frühzeitig ein, dass sie sich unmittelbar an jene anschloss, niemals konnte ich demnach einen Ranvier'schen Schnürring als Grenze derselben konstatiren, wie es Engelmann bei seinen Durchschneidungsversuchen, in denen die periphere Degeneration selbst nach Wochen noch nicht eingetreten war, fand <sup>1)</sup>. Ebensowenig aber ergaben meine Beobachtungen

1) Ranvier, Leçons, Bd. I p. 292.

1) Offenbar rührt diese Differenz davon her, dass Engelmann unter ganz anderen Verhältnissen operirte. Er benutzte erwachsene Exemplare

eine Bestätigung der Angabe Engelmann's, dass der centrale Theil der Faser sich nur unterhalb des ersten Schnürrings verändert zeigt und oberhalb desselben sein normales Ansehen beibehält: vielmehr habe ich nur ausnahmsweise an derjenigen Stelle, wo der Uebergang der mit zerklüftetem Mark erfüllten Fasern zu der normalen Struktur stattfand, einen Ranvier'schen Schnürring gesehen, fast immer befand sich diese Uebergangsstelle innerhalb eines interannulären Segments. Ich vermag jedoch nicht darüber zu entscheiden, ob die Veränderung oberhalb oder unterhalb des zunächst über der Quetschstelle gelegenen Schnürrings Halt gemacht hatte, denn es lässt sich vermuthen, dass, ebenso wie in den peripherischen degenerirenden Fasern, auch in diesen centralen Fasern, soweit sie von der „traumatischen Veränderung“ betroffen werden, die Schnürringe unkenntlich werden.

Ehe ich mit der Beschreibung der Veränderungen fortfahre, muss hier die Frage berührt werden, ob wir berechtigt sind, die oberhalb der Quetschstelle sich zeigenden Veränderungen mit denen, welche unterhalb derselben eintreten und sich centrifugal in den Fasern verbreiten, zu identificiren? Es ist bekannt, dass diese Frage für die Nervendurchschneidungen, bei welchen ganz ähnliche Verhältnisse vorliegen, in verschiedenem Sinne beantwortet ist. Dass auch hier die Fasern des centralen Stumpfes nicht intakt bleiben, haben zuerst Schiff <sup>1)</sup> und Lent <sup>2)</sup> beobachtet; später habe ich in meiner Arbeit über Nervenregeneration <sup>3)</sup> nicht Anstand genommen, zu behaupten, dass der hier eintretende Prozess im Wesentlichen mit dem der peripheren Degeneration identisch sei, und habe demnach die oben aufgeworfene Frage hinsichtlich der Nervendurchschneidungen bejaht. Nachdem sodann Eichhorst <sup>4)</sup> sich meiner Auffassung angeschlossen, trat Ranvier <sup>5)</sup> mit der gegentheiligen Behauptung hervor, dass zwischen den Veränderungen des centralen Stumpfes und denen des peripheren Abschnit-

---

von *Rana esculenta* in einer für die Entwicklung der De- und Regeneration ungünstigen Jahreszeit (März bis Mai); ich dagegen hatte es mit jungen, frischeingefangenen Sommerfröschen zu thun.

1) Schiff l. c. p. 609.

2) Lent, Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie VII p. 147.

3) l. c. p. 208.

4) Eichhorst l. c. p. 21 Separatabdr.

5) Ranvier, Comptes rendus LXXV p. 1831 und LXXVI p. 491.



tes sehr wesentliche Differenzen obwalten, indem dort das Mark, anstatt durch ein energisches Wachstum des Kernes und des Protoplasma in einzelne Bruchstücke zerfällt zu werden, eine Zertheilung in feine Fetttropfchen erleidet, der Achsencylinder aber nicht nur bis zur Durchschneidungsstelle hin sich erhalten, sondern sogar hypertrophiren soll. Auch in seiner späteren Veröffentlichung <sup>1)</sup> hält er hieran fest, obwohl er sich doch gezwungen sieht zuzugestehen, dass wenigstens in einer gewissen Zahl von centralen Fasern die Erscheinungen sich den, welche man im peripherischen Nerventheile beobachtet, sehr ähnlich gestalten <sup>2)</sup>. Sieht man sich bei anderen neueren Untersuchern um, so scheint es, dass Ranvier's Aufstellung bei denselben keinen Anklang gefunden; mehrere derselben sprechen sich sehr entschieden gegen dieselbe aus; so giebt z. B. Tizzoni an, dass „nach Durchschneidung eines Nerven sowohl dessen centraler Stumpf als der peripherische einer Entartung der Markscheide und des Achsencylinders anheimfalle, nur verlaufen diese degenerativen Prozesse in letzterem rascher und vollständiger“; Rumpff lässt ebenfalls in dem centralen Stücke „die Auflösung eines Theils des gequollenen Achsencylinders“ erfolgen und protestirt ausdrücklich gegen Ranvier's Annahme einer Hypertrophie desselben und Sigmund Mayer äussert sich dahin, dass die „sogenannten degenerativen Umwandlun-

1) Ranvier, Leçons Bd. II p. 31.

2) *ibidem* p. 39 („quelquesuns fibres montrent une segmentation analogue à celle des tubes du segment peripherique“) u. p. 72 („nous avons observé dans le segment central des modifications de la myeline à peu près analogues à celles, qui se produisent dans le segment peripherique“). Hier-nach muss jedenfalls die Kritik, welche Ranvier an Eichhorst's Arbeit, dem er einen schweren Vorwurf daraus macht, dass er beide Enden eines durchschnittenen Nerven in gleicher Weise degeneriren lässt, ausübt, sehr ungerecht erscheinen. Ganz unverständlich aber ist es, wenn Cossy und Degerine (l. c. p. 581) gleichfalls meinen und Eichhorst's Angaben widersprechen und gegen dieselben als Beweis anführen, dass sie selbst in einem 20 Jahre alten Amputations-Stumpfe normale Nervenfasern angetroffen hätten! Bei einiger Aufmerksamkeit hätten die genannten Untersucher sicher erkannt, dass sich jene Angaben nur auf die erste Zeit (vor eintretender Faserneubildung) und auf das centrale Schnittende des Nerven beziehen, und sie hätten sich alsdann vielleicht veranlasst gefunden, ihre hinsichtlich des Zustandes der Nervenfasern innerhalb der ersten Wochen nach der Durchschneidung aufgestellte entschieden irrthümliche Behauptung „le bout central d'un nerf sectionné présente une intégrité absolue“ näher zu prüfen.

gen am centralen Stumpfe ebenso auftreten wie am peripheren“ und schliesst sich in Bezug auf die Auffassung des Wesens dieser Vorgänge für beide Theile meiner und Eichhorst's Ansicht an (l. c. p. 61). Was nun den Erfolg der Nervenquetschung betrifft, so muss ich gleichfalls daran festhalten, dass sich die im centralen Faserende eintretenden Veränderungen nicht wesentlich von denjenigen unterscheiden, welche im ganzen peripherischen Verlauf der Nervenfasern eintreten und behaupten, dass, soweit die Osmiumsäure eine Continuitätstrennung des Markes dokumentirt, auch eine Zerstückelung des Achsencylinders stattfindet, welche mit dem völligen Untergange desselben endet, wenigstens ist es mir niemals gelungen, in den Interstitien zwischen den Markstücken, obwohl man doch erwarten sollte, dass hier die Wahrnehmung des Achsencylinders, falls derselbe sich erhalten sollte, durch das Fehlen der Markes erleichtert sein müsste, denselben zu konstatiren. Vielmehr finde ich, dass in unmittelbarer Nähe der Quetschstelle der von den Schwann'schen Scheiden umfasste Raum zwischen den Markfragmenten leer ist und dass er weiter aufwärts von einer farblosen, in Bezug auf ihr Brechungsvermögen mit dem Protoplasma übereinstimmenden, jedoch homogenen Substanz ausgefüllt wird, welche sich genau so wie in den peripherischen Nervenabschnitten verhält, so dass das anatomische Bild hier ein ganz übereinstimmendes ist. Demgemäss glaube ich annehmen zu dürfen, dass, soweit die durch die Quetschung bedingte moleculäre Alteration des Markes sich erstreckt, dasselbe sich gleichsam wie ein Caput mortuum verhält und sammt dem von ihm umschlossenen Theile des Achsencylinders einer einfachen Resorption anheimfällt, dass aber darüberhinaus in den von der mechanischen Wirkung der Quetschung nicht betroffenen Theilen der Nervenfasern eine reactive Thätigkeit eintritt, welche, wie bei der peripheren Degeneration in der Hauptsache darin besteht, dass auf Kosten des normalen Inhalts der Fasern eine vermehrte Bildung von protoplasmaartiger Substanz stattfindet, wobei ich es wiederum dahingestellt sein lassen muss, in wieweit es sich dabei um eine Umbildung des Markes und des Achsencylinders oder vielmehr um eine einfache Verdrängung durch das ursprünglich in deren Fasern vorhandene, sich vermehrende Protoplasma handelt.

Schon in 5, 6 Tagen hat sich das Aussehen der Fasern verändert. Das hier vorliegende Stadium des Prozesses ist dadurch

charakterisirt, dass in der ganzen Ausdehnung der Quetschwirkung eine Erfüllung der Schwann'schen Scheiden mit jener protoplasmaartigen Substanz zu Stande gekommen ist und dass gleichzeitig eine Kernvermehrung sichtbar wird (Fig. 11, 12). Die Fasern erscheinen daselbst als schmale mattglänzende Bänder oder Stränge, welche mit einer mehr oder weniger grossen Zahl von Kernen besetzt sind und nach beiden Seiten hin allmählig sich verbreitern. Ihr Uebergang zu den normal beschaffenen centralen Fasern wird durch Abschnitte vermittelt, in welchen noch verschieden reichliche Marküberreste und Fetttröpfchen neben kernreichem Protoplasma enthalten sind und ebenso bezeichnen an Menge zunehmende Markmassen den Uebergang zu den peripherischen, in beginnender Degeneration begriffenen Fasern.

Welches ist der Ursprung dieser Protoplasma-masse, welche die Fasern an den durch die Quetschung ihres Inhalts beraubten, später, wie wir gesehen haben, einige kleine Markkrümel enthaltenden Parthien erfüllt? Wir haben uns hier, wie es scheint, zwischen folgenden Möglichkeiten zu entscheiden: entweder konnte der Hergang der sein, dass bei der Quetschung gleichzeitig mit den Kernen (s. oben) auch eine geringe Menge Protoplasma in den gequetschten Theilen der Fasern zurückbleibt und dass diese nunmehr unter gleichzeitiger Vermehrung der Kerne zunimmt, so dass schliesslich eine vollständige Ausfüllung der leeren kollabirten Scheiden zu Stande kommt oder man müsste statuiren, dass von den beiden an die Quetschstelle anstossenden Theilen der Faser aus, das daselbst auf Kosten des Markes und Achsencylinders sich bildende Protoplasma sich allmählig in die leeren Abschnitte der Scheide schiebt und sie erfüllt. In letzterem Falle würde die Mitte der Quetschstelle am längsten in dem kollabirten Zustande verbleiben, im ersteren könnte dagegen die Verbreiterung derselben gleichzeitig in ihrer ganzen Länge stattfinden. Meine Beobachtungen sprechen mehr für das letztere Verhältniss, doch ist es mir nicht gelungen, wie man erwarten könnte, im Umfange der Kerne gesonderte Protoplasma-Massen zu sehen, deren spätere Verschmelzung zu einer kontinuierlichen Ausfüllungsmasse anzunehmen wäre<sup>1)</sup>.

---

1) Ich erwähne hier beiläufig eine Beobachtung, welche ich an den Gefässen der Quetschstelle machte. Schon makroskopisch zeichnete sich, wie oben angegeben, die letztere einige Tage nach der Operation durch eine

3. *Regeneration.* In dem beschriebenen Zustande sind die Fasern vorbereitet zur Erzeugung neuer, von den alten Schwann'schen Scheiden umschlossener Fasern, deren erste sichere Spur ich, wie angegeben, bereits am 12. Tage nach der Operation wahrnehmen konnte — ein Zeugniß für die geringere Bedeutung des Eingriffs im Vergleiche zur Durchschneidung, bei welcher Eichhorst als frühesten Termin für die beginnende Regeneration bei Fröschen den 30. Tag bezeichnet hat (l. c. p. 20).

Bei ihrem ersten Auftreten erscheinen die neuen Fasern als blasse, schmale Bänder von homogenem Aussehen, welche im Innern der alten Faserscheiden eingeschlossen sind, theils

---

starke Röthung aus; bei der mikroskopischen Untersuchung fanden sich als Ursache dieser Erscheinung grosse Mengen freiliegender rother Blutzellen (neben weniger reichlichen farblosen, zum Theil Marktröpfchen in sich einschliessenden Wanderzellen), welche die Nervenfasern auseinander drängten. Ich war anfänglich geneigt, dieses Extravasat auf eine durch die Quetschung bewirkte Gefässzerreissung zu beziehen; bald jedoch erkannte ich eine andere Ursache desselben und es ist mir dadurch um so mehr zweifelhaft geworden, ob die Zerquetschung in der oben beschriebenen Weise mit einem Faden ausgeführt, zu einer Kontinuitätstrennung der in den Nerven eingeschlossen und durch das Neurileum vor direkter Berührung mit dem Faden geschützten Gefässe Veranlassung giebt, als die Blutung nicht unmittelbar nach der Quetschung, sondern immer erst einige Tage nachher einzutreten scheint. Dagegen lässt sich mit grosser Sicherheit eine Haemorrhagia per diapedesin feststellen; stets zeigten sich nämlich in den Fällen, wo ein erhebliches Extravasat im Nerven vorgefunden wurde, im Bereiche der Quetschstelle die zwischen den Nervenfasern verlaufenden capillaren Gefässe stark erweitert, strotzend mit dichtzusammengepressten rothen Blutkörperchen erfüllt und nach Fixirung durch Osmium-Säure liessen sich noch deutlich einzelne Körperchen erkennen, welche, im Durchtritt durch die Gefässwand begriffen, in dieselbe eingeklemmt waren. Hier war also auf mechanische Weise durch die Quetschung eine moleculäre Alteration der Gefässwände erzeugt worden, welche (wahrscheinlich in Folge vermehrter Reibungswiderstände) zu einer Stockung des Blutstromes, einer Aufstapelung der Blutzellen und unter der Einwirkung des Blutdrucks zu einem Austritt derselben aus den Gefässen geführt hatte. — Sollte nicht manchen der nach starken Kontusionen beim Menschen sich langsam ausbildenden Blutungen derselbe Vorgang zu Grunde liegen? — An der Arteria cruralis sah ich als Folge der quetschenden Umschnürung wiederholt gleichzeitig mit der Durchtrennung der inneren Schichten eine umschriebene sackige Ausbuchtung der Adventitia, also ein kleines artificielles Aneurysma entstehen.

dieselben ganz erfüllend, theils von einem Protoplasmamantel umhüllt, theils endlich neben zurückgebliebenen grösseren Protoplasmamassen, Markkugeln etc. vorbei verlaufend. Während sie an den letzteren Stellen einen dem konvexen Rande der alten Fasern entsprechenden Bogen bilden, ist auch an den anderen Theilen ihr Verlauf meistens kein ganz gerade gestreckter, da die nach innen vorspringenden, zahlreichen Kerne der Scheiden sie zu leichten Ausbiegungen bald nach der einen, bald nach der anderen Seite nöthigen. Ihre Kontouren sind anfänglich durch zwei wenig markirte Linien bezeichnet, allmählig aber werden dieselben schärfer ausgeprägt, glänzender, breiter und hiemit geht eine zunehmende Intensität der durch Osmium erzeugten Schwärzung der Fasern parallel, was auf die wachsende Ausbildung der Markscheide schliessen lässt. Gleichzeitig nimmt auch die Breite der Fasern zu, zeigt aber stets im Verlaufe derselben eine gewisse Ungleichmässigkeit, indem ein Mal sehr bald in regelmässigen Intervallen die Ranvier'schen Schnürringe sichtbar werden, andererseits die Fasern aber auch an denjenigen Stellen, wo sie an vorspringenden Kernen resp. an Residuen des alten Faserinhaltes vorbeistreichen, in der Profilansicht verschmälert, also abgeplattet sind. Den Abschluss des Regenerationsprozesses endlich bildet die Entstehung neuer Schwann'scher Scheiden um die jungen Fasern, wobei die letzten noch anheftenden kernhaltigen Protoplasmamassen mit den von ihnen umschlossenen Markballen abgestreift werden, so dass diese nunmehr zwischen den neuen Fasern frei liegen. Die alten Scheiden scheinen hierbei in dem Endoneurium aufzugehen.

Diese Verhältnisse wiederholen sich in fast gleicher Weise (abgesehen natürlich von gewissen Differenzen, welche sich aus der oben gegebenen Beschreibung des der Regeneration vorausgehenden Stadiums ergeben) in den neuen Fasern der Quetschstelle, wie in denen des peripherischen Nerventheiles, bei eintretender Regeneration. Sie sind übrigens, seitdem Eichhorst die ersten guten Abbildungen von der nach Durchschneidungen in den alten Fasern vor sich gehenden Faserneubildung, wie sie vor längerer Zeit bereits von Remak <sup>1)</sup> vermuthet und dann von mir in meiner

---

1) Remak, über Wiedererzeugung von Nervenfasern. Virchow's Archiv Bd. 23 p. 441. — Remak gelang es in der hier mitgetheilten Beobachtung, welche bekanntlich ein Kaninchen betrifft, an welchem vor 8 Monaten der Ischia-

mehrfach erwähnten Arbeit mit Bestimmtheit nachgewiesen wurde, gegeben hat, zu bekant, als dass hier eine ausführlichere Darlegung derselben erforderlich wäre. Ein näheres Eingehen verlangen nur diejenigen Punkte, welche für die natürlich im Vordergrunde stehende und noch immer strittige Frage nach der Entstehungsweise dieser neuen Fasern von Bedeutung sind. Von diesem Gesichtspunkte aus ist es sicher zunächst von grossem Interesse festzustellen, was sich über die Art und Weise beobachten lässt, wie diese neuen Fasern sich mit den unveränderten (centralen) Theilen der alten Fasern in Verbindung setzen? Wie sich erwarten lässt, gestalten sich hier die Verhältnisse ähnlich, wie an durchschnittenen Nerven. Ich stelle im Folgenden diejenigen Fakta zusammen, welche ich bei speciell auf diese Angelegenheit gerichteter Aufmerksamkeit zu ermitteln im Stande war.

#### 1. Der Anschluss der neuen Fasern an die alten findet stets

dicus durchschnitten worden war, nicht den Uebergang der alten Fasern in die neugebildeten durch das feste Narbengewebe hindurch zu verfolgen und erklärte es nur für „sehr wahrscheinlich“, dass die Schwann'schen Scheiden der ersteren sich direkt in die scheidenförmige Umhüllung fortsetzten, welche die Bündel der letzteren einschloss. Bei meinen Untersuchungen früherer Heilungsstadien (aus der 2. bis 3. Woche) konnte ich die Thatsache, dass die Fasern des centralen Rumpfes eines durchschnittenen Kaninchennerven sich innerhalb der Narbe, in Bündel neuer, schmaler Fasern, welche von einer Fortsetzung der Schwann'schen Scheide umhüllt wurden, fortsetzen, durch direkte Beobachtung feststellen, und habe dieselbe seitdem stets in meinen Vorlesungen an Präparaten demonstrirt. Eine Bestätigung lieferten die Untersuchungen Eichhorst's und Ranvier's. Wenn freilich Letzterer nicht erwähnt, dass diese Beobachtung schon vor ihm gemacht wurde, und mir sogar in Betreff der Regeneration neuer Fasern die Ansicht zuschreibt, dass dieselben durch eine von Neuem eintretende Differenzirung zwischen Mark und Achseneylinder in den degenerirten Theilen der alten Fasern sich bilden<sup>1)</sup>, dass letztere sich somit einfach wieder restituiren und in *statum integrum* zurückkehren (eine Ansicht, die ich ausdrücklich zurückgewiesen habe l. c. p. 215), so beruht dies auf einem Missverständniss, zu welchem ich durch meine Beschreibung keine Veranlassung gegeben zu haben glaube. Dass Ranvier's Beobachtungen mit meinen und Eichhorst's Angaben sehr gut übereinstimmen, geht am besten aus einem Vergleiche seiner Abbildungen mit denen Eichhorst's hervor. Abgesehen davon, dass Eichhorst damals die Ranvier'schen Schnürringe noch nicht würdigte, lässt sich eine wesentliche Differenz hier nicht finden.

1) Ranvier, *Leçons*, Bd. II p. 43, 74.

etwas oberhalb der Quetschstelle statt, ebenso wie in dem centralen Stück eines durchschnittenen Nerven oberhalb des Schnittendes. Diese Thatsache ergibt sich unmittelbar daraus, dass sich die oben beschriebenen degenerativen Vorgänge auf den nach oben an die Quetschstelle anstossenden Theil der Nervenfasern bis zu einer gewissen Entfernung hin fortpflanzen.

2. In der grossen Mehrzahl der Fälle findet man als Fortsetzung der alten Fasern eine neue Faser (Fig. 14—20, Fig. 22), indess kommt es auch vor, dass sich zwei ausgebildete Fasern an die alte Faser anschliessen (Fig. 21). Eine grössere Zahl habe ich nie gesehen, wenn auch allerdings dieselbe im weiteren Verlauf der Fasern sich auf drei bis vier steigern kann. Es steht dies in Uebereinstimmung mit den Angaben Eichhorst's, welcher durchschnittene Froschnerven bis zu dem Eintritt der Faserneubildung untersuchte; er fand hier ebenfalls gewöhnlich nur eine, selten zwei neue Fasern in der alten Scheide und hebt mit Recht den Gegensatz hervor, in welchem diese Thatsache zu den Befunden bei Kaninchen steht, indem man hier nach Durchschneidungen die alten Fasern in ganze Bündel neuer Fasern übergehen sieht.

3. Die Endstücke der alten Fasern zeigen lange Zeit hindurch ein durchaus unregelmässiges Verhalten (ich beobachtete dies selbst noch am 88. Tage an vielen Fasern); später bildet sich an der betreffenden Stelle ein echter Schnürring (Fig. 20). Jedenfalls besteht von vorn herein insöfern eine Aehnlichkeit mit dem Verhalten eines Schnürringes, als das Mark an der Verbindungsstelle zwischen alten und neuen Fasern fast immer (einige Ausnahmefälle habe ich allerdings gesehen; dieselben lassen sich vielleicht auf eine Quetschung der Fasern bei der Präparation und ein dadurch bedingtes Zusammenfliessen des Markes der alten und neuen Fasern zurückführen), eine Unterbrechung erleidet und die dünne Markscheide der neuen Faser sich nicht kontinuierlich in das Mark der alten Faser fortsetzt; das letztere endet gewissermassen blind, aber, wie gesagt, in sehr unregelmässigen, von dem typischen Bilde der Endigungsweise des Markes in einem Schnürring sehr abweichenden Formen. Während bei letztern das Mark in einer zur Faseraxe genau vertikal gestellten Linie scharf abschneidet, finden wir in unserem Falle die Grenzkonturen des Markes der alten Faser durch eine aus Bogensegmenten zusam-

mengesetzte Linie gebildet; das Mark schiebt in der Richtung gegen die neue Faser hin zahlreiche, theils flach konvexe, theils stärker gewölbte Fortsätze vor, vergleichbar einer aus zusammengesinterten Wachstropfen gebildeten Masse (Fig. 16, 17, 21, 23). Sehr häufig finden sich lange zungenförmig gestreckte Fortsetzungen der alten Markscheide, welche sich über die neuen Fasern in grosser Ausdehnung hinüberlegen; bisweilen sieht man letztere auch beiderseits von solchen Fortsätzen eingefasst und zwischen dieselben eingeschoben (Fig. 19), nicht selten endlich kommen hiezu noch frei abgelöste Marktropfen und grössere klumpige Markmassen, namentlich am Ende der langen zungenförmigen Fortsätze. Die Abbildungen geben nur eine kleine Zahl von Beispielen für diese vielfachen Variationen unterworfenen Verhältnisse. — Noch ein zweiter Umstand unterscheidet die freien Enden der alten Fasern wesentlich von der Endigungsweise der Fasersegmente, welche in einem Schnürring zusammenstossen. Bei letzteren hören die beiden glänzenden Randsäume der Fasern, welche dem optischen Durchschnitte der Markscheide entsprechen, sich allmählig verschmälernd mit freien Enden auf und bleiben von einander so weit entfernt, als es der Breite des Schnürrings entspricht; am Ende der alten Fasern dagegen sehen wir meistens die beiderseitigen Randsäume ineinander übergehen, indem sie sich in die in der oben beschriebenen Weise unregelmässig gestalteten Begrenzungslinien fortsetzen. Während dort also das Mark eine hohle Röhre bildet, welche sich gegen den Schnürring öffnet und den von ihm umschlossenen Achsencylinder hervortreten lässt, hat es den Anschein, als ob in dem Ende der alten Fasern der centrale Inhalt vollständig von einer dicken Markhülle umflossen wäre. Dass dem wirklich so ist, ist allerdings nicht anzunehmen, da es nicht begreiflich wäre, dass ein Nerv wieder leistungsfähig werden könnte, wenn der Achsencylinder an der Stelle, wo die alten Fasern aufhören, nicht mit dem Inhalte des peripherischen Theiles des Nervenrohres in Kontinuität stände; es scheint mir vielmehr aus dem Angeführten nur hervorzugehen, dass diese Kommunikationsöffnung von den knolligen Protuberanzen des Markes häufig überragt und durch dieselben dem Blicke entzogen wird.

4. Die neuen Fasern beginnen unterhalb des alten Faserendes (abgesehen von den erwähnten seltenen Ausnahmefällen, in denen das Mark beider unmittelbar ineinanderfliesst) mit feinen



seitlichen Kontouren, welche im weiteren Verlaufe nicht nur schärfer, markirter und glänzender werden, sondern auch, indem die Faser eine geringe Verbreitung erfährt, etwas weiter auseinandertreten, die Fasern spitzen sich also nach oben hin, wie in einem Schnürringe, konisch zu (Fig. 22, 23). In späteren Terminen lassen sich diese Kontouren sehr leicht bis in die unmittelbare Nähe des Markes der alten Fasern verfolgen, es bleibt ein so geringes Interstitium, wie zwischen den in einem Schnürringe zusammenstossenden Marksegmenten; in früherer Zeit dagegen findet sich zwischen den alten und den neuen als sehr blasse Bänder beginnenden Fasern eine beträchtliche Lücke, innerhalb deren ich einen Verbindungsstrang als Fortsetzung des Achsencylinders der alten Faser nicht erkennen konnte; dieselbe erschien vielmehr von einer blassen, nicht differenzirten Masse erfüllt, welche ich als Ueberrest des durch die Degeneration entstandenen Protoplasma auffassen muss (Fig. 14--18). In einem Nerven, welcher vor 43 Tagen zerquetscht worden war, fanden sich noch Fasern vor, bei denen dieser Abstand 20 bis 30 Mikromillimeter betrug.

5. An der Uebergangsstelle befinden sich in der früheren Zeit (bis zur 6. Woche) meistens ein oder mehrere Kerne (Fig. 14, 17, 18) und auch unterhalb derselben erscheint die neue Faser mit einer grösseren Zahl von Kernen besetzt. Häufig liegen zwei Kerne nebeneinander und die Faser läuft in flachen Bogen bei ihnen vorbei; in andern Fällen windet sie sich zwischen zwei einander schräg gegenübergelegenen Kernen hindurch. In späterer Zeit zeigt sich an der Uebergangsstelle kein Kern und auch der Kernreichtum des Anfangsstückes der neuen Faser nimmt ab, bis schliesslich nur ein Kern für die ganze Strecke bis zu dem ersten Schnürringe derselben übrig bleibt (Fig. 21, 22).

Nicht minder wichtig, als die eben erörterten sich auf die Verbindung zwischen alten und neuen Fasern beziehenden Verhältnisse, ist für die Beurtheilung ihres Ursprungs die Beobachtung des Ganges, welchen ihre Entwicklung in dem Nerv unterhalb der Quetschstelle einschlägt. Als allgemeine Regel hat sich mir in dieser Beziehung, wie bereits oben erwähnt, der Satz ergeben, dass nach der Peripherie hin sowohl die Zahl als der Ausbildungsgrad der neuen Fasern abnimmt, oder mit anderen Worten, dass in tieferen Theilen des Nerven

die neuen Fasern später entstehen und sich ausbilden, als in höhergelegenen. Sehr häufig habe ich mich davon überzeugen können, dass in einiger Entfernung von der Quetsch-  
stelle schon zahlreiche, kräftig entwickelte neue Fasern bestanden, während an mehr peripherischen Theilen dieselben nur spärlich, schmaler und blasser waren und dass in noch grösserer Entfernung nur degenerirte Fasern und keine neugebildeten vorhanden waren. Hiemit ist keineswegs ausgeschlossen, dass eine neue Faser, wie sich nicht selten beobachten lässt, in ihrem Verlaufe gegen die Peripherie hin sich in einer Mehrzahl (zwei, höchstens drei) von Fasern fortsetzt; immer geschieht dies an der Stelle eines Schnürringes und das Bild der Faser ist alsdann ganz entsprechend dem bekannten Aussehen einer Theilungsstelle normaler Fasern (Fig. 22). Wenn sich hieraus der Schluss ableiten lässt, dass nach vollendeter Restitution des Nerven die Faserzahl nach der Peripherie hin wächst, so liegt hierin doch kein Widerspruch gegen die Behauptung, dass während der Regenerationsperiode im Allgemeinen die Zahl der im Querschnitt des Nerven enthaltenen neuen Fasern in höher gelegenen Theilen desselben eine grössere ist als in tieferen. Ebenso wenig wird das oben bezeichnete Gesetz durch die interessante auch von Ranvier <sup>1)</sup> erwähnte Thatsache umgestossen, dass öfters unter den im Verlaufe einer neuen Faser aneinandergereihten interannulären Segmenten einzelne sich befinden, welche auffälliger weniger ausgebildet sind als ihre beiderseits an sie angrenzenden Nachbarsegmente. Immerhin sind dieses Ausnahmefälle gegenüber der allgemeinen Regel, welche insofern Beachtung verdienen, als sie von einer gewissen Selbständigkeit der einzelnen die neuen Fasern zusammensetzenden Segmente Zeugnis ablegen.

Diese letztere scheint nun auch in einem zweiten Gesetze zum Ausdruck zu gelangen, welches ich vorläufig allerdings nur hypothetisch hinstellen wage: das Wachsthum der Fasern nach der Peripherie hin erfolgt diskontinuierlich; jedes folgende Segment entwickelt sich selbständig und steht mit den bereits zu einer zusammenhängenden Kette aneinandergeschlossenen oberhalb gelegenen Segmenten anfänglich mittelst einer nicht differenzirten, kernhaltigen Protoplasmamasse in Verbin-

---

1) Ranvier, Leçons, II, p. 55.

zung, innerhalb deren sich ein Achsencylinder nicht erkennen lässt (Fig. 24, 25); erst später, wenn die Ausbildung des neuen Gliedes weiter vorgeschritten ist, bildet sich an der oberen Grenze desselben ein Schnürring. Wir treffen hier also auf ein ähnliches Verhältniss, wie es an der Uebergangsstelle zwischen alten und neuen Fasern besteht. Ich verkenne nicht, dass man ein gewisses Recht hat, die Mangelhaftigkeit unserer Untersuchungsmittel als Grund für die scheinbare Diskontinuität der neuen Fasern zu betrachten; es scheint mir indess, dass wir einstweilen den Boden der anatomischen Beobachtung nicht verlassen dürfen und uns davor hüten müssen, aus aprioristischen Gründen die Existenz eines kontinuierlichen Achsencylinders als nothwendig vorhanden vorauszusetzen, wenn wir dieselbe nicht konstatiren können. Ein solcher Nachweis scheint aber auch andern Beobachtern nicht gelungen zu sein und selbst bei Anwendung der Chlorgoldmethode hat Korybutt - Daskiewicz <sup>1)</sup> das Resultat erhalten, dass in den degenerirten Fasern diskontinuirliche, beiderseits frei endigende Bruchstücke neuer Fasern auftreten.

Auf Grund meiner Beobachtungsergebnisse kann ich mich demnach der alten Waller'schen, neuerdings von Ranvier wieder aufgenommenen Theorie, dass ein vom Centrum abgetrennter Nerv sich dadurch regenerirt, dass von dem centralen Stumpfe aus neue Fasern in ihn kontinuierlich hineinwachsen, nicht anschliessen. Wenigstens in Betreff der nach Nervenquetschungen eintretenden Vorgänge muss ich mich derselben gegenüber negirend verhalten und gewiss ist nicht anzunehmen, dass die Regeneration des peripherischen Theiles eines durchschnittenen Nerven (von der in der Narbe eintretenden Faserneubildung ganz abgesehen) in anderer Weise erfolgt, als dies nach Quetschungen der Fall ist. Ranvier gesteht selbst ein, dass es ihm nicht gelungen ist, die Vorgänge zu beobachten, durch welche sich das von ihm behauptete peripherische Fortwachsen der jungen Fasern vollzieht <sup>2)</sup>, er stützt seine Behauptung lediglich durch den Hinweis

1) Korybutt-Daskiewicz l. c. p. 30. Die hier versuchte Ableitung dieser Faserstücke aus restirenden Fragmenten des Achsencylinders kann ich, wie bereits oben erwähnt wurde, nicht adoptiren.

2) Ranvier, Leçons, II, p. 73: „je voudrais pouvoir vous montrer des préparations, sur lesquelles ce processus (la croissance peripherique du cylindre-axe) s'observerait directement; mais les nerfs en voie de régéné-

auf die Analogie mit der Entwicklung der Nerven beim Embryo und auf die Thatsache, dass die Regeneration degenerirter Nerven in der Richtung von dem Centrum nach der Peripherie fortschreitet. Was den ersteren Hinweis betrifft, so wird allerdings zur Zeit von den bewährtesten Embryologen die Ansicht vertreten, dass die als erste Anlage der peripheren Nerven zu betrachtenden Protoplasmafäden aus centralen Ganglienzellen kontinuierlich nach der Peripherie hervorzunehmen; aber eine Entscheidung darüber, ob die Bildung des aus dieser protoplasmatischen Anlage hervorgehenden Achsencylinders in gleicher Weise kontinuierlich von dem Centrum nach der Peripherie vorrückt oder ob dieselbe nicht vielmehr diskontinuierlich, absatzweise geschieht, ebenso wie die Bildung der Markscheide, steht noch aus, wie ja bekanntlich von Engelmann selbst für die fertig ausgebildeten Nervenfasern eine Unterbrechung des Achsencylinders in jedem Ranvier'schen Schnürring behauptet wird. Ebenso muss ich gegen die zweite von Ranvier zum Beweise hervorgezogene Thatsache den Einwand erheben, dass die Kontinuität des centrifugalen Wachstums der jungen Fasern innerhalb degenerirter Nerven durch die bisherigen Beobachtungen zum Mindesten nicht sichergestellt ist; ausserdem aber würde, selbst wenn dies der Fall wäre, daraus nicht unbedingt zu folgern sein, dass die centralen Fasern in die degenerirten, in denen sie einen für ihre Vegetation günstigen Boden („milieu convenable pour leur vegetation“) finden sollen<sup>1)</sup>, hineinwachsen, wie die Wurzeln einer Pflanze in das Erdreich, sondern es liesse sich ein kontinuierliches Fortwachsen der jungen Fasern auch durch eine kontinuierlich fortschreitende Umbildung des Inhaltes der degenerirten Fasern erklären.

Wenn nun aber das Wachsthum der Fasern, worauf meine Beobachtungen mich hinleiten, nach dem Gesetze der Diskontinuität erfolgt, so würde damit selbstverständlich die Waller-Ranvier'sche Theorie gänzlich unvereinbar sein und ich sehe alsdann

---

ration, à cause de la grande intrication de leurs fibres, sont un des plus mauvais objets, que l'on puisse choisir pour étudier la croissance des nerfs“. — Trotz dieses Eingeständnisses führt es Ranvier (ibid. p. 71) als Beobachtungsthatsache („fait observé“) an, dass die vom zentralen Stumpf auswachsenden Fasern „se prolongent à travers le segment cicatriciel jusqu'au segment périphérique et y pénétrèrent!“

1) Ranvier, Leçons, II, p. 75.

keine andere Möglichkeit der Erklärung als die Annahme, dass die neuen Fasern einer in dem protoplasmatischen Inhalt der degenerirten Fasern eintretenden spezifischen Differenzirung („formativen Thätigkeit“) ihren Ursprung verdanken und dass der Impuls zu dieser Differenzirung sich in der Richtung vom Centrum nach der Peripherie von Strecke zu Strecke fortpflanzt, so dass die neuen Fasern also aus lauter einzelnen Segmenten sich aufbauen, die erst nachträglich verschmelzen. Dass hiebei von den in dem Protoplasma enthaltenen Kernen die Bildung der einzelnen Segmente ausgeht und dass diese Kerne somit gewissermassen die Angriffspunkte für den centralen Impuls darstellen, kann vielleicht als wahrscheinlich bezeichnet werden. Ob hiebei aus dem Inhalt der alten Faser eine einzelne neue Faser oder eine Mehrzahl solcher hervorgeht, werden wir uns theils von der Energie des centralen Impulses, theils von der Quantität des in den degenerirten Fasern angehäuften Bildungsmaterials, auf welches derselbe einwirkt, abhängig vorstellen dürfen.

Man wird in dieser Anschauungsweise, obwohl dieselbe von der isolirten Bildung der einzelnen Fasersegmente ausgeht, keine Rückkehr zu der einst von Philippeaux und Vulpian <sup>1)</sup> aufgestellten, später indess von Vulpian <sup>2)</sup> selbst widerrufenen Lehre von der „Regeneration antogenique“ vom Centrum abgetrennter Nerven erblicken können; sie unterscheidet sich von dieser vielmehr wesentlich dadurch, dass sie eine gewisse „trophische“ (formative) Impulse leitende Verbindung mit dem Centrum als nothwendig zur Bildung neuer Fasersegmente betrachtet. Sie setzt jedoch allerdings voraus, dass die Fortleitung dieser Impulse durch das in den alten Fasern enthaltene protoplasmatische Material auf gewisse Strecken hin vermittelt werden kann, noch bevor sich aus demselben ein Achsencylinder gebildet hat. Auch auf die Regeneration des peripherischen Nerventheils nach vollständiger Kontinuitätstrennung (Durchschneidung, Excision) lässt sich diese Theorie ohne Zwang übertragen; nur würde hier derselben eine Ueberbrückung der Narbe durch neue Fasern vorangehen müssen, deren Hervorwach-

1) Philippeaux und Vulpian, Comptes rendus 1859, p. 507. Archives générales 1861, I, p. 782.

2) Vulpian, Archives de physiologie, 1874, p. 704.

sen aus dem centralen Stumpfe, trotz einiger entgegenstehenden Angaben, wohl kaum zweifelhaft sein kann.

## II. Versuche an Kaninchen. <sup>1)</sup>

Da die Resultate der bei Kaninchen ausgeführten Nervenquetschungen im Wesentlichen mit denen bei Fröschen beschriebenen übereinstimmen, so beschränke ich mich hier auf eine kurze Skizze. Natürlich folgen alle Phasen des De- und Regenerations-Prozesses schneller aufeinander und sind überdies an viel konstantere Zeiträume gebunden, als bei Fröschen. Schon am 3. Tage nach der Quetschung findet man die dünnen, etwas wellig geschlängelt erscheinenden Verbindungsfäden, welche unmittelbar nach denselben zwischen dem peripherischen und centralen Theile der einzelnen Fasern ausgespannt sind, nicht mehr, sie sind breiter geworden und ebenso, wie die noch kenntlichen konisch zugespitzten Faserenden mit einer homogenen, nach Osmiumbehandlung zwischen Gelb und Grau variirenden Masse erfüllt. Nach aufwärts schliesst sich hieran eine Zerklüftung des Markes in cylindrische Bruchstücke und Ballen, welche zum Theil in protoplasma-artiger Masse liegen; eine Abgrenzung dieses Zustands durch einen Ranvier'schen Schnürring ist nicht zu konstatiren. In dem peripherischen Nerventheile zeigt sich gleichzeitig der Beginn der Degeneration, welche sich namentlich durch die Anhäufung von Protoplasma um die vergrösserten Kerne, ausserdem durch Zerklüftung des Markes zu erkennen giebt.

Am 4. und 5. Tage ist die Quetschstelle zwar immer noch an der geringeren Breite der Fasern kenntlich, doch hat dieselbe etwas zugenommen, da die Fasern theils durch eine reichliche Protoplasmanasse, theils durch Markkügelchen stärker ausgedehnt sind. In der Peripherie wird die Zerklüftung stärker, die Enden der Markeylinder runden sich ab. Am Ende des 6. Tages ist die Quetschstelle nicht mehr mit Sicherheit zu bestimmen, man kann von jetzt ab nur von einer Uebergangsstelle sprechen, an welcher normale Faserabschnitte an degenerirte grenzen. Hier

---

1) Dieser Theil der Untersuchungen, von Herrn Dr. G. Dobbert selbstständig durchgeführt, ist von demselben bereits in seiner Inauguraldissertation „über Nervenquetschung“, Königsberg 1878 mitgetheilt worden.

zeigt sich als Inhalt der Fasern eine mattgelblichglänzende, durch eingelagerte, fettartig glänzende Körnchen granulirte Substanz, an vielen Stellen auch grosse Markballen, welche die Fasern spindelförmig auftreiben. Schon um diese Zeit (6. Tag) sind die ersten Spuren der beginnenden Regeneration wahrnehmbar, man bemerkt in den degerirten Fasern das Auftreten je eines schmalen, blassen oder leicht grau gefärbten Bandes, welches sowohl nach der Peripherie hin nur eine kurze Strecke zu verfolgen ist als auch gegen die Uebergangsstelle hin undeutlich wird. Gleichzeitig wurde nunmehr eine starke Vermehrung der Kerne an der Quetschstelle sehr auffällig, so wurden z. B. in einem Falle auf einer Strecke von 0,4 mm 25 Kerne gezählt (während im normalen Zustande die einzelnen Kerne fast 1 mm von einander entfernt sind <sup>1)</sup>).

Am 9. Tage haben die neugebildeten Fasern schon meist deutlich graue Färbung angenommen, sind aber auch jetzt nur in der Nähe der Uebergangsstelle zu finden und nicht überall mit gleicher Deutlichkeit wahrnehmbar, namentlich nicht an der Uebergangsstelle selbst, wo oft 1 bis 2 Kerne lagern.

Nach 12 Tagen ist die Faserneubildung weiter nach der Peripherie vorgeschritten, man findet an den Fasern bereits Ranvier'sche Einschnürungen. An der Uebergangsstelle stossen alte und neue Fasern zuweilen mit scharf kontourirten, etwas zugespitzten Enden aneinander. Die periphere Degeneration bildet sich mittlerweile gleichzeitig immer stärker aus und breitet sich nach abwärts aus; man findet Bilder, welche auf Kerntheilung schliessen lassen, so zeigten sich z. B. in einer Faser zwei Kerne, welche zusammen einen eiförmigen Körper von der Grösse eines einfachen grossen Kerns bildeten, der eine derselben war abgerundet, der andere schmiegte sich diesem halbmondförmig an und war nur durch eine äusserst schmale Spalte von ihm getrennt.

Am Ende des 20. Tages markirte sich der Uebergang zwischen alter und neuer Faser dadurch, dass die erstere meistens scharf und abgerundet, letztere dagegen zugespitzt endet; es entsteht so ein an einen Ranvier'schen Schnürring erinnerndes Bild; gewöhnlich liegt auf jeder Seite ein Kern.

Die schönsten Bilder der Regeneration erhält man vom 25.

1) Toel, Diss., Zürich 1875.

Tage ab. Man sieht jetzt die alten und neuen Fasern ziemlich regelmässig in einem regelrechten Ranvier'schen Schnürring zusammenstossen. Die Färbung der neuen Fasern wird immer intensiver grau; meistens stösst an die alte Faser nur eine einzige neue an, selten findet man neben einer Hauptfaser noch ein oder zwei ganz schmale, die noch über die Verbindungsstelle der erstern mit der alten Faser hinaus sich eine Strecke weit nach aufwärts verfolgen lassen. In der Peripherie zeigen sich innerhalb der meisten degenerirten Fasern noch Markkugeln und cylindrische Markstücke; die eingeschlossenen neuen Fasern erscheinen peripheriewärts zunehmend blasser und schmäler. In einer gewissen Entfernung von der Quetschstelle hören sie auf, die alten Fasern sind hier sehr schmal, jedoch da, wo sie Körner oder Markreste umschliessen, spindlig aufgetrieben, sie sind von gewissen spindelförmigen Bindegewebslementen schwer zu unterscheiden. Am Ende der Versuchsreihe (44. Tag) erschienen die neuen Fasern zwar noch viel schmäler (in maximo  $\frac{2}{3}$  so breit) als die alten, waren aber übrigens schon gut entwickelt, nur spärliche Protoplasmareste der degenerirten Fasern hafteten ihnen an und die Zahl ihrer Kerne hatte abgenommen.

Eine sehr bemerkenswerthe Erscheinung, die sich an den Fasern des centralen Nervenstückes bei diesen Versuchen zeigte, sei hier schliesslich erwähnt; wie nämlich bereits von Ranvier und Korybutt - Daskiewicz erwähnt wird, zeigte sich hier in kurzer Entfernung von der Quetschstelle nicht selten der normale durch Osmium schwarz gefärbte Faserinhalt auf kürzeren oder grösseren Strecken (0,026—0,066 mm) durch eine blasse protoplasmatische Substanz unterbrochen, innerhalb deren sich nebst einigen Körnern meistens eine oder zwei feine, wellig geschlängelte, jedenfalls neugebildete Fasern erkennen liessen, die in den Verlauf der alten Fasern eingeschaltet erschienen (Fig. 27, 28, 29). In einzelnen Fällen sah ich dieselbe Erscheinung auch bei Froschnerven oberhalb der Quetschstelle (Fig. 26). In einem Falle wiederholte sich diese Interposition schmäler Nervenfasern in dem Verlauf einer breiteren Faser sogar zwei Mal. Mir scheint diese Thatsache insofern ein besonderes Interesse darzubieten, als sie darauf hinweist, dass im Verlaufe einer Faser gewisse Abschnitte derselben von den eingreifendsten Metamorphosen betroffen werden können, ohne dass der unterhalb gelegene Theil des Nerven (der sich



bis zur Quetschstelle hin normal verhält!) dem „trophischen“ Einflusse des Centrum entzogen wird. Dass der hier auftretenden Faserbildung in derselben Weise, wie bei der peripheren Degeneration, ein Untergang des betreffenden Abschnittes des alten Achsencylinders vorausgeht, ist mir sehr wahrscheinlich und es würde hier somit der Fall vorliegen, dass sich eine in einem Nerven eingeschaltete, nicht spezifisch differenzierte Protoplasmamasse als fähig erweist, die trophische Verbindung mit dem Centrum zu unterhalten, zu welcher Annahme wir uns schon früher durch die Beobachtung der Regeneration im peripherischen Nerventheile veranlasst sahen. Die interessante, in neuerer Zeit von S. Mayer <sup>1)</sup> aufgefundene und wiederholt besprochene Thatsache, dass auch in ganz normalen Nerven ohne jede vorhergegangene Verletzung sich öfters Faserstrecken in den verschiedensten Stadien der Degeneration und Regeneration zeigen, giebt vielleicht die Möglichkeit an die Hand, über die Berechtigung jener Annahme weitere Aufschlüsse zu erlangen.

Im Hinblick auf die an durchschnittenen Nerven bei Kaninchen gemachten Beobachtungen will ich es übrigens nicht unterlassen, einige freilich nicht wesentliche Differenzen derselben gegenüber den mitgetheilten Quetschversuchen hervorzuheben. Die eine derselben betrifft den Zeitraum, innerhalb dessen die ersten neuen Fasern sichtbar werden; derselbe ist nach Durchschneidungen ein grösserer als nach Quetschungen in gleicher Weise, wie wir es bei Fröschen gefunden haben; während nämlich bei Quetschungen sechs Tage genügten, sah Eichhorst die ersten Spuren einer Faserneubildung am centralen Stumpfe eines durchschnittenen Kaninchenerven erst am 14. Tage. Sodann haben wir, wie meine eigene, Eichhorst's und Ranvier's Beobachtungen zeigen, für Nervendurchschneidungen bei Kaninchen es als Regel zu betrachten, dass sich im Anschluss an die alten Fasern ein Bündel neuer Fasern ausbildet, während man nach Quetschungen für gewöhnlich eine einzelne neue Faser als Fortsetzung der alten antrifft.

---

1) Sigismund Mayer l. c. p. 11, sowie ferner „über Degenerations- und Regenerationsvorgänge in peripherischen, normalen Nerven“, Wiener Akad. Sitzungsberichte 1878, Bd. 77. Prager Medicinische Wochenschrift 1878 und 1879.

An die vorstehende Untersuchungsreihe schloss ich einige Experimente an, in welchen ein Ligaturfaden um einen Nerven gelegt, fest zugeknotet und in der Wunde mit kurz abgeschnittenen Enden zurückgelassen wurde. Von den Ergebnissen dieser Versuche will ich nur eins erwähnen: bei einem Kaninchen war der Nervus tibialis in der Kniekehle ligirt worden und als das Thier nach 2 $\frac{1}{2}$  Monaten getödtet wurde, zeigte sich an der Ligaturstelle eine etwa linsengrosse Anschwellung des Nerven, in welche die Ligatur eingeschlossen war, so dass dieselbe lose in einer kleinen Höhle des Knotens lag. Bei der mikroskopischen Untersuchung zeigte sich der Nerv bis auf eine kurze Entfernung von dem Knoten normal, hier jedoch begannen Bündel schmaler neugebildeter Nervenfasern, welche, fächerförmig ausstrahlend, die Ligatur allseitig umgaben und die Wand der erwähnten Höhle bildeten; jenseits der knotigen Auftreibung traten dieselben alsdann wieder zu einem cylindrischen Strange zusammen, um ihren Lauf nach der Peripherie fortzusetzen. Wir haben hier also ein Seitenstück zu einem Falle, dessen Virchow <sup>1)</sup> Erwähnung thut. „Béclard berichtet von einem Manne, dem bei der Amputation des Oberschenkels der Ischiadicus unterbunden wurde; die Wunde heilte per primam intentionem, aber der Kranke starb (es wird nicht angegeben, wie lange nachher?) an Tetanus, der Nerv enthielt in einer beträchtlichen Verdickung den Knoten der noch nicht ausgefallenen Ligatur.“

### Erklärung der Abbildungen auf Tafel XVI.

- Fig. 1. Froschnerv unmittelbar nach der Zerquetschung. a Kern innerhalb der Quetschstelle, bb Grenze der Markeinpressung.
- Fig. 2. Ein ebensolcher Nerv; das Mark ist bei r. durch einen Ranvier'schen Schnürring hindurchgepresst worden.
- Fig. 3. Degeneration des peripherischen Theiles eines Nerven 85 Tage nach der Zerquetschung (Winterfrosch) bei a, a, a blasse Markreste, welche allmählig in ein farbloses Protoplasma übergehen.

1) Virchow, Geschwülste, III, p. 254.

- Fig. 4. Periphere Degeneration desselben Nerven; die beiden Kerne, a, a sind durch einen 0,17 mm langen Markcylinder von einander getrennt.
- Fig. 5. Periphere Degeneration desselben Nerven, zwischen die beiden Kerne a, a ist ein 0,19 mm langes grossentheils markhaltiges Nervenstück eingeschaltet.
- Fig. 6. Periphere Degeneration desselben Nerven. Die beiden Kerne a, a erscheinen, von Protoplasma umgeben zu beiden Seiten einer eingeschnürten Stelle (veränderter Ranvier'scher Schnürring) gelegen.
- Fig. 7. Periphere Degeneration desselben Nerven. Zwischen den beiden Kernen, welche 0,015 mm von einander entfernt sind, ein den Querschnitt der Faser erfüllendes Markstück.

Die folgenden Präparate 8—26 beziehen sich auf im Sommer operirte Frösche.

- Fig. 8. Periphere Degeneration, 24 Tage nach der Zerquetschung. Zu beiden Seiten eines Ranvier'schen Schnürringes befindet sich eine Protoplasma-Anhäufung.
- Fig. 9. Periphere Degeneration desselben Nerven. An der Peripherie der Faser ein mit Protoplasma ausgefüllter Markdefekt ohne Kern.
- Fig. 10. Zentraler Theil eines vor 3 Tagen zerquetschten Nerven. In die Quetschstelle sind Markkrümel eingetreten; im Umfange des Kerns Protoplasma-Anhäufung.
- Fig. 11. Zentraler Theil eines vor 8 Tagen zerquetschten Nerven. Die Quetschstelle bereits mit Protoplasma ausgefüllt, Kernwucherung, bei a Marküberreste.
- Fig. 12. Zentraler Theil eines vor 10 Tagen zerquetschten Nerven. Derselbe Zustand, doch lassen die auffällig scharfen Konturen bei a bereits eine neugebildete Nervenfasern vermuthen.
- Fig. 13. Quetschstelle nach 12 Tagen. Deutliche neue Faser, zwischen mehreren Kernen sich hindurchwindend.
- Fig. 14. Zentraler Theil der Quetschstelle nach 13 Tagen. Die neue Faser lässt sich nicht bis zum Ende der alten Faser verfolgen. Zwischen beiden liegt ein kernhaltiges Protoplasma.
- Fig. 15. Quetschstelle nach 14 Tagen. Die neue Faser scheint ebenfalls in gewisser Entfernung vom Ende der alten Faser zu beginnen.
- Fig. 16. Quetschstelle nach 26 Tagen.
- Fig. 17. Quetschstelle nach 43 Tagen.
- Fig. 18. Präparat desselben Nerven.
- Fig. 19. Präparat desselben Nerven.
- Fig. 20. Quetschstelle nach 50 Tagen. Alte und neue Fasern stossen in einem Ranvier'schen Schnürring zusammen.
- Fig. 21. Quetschstelle nach 57 Tagen. Neubildung von 2 Fasern als Fortsetzung einer einfachen alten Faser.
- Fig. 22. Quetschstelle nach 76 Tagen. Auf die alte Faser folgt zunächst ein 0,1 mm langes Segment einer neuen Faser, welche sich sodann in

einem Ranvier'schen Schnürring in 2 Fasern spaltet. Die Breite der alten Faser beträgt 0,013, die der neuen 0,010 mm.

Fig. 23. Quetschstelle nach 88 Tagen.

Fig. 24. Peripherische degenerirte Faser, in welcher sich eine neue Faser zu bilden begonnen hat, 43 Tage nach der Quetschung. Die neue Nervenfasern erscheint in der Mitte unterbrochen durch Protoplasma, in welchem ein Kern nebst zahlreichen Markballen sich befindet.

Fig. 25. Ein ähnliches Präparat von dem peripherischen Theil eines Nerven, 95 Tage nach der Quetschung; zwischen den beiden Segmenten der neuen Faser ist eine 2 Kerne enthaltende Protoplasma-Masse eingeschaltet.

Fig. 26. Nervenfasern aus einem vor 57 Tagen zerquetschten Nerven, dicht oberhalb der Quetschstelle. In die Faser ist eine neue, viel schmälerere Faser eingeschaltet, an der Verbindungsstelle a scheint ein Schnürring zu bestehen.

Fig. 27. Nervenfasern aus dem vor 14 Tagen zerquetschten N. ulnaris eines Kaninchens oberhalb der Quetschstelle. Die eingeschaltete schmale Faser hat eine Länge von 0,026 mm.

Fig. 28. Nervenfasern aus dem vor 93 Tagen mit einer bleibenden Ligatur umschnürten N. fibialis eines Kaninchens oberhalb der Ligaturstelle. Interposition einer aus 2 Segmenten, von denen das eine schmäler und blasser ist als das andere, zusammengesetzten Faser in eine alte breite Faser.

Fig. 29. Präparat aus demselben Nerven, ebenfalls oberhalb der Ligatur. Einschaltung eines aus 2 nebeneinanderlaufenden Fasern bestehenden Segmentes in den Verlauf einer einfachen Faser.

— — — — —

## Historische Notiz das perilymphatische Capillarnetz betreffend.

Von

Prof. **C. Arnstein** in Kasan.

---

In diesem Archiv (Bd. XVII Heft 3) hat Alexander Dogiel über ein die Lymphgefässe umspinnendes Netz von Blutcapillaren berichtet, ohne einer Mittheilung von Biesiadecki aus dem Jahre 1872 Erwähnung zu thun. Das betreffende Werk (Untersuchungen aus dem pathologisch-anatomischen Institute zu Krakau) ist leider in Kasan nicht zu haben. Da ich aber durch Prof. Waldeyer auf die Existenz eines Referates aufmerksam gemacht wurde, so glaube ich die Angelegenheit unverzüglich zur Sprache bringen zu müssen. Aus dem betreffenden Referate (Hofmann-Schwalbe's Jahresbericht, Artikel „Haut“ p. 170) ersehe ich, dass Biesiadecki das perilymphatische Capillarnetz bereits 1872 gesehen hat, und zwar an den grösseren Lymphgefässen im Unterhautzellgewebe. Die Angaben von Alexander Dogiel beziehen sich auf die grösseren und kleineren Lymphgefässe des äusseren Ohres, der Haut der Schenkel und des Mesenteriums.

In den neuesten Handbüchern von Ranvier (1878), Toldt (1877) und in der so sorgfältig durchgearbeiteten mikroskopischen Anatomie von Krause (1876) ist die Beobachtung von Biesiadecki nicht notirt. Ebenso wenig konnte ich in dem medicinischen Centralblatt und in den Jahresberichten (Virchow-Hirsch und Hofmann-Schwalbe) in den Abschnitten „Lymphgefässe“ und „Blutgefässe“ etwas auf das umspinnende Capillarnetz Bezügliches auffinden. Das oben citirte Referat in dem Abschnitt „Haut“ des Jahresberichtes für 1872 ist mir leider entgangen, weil ich damals keine Veranlassung hatte die Referate in diesem Abschnitt durchzusehen. Aus demselben Grunde habe ich einen hierher gehörigen Passus aus dem Artikel „Haut“ von Biesiadecki, in Stricker's Handbuch p. 588, übersehen.

Isidor Neumann weiss über das perilymphatische Capillarnetz aus eigener Anschauung nichts zu berichten, obgleich er in seinem Buche (Zur Kenntniss der Lymphgefässe der Haut 1873) die Arbeit von Biesiadecki citirt. Auf p. 4 findet man folgenden Passus: ebenso (wie die Musculatur) stehen die vasa vasorum der Lymphgefässstämme hinter jenen der gleichweiten Arterien an Zahl zurück; Biesiadecki hat jüngst das Verhalten der vasa vasorum des Näheren erörtert. Doch glaube ich nach Kenntnissnahme des Eingangs erwähnten Referates Schwalbe's den Schluss ziehen zu müssen, dass Neumann die Angaben von Biesiadecki falsch verstanden und daher es unterlassen hat sich von dem interessanten Sachverhalt persönlich zu überzeugen.

Diese Zeilen mögen genügen, um den Beobachtungen von Biesiadecki die Priorität zu wahren und darzuthun, dass das perilymphatische Capillarnetz sich bis jetzt dem Bewusstsein der Histologen nicht eingeprägt hat <sup>1)</sup>.

Kasan, den 28. März 1880.

---

1) In dem Virchow-Hirsch'schen Jahresberichte für 1873, Referat über Histologie, pag. 52, IX, Nro. 4 ist das betreffende Werk Biesiadecki's von mir zwar citirt, jedoch kein Auszug daraus gegeben worden, weil es mir damals nicht zur Hand war und ich das Citat nach einer anderen Quelle geben musste. So erklärt es sich auch, dass der Artikel Dogiel's so, wie er mir eingesendet worden war, im Archiv zum Abdrucke gelangt ist. Prof. v. Recklinghausen, in dessen Besitz sich das Biesiadecki'sche Buch befindet, war so freundlich, mich auf die betreffenden Angaben aufmerksam zu machen.

Waldeyer.

---

## Ueber Epithelregeneration und sogenannte freie Kernbildung.

Von

**Walther Flemming,**

Professor der Anatomie in Kiel.

---

(Supplement zu: Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen, Th. II, dies. Archiv 1880, Bd. 18, p. 151.)

---

Indem die neueren Untersuchungen über Zelltheilung und Kernvermehrung aus naheliegenden Gründen besonders die epithelialen Gewebe zum Terrain wählten, haben sie, ausser den näheren Kenntnissen über die Theilungsvorgänge selbst, einen Wahrscheinlichkeitsschluss ergeben, der für die allgemeine Gewebelehre nicht unwichtig ist; er lautet: die Regeneration der Epithelien, wie aller Gewebszellen, geschieht durch Zelltheilung in den tiefen Schichten, mit Kerntheilung unter den allerwege bekannt gewordenen Erscheinungen der Kernmetamorphose (Karyokinese). Es besteht kein Grund, Vorgänge anderer Art — wie z. B. „freie Zell- oder Kernbildung“ — bei der Epithelzellenvermehrung vorauszusetzen.

Diesem Gedanken habe ich schon vor etwa 1 $\frac{1}{2}$  Jahren zwar deutlich, aber sehr kurz Ausdruck gegeben<sup>1)</sup>; denn er kam mir, nach den vielseitigen und massenhaften Befunden von Kerntheilungsfiguren in wachsenden Epithelgeweben, so selbstverständlich vor, dass es mir nicht erforderlich schien ihn noch besonders zu commentiren. In Letzterem habe ich mich getäuscht: eine eben erschienene Arbeit<sup>2)</sup> zeigt, wie fest die alten

---

1) Dies Archiv, Bd. XVI, p. 397.

2) Die physiologische Regeneration des Flimmerepithels der Trachea. Von Dr. Otto Drasch. Sitzungsber. d. Wiener Acad. d. Wiss., Math. nat. Cl. B. 80, 16. October 1879.

Ideen auch gegenüber den neuen Thatsachen noch haften können, und giebt mir deshalb Anlass hier zur Erwägung zu stellen, ob sie dazu in diesem Fall wirklich ein Recht haben.

Zwar weiss ich wohl, dass eine grosse Zahl von Biologen heute an dem anfangs hervorgehobenen Satz nicht mehr zweifelt. — Aber auch in neuerer Zeit sind Anschauungen, denen derselbe gegenübertritt, oder mit denen er doch nicht zusammenfällt, von mehreren Seiten geäussert.

Eine so schwerwiegende Stimme wie die Henle's<sup>1)</sup> hielt noch vor Kurzem an der Wahrscheinlichkeit fest, dass der Vermehrung der Hautepithelzellen ein freies Entstehen von Kernen nahe der Bindegewebsgrenze, und eine Bildung von Zellen um diese Kerne zu Grunde läge; obschon Henle die Möglichkeit, dass dabei dennoch Zelltheilungen vorliegen könnten, nicht geradezu ausschliesst.

Dieser Auffassung steht diejenige nahe, wenn auch nicht ganz gleich, welche 1871—1873 Lott<sup>2)</sup> durch ausführliche Arbeiten zu stützen suchte; Arbeiten, in welchen zugleich die Formveränderungen, die die Zellen des Corneaepithels bei ihrem Wachsthum und ihrem Vorrücken gegen die Oberfläche typisch durchmachen, vortrefflich studirt und beschrieben sind. Mit letzterem Theil der Lott'schen Untersuchung habe ich es hier nicht zu thun. In Bezug auf die Lieferungsquelle der neuen Zellen vertritt Lott die Meinung, dass die Fusstheile der nach der Oberfläche aufrückenden Epithelzellen von diesen selbst abgeschnürt werden, und als anfangs kernlose Zellenreste — „Rudimente“ Lott — das Keimmaterial für neue Zellen darstellen sollen: dergestalt, dass in diesen Rudimenten Kerne durch Verdichtung sich neubilden, und die Zellen dann nach oben in die Länge wachsen, indem ihre Fusstheile wiederum zurückbleiben. — Diese Ansicht unterscheidet sich von der vorher angeführten Henle's, wie man sieht, dadurch,

---

1) J. Henle, Handbuch der Eingeweidelehre. 2. Aufl., p. 3 Anmerkung. Allerdings weiss ich nicht, ob diese Anschauung noch jetzt aufrecht erhalten wird.

2) Ueber den feineren Bau und die physiologische Regeneration der Epithelien, insbesondere der geschichteten Pflasterepithelien. Von Dr. Gustav Lott. Untersuchungen aus dem Institute für Physiologie und Histologie in Graz, herausg. von A. Rollet. 3. Heft, 1873.



dass sie keine freie Kernzeugung in einem Blastem aufstellt, nähert sich jener aber doch darin, dass sie immerhin eine Kernneubildung ohne Theilung stattfinden lässt, wenn schon im Bereich von Zellprotoplasma.

W. Krause hat dann 1876<sup>1)</sup> eine Darstellung der Epithelneubildung mit Bezug auf die Cornea gegeben, welche die eben bezeichnete im Wesentlichen wiederholt, ohne Lott's Arbeiten dabei anzuführen<sup>2)</sup>. — Es ist merkwürdig genug, dass dabei gerade W. Krause selbst, vor all den neueren Arbeiten über den Gegenstand, die wahren Kerntheilungen im Epithel der Hornhaut gesehen<sup>3)</sup>, und damit den richtigen Schlüssel zum Verständniss der Epithelregeneration in der Hand gehabt hat, ohne ihn zu benutzen; es liess sich erklärlicher Weise damals noch nicht ahnen, dass diese anscheinend granulirten (eigentlich geknäuelten) Kerne Theilungen seien. Krause hat sie demnach für die Neubildungsfrage ausser Acht gelassen und ist gerade auf das Entgegengesetzte, auf die Lott'sche Hypothese der freien Kernbildung gerathen<sup>4)</sup>.

Der Glaube an eine solche war so lange vollkommen motivirt, als man noch nichts von den Merkzeichen der Zelltheilung kannte, welche durch die Kerntheilungserscheinungen geliefert werden. Grade der Umstand, dass sich mit den Untersuchungsmethoden und an den Objecten, die man gerade benutzt hatte, anscheinend keine Kerntheilungen finden lassen wollten — Theilungen, die man noch dazu immer unter dem fälschlich-hergebrachten Bilde einer directen Kernabschnürung suchen zu müssen glaubte,

1) Handbuch der Allgem. Anatomie, 1876, p. 25.

2) Vergl. in der unten besprochenen Arbeit von Drasch, p. 1 Anm. — Wenn ich selbst (dies. Arch. Bd. 16 p. 397) nicht die Arbeit Lott's, sondern nur die Angabe Krause's kurz erwähnt habe, so geschah dies, weil ich dort nur die Frage nach der Entstehung der Kerne kurz berührt habe, in welcher ich ebensowohl Lott, als seinem Nachfolger Krause Unrecht geben musste; und weil ich darum glaubte, Lott mit der Erwähnung seiner Priorität in dieser Sache keinen besondern Dienst zu leisten.

3) Allg. und mikr. Anatomie, 1876; Centralbl. f. d. med. Wiss. 1870.

4) Durch eine Mittheilung Pfitzner's bin ich darauf aufmerksam gemacht, dass bereits vor 7 Jahren auch Henle, wie die Fig. 275, 3, 4 in seiner Eingeweidelehre von 1873 zeigt, an Hodenepithelzellen Kerntheilungsfiguren (Knäuelform) mit grosser Treue dargestellt hat, ohne dass sie natürlich damals in ihrer wahren Bedeutung erkannt werden konnten.

— gerade dieser Umstand ist es ja gewesen, der immer wieder den Gedanken eingab, dass es sich um freie Kernbildung handeln müsse.

Da aber eine freie Kernbildung von Niemandem gesehen war und ist, so war dieser Glaube nichts als eine hypothetische Aushilfe, dieweil man nichts Besseres hatte. Seine Motivirung verschwindet, nachdem zunächst Bütschli, Strasburger u. A. einige der charakteristischsten Formen der Kerntheilung bekannt gemacht, nachdem dann Mayzel und Eberth, Peremeschko und ich <sup>1)</sup> gezeigt haben, dass diese Kerntheilungsformen in krankhaft- und normalwachsenden Epithelien massenhaft vorkommen, und nachdem endlich Pfitzner und ich <sup>2)</sup> gefunden haben, dass diese Theilungen nicht etwa bloss in pathologischen Fällen und bei Larven und Embryen, sondern z. B. auch im geschichteten Hautepithel erwachsener Wirbelthiere constant zu finden sind.

Trotzdem wird jetzt in der vorher angezogenen Arbeit von Drasch wiederum der Versuch gemacht, für die Regeneration des Flimmerepithels der Trachea eine freie Kernbildung <sup>3)</sup> im Sinne Lott's voranzusetzen. Die Arbeit ist dabei, was das Studium der Zellenformen und ihrer Wachstumsveränderungen angeht, so reich an guter Beobachtung und mit so grosser Sorgfalt ausgeführt <sup>4)</sup>, dass man dadurch bestochen werden könnte, auch

1) Die Literatur s. in diesem Archiv, Bd. XVI, p. 398 und 425 ff.

2) S. ebenda, p. 397.

3) Ein für allemal soll bemerkt sein, dass ich den Ausdruck „freie Kernbildung“ hier stets im Sinne der bisherigen Anschauung der Botaniker brauche; wobei das Wort „frei“ nicht eine *Generatio spontanea* in unorganisirtem Blastem bedeutet, sondern nur im Gegensatz zu: „durch Theilung“ steht. Ich verstehe also unter „freie Kernbildung“ die (hypothetische, unbewiesene) Neuentstehung eines Kerns im Zellprotoplasma dort, wo vorher keiner war; sei es nun wie Lott und Drasch annahmen, durch Verdichtung, oder wie Auerbach wollte, durch Tropfenbildung.

4) Hiervon muss ich nur die Deutung ausnehmen, die Drasch den Becherzellen giebt: er hält sie für vorübergehende Entwicklungsformen der Flimmerepithelzellen. Ich halte dagegen die Ansicht F. E. Schulze's für durchaus richtig, nach der die Becherzellen allerorten, wo sie vorkommen, eigenartige und besonders fungirende Epithelzellen darstellen; und möchte glauben, dass Drasch sich hiervon gleichfalls überzeugt haben würde, wenn er auch andere Epithelarten genauer geprüft, und vor Allem sich auch bei Evertibraten umgesehen hätte.

die obige Voraussetzung ihres Verfassers als begründet hinzunehmen. Es scheint mir deshalb richtig, zu zeigen, dass sie dies nicht ist.

Drasch nimmt ebenso wie Lott an, dass von den aufrückenden Epithelzellen kernlose Rudimente zurückbleiben, in welchen dann neue Kerne durch Verdichtung entstehen, und welche als Ersatzzellen nachwachsen. Für solche freie Kernentstehung bringt Drasch keine neuen positiven Belege, sondern beruft sich (p. 22) auf Lott, bei dem es p. 282 heisst:

„Die so zurückbleibenden Protoplasmareste (Rudiment-Zellen) bilden nun offenbar die Grundlage zur Bildung neuer kernhaltiger Fusszellen. Diese Kernbildung scheint mir mit einer allgemeinen Verdichtung des Protoplasma zu beginnen, aus dem sich dann der Kern differenzirt. Dafür spricht das Verhalten gegen die Hämatoxylintinction. Man sieht nämlich solche, bei denen sich das Rudiment nur schwach tingirt, während es sich in anderen Fällen sehr intensiv, fast wie ein Kern tingirt, ohne dass man aber noch einen begrenzten Kern selber wahrnehmen könnte. Ferner spricht dafür die verschiedene Form der Rudimente, indem man ausser den erst beschriebenen (zugespitzte) solche finden kann, deren freies Ende schon wieder vollkommen abgerundet, zuweilen sogar breit ist, ohne dass sie einen Kern zeigen; aber grade diese sind es, die sich stärker tingiren.

Allein auch dies erleidet eine, wenn auch seltene Ausnahme, indem es vorkommt, dass Kernbildung im untersten Abschnitt schon eintritt, ehe die Trennung vollzogen ist.“

Die einzigen Gründe, welche Lott und ebenso Drasch zur Annahme einer freien Kernbildung bestimmt haben, sind also kurzgeordnet folgende:

1. Beide konnten in den tiefsten Epithelschichten und überhaupt im Epithel keine Kerntheilungen finden.
2. Sie fanden in der tiefsten Schicht kleine, kegelförmige nach oben gespitzte, oder auch anders geformte Protoplasmakörper — „Rudimente“ — die sich zuweilen durch nach aufwärts gerichtete Fortsätze mit schon höher gerückten Zellenleibern in Verbindung zeigten.
3. Sie fanden in den einen dieser „Rudimente“ Kerne, in anderen keine solche; und fanden endlich, dass die einen Ru-

dimente sich mit Hämatoxylin dunkler färben als die anderen, und als das Protoplasma der höher aufgerückten Epithelzellen. Sie nahmen solche stärker tingirbare Stellen als Anfänge von Kernneubildung.

1) Der erste dieser Gründe, der negative Befund beider Forscher in Bezug auf wahre Kerntheilung im modernen Sinn ist nun völlig ohne Bedeutung, angesichts der Methoden und Objecte, die von ihnen benutzt wurden.

Beide Arbeiter nämlich haben vorzugsweise<sup>1)</sup> Kali bichromicum oder Müller'sche Lösung zum Isoliren verwendet. Mit der Sorgfalt, die sich wie gesagt im Uebrigen in Drasch's Untersuchung kundgiebt, contrastirt es, dass er sich grade an dies unglücklichste Mittel gehalten hat, das sich zur Ermittlung der Vorgänge an den Kernen nur wählen liess; nachdem ich vor demselben hinlänglich gewarnt zu haben glaubte<sup>2)</sup>, da ich selbst, ebenso wie Mayzel, mein Lehrgeld durch lange vergebliche Arbeit damit gezahlt hatte.

Da diese dreifach wiederholte Erinnerung von Drasch so ganz übersehen wurde, erlaube ich mir, zum Frommen künftiger Arbeiter, hiermit folgende deutlich sichtbare Warnungstafel aufzustellen:

**Wer mit Kali bichromicum oder anderen Chromsalzen Kerntheilungen suchen, oder ausschliessen will, begiebt sich auf einen hoffnungslosen Irrweg.**

An den hier citirten Stellen habe ich dies hinlänglich motivirt, indem dort gezeigt wurde, — was auch schon Mayzel erfahren hat — dass die Chromsalze nicht nur die Structur der

1) Sowie 10 p. c. Kochsalzlösung, die sich, soweit meine Erfahrungen reichen, nicht viel günstiger verhält. — Dass beide Autoren in geringem Maass auch andere Reagentien gebraucht haben, wird unten zur Sprache kommen; dass sie sich im Wesentlichen aber an das Chromkali gehalten haben, geht so deutlich aus ihrer Darstellung, ihren Abbildungen und deren Erklärung hervor, dass ich mit dieser Behauptung kein Unrecht zu begehnen glaube.

2) Dies Archiv Bd. XVI, 1878, p. 337; Centralblatt f. d. med. Wissenschaften, 1879, 18. Mai, Nr. 23; Virchow's Archiv, Bd. 77, März 1879, p. 19 unten ff.

ruhenden Kerne stark verändern, sondern noch viel mehr die Kerntheilungsfiguren verstümmeln oder zerstören<sup>1)</sup>.

Ich habe zwar bei fortgesetzten Versuchen mit chromsaurem Kali gefunden, dass man wohl hin und wieder, unter ganz uncontrolirbaren Bedingungen, sehr mässige Erhaltungen von Kerntheilungsfiguren damit erzielen kann; immer sind sie auch dann so undeutlich und verzerrt, dass man schon auf ihren Befund vorbereitet sein, und die unveränderten Formen durch andere Reagentien gut kennen muss, um jene zu diagnosticiren.

Wenn also Lott, Drasch und viele Andere mit dieser Methode keine Kerntheilungen gefunden haben, so ist dies ganz natürlich, beweist aber nicht, dass solche wirklich fehlten.

Beide Forscher haben nun allerdings ausserdem auch Mittel gebraucht, welche Kernfiguren besser erhalten: Chromsäure (Lott p. 268, Drasch p. 2, 3), Lott auch Pikrinsäure (p. 270)<sup>2)</sup>. Aber diese Anwendungen scheinen, nach der Kürze, mit der die beiden Autoren über diese Reagentien hinweggehen, und bei dem Fehlen aller Abbildungen von Präparaten, die damit angefertigt wären, wohl nur kurze und gelegentliche gewesen zu sein.

Ausserdem ist ja bekannt, dass die Chromsäure<sup>3)</sup> weit schlechter Epithelzellen isolirt, als die Chromsalze; und ferner ist die Färbung von Chromsäurepräparaten mit Hämatoxylin viel schwieriger und erfordert viel mehr Sorgfalt, als die von Chromkalipräparaten; Drasch und Lott geben auch überhaupt nicht an, dass sie Chromsäureobjecte gefärbt hätten. Ohne Tinction aber wird es, bei den kleinzelligen Säugethiergeweben um die es sich hier handelt, sehr schwierig sein und sehr vielen Suchens be-

1) Um nicht missverstanden zu werden, hebe ich wie früher l. c. hervor, dass diese ungünstigen Eigenschaften der Chromsalze sich im Wesentlichen nur auf die Kerne beziehen, nicht aber auf die Formen von Zellenleibern, welche vielmehr durch sie, wie wohl hinreichend bekannt ist, sehr schön erhalten werden können.

2) Von der von Drasch ebenfalls angewandten Osmiumsäure kann ich absehen, denn sie ist für Kerntheilungspräparate in ihrer Art ebenfalls ganz ungünstig; sie erhält zwar die Theilungen, lässt sie aber so blass, dass sie an kleinkernigen Geweben kaum zu finden sind, und gestattet, wenigstens nach all meiner bisherigen Erfahrung, keine gute Hervorhebung derselben durch Tinction.

3) Pikrinsäure noch viel schlechter.

dürfen, um selbst mit Chromsäure in Isolationspräparaten Theilungen zu finden, es müssten denn solche gerade in loco in ganz besonderer Masse vorhanden sein.

Ich würde nicht so verfahren, wenn ich im Trachealepithel oder Cornealepithel danach suchen wollte; sondern würde durch die in Chromsäure oder Pikrinsäure gehärtete Trachea oder Hornhaut in grosser Menge dünne Schnitte legen, diese gut mit Hämatoxylin oder Hermann'scher Anilinfärbung tingiren und aufhellen. Bei diesem Verfahren brauche ich in der Haut einer erwachsenen Salamandra gewöhnlich nur ein halbes Dutzend Schnitte durchzusuchen, um eine oder mehrere Kerntheilungen im Epithel zu finden; vielfach sind sie auch häufiger. Aber sie sind hier allerdings auch wegen der Grösse viel leichter zu finden. Wollte ich statt dessen das Epithel mit der schlecht macerirenden Chromsäure isoliren, so hätte ich die Wahrscheinlichkeit, auf eine gut isolirte Zelle mindestens ein Dutzend zu bekommen, die noch zusammenhaften und also die Kerne schlecht erkennen lassen; ich hätte demnach so sehr wenig Chance, Kerntheilungen leicht und klar zu beobachten.

Drasch hat allerdings auch Schnitte angefertigt (mit welchem Reagens, ist nicht gesagt l. c. p. 3), jedoch, wie er angiebt, nur um den Situs der Epithelzellen zu überblicken; und ebensowenig hat Lott, nach seinen Worten l. c. p. 267, das Schnittverfahren cultivirt.

Es geht aus dem Gesagten hervor, dass in dem Trachealepithel und Cornealepithel sehr wohl Kerntheilungen vorkommen können, obschon Lott und Drasch sie bei dem eingeschlagenen Verfahren nicht gefunden haben<sup>1)</sup>. —

2. Die dem 2ten Grund (s. o.) entsprechende Thatsache ist völlig zuzugeben; sie hat ja auch mit der Kerneubildung nichts zu thun. Ich stimme Lott und Drasch durchaus darin bei, dass die „Rudimente“ zurückgebliebene Theile der aufgerückten Zellkörper sind, die sich von jenen abgeschnürt haben; nur nehme ich dabei an, dass diese Trennung als Zelltheilung und unter Kerntheilung erfolgt, und dass also der eine Tochter-

---

1) Für Anderes, was dabei noch zur Aufklärung in Rede kommen kann, erlaube ich mir auf den Aufsatz: „Ueber das Verhalten des Kerns bei der Zelltheilung“, Virchow's Archiv 1879, zu verweisen.

kern in dem betreffenden „Rudiment“ — d. i. der fussständigen Tochterzelle zurückbleibt. — Und damit komme ich auf den dritten Punct.

3. Dass man in Isolationspräparaten aus Chromkali solche „Rudimente“ finden kann, die keine Kerne enthalten, in denen man bei guter Tinction die Anwesenheit von solchen sicher ausschliessen kann — dies beweist in der vorliegenden Frage nichts. Denn es sollte jedem geübten Epithel-Isolator bekannt sein, dass man auch bei den besten Einwirkungen, beim schonendsten Arbeiten nicht bloss ganze Zellen isolirt erhält, sondern auch vielfach Zellenbruchstücke, denen man es oft nicht anmerken kann, ob und wo sie abgebrochen sind.

Dass ferner Zellen der tiefen Epithelschichten sich vielerorten stärker tingiren, als die der mittleren und oberen, ist bekannt. Für ebenso bekannt habe ich es gehalten, dass gerade bei der Hämatoxylinfärbung, auch mit den bestwirkenden Lösungen und bei gleichmässigster Einwirkung in Bezug auf die Kerne <sup>1)</sup>, das Zellprotoplasma oft recht ungleich im Farbenton ausfällt: nicht nur die eine Zelle dunkler als die andere, sondern selbst ein Theil eines Zellenleibes oft dunkler als der übrige Theil.

Hiemit muss es sich nun doch von selbst verbieten, dass man aus einer stärkern Tinction eines Protoplasmastückes schon den weitgehenden und ohne Analogie dastehenden Schluss zieht, es wolle sich in diesem Protoplasmastück ein Kern bilden.

Aber ich halte es ausserdem für ganz möglich, dass Manches von jenen stärkeren Färbungen in „Rudimenten“, wie sie Lott und Drasch beobachtet haben, wirklich auf Kernsubstanzen zu beziehen sein mag: nämlich auf Kerntheilungsfiguren <sup>2)</sup>, die

---

1) Ich erlaube mir das Obige ziemlich positiv hinzustellen, weil ich auf Grund meiner letzten Arbeiten in Färbungen, und gerade auch Hämatoxylinfärbungen, eine recht ausgedehnte vieljährige Erfahrung habe. Um eine Hämatoxylintinction recht gleichmässig zu erhalten, pflege ich sogar oft die Tinctur um das eingelegte Stück her (durch Schütteln) in fortwährender Bewegung zu halten, und weiss sehr gut, was eine gute, was eine schlechte Färbung der Art ist. Dennoch kann ich versichern, dass auch bei den bestgerathenen Tinctionen, wo alle Kerne im Präparat durchaus die gleiche Nuance haben, in Bezug auf das Zellprotoplasma dabei doch die Ungleichmässigkeiten oft vorkommen, von denen hier oben die Rede ist.

2) In diesen Fällen natürlich Tochterfiguren. Die zugehörige Schwe-

durch die Chromkalibehandlung verändert waren. Denn diese Veränderungen bestehen zuweilen<sup>1)</sup> in einer diffusen Zusammenquellung der färbbaren Fadenfigur (Chromatin) mit der nicht färbbaren (Achromatin), mit gleichzeitiger Verwischung der Grenze gegen das Zellplasma; diese Masse färbt sich dann bei Tinction wie ein Kern, aber oft blasser; ein solcher tingirter, schlechtbegrenzter Klumpen kann dann ganz aussehen wie die Dinge, welche Lott und Drasch als Kernneubildungen ansahen.

Wenn man Alles Gesagte berücksichtigt, zeigt sich nicht die mindeste Schwierigkeit für die Annahme, dass die von Lott und Drasch untersuchten Epithelien, wie andere, durch Zelltheilung mit Kerntheilung, unter den allgemeinen Erscheinungen der Karyokinese sich regeneriren. In vollem Einklang steht damit der gewiss richtige Befund beider Forscher, das Vorkommen zweikerniger Zellen in den betreffenden Epithelien betreffend<sup>2)</sup>. Wie ich an anderem Orte<sup>3)</sup> auseinandergesetzt habe, lassen sich zwei- und mehrkernige Zellen einfach als verunglückte Zelltheilungen auffassen, bei denen es nur zur Kerntheilung, nicht zur Scheidung des Zellenleibes gekommen ist. Daraus folgt aber auch der Rücksterfigur würde in der, von dem betreffenden „Rudiment“ abgeschnürten Zelle zu suchen sein.

1) Nicht immer so. In anderen Fällen, und stets dort, wo die Kernmembran bei der Mutter noch erhalten, oder bei den Töchtern schon wieder neugebildet war, erscheint der durch Chromsalze verunstaltete und gefärbte, karyokinetische Kern scharf vom Plasma abgesetzt, im Inneren dagegen entweder gleichmässig tingirt, oder noch mit streifigen verstümmelten Resten der Fadenfigur durchzogen (wie es Taf. XV Fig. 14d dies. Archiv, Bd. XVI, andeutet, oft auch in anderen Formen). — Die Sterne und Aequatorialplatten werden aber durch die Chromsalze auch oft in der Art verändert, dass sie sich in Form von unregelmässigen, höckerigen Klumpen im Inneren eines hellen Raums zusammenballen.

Bei den Fällen, um die es sich oben im Text handelt, also bei Tochterkernen in Knäuel- oder Sternform ist noch keine Kernmembran angelegt, kann also jene diffuse Verquellung leicht zu Stande kommen.

Zu schwache Pikrinsäure verändert die Kernfiguren oft in ähnlicher Weise, wie die Chromsalze.

2) Lott p. 275 und a. and. O. Drasch scheint in ihrem Antreffen weniger Glück gehabt zu haben (p. 12 l. c.), vergl. jedoch seine Fig. IV, 2 und VIII, 3.

3) Virchow's Archiv 1879, Bd. 77: „Ueber das Verhalten des Kerns“ etc., p. 15.



schluss, dass dort, wo man mehrkernige Zellen findet, Kerntheilungen vor sich gehen oder gegangen sind.

---

Ich habe den Schluss, dass alle Epithelregeneration durch karyokinetische Zelltheilung in den tiefen Schichten vor sich geht, im Eingang dieses Aufsatzes als einen Wahrscheinlichkeitsschluss bezeichnet. Er ist in der That nichts weiter als ein solcher; aber er ist der wahrscheinlichste den wir bis jetzt machen können.

Es lässt sich allerdings nicht ausschliessen, dass entweder noch daneben, oder dass stellenweise sogar allein freie Kernbildung vorkommt. Aber es hat sich eine solche, wie am Schluss noch zu berühren sein wird, bisher nirgends zeigen lassen; während die Neubildung mit Kerntheilung für viele Orte wirklich gezeigt ist. Die Sachlage in dieser Beziehung ist, soviel das Epithel angeht, folgende 1):

Karyokinetische Zelltheilungen sind gefunden: im Epithel der Hautdecke bei Wirbelthierlarven, (Amphibien) Wirbelthierembryen (Vögel, Säugethiere), im Epithel der Hodencanäle (Amphibien, Fische, Arthropoden), im Epithel der Ovarialgänge (Arthropoden, Balbiani), im Epithel der Hornhaut bei erwachsenen Amphibien und Säugethieren bei Regeneration nach Verletzung, sowie auch (Krause) im normalen Hornhautepithel; endlich im normalen, geschichteten Hautepithel beim erwachsenen Salamander und Triton. Dazu füge ich noch, dass Pfitzner kürzlich auch im Epithel der Darmdrüsen beim erwachsenen Salamander zahlreiche karyokinetische Theilungen fand, von denen mir Präparate vorliegen. —

In vielen dieser Fälle wurden die Theilungen so zahlreich gefunden, dass sie zur Erklärung der gesammten Epithelregeneration völlig ausreichen; in den übrigen Fällen, wo nur einzelne Theilungen gesehen wurden, war auch die Untersuchung nicht ausgedehnt.

---

1) Die näheren Angaben, auf die ich für das Folgende verweise, finden sich im I. und II. Theil meiner „Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen“, dies Archiv Bd. XVII und XVIII.

Sollte man nun wirklich, bei dieser Lage der Kenntnisse, annehmen wollen, dass sich z. B. zwar im Hautepithel der Amphibien die Zellen und ihre Kerne durch Theilung fortpflanzen, im Epithel der Trachea aber bei Säugern sich mit freier Kernbildung vermehren? Dass zwar in dem pathologisch wuchernden Hornhautepithel, und unter Umständen auch im normalen, die Kernvermehrung auf dem Wege loyaler Erbfolge durch Theilung geschehe, unter anderen Umständen aber, oder nebenbei, auch durch *Generatio spontanea* von Kernen im Protoplasma?

Ich kann mir nicht denken, dass ein Biolog, der die Sache ernstlich überlegt, ohne Noth und Anlass eine Hypothese machen sollte, die eine so gewaltige Ungleichheit einschliesst; dass Jemand den Werth des Analogieschlusses so gering schätzen sollte, um ihn hier absichtlich nicht anzuwenden. — Desshalb habe ich mir auch nicht die Mühe genommen, im vorliegenden Falle im Epithel der Trachea noch selbst nach Kerntheilungen zu suchen; ich überlasse es dem, der es will, indem ich mir vorauszusagen erlaube, dass er sie finden wird, wenn er die hier empfohlenen Methoden anwendet. Allerdings würde ich rathen, solche Arbeit zunächst an grosszelligen Geweben, am besten von geschwänzten Amphibien, zu beginnen. —

Ueber das Verhalten der Theilungen im geschichteten Hautepithel habe ich dem kaum etwas hinzuzufügen, was ich selbst<sup>1)</sup> (Salamander) und weiter E. Klein<sup>2)</sup> (Triton) bereits darüber ausgesagt haben. Der Annahme des letzteren Autors, dass ausser den indirecten Theilungen noch directe<sup>3)</sup> vorkämen, bin ich p. 159 ff. Bd. XVIII dieses Archivs entgegengetreten, indem ich zeigte, dass die indirecten Theilungen für die Erklärung der Regeneration völlig genügen. Näheres über das Hautepithel wird demnächst Pfitzner mittheilen.

Die Theilungen finden sich hier nicht bloss in der tiefsten Schicht, sondern so weit nach aufwärts, als die Zellen noch nicht eigentlich abgeplattete Formen haben. Es sind das die Schichten

---

1) Dies Archiv und Virchow's Archiv a. a. O.

2) Quart. Journ. micr. science, July 1879.

3) Dagegen scheint Klein darin mit mir einig zu sein, dass kein Grund ist hier an eine freie Kernentstehung zu denken.

die nach Morphologie und Reactionen der Zellen dem Stratum Malpighii der Säugethierhaut entsprechen, welches ja auch bei andern geschichteten Epithelien, als denen der Haut, überall sein Aequivalent hat. Um für den langen unbequemen Namen Stratum Malpighii<sup>1)</sup> einen kurzen, und zugleich physiologisch-bezeichnenden zu gewinnen, würde man also deutsch einfach Keimschicht sagen können.

---

Giebt es überhaupt eine freie Kernbildung? Ich habe mir erlaubt, solche hier mehrfach hypothetisch und unbewiesen zu nennen. Dies kann man thun, ohne die bezüglichlichen Angaben vieler und vortrefflicher Beobachter zu ignoriren; und ohne den Forschern selbst damit ein Unrecht zu thun, die aus ihren richtigen Beobachtungen Schlüsse zogen, welche nach der grade herrschenden Meinungsrichtung berechtigt schienen, aber es nicht immer zu bleiben brauchen.

Man erinnere sich nur, wie fest in der Phytologie bis noch vor Kurzem der Glaube an die freie Kernbildung im Embryosack stand, mit welcher Sicherheit diese Annahme in den Lehrbüchern vorgetragen wurde; und man halte damit zusammen, was Strasburger, der diese Annahme bis dahin selbst getheilt hatte, im vorigen Jahre<sup>2)</sup> aussprach:

„Eine freie Kernbildung in den Embryosäcken giebt es nicht, alle Kerne gehen aus einander durch Theilung hervor“ —

ein Satz, den Strasburger durch genaue Beschreibung bei vielen Pflanzenformen jetzt hinreichend bewährt. Mit Recht äussert er im Anschluss daran, dass die vorliegenden Angaben über freie Kernbildung im Thierreich einer erneuten Prüfung bedürften. Sollte eine solche nicht vielleicht auch in den sehr einzelnen Fällen aus dem Pflanzenreich<sup>3)</sup>, für welche Strasburger noch an einer freien

---

1) Die heute ganz sinnlos gewordenen Namen „Rete Malpighii, Rete mucosum, Stratum mucosum“ sind wohl hoffentlich von den meisten Histologen schon allmählig ausser Cours gesetzt.

2) Botanische Zeitung 1879, 25. April, Nr. 17.

3) Copulation der Spirogyren, Keimung von Ulothrix. Strasburger a. a. O. p. 274.

Kernbildung festhält, Ergebnisse liefern die mit Anderem mehr in Einklang stehen? — Wir Zoologen haben lang genug gemeint, dass bei der Eitheilung Kerne untergehen und sich Neubilden müssten; und haben uns doch geirrt.

Von den vielen Aussagen über freie Kernbildung bei thierischen Gewebs- oder Eizellen will ich hier nur von den neueren einige der wichtigsten und bekanntesten zur Sprache bringen: zunächst die Angaben von Weismann über die Bildung der Kerne der Polzellen und der Keimhaut bei Insectenembryen <sup>1)</sup>; die Erfahrungen von Auerbach <sup>2)</sup>, auf das gleiche Object und auf die Furchung der Froscheier sich beziehend; und die Schilderungen des gleichen Vorgangs vom Rindenprotoplasma des Keims bei Knochenfischen, welche kürzlich Kupffer <sup>3)</sup> gegeben hat, unter Hinzuziehung der früheren Angaben E. von Beneden's, Haeckel's, Lereboullet's, van Bambeke's und Anderer, die sich am letztcitirten Ort zusammengestellt finden.

Man kann die Genauigkeit der betreffenden Beobachtungen so vollkommen anerkennen, wie ich es thue, und doch in ihnen noch keinen sichern Beweis dafür finden, dass in irgend einem dieser Fälle die Kerne durch freie Bildung im Protoplasma, und nicht durch Theilung, entstanden seien. In denjenigen dieser Fälle, welche den Fischkeim betreffen, ist die Furchung desselben bereits vorgeschritten und eine Ableitung der fraglichen Kerne von den schon vorhandenen läge doch wohl im Bereich der Möglichkeit, wenn sie sich auch nicht nachweisen liess. Aber auch wenn man hiervon absieht, und wenn man das Dipterenei heranzieht, bei dem die Erscheinung auftritt, ehe eine anderweite Zelltheilung oder Kerntheilung ersichtlich ist <sup>4)</sup>: so lässt sich doch heute nicht behaupten, dass der Protoplasmakörper der Eizelle, in dem diese anscheinend freie Kernbildung auftritt, oder die Stellen, an welchen sie auftritt, vorher kernlos waren. In die Substanz dieser Eizelle sind vorher Spermatozoen eingedrungen —

---

1) Aug. Weismann, Ueber die Entwicklung der Dipteren im Ei. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 13, 14, 1863.

2) L. Auerbach, Organologische Studien, I, II. p. 82, 85.

3) C. Kupffer, Ueber die Entwicklung des Ostseeherings. Jahresber. der Comm. z. wiss. Unters. der deutschen Meere, Jahrg. 4—6. 1878. p. 200.

4) Vergl. Weismann, a. a. O. p. 162, 163 u. a., Auerbach a. a. O. pag. 85.

am Wirbelthierei, nach Kupffer's und Hensen's Beobachtungen, in grosser Zahl; — jeder Spermatozoenkopf aequivalent der wirklichen Substanz eines Zellkerns. Wenn sich dieselben bisher nicht morphologisch verfolgen liessen, so ist damit nicht bewiesen, dass sie sich wirklich auflösen und jede Form und Localisation verlieren. Ferner wissen wir nicht, ob an den hier in Rede stehenden Objecten nicht auch der Eikern schon Theilungsproducte abgegeben haben kann; hier, wie dort, ist die bisherige Unmöglichkeit der Verfolgung kein Gegenbeweis. Man braucht sich nur zu erinnern, dass eine Zeit lang auch der Schluss auf den totalen morphologischen Untergang des Eizellenkerns (Keimbläschens) gemacht worden ist, weil sich von ihm zu der betreffenden Zeit an ungünstigen Objecten nichts finden lassen wollte — ich rede leider zum Theil aus eigener Erfahrung <sup>1)</sup> — und dass wir jetzt durch Bütschli, O. Hertwig u. A. erfahren haben, wie wenig berechtigt dieser Schluss war.

Es würde mir wenigstens nicht verständlich sein, wenn nach all den neueren Arbeiten über die Schicksale des Kerns der Eizelle, und über die Richtungskörperbildung, noch Jemand glauben sollte, dass alles dies nur besondere Fälle seien, und dass es wirklich Eizellen gäbe, in denen der ursprüngliche Kern ganz verschwände. Wer diesen Glauben eine Zeit lang theilte, hat um so mehr Anlass auszusprechen, dass derselbe heute nicht mehr berechtigt ist. Denn zu einer solchen Berechtigung würde mindestens ein sicher beobachteter Fall gehören, in welchem der Kern des Eies total untergeht, und einen solchen Fall giebt es nicht; dagegen giebt es ja jetzt zahlreiche, in denen das Gegentheil nachgewiesen ist.

Nicht anders wie in diesen Fällen scheint mir die Sache in denen zu liegen, welche von Seiten der experimentellen Pathologie für eine freie Kernbildung geltend gemacht wurden; wie dies in den bekannten Arbeiten von Arnold <sup>2)</sup> und Klebs <sup>3)</sup>, auch durch Mayzel <sup>4)</sup> geschah. Wenn es auch hier überall sehr danach

1) S. dies. Archiv Bd. 16, p. 411—413.

2) Die Vorgänge bei der Regeneration epithelialer Gebilde. Virchow's Archiv, Bd. 46, 1869, p. 168.

3) Die Regeneration des Plattenepithels. Arch. f. experim. Path. und Pharm. Bd. III.

4) Siehe: Centralbl. f. d. med. Wiss. 1875, Nr. 50 (am Schluss). Nach

aussah, dass die betreffenden Kerne neu und unabhängig von den praeeexistirenden entstehen, und wenn demnach die Untersucher diesen Schluss gezogen haben, so darf man doch sagen, dass ein eigentlicher Beweis für denselben nicht vorliegt. Eberth <sup>1)</sup> und Hoffmann <sup>2)</sup> sind ihm bereits mit triftigen Gründen entgegengetreten, ohne dass damit andererseits eine directe Widerlegung geliefert wäre; Eberth selbst spricht sich in dieser Hinsicht sehr vorsichtig, und sehr viel Spielraum lassend aus <sup>3)</sup>.

Zur Zeit dieser Untersuchungen wusste man eben noch nichts von den Kerntheilungsfiguren <sup>4)</sup>, von ihrer oftmaligen Blässe und selbst Unsichtbarkeit an lebenden Geweben, von ihrem oft schubweisen Auftreten und ihrem Fehlen in den Intervallen solcher Schübe <sup>5)</sup>, endlich von ihren Beeinflussungen durch Reagentien.

In der Haut der Batrachierlarven z. B. finde ich die Theilungsfiguren lebend sehr blass, ohne Reagentien kaum studirbar; es ist deshalb ganz natürlich, dass die Beobachter der Substanzverlust-Regeneration, die sich hier an das lebende Object hielten, von diesen Dingen nichts gesehen haben. — Während die ruhenden Kerne des lebenden Hautepithels an der Salamanderlarve deutlich sichtbar sind (dies Arch. Bd. 16 p. 313, 361 ff.), erscheinen sie am Kiemenblattepithel derselben, sowie auf der Haut der Tritonlarve, unsichtbar (s. ebenda, und bei Peremeschko, Centralbl. f. d. m. W. 27 Juli 1878); die Theilungsfiguren sind am lebenden

---

brieflichen Mittheilungen darf ich jedoch vielleicht annehmen, dass auch Mayzel jetzt, nach weiterer Verfolgung der Kerntheilungsvorgänge, die freie Kernbildung in den betreffenden Fällen nicht mehr für so zweifellos hält.

1) Die Regeneration des Hornhautepithels. Virchow's Archiv Bd. 51, 1870, p. 361.

2) Epithelneubildung auf der Cornea. Virchow's Arch. Bd. 51, 1870, pag. 373.

3) „Dass wir eine freie Kernbildung neben einfacher und doppelter Theilung der ursprünglichen Kerne für sehr wahrscheinlich halten müssen, womit wir aber die Abkunft der kleinen Kerne von den grösseren nicht läugnen wollen“, p. 367.

4) Mäyzel allerdings hatte solche gefunden und in demselben Aufsatz, der oben citirt ist, beschrieben; aber es liess sich damals noch nichts über ihre allgemeine Verbreitung und typische Bedeutung bei der Zelltheilung ahnen.

5) S. den Aufsatz in Virchow's Archiv Bd. 77: Ueber das Verhalten des Kerns bei der Zelltheilung, p. 18.

Kiemenblatt sehr blass; am Hautepithel deutlicher, aber hier immer noch weit blasser als die ruhenden Kerne; während letzteres sich bei Triton nach Peremeschko gerade umgekehrt verhält. Bei Säugethieren (Kätzchen, Omentum) fand ich die lebenden Kerntheilungen blass bis fast zur Unsichtbarkeit, während hier die ruhenden Kerne auch im Leben ganz deutlich sind.

Bei diesen so grossen Verschiedenheiten der Objecte bedarf es für die Entscheidung der hier besprochenen Frage einer sehr sorgfältigen Auswahl und Vergleichung der letzteren, unter gleichzeitiger Anwendung der massgebenden Reagentien. Das Vermissen von Kerntheilungsfiguren an irgend einem bestimmten lebenden Gewebe giebt, nach dem eben Gesagten, keineswegs eine Gewähr dafür, dass solche wirklich fehlen, und dass sie nicht durch geeignete Zuziehung von Pikrinsäure, Chromsäure, selbst schon Essigsäure, auch hier dargestellt werden könnten, — neben den Dingen und vielleicht sogar zum Theil als die Dinge selbst, welche den Untersuchern der Substanzverlustränder als Zeichen einer freien Kernbildung erschienen sind.

---

Der Leser dieses Aufsatzes mag den Eindruck bekommen haben, dass ich darin für den Satz: „omnis nucleus e nucleo“ eingetreten bin. Ich thue dies aber nicht anders als unter Anhängung der Clausel: so viel wir bis jetzt wissen. Ich zweifle nicht an der Möglichkeit einer freien Zellbildung<sup>1)</sup>, einer freien Kernbildung, einer Generatio spontanea überhaupt; ich kann die Vorstellung einer solchen nicht einmal, wie Andere es thun, abenteuerlich finden; es scheint mir selbst die Hoffnung, dass sich die Bedingungen für solche Vorgänge einst werden näher erkennen und künstlich nachahmen lassen, auf kein blosses Ideal gerichtet.

---

1) Das, was man jetzt „Zellbildung“ oder „freie Zellbildung“ zu nennen pflegt — so die betreffenden Vorgänge im Embryosack der Pflanzen (vergl. Strasburger a. a. O.) und im Rindenplasma von Eiern (Weismann, Kupffer a. a. O.) — ist ja nichts Anderes als eine Territorien-scheidung in einem gegebenen lebenden Protoplasmakörper, der mehrere Kerne enthält, also im Grunde nur eine besondere Form der Zelltheilung. Mit dem Obenstehenden aber meine ich auch eine eigentliche Generatio aequivoca von Protoplasma.

Will man sich aber solchem Ziel nähern, so kann es dazu nicht der geeignete Weg sein, dass man das x, das noch gesucht werden soll, die freie Kernbildung, als gegeben und selbstverständlich annimmt und unbedenklich damit rechnet. Als ein viel besserer Weg erscheint es, vor Allem aufs Genaueste und mit immer neuen Mitteln die vitalen Vorgänge der Zellen- und Kernneubildung weiter zu erforschen, wie sie uns die Natur selbst vormacht. Bis jetzt hat diese Forschung mit Sicherheit noch keine andere Art solcher Neubildung gezeigt, als: Zellenfortpflanzung durch Zelltheilung, mit Kernvermehrung durch metamorphotische Kerntheilung.

Kiel, den 17. April 1880.

---

## Neue Untersuchungen zur Anatomie der Seitenorgane der Fische.

### III. Die Seitenorgane der Knochenfische <sup>1)</sup>.

Von

**B. Solger**

in Halle an der Saale.

---

Hierzu Tafel XVII.

---

Die Ueberschrift dieses dritten Abschnitts, welcher zunächst die Darlegung des thatsächlichen Materials beschliessen, und alsdann das Facit der gesammten Untersuchung ziehen soll, nennt eine Abtheilung der Fische, die der Teleostier, welche in zahlreichen Formen und Individuen die Gewässer unserer Heimath bevölkert. Zu jeder Jahreszeit leicht und reichlich zu beschaffen,

---

1) I. u. II. s. Bd. XVII dies. Arch., Seite 95 und 458 ff. S. 467, Z. 14 v. o. sind die Worte: „in dorso-ventraler Richtung“ zu streichen.



scheinen die Knochenfische auf den ersten Blick das dankbarste Untersuchungsmaterial abzugeben. Wer jedoch dem Gegenstande, mit welchem diese Arbeit sich beschäftigt, durch eigene Beobachtung näher getreten ist, dem kann es nicht entgangen sein, dass nur einige Repräsentanten der bei uns so reich vertretenen Abtheilung zur histologischen Durchforschung gleichsam einladen, *Acerina cernua* an der Spitze, demnächst *Lota fluviatilis* und einige andere; denn gerade bei den gemeinsten Formen unserer Knochenfische stösst die Untersuchung des feineren Baues auf nicht unerhebliche Schwierigkeiten, indem oft genug das gering entwickelte Sinnesepithel in das Innere enger, von Hartgebilden umschlossener Röhren sich zurückzieht. Eine die ganze Abtheilung der Knochenfische umfassende Darstellung unserer Sinnesorgane, die man vielleicht nach der Fassung der Ueberschrift erwarten könnte, enthalten also diese Blätter nicht; dafür sollen aber die Ganoïden und die Dipnoër thunlichst berücksichtigt werden. Aus Mangel an frischem oder gut conservirtem Material muss freilich die Schilderung der Seitenorgane dieser Abtheilungen fast ausschliesslich den Angaben der Autoren folgen; allein der Vollständigkeit des Bildes halber glaubte ich die Organe der genannten Gruppen nicht mit Stillschweigen übergehen zu dürfen.

### Dipnoë.

Was zunächst die Seitenorgane der Dipnoër betrifft, so sind mir wohl Angaben über die Anordnung derselben, über Kanäle, in denen sie liegen, sowie über die Spuren, die sie den Hautverknöcherungen aufdrücken, bekannt geworden; den feinen Bau dieser Sinnesorgane scheint jedoch bisher noch Niemand berücksichtigt zu haben.

Von *Ceratodus* erwähnt Günther in seiner bekannten Monographie <sup>1)</sup> feine Poren in der Kopfhaut, die indessen nicht regelmässig angeordnet seien. Vielleicht sind sie auf die Mündungen des Seitenkanalsystems zu beziehen; doch möchte ich auf die unbestimmte Angabe nicht viel Gewicht legen. Ganz unzweideutig lautet dagegen Günther's Beschreibung der Seitenlinie

---

1) A. Günther, Descript. of *Ceratodus* etc. in Philos. Transactions of the royal soc. of London 1871, vol. 161, p. 514.

selbst<sup>1)</sup>: „the lateral line is clearly marked, its scales being perforated at the base of the exposed portion.“ Die Seitenlinie zählt vom Kopfe bis zur Gegend des Afters 22—23 solcher grosser, durchbohrter Schuppen; kleiner sind die Schuppen des Schwanzes, deren noch etwa 17 auf einander folgen.

Aus der Gruppe der Dipneumones ist Lepidosiren wiederholt anatomisch untersucht worden, und wenn das Augenmerk der Forscher auch nicht speciell auf unser Thema gerichtet war, so enthalten doch auch hierfür die Arbeiten von Hyrtl, M'Donnell und Peters manche schätzenswerthe Angabe. Zunächst ist die Existenz eines Ramus lateralis vagi, sowie einer deutlichen am Kopfe verzweigten, am Rumpfe einfachen Seitenlinie hervorzuheben, wichtige Punkte, die schon bei Hyrtl<sup>2)</sup> sich angemerkt finden. Er schildert in seiner Monographie beiderlei Gebilde, nämlich den Nerven und das Kanalsystem, deren Zusammengehörigkeit jetzt freilich jedermann geläufig ist, in ganz bestimmten Ausdrücken, ohne jedoch den Nerven mit der Seitenlinie in Beziehung zu bringen: die Auffassung der Seitenorgane als Sinnesapparat wurde bekanntlich erst einige Jahre später durch Leydig begründet. Der Verlauf des Kanalsystems am Rumpfe wie am Kopfe bewegt sich in den wiederholt beschriebenen Bahnen. Bezüglich des Kopfteils hebt Hyrtl die vollkommene Uebereinstimmung mit der bei Chimaera beobachteten Ramification hervor, und die von Peters<sup>3)</sup> gelieferte Abbildung von Protopterus bestätigt Hyrtl's Vergleichung. Dagegen scheinen nach M'Donnell's<sup>4)</sup> Schilderung am Kopfe von Lepidosiren nicht wie bei Chimaera Halbkanäle, sondern wirkliche Kanäle vorzuliegen, die mit „stetig aneinander gereihten Oeffnungen“ nach aussen münden. Die Seitenlinie selbst schliesst sich bezüglich des Verhaltens ihrer Schuppen an die von Esch bekannte Form (s. u.) an. M'Donnell beschreibt sie folgendermassen: „The lateral line proper is sufficiently visible all along the body, but no openings are to be seen by the naked eye. The scales are cleft at the margin, not tunnelled.“ Die Schuppen

---

1) l. c. S. 515.

2) J. Hyrtl, *Lepidosiren paradoxa*, in Abhandl. d. böhm. Gesellsch. d. Wiss. 1845.

3) Müll. Arch. 1845.

4) l. c. p. 176.

sind also am freien Rande ausgekerbt, und nicht von einem Kanal durchsetzt.

### Ganoiden.

Auch die Litteraturangaben über die Seitenorgane der nächstfolgenden Gruppe, der Ganoiden, lassen uns bezüglich des feineren Baues im Stiche. Am besten sind sie noch, dank den vor Jahren von Leydig angestellten Untersuchungen, bei der Gattung *Acipenser* gekannt. Als Untersuchungsmaterial dienten dem genannten Forscher *Acipenser nasus* und *A. Nacarii*. Der Verlauf des Kanalsystems am Rumpfe und am Kopfe bietet keine bemerkenswerthen Besonderheiten dar. Die Wand der dem Kopfe angehörigen Kanäle wird durch Ossificationen gestützt, die entweder als „eigene Schleimröhren-Knochen“ sich darstellen oder von den Deckknochen des Schädels geliefert werden; der Rumpfteil ist den Seitenschildern eingebettet. Was wir von dem morphologischen Verhalten der Seitenorgane selbst durch Leydig erfahren, lasse ich wörtlich folgen: „Mit Bezug auf den feineren Bau sei erwähnt, dass von Strecke zu Strecke ein Nervenstämmchen von 0,028<sup>mm</sup> Dicke in den Kanal tritt (Taf. I Fig. 26), darin nach zwei Seiten auseinander weicht und dadurch ein niedriger Längswulst hervorgebracht wird, der den von mir beschriebenen knopfförmigen und linearen Nervenausbreitungen im Seitenkanalsystem verschiedener Knochen- und Knorpelfische entspricht. Dem Eintrittspunkt der Nerven gegenüber ist fast immer der knöcherne Kanal von einer grösseren Oeffnung durchbrochen“<sup>1)</sup>. Die Beschreibung bezieht sich offenbar auf den Kopftheil der Seitenorgane. Am Rumpfe liegt der Seitennerv oberflächlich; ein Aestchen vom II. Spinalnerven gesellt sich zu ihm, verläuft aber, da es motorische Fasern enthält, nur auf eine kurze Strecke mit ihm (Stannius).

Noch spärlicher sind unsere Kenntnisse von dem Verhalten der Seitenorgane der übrigen Ganoiden. Sie sind von den Anatomen, die von unseren Sinnesorganen handeln, ganz unberücksichtigt geblieben; so kommt es, dass ich nur über kurze, zerstreute Notizen zu berichten habe. Was zunächst *Amia* angeht, so finde ich in Franque's bekannter Monographie dieses Gano-

1) Leydig, Anat.-histol. Unters. über Fische u. Rept. 1853, S. 11.

iden für unsern Gegenstand nur die Worte: „*Linea lateralis fere recta*“. Etwas mehr ist von *Lepidosteus* und *Polypterus* zu melden, und zwar erstrecken sich die in der Litteratur niedergelegten Beobachtungen sowohl auf die Anordnung der Seitenorgane, soweit sie sich am Schuppenkleide ausspricht, sowie auch auf den Verlauf des Nervus lateralis. Auch meine eigenen Beobachtungen gehen nicht über das hinaus, was sich durch die einfache Beobachtung des unverletzten Thieres ermitteln lässt. Die von mir gegebene Beschreibung und die bildliche Darstellung beziehen sich auf je ein trocken aufbewahrtes Exemplar von *Lepidosteus viridis* und von *Polypterus bichir* der Hallenser vergleichend-anatomischen Sammlung; die Angaben der Autoren (L. Agassiz u. A.) sollen an passender Stelle eingeflochten werden.

An dem mir vorliegenden Exemplar von *Lepidosteus* fällt die Seitenlinie wenig in's Auge. Sie verläuft unverzweigt horizontal nach rückwärts; die Poren des Seitenkanals markiren sich als kaum merkliche Ausschnitte am untersten Ende des hinteren Randes jeder Schuppe, also ähnlich wie es Agassiz<sup>1)</sup> von *L. Grayi* beschreibt, nur dass hier der untere Schuppenrand die „*échancrure*“ aufweist. Unser Autor spricht übrigens wiederholt von den Röhren (tubes) der Schuppenreihe, welche der Seitenlinie entspricht: es kann somit darüber kein Zweifel bestehen, dass hier „Seitenorgane in Kanälen“ vorliegen. Der Seitennerv repräsentirt einen einfachen Stamm (J. Müller<sup>2)</sup>).

Längs der Seitenlinie bemerke ich an dem *Lepidosteus* unserer Sammlung rechterseits 61, links 62 rhomboidale Platten; von ihnen sind rechts 27, links 32 durch den Besitz einer lineären, 2—3 mm langen Vertiefung ausgezeichnet, die jedoch die gesamte Dicke der Schuppe nicht zu durchsetzen scheint. Diese schmalen Furchen verlaufen sämmtlich senkrecht zur Längsaxe des Fisches und liegen zugleich in der einen Diagonale der Schmelzschuppen. Sie folgen einander übrigens nicht in regelmässigen Abständen, sondern stehen bald in Gruppen, bald sind sie durch eine oder durch mehrere nicht besonders characterisirte Schuppen von einander getrennt. Während dieser Complex von Vertiefungen über die ganze Ausdehnung des Rumpfes bis zum

1) L. Agassiz, Rech. s. l. poissons fossil. Tom. II S. 3.

2) Arch. f. Naturg. 1846, S. 199.

Schwanzes sich verfolgen lässt, verläuft eine zweite, etwas kürzere und weit weniger regelmässig angeordnete Reihe ganz ähnlicher Furchen in der Dorsalgegend des Rumpfes nahe der Medianebene bis zur Rückenflosse. Ich zähle auf der einen Seite 21, auf der anderen 23 derartiger Grübchen; sie halten sich aber nicht, wie die vorigen, an einer Längsreihe von Schuppen, sondern greifen abwechselnd in das Gebiet der einen oder anderen benachbarten Serie über, so dass ihre Verbindungslinie einen gebrochenen oder welligen Contour darstellt. Offenbar gehören beide Furchenreihen zusammen; die Frage, wie sie aufzufassen sein werden, wird bei *Polypterus*, zu dessen Beschreibung wir uns jetzt wenden, wieder aufzunehmen sein.

Zunächst betrachten wir die Seitenlinie von *Polypterus* (*P. bichir*). Sie beginnt mit einem kurzen, aufwärts convexen Bogen, zieht aber alsdann geradlinig weiter bis an's Leibesende; sie wird durch eine Reihe von Schmelzschuppen dargestellt, deren jede eine geradlinige, 3—4 mm lange, rinnenförmige Vertiefung trägt, die bis zum hintern, freien Rande der Schuppe sich fortsetzt (Fig. 1 a). Die Continuität dieser Reihe wird nur gegen das Leibesende hie und da durch eine gewöhnliche Schmelztafel mit glatter Oberfläche unterbrochen. Ganz gleiche Vertiefungen, ebenfalls der Längsaxe des Körpers parallel gerichtet, nur meist etwas kürzer, trifft man aber auch dorsal und ventral von der eigentlichen Linea lateralis. Ventral von ihr sind sie auf einzelne Schuppen oder auf kurze Längsreihen, und zwar auf die Gegend unmittelbar hinter dem Schultergürtel beschränkt. Dorsal von der Seitenlinie formiren sie eine ziemlich geschlossene Linie, die hart an die Rückenflosse sich hält und bis in die Nähe des Schwanzendes zu verfolgen ist. Das Alles wird schon von L. Agassiz vortrefflich beschrieben <sup>1)</sup> und bildlich erläutert. Er fährt dann fort: „On remarque en outre sur les flancs quelques pores épars et dispersées irrégulièrement entre ces deux séries continues“, d. h. zwischen Linea lateralis und der eben beschriebenen Rückenlinie. Es ist dies eine zweite Form von Vertiefungen (Fig. 1, b), deren Aehnlichkeit mit den bei *Lepidosteus* beschriebenen lineären Furchen nicht zu verkennen ist. Fassen wir sie etwas genauer in's Auge!

---

1) l. c. p. 50.

Ich zähle beiderseits über 20 Schuppen, die ziemlich im Mittelpunkte ihrer freien Fläche einen seichten, stichförmigen Eindruck zeigen. Diese Schuppen stehen bald einzeln, bald in kurzen Längsreihen, zu dreien etwa, hinter einander, und beschreiben in ihrer Gesamtheit eine nicht nur vielfach unterbrochene, sondern auch unregelmässig geschwungene Linie. Nach den bisher vorliegenden Thatsachen kann eigentlich auf die Frage nach der Bedeutung der bei *Lepidosteus* und *Polypterus* angetroffenen zweiten Form von Schuppensculpturen eine sichere Antwort zur Zeit gar nicht gegeben werden. Allein man wird doch schon jetzt dabei an die von *Mustelus* von mir beschriebenen Gruben oberhalb der Seitenlinie <sup>1)</sup>, sowie an die senkrecht zur Längsaxe des Rumpfes gestellten spindelförmigen Epithelknospen von *Acanthias*embryonen <sup>2)</sup> denken dürfen. Vermuthlich beherbergen die Grübchen im Schuppenkleide der beiden Ganoiden ähnliche Bildungen, die vielleicht bei späteren Untersuchungen als Hautsinnesorgane aus der Gruppe der Werkzeuge eines „sechsten Sinnes“ (Leydig) sich herausstellen dürften. — Der Rückenkantenast des Vagus, der nach J. Müller und Stannius bei *Polypterus* vorkommt, hat mit den Gruben oder deren Inhalt wohl nichts zu thun; denn einmal fehlt er bei *Lepidosteus*, wo wir doch die Schuppensculpturen constatiren konnten, und andererseits kommt dieser Nervenzweig bei Knochenfischen vor, denen solche Vertiefungen fehlen, z. B. bei Cyprinoiden und Clupeiden (Stannius), und bei *Esox* (Fée).

### Knochenfische.

Die Zusammenstellung der Litteratur über die Seitenorgane der Knochenfische, die ich am Schlusse des von mir mehrfach angeführten Aufsatzes in der „Leopoldina“ beifügte, muss um drei Arbeiten vermehrt werden, welche die Teleostier ausschliesslich oder neben andern Abtheilungen der Fische berücksichtigen. Die eine dieser Arbeiten ist schon vor einer längern Reihe von Jahren veröffentlicht worden; ich muss desshalb für mich die Nachsicht ihres Verfassers dafür erbitten, dass sie jetzt erst zu ihrem Rechte

1) s. d. Arch. Bd. XVII, Taf. XXXIX Fig. 6 und p. 475.

2) Ebd., Fig. 2, p. 472.

gelangt. Der Aufsatz stammt aus Hyrtl's Feder und ist überschrieben: „Der Seitenkanal von *Lota*“<sup>1)</sup>.

Hyrtl liefert dort durch Injection des Seitenkanals den interessanten Nachweis, dass bei *Lota* das gesammte Seitencanal-system nur durch vier freie Oeffnungen, von denen zwei an der Schnauzenspitze, zwei am Schwanzende sich finden, mit der Aussenwelt communicirt; am Rumpfe entspricht jedem Myocomma eine Erweiterung<sup>2)</sup>, jedem Septum intermusculare eine sehr beträchtliche Einschnürung des Kanals.

In dem Jubiläumsbande der Halle'schen naturforschenden Gesellschaft<sup>3)</sup> ist die zweite Arbeit niedergelegt. F. Leydig hat nämlich das von ihm vielfach geförderte Thema der Hautdecke und der Hautsinnesorgane der Wirbelthiere neuerdings wieder in Angriff genommen und die von ihm bei *Petromyzon* und einer Anzahl einheimischer Knochenfische ermittelten Thatsachen in einer umfangreichen Abhandlung mitgetheilt. Ich werde später Gelegenheit haben, ausführlicher darauf einzugehen.

Die dritte der hier nachzutragenden Arbeiten, welche den bekannten Anatomen Sappey zum Verfasser hat, ist jüngsten Datums, und nennt sich: „*Étude sur l'appareil, mucipare et sur le système lymphatique des poissons*“ (Paris, Folio). Das Original konnte ich leider nicht einsehen und so bin ich denn mit meinem Berichte auf das kurze Referat beschränkt, das der „*Guide naturaliste*“ in der ersten Nummer<sup>4)</sup> dieses Jahrgangs seinen Lesern brachte. Aus dem gleichen Grunde muss auch eine Kritik des Buches selbst wegfallen, und nur das Resumé, das mit Sappey's eigenen Worten mitgetheilt wird, bleibt der Beurtheilung überlassen. Diese Zusammenfassung der Ergebnisse bewegt sich nun freilich in Ausdrücken, die nicht anders wie veraltet uns anmuthen, und nur am Schlusse derselben wird in sehr zurückhaltender Weise der einzig möglichen Auffassung der Seitenorgane als ächter Sinnesorgane einigermaßen Rechnung getragen. Man urtheile selbst, ob ich zu

1) Wiener Sitzungsberichte, 1866, S. 551.

2) und, wie zu vermuthen ist, gleichzeitig auch ein Endorgan.

3) Halle a. d. S., 1879, M. Niemeyer. — Die Leydig'sche Arbeit führt den Titel: Neue Beiträge zur anatomischen Kenntniss der Hautdecke und Hautsinnesorgane der Fische.

4) Den Herren F. Lataste und R. Blanchard in Paris für diese Nummer und die vorhergehenden besten Dank.

viel gesagt habe! Der Schleimapparat (appareil mucipare), lesen wir dort, erscheint unter zweierlei Form: einmal als Drüsengebilde mit geradlinigen Ausführungsgängen („d'une part, par des glandes et des conduits rectilignes“), zweitens als System von Gängen grösseren Kalibers, die nicht aus Drüsen entstehen („de l'autre part des conduits plus gros, qui n'ont pas de glandes pour origine“). Mit den „glandes“ der ersten Form sind offenbar die Lorenzini'schen Ampullen der Selachier gemeint, die wir dem Plane der vorliegenden Untersuchung gemäss hier bei Seite lassen können. Die zweite Form repräsentiren unsere „Seitenorgane in Kanälen“. Was wir über den Verlauf der Hauptstämme am Kopfe und am Rumpfe erfahren, können wir hier füglich übergehen. Dagegen verdient die Angabe Sappey's über die Anordnung der Quercanälchen (rameaux) am Rumpfe hervorgehoben zu werden. Der Hauptgang, heisst es, öffnet sich bald mit einer einzigen Reihe von Quercanälchen, die sammt und sonders nach derselben Seite gerichtet sind, bald mit zwei Reihen, so dass der Hauptgang alsdann doppelt gefiedert erscheint („tantôt par une seule rangée de rameaux se dirigeant tous du même côté, tantôt par deux rangées sur le conduit principal à la manière des barbes d'une plume“) <sup>1)</sup>. Von nervösen Endorganen wird in dem Resumé zwar nichts ausdrücklich erwähnt, doch wird schliesslich den Seitencanälen mancher, vielleicht aller Fische, die Fähigkeit zugeschrieben, zu der Perception von Tasteindrücken zu dienen („les conduits — paraissent destinés chez certains poissons, et peut-être chez tous, a recueillir les impressions tactiles“).

Nach diesem literarischen Excursus kehre ich zur Darstellung meiner eigenen Untersuchungen zurück. Ich habe die beiden in diesem Archive bisher veröffentlichten Aufsätze ebenso wie auch

---

1) Von Besonderheiten der Quercanälchen, die bei selteneren oder weniger bekannten Formen zur Beobachtung kommen, und wahrscheinlich auch Sappey aufgefallen sein werden, seien hier nur zwei Beispiele erwähnt. Bei *Curimatus* gehen Gruppen von Quercanälchen (2—3) abwechselnd bald dorsal, bald ventral ab. Ziemlich häufig ist das Auftreten von dendritisch verzweigten Quercanälchen. Derartige Seitenlinien mit zierlichen, baumartigen Ausläufern (lineae later. ramulosae) von *Scarus* und *Megalepis* bildet z. B. G. Bianconi ab (Memorie d. accad. d. scienze d. instit. di Bologna T. VIII); ähnliches berichten Heckel und Kner von *Alosa*. Besonders schön sehe ich sie am Kopfe von *Hypophthalmus*.



diesen mit der Ueberschrift: „Neue Untersuchungen“ versehen und der Inhalt der früheren Mittheilungen mag diese Bezeichnung wohl rechtfertigen. Der hier vorliegende dritte Theil, welcher den Schluss des Ganzen bildet, verdient jedoch diesen Titel nicht in vollem Masse. Wirklich neu untersucht wurde eigentlich nur *Acerina*; auch die Angaben über die embryonalen Seitenorgane, sowie kürzere Notizen über *Gobiodon*, *Tetrodon* und einige andere Teleostier sind anderweitig von mir noch nicht veröffentlicht worden. Dagegen ist die erste Hälfte des von den Knochenfischen handelnden Abschnittes im Wesentlichen eine Ergänzung und weitere Ausführung der von mir schon an andern Orten <sup>1)</sup> auszugsweise publicirten Mittheilungen, die übrigens auch der Abbildungen entbehrten.

Ich unterscheide auch hier wieder: „Freie Seitenorgane“ und „Seitenorgane in Kanälen“; entwicklungsgeschichtliche Bemerkungen werden den Uebergang von der Beschreibung der ersten Form zur Darstellung der zweiten vermitteln.

### Freie Seitenorgane.

Als typischer Träger dieser Form der Seitenorgane kann auch jetzt noch, wo die Zahl der erwachsenen Fische mit freien Seitenorganen seit F. E. Schulze's Entdeckung <sup>2)</sup> sich gemehrt hat, die Gattung *Gobius* gelten; hier stehen die Organe des Rumpfes, wie des Kopfes in gleicher Weise auf der Oberfläche zu Tage. Die Möglichkeit, mit diesem interessanten Objecte aus eigener Anschauung mich vertraut machen zu können, verdanke ich der Liberalität des k. k. österreichischen Ministeriums und der gütigen Empfehlung durch Herrn Professor Dr. Claus; ich hatte nämlich in der zoologischen Station zu Triest während einiger Wochen Gelegenheit, F. E. Schulze's Resultate prüfen und hie und da erweitern zu können. Seit dieser Zeit (September 1877)

1) s. Centralbl. f. d. med. Wissensch. 1877, Nr. 37 u. 45, und Leopoldina 1878, XIV. 9—10 Mai.

2) Die Organreihen waren übrigens schon von älteren Beobachtern gesehen worden, ohne dass jedoch ihr Bau und ihre Bedeutung erkannt worden wäre; sie werden z. B. von Cuvier und Valenciennes (Hist. nat. d. poiss. Band XII), bei *Gobius niger* als: „lignes formées de points saillans et serrés“ beschrieben.

konnte Gobins nur gelegentlich wieder untersucht werden, und ich muss demnach an dieser Stelle auf meine früheren Angaben <sup>1)</sup> verweisen. Nur soviel zur Erklärung einiger Abbildungen, die jetzt erst zur Veröffentlichung gelangen, und zur physiologischen Auffassung der Organe zu bemerken erforderlich sein wird, soll hier Platz finden.

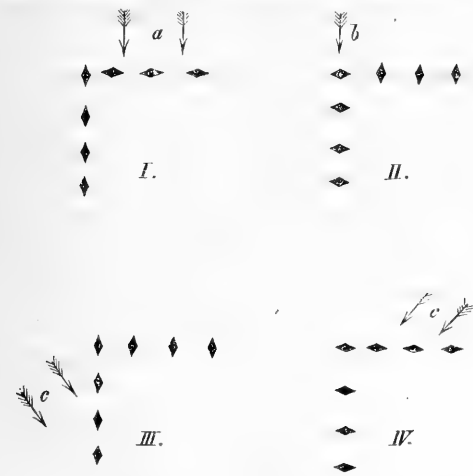
Fig. 2 zeigt ein vollständiges Organ nach 48 stündiger Einwirkung des von O. und R. Hertwig angegebenen Gemisches von Osmium- und Essigsäure. Das Gewebestückchen war vom Kopfe eines lebenden *Gobius* durch einen Scheerenschnitt entnommen und ursprünglich zum Maceriren in die genannte Flüssigkeit eingelegt worden. Es zeigte sich jedoch, dass die zur Isolirung gewisser Sinnesepithelzellen der Medusen empfohlene Mischung nicht ohne Weiteres — was ja auch Niemand überraschen wird — dieselbe Wirkung auf die entsprechenden Gewebe der Fische ausübt. Der Sinneshügel konnte wohl durch zweckmässige Manipulation aus der ihn umschliessenden Epidermis herausgeschält werden, doch war der Zusammenhang seiner Elemente nicht merklich gelockert. — Das Organ ist im Halbprofil dargestellt, der Rand des Epidermisspaltcs durch den Contur *c* angedeutet. Die eigentlichen Sinneszellen (Birnzellen, Kolbenzellen, *k*) mit den zarten Härchen sind in mehrfachen, einander parallelen Reihen angeordnet. Von dem umschliessenden indifferenten Cylinderepithel (Mantelzellen, *m*) sind die Köpfe der Zellen zu sehen; über dieser äusserst zierlichen Mosaik erhebt sich ein hyaliner, säulenförmiger Aufsatz (*r*), die hyaline Röhre Schulze's, die, meiner Auffassung nach, ein Abscheidungsproduct eben dieses indifferenten Cylinderepithels darstellt und demnach auch nicht hohl, sondern geradeso, wie die Cupula, mit welcher sie identisch ist, solide sein wird. — In einer früheren Mittheilung bezeichnete ich die aus der Lederhaut in's Sinnesepithel eintretenden Nervenfasern als marklos; seitdem lagen mir Osmiumpräparate vor, welche unzweifelhaft noch innerhalb des Epithels die Markscheide erkennen liessen. Schwankungen dieses Verhaltens mögen auch hier nicht selten sein.

Auch die beiden folgenden Zeichnungen (Fig. 3 und 4) be-

---

1) Die einige Jahre vorher (1874) publicirte Arbeit Winther's über denselben Gegenstand (Schiodte's Naturh. Tydsskr. IX) war mir damals leider unbekannt geblieben.

ziehen sich auf *Gobius*. Zu Fig. 3 gehört folgende von mir schon früher gegebene Auseinandersetzung <sup>1)</sup>: „Am Unterkiefer bis in die Gegend des Praeoperculum findet sich eine mediale und eine laterale Reihe (von Seitenorganen), die in zweifacher Hinsicht von einander abweichen (*G. minutus*). Die mediale besteht 1. aus grösseren Organen als die laterale; sodann lässt sich 2. nach Anwendung von *Argent. nitric.*, welches u. A. die Lichtung der Epidermisspalte gleichmässig braunschwarz färbt, besonders leicht constatiren, dass die Längsaxe der Spalte in beiden Reihen verschiedene Richtung besitzt: sie folgt in der lateralen Reihe der Längsausdehnung des Unterkiefers und steht senkrecht auf derselben in der medialen.“ In der betreffenden Figur ist die laterale Reihe mit *a*, die mediale mit *b* bezeichnet. Höchst wahrscheinlich differirt — doch kann ich dafür nicht einstehen — in demselben Sinne wie die Richtung der Längsaxe des Spaltes in den beiden concentrischen Curven, welche die Seitenorgane des Unterkiefers in ihrer Gesamtheit repräsentiren, auch die Aufreihung der Sinneszellen (Fig. 2, *k*), so dass die Columnen der Sinneshaare hier radiär, dort tangential angeordnet sein werden. In ähnlicher Weise mögen auch die Organe der übrigen Gruppen am Kopfe, resp. die Reihen der Sinneszellen, bald der Länge, bald der Quere nach hinter einander folgen; und auch zwischen den Organen des Rumpfes und denen des Schwanzes könnte insoferne ein gewisser Antagonismus obwalten (Centralblatt 1877, Nr. 45).



Wir hatten bisher nur Organreihen im Auge, deren einzelne Glieder zwar die Columnen ihrer Sinneszellen um den Betrag von 90° verschieden orientirt zeigten, dabei aber parallele oder concentrische Linien formirten (Fig. 3). Man wird sich aber sehr leicht überzeugen, dass dies keineswegs die Regel bildet, sondern dass die Organ-

1) Centralblatt f. d. med. Wiss. 1877, Nr. 45.

reihen meist in Winkeln auf einander treffen. Es ist somit eine nicht geringe Mannichfaltigkeit des Arrangements denkbar, von welcher der beigefügte Holzschnitt nur die einfachsten Formen schematisch wiedergiebt.

Aus der ganzen Erörterung, die ja nur eine weitere Ausführung der von Malbranc <sup>1)</sup> ausgesprochenen Ideen ist, folgt nun, dass auf diese Weise auch bei manchen Fischen, wie es der genannte Autor für die Amphibien zu erweisen suchte, ganze Reihen von Organen, d. h. eine grössere Anzahl in gleichem Sinne angeordneter Columnen von Sinneszellen durch eine in bestimmter Richtung fortschreitende Welle gleichzeitig und gleichartig dann afficirt werden, wenn der Stoss senkrecht auf die Reihe trifft (Schema I und II, Pfeil a); dagegen werden die Organe successive, aber immer in demselben Sinne erschüttert werden, wenn der Stoss der Längsausdehnung der Reihe parallel gerichtet ist (Schema I und II, Pfeil b) oder unter irgend einem Winkel auf sie trifft (Schema III und IV, Pfeil c). Dabei muss der Eindruck wiederum ein verschiedener sein, je nachdem die Richtung der Welle parallel zur Längsaxe der Colonne der Sinneszellen, oder zu ihr senkrecht ist. Damit wäre ohne Zweifel ein sehr leistungsfähiger und empfindlicher Apparat gegeben, der dem Thiere über Wellenbewegungen der verschiedensten Richtung und Intensität Kenntniss zu verschaffen vermöchte. Die gallertartige Cupula (Röhre) wird dabei als Schutzorgan gegen nicht allzu heftige Insulte fungiren können, ohne die Schwingungen der Sinneshaare allzusehr zu beeinträchtigen.

Der erwachsene *Gobius* hat also, wie nun zur Genüge erörtert wurde, zeitlebens feststehende Seitenorgane und bewahrt somit den embryonalen oder jugendlichen Typus dieses Hautsinnesapparates. Bei der Mehrzahl der Knochenfische repräsentirt dieses Verhalten bekanntlich nur einen vorübergehenden Zustand, indem die Organe zunächst in eine vom Integument gebildete Rinne zu liegen kommen, deren Ränder zum Kanal sich schliessen. Man sollte nun erwarten, dass bei freibleibenden Seitenorganen derartige Kanäle überhaupt nicht angelegt würden. Die Untersuchung des Kopfes von *Gobius* lehrt aber, dass hier merkwürdigerweise ein System von tunnelartigen Röhren vorkommt, die zwar nicht in derselben Ausdehnung

---

1) Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Band XXVI.

bestehen, wie bei vielen andern Knochenfischen (beim Kaulbarsch z. B.), aber da, wo sie vorhanden sind, äusserlich die grösste Aehnlichkeit mit den Verzweigungen des Seitencanal-systems am Kopfe zur Schau tragen. Diese Kanäle oder wenigstens ihre Oeffnungen waren schon Cuvier<sup>1)</sup> aufgefallen und manche Arten von Gobius, an welchen sie besonders hervorstachen, wurden nach diesem Merkmal von ihm benannt. Neuerdings sind sie von Winther<sup>2)</sup> abgebildet worden.

Was enthalten denn nun aber diese Kanäle? wird man fragen. Man denkt natürlich zunächst an weiter ausgebildete Seitenorgane, und ich selbst ging vor längerer Zeit daran, einen dieser Kanäle, nämlich den der Praeoperculargegend, in Querschnitte zu zerlegen, in der sichern Erwartung, sie demonstrieren zu können. Das Resultat war jedoch ein negatives und ich sprach daher in einer früheren Notiz dem betreffenden Kanäle weitergebildete Seitenorgane ab. Vielleicht gelingt ihr Nachweis aber doch bei vorsichtiger Entkalkung.

Mit diesem gleichzeitigen Besitz von Kopfkanälen und frei ausserhalb derselben stehenden Seitenorganen steht jedoch Gobius nicht allein. Ich bin bei Untersuchung von *Gobiodon* (*G. quinquestriatus*, Museum Godeffroy, Spiritusexemplar), einem Verwandten von Gobius, auf ganz ähnliche Verhältnisse gestossen. *Gobiodon* hat nun zwar ebensowenig wie der vorige den Unterkieferast des Seitenkanal-systems; dafür scheinen aber auch hier in einer seichten Vertiefung des Unterkiefers zwei Reihen verschieden grosser Seitenorgane sich zu finden; an dem vorliegenden Weingeistexemplar konnte ich freilich nur kleinere und grössere Coriumpapillen nachweisen. Auch hier lassen sich, wie bei Gobius, beide Reihen bis zur unteren Mündung eines kurzen, oben gleichfalls offenen Kanals verfolgen, der in senkrechtem Verlaufe der Längsausdehnung des Praeoperculum folgt. Auch bezüglich der Anordnung der Seitenorgane des Rumpfes scheinen die beiden Glieder derselben Gruppe

---

1) Cuvier und Valenciennes, l. c. S. 33. (*Gobius geniporus*) und S. 87 (*G. quadriporus*).

2) l. c. — Ich bin leider gezwungen, den Inhalt dieser Arbeit aus dem Gedächtniss anzugeben. F. E. Schulze's Arbeiten über die Seitenorgane sind, soviel ich mich erinnere, dem dänischen Zoologen unbekannt geblieben.

übereinzustimmen. Bei *Gobius* konnte ich „Querreihen von 3—7 Organen“ constatiren; auf die Beziehung der Organreihen zur Metamerie des Leibes achtete ich damals leider noch nicht. Auch *Gobiodon* hat am Rumpfe freie Seitenorgane, die in Querreihen auf Coriumpapillen stehen und höchst wahrscheinlich durchweg segmental angeordnet sind.

Weitere Beispiele freier Seitenorgane liefern *Gasterosteus pungitius* und *aculeatus*. Ich selbst habe den ersten Nachweis dieses Verhaltens am kleinen Stichling<sup>1)</sup> geliefert und in einer früheren Mittheilung (*Leopoldina*) die Thatsache kurz berichtet. Leydig<sup>2)</sup> hat hierauf auch am grossen Stichling freie Seitenorgane constatirt und auch am Kopfe „weder von Schleimcanälen noch von Schleimporen etwas“ wahrgenommen. Meine Angaben über *G. pungitius* gelten nur für den Rumpf, da ich des vielen Pigments wegen das Integument des Kopfes damals bei Seite liess. Zur Erleichterung einer Nachuntersuchung schalte ich die Angabe der Methode hier ein. Man schneidet Längsstreifen aus der Haut der Seitenlinienregion und bringt sie sofort in dünne Silbernitratlösungen, und sodann in Wasser. Schon nach kurzer Zeit gelingt es, die Epidermis in grösseren Fetzen abzuheben. Die Lichtung des Epidermisspalts über jedem Seitenorgan hat sich dabei intensiv braunschwarz gefärbt und ermöglicht es auf diese Weise, den Abstand der Organe von einander leicht zu bestimmen. Zur Controle dieser Methode wurde ein zweites Verfahren eingeschlagen, das darauf hinaus lief, beweisende Präparate der Lederhaut und der eintretenden Nerven an die Hand zu geben. Zu diesem Zwecke wurden wiederum Hautstücke aus der Gegend der *Linea lateralis* dem frischen Thiere entnommen und nun in eine schwache Lösung von Osmiumsäure gebracht. Man entfernt sodann, um die Lederhaut von der Fläche studiren zu können, das Epithel, was ohne Schwierigkeit gelingt. Es zeigen sich nun in regelmässigen Abständen dünnere und daher durchsichtigere, runde oder ovale Flecke in derselben, deren Centrum von mehreren markhaltigen Nervenfasern durchsetzt wird. Die Abstände zwischen fraglichen Gebilden waren an den Präparaten der Epidermis und der Lederhaut dieselben; am vordern Rumpfe kamen auf ein Metamer

1) *G. pungitius* kommt in der Gegend von Halle bei Teuchern vor.

2) Hallenser Festschrift, S. 162.

je zwei Organe (ein dorsales und ein ventrales), weiter gegen das Leibesende nur eines.

Ein mehrfach interessantes Untersuchungs-Object bilden allem Anscheine nach die Seitenorgane des Hechtes (*Esox lucius*). Ich darf es wohl unterlassen, die von mir früher gegebene Auseinandersetzung hier zu reproduciren, da unterdessen Leydig über diesen Gegenstand ausführlicher gehandelt hat, und begnüge mich daher mit wenigen Bemerkungen.

Leydig berichtet von Seitenorgangruppen, die in zwei Punkten von den übrigen abweichen: einmal darin, dass sie nicht von ausgekerbten Schuppen umfasst werden, und dann darin, dass sie quer zur Längsaxe stehen; die einzelne Reihe zählt 6—10 Organe. Dem Bonner Anatomen lagen die von F. Fée publicirten: „Recherches sur le nerf pneumogastrique chez les poissons“ (Strassburg 1869), in denen gerade über die Seitenorgane von *Esox* bemerkenswerthe Angaben sich finden, nicht vor, und er musste es also dahingestellt sein lassen, ob nicht der französische Autor schon vor ihm diesen Fund gemacht habe. In der, wie es scheint, wenig verbreiteten Abhandlung von Fée, deren Hauptwerth übrigens in der Zusammenfassung theils bekannter, theils neuer macroscopischer Data liegt, liest man nun allerdings eine Stelle, die keinen Zweifel mehr zulässt, dass dieser Forscher die Querreihen der Seitenorgane in der That schon vor Leydig gesehen hatte. Ich setze die betreffende Stelle <sup>1)</sup> wörtlich hierher: „Il existe quelquefois des séries de corpuscules semblables, dont la direction est perpendiculaire à celle des précédents; elles partent de l'angle supérieur et postérieur de l'échancrure et s'élèvent un peu au-dessous d'elle.“ Doch hatte der Verfasser, wie er selbst in einer Anmerkung angiebt, diese Querreihen der Seitenorgane („corpuscules“) nur in der unmittelbaren Nähe der Schuppen der Seitenlinie angetroffen.

Ob alle diese Organe, nämlich die der eigentlichen *linea lateralis* <sup>2)</sup>

1) l. c. S. 142.

2) Vielleicht hat schon Stannius (Verjüngungserscheinungen S. 19) diese freien Seitenorgane des Hechtes unter den Augen gehabt und sie nur fälschlich als Zerfallserscheinungen eines einheitlichen Nervenknopfes gedeutet. Man liest dort folgendermassen: „Ging man von den äusseren Oeffnungen aus in die knöchernen Höhlen, welche sonst in den mit seröser Flüssigkeit gefüllten Säckchen die von Leydig beschriebenen Nervenknäuel enthalten, so

der accessorischen Seitenlinien <sup>1)</sup>, und endlich die in Querreihen angeordneten Endorgane ausschliesslich vom Ramus lateralis n. vagi versorgt werden, bedarf noch genauerer Untersuchung.

Aber was berechtigt denn dazu, höre ich fragen, die aufgezählten Organe sammt und sonders für Seitenorgane auszugeben? könnten denn nicht recht wohl becherförmige Organe darunter sein, und müsste man diese dann nicht nach F. E. Schulze's Vorgang streng von den Seitenorganen trennen? — Ich antworte darauf zunächst mit Leydig's Worten <sup>2)</sup>. Die Seitenorgane des Hechtes sind zwar „unter sich verschieden gross, doch im Allgemeinen umfänglicher als die „Becher.“ Es zeigt sich wieder eine zellige Zusammensetzung und abermals eine unzweifelhafte Sondernung der Elemente in eine Mittelpartie und in eine Wandschicht. An den Zellen der Randschicht — Mantelzellen — unterscheiden wir ein etwas bauchiges Ende und einen vorderen, stabartig verengten Theil. Mit diesem neigen sie alle — bei Besichtigung des Organ's von oben — schön strahlig zusammen. Das Ende der Mantelzellen ist eine zarte Borste und diese erscheint als Abschluss einer hellen Innenzone des stabartigen Theils der Zelle. Die Zellen der Mittelpartie oder des inneren Ballens sind körniger, kürzer und breiter und an ihrem Gipfel kann sich ein glänzendes Körnchen abheben.“ Vergleichen wir diese Beschreibung und die zugehörigen Abbildungen mit den nicht minder gut studirten freien Seitenorganen von Gobius, so zeigen sich zwar manche nicht unerhebliche Differenzen, aber in der Hauptsache stimmen die Schilderungen überein. Da ist in erster Linie die Sondernung der Zellknospe in eine Mittelpartie und eine Randschicht zu nennen; die Leydig'schen Mantelzellen entsprechen den blassen Cylinderzellen Schulze's, die birnförmigen Zellen hier den „körnigen, kürzeren und breiteren“ Elementen der Mittelpartie dort. Dagegen widerstreiten

---

vermisste man dieselben und fand trockene runde Haufen von blassen, körnchenhaltigen Zellen, diese eng aggregirt, von einem Saume längerer Zellen umgeben, isolirt von den Nervenzweigen, die in Detritus zerfallen oder ungeordnet daneben lagen“.

1) Bei *Mugil capito*, einem Teleostier mit Seitenorganen in Kanälen sind nach Baudelot (*Arch. d. Zool. espér. Tome II, S. 229*) alle Schuppen, wie sonst die der Seitenlinie canalisirt.

2) Hallenser Festschrift, S. 160 ff.



sich die Angaben über gewisse Fortsatzbildungen. Nach Schulze tragen nur die Sinneszellen, d. h. die wahrscheinlich mit Nerven-  
ausläufern direct verbundenen Birnzellen je ein starres Haar, und  
derselbe verwerthet diese Thatsache auch für die von ihm aufge-  
stellte Theorie der Funktion der Seitenorgane als „Wellenorgane.“  
Leydig findet an den Zellen des inneren Ballens, die soeben  
Schulze's Sinneszellen gleichgestellt wurden, und zwar an ihrem  
Gipfel ein „glänzendes Körnchen“; den Mantelzellen theilt er eine  
„zarte Borste“ zu und spricht die Vermuthung aus <sup>1)</sup>, die Gesammt-  
heit dieser hellen Fäden möchte Schulze's hyaline Röhre vorstellen.

Trotz dieser Differenzen steht, wie mich dünkt, Nichts im  
Wege, die geschilderten Organe als echte Seitenorgane anzuer-  
kennen; denn — von dem Grössenunterschiede abgesehen — die  
characteristische Sinneszelle konnte ja nachgewiesen werden und  
das morphologische Verhalten dieser Neuroepithelzelle leitet uns  
doch in erster Linie, wenn wir zwischen Seitenorganen und Sinnes-  
bechern uns entscheiden sollen: dort eine kurze, birn- oder kolben-  
förmige Zelle mit starrem Haare, hier ein langes, fadenförmiges  
Gebilde, dessen freies Ende ein kurzes Stiftchen trägt.

Die Entscheidung der Frage hätte also gar keinen Augenblick  
zweifelhaft sein können, wenn nicht neuerdings wieder durch  
Leydig die scharfe morphologische Trennung beider Hautsinnes-  
organe angefochten worden wäre. Seine Darstellung des Baues  
der Seitenorgane wurde oben wiedergegeben; auch über das Ver-  
hältniss derselben zu den Sinnesbechern lasse ich den Autor selbst  
sprechen: „Es bleibt beachtenswerth“, lesen wir auf Seite 161 der  
öfters citirten Abhandlung, „dass beim Hecht die becherförmigen  
Organe und die Organe des Seitenkanalsystems am Rumpf im  
Wesentlichen des Baues übereinstimmen“. Ohne neue Untersu-  
chungen ist dieser Widerspruch der Autoren nicht zu beseitigen.  
Für spätere Untersucher — ich selbst verlasse nunmehr dieses  
Arbeitsfeld — hat Eisig <sup>2)</sup> die Wege vorgezeichnet, zwischen wel-  
chen sie zu wählen haben werden.

Nach dem Gesagten steht also die Gattung *Gobius* mit  
ihren zeitlebens freistehenden Seitenorganen nicht mehr allein. Die  
Zahl der Knochenfische, die ihm hierin gleichen, kann ohne Zwei-

1) l. c. S. 156 und 157.

2) Mittheil. d. zool. Stat. z. Neapel, Bd. I S. 330. ff.

fel noch bedeutend vermehrt werden, wenn erst alle die Teleostier, welche die Handbücher der zoologischen Systematik mit dem Zusatze: „Seitenlinie unsichtbar“ oder „undeutlich“ aufführen, genügend untersucht sein werden. Zum Beweise, wie viel auf diesem Gebiete noch zu thun ist, sei hier nur eine Stelle aus einem unserer ersten ichthyologischen Werke eingeflochten, die mir besonders interessant scheint. Sie findet sich in v. Siebold's Buche: „Die Süßwasserfische von Mitteleuropa. Der berühmte Zoologe spricht von den Verdiensten Ekström's (1838) um die richtige Auffassung der Varietäten der Karausche, die nämlich in dem Nachweise bestehen, „dass der Giebel (Seekarusche) nichts anderes sei als eine in Teichen ausgeartete Karausche“ (Teichkarusche) und knüpft daran folgende Bemerkungen. „Ich füge noch hinzu, dass die Entwicklung der Seitenlinien bei den See- und Teichkaruschen ganz besonderen Schwankungen unterworfen ist und dass sich dieselbe, namentlich bei den gestreckten Karuschenformen<sup>1)</sup> sehr häufig mehr oder weniger unterbrochen zeigt, ja sogar bis auf ein Paar Schuppen ganz verschwunden“ erscheint, (S. 102), und in einer Anmerkung heisst es: „Es scheint, als ob die mangelhafte Entwicklung und das fast gänzliche Verschwinden der Seitenlinien am häufigsten bei denjenigen Varietäten der Karausche wahrgenommen werden kann, welche in kleinen Tümpeln und sumpfigen Gewässern zur Entwicklung kommen.“ Es handelt sich dabei offenbar nicht um eine Rückbildung der Seitenorgane selbst, sondern nur um ein Ausbleiben der Kanalbildung (s. u.), mit andern Worten um freie Seitenorgane.

Es gereicht mir zur grössten Freude, bei dieser Gelegenheit eine Schuld des Dankes für die lebenswürdige Unterstützung abtragen zu können, die Herr Amtmann Nehr Korn (Riddagshausen bei Braunschweig) meinen Arbeiten angedeihen liess. Herr Nehr Korn hat die grosse Güte gehabt, mir vor kurzem drei lebende Exemplare von *Carpio Kollarii*, der bekanntlich als Bastard zwischen *Cyprinus carpio* und *Carassius vulgaris* gilt, freundlichst zu übersenden. Aus den Ergebnissen der noch nicht abgeschlossenen Untersuchung, die von einem bestimmten, hier nicht näher zu erörternden Gesichtspunkte ausging, mag nur das auf das Verhalten der Seitenlinie bezügliche hier Platz finden. Bei der Karpf-

1) Den Teichkaruschen, s. Fig. 6 des citirten Werkes.

karausche sehe ich nun die Seitenlinie wesentlich wie beim Karpfen; sie ist in ununterbrochenem, gestrecktem Verlaufe bis zum Schwanz zu verfolgen und zeigt etwa 35 canalisirte Schuppen. Carpio Kollarii schlägt also in dieser Beziehung dem Karpfen nach und hat wie dieser durchweg Seitenorgane in Kanälen.

### Entwicklungsgeschichtliches.

Es wird nun Zeit, auch die Entwicklungsgeschichte zu Wort kommen zu lassen. Bezüglich der Knochenfische — die Selachier verhalten sich, wie schon geschildert, hierin anders — kann es gleich von vorne herein als Regel von wahrscheinlich allgemeiner Gültigkeit bezeichnet werden, dass sie während des Embryonallebens freistehende Seitenorgane besitzen. Dabei müssen wir aber auch gleich zugestehen, dass wir weniger die Entwicklungsgeschichte der Endorgane, als die des Kanalsystems kennen.

Die ersten Beobachtungen stammen von F. E. Schulze <sup>1)</sup>. Er hat an sehr jungen Knochenfischen, „einige Tage oder besser Wochen“, nachdem sie das Ei verlassen hatten, die Sinnesbügel beschrieben und abgebildet. Man begegnet dann einer von besonders differenzirten Oberhautzellen gebildeten Epithelerhebung, deren Form einem niedrigen, oben abgestutzten Kegel gleicht. Die eigentliche Epidermis wölbt sich rings über die Peripherie des Kegels hinweg, hört jedoch über der abgestutzten oberen Fläche der Epithelknospe mit scharfem Rande auf, und lässt auf diese Weise ein ovales oder spindelförmiges Feld derselben unbedeckt. Das Organ selbst baut sich aus zwei verschiedenen Zellformen auf; die centrale Partie des Hügels wird von conischen meilerartig zusammengelegten Elementen mit hellem Kern eingenommen, die von der Basis desselben bis zur freien Fläche reichen. Ihre Zahl (10—40) wechselt nach der Grösse des Organs; dem verschmälerten peripherischen Ende dieser Zellen sitzt je ein starres, etwa 0,014 mm langes Haar auf. Diese centralen Zellen werden von einer Lage „einfacher blasser Chlinderzellen“ mantelartig umgeben, während eine „helle, zarte Röhre“ den Haarbüschel umschliesst. Diese Röhre „entspringt von dem Grenzrande

1) Arch. f. Anat. und Physiol. 1867 und Arch. f. mikrosk. Anat. VI.

der oberen abgestutzten Hügelfläche, ragt rechtwinklig zu dieser frei in's Wasser hinaus und hört an ihrem äusseren Ende quer abgestutzt und offen auf“.

Vergleicht man diese Schilderung der Organe mit der oben von *Gobius* und *Esox* gegebenen Beschreibung, so fällt das Gemeinsame derselben sofort in die Augen. Die centralen Zellen sind natürlich mit den als Sinneszellen bezeichneten kolben- oder birnförmigen Zellen identisch, die blassen Cylinderzellen entsprechen den indifferenten Deckzellen. Die Entwicklung der Endorgane war also hier so weit vorgeschritten, dass diese Phase ohne weiteres den frei bleibenden Organen an die Seite gestellt werden konnte. Dagegen sind die früheren Entwicklungsstadien bisher noch nicht beschrieben worden.

Nach F. E. Schulze haben Eisig und Leydig embryonale Seitenorgane beobachtet und darüber kurz berichtet. Ihr Augenmerk war auf die segmentale Anordnung derselben gerichtet. So konnte Eisig an „jungen Seefischen“, namentlich am Rumpfe von *Macropodus*-Larven sich von der Metamerie der Seitenorgane überzeugen, und zu dem gleichen Ergebnisse gelangte Leydig nach Untersuchungen an Salmenbrut. „Winzige, noch unpigmentirte und mit grossem Dottersacke versehene Fischchen“, schreibt der zuletzt Genannte in seiner neuesten Publication, „zeigen an der Seitenlinie etwa 30 Sinneshügel; sie sind so vertheilt, dass je eines unmittelbar hinter je einem Septum intermusculare zu stehen kommt, mithin immer ein Stück einem Wirbelabschnitte entspricht“. Ich kann die soeben aufgeführten Angaben Eisig's und Leydig's auf Grund von Beobachtungen, die unabhängig von ihren Arbeiten angestellt waren, vollkommen bestätigen. Als Untersuchungsmaterial dienten Forellenembryonen von ca. 20 mm Länge, die ich der zuvorkommenden Freundlichkeit des Herrn Amtmann Graefe in Zwätzen, Vorstandsmitglied des Jenaer Fischereivereins, zu verdanken habe. Fig. 5 zeigt ein solches embryonales Seitenorgan (s), nach Behandlung mit sehr verdünnten Chromsäurelösungen ( $\frac{1}{8}\%$ ) von der Fläche gesehen. Einen Unterschied zwischen der Differenzirung der Organe des Kopfs und den am Rumpfe stehenden Gebilden kann ich nicht wahrnehmen. Die Gebilde sind von spindelförmiger Gestalt und überall so gestellt, dass der längere Durchmesser der Spindel dem Verlauf der später auftretenden Kanäle parallel gerichtet ist. Obwohl nun ziemlich beträchtliche

Zwischenräume je zwei benachbarte Endorgane von einander trennen, so sind sie doch in gewissem Sinne auch jetzt mit einander verbunden; es geht nämlich von den Spitzen der Spindeln jeweils eine eigenthümliche Streifung aus (Fig. 5), die zwar in grösserer Entfernung allmählig undeutlicher wird, aber doch an allen Organen weit genug sich erstreckt, um in ihrer Gesamtheit die Reihenanordnung der Seitenorgane deutlich hervortreten zu lassen. Da die nackte Lederhaut davon nichts mehr aufweist, so muss der Grund dieser Erscheinung in der Epidermis gesucht werden; wahrscheinlich sind es Verschiedenheiten der Differenzierung und Anordnung der Oberhautzellen, welche die beschriebene Erscheinung, die einigermaßen an die bei ruhiger See von den Schiffen hinterlassene Spur erinnert, zu Stande bringen.

Hinsichtlich des feineren Baues der Epithelknospen ist hervorzuheben, dass man bei hoher Einstellung zuerst sehr kleine, glänzende Kreise bemerkt, die beim Senken des Tubus in eine feine Streifung sich fortsetzen. Ich deute diesen Befund im Sinne F. E. Schulze's, dass nämlich hier die meilerartig zusammengelegten, kolbenförmigen Zellen mit ihren Sinneshaaren vorliegen. Die indifferenten Cylinderzellen hatten sich wahrscheinlich von den übrigen Oberhautzellen zur Zeit noch nicht gesondert.

Es ist nun noch die Metamerie des Rumpfes von Forellenembryonen kurz zu besprechen. Wie Eisig und Leydig, finde auch ich die Organe ebenfalls streng segmental angeordnet so zwar, dass jedem Metamer je ein Organ entspricht, welches immer in dem von dem dorsalen und ventralen Schenkel eines Septum intermusculare gebildeten Winkel seinen Platz erhält. Den Abstand zweier Organe bestimmte ich an langen, zusammenhängenden Reihen zu 0,25 mm.

Hart oberhalb der Reihe der Seitenorgane findet sich auf Fig. 5 noch eine zweite Art von Epithelknospen abgebildet (b), die noch schärfer als die vorige Form von der umgebenden Epidermis sich sondert. Ihre rundliche Gestalt sowie ihr mehr gleichmässiger Aufbau aus rundlichen Zellen unterscheiden sie sofort von den Seitenorganen. Hierzu kommt auch noch die unregelmässige Vertheilung in der sie auftreten, als weiteres charakteristisches Merkmal. Zwar trifft man sie immer dorsal von der Seitenlinie, allein sie entbehren der segmentalen Anordnung. Auf

drei embryonale Seitenorgane kommt etwa ein Gebilde dieser Art, das ich kurzweg für die Anlage eines becherförmigen Organs erklärt haben würde, wenn nicht Leydig's jüngste Publication zur Zurückhaltung mahnte. Uebrigens wird die Untersuchung des erwachsenen Thieres die Bedeutung dieser rundlichen Epithelknospen bald klarlegen.

Wenden wir uns nun zur Entwicklung des Kanalsystems! Die Entstehung desselben geht am Kopfe und am Rumpfe in derselben Weise vor sich, und zwar nach F. E. Schulze, der zu solchen Studien namentlich die Schwanzwurzel junger Schollen empfiehlt, folgendermassen: Bei Fischen dieser Art bis 15 mm Länge stehen die Seitenorgane am Schwanze noch frei zu Tage; mit fortschreitendem Wachstume werden sie successive in der Richtung von vorne nach hinten von Hautfalten überwölbt. Unser Gewährsmann konnte den Vorgang in allen seinen Phasen beobachten. Zunächst erheben sich „ein Paar längliche schmale lippenartige Hautvorsprünge“, ein dorsaler und ein ventraler <sup>1)</sup>, die sich „mit ihren oberen convexen Rändern über dem Sinnesorgane selbst zusammenneigen“. Sie nähern sich schliesslich bis zur Berührung oder legen sich auch wohl etwas über einander, um alsdann, das Endorgan überwölbdend, mit einander zu verschmelzen, während nach vorne und nach hinten von dem Sinnesbügel die Falten langsamer sich entgegenrücken, und überhaupt nicht vollständig zur Vereinigung gelangen. Auf diese Weise kommt ein Kanal mit durchbrochener Decke zu Stande; die übrig gebliebenen Oeffnungen stellen die „Poren“ der Seitenlinie dar. Diese Poren können dann secundär bei manchen Teleostiern zu kürzeren oder längeren Röhren (Querkanälchen) sich ausziehen, deren peripherische Oeffnungen dann unter Umständen sehr weit von dem Hauptkanal zu liegen kommen (bei Hypophthalmus z. B.).

Als Anhang gleichsam zu der Darlegung der entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen erlaube ich mir eine Bemerkung über Helmichthys beizufügen, dessen Larvennatur ihn ja an diese Stelle weist. Das Thier war lebendig in das von Fleisch <sup>2)</sup> angegebene Gemisch von Chromsäure- und Osmiumsäurelösung gebracht

---

1) Bei *Tetrodon* persistirt diese Rinnenform der Seitenlinie wie bei den *Holocephalen*.

1) s. dies. Arch. Bd. XVI, S. 300.

worden; nach einiger Zeit konnte die Epidermis in grösseren Stücken abgehoben werden. Wie die Organe am Kopfe sich verhalten, lasse ich dahingestellt: M'Donnell zufolge scheinen sie hier in Kanälen zu liegen. Für den Rumpf kann ich dagegen das Vorkommen freier Seitenorgane mit Sicherheit behaupten. Wahrscheinlich sind sie hier auch segmental angeordnet, wie folgendes Schema versinnlicht. Die mit 1, 2, 3 u. s. f. bezeichneten Punkte

1	2	3	4	5	
•	••	•	••	•	

bedeuten die in regelmässigen Abständen einander folgenden Seitenorgane; hinter 2 und 4 stehen aber kleinere Zellcomplexe, die zwar nicht minder regelmässig aufgereiht sind, allein, wie es scheint immer ein Metamer überspringen. Man darf wohl hier gleichfalls an becherförmige Organe denken.

### Seitenorgane in Kanälen. (*Acerina cernua*.)

Die Aufgabe, den letzten Theil unseres Stoffes darzustellen, kann füglich mehr, als es bisher geschah, den beigefügten Abbildungen überlassen werden, in denen das, was an den Schilderungen Leydig's und F. E. Schulze's zu ergänzen ist, sich wiedergegeben findet. Die erste der auf *Acerina* bezüglichen Figuren (Fig. 6) stellt mehrmals vergrössert einen der Nervenknöpfe mit dem bedeckenden Sinnesepithel in situ dar, nach Einwirkung von Osmiumsäurelösung und nach Abtragung der äusseren Wandung des Schleimkanals. Von der heller gebliebenen indifferenten Auskleidung des Hohlraums heben sich zwei intensiver gefärbte, ovale Platten deutlich ab, an denen, wie F. E. Schulze <sup>1)</sup> zuerst zeigte, wieder eine schmale peripherische Zone und ein centrales, sehr dunkles Mittelfeld erkennbar sind. Fig. 7, die einen Schnitt durch ein mit Goldchlorid behandeltes Object darstellt, bringt neben bekannten Dingen (Birnzellen, Cylinderzellen, intraepitheliale Plexus markhaltiger Nervenfasern) auch einiges Neue. Zunächst erkennt man auch hier wieder Reste einer Cupula, die in unversehrtem Zustande auch bei Knochenfischen das gesammte Epithellager als glashelle Gallerthaube überdeckt und unter Umständen wohl er-

---

1) In Leydig's neuester Publikation (S. 163) findet sich dieses Verdict irrthümlich mir zugeschrieben.

halten als scharfbegrenzte Scholle isolirt werden kann. Sie zeigt an ihrer freien Oberfläche kleine Felder, die an Form und Grösse mit den Köpfen der Cylinderzellen, von denen sie abgeschieden wird, übereinkommen (Fig. 9). Die letzte Zeichnung, Fig. 10, stellt diese Sculptur der Cupula terminalis von *Corvina* dar, wie sie bei starker Vergrösserung nach Behandlung mit Anilinblau auch am frischen Objecte wahrgenommen werden konnte.

In den untersten Saum des in Fig. 7 dargestellten Neuroepithels sind eine Menge Kerne eingezeichnet, die Nuclei der Basalzellen (ba). Fig. 8 bringt dieselben Gebilde mit anderen Methoden behandelt deutlicher zur Anschauung, und zwar c nach Osmiumbehandlung in situ, und d dieselben isolirt nach Maceration in Palladiumchlorür. Sie kommen nur innerhalb der Ausdehnung des centralen Mittelfeldes vor und dem entsprechend sind auch die Füsse der indifferenten Cylinderzellen verschieden gestaltet, je nachdem sie der inneren Zone (Fig. 8, b) oder der Peripherie entstammen (Fig. 8, d).

### Ergebnisse.

Es bleibt mir nur mehr übrig, die Resultate der nun abgeschlossenen: „Neuen Untersuchungen“, sowie die Ergebnisse neuerer Beobachtungen, die an Seitenorganen der Selachier und Knochenfische von Balfour, Leydig u. A. gemacht worden, zusammenzufassen und in einigen Sätzen die Fortschritte zu formuliren, die auf diesem Gebiete zu verzeichnen sind.

1. Freie Seitenorgane, wie sie *Gobius*, *Gobiodon*, *Gasterosteus*, *Esox* zeitlebens und allen bisher untersuchten Knochenfischenembryonen eigen sind, kommen bei Selachiern in der Regel nicht zur Beobachtung.

2. Die Rinneform der Seitenlinie, die bei Teleostiern ein rasch vorübergehender Zustand zu sein pflegt, persistirt bei den Holocephalen, am Rumpfe von *Echinorhinus spinosus* und bei *Tetrodon*.

3. Ausser den Birn- oder Kolbenzellen (Sinneszellen) und den indifferenten Cylinderzellen theiligt sich noch eine dritte Zellform am Aufbaue des Endorgans; man trifft nämlich zwischen den Basen der central gelegenen Cylinderzellen kleine rundliche Elemente mit grossem Kerne, Basalzellen (*Acerina*, *Chimaera*, *Haie*).



4. Die *Cupula terminalis*, ein Abscheidungsproduct der Cylinderzellen, die keineswegs durch Einwirkung von Reagentien künstlich hervorgerufen wird, kommt schon den freien Seitenorganen zu („hyaline Röhre“) und wird auch nach der Ausbildung von Rinnen (*Chimaera*) oder Kanälen (*Rochen*, *Acerina*, *Corvina*) beibehalten.

5. In weitaus den meisten Fällen lässt sich eine streng regelmässige Anordnung der Endapparate des Seitenorgansystems nachweisen, so dass man, ganz im Gegensatz zu der Vertheilung der becherförmigen Organe, dieses Merkmal geradezu als charakteristisch für die Seitenorgane bezeichnen muss. Diese Regelmässigkeit spricht sich aus

einmal in dem reihenweisen Auftreten der Organe (Kopf von *Gobius*, Rumpf von *Esox* u. s. w.) und ist namentlich bei Amphibien und deren Larven<sup>1)</sup> gar nicht zu verkennen,

sodann zweitens in der so häufig zu beobachtenden metameren Vertheilung längs der sog. Seitenlinie, die bei gleichem Abstände, gleicher Richtung und segmentalem Auftreten der Organe die denkbar vollkommenste Reihe darstellt.

Halle, den 20. April 1880.

---

### Erklärung der Figuren auf Tafel XVII.

- Fig. 1. Schuppen des vorderen Rumpfabschnitts von *Polypterus bichir*. Natürliche Grösse. a, Schuppe der Seitenlinie, Erklärung der Bezeichnung b im Texte.
- Fig. 2. Seitenorgan des Kopfes von *Gobius*, halb von der Seite gesehen, nach 48 stündiger Einwirkung der von O. und R. Hertwig angegebenen Osmium-Essigsäure-Mischung. k Kern der Epithelknospe, m Mantel von indifferenten Cylinderzellen, r hyaline Röhre Schulze's, e Epidermis.
- Fig. 3. Die Lichtung des Epidermisspaltcs über den beiden Reihen von Seitenorganen am Unterkiefer von *Gobius*, mit Arg. nitr. behandelt. a die laterale, b die mediale Reihe.
- Fig. 4. Seitenorgan von *Gobius minutus* bei hoher Einstellung, Härchen (h) und hyaline Röhre (r) im optischen Querschnitt.

---

1) s. Malbranc, l. c.

- Fig. 5. Seitenorgane (s), und becherförmiges Organ (b) von einem 2 cm langen Embryo von *Salmo fario*. Schwache ( $\frac{1}{8}\%$ ) Chromsäurelösung.
- Fig. 6. „Nervenknöpfe“ (Leydig) aus dem Kopfabchnitt (Infraorbitalgegend) der Schleimkanäle von *Acerina cernua* in situ, nach Einwirkung von Osmiumsäure, mehrmals vergrößert; p heller Randtheil, c dunkles „Mittelfeld“ (F. E. Schulze).
- Fig. 7. Schnitt durch das Sinnesepithel desselben Objectes  $\frac{1}{8}\%$  Goldchlorid (Cohnheim's Methode). B Birnzellen, ba Basalzellen, n markhaltige Nervenfasern, zwischen den Cylinderzellen einen Plexus bildend. cp tiefste Schicht der Cupula.
- Fig. 8. Die zelligen Elemente des nämlichen Objectes isolirt. a Birnzelle, b Cylinderzelle aus dem centralen Abschnitt des Epithellagers, c Cylinderzellen mit Basalzellen, sämmtlich in Osmium macerirt, d Cylinderzellen aus dem Randtheil und Basalzelle, beide aus  $\frac{1}{8}\%$  Palladiumchlorür.
- Fig. 9. Cylinderzellen mit daranhängender Cupula (Randtheil), von dem nämlichen Objecte wie die vorhergehenden Präparate;  $\frac{1}{8}\%$  Palladiumchlorür. Seibert Obj. V, Oberhäuser's Z. A., Abstand des Objectes.
- Fig. 10. Oberflächenzeichnung der Cupula von *Corvina*, frisch in Anilinblauschieck, Immers. 9.

---

Zusatz bei der Correctur. Nachdem Tafel und Text dieser Abhandlung von der Redaction schon in Arbeit gegeben waren, kam mir Merkel's Buch: „Ueber die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbelthiere“, zu Gesicht. Auf eine Besprechung der Meinungsverschiedenheiten, die zwischen uns bestehen, gedenke ich später einzugehen.

---

## Zur Geschichte des zusammengesetzten Mikroskops.

Von

Prof. **Heschl** in Wien.

---

Hierzu Tafel XVIII.

---

Den Anlass zu den nachstehenden Mittheilungen gab mir ein Mikroskop, welches unzweifelhaft aus dem vorigen Jahrhundert stammend, unter einigen alten Utensilien auf dem hiesigen Institute vorfindig ist. Während meiner Dienstzeit als Assistent Rokitanisky's hatte ich es gelegentlich kennen gelernt und wollte es jetzt, da derartige Instrumente dermalen schon selten geworden sind, zum Gegenstande einer Demonstration in einer Sitzung der hiesigen k. k. Gesellschaft der Aerzte machen. Da mir jedoch dieses eine Mikroskop als ein zu ärmlicher Gegenstand für diesen Zweck erschien, so suchte ich mir noch einige andere „historische“ Instrumente zu verschaffen, so dass ich schliesslich neun derselben zusammenbrachte, von denen im folgenden, und zwar von dreien derselben genauer, die Rede sein soll.

Wenn ich dieselben nach der Zeit ihrer muthmasslichen Anfertigung mit Zahlen bezeichne, so erhielt ich Nr. 1 und 7 aus dem k. k. physikalischen Institute der Universität zu Gratz durch die Güte des H. Prof. Dr. L. Boltzmann; Nr. 2 und 9 aus der Lehrmittelsammlung der anatomischen Lehrkanzel der Universität Innsbruck von H. Prof. Dr. Carl von Dantscher; Nr. 3 aus dem k. k. physikalisch-astronomischen Hofkabinette zu Wien durch den Herrn Director Dr. Josef Krist; Nr. 6 aus dem physikalischen Cabinette der Universität in Wien von H. Prof. Dr. Victor von Lang; zwei von Herrn Prof. Dr. Victor von Pierre von der hiesigen technischen Hochschule und zwar Nr. 8 aus dessen Privatbesitz und Nr. 4 aus dem physikalischen Cabinette der gedachten Hochschule; das letzte endlich, Nr. 5 ist das Eingangs

erwähnte Instrument meines eigenen Institutes. Ich beehre mich den geehrten Herren Collegen und Instituts-Vorständen hiemit meinen verbindlichsten Dank für ihr freundliches Entgegenkommen auszusprechen.

Die Instrumente und ihre hauptsächlichsten Leistungen sind, nach chronologischer Ordnung aufgeführt, die folgenden:

1. Ein Instrument, welches genau der Abbildung entspricht, welche Harting (Das Mikroskop III. Bd. S. 114) von den Mikroskopen Cuff's giebt. Dasselbe ist ohne Angabe des Ateliers und der Zeit in der es angefertigt wurde; da jedoch das Grazer Cabinet auch noch andere ältere physikalische Apparate aus dem vorigen Jahrhunderte enthält — oder früher enthielt, — welche aus dem Lehrmateriale der Jesuiten vor ihrer Abschaffung durch Kaiser Josef stammen, so wird man nicht fehl gehen, wenn man annimmt, dass auch dieses Mikroskop um 1750 nach dem damals besten Muster angeschafft wurde. Seine Objective sind einfache biconvexe Linsen, in der primitivsten Weise gefasst: d. i. lediglich durch Aufschrauben einer Messingkapsel auf das untere Ende eines an das Mikroskoprohr anzuschraubenden kleinen Cylinders befestigt, übrigens ganz lose in der betreffenden Höhlung lagernd. Das Mikroskoprohr ist unten aus Messing, zum grössten Theile jedoch aus Holz und Pappe, das Ocular nach Ramsden kann durch Einschieben oder Ausziehen des Tubus dem Objective näher oder ferner gestellt werden.

Die optischen Leistungen sind theils wegen Blindwerdens der Linsen theils wegen der mangelnden Correcturen der chromatischen und sphärischen Abweichungen unbedeutend: sie geben nur schwache und undeutliche Umrisse der Gegenstände: und es lassen sich wegen des Zustandes der Linsen die Vergrösserungen nicht einmal annähernd angeben.

2. Nr. 2 ist ein 4eckiges Thürmchen aus Holz mit einem Ausschnitte an der vorderen Wand für die Beleuchtung des im Innern angebrachten Spiegels, dann zwei Spalten in den Seitenwänden für die durchzusteckenden Objectträger; in der oberen Schlussplatte steckt ein doppelt ausziehbarer Tubus aus Holz und Pappe mit je einem Objective und Oculare. Ersteres ist eine einfache biconvexe Linse, steckt in einem hölzernen Cylinderchen und wird in diesem befestigt durch ein Schlüsselchen aus Blech, das dem centralen Theile der Linse entsprechend durchbohrt

und seinerseits durch einen federnden Drahring fixirt ist. In gleicher Weise, durch einen Drahring, sind die beiden Linsen des Oculares befestigt; die ganze Arbeit weist darauf hin, dass das Instrument eine billige Dutzend-Arbeit einer Nürnberger Fabrik des vorigen Jahrhunderts ist; seine optischen Leistungen sind aus denselben Gründen wie bei 1' gleich null.

3. Das dritte Instrument — (Fig. 1) — ist ein sehr nett aussehendes, vortrefflich erhaltenes, elegantes Mikroskop des während 1760—1790 als Mikroskop-Verfertiger berühmten Akademikers und Physikers G. F. Brander in Augsburg, als dessen Werk es auch ausdrücklich bezeichnet ist.

Dasselbe ist 32 Cm hoch, hat eine massive ovale Messingfussplatte a, auf der sich ein gefällig gebogener Bügel b mit einer Flügelschraubenmutter zur Befestigung einer Stange c erhebt, die in sein oberes Ende eingesteckt wird, mit Gelenk zum Umlegen des Tubus versehen ist und als Träger von Tisch und Tubus dient.

Der Spiegel d ist excentrisch auf der Fussplatte mittelst eines horizontal im Kreise beweglichen Armes e befestigt, plan und doppelt, und um die horizontale und verticale Axe beweglich.

Die Stange c trägt für Tisch und Tubus zunächst ein würfelförmiges Gehäuse f aus vergoldetem Messing mit offenen Seitenflächen; mit der hinteren Fläche ist dasselbe an der Stange befestigt, die vordere Fläche trägt innerhalb eines zierlich ausgeführten Eichen- und Lorberkranzes die Worte G. F. Brander Aug. Vind. fecit; die untere Platte enthält die Mutter für die hohle cylindrische Stellschraube g des Tisches h; die obere Platte das Gewinde zur Aufnahme des Objectives i und ein zweites zum Aufschrauben des Tubus.

In dem freien Raume zwischen der oberen und unteren Platte bewegt sich in Nuhten der Objektisch h auf- und abwärts. Er besteht aus zwei parallelen Metallplatten, zwischen welche der Objectträger eingeschoben wird. Seine obere Platte wird durch die Spiralfeder l an die untere, resp. den Objectträger angepresst, und an seine untere Platte ist die Schraube g befestigt, welche den Tisch hebt und senkt. Im unteren Ende der Hohlschraube g ist eine biconvexe Linse m von flachen Krümmungen mittelst eines Drahringes befestigt, die das vom Planspiegel kommende Licht concentrirt auf das Object wirft.

Der Tubus besteht aus zwei Theilen: der untere stellt einen

7,3 cm langen vergoldeten und schön gravirten Messingcylinder dar, der den oberen aus Pappe und Holz gefertigten Theil lose aufnimmt, welcher ausziehbar ist und das Ocular *n* nach Ramsden enthält.

Der Objective sind 7; davon zwei mit Lieberkühn'schen Spiegeln. Jedes von ihnen besteht aus einer biconvexen Linse, welche in der oben bei 2 auseinandergesetzten Weise mit Metallplättchen und Drathring befestigt ist. Da der Tubus abschraubbar ist, so können die Objective auch als einfache Mikroskope gebraucht werden; dagegen können die beiden mit Lieberkühn'schen Spiegeln versehenen Objective von dem wie die Figur zeigt vorbereiteten Mikroskopkörper nicht befestigt werden. Um sie aber doch verwenden zu können wird statt des Objectives bei *i* und des Tubus ein Arm *o* befestigt — Fig. 2 — der wieder zur Aufnahme aller Objective darunter auch jener mit den Lieberkühn'schen Spiegeln eingerichtet ist. Unter die vertikale Axe der entsprechenden Linse ist die Mitte des Spiegels stellbar; doch ist er auch bei dieser Stellung eines Objectivs zu schiefer Beleuchtung verwendbar. Ausserdem aber lässt sich auch auf diesem Arme der Tubus mit dem Oculare befestigen, so dass das Mikroskop hier wieder als einfaches und zusammengefasstes zu verwenden ist. Das Object wird in einer kreisrunden Oeffnung des hölzernen Schiebers, der als Objectträger funktionirt, eingeschlossen und dieser zwischen den beiden Platten des Objecttisches eingeklemmt, nur dass jetzt die das Object enthaltende Stelle des Trägers bei \* Fig. 2 ziemlich weit aus dem Gehäuse hervorragt. Zu gleichem Zwecke offenbar sind dem Instrumente mehrere Streifen aus starkem Glase beigegeben.

Die Vergrößerungen auf 18 Cm Sehweite berechnet sind die nachstehenden:

I. Objective.	a. als einfaches Mikroskop.	b. als zusammengesetztes Mikroskop.
1	11	45
2	16	70
3	22	110
4	50	240
5	90—100	500
II. Mit dem Lieberkühn'schen Spiegel		
1	12	60
2	20	100

Die Vergrößerungen a, i. e. die mit den einfachen Linsen hervorgebrachten, sind durchwegs recht brauchbar, ausgenommen 4; an dieser Linse fehlt jedoch das gleichzeitig als Blende dienende Metallplättchen an der unteren Linsenfläche so dass die Linse nur durch den Drahring allein befestigt ist. Demgemäss sind die Abweichungen so beträchtlich, dass selbst die Linse allein unverwendbar ist. Mit Objectiv 5 allein sieht man eben noch bei schiefer Beleuchtung eine Spur von den Längsstreifen der Schuppen von *Hipparchia Janira* ♀. Die sämtlichen Vergrößerungen b aber, also die des zusammengesetzten Mikroskopes, sind nach unseren heutigen Begriffen gänzlich unverwerthbar, definiren undeutlich und lösen gar nichts und sie können bei der höchst sorgfältigen Erhaltung der Linsen bis heute auch zur Zeit ihrer Anfertigung nicht mehr geleistet haben.

Die beiden mit den Lieberkühn'schen Spiegeln versehenen Objective sind gleichfalls allein angewandt überraschend gut, dagegen mit dem Oculare auch nicht brauchbar. Anders müssen sie wohl Brander selbst erschienen sein; ich finde wenigstens in einem Verzeichnisse der geometrischen, astronomischen und physikalischen Instrumente, welche in dem Brander'schen Laboratorium 1783 zu haben waren, unter No. 60 „Microscopium, welches vor ein und dieselbe Lentille sowohl simplex als compositum ist, und zwar in beiden Fällen für durchsichtige und undurchsichtige Gegenstände, mit einfacher und doppelter Beleuchtung bei dem Tag- und Nachtlichte zu gebrauchen. Als Compositum hat es ein Glasmicrometer und alle nöthige Zugehör“; beigefügt ist handschriftlich 100 fl.

Dem Mikroskop beigegeben sind ausser mehreren für die Neugierigen, alias Dilettanten berechneten Objecten, nämlich zwei Flöhen, Mashaaren, feinen Schnitten von Hollundermark, einem Mückenflügel, u. a., welche in eleganten Schiebern befestigt sind noch mehrere zur Aufnahme selbst anzufertigender Objecte vorbereitete Schieber gleicher Art, runde Objectplättchen und Deckgläschen nebst federnden Drahringen in zierlichen Büchsen, eine hübsche eiselirte Scheere und ein in seiner Mitte in quadratische Felder eingetheiltes Glasmicrometer zum Einlegen in den Tubus unterhalb des Ramsden'schen Oculares. Ich habe es leider versäumt die Feinheit der Theilung zu messen und ihre Genauigkeit zu untersuchen; nach meiner Erinnerung schätze ich die erste

auf nicht über  $\frac{1}{10}$  Linie; die Striche sind jedoch sehr rein und fein gezogen: es stimmt diess auch so ziemlich mit einer Angabe bei Harting (l. c. S. 367), der ein Brander'sches Micrometer untersucht und die Theilung von 1 Zoll in 100 Theile gefunden hat.

Nach unseren heutigen Vorstellungen von der Brauchbarkeit eines derartigen Instrumentes würde selbst bei viel grösserer Vollkommenheit des optischen Theiles schon der zu den heutigen Untersuchungen ganz unverwendbare Objecttisch das Instrument als nicht verwendbar erscheinen lassen.

Von grösserem Interesse ist an dem vorliegenden Instrumente nur der seitlich verstellbare Spiegel: es muss aber bezweifelt werden, dass er in dem Sinne Dienste that, wie wir jetzt die schiefe Beleuchtung gebrauchen, nämlich vorzugsweise oder fast ausschliesslich für gewisse Testobjecte, weil derartige damals gar nicht bekannt waren. Für unser Mikroskop aber ist bei der Stellung Fig. 1 schief einfallendes Licht gleichbedeutend mit gar keiner Beleuchtung und für die Stellung Fig. 2, bei der Anwendung des Lieberküh'nchen Spiegels, kann auch nur an gerade von unten kommendes Licht gedacht werden.

4. Das vierte Instrument ist das Eingangs erwähnte unseres Institutes: die Zeit seiner Anschaffung, sein Preis, so wie die Werkstätte aus der es hervorging, sind unbekannt; und was die Zeit seiner Anfertigung betrifft, so kann sie unmöglich später gesetzt werden, als die Zeit des allgemeineren Bekanntwerdens der Kunst, achromatische Objective zu verfertigen, sie fällt also spätestens in das erste Jahrzehend unseres Jahrhunderts. In dem ältesten der auf dem Institute vorhandenen Inventare, aus dem Jahre 1842 wird es als „grosses zusammengesetztes Mikroskop“ mit seinen Bestandtheilen in unverkennbarer Weise beschrieben, aber auf — 10 fl. Werth angegeben: und schon 1830 hat Rokitsansky's Vorgänger Johannes Wagner eine Bittschrift um einen Beitrag zur Reparatur und Vervollständigung eines Plüssel'schen Mikroskopes eingebracht, „um eine 500 malige Vergrösserung zu gewinnen“.

Das in Rede stehende alte Instrument ist in einem 21 Cm hohen, mit einem 23 Cm hohen Glassturze versehenen Kasten (Fig. 3) an einer horizontalen Welle befestigt, mittelst welcher es umlegbar und in jeder Stellung durch die Schraube a feststellbar ist. Die



vordere dem Lichte zugekehrte Wand des Kastens wird beim Gebrauche entfernt und dadurch werden nebst dem Spiegel zwei unten im Kästchen angebrachte Lädchen mit den Objectiven, einer Pincette und einem Froschhalter frei.

An der genannten Welle ist eine verticale Stange *b* befestigt welche unten den concaven metallenen Beleuchtungsspiegel trägt, der selbst um 2 horizontale Axen beweglich und auf der Stange nach auf- und abwärts verschiebbar ist: seitliche Bewegung fehlt.

Etwas unterhalb des oberen Kastenrandes findet sich der eigenthümlich gestaltete und ungemein grosse Objecttisch und zwar in ganz fester Verbindung mit der Stange. Er besteht aus zwei über einander liegenden Metallplatten von 12 Cm Breite und 9 Cm Länge; die untere *cc* trägt die Scheibe mit den Blenden und mittelst 4 an den Ecken angebrachten 2 Cm hohen Säulchen zwei je 1,6 Cm breite und 8,5 Cm lange mit Federklammern versehene Messingstreifen *dd*; die inneren Ränder der letzteren sind mit einer Nuthe versehen, in welche der eigentliche obere Objecttisch *ee* von vorne her eingeschoben wird.

Der 13,5 Cm hohe Tubus ist mittelst Triebwerkes gegen den Objecttisch beweglich, eine feinere Einstellung ist nicht vorhanden, wohl auch bei den relativ geringen Vergrößerungen, die das Instrument gewährt, nicht so absolut erforderlich; das Triebwerk ist von ziemlich roher Arbeit.

Objective sind fünf vorhanden, die wieder aus je einer biconvexen Linse bestehen, in deren Befestigung in so ferne ein Rückschritt gegen das Brander'sche Mikroskop zu constatiren ist, als dieselben lediglich durch die aufgeschraubte Metallkapsel mit centralen Löchelchen in ihrer Lage erhalten werden sollen, somit weniger fixirt sind, als durch das fest aufsitzende Metallschälchen mit dem federnden Drahttringe.

Am unteren Ende des Tubus befindet sich auch ein Gewinde zur Anbringung eines Lieberkühn'schen Spiegels, mit welchem das Mikroskop auch in der Fig. 3 abgebildet ist.

Das Ocular (nach Huygens) besteht aus zwei grossen biconvexen Linsen, dem grösseren Collective und dem etwas kleineren und mit stärker gekrümmten Flächen versehenen eigentlichen Oculare; zwischen beiden ist keine Blende angebracht. Diese

Linsen sind durch aufgeschraubte Metallringe und zwar sehr schlecht befestigt.

Die durch dieses Mikroskop gegebenen Vergrößerungen, auf 25 Cm Sehweite berechnet, sind

mit Objectiv	1—30
„	„ 2—45
„	„ 3— (ohne Linse)
„	„ 4—65
„	„ 5—80

Schon die beiden ersten sind nicht viel werth, die beiden letzteren aber ganz unbrauchbar, sowohl wegen der mangelnden Correctionen als mancher Defecte der Linsen.

Das Instrument weist im mechanischen Theile in so ferne einen Fortschritt auf, als es einen feststehenden und grossen Objecttisch besitzt und die Einstellung in den Tubus verlegt ist. Vom ersteren können die Federklammern entfernt werden und derselbe ist dann auch ganz frei, was eben nebst der Festigkeit und Grösse den Hauptvorzug des modernen Objecttisches darstellt.

Dagegen musste schon zur Zeit der Anfertigung des Instrumentes jede Möglichkeit einer intensiveren optischen Wirkung ausfallen, einmal wegen der gänzlichen Vernachlässigung der Sorge für bleibende Centrirung der Linsen — ihre lose Einfügung — dann wegen des Abganges der Correction der Aberrationen.

5. Dieses Mikroskop wurde 1815 von Sr. Majestät Kaiser Franz I. bei der Gründung der Wiener technischen Hochschule aus dem k. k. physikalisch-astronomischen Hofkabinette der physikalischen Lehrkanzel der bezeichneten Hochschule zum Geschenk gemacht und war gewiss eins der bestausgestatteten jener Zeit.

Seine Einrichtung entspricht am meisten der, wie sie Harting (l. c. S. 126) von dem Tiedemann'schen Mikroskope schildert; insbesondere ist der Träger der drei Hauptbestandtheile desselben, Spiegel, Tisch und Tubus, eine mittelst Charniers auf dem Boden des Mikroskopkastens befestigte Stange, die zum Gebrauche aufgerichtet und zur Verwahrung umgelegt wird.

Der grosse Concavspiegel (Fig. 4 a) aus Glas ist ausser den beiden Bewegungen um zwei horizontale Axen noch mittelst eines Armes seitlich verstellbar, letzteres jedoch, wie mir scheinen will, nicht sowohl wegen der dadurch zu erzielenden schiefen Beleuchtung, sondern deshalb, weil der Spiegel bei aufgerichtetem Stative

wegen der Höhe des oberen Randes des Kastens gar nicht senkrecht unter den Objecttisch gestellt werden kann; er ist also an einem Arme befestigt, mittelst dessen er  $180^\circ$  nach oben gedreht und dadurch centrirt unter den Objecttisch gebracht werden kann.

Der letztere ist mittelst sehr sorgfältig ausgeführten Triebwerkes beweglich und stellt einen schmalen, aussen kreuzförmig gerandeten mit weiter runder Oeffnung versehenen Ring *b* dar, der in der Ruhelage des Mikroskopes zur Aufnahme des Tubus dient; aus ihm wird der letztere beim Gebrauche herausgenommen und in den oberen Arm *c* eingesteckt. Im Objecttische wird nun ein Einsatz befestigt, der mittelst zweier im rechten Winkel gegeneinander wirkenden Schrauben sanfte horizontale Verschiebung gewährt, oder ein anderer mit einer ringförmigen Federklammer. In beiden ist aber die benutzbare Fläche klein und gewährt weder Sicherheit dem Objectträger noch Bequemlichkeit.

Die Objective sind einfache biconvexe Linsen, daher nicht corrigirt; sie liegen, wie bei 1 und 4 lose auf dem unteren Rande der cylindrischen oder conischen Hülse und werden lediglich durch Aufschrauben einer in der Mitte durchbohrten Deckkapsel fixirt; es sind ihrer im Ganzen sechs; die Metallarbeit an den Hülsen, wie an den übrigen Theilen des ganzen Mikroskopes, ist äusserst sorgfältig und elegant.

Das Ocular ist wie bei Martin (Harting l. c. S. 117) aus vier planconvexen Linsen zusammengesetzt, deren Stellung im Tubus in der Fig. 4 angedeutet ist. Die unterste entspricht einem Collectivglase, wie sich aus der Wirkung ihrer Entfernung ergibt, welche sich als Steigerung der Vergrößerung, Abnahme des Lichtes und der optischen Wirkung darstellt. Die oberen drei entsprechen keiner mir bekannten Composition; das Collectiv und die beiden unteren Linsen des Triplets sind mit der planen, die oberste Linse mit der convexen Fläche nach unten gekehrt: die beiden oberen Linsen sind relativ klein, die beiden unteren auffallend gross. Das Gesichtsfeld ist auffallend gross.

Die optische Wirkung des Ganzen ist wegen der mangelnden Correctionen ziemlich unbedeutend; da jedoch das Instrument mit Ausnahme eines schadhaf gewordenen Objectives (No. 4) sehr gut erhalten ist, so wird die Vorstellung von seinen einstigen Leistungen eine ziemlich richtige sein.

Die Vergrößerungen auf 25 Cm. Sehweite berechnet sind zunächst die folgenden:

mit Objectiv	1—	15	
„	„	2—	35
„	„	3—	60
„	„	4—	Linse beschädigt
„	„	5—	140
„	„	6—	170.

Die Wirkung ist bei den Objectiven 1—3 leidlich bezüglich der Definition, besonders bei Lampenlicht, bezüglich des Auflösungsvermögens sehr gering; man sieht z. B. die Borstenhaare des Milbenscorpions, die Umrisse der Schuppen von Hipparchia Janira ♀ recht gut, aber weder mit dem Objectiv 3 noch mit 5 (140fache Vergrößerung) auch nur eine Spur der Längsstreifen der letzteren.

Beigegeben sind dem Instrumente ausser den üblichen Klammern, Insectenhaltern, einem Fischhalter u. dgl., noch eine Linse zur Beleuchtung von oben und ein Lieberkühn'scher Spiegel, der mittelst einer langen cylindrischen Hülse auf den unteren engeren Theil des Tubus aufgesteckt wird.

Alle Arbeit daran ist eine sehr sorgfältige und genaue, die Ausstattung elegant. Als Verfertiger nennt sich ein in der Geschichte des Mikroskopes bisher sonst — mir wenigstens — unbekannter Name; die Inschrift auf dem Tubus lautet: „Otteny: Mecha. Fe. in k. k. Phis. Kabin.“ Ich habe Schritte gethan, um näheres über ihn zu erfahren und werde, wenn sie von Erfolg sind, darüber das Wissenswerthe mittheilen.

Ueber die noch folgenden kann ich kurz hinweggehen.

6. Als sechstes Instrument zeigte ich ein im Jahre 1817 für das physicalische Cabinet der Wiener Universität bei Voigtländer<sup>1)</sup> in Wien angekauftes Mikroskop; dasselbe hat vier in einen Revolver gefasste Objective und ein Ramsden'sches Ocular. Die Objective 1—3 bestehen aus einer unteren planconcaven (Flintglas) und einer oberen biconvexen (Crown glas) Linse, welche jedoch weder mit einander noch in ihrer Fassung durch Kitt befestigt sind, sondern lose über einander lagern und durch ein aufgeschraubtes Deckelehen fixirt werden.

1) Auch dieser Name fehlt bei Harting.

Dass unter solchen Umständen, trotz ziemlich guter Correction der chromatischen Abweichung, die Leistungen nicht bedeutend sein können, wird nicht auffallen.

Die Vergrößerungen (für 25 Cm Sehweite) sind die folgenden:

mit Objectiv 1—20

„ „ 2—40

„ „ 3—60.

Man erkennt jedoch kaum die Striche eines Möller'schen 100theiligen photographischen Mikrometers, von den Längsstreifen der Hipparchia Janira ♀ keine Spur.

Vom Objectiv 4 fehlt die Flintglaslinse, es gibt (mit dem Ocular) eine Vergrößerung von 280, an den Schuppen der Hipparchia Janira ♀ sind die Längsstreifen kenntlich, von Querstreifen keine Spur, die Ränder stark farbig, der Grund trübe.

Der Objecttisch ist beweglich, sehr klein, mit Beleuchtungslinse und Insectenhalter versehen.

Ich hatte seither Gelegenheit noch ein aus dieser Zeit stammendes Instrument der Londoner Firma Dixley <sup>1)</sup> von schöner Ausführung, mit Revolver-Objectiv-Träger und beiläufig derselben Wirkung wie No. 6 zu untersuchen. Die Objective sind leidlich achromatisch, die beiden Linsen zusammengekittet, jedoch ebenfalls nur durch Aufschrauben der Kapsel befestigt.

7 und 8 sind zwei Instrumente von „Fraunhofer“, und zwar 7 von Utzschneider, Reichenbach und Fraunhofer in Benedictbeuren (1811—1820?), 8 von Utzschneider und Fraunhofer in München (1820—1826) mit je einem Huygens'schen Oculare und je drei achromatischen, aus einem zusammengekitteten und in der Fassung ein für allemal festgemachten Linsenpaare, bestehenden Objectiven. Die beiden Mikroskope haben sehr kleine ringförmige Objecttische, in welche die feine Einstellung verlegt ist, — die gröbere geschieht durch Verschieben des Tubus in der Hülse mittelst der Hand —, grosse Lichtstärke, grosses Gesichtsfeld jedoch geringe Vergrößerung (20, 30 und 45 mit den Objectiven 1—2—3), schräge Stellung des Spiegels gestattet; Definition ziemlich gut, Auflösungsvermögen natürlich irrelevant, aber auch nicht bedeutend, da die Objective einen sehr geringen Oeffnungswinkel haben.

1) Auch bei Harting nicht genannt.

Zu dem Instrument No. 7 gehören noch 6, offenbar von Fraunhofer oder seinem Nachfolger Merz auf spätere Bestellung gelieferte Objective, welche allein oder zu je 3 — die stärkeren — zum Uebereinanderschrauben eingerichtet sind und auf das Deutlichste den grossen Fortschritt zeigen, der durch diese Selligue - Chevalier'sche Methode in der Construction der Mikroskope angebahnt und herbeigeführt worden ist. Die Vergrösserungen gehen von 20—210; Definition und Resolution gut, noch heute ganz verwendbar.

Das 9. Instrument ist ein gewiss vor 1830 bezogenes Instrument von Chevalier in Paris, welches zum Aufschrauben auf den Deckel des Kastens eingerichtet ist. Es hat vier achromatische zum Uebereinanderschrauben vorgerichtete Objective von heute noch leidlich guter Wirkung; offenbar sind ein oder auch zwei stärkere Objective verloren gegangen. Die vorhandenen haben so kleine Fassungen, dass wohl schon aus der Unbequemlichkeit der Hantirung mit ihnen das Aufkommen der jetzigen Einrichtung der fixen „Systeme“ allein erklärlich wäre. Es besitzt das Instrument ferner Drehscheibenblendung, beweglichen Objecttisch, ausziehbaren Tubus, zwei Oculare nach Huygens. Die Vergrösserungen gehen mit dem schwächeren Oculare von 20—150, mit dem stärkeren von 25—210; mit, wie gesagt, leidlich guter Wirkung, wenigstens übertrifft dasselbe die anderen bisher beschriebenen Instrumente beträchtlich, obschon auch die sphärische und die chromatische Abweichung noch lange nicht in dem heute möglich gewordenen Grade beseitigt sind, sondern an Probeobjecten noch lästig genug hervortreten.

---

## Eine aufsteigende Acusticuswurzel.

Von

**C. F. W. Roller.**

(Anatomisches Institut zu Strassburg, Elsass.)

Hierzu Tafel XIX.

---

Der Darstellung einer aufsteigenden Acusticuswurzel schicken wir voraus, dass funiculus gracilis, funiculus cuneatus und corpus restiforme sich, wie dies nicht von allen bisherigen Bearbeitern der medulla oblongata genügend hervorgehoben ist, bei ihrem Aufsteigen<sup>1)</sup> im verlängerten Marke recht wohl von einander trennen lassen und im Allgemeinen folgende Verhältnisse darbieten.

Der funiculus gracilis, welcher zur contralateralen Pyramide eine grosse Anzahl Fasern entsandt hatte, setzt, nachdem die Pyramidenbildung vollendet ist, die Abgabe seiner Fasern fort; ein Theil derselben durchzieht als fibrae arciformes internae das Mark zu Raphe und Olive, ein anderer begibt sich, die hintere Peripherie des nucleus funiculi cuneati umziehend, zum corpus restiforme. Der funiculus cuneatus erhält sich eine Strecke weiter als wohlcharakterisirter Strang, reich an grauer Substanz mit vielen meist grossen runden Zellen, die zum Theil den von Merkel<sup>2)</sup> für die sog. trophische Trigeminiwurzel näher beschriebenen „blasigen“ gleich sind. Auch aus dem funiculus cuneatus gehen zahlreiche Fasern in die fibrae arciformes und in das corpus restiforme über.

---

1) Da wir die menschliche medulla oblongata im Auge haben, welche wesentlich eine aufsteigende Richtung einhält, so werden wir mit „oben“ die Gehirnsseite, „unten“ die Rückenmarkseite, „vorne“ die Ventral-, „hinten“ die Dorsalseite bezeichnen.

2) Untersuchungen aus dem anatomischen Institut zu Rostock. 1874.

Er aber auch enthält die *radix ascendens nervi acustici*, wenigstens zu ihrem grössten Theile.

Das *corpus restiforme*, welches als Hervorragung an der äussern Seite des *funiculus cuneatus* ein wenig höher als das untere Ende der Olive auftritt, nimmt im Aufsteigen theils durch den erwähnten Faserzufluss, theils durch solchen von Seiten der *fibrae arciformes* und direct von der Olive zu. Den Zusammenhang zwischen *corpus restiforme* und Olive in evidenterer Weise als seither geschehen, nachzuweisen, ist uns auf passend geführten Schrägschnitten gelungen. Zur Verstärkung des *corpus restiforme* trägt die Kleinhirnseitenstrangbahn von Foville und Flechsig bei<sup>1)</sup>.

An der Stelle, an welcher der *funiculus gracilis* geschwunden ist, nachdem er sich in seiner oberen Parthie in breitem Bande nach vorne gewendet hatte, wenig oberhalb der Spitze des *calamus scriptorius* tritt innerhalb dieser vorwärts ziehenden Fasern und, nachdem sie geschwunden, an ihrer Stelle ein Herd kleiner und mittelgrosser Zellen von verschiedener länglicher oder runder Gestalt auf. Innerhalb der grauen Substanz, in welcher diese, übrigens spärlichen Zellen liegen, nach aussen vom solitären Bündel, erscheinen Faserquerschnitte, welche rasch an Zahl zunehmen. Vom *corpus restiforme* sind sie durch den *funiculus cuneatus* mit seinem stark entwickelten *nucleus* getrennt. Die longitudinalen Bündel, welchen sie entsprechen, lassen sich nach aufwärts verfolgen bis in den grosszelligen *Acusticusherd*<sup>2)</sup>. In diesem steigen sie aufwärts bis zu den Ebenen, in welchen aus ihm die Bündel der inneren Wurzel<sup>3)</sup> des Hörnerven wenig-

---

1) Wenn wir von dem Verlauf der Fasern in bestimmter Richtung sprechen, so soll damit über den Sinn, in welchem sie leiten, Nichts ausgesagt sein. Anderen Ortes werden wir die hiefür in Betracht zu ziehenden Momente würdigen.

2) So nennen wir den Herd nach seinen charakteristischen Elementen, den grössten der *Oblongata*, obwohl er bei seiner beträchtlichen Ausdehnung auch eine grosse Anzahl kleinerer enthält. Es ist der äussere *Acusticuskern* Clarke, Meynert, obere Henle, welcher unter diesem Namen ihn mit dem medialen zusammenfasst, medialer Kern der vorderen *Acusticuswurzel* W. Krause.

3) Innere oder vordere Abtheilung der centralen Bahn des *nervus acusticus* Stilling, hintere Wurzel Clarke, hinterer medialer Strang Henle, vordere Hauptwurzel Meynert, vordere Wurzel W. Krause.



stens zu ihrem grössten Theile hervorgehen. Hier sieht man mehr und mehr von den Querschnitten in diese Wurzel übergehen, welche im weiteren Aufsteigen beträchtlich an Umfang zunimmt und in breitem Zuge das Mark verlässt. Auf Querschnitten lassen sich die schräg abgeschnittenen Fasern in ihrem Uebergang aus der longitudinalen in die transversale Richtung beobachten, Fig. 2. Während die Bündel der aufsteigenden Acusticus-Wurzel sich im Aufsteigen mehren, nimmt der Umfang des funiculus cuneatus und seines nucleus rasch ab, ein Umstand, welcher das Hervorgehen mindestens eines grossen Theiles der Wurzel<sup>1)</sup> aus dem genannten Strange sehr wahrscheinlich macht, während aus diesem andere Bündel in das gleichfalls anwachsende corpus restiforme übergehen. Jenes Hervorgehen lässt sich indessen auf Frontalschnitten (parallel zur Ventrikelebene) direct beobachten; es erscheint zum Theil als Hereinbiegen der Cuneatusfasern in die Bahn der radix ascendens n. acustici unter starker Krümmung, Fig. 3. Das Areal des funiculus cuneatus wird allmählig vollständig von der radix ascendens mit zwischen ihren Bündeln befindlicher grauer Substanz eingenommen, Fig. 1. Ein Unterscheiden der dem Acusticus zugehörigen Bündel nach abwärts innerhalb des funiculus cuneatus ist auf solchen (Frontal-) Schnitten eine gewisse Strecke weit möglich, dann freilich verlieren sie sich unter den übrigen den funiculus cuneatus constituirenden Fasern.

Auf Schrägschnitten (vgl. die Figuren-Erklärung) ist die Umbiegung der aufsteigenden in die Richtung der austretenden Wurzel gleichfalls direkt wahrnehmbar. Fig. 4.

Oberhalb des Austrittes der genannten Acusticus-Wurzel sind die Querschnitte der Bündel, welche ich für die Radix ascendens erklären muss, geschwunden; wenig höher, noch im Bereiche des Acusticusherdes treten Querschnitte, wenn auch fortwährend in geringer Zahl, auf's Neue auf, sie gehören Fasern an, welche von oben, durch den Pons herabkommend, in den grossen Acusticusherd eintreten. Ueber die oberen Verbindungen dieser „radix descendens“<sup>2)</sup> aber haben wir unsere Untersuchungen noch nicht abge-

1) Zuwachs noch von anderen Stellen werden wir anderen Ortes nachweisen.

2) Es liesse sich rechtfertigen diese Wurzel vielmehr „aufsteigend“, die andere „absteigend“ zu nennen, wir haben die Bezeichnungen, so wie wir

geschlossen und führen daher das in Bezug darauf von uns Beobachtete nicht an. Da auch bestimmt Faserzüge aus dem Kleinhirn in den grosszelligen Acusticusherd gelangen, so ist dieser ein Centralherd für von verschiedenen Richtungen einstrahlende Faserzüge des Hörnerven, während freilich Deiters<sup>1)</sup> ihm die Beziehung zum Acusticus gänzlich absprechen wollte.

Indem wir die aufsteigende Wurzel in den Herd gelangen, die austretende daraus hervorgehen sahen, bleibt zu fragen, ob wir eine directe Umbiegung der Fasern aus der einen in die andere Richtung anzunehmen haben. Ein Theil der Fasern der radix ascendens tritt wahrscheinlich, nachdem sie in den Herd gelangt sind, mit dessen Zellen in Verbindung, um durch deren Vermittelung ihre Verlaufsänderung zu erfahren. Ein Theil aber — dies ergeben unsere Präparate, wie wir glauben, mit voller Deutlichkeit — geht unmittelbar aus der einen in die andere Richtung über.

Es ist auffallend, dass die radix ascendens n. acustici, die verhältnissmässig leicht zu constatiren ist, noch nicht beschrieben wurde. Wir erklären uns dies daraus, dass vielleicht die schräge Schnittrichtung, bei welcher die directe Wahrnehmung gelingt (s. o.) nicht methodisch angewendet wurde. Viele Autoren sahen die Querschnitte von longitudinalen Bündeln innerhalb des Acusticus-Kernes, hielten sie aber wie z. B. Meynert für „die innere Abtheilung des Klein-Hirnstieles“<sup>2)</sup>. Der Umstand, dass an der von uns bezeichneten Stelle das Gebiet des funiculus cuneatus mit seinem nucleus durch die radix ascendens in der beschriebenen Weise — aus jenem Strang hervorgehend — eingenommen wird und die Umbiegung in die austretende Wurzel sind nicht beobachtet worden.

Wir beschränken uns auf die vorstehende kurze Mittheilung; für die nähere Ausführung, bei welcher wir eine Reihe wichtiger Details mittheilen und die übrigen Verhältnisse des centralen

gethan haben, gewählt, weil wir in der Darstellung die im Mark aufsteigende Richtung eingehalten haben.

1) Untersuchungen über Gehirn und Rückenmark des Menschen und der Säugethiere. 1865. z. B. S. 168.

2) Stricker, Handbuch der Lehre von den Geweben des Menschen und der Thiere. 1870. Fig. 257, S. 767 ist so unter S. F. C. — jedenfalls grossentheils — unsere radix ascendens bezeichnet.

Acusticusverlaufes erörtern werden, verweisen wir auf eine ausführliche Arbeit über die Organisation der medulla oblongata und des pons, deren Veröffentlichung wir vorbereiten. —

Wir fügen bei, dass wir in derselben den Nachweis führen werden, dass das solitäre Bündel Meynert<sup>1)</sup> im Wesentlichen eine aufsteigende Glossopharyngeuswurzel darstellt, wie dies früher zum Theil von Clarke<sup>2)</sup>, neuerlich von Duval<sup>3)</sup> und Obersteiner<sup>4)</sup> ausgesprochen ist<sup>5)</sup>. Wir werden die Herde und Verbindungen des Stranges dort schildern.

Auf die Bedeutung der Thatsache, dass spinale Wurzeln der cerebralen Sinnesnerven: Trigeminus, Acusticus, Glossopharyngeus<sup>6)</sup> existiren, brauchen wir nicht erst hinzuweisen.

Juni 1880.

1) Von Stilling, welcher (medulla oblongata S. 60) an die Möglichkeit dachte, dass diesem Bündel eine Function der Sonderung zukomme, als dickes Fascikel weisser Längsfasern beschrieben, runde Bündelformation von Lenhossék, slender column Clarke, Respirationsbündel W. Krause.

2) Philosophical transactions, 1868, S. 277: The slender column has the same kind of important connexions with the vagal and glossopharyngeal nuclei as those which it has been shown to form with the spinal-accessory; but it has moreover a direct and especial connexion with the glossopharyngeal nerve. cf. fig. 30, Taf. X.

3) Robin et Pouchet, Journal de l'anatomie et de la physiologie. Mai-Juin 1880.

4) Allgemeine Wiener medicinische Zeitung No. 25, 1880.

5) Stieda, welchen Henle (Nervenlehre 1879, S. 222) als den Vertreter der Ansicht, dass das solitäre Bündel Glossopharyngeus-Wurzel sei, anführt, entwickelt (Ueber den Ursprung der spinalartigen Hirnnerven. 1873. S. 8 f.) keine andere Anschauung als Meynert, welcher (l. c., S. 789) das solitäre Bündel als gemeinsame aufsteigende Wurzel der nervi glossophar., vag. und access. aufführt. Stieda leugnet freilich (l. c.) den Ursprung der sensibeln Nerven aus Kernen.

6) Unserer Ueberzeugung nach auch des Opticus. (cfr. J. Stilling auf der Badener neurologisch-psychiatrischen Versammlung, Juni 1880.)

### Erklärung der Figuren auf Tafel XIX.

- Fig. 1. Querschnitt der Oblongata. S. B. Stelle des solitären Bündels, welches in der Höhe des hier abgebildeten Schnittes bereits in die Wurzeln des n. glossopharyngeus übergegangen ist. r. a. a. Radix ascendens n. acustici. c. r. corpus restiforme. r. gl. Radix n. glossopharyngei. r. v. Radix nervi vagi. r. a. T. radix ascendens n. trigemini.
- Fig. 2. Querschnitt. N. m. a. Nucleus magnocellularis n. acustici. U. f. Aus der longitudinalen in die transversale Richtung umbiegende Fasern der Radix ascendens acustici. r. i. a. Radix interna n. acustici.
- Fig. 3. Frontalschnitt (parallel zur Ebene des Ventrikelbodens). N. m. a. Nucleus magnocellularis n. acustici. r. a. a. Radix ascendens n. acustici. N. f. c. Nucleus funiculi cuneati.
- Fig. 4. Schrägschnitt in einem Winkel von etwa  $45^{\circ}$  zur sagittalen Ebene. Die Schnitte begannen vom Sulcus longit. ventr. IV aus und wurden in schräger Richtung lateral vorwärts geführt. N. m. a. Nucleus magnocellularis n. acustici. r. a. a. Radix ascendens n. acustici. r. i. a. Radix interna n. acustici. r. a. t. Radix ascendens n. trigemini. Um die gegenseitige Lage der aufsteigenden Wurzeln des n. acusticus und des n. trigeminus zu zeigen, wurde, da bei der angewandten Schnitttrichtung nicht beide, oder die eine dann nur in Spuren, auf demselben Schnitt erscheinen können, die rad. asc. n. trig. von einem wenig entfernten Schnitte derselben Serie eingetragen. p. maj. t. Portio major n. trigemini. p. min. t. Portio minor n. trigemini.

Alle Figuren beziehen sich auf den Menschen.

---

## Ueber die Epithelzellen des Magens.

Von

Dr. **E. Nagy v. Regéczy.**

(Aus dem k. ungarischen physiologischen Institut zu Budapest.)

---

Nebst einem Holzschnitt.

---

Während die Epithelzellen des Dünndarmes als Object vielseitiger und eingehender Untersuchung dienten, fanden die des Magens im Allgemeinen viel weniger Berücksichtigung, und wurde auch weniger über diesen Gegenstand veröffentlicht.

Nach F. E. Schulze<sup>1)</sup> wäre die freie Oberfläche der Magenepithelien nicht geschlossen.

Nach Heidenhain<sup>2)</sup> würden die ganz frischen Epithelzellen durch eine Membran vollständig geschlossen sein.

Ebstein<sup>3)</sup> fand sowohl offene als auch geschlossene Zellen, und ist der Meinung, dass die im Ruhezustand intacte Zellenmembran während der Verdauung berste.

Nach der neuesten Mittheilung von Biedermann<sup>4)</sup> besteht das Epithel des Magens aus cylindrisch oder pyramidal geformten Zellen, deren Seitenflächen mit einer deutlichen Membran überzogen sind, während die obere freie Oberfläche jedoch immer offen sei. Die äussere Oeffnung dieser Zellen sei mit einem rundlichen Körper ausgefüllt, welcher von der übrigen Zellsubstanz sowohl in chemischer als in morphologischer Hinsicht abweiche, welchen Theil er auch als „Pfropf“ bezeichnet. Dieser Pfropf sei in hohem Maasse quellungsfähig, gegen wässerige Lösungen des Anilinblau sehr empfindlich, und zeige fein längsstreifige Structur.

Seiner Auffassung nach würden also die offenen freien Enden der Zellen mittelst dieses Pfropfes verstopft sein, damit sich der Zelleninhalt nicht entleere, in der Weise wie wenn eine Flasche durch einen Korkstöpsel verschlossen wird. Er sah an diesem Pfropfe bei Behandlung mit Osmiumsäure, dass derselbe eine Längsstreifung zeigte; über die Natur der Längsstreifung aber will er sich nicht entschieden äussern<sup>5)</sup>, hält es jedoch für wahrscheinlich, dass die Streifen kleine Kanälchen sind, und bei der Schleimabsonderung in der Weise eine Rolle spielen, dass sie den Austritt des Zellinhaltes vermitteln.

Eine ähnliche Längsstreifung wurde früher auch an den Epithelzellen des Dünndarmes beschrieben. Später entdeckten A. Gelei und Prof. v. Thanhoffer im hiesigen physiologischen Institut das

---

1) Arch. f. mikr. Anat. III. Bd.

2) Arch. f. mikr. Anat. VI. Bd.

3) Arch. f. mikr. Anat. IV. Bd.

4) Wiener akad. Sitzungsber. LXXI. Bd. III. S. 377. 1875.

5) l. c. S. 392: „Ueber deren Wesen ich mich allerdings nicht ganz bestimmt aussprechen will, denn ob die oben beschriebene Streifung als Ausdruck von Porenkanälchen oder als Stäbchenstruktur anzusehen sei, wage ich kaum zu entscheiden“. —

Flimmern, wodurch unsere Anschauung über die Natur der Längsstreifung eine Umänderung erfuhr.

Es befindet sich nun im Magen ein ähnliches Flimmerepithelium.

Ich fand einzelne flimmernde Zellen zuerst in dem Magenschleim hungernder Frösche; der Zellenkörper war auffallend lang, seinem inneren Ende zu verdünnt, mit grossem länglichen Kern und Nucleolus und körnigem Zelleninhalt. Ueber ihren Ursprung im Unklaren machte ich weitere Untersuchungen, und es gelang mir oft an der ausgeschnittenen oder abgeschabten Magenschleimhaut mit Hilfe von Nadeln Flimmerzellen und Flimmerzellengruppen zu isoliren, und zwar an frisch getödteten Fröschen ohne jede vorhergehende Behandlung.

Meine Untersuchungen setzte stud. med. J. Ballagi fort, und das Flimmerepithelium an der Magenschleimhaut wurde ausser allen Zweifel gestellt.

Nicht immer gelang es jedoch die Flimmerhaare sichtbar zu machen; so wurden sie bei fettiger Entartung oder Infiltration der Zellen unsichtbar; ein anderesmal war anstatt freistehender Flimmerhaare am äusseren Ende der Zelle bloss eine dunkle entsprechend breite Linie sichtbar, als wenn die Flimmerhaare aneinander gekittet gewesen wären; ein anderesmal wiederum bedeckten die Flimmerhaare nicht die ganze äussere Oberfläche der Zelle, sondern nur einen kleineren Theil derselben, als wenn sie sich theilweise abgelöst hätten. Ebenso sahen wir Flimmerzellen, deren Haare sich vor unseren Augen verloren, wahrscheinlich durch Zurückziehen in den Zelleninhalt.

Wir erhielten diese Zellen aus verschiedenen Theilen der Magenschleimhaut, so dass es wahrscheinlich ist, dass dieselben die ganze Schleimhautoberfläche bekleiden.

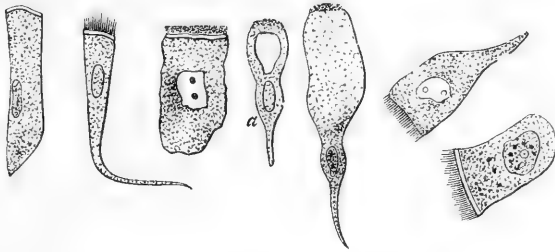
Die Flimmerhaare werden durch die verschiedensten chemischen Reagentien sehr leicht zerstört, und unsichtbar gemacht, so auch schon durch destillirtes Wasser, welches den äusseren Theil der Zelle bis zum Kern aufquellen, und dieselben den sog. Becherzellen ganz ähnlich macht. Nach Behandlung mit wasserentziehenden Lösungen (Salzwasser) gewinnen die Zellen ihre ursprüngliche Form wieder. Ein Austreten des Zelleninhaltes habe ich nie beobachten können, nur wird der äussere Theil der Zelle durch die hochgradige Quellung so durchsichtig gemacht, dass es

nur mit grösster Aufmerksamkeit möglich ist die Gegenwart des Zelleninhaltes zu erkennen.

Zu den Untersuchungen scheint eine dünne Salzlösung, Jodserum, chromsaure Kalisolution, Hyperosmiumsäure am zweckdienlichsten zu sein.

Ausser bei dem Frosche haben wir bis jetzt bei einigen Fischen und bei der Katze Flimmerzellen gesehen, weitere Untersuchungen sind im Gange.

Die verschiedenen Zellenformen sind auf dem beigefügten Holzschnitte zu sehen. (Froschmagen.) An einigen scheint es,



als wenn auf der äusseren<sup>7</sup> Seite der Zelle in Form einer lichten Linie wirklich eine Membran vorhanden wäre; auf anderen wieder scheint diese lichte Linie unter den Flimmerhaaren zu sein. Ich halte es trotzdem nicht für wahrscheinlich, dass dieser lichte Streifen eine Zellenmembran sei, nachdem ich an einigen Zellen amöboide Bewegungen bemerkte, welche Bewegungen bei Gegenwart einer Membran schwerlich vorkommen könnten. Als Folge dieser Bewegungen zeigt sich hie und da eine Verdünnung an dem mittleren Theil der Zelle, und ein Ablösen des äusseren Theiles. Die Zelle a zeigt die Veränderung nach Wasserzusatz.

Zusatz: Herr Dr. Regéczy theilte mir auf eine diesbezügliche Anfrage noch mit, dass eine Verwechslung mit Oesophagus-epithelien ausgeschlossen sei und dass Herr J. Ballagi das Flimmerepithel auch in situ an Schnittpräparaten der Magenwand nachgewiesen habe.

Waldeyer.

## Die Cochenille-Carminlösung.

Von

Dr. **Johann Czokor,**

Adjunkt und Docent im k. k. Thierarznei-Institute zu Wien.

---

Jedem Histologen dürfte es bekannt sein, dass die zur Tinction mikroskopischer Präparate in Verwendung stehende, aus dem käuflichen Carmin bereitete ammoniakalische Lösung keineswegs allen Anforderungen entspricht. In früherer Zeit vor etwa 6—7 Jahren konnte man in der That aus dem käuflichen Carmin-Präparate eine gut tingirende Flüssigkeit darstellen, heutzutage ist dies nicht mehr der Fall. Die Ursache dürfte in einer anderen, wahrscheinlich billigeren Darstellungsweise des Farbstoffes liegen. Da in der neueren Zeit Härtungsmittel verwendet werden, welche jede Carmintinction erschweren, so das chromsaure Kali und die Chromsäure und da man in Folge dessen oft nicht weiss, ob der schön und exact ausgeführte Schnitt auch gut tingirt wird, so war das Bestreben und die Aufmerksamkeit der Histologen schon lange dahin gerichtet, eine Farbelösung zu erzeugen, welche unter allen Verhältnissen und unter den verschiedenen Bedingungen die angefertigten Präparate in einer bestimmten Weise tingirt und zwar in der Art, dass der Histologe schon von vornherein weiss, welchen Ton ein Präparat aus Alkohol und welchen ein solches aus Chromsäure annehmen wird; dabei wurde auf das Differenzirungsvermögen ein grosser Werth gelegt. Die Folge davon war eine Reihe von Recepten für gut tingirende Lösungen, welche den Anforderungen entsprechen sollen; alle sind mit Nachtheilen verbunden und gewöhnlich findet man, dass die gut tingirenden Lösungen unbeständig sind (Hämatoxylin und Anilinfarben), dass dagegen die haltbaren Farbstoffe (Carmin) das Gewebe zu diffus imprägniren.

Schon durch längere Zeit mit diesem Gegenstande beschäftigt, ist es mir endlich gelungen eine Carminlösung darzustellen, welche den Anforderungen vollkommen entspricht und, nebst einem



ausgezeichneten Differenzierungs-Vermögen, alle Gewebe und Organe in derselben Art färbt, ohne Rücksicht ob sie in Chromsäure oder in Alcohol gehärtet wurden. Da in einem neueren Werke über mikroskopische Technik (von Prof. Dr. v. Thanhoffer) zwar die Vorzüglichkeit des Farbstoffes anerkannt, jedoch die Haltbarkeit der Lösung als eine kurz dauernde beschrieben wird, so muss ich meinen damals begangenen Fehler, als ich die Bereitungsweise der Lösung beschrieben hatte (Wiener Medizinische Wochenschrift 1880) wieder gut machen. Es wurde nämlich vergessen anzugeben, dass in die Carminlösung eine Spur von Carbonsäure hineinzugeben ist, wodurch die Haltbarkeit auf wenigstens ein halbes Jahr verlängert wird.

Eine von Dr. Grenacher im Archiv für mikroskopische Anatomie, XVI. Bd., 3. Heft, Seite 463 beschriebene Darstellungsweise einer gut tingirenden Carminlösung aus dem käuflichen Carmin, gab die Veranlassung zur Darstellung dieser Lösung, welche dem Grundprinzip nach dasselbe ist, nur mit dem Unterschiede, dass statt Carmin die Cochenille selbst verwendet wird.

Im Handel finden sich gewöhnlich zwei Arten der Cochenille vor, die eine führt den Namen Blutochenille und dient zur Darstellung jenes Farbstoffes, welcher zum Färben der türkischen Mützen (Fez) verwendet wird. Eine feinere Art besteht aus kleineren Thieren von dunkelrother Farbe, welche an der Oberfläche wie mit Asche übersät erscheinen. Aus beiden Cochenill-Arten können Lösungen bereitet werden, welche die früheren Tinctionsflüssigkeiten bei weitem übertreffen.

Die Darstellungsweise ist folgende: 7,0 gr Cochenille einer dieser Arten werden mit ebensoviel gebranntem Alaun in einer Reibschale zu einem feinen Pulver verrieben. Dazu kommen 700,0 gr destillirtes Wasser, das Ganze zum Sieden gebracht wird auf etwa 400,0 gr eingekocht. Nach dem Abkühlen ist eine Spur von Carbonsäure dieser Lösung hinzu zu fügen, so dass dieselbe den Geruch darnach hat und nun wird einigemal filtrirt. Am Filter bleibt eine schmutzig-rothe Masse, der Carminlack, zurück, während sich eine in dünnen Schichten, rothe, in dicken Schichten violette Lösung abfiltrirt, letztere ist die brauchbare Carminlösung, sie hält sich ganz gut ein halbes Jahr, muss nach dieser Zeit abermals filtrirt und mit einer Spur Carbonsäure versehen werden und ist dann wieder zu gebrauchen.

Die aus der feineren Cochenille bereitete Carminlösung tingirt alle Gewebe ohne Rücksicht auf die angewandten Härtungsmittel in kürzerer oder längerer Zeit prachtvoll, mit einem ausgezeichneten Differenzirungs-Vermögen. Alle Kerne nehmen einen dem Hämatoxylin ähnlichen Ton an, während die übrigen Bestandtheile in den verschiedenen Nuancen von Kirschroth bis Dunkelroth gefärbt werden. Solche Präparate haben das Ansehen als ob eine Doppeltinction mit Hämatoxylin und Carmin vorgenommen wäre. Gehirn und Rückenmark aus Chromsäure tingiren sich ebenso intensiv wie andere Gewebe. Theile, welche in Alcohol gehärtet wurden, brauchen etwa 3—5 Minuten in der Lösung zu verweilen, Objecte aus Chromsäure oder chromsaurem Kali dagegen tingiren sich in ebensoviele Stunden.

Auch die Blut-Cochenille ist gut verwendbar und unterscheidet sich in ihrer Leistung von der vorbergehenden nur dadurch, dass das Zwischengewebe weniger intensiv gefärbt wird, demnach sich dieser Farbstoff der Grenacher'schen Carmin-Lösung nähert. Als Conservirungsmittel für die mit der Cochenille-Carminlösung tingirten Präparate möchte ich den Damarlack oder Canadabalsam anempfehlen, obwohl sich auch Glycerin dazu eignet.

Schon vor 2 Jahren hat P. Mayer (Zool. Station, Neapel) s. zool. Anzeiger 1878, p. 345, die Cochenille zur Herstellung einer guten Tinctionsflüssigkeit empfohlen<sup>1)</sup>; er bedient sich indessen einer alkoholischen Lösung, hebt aber ebenfalls die Aehnlichkeit der Färbung mit der Hämatoxylintinction hervor. Da es wünschenswerth sein kann, auch über eine wässrige Cochenillesolution zu verfügen, so habe ich auch die von mir hergestellte Flüssigkeit zur Kenntniss der Fachgenossen bringen wollen. Uebrigens ist mir die Mittheilung P. Mayer's erst bekannt geworden, nachdem ich die wässrige Cochenillelösung schon längere Zeit verwendet hatte.

1) Vgl. auch: Mittheilungen aus der zool. Station zu Neapel. Bd. II, Heft 1, pag. 14.

## Ueber die Augen einiger Myriapoden.

Zugleich eine Entgegnung an Herrn Prof. Dr. V. Graber  
in Czernowitz.

Von

Dr. **H. Grenacher,**

Professor der Zool. u. vergl. Anat.  
in Rostock.

---

Hierzu Tafel XX u. XXI.

---

Im verflossenen Jahre habe ich die Resultate ausgedehnterer Studien über das Arthropodenauge veröffentlicht<sup>1)</sup>, die, obschon leider noch recht lückenhaft gegenüber der unübersehbaren Fülle der in Betracht kommenden Formen und Entwicklungszustände, doch über einfache und zusammengesetzte Augen bei Insecten, Spinnen und Krebsen mancherlei neue Aufschlüsse und Gesichtspunkte ergeben haben dürften. Die Gründe, die mich veranlasst haben, von einer analogen Behandlung der Augen der vierten hier in Frage kommenden Classe der Myriapoden damals noch abzusehen, habe ich im Vorworte meines Buches flüchtig angedeutet. Ich habe mich unterdessen vielfach bemüht, zur Untersuchung brauchbares Material zu erhalten, und bin darin in dankenswerther Weise von einer Reihe von Forschern unterstützt worden, so dass ich es jetzt vielleicht wagen darf, einen Nachtrag zu meiner früheren Arbeit zu liefern. Leider bleiben auch hier einige und zwar recht wesentliche Fragen einstweilen noch ungelöst; ich habe aber keine Hoffnung, sie mit dem mir zu Gebote stehenden Materiale noch lösen zu können, und trete wenigstens mit den Resultaten, von denen ich wünsche, dass sie als gesicherte werden gelten können, vor die Fachgenossen.

1) H. Grenacher, Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, insbesondere der Spinnen, Insecten und Crustaceen. Göttingen 1879, mit 11 Taf. 4°.

Unterdessen hat das Myriapodenaug in der neueren Zeit doch mehr die Aufmerksamkeit auf sich gezogen als früher. So ist namentlich ebenfalls im verflossenen Jahre in diesem Archive ein Aufsatz von Graber <sup>1)</sup> erschienen, der sich, ausser mit den einfachen Augen der Arachniden, auch specieller mit jenen befasst. Darin finden auch meine früheren Untersuchungen Berücksichtigung, und erfahren, wie der Verfasser wenigstens meint, in mehreren fundamentalen Punkten recht wesentliche Correcturen.

Nun weiss ich sehr wohl, wie viel noch an meiner Arbeit zu ergänzen und zu berichtigen ist, besser vielleicht als irgend ein Anderer, und ich werde demgemäss einem Jeden, der gelegentliche Versehen corrigirt und Irrthümer ausmerzt, nur dankbar sein. Dazu wird es freilich, wie ich glaube, ziemlich eingehender und genauer Studien bedürfen, und blos gelegentlich angestellte flüchtige Streifzüge in das notorisch schwierige Gebiet dürften wohl kaum zu solchen Resultaten führen. Einem solchen flüchtigen Streifzug scheint aber der Aufsatz Graber's seine Entstehung zu verdanken und ich bedaure, durch das Interesse der eigenen Vertheidigung, wie durch den Wunsch, Irrthümern den Weg zu verlegen, damit sie nicht als wissenschaftlich constatirte Thatsachen figuriren, genöthigt zu sein, eine Anzahl darin enthaltener ernster Beobachtungsfehler blosslegen zu müssen.

Bevor ich deshalb zu meiner im Titel genannten Aufgabe übergehe, möge man mir gestatten, meine Vertheidigung zu führen, resp. einige der Irrthümer Graber's so gut es angeht wieder zu beseitigen. Auch die Besprechung des Myriapodenauges wird noch Veranlassung zu zahlreichen Correcturen geben, die das oben ausgesprochene Urtheil als ein berechtigtes erscheinen lassen.

## I.

Ich glaube das Verdienst in Anspruch nehmen zu dürfen, in der Frage nach der morphologischen Zusammensetzung des einfachen wie des facettirten Arthropodenauges unter Anderm durch den Nachweis eines beiden Augenformen angehörigen constanten

---

1) V. Graber, Ueber das unioorneale Tracheaten- und speciell das Arachnoideen- und Myriapoden-Auge. Dies. Arch. Vol. XVII. 1879. pag. 58—94. Mit Taf. V—VII.

Elementes, der Retinazelle mit ihrem Stäbchen, einen nicht unwesentlichen Fortschritt angebahnt zu haben. Im gewöhnlichen Stemma — einer Spinne etwa — lagern sich diese Retinazellen als discrete Gebilde palissadenartig neben einander; vorn trägt jede ihr bald so, bald anders beschaffenes Stäbchen, dessen Entstehung von der Zelle abhängig ist, und nach hinten geht jede in eine Faser des Opticus über. Während im Stemma die Zahl dieser Elemente eine wandelbare, nicht limitirte, meist aber sehr ansehnliche ist, verhält sich dies im Facettenauge, wo sie sich wieder finden, in sofern anders, als hier jeder Facette nur eine bestimmte kleine Anzahl — meist sieben — solcher Zellen zukommen, deren Stäbchen wohl auch selbständig bleiben, in sehr vielen Fällen aber zu einem in der Axe des ganzen Complexes gelegenen stabartigen Gebilde (Rhabdom, wie ich, Sehstab, wie frühere Autoren es genannt haben) verschmelzen können.

Dies, sowie das hier nicht zu erörternde Verhalten der vor den percipirenden Organen gelegenen lichtbrechenden Partien des Auges hat mir die Möglichkeit gegeben, auf eine wie ich glaube einfache und ungezwungene, weil in sich widerspruchslose Weise das Verhältniss des Stemma zum Facettenauge morphologisch zu bestimmen, und auch die functionelle Seite des letzteren einer Revision zu unterziehen; und ich darf wohl annehmen, dass, ganz abgesehen von dem persönlichen Vertrauen, das man mir allenfalls als Beobachter entgegenbringen mag, auch hier das alte Wort: „Simplex sigillum veri“ gewichtig zu Gunsten der neuen Darstellung in die Wagschale fallen dürfte.

Auch nach einer andern Seite hin glaubte ich hoffen zu dürfen, einen Anstoss gegeben zu haben, dessen Wirkungen freilich der Natur der Dinge nach sich nicht so unmittelbar äussern können. Im letzten Abschnitte meiner Arbeit habe ich nämlich das Retinaelement der Arthropoden mit dem der übrigen Thiere in Vergleichung gebracht, und, soweit die fremden und eine Anzahl eigener Beobachtungen ein Urtheil gestatteten, überall eine im Principe gleiche Zusammensetzung nachweisen können. Wie wichtig dies für eine künftige generelle Definition dessen, was man jetzt noch oft ganz willkürlich und nach subjectivem Gutdünken als Retina bezeichnet, werden dürfte, leuchtet wohl von selber ein.

Meine Untersuchungen haben also vor Allem die Einzelligkeit der constituirenden Elemente der Retina ergeben, und sie ist die

Voraussetzung für die Vergleichbarkeit desselben im einfachen mit dem des zusammengesetzten Auges, wie nicht minder der Retinaelemente der verschiedenen übrigen Thierkreise und -Klassen. Der Formwerth des Retinaelementes als einer einfachen Sinneszelle manifestirt sich aber durch den Besitz eines nur in einfacher Anzahl vorhandenen Zellkernes.

Hierin liegt nun die principielle Differenz zwischen meinen Untersuchungsergebnissen und denen Graber's. Ist seine Darstellung richtig, so habe ich bei meinen Beobachtungen sehr ernste Fehler begangen, die mich zu folgenschweren Trugschlüssen verleitet haben. In seiner vorhin citirten Arbeit sucht er den Nachweis zu führen, dass das Retinaelement des Stemma dem ihm von mir vindicirten Character einer einfachen Sinneszelle nicht entspreche; es bestehe aus mehreren, zwei oder gar drei Zellen, wie das Vorhandensein ebensovieler Kerne beweise. Damit wäre denn freilich das Schicksal eines der wesentlichsten Theile meiner Arbeit — die morphologische Zurückführung des Facettenauges auf das Stemma — gründlich besiegelt, und die Untersuchung kann wieder von vorn beginnen.

Aber damit nicht genug. Seither hat derselbe so productive Verfasser eine neue Arbeit über das Auge der Anneliden<sup>1)</sup> veröffentlicht, die den gleichen Tenor für diese Thierklasse einhält, und eine nicht zu unterschätzende Stütze zu Gunsten seiner allgemeinen Auffassung des Retinaelementes zu bieten scheint. Trotz zahlreicher, aus eigenen früheren und neuerdings wiederholten Beobachtungen hervorgegangener Bedenken liegt mir der letztere Aufsatz vorläufig ferner; ich muss es einstweilen Andern anheimstellen, die, wie ich zu zeigen haben werde, ganz unerlässliche genauere Controle der Graber'schen Ansichten vorzunehmen, und habe mich hier nur an seine erste Arbeit zu halten.

Wird nun so nach Graber eine Vergleichung des Retinaelementes des Stemma mit dem des Facettenauges vor der Hand unmöglich, so bietet er doch nach einer andern Richtung hin eine Art von Schadloshaltung, und zwar da, wo man es a priori kaum für wahrscheinlich hätte halten sollen. Er verweist uns nämlich

1) V. Graber, Morphologische Untersuchungen über die Augen der freilebenden marinen Borstenwürmer. Dies. Arch. Vol. XVII, pag. 243—323, Taf. XXVIII—XXX.

auf die von ihm früher eingehender studirten Endorgane der tympanalen Sinnesorgane der Orthopteren als auf die wahren Homologa der Retinaelemente des Stemma. Ohne die Möglichkeit einer derartigen Uebereinstimmung auch nur entfernt bestreiten zu wollen, liegt es aber vor allem weit näher, an die thatsächliche Prüfung seiner Gründe heranzutreten, um zu sehen, ob diese Trennung zwischen den Retinaelementen des einfachen und des zusammengesetzten Auges irgendwie berechtigt ist.

Zunächst mögen einige Worte über das Material gestattet sein, das Graber seinen Untersuchungen zu Grunde legte. Ausser einigen Myriapoden (*Scolopendra*, *Iulus*, *Lithobius*) hat er noch Scorpione untersucht, die ich in meiner oben genannten Arbeit ebensowenig wie die Myriapoden berücksichtigen konnte. Von Spinnen wird *Epeira* eingehender behandelt, ausserdem finden sich noch ein paar Notizen über *Thomisus* und *Tegenaria*. Meine eigenen Untersuchungen über Arachniden erstreckten sich über die Gattungen *Phalangium*, *Epeira*, *Lycosa*, *Salticus*, die eingehend untersucht wurden; dazu kommen noch die Stemmata einiger Insecten und Insectenlarven, die Graber ziemlich fremd geblieben zu sein scheinen. Unsern beiderseitigen Untersuchungen ist demnach blos die Gattung *Epeira* gemeinsam. Um nun über die beanstandeten Punkte ein competentes Urtheil gewinnen zu können, habe ich ausser den Myriapoden, die weiter unten gesondert zur Sprache kommen werden, auch die Augen der Scorpione einer Revision unterzogen, ebenso aber auch neue Untersuchungen an frischgesammeltem Materiale von *Epeira* und *Lycosa* — und, wie ich wohl versichern darf, frei von Vorurtheil und Voreingenommenheit — angestellt. Auf die Gattung *Tegenaria* mich einzulassen, dazu fühlte ich mich allerdings nicht veranlasst, da ich von frühern Versuchen her nur zu gut weiss, welche Schwierigkeiten sich gerade dem Studium dieser Augen entgegenstellen, und wie vorsichtig man gerade hier mit der Deutung seiner Befunde sein muss. Trotz meines Wunsches, Graber hätte sich, bevor er über meine Resultate so bestimmt und allgemeingültig aburtheilte, veranlasst fühlen mögen, mir hinsichtlich des Materiales etwas auf meinen eigenen Boden zu folgen, und namentlich eine oder die andere der oben neben *Epeira* genannten Spinnengattungen, sowie die Insectenstemmata zu berücksichtigen, so bin ich doch weit entfernt, aus dem Unterlassen solcher Nachprüfung einen

Vorwurf ableiten zu wollen. Sind seine Resultate, als was er sie ausgeben möchte, Thatsachen, so ist damit die von mir postulierte Gesetzmässigkeit im morphologischen Aufbau der beiden Augenformen der Arthropoden nebst allen weiteren Consequenzen daraus gesprengt, gleichviel, woher sonst die Facta überhaupt stammen mögen.

Der hervorgehobene Differenzpunkt unserer beiderseitigen Auffassungen des Retinaelementes ist wohl der wichtigste, aber nicht der einzige. Ich gedenke indessen keineswegs, mich auf alle derselben einzulassen; eine Anzahl derselben ist zu geringfügig an sich, um dabei zu verweilen. Die Graber'sche Auffassung des ersteren findet sich hauptsächlich in dem „Retina“ überschriebenen Abschnitte seiner Arbeit (besond. pag. 67—80); mit ihm werde ich beginnen, und den Rest, soweit es mir die Mühe der Discussion zu lohnen scheint, daran anknüpfen.

Nach Graber besteht der „Retina-Strahl“, mein Retinaelement, in den meisten der von ihm untersuchten Fälle aus einer basalen Ganglienzelle, der sich nach aussen (vorn) noch der mindestens aus einer, zuweilen aber aus zwei Zellen („Stäbchenzellen“) bestehende stäbchentragende „Endschlauch“ anschliesst. In den dieses Resultat nicht ergebenden Fällen (einige Myriapoden) führt er die durch die Kleinheit des Objectes bedingte Erschwerung der Beobachtung als Erklärungsgrund an. Mit Hinweglassung alles des auf die Myriapoden Bezüglichen will ich hier die Resultate meiner Nachprüfung vorlegen.

Graber spricht, wie bemerkt, von Ganglienzellen im Grunde des Auges, und nähert sich also sehr einer früher viel verbreiteten Auffassung. Dass meine Deutung der Retinaelemente als epitheliale, sehr wahrscheinlich in allen Fällen der Hypodermis entstammende Gebilde angefochten, und jene Bezeichnung für sie zu substituiren versucht werden könnte, darauf musste ich wohl gefasst sein, so lange nicht durch gerade in den Sinnesorganen schwierige Definitionen sichere Grenzpfähle, innerhalb deren die Anwendung solcher Termini gestattet ist, errichtet sind. Würde Graber in diesem Sinne das Wort gebrauchen, so würde es mir nicht einfallen, dagegen Widerspruch erheben zu wollen. Aber abgesehen von der durch seine Auffassung ganz veränderten Bedeutung für den Aufbau des Retinaelementes zieht er sich hinter die Autorität von Leydig zurück, dessen früheren analogen An-



gaben ich nach seiner Ansicht nicht genügende Beachtung geschenkt habe (l. c. pag. 68).

Meine Auseinandersetzung mit Leydig über diesen Gegenstand findet sich pag. 56 meines Buches und wenn Graber sich nur die Mühe genommen hätte, die betr. Stellen in den Leydig'schen Schriften aufmerksam zu lesen, so würde er wohl mit seinem Vorwurfe nicht hervorgetreten sein. Leydig spricht in seiner hier hauptsächlich zu Rathe zu ziehenden Hauptarbeit <sup>1)</sup> von zweierlei Formen von Ganglienzellen im Spinnenaug: die ersten sind jene bipolaren, die zwischen Stäbchen und Linse liegen sollen, hier also doch sicher nicht in Frage kommen können. Dass er aber in der von Graber (l. c. pag. 68) mir entgegengehaltenen Stelle seiner „Histologie“ pag. 253 dieselben Elemente gemeint hat, geht doch aus dem Satze: „bipolare Ganglienkugeln, deren unteres rohrartig ausgezogenes Ende die Stäbchen einzuschliessen schien“ so evident hervor, dass es doch wohl auf eine gewisse Flüchtigkeit der Lectüre hinweist, wenn er damit gegen mich argumentiren will. — Die andere Form erwähnt Leydig pag. 442 der unten citirten Abhandlung („am hintern Augensegment entwickeln die Nervi optici — durch Aufnahme körniger und zelliger Elemente ein Analogon des Sehganglion im facettirten Auge“); da diese aber ausserhalb des Pigmentes (vgl. Fig. 24 Taf. XVII l. c.; ferner Fig. 135 pag. 256 der „Histologie“), damit aber auch, da das Auge bis zur Grenzeuticula hin pigmentirt ist, ausserhalb des Auges liegen, so wird doch Graber mit diesen kaum noch gegen mich operiren wollen. — Genau so dem Sinne nach habe ich mich schon früher über diesen Punkt ausgesprochen.

Meine Untersuchungen über das Verhalten der Retinaelemente bei Scorpionen hinsichtlich der uns hier beschäftigenden Fragen habe ich an drei Formen angestellt: *Buthus afer*, *Ischnurus caudicula* und *Lychas americanus* (die beiden letzteren aus dem Mus. Godeffroy). Ich habe mich auf die Mittelaugen beschränkt, und meistens Längsschnitte der Prüfung unterworfen, sie auf verschiedene Weise entfärbt und theilweise auch künstlich tingirt. (Nur von *Buthus* habe ich auch Querschnitte untersucht,

---

1) Fr. Leydig, Zum feineren Bau der Arthropoden. Müller's Arch. f. Anat. u. Physiol. 1855.

und an diesen, wie ich nur beiläufig bemerken will, die von Graber beschriebene Gruppierung der Stäbchen zu je fünf beständigen können.) Es dürfte die Bemerkung nicht überflüssig sein, dass der Erhaltungszustand des von mir benutzten Materiales in jeder Hinsicht ein zufriedenstellender war.

Graber hat nun in den Augen der Scorpione drei dem Retinaelemente angehörende Kerne aufgefunden: „Vorder“- und „Hinter“- (Ganglienzellen-) Kerne sowohl in den Mittel- als den Seitenaugen; „Mittelkerne“ nur einmal angedeutet in einem Zupfpräparate des Seitenauges (l. c. pag. 75). Diese Kernformen sind geradezu überraschend ungleich entwickelt: während die „Hinterkerne“ gar nicht übersehen werden können, sind die „Vorder“- und „Mittelkerne“ nur mit grosser Mühe nachweisbar; immerhin hat Graber wenigstens die ersteren bei *Buthus* „wiederholt constatirt“ und „glaubt sich von ihrer Existenz hinlänglich überzeugt zu haben“ (l. c. p. 72), wie er sie in der That dann auch zeichnet und sogar misst.

Leider bin ich selbst nicht entfernt so glücklich gewesen, mich von der Existenz dieser Kerne überzeugen zu können; ich möchte im Gegentheil behaupten, dass eine mit allen mir zu Gebote stehenden Hilfsmitteln vorgenommene Prüfung mir die feste Ueberzeugung von ihrer Nichtexistenz beigebracht hat. Graber hat in Wort und Bild ganz unzweideutig angegeben, wo diese Vorderkerne liegen und zu suchen sein sollen; ihre von ihm auf ca. 0,005 mm bestimmten Dimensionen liegen noch keineswegs jenseits der Grenze, an der die Wahrnehmbarkeit durch die besseren starken Systeme der Gegenwart Schwierigkeiten bietet, falls nicht andere Umstände, wie versteckte Lage, ungewöhnliche Transparenz od. dgl. hinzukommen. Und doch habe ich an meinen zahlreichen Präparaten auch nicht ein einzigesmal etwas wahrnehmen können, was auch nur entfernt einem Zellenkerne ähnlich gewesen wäre; Wasser- und Oellinsen (Zeiss) schienen hier in gleicher Weite ihren Dienst zu versagen. An Tinctionspräparaten hätte ich innerhalb wie ausserhalb des Auges die Kerne zählen können, aber in der von Graber angegebenen Region war auch hierbei absolut Nichts zu erkennen, trotzdem diese Schnitte mir Hunderte und Tausende von Enden, welche diese Kerne beherbergen sollten, in untadeliger Schärfe und Deutlichkeit zeigten. Fussend auf dem unbestreitbaren Rechte, meinen eigenen Sinneswahrnehmungen in solchen Fragen in erster Linie Vertrauen zu schenken, muss ich

demnach einen positiven Irrthum Graber's hier annehmen, und bin ausser Stande, dessen Entstehung in irgend einer plausibeln Weise zu erklären.

Ganz anders steht es freilich mit den Hinter-, Basal- oder Ganglienzellkernen. Diese Dinge existiren wirklich und unzweifelhaft, wie man schon bei Anwendung relativ schwacher Vergrösserung mit Leichtigkeit sieht. Graber beschreibt sie völlig correct nach Form und Färbung, nach Grösse und Lichtbrechungsvermögen, kurz, meine eigenen Beobachtungen stimmen nach diesen Seiten hin bis auf's Einzelne mit den seinigen überein. Freilich nur bis auf einen kleinen, doch nicht ganz nebensächlichen Umstand. Wie in aller Welt konnte Graber auch nur für einen Moment auf den Gedanken kommen, diese Gebilde für Zellkerne zu erklären? Das ist mir heute noch ein ungelöstes Räthsel. Schon beim ersten Durchlesen seines Aufsatzes waren mir diese Dinge stark verdächtig, da ich doch auch schon einige Formen von Zellkernen im Arthropodenauge zu Gesichte bekommen habe, so curiose aber noch nie. Die spätere Untersuchung ergab denn auch auf den ersten Blick, wie berechtigt mein Misstrauen war: sie haben mit Zellkernen weiter nichts gemein, als den gewiss nicht sehr wesentlichen Umstand, dass sie, wie jene meistens auch, mikroskopische Körper von rundlicher Form sind. Damit sind aber die Aehnlichkeiten vollkommen erschöpft, denn sonst sind es solide, harte Körper, mit einer schwankenden Anzahl von Vacuolen versehen, die Graber natürlich als Nucleoli ansieht und beschreibt, und vor allem mit einem sehr hohen Brechungsindex, den Graber ganz treffend (und ohne dadurch stutzig zu werden!) als „fast öltropfenartig“ bezeichnet. (Mir scheint übrigens, beiläufig bemerkt, der Brechungsindex, nach dem Aussehen der in Glycerin liegenden Präparate zu schliessen, noch über den der Fette hinauszugehen.) Aus dem Umstande, dass sie sich in den zur Entfärbung verwandten verdünnten Mineralsäuren und Alkalien, sowie in Terpentinöl nicht verändern, kann ich über ihre Natur blos den Schluss ziehen, dass sie weder aus kohlensaurem Kalk noch aus Fett bestehen; eine eingehendere Prüfung ihrer chemischen Beschaffenheit muss ich Denen überlassen, die besser damit Bescheid wissen als ich. — Uebrigens nehmen sie künstliche Farbstoffe mit Leichtigkeit auf, noch weit leichter und reicher, als wirkliche Kerne, und halten sie auch mit grösster Zähigkeit fest.

Bei *Buthus* liegen sie in jedem Längsschnitte durch das Auge zu Hunderten in einer bestimmten Region dicht vor der Vereinigung der Opticusfasern mit den Retinazellen, und bilden also eine der Retinabegrenzung entsprechende Kugelschale; wie Graber (l. c. Taf. V, Fig. 14) sehr hübsch zeichnet, sind sie hier kugelig und von ziemlich gleicher Grösse. Bei *Ischnurus* sind sie mehr oval und sowohl absolut als auch relativ kleiner, auch variabler in der Grösse. Bei dem einen von mir untersuchten Exemplare von *Lychas* waren sie nur durch spärliche und ziemlich kleine Körnchen angedeutet, die hauptsächlich durch ihre Lichtbrechung sich als analoge Bildungen zu erkennen gaben. — Im Uebrigen bin ich nicht sicher, ob diese Körper überhaupt im Innern der Retinazellen liegen, oder vielleicht nur zwischen sie eingelagert sind, ihre relativ leichte Isolirbarkeit (sie schwimmen in mit Nadeln zerzupften Schnitten immer in ziemlicher Anzahl frei herum) lässt mich daran denken, obschon ich es leider bei meinem spärlichen Materiale versäumte, auf diesen Punkt, der für mich freilich nur ein nebensächlicher ist, specieller zu achten. Ob sie mit den von mir früher beschriebenen Körpern im Innern der Retinulazellen von *Notonecta* (l. s. c. pag. 83, Taf. VII, Figg. 49, 51, 52), sowie mit andern, in den Augen von *Epeira* vorkommenden unregelmässigen Körpern (die ich früher nicht erwähnte, weil ich noch Zweifel hegte, ob sie überhaupt dem Auge von Hause aus zukämen, oder etwa Kunstprodukte wären, was ich jetzt nach erneuter Prüfung für ausgeschlossen halte) in Parallele zu stellen sind, muss ich vorläufig auf sich selbst beruhen lassen. Mag es nun auch noch so schwierig sein, diese Körper nach morphologischer und physiologischer Seite hin genau zu deuten — das Eine ist jedenfalls sicher und sehr leicht zu beweisen, dass sie mit Zellkernen nicht das Geringste zu thun haben; dass demnach der Hinweis Graber's auf ihre Form etc. (l. c. pag. 72) als Argument für die Existenz gesonderter Ganglienzellen wohl kaum verfangen dürfte.

Nun hätte mir noch obgelegen, auf den von Graber nur einmal und andeutungsweise im Seitenauge gesehenen Mittelkern zu fahnden. Ich muss aber gestehen, dass ich mich dieser Arbeit um so eher überhoben glauben durfte, als die von mir darauf sorgsam untersuchten Mittelaugen nichts davon erkennen liessen, und hier hätte man sie, wenn typisch, doch wohl auch erwarten müssen.

Wenn es nun mit den bisher besprochenen „Kernen“ so misslich aussieht, so darf man freilich darum doch noch nicht annehmen, dass die Retinaelemente der Scorpione kernlos wären. Den einzig vorhandenen wirklichen Zellkern hat Graber freilich übersehen, und derselbe ist doch weder klein, noch durch besonders versteckte Lage schwierig zu finden. Dass sie ihm bei *Buthus*, wo sie an Grösse hinter seinen vermeintlichen „Ganglienzellkernen“ nicht zurückbleiben (sie messen ca. 0,012—0,013 mm in der Länge, ca. 0,09 mm in der Breite; jene haben ca. 0,01 mm Durchmesser) entgangen sind, scheint mir ein ebenso charakteristisches Moment für die Genauigkeit seiner Untersuchung, wie dass er letztere für Zellkerne halten konnte; zudem liegen sie so dicht vor der Zone jener stark lichtbrechenden Körner, dass man beim Einstellen auf diese immer eine Menge jener Kerne zugleich im Gesichtsfelde hat. Ganz selbstverständlich sind sie von weit bescheidenerem Habitus als jene, und machen sich nicht so aufdringlich bemerkbar; sie wollen deshalb, wie die Kerne in andern Arthropodenaugen unter analogen Umständen auch, etwas gesucht sein. — Auch bei *Ischnurus* wie bei *Lychas* habe ich sie in der gleichen Region und mit derselben Leichtigkeit und Bestimmtheit aufgefunden; sie sind hier ebenfalls die allbekanntesten ovalen Bläschenformen, nur, entsprechend der geringen Grösse der Thiere und Augen, kleiner als bei *Buthus*.

Von dem „embarras de richesse“ an Zellkernen bleibt demnach verzweifelt wenig übrig. Mein Corrector hat Kerne beschrieben, die nicht existiren, Dinge für Kerne gehalten, die keine solchen sind, und schliesslich die wirklichen Kerne völlig übersehen, also alle überhaupt möglichen Fehler in einem Athemzug begangen — gewiss ein etwas tragikomisches Ergebniss einer gerade auf Zellkerne sich beziehenden Berichtigung! Jedenfalls habe ich vorläufig noch keine Veranlassung erhalten, meine morphologischen Anschauungen über das Retinaelement des Stemma nach den Scorpionaugen zu modificiren. Sehen wir nun zu, ob und wie sie vor dem Spinnenaug Stand halten.

Aus meinen Untersuchungen über die Sehorgane der Spinnen glaube ich den Nachweis eines eigenthümlichen, bei den Augen ein und desselben Thieres vorkommenden Dimorphismus der Retinaelemente als eines der interessantesten Resultate betrachten zu dürfen. Dieser noch nirgends sonst beobachtete, zur Zeit

morphologisch wie physiologisch noch unerklärliche, aber, wie ich glaube, durch die unter sich übereinstimmenden Untersuchungsergebnisse von drei Gattungen als Familienrepräsentanten wenigstens als Factum feststehende Dimorphismus besteht darin, dass bei der einen Augenform der Kern die normale Lage zwischen dem Stäbchen und dem Eintritt der Opticusfaser hat, bei der andern aber vor dem Stäbchen sich findet. (Für diese relativen Lagenverhältnisse von Stäbchen und Kern wendet Graber die Bezeichnungen „präbacilläre“ und „postbacilläre Kerne“ an, die ich hier im Interesse der Kürze des Ausdruckes adoptiren will.) Graber findet nun, dass die von mir betonten Kerne in den verschiedenen Thieren nicht minder wie in den Augen ein und desselben Thieres einen sehr ungleichen Werth besitzen sollen (l. c. pag. 69)<sup>1)</sup>. Da er nun von der Mehrzelligkeit, resp. Mehrkernigkeit der Retinaelemente überzeugt ist, so folgert er einfach, dass es viel wahrscheinlicher sei, ich hätte die kleinen Vorderkerne in den Augen, in denen ich nur Hinterkerne beschrieben habe, übersehen, als dass die Retina des einen Auges nur Vorder-, die des andern nur Hinterkerne besitze.

Hier wollen wir einen Moment Halt machen, um die hier zu Tage tretende Logik näher zu betrachten. Warum soll ich nun aber bloß die kleinen Vorderkerne übersehen haben? Sind seine Prämissen von der Mehrzelligkeit des Retinaelementes richtig, so ergibt sich doch mit absoluter logischer Nothwendigkeit, dass ich in allen Spinnenaugen mit postbacillärem Kerne den präbacillären, nicht minder aber auch in allen Augen mit präbacillären Kerne den postbacillären, d. h. in diesem Falle den von ihm als „Ganglienzellenkern“ bezeichneten übersehen haben muss. Warum Graber aber die nothwendigen Folgerungen aus seinen Prämissen nur zur Hälfte, soweit sie die „Vorderkerne“ betreffen, zieht, die andere Hälfte aber hinsichtlich der „Hinterkerne“ mit Stillschweigen übergeht, würde schwer zu verstehen sein, wenn nicht im Späteren ein Schlüssel für diese einseitige Handhabung des Schlussverfahrens gegeben wäre.

1) In der von ihm nach meinen Untersuchungen gegebenen Aufzählung der Augenformen mit präbacillärem Kern finde ich zu meinem Erstaunen auch die *Phryganea* genannt, deren Stemma mir durch das Fehlen der Stäbchen so merkwürdig scheint. Wie kann aber in einem stäbchenlosen Retinaelement von einem präbacillären Kerne die Rede sein?

Genug — auf jene halbe Folgerung hin macht sich Graber an die Untersuchung des Vorderauges von *Epeira* — und findet richtig „den von Grenacher hier gänzlich übersehenen Präbacillärkern“ (l. c. pag. 74). Auch hier sind sie, wie bei den Scorpionen, sehr klein und schwierig nachzuweisen, aber trotzdem glaubt Graber „sie doch wirklich gesehen zu haben“.

Ich will nun nicht mit der Darstellung aller von mir zur Prüfung vorgenommener Manipulationen, die an reichlich gesammeltem frischen Material (*E. diadema*) angestellt wurden, ermüden; ich glaube mich einfach auf die Versicherung beschränken zu dürfen, dass die Resultate genau so ausfielen, wie die schon früher veröffentlichten, also genau so negativ, wie oben bei den Scorpionen <sup>1)</sup>).

In medialen Hinterauge von *Epeira* habe ich blos Retinaelemente mit präbacillären Kernen gefunden und beschrieben, und Graber hat bei seiner Nachprüfung diese auch wiedergefunden. Wo bleiben aber die „Ganglienzellenkerne“, die doch, wenn er mit seiner Auffassung Recht hat, hinter dem Stäbchen als postbacilläre sich finden müssten, und jedenfalls um so eher, als er den Ganglienzellen eine so integrierende Rolle zuschreibt? Damit siehts nach seinem eigenen Geständniss misslich aus, und selbst sein Finderglück scheint ihm hier untreu geworden zu sein. Er sagt nämlich selbst (l. c. p. 76): „an einem medianen, d. i. der Körperlängsachse parallelen Schnitte erscheint die Retina in der That in der von Grenacher angegebenen Art, wobei gegenüber dem Vorderauge besonders der Umstand bemerkenswerth ist, dass anscheinend sämtliche Opticusfasern ohne die geringste basale Anschwellung in die stäbchentragenden Endschläuche übergehen und damit also gegenüber dem gewöhnlichen Verhalten eine nicht zu verkennende Abweichung begründen“. Also blos eine Ausnahme soll dies Verhalten sein; hätte Graber sich die Mühe gemacht, eine beliebige *Lycosa*- oder *Salticus*-Art auf ihren Augenbau zu prüfen, so würde er wohl gefunden haben, dass es sogar für eine bestimmte Augenform geradezu Regel ist, die die Richtigkeit seiner Prämissen einfach über den Haufen wirft.

---

1) Nur eine kleine technische Notiz: will man durch Tinctionsmethoden das in Frage stehende vordere Mittelaug von *Epeira* prüfen, so ist eine vorherige Pigmentzerstörung, welche häufig die Tinction erschwert, überflüssig, da die Stäbchenregion hier pigmentfrei ist.

Freilich geht es auch hier ohne „Ganglienzellen“ nun einmal nicht ab, nur liegen sie leider in einem ganz anderen Theile des Auges, im äusseren Winkel desselben, wo sie „eine Anhäufung dicker Ganglienzellen mit sehr deutlichen Kernen, die jenen des Vorderauges sozusagen identisch sind“ bilden; dabei entgeht ihm aber ihre völlige Unabhängigkeit von den ersteren Elementen nicht, sie sind also für seine Auffassung unbrauchbar.

Mir selbst ist das hier berührte Factum nicht neu; ich kenne es schon seit der Zeit der Drucklegung meines Buches, als es für eine Erwähnung darin leider schon zu spät war. Ich kann hier noch ergänzend hinzufügen, dass in diesem äussern Retinawinkel nicht nur Zellen mit basalen Kernen sich finden, die ganz denen des Vorderauges gleichen, sondern auch Stäbchen, die ebenfalls mit jenen des Vorderauges übereinstimmen, namentlich auch darin, dass sich vor ihnen keine Kerne mehr nachweisen lassen. Sie sind freilich auf Schnitten nicht leicht gleichzeitig mit jenen Zellen, die nicht gerade, sondern mehrfach gebogen verlaufen, zur Ansicht zu bringen, so dass zwar ihre Zugehörigkeit zu diesen Zellen sich mit allem Grund vermuthen lässt, aber nicht zur Evidenz zu demonstrieren ist. Ueberdies findet sich in dieser Region auch ein störender Streif Tapetum. Ich meinerseits ziehe demnach aus diesen Beobachtungen einfach den Schluss, dass zwar wohl der weitaus überwiegende Theil der Retina (wie namentlich Flächenschnitte durch diese besonders deutlich zeigen) in einer von der des Vorderauges abweichenden Weise gebaut ist, dass aber doch ein kleiner Theil ihrer Elemente hinsichtlich ihres typischen Baues mit jenem des Vorderauges übereinstimmt. Eine Erklärung dieses seltsamen Verhaltens, das sich, wie ich sicher weiss, auch im entsprechenden Auge von *Argiope Brünnichii* (*Epeira fasciata*), und, wie ich glaube, ausserdem noch in den Augen einer Reihe anderer Spinnen (*Tegenaria*, *Argyroneta* etc.), aber noch verwickelter und schwieriger zu deuten, wiederholt, muss vorläufig als unmöglich zurückgeschoben werden; wir können daraus bloss ersehen, wie viel es hier noch zu thun giebt. Wenn auch die Andeutung Graber's, dass es sich eventuell um ein unterhalb des gemeinsamen Glaskörpers differenzirtes „subordinirtes Binnenaug“ handeln möge, unmöglich ernst zu nehmen ist, so soll doch sein Verdienst, zuerst darauf aufmerksam gemacht zu haben, nicht geschmälert werden.



Nachdem ich nun auch für die Spinnenaugen die Graber'schen Berichtigungen in ihrem wahren Werthe gezeigt zu haben glaube, möchte ich nur noch anführen, dass ich seit der Publication meines Buches noch mehrfach Untersuchungen über die dort noch behandelten Gattungen neu angestellt habe, in der Hoffnung einige früher noch unklar gebliebene Punkte aufhellen zu können. Aber hinsichtlich der Kernvertheilung sind meine Resultate die gleichen geblieben. Damit ist auch schon meine Ansicht über die auch bei Spinnen von Graber andeutungsweise gesehenen „Mittelkerne“ ausgesprochen, und die ihm gelungene Tinction derselben (l. c. pag. 75) beweist für mich um so weniger, als ja auch jene ominösen „Ganglienzellkerne“ des Scorpionauges sich auf's Schönste färben lassen. Vielleicht haben wir es hier mit analogen Gebilden zu thun.

Weit kürzer können wir die andern Controversen erledigen.

Graber ist auch nicht damit einverstanden, dass ich früher gesagt habe, für einen directen Zusammenhang zwischen Stäbchen und Nervenfasern fehlen im Arthropodenauge noch alle Indicien. Dass er selbst solche Indicien aufgefunden hätte, die sich mit einiger Aussicht auf Beachtung als solche ausgeben könnten, wird er doch kaum behaupten wollen; dass er aber auf Grund meiner eigenen Abbildungen mir die Berechtigung zu jenem Ausspruche streitig machen will, zeugt von einer Neigung zu Schlüssen, zu denen die Thatsachen nicht berechtigen. „Indicien“ nennen wir auf Deutsch „Anzeichen“; wenn die Stäbchen in vielen Fällen eine scharfe Abgrenzung nach hinten nicht erkennen lassen, sondern sich allmählig in dem Inhalt der zu ihnen gehörigen Zelle zu verlieren scheinen, so ist dies an sich noch kein „Anzeichen“ dafür, dass sie sich in eine, in das andere Zellenende eintretende Nervenfasern fortsetzen — um so weniger, wenn in andern völlig analogen Fällen eine scharfe Abgrenzung der Stäbchen nach hinten einem solchen Zusammenhang oder Uebergang entschieden widerspricht. Hier sind es diese negativen Instanzen, die das Urtheil über die ersteren, für sich indifferenten, bestimmen müssen.

Auch hinsichtlich der „praeretinalen Zwischenlamelle“, wie Graber eine von ihm aufgefundene Cuticula zwischen Glaskörper und Retina zu nennen vorschlägt, dürften einige einschränkende Bemerkungen wohl am Platze sein. Zuerst hat er sie bei den Scorpionen nachgewiesen, wo sie in der That durch ihre ansehn-

liche Stärke gar nicht zu übersehen ist; dann aber bei Spinnen, wo sie weit zarter und feiner auftritt. Auch bei diesen glaube ich ihn im Rechte; wenigstens haben meine neueren Beobachtungen, besonders an den Vorderrandaugen von *Lycosa spec.*<sup>1)</sup> mir wiederholt Bilder geliefert, die sich gut mit dieser Deutung vertragen, und es mir in der That und ganz ausnahmsweise gestatten, einer Graber'schen Berichtigung meiner eigenen früheren Beobachtungen zuzustimmen. Weniger aber kann ich seiner Neigung zu generalisiren beipflichten, denn er nimmt ohne Weiteres die Existenz dieser Membran in allen Stemmata's als erwiesen an. Bei den Augen der Wasserkäferlarven glaubt er a priori ihre Existenz voraussetzen zu dürfen, und in einer Note fügt er hinzu, dass er sie wirklich später auch aufgefunden habe (l. c. pg. 67). Ich muss gestehen, dass ich seiner Angabe, die ich selbst noch nicht nachprüfen konnte, bis dahin um so weniger Gewicht beimessen kann, als er ganz mit derselben Bestimmtheit die Existenz einer derartigen Cuticula auch bei Myriapoden behauptet, wobei er sie freilich an völlig unmöglichen Orten auftreten lässt. Ebenso wenig glaube ich seine daraus gezogenen, aber nur andeutungsweise mitgetheilten Folgerungen als berechtigte anerkennen zu können, da die Genese des zweischichtigen Stemma aus der Hypodermis, auf welche die Analogieschlüsse hinweisen, auch mir noch völlig unklar und erst durch die direkte Beobachtung zu ermitteln ist.

Damit kann ich diesen Abschnitt beschliessen, obschon ich mich noch mit einer Reihe von Ansichten und Beobachtungen Grabers, sowohl in dem citirten Aufsätze als in dem über das Annelidenaug, im Widerspruche weiss. Nach dem von mir Vorgebrachten muss ich alle auf die Kernverhältnisse des Retinaelementes bezüglichen Angaben und Deutungen Grabers als völlig verfehlt betrachten, und kann nur in dem Nachweis einer Cuticula zwischen Retina und Glaskörper des Spinnenauges eine wirkliche Berichtigung finden.

1) Besagte *Lycosa*, eine grössere süddeutsche Art, zeigte mir, beiläufig bemerkt, auch, dass die von mir gegebene Darstellung der Stäbchenvertheilung der Vorderrandaugen nicht allen Arten dieser grossen Gattung zukommt. Bei ihr fand ich die Stäbchen nicht auf einen Theil der Retina beschränkt, wie meine Abbildung (l. c. Taf. III, Fig. 22) zeigt, sondern über die ganze Retina verbreitet, ähnlich wie beim entsprechenden Auge von *Epeira*.

## II.

Die in der frühern Literatur über das Arthropodenauge zerstreuten spärlichen Notizen über das Sehorgan der Myriapoden<sup>1)</sup> speciell heranzuziehen, lohnt für unsern Zweck um so weniger der Mühe, als eine Vergleichung der neuern Resultate mit den früher gewonnenen keine Ergebnisse von irgend welchem Belang in Aussicht stellt. Auch eine Vergleichung der Ergebnisse mit den von Sograff<sup>2)</sup> gewonnenen, die noch vor der Graber'schen Arbeit im Drucke erschienen sind, ist durch die aphoristische Fassung, in der sie bis jetzt vorliegen, kaum möglich. Während Graber eine besondere Besprechung der Augen von *Scolopendra*, *Lithobius* und *Iulus* für überflüssig hält, da sie mit den Stenmmaten der Spinnen und Insecten in den wesentlichsten Punkten übereinstimmen sollen, werden wir sehen, dass sie eine solche kurze Abfertigung doch nicht ganz verdienen. Auch Sograff findet von seinem Untersuchungsmaterial (*Scolopendra*, *Lithobius* und *Cermatia*), dass die ersteren beiden gänzlich mit den Augen der *Acilius*- und anderer Käferlarven, sowie mit den Spinnenaugen übereinstimmen, was doch wohl etwas schwer zu vereinigen sein dürfte, wenn man den tiefgreifenden Unterschied zwischen jenen beiden Augencategorien, auf den ich besonders aufmerksam machte, nicht unterschätzt.

Meine eigenen Untersuchungen erstrecken sich auf folgende Formen:

1. *Heterostoma australicum*
2. *Branchiostoma australicum*
3. *Cormocephalus foecundus*
4.       "       *gracilis*
5. *Scolopendra morsitans*
6.       "       *cingulata*
7.       "       *tahitiana*
8.       "       spec. (grosse Form aus Süd-America)
9.       "       spec. (kleine Form aus Corsica)
10.      "       spec. (dto. aus Florida)

1) Vgl. darüber: Milne Edwards, Leçons sur la physiologie etc. Vol. XII. 1876. pag. 240.

2) N. Sograff, Vorläufige Mittheilungen über die Organisation der Myriapoden. Zool. Anzeiger, II. Jahrg., Nr. 18, pag. 16. — 1879.

11. *Scutigera (Cermatia) araneoides* (aus Süd-Deutschland und aus Neapel)
12. *Lithobius forficatus*
13. *Iulus sabulosus*
14. *Glomeris spec.*

Die Nummern 1—5 und 7 verdanke ich dem Mus. Godeffroy, für Nr. 6, 8 und einige Exemplare von 14 bin ich der Güte des Herrn Dr. L. Koch in Nürnberg, für Nr. 9 und 10 Herrn Prof. R. Leuckart in Leipzig, für die *Scutigera* aus Neapel (Nr. 11), die vorzüglich conservirt waren, Herrn Dr. W. Spengel in Göttingen verpflichtet. Allen genannten Herren hier meinen wärmsten Dank!

Wie die vorstehende Aufzählung zeigt, ist trotz der Beschränktheit des Materials im Verhältniss zu dem überhaupt bekannten doch eine Reihe von Trägern verschiedener Ausbildungsstufen des Sehorgans Gegenstand der Untersuchung gewesen. Während die *Scolopender* bekanntlich jederseits nur 4 Stemmata aufweisen, steigert sich diese Zahl bei *Iulus*, *Lithobius* und *Glomeris* um ein Ansehnliches, so dass man hier von gehäuften Ocellen spricht; die *Scutigera* endlich besitzt eine so grosse Zahl von Einzelaugen, die sich so innig aneinanderfügen, dass man ihnen ein ächtes Facettenauge zuschreibt. Der Untersucher dieser Augenformen sieht sich deshalb einer Reihe von Fragen gegenüber, die zu lösen er versuchen muss, und zwar sowohl hinsichtlich des allgemeinen und speciellen morphologischen Baues, als auch des Leistungswerthes derselben. Da nachgewiesenermassen das Facettenauge der Insecten sich auf die gleiche morphologische Grundlage mit dem einfachen zurückführen lässt, so gilt diese Frage auch hier; da dort das Stemma nach Art des Vertebratenauges vermittelt Bildprojection, das Facettenauge aber nach der von J. Müller formulirten musivischen Weise sieht, so darf man dieser Frage auch hier nicht aus dem Wege gehen. Wenn diese Probleme, namentlich das letztere, auch hinsichtlich der am meisten divergirenden Typen der Reihe, der *Scolopender* mit nur 4 Augen jederseits am einen Ende, der *Scutigera* mit einem aus mehreren Hunderten von Facetten gebildeten zusammengesetzten Auge am andern Ende der Reihe, eine zweifellose, entscheidende Antwort in Aussicht zu stellen scheinen, so liegen doch eine Anzahl von Zwischenstufen vor, diejenigen mit gehäuften Ocellen, für welche eine Anticipation der Entscheidung zum mindesten sehr kühn wäre.

Bei diesen sind die paar Dutzend Augen zu gering an Zahl, um ohne Weiteres das Zustandekommen einer Gesichtswahrnehmung auf dem musivischen Wege behaupten zu können; zu gross wieder auf der andern Seite, um nicht den bekannten, von J. Müller gelegentlich so lebhaft betonten Einwand von der Unverständlichkeit eines Gesamtsehfeldes, zusammengesetzt aus einer der Augenzahl entsprechenden Anzahl von unter sich verkehrten Partialsehfeldern, wieder ins Gedächtniss zu rufen. — Wie sich Sograff bei seinen Untersuchungen diesen Fragen gegenüber gestellt hat, kann ich natürlich aus seinen Notizen nicht ersehen; wohl aber ist Graber ruhig darüber hinweggegangen. Stimmen die Myriapodenaugen, wie Graber meint, hinsichtlich ihres morphologischen Aufbaues durchgängig mit den Spinnen- und Insectenstemmten soweit überein, dass man für erstere eine besondere Besprechung nicht mehr nöthig findet, so muss sich das hinsichtlich des aus ihren Formverhältnissen ableitbaren Leistungswerthes, ihrer optischen Functionen, wohl ebenfalls von selbst verstehen, und dann sind wir bei der zunehmenden Complication der Fälle bald ad absurdum, d. h. vor das völlig Unverständliche geführt.

Wie weit meine eigenen hier mitzutheilenden Beobachtungsergebnisse noch von einer nach allen diesen Seiten hin befriedigenden Lösung entfernt sind, weiss ich nur zu gut. Hier spielt auch stark das erreichbare Material herein. Unsere einheimische Fauna bietet an Myriapoden bekanntlich herzlich wenig, und dies Wenige stellt schon durch die geringe Körpergrösse und die dadurch bedingte Kleinheit der Augen, noch mehr aber durch die Schwierigkeiten, die sich einer zuverlässige Resultate liefernden Erhärtungstechnik entgegenstellen, nicht geringe Anforderungen an die Geduld des Untersuchers. Die grössern Exoten aber sind nicht leicht und namentlich schwierig in einem Erhaltungszustand zu erhalten, der, statt allen möglichen Zweifeln Thür und Thor zu öffnen, die Bildung wenigstens einer subjectiven Ansicht zulässt. Unter diesen Umständen habe ich blos Formen hier zu besprechen gewagt, von denen mir eine grössere Anzahl von Exemplaren zur Verfügung stand, und nur diejenigen Ergebnisse als Thatsachen angeführt, die sich als die Resultate vielfacher und unter sich übereinstimmender Beobachtungen ergeben haben. Nur ganz ausnahmsweise haben vereinzelt, nur einmal gemachte Beobachtungen hier Aufnahme gefunden. — Die innegehaltene Reihenfolge ist eine willkürliche, lediglich dem allgemeinen Augenhabitus angepasste.

### 1. Augen der *Scolopendridae*.

Aus der Reihe der oben sub No. 1—10 genannten Vertreter dieser grossen Familie habe ich für die Schilderung in Wort und Bild nur eine kleine Anzahl ausgewählt, da der Bau der sämtlichen genannten von mir untersuchten Formen in den wichtigsten Zügen übereinstimmt, und nur innerhalb mässiger Grenzen Schwankungen beobachtet wurden. Taf. XX, Figg. 1—5, Schnitte durch verschiedene Augen darstellend, zeigen die Uebereinstimmung des Baues nicht minder, als die hier sich findenden Differenzen hinsichtlich der graduellen Ausbildung der einzelnen Theile. Allgemein ist hinter der geschichteten Cornealinse, deren Dicke meist nur wenig hinter dem aequatorialen Durchmesser zurückbleibt, der sog. „Glaskörper“ zu finden (Gk der Figg.), der, wie die Linse aus der Cuticula, seinerseits aus der die Cuticula ausscheidenden Hypodermis hervorgeht; ebenso allgemein findet sich hinter dem Glaskörper die mächtig entwickelte Retina, aus einer im Ganzen etwa halbkugeligen Ansammlung von Zellen (Rz) bestehend, die an dem einen Ende ein Stäbchen (St) tragen, an dem andern in eine Faser des Opticus sich fortsetzen. Umschlossen wird das Ganze durch eine innere Cuticula (Cu<sup>I</sup>) von ansehnlicher Dicke, der nach aussen noch reichliches Pigment (Pg) aufgelagert erscheint.

Ueber die Linse kann ich einfach auf die Zeichnungen verweisen; sonst habe ich dem, was diese zeigen, nichts hinzuzufügen, als dass ich sie im Allgemeinen weicher und leichter schneidbar gefunden habe, als es sonst bei Chitinhäufungen dieses Umfangs gewöhnlich ist.

Die Zusammengehörigkeit von Glaskörper und Hypodermis (Hy) ist nicht leicht anderswo so in die Augen springend zu sehen, wie gerade hier. Es fehlen hier nach meinen Erfahrungen nämlich die den Uebergang zwischen beiden vermittelnden Pigmentzellen, die in dem Stemma der Spinnen, Insecten und Insectenlarven als ein diaphragmatischer Ring den Einfall störenden Seitenlichtes abhalten; höchstens treibt das der Grenzcuticula aufgelagerte Pigment in der Peripherie unregelmässige Sprossen zwischen die Hypodermiszellen hinein (Taf. XX, Fig. 2, von *Scolop. tahitiana*). Die unter der Cuticula gelegenen Hypodermiszellen gehen deshalb bei der Annäherung an die stark prominirende innere Linsenwölbung in rascher Richtungsänderung auf diese über,

wobei sie den von der Retina nicht bedeckten Seitentheilen der Linse noch ungefähr senkrecht aufsitzen, aber, je näher sie der Retina rücken, um so schräger sich inseriren, um schliesslich der innern Linsenfläche fast parallel zu streichen (vgl. bes. Fig. 2 [*Scolop. tahitiana*] und 4 [*Heterostoma australicum*]). Dabei nehmen die Zellen sehr rasch an Länge zu, und füllen den schmalen spaltenförmigen Zwischenraum zwischen Linse und Retina völlig aus. Uebrigens sind diese innersten Zellen durchaus nicht immer deutlich zu erkennen. Ich habe mehrfach sonst ganz gut erhaltene Präparate bekommen, bei denen die Retina der Linse ganz unmittelbar anzuliegen und der Glaskörper nur eine peripherische Zone um die letztere zu bilden schien (Fig. 1 von *Scolop. tahitiana*; Fig. 3 von *Cormocephalus foecundus*). Auch die Kerne sowohl der Hypodermis- wie der Glaskörperzellen waren nicht immer deutlich zu erkennen, doch habe ich sie genügend oft, und dann über allen Zweifel sicher so gesehen, wie sie die Figuren 2 (*Scol. tahitiana*) und 4 (*Heterostoma australicum*) wiedergeben, und es ergiebt sich daraus, dass auch hierin, wie in der Richtung der Glaskörperzellen, ein gewisser Gegensatz gegen das Arachnidenstemma besteht, wo sie immer dicht vor dem innern Ende der Zelle liegen, während sie hier im Allgemeinen mehr die Mitte derselben innehalten.

Bei einzelnen Exemplaren mehrerer der untersuchten Species, die oben genannt sind, fanden sich bemerkenswerthe individuelle Abweichungen, die mir interessant genug erscheinen, um sie hier besonders zu erwähnen. Besagte Exemplare, die zugleich mit den andern in meinen Besitz gelangten, zeichneten sich vor der Mehrzahl der übrigen schon durch das blosse Aussehen, nicht minder aber auch beim Anfassen aus. Sie waren, statt hornbraun wie die übrigen, mehr grünlich tingirt, als ob sie zuerst in Chromsäure gelegen hätten, wofür aber sonst nichts sprach, ferner war das Integument weit weniger fest und resistent, sondern weich, biegsam, fast schlaff. Die vordere Hälfte eines Schnittes durch ein Auge eines so beschaffenen Exemplares von *Branchiostoma australicum*, Linse, Glaskörper und benachbarte Partien der Retina darstellend, zeigt Fig. 5. Hier fällt zunächst die ungemein geringe Dickenentwicklung der Linse auf, mit der übrigens auch die reducirte Leibescuticula vollständig harmonirt. Dafür besitzt der Glaskörper eine überraschende Mächtigkeit; seine Zellenlage bildet

eine hinter der Linse an Dicke nicht zurückbleibende, ja sie sogar an den Rändern noch um ein Beträchtliches übertreffende Schicht, die übrigens noch mehr als hierdurch durch die Richtung der Glaskörperzellen zur Linse gegen die vorhin beschriebenen Fälle contrastirt. Obgleich auch hier die centrifugale Richtung ihrer hintern Enden, besonders bei zu den peripherischen Linsentheilen gehörigen Zellen unverkennbar ist, stellen sich doch die der Linsenmitte aufsitzenden Zellen so sehr axial, dass dadurch im Gegensatz zu den als Norm anzusehenden andern Fällen hier eine continuirliche, in der Dicke nicht allzu variable Glaskörperlage zu Stande kömmt, die sehr an den Glaskörper im Arachniden- und Insectenstemma erinnert, und, wie wir sehen werden, der morphologischen Deutung des Ganzen eine nicht ohne Weiteres zu ignorirende Schwierigkeit in den Weg legt.

Eine Erklärung dieser auf den ersten Anblick frappirenden Anomalie glaube ich in Folgendem versuchen zu dürfen. Zunächst möchte ich nochmals ausdrücklich hervorheben, dass der geschilderte Befund bloß ein paar Exemplaren verschiedener Species zukam, die anderen zahlreicheren Exemplare aber in keiner Weise von dem als normal angesehenen Verhalten abwichen. Ich halte es deswegen für das Wahrscheinlichste, dass die betreffenden Specimina kurze Zeit vor dem Einsammeln eine Häutung überstanden hatten, ihre Cuticularbildungen daher noch ziemlich weit von ihrer Ausbildung entfernt waren, wie die Reduction in ihrer Dicke nicht minder als ihre andere Färbung anzunehmen nöthigen. Damit stimmt denn auch die Verdickung der Hypodermis und besonders des Glaskörpers, dem die Linse ihre Entstehung verdankt, als auf eine gesteigerte secretorische Thätigkeit hinweisend vollständig überein; wie nicht minder der noch anzuführende Umstand, dass bei anderen Exemplaren mit etwas dickerer Cuticula und Linse sowohl Hypodermis als Glaskörper eine entsprechend geringere Entwicklung zeigten.

Die überall sehr massige, halbkugelige Retina besteht aus Zellen, die hinsichtlich ihres Baues in keiner Weise von den früher von mir beschriebenen Retinaelementen des Spinnen- und Insecten- auges abweichen. In den von mir untersuchten Fällen mag sich die Zahl derselben mindestens auf einige hundert belaufen, und die Zahl der Nervenfasern des Opticus, die, am der Linse entgegengesetzten Pole das Auge erreichend, eine becherartige Um-



hüllung um dasselbe bilden, um sich mit ihnen zu vereinigen, ist sicher eine ebenso ansehnliche. Die Zellkörper sind intensiv braun pigmentirt, ganz oder nur theilweise (*Scolop. tahitiana*, Fig. 1, 2); die zugehörigen Stäbchen sind überall pigmentfrei und auch nicht durch Pigmentscheiden von einander getrennt. Der körnige Farbstoff der ersteren wird durch verdünnte Mineralsäuren nur schwierig und unvollständig gelöst, aber geröthet (Fig. 4); Aetzkali, in genügender Verdünnung darauf einwirkend, entfernt ihn am besten. — Die Retinazellen sind cylindrisch oder prismatisch, oft auch etwas spindelförmig aufgetrieben, mit einem einzigen, runden, in den meisten Fällen (aber nicht immer) deutlichen Kern an demjenigen Ende, in welches die Nervenfaser eintritt; immer sind sie scharf und bestimmt von einander abgegrenzt. Ihr relatives Grössenverhältniss zum Stäbchen ist bei den verschiedenen Formen schwankend, und bestimmt, wie ein Blick auf meine Zeichnungen lehrt, hauptsächlich den Habitus der Schnitte durch die Augen; wo, wie bei *Heterostoma australicum* (Fig. 4) sich längere Zellen finden, sind die Stäbchen kurz, und umgekehrt gehören zu längeren Stäbchen kürzere Zellen (vgl. Fig. 1, von *Scol. tahitiana*<sup>1)</sup>, Fig. 3 von *Cormocephalus foecundus*, Fig. 5 von *Branchiostoma australicum*). Das meist aus runden Körnern bestehende Pigment scheint, wenn das in Fig. 6 dargestellte Verhalten von *Cormocephalus gracilis* (Querschnitt durch die Retinazellen) als das normale angesehen werden darf, in der Mantelfläche der Zellen abgelagert zu sein, und die innern Theile derselben freizulassen.

Sehr schwierig finde ich das Studium der zu den Retinazellen gehörigen Stäbchen, trotz ihrer meist ansehnlichen Grösse, weil der Erhaltungszustand derselben meistens in den Spiritus-exemplaren, wie sie uns zu Gebote stehn, viel zu wünschen übrig lässt. Die Abgrenzung derselben gegen die Retinazellen bietet der Beobachtung nirgends Schwierigkeit, da sie überall scharf und bestimmt ist; da die Grenzlinien aller in das gleiche Niveau fallen, so lässt sich überall (auch wo wie bei *Scol. tahitiana* nur der auf die Opticusfaser-Insertion folgende Zellentheil pigmentirt ist, Fig. 1, 2) die Stäbchenregion mit voller Sicherheit feststellen. Bei der Mehrzahl der untersuchten Exemplare scheinen sie Ver-

---

1) Bei Fig. 2, ebenfalls von *Scolop. tahitiana*, sind die Stäbchen (St.) nicht in ihrer ganzen Länge ausgezeichnet.

änderungen erlitten zu haben, die der Untersuchung wenig günstig sind, vor Allem hinsichtlich ihres Lichtbrechungsvermögens, das sich meist als sehr schwach (verglichen mit dem in andern Arthropodenaugen) herausstellte. Am störendsten war aber jedenfalls die Verkittung derselben zu einer gestreiften Masse, innerhalb deren sich die Conturen der Einzelstäbchen schwer oder gar nicht verfolgen, kurz, nähere Details über ihren eigentlichen Bau nicht gewinnen liessen (vgl. Figg. 1—3, *Scol. tahitiana* und *Cormocephalus foecundus*). In andern Fällen gestaltete sich die Sache in sofern günstiger, als sich die Stäbchen mit voller Bestimmtheit als von einander isolirte, stark lichtbrechende cylindrische Bildungen constatiren, und so die aus dem obigen Befunde sich erhebenden Zweifel an ihrer Stäbchennatur beseitigen liessen (vgl. Fig. 4, *Heterostoma australicum* und Fig. 5, *Branchiostoma australicum*, St.). Am günstigsten aber für die Untersuchung erwiesen sich die oben besprochenen Exemplare mit dünner Cuticula und Linse, wohl weil bei ihnen das schwächere Integument ein leichteres und rascheres Eindringen des Alkohols und dadurch eine bessere Conservirung ermöglichte. Bei diesen habe ich mehrfach das Verhalten beobachten können, welches die Fig. 7 für *Cormocephalus gracilis* versinnlichen soll; die Abbildung zeigt Querschnitte durch eine Anzahl Stäbchen bei sehr starker Vergrößerung, und es resultirt daraus, dass die Stäbchen randliche Röhren sind, von einem ansehnlichen, gegen das freie Ende hin sich verjüngenden Lumen durchsetzt, das den zugehörigen Retinazellen durchaus fehlt. Eine Zusammensetzung der Stäbchen aus longitudinal zusammengefügteten Stücken, wie sie sonst, im Spinnenstemma namentlich, vorkommt, konnte hier nicht beobachtet werden.

Eine besondere und wichtige Eigenthümlichkeit der Retina ist nun noch nicht zur Besprechung gekommen, nämlich die ungewöhnliche Richtung der Retinaelemente im Verhältniss zur Augenaxe. Vergleichen wir ein Myriapodenaugen von dem uns jetzt beschäftigenden Bau mit den von mir l. c. abgebildeten Spinnen- oder Insectenaugen, so ergibt sich eine ganz auffällige Abweichung zwischen beiden dadurch, dass bei den letzteren im Allgemeinen die Längsaxe des Retinaelements gegen den optischen Mittelpunkt der Linse gerichtet ist, während sie hier nahezu oder völlig parallel der Ebene des Linsenaequators verläuft; ja es kann sogar soweit kommen, dass (wenigstens bei den vordersten Stäbchen)

die Spitze derselben weiter nach hinten liegt, als der mit der Retinazelle verwachsene Basaltheil. Die Bedeutung dieser eigenthümlichen Lagerung für die Schätzung des physiologischen Leistungswerthes der Augen werden wir später zu discutiren haben; hier handelt es sich um die Constatirung des Factums. Diese Anordnung bedingt es auch, dass die einander gegenüberliegenden Stäbchen, wie die Figg. 1, 3—5 zeigen, mit ihren Spitzen sich berühren, während ihre Axen mehr oder weniger genau in eine Linie zusammenfallen, was freilich nicht überall gilt, wie dieselben Figuren ausweisen; Längsschnitte zeigen deshalb gerade oder im Zickzack verlaufende Trennungslinien; an zuweilen beobachteten Querschnitten treten hingegen meist dreistrahlige Spaltenräume im Innern auf.

Hier mag auch der zur Beobachtung gelangten einzelnen Formen zukommenden Besonderheiten gedacht werden, auf die ich aber, da ich nicht weiss, wie viel davon dem jeweiligen Erhaltungszustand zuzuschreiben ist, kein allzugrosses Gewicht legen möchte. Zunächst fällt die verschiedene Beschaffenheit der Retina in der Gegend des Eintritts der Sehnerven auf. Bei *Scolopendra tahitiana* zeigt das Pigment dort eine eigenthümliche Ausbuchtung (vgl. Fig. 1) gegen den Opticus hin, wodurch eine schmale spaltenförmige Einziehung angedeutet wird, in der ich wohl noch die Retinazellen, aber keine zu ihnen gehörigen Stäbchen mehr habe nachweisen können. Hinsichtlich der letzteren Punkte stimmt *Heterostoma australicum* (Fig. 4) damit überein, aber von einer Ausbuchtung der Retina kann man nicht mehr reden. — Gerade umgekehrt zeigt *Cormocephalus foccundus* (Fig. 3) sowie *C. gracilis* an besagter Stelle eine Art von papillenartiger Vorragung der Retina, deren freie, ebenfalls stäbchenlose Zellenenden die Stäbchen ihrer seitlichen Nachbarn, die je weiter nach hinten um so kürzer werden, sozusagen nach vorn drängen. — Aufmerksam möchte ich ausserdem noch auf *Heterostoma australicum* machen wegen der auffallenden Längendifferenzen der Stäbchen in den verschiedenen Zonen des Auges (Fig. 4). Die kurzen Retinazellen zunächst am Glaskörper tragen sehr lange Stäbchen; weiter nach hinten kehrt sich das Verhältniss ziemlich plötzlich um, so dass die Stäbchen, weiter vorn  $2\frac{1}{2}$ —3mal so lang wie ihre Zellen, hier sich auf die Hälfte der Länge der letzteren, selbst noch weniger verkürzen.

Den das Auge versorgenden Nervus opticus (Op der Figuren) fand ich immer sehr stark und gut entwickelt, aus sehr zahlreichen

Fasern bestehend, die sich mehr oder weniger deutlich in Bündel gruppieren. In mehreren Fällen wurden zahlreiche im Opticus gelegene Kerne beobachtet. — Die Opticusfasern treten beim Eintritt in das Auge becherförmig aneinander, ziehen über die Retinazellschicht in nach vorn an Dicke abnehmender Lage hin, und biegen gewöhnlich ziemlich plötzlich, oft fast rechtwinklig nach den Zellen hin ab. Ihre Verbindung mit den letzteren konnte nicht mit genügender Schärfe beobachtet werden; doch liegt kein Grund zu der Annahme eines andern als des bei den übrigen Arthropödenaugen beobachteten Verhaltens vor.

Die das Auge umhüllende Cuticula ( $\text{Cu}^1$ ) zeichnet sich bei den Scolopendriden durch eine auffallende Dicke aus. Sie setzt sich sowohl auf den Opticus, als auf die innere Fläche der Hypodermiszellen der Augenumgebung fort, und lässt bei starken Vergrösserungen, namentlich bei Kali-Präparaten, deutliche Schichtung erkennen (Fig. 8,  $\text{Cu}^1$ , von *Heterostoma australicum*). — Schliesslich habe ich noch des die äussere Augenoberfläche umhüllenden Pigmentes zu gedenken. Dasselbe ist in mehr oder weniger dicker Masse angehäuft, am dicksten gemeiniglich an der Linsenperipherie, wo es auf die Innenseite der Hypodermis übergeht, auch unregelmässige Sprossen zwischen ihre Zellen treiben kann (Fig. 2, *Scolop. tahitiana*, Pg). Ueberall fand ich es intensiv schwarzblau, mit Säuren sich röthend (Fig. 4), mit Kali sich schön indigoblau lösend. — Auch auf den Opticus setzt es sich meist eine Strecke weit fort, aber nicht in continuirlicher Lage, sondern in unregelmässigen Längs- und Querzügen (Fig. 1). Das körnige Pigment ist in dicht aneinandergelagerten Zellen eingeschlossen, die der Cuticula fast wie ein Epithel aufrufen (Fig. 8, Pg, von *Heterostoma australicum*); einige gut erhaltene Präparate mit Flächenansichten der Pigmentzellen zeigten diese als stark in der Querrichtung des Auges verlängert.

Indem ich hiermit diese Schilderung des Scolopendriden Auges schliesse, brauche ich wohl kaum darauf hinzuweisen, wie wesentliche Differenzen sie gegen die Graber'sche Darstellung derselben Augenform (die von Sograff lasse ich als zu aphoristisch hier ausser Betracht) darbietet. Graber zeichnet den Glaskörper irrtümlich als eine einfache Lage epithelialer gleichlanger und radiär zum Linsencentrum gestellter Zellen wie bei den Arachniden (l. c. Taf. VI Fig. 17). Auch ist ihm die ganz auffallende

Richtungsdifferenz der Retinaelemente mit ihren Stäbchen, die er parallel der Augenaxe streichen lässt, statt annähernd senkrecht darauf, augenscheinlich völlig entgangen. — Die Stäbchen sind nach ihm von einem pigmentirten „Endschlauch“ bis an ihr Ende umgeben (Fig. 18 l. c.), von dem ich keine Kenntniss habe; dass die unvermeidlichen drei Kerne des „Retinastrahls“ nicht fehlen, versteht sich fast ebenso sehr von selbst, wie dass ich meinerseits nur den einen derselben, den von ihm sog. „Ganglienzellenkern“, der mit dem von mir gezeichneten übereinstimmt, als existenzberechtigt anerkennen kann. Auch hier findet Graber eine Cuticula zwischen Retina und Glaskörper, von der ich meinerseits nichts zu sehen bekommen habe. Dagegen kann ich seiner Angabe, dass unter der das Auge äusserlich umschliessenden Cuticula die Kerne der sie abscheidenden Matrix liegen sollen, bedingungsweise zustimmen, da ich einigemal Andeutungen von solchen gesehen zu haben glaube, freilich nicht mit der Sicherheit, um jeden Zweifel auszuschliessen.

## 2. Augen von *Lithobius*.

An die Augen der Scolopendriden scheinen sich mir, trotz mancher gewichtigen Differenzen, von den hier überhaupt in Frage kommenden die von *Lithobius* am nächsten anzuschliessen. Bekanntlich sind sie jederseits in beträchtlicherer Anzahl vorhanden (einige 30) und in engerer Gruppierung, so dass sie zu den aggregirten oder gehäuftten Punktaugen gezählt zu werden pflegen. Die Einzelaugen sind unter sich nicht völlig gleich gross; auffällig ist freilich nur die überwiegende Grösse der jederseits am meisten nach hinten gelegenen. — Ihr Studium fand ich besonders schwierig, weil die Weichtheile sich nicht leicht so härten lassen, dass man den Beobachtungen volles Vertrauen schenken darf.

Die Augen stehen auf einer mässig gewölbten Fläche so angeordnet, dass ihre Axen, denen der Einzelaugen eines facettirten analog, unter sich Winkel bilden. Zwischen den fast völlig kreisrunden Linsen erhalten sich Cuticularstreifen, die, gleich dem übrigen Integumente, oberflächlich intensiv tingirt sind; diese Streifen sind von Porenkanälen durchsetzt, die mit langgestreckten, die Zwischenräume zwischen den einzelnen Augen erfüllenden Drüsenzellen (Dr Fig. 9) in Verbindung stehen. Nach innen zu ist die

Augenregion durch ein cuticulares Septum, welches von den Opticufaserbündeln durchbohrt wird, abgegrenzt.

Einen Längsschnitt durch zwei Einzelaugen eines ziemlich kleinen Exemplares zeigt die Fig. 9; derselbe ist mit verdünnter Salzsäure in der Art seines Pigmentes beraubt, dass die Kerne durch das in Lösung übergeführte Pigment sich tingirten; Fig. 10 stellt einen (etwas schematisirten) Querschnitt durch die Weichtheile zwischen Linse und Retina dar.

Die Linsen sind schön biconvex, mit etwas stärkerer innerer Wölbung. Die Weichtheile bilden einen kurzen, hinten abgerundeten überall pigmentirten Cylinder, dessen Länge meist etwas die Dicke übertrifft, zuweilen aber auch um ein Geringes hinter ihr zurückbleibt. Vergebens sehen wir uns hier nach einem Glaskörper um, wie wir ihn bei den Scolopendriden fanden. An der äussersten Linsenperipherie findet sich ein Kreis kleiner Pigmentzellen (Pg Fig. 9), welche die Zwischenräume zwischen den einzelnen Linsen überziehen. An sie schliesst sich nach innen, gegen die Augenaxe hin, ein Kranz grosser prismatischer Zellen an, die keilförmig gestaltet, sich zu einem dickwandigen, durch und durch pigmentirten Hohlcylinder zusammenfügen, und der innern Linsenwölbung derart aufsitzen, dass nur durch eine die Linsenaxe einschliessende Calotte Licht in das pigmentfreie Innere des Auges eindringen kann (HZ Fig. 9, 10). Der Binnenraum dieses Hohlcylinders ist in einer höchst eigenthümlichen, mir sonst nirgends bei Arthropodenaugen bekannt gewordenen Weise ausgefüllt; nämlich durch sehr zahlreiche, feine, von den innern Zellenrändern ausgehende und senkrecht zur Augenaxe gerichtete Haare von ziemlich geringem Lichtbrechungsvermögen, die freilich im Leben wohl zu einer optisch homogenen Masse zusammengebacken sein dürften. Die Abgrenzung der Zellen gegen ihren Haarbesatz ist ziemlich scharf, aber etwas ausgezackt; die Haare selbst leicht wellig gebogen. Dass es wirkliche Härchen sind, das sieht man besonders evident an ihren punktförmigen optischen Querschnitten, wenn ihre Richtung in die optische Axe des Mikroskops fällt. — Die sehr deutlichen grossen Kerne dieser Zellen liegen in oder etwas hinter ihrer Mitte nahe am Aussenrande. Zu Fig. 10, die einen Schnitt durch diese Zellen darstellt, habe ich zu bemerken, dass sie nach unvollständigen Schnitten, deren ich eine ziemliche Anzahl gesehen habe, ergänzt ist. Die Zahl der Zellen darin

dürfte für die Mehrzahl der Augen etwas zu gross ausgefallen sein, und eher den grösseren Augen an der hintern Grenze des Complexes entsprechen, wo die Elemente numerisch stärker vertreten sind.

Den hintern Theil des Auges bildet wieder die halbkugelige, hier nur von einer geringen Zahl von Zellen (einigen zwanzig nach meiner Schätzung) gebildete Retina, deren Elemente durch und durch rothbraun pigmentirt, gegen die Linse hin scharf abgegrenzt, pyramidal gestaltet und nach hinten verjüngt sind; hier gehen sie sehr deutlich (wenigstens die mittleren) in je eine Faser des Opticus über (vgl. Fig. 9, R z). Uebrigens sind sie unter sich gleichlang, und ihre sehr deutlichen Kerne stimmen nach Form und Lage mit denen der Haarzellen, die wir vorhin besprochen haben, so überein, dass man sich der Vermuthung nicht entschlagen kann, die beiderlei functionell so weit von einander getrennten Gebilde seien nur Modificationen ein und derselben Grundlage, wie ich es schon früher (l. c.) für die entsprechenden Theile der Augen von Schwimmkäferlarven darzuthun versucht habe. Zwischen ihren vordern Endflächen und den haarartigen Fortsätzen der vordern Zellenlage findet sich ein etwa halbkugelig pigmentfreier Hohlraum, in welchem die zugehörigen Stäbchen liegen. Ueber diese etwas Befriedigendes auszusagen bin ich freilich ausser Stande, da die Erhaltung und Untersuchung derselben Schwierigkeiten begegnet, die kaum zu besiegen sind. Man kann Dutzende von Exemplaren untersuchen ohne etwas zu finden, was nur irgendwie an die anderwärts so bestimmt charakterisirten Stäbchen erinnerte, und doch spricht alle Wahrscheinlichkeit dafür, dass sie, wenn sie nicht überhaupt völlig fehlen, gerade hier in diesem Raume und im Zusammenhang mit den so deutlich in Nervenfasern auslaufenden Zellen sich finden müssen. Aber in dem besagten Hohlraum zeigt sich meistens, ausser blassen und unregelmässigen Körnchen, so gut wie nichts, was Aehnlichkeit mit Stäbchen hätte. Indessen hat mir Geduld, vielleicht auch der Zufall, wenigstens soweit geholfen, dass ich nicht nur die Anwesenheit von Stäbchen gerade hier wahrscheinlich machen, sondern auch über ihre ungefähre Lage, Grösse und Form wenn auch nur unbestimmte und unsichere Anhaltspunkte bieten kann. Was ich hierüber gesehen habe, ist in Fig. 9 (St) niedergelegt, die ich so gut es anging nach einer Reihe von unter sich übereinstimmenden Präparaten entwarf. Man

erkennt radiäre Trennungslinien, sehr zart und unbestimmt zwar, aber doch deutlich, die mit den Begrenzungen der Retinazellen correspondiren. Durch ihre Convergenz nach vorn müssen die durch sie markirten Stäbchen conisch, besser wohl pyramidal geformt sein; die blassen Granulationen sind zuweilen in undeutlichen Querreihen angeordnet, so dass man unwillkürlich an jene so vielfach besprochene „Plättchenstruktur“ erinnert wird. Damit ist aber so ziemlich Alles erschöpft, was ich darüber sagen kann, und man sieht leicht, dass die Hauptsache noch erst zu lösen ist.

Endlich habe ich noch einiger Zellkerne zu erwähnen, die ich zwar nur in einigen Fällen, in diesen aber mit genügender Sicherheit constatiren konnte. Sie liegen hinter der Linse, auf ihrer höchsten Wölbung flach ausgebreitet und ziemlich nahe aneinander (K Fig. 9); in Flächenansichten konnte ich an tingirten Präparaten einigemal übereinstimmend fünf derselben zählen. Trüben mich meine Erinnerungen nicht, so waren es meist kleinere, noch nicht ausgebildete Thiere, bei denen ich sie am besten constatiren konnte, womit ich übrigens nicht behaupten will, dass sie bei ausgewachsenen fehlen. Ueber ihre Bedeutung Vermuthungen zu äussern scheint mir z. Z. noch unstatthaft. — Ferner ist noch zu bemerken, dass auch hier jedes Auge für sich noch von einer zarten, sich auf den Opticus fortsetzenden Cuticula (Cu<sup>2</sup>, Fig. 9) umhüllt ist.

Bei einer Vergleichung meiner Resultate mit denen Graber's beschränkt sich die Uebereinstimmung zwischen uns auf die allgemeine Form des Auges und auf die Linse; alles Andere weicht soweit von einander ab, als ob wir himmelweit von einander verschiedene Thiere untersucht hätten. Er zeichnet einen „aus sehr breiten Pflasterzellen bestehenden Glaskörper“ über die innere Linsenwölbung (l. c. Taf. VI Fig. 24), von dem ich keine Kenntniss habe; er lässt die Stäbchen parallel der Augenaxe bis gegen die Linse heranreichen, und versieht sie mit „Endschläuchen“ (ez seiner Fig.) — kurz, von dem, was ich hier beschrieben habe, hat er ebensowenig gesehen, wie ich etwas von dem, was er fand, wiederzufinden im Stande war. Wer der Wahrheit näher gekommen ist, wird ja wohl die Zukunft entscheiden.



3. Augen von *Iulus*.

Die Augen unserer einheimischen *Iulus*-Arten gehören wie die vorhin besprochenen gleichfalls unter die sog. gehäuften Punktaugen; damit scheint aber auch, wenn wir gute Schnitte beider Formen vergleichen, die Aehnlichkeit erschöpft zu sein. Es finden sich in der That hier recht gewichtige Unterschiede, die durch die systematischen Differenzen wenigstens theilweise begreiflich erscheinen.

In Fig. 11 habe ich Durchschnitte durch zwei solcher Augen abgebildet; das eine (1) nach vollständiger Pigmentzerstörung durch Säure, das andere (2) beim ersten Beginn der Einwirkung derselben. Das Pigment hat sich hier gerade soweit gelockert, dass die von ihm verdeckten Theile in ihren allgemeinen Umrissen kenntlich hervortreten.

Die Cornealinsen, die auf diese Bezeichnung, wie die Fig. 11 (L) zeigt, keinen Anspruch erheben können, erinnern in ihrer allgemeinen Form auffallend an die von mir früher beschriebenen Bildungen der Cornea bei *Limulus* (l. c. Taf. XI, Fig. 123). Nach aussen hin ist kaum oder gar nicht von einer Wölbung zu reden; hervorzuheben wäre hier nur eine leichte Verdickung der scharf abgesetzten äussersten Cuticularlage von im allgemeinen linsenartiger Configuration. Nach innen springen sie dafür um so mehr vor, und zwar als massige conische Zapfen mit abgestutzter Endfläche, die meistens, aber nicht immer, eine leichte, selten regelmässige linsenförmige Wölbung zeigt. Wie die ganze Cuticularhülle des Thieres sind sie durch und durch verkalkt, und bedürfen, um schnittfähig zu werden, einer vorsichtigen Auslaugung durch Säuren.

Die Mantelflächen dieser Coni sind von Zellen (Pg Fig. 11) umgeben, die namentlich nach dem Kegel zu starke Pigmentmassen aufgespeichert enthalten. Diese Zellen scheinen ebenfalls, wie die analog gelegenen haartragenden Zellen von *Lithobius*, nur einen einfachen Kranz um den Kegel zu bilden, d. h. unter sich und mit dem Kegel gleiche Länge zu haben; doch lässt sich dies nicht mit voller Sicherheit aus meinen Präparaten behaupten. Die grossen Kerne sind mit Leichtigkeit nachweisbar.

Hinter der freien Endfläche des Kegels schliessen sich an diese Zellen die ebenfalls stark pigmentirten Retinazellen an,

die in Form und Anordnung, wie Fig. 11 (Rz) lehrt, so sehr mit den bei *Lithobius* beschriebenen übereinstimmen, dass eine specielle Darstellung überflüssig erscheint.

Auch hier habe ich mehrfach, wenn auch nicht so oft und so unzweifelhaft wie bei *Lithobius*, den Uebergang je einer Faser des Opticus in eine solche Zelle erkennbar genug constatiren können. Ebenso scheinen sie numerisch ungefähr mit jenen übereinzustimmen. — Ganz abweichend verhalten sich jedoch die zugehörigen Stäbchen, für die ich überhaupt, ausser bei der nachher zu besprechenden *Glomeris*, kein Analogon bei den Arthropoden kennen gelernt habe. In der Abbildung habe ich zwei gleich häufig vorkommende Ansichten, in denen sich die Stäbchen zu präsentiren pflegen, nebeneinander vereinigt; die anscheinend so verschiedenen Formen des Auftretens, wie sie die mit 1 und 2 bezeichneten Augen der Fig. 11 zeigen, erklären sich leicht aus der Vergleichen mit Fig. 12, welche diese Region im Querschnitte zeigt, und aus der sich jene Bilder als Schnitte das eine Mal der Länge, das andere Mal der Quere nach durch die ovale Stäbchenlage herausstellen. — Die Einzelstäbchen sind hier relativ stärker lichtbrechend und weit resistenter als bei *Lithobius*, also auch weit leichter wahrzunehmen; sie sehen aus wie kurze, starre, dicht aneinanderliegende Borsten, und auch auf ihren optischen Querschnitten erkennt man ohne besondere Schwierigkeit das auch bei sehr starken Vergrößerungen noch sehr feine und zarte Mosaik derselben. Sie erscheinen meist zu einzelnen streifenförmigen Bündeln in longitudinaler Anordnung vereinigt, doch könnte dies möglicherweise Kunstprodukt sein. Das Wichtigste aber ist die Thatsache, dass die Zahl dieser Stäbchen die der Retinazellen um ein Bedeutendes, ja um das Vielfache übertrifft, eine ganze Anzahl der ersteren also auf je eine der letzteren kommt, so dass man das Verhalten der Stäbchen zu ihren Zellen am ehesten mit dem bürstenartig modificirter Haare eines Flimmerepithels zu ihrem Substrate vergleichen könnte. — Ferner ist noch auf die horizontale Richtung der Stäbchen, die ganz mit der bei den *Scolopendriden* hervorgehobenen übereinstimmt, hinzuweisen. Wohl finden sich öfters, doch nicht immer, im Grunde des von den Stäbchen eingenommenen Raumes dem Lichte entgegengerichtete, diese treten aber vor der Masse der übrigen, die vor ihnen liegend sie völlig bedecken, bedeutend zurück.

Endlich wären noch besondere der Retina aufgelagerte Pigmentzellen zu erwähnen. In dem noch mit Pigmentirung versehenen Auge 2 der Fig. 11 sind schmale Pigmentzüge angegeben, die, aus der Hauptmasse des Pigmentes anscheinend heraustretend, sich gegen die Opticus-Insertion hin ausdehnen; in entfärbten Augen sind diese Streifen verschwunden, doch erkennt man dafür in analoger Anordnung lange spindelförmige Kerne (Pg<sup>I</sup> Fig. 11, 1), die ich um so mehr auf jene Pigmentstreifen zurückführen muss, als sie mit den Kernen der Retinazellen, wie dieselbe Figur zeigt, nichts gemein haben. In den Fig. 12 gezeichneten Querschnitten war, da Manches hier zu wünschen übrig liess, von diesen Kernen, resp. Zellen nichts zu erkennen; doch habe ich seither deutlich sie auch an analogen Präparaten auffinden können. — Weitere Pigmentzellen finden sich zwischen den Basen der Linsenkegel an der Cuticula.

Eine stärkere Cuticula, von den Opticusästen durchbohrt, grenzt auch hier den Augencomplex nach innen vom Ganglion opticum etc. ab; eine sehr feine Cuticula umhüllt die Einzelaugen und die Opticusäste.

Auch von den Augen dieser Thiere hat Graber bildliche Darstellungen gegeben, deren Genese mir völlig unbegreiflich ist (l. e. Taf. VI, Fig. 21. 22). Er zeichnet die ganzen inneren Kegelprotuberanzen als von einer doppelten Zellenlage umschlossen; die innere, einem Pflasterepithel nach seiner Zeichnung vergleichbare, soll ein Glaskörper sein, die äussere eine Retina mit Ganglienzellkernen und Stäbchen, beide durch eine Cuticula von einander getrennt.

#### 4. Augen von *Glomeris*.

Die Augen von *Glomeris* nehmen hinsichtlich des äusseren Habitus eine Art von Mittelstellung zwischen denen von *Lithobius* und von *Iulus* insofern ein, als sie mit ersteren die Configuration der Linse, mit letzteren die der Retina in den wesentlichsten Merkmalen theilen (vgl. Fig. 13). Ich kann mich um so mehr auf eine kurze Besprechung derselben beschränken, als das von mir verarbeitete Material weder sehr reichlich, noch hinsichtlich seiner Erhaltung ein besonders günstiges war, und ich deshalb auch nicht im Stande bin, für die Vollständigkeit und Correctheit meiner

Beobachtungen in dem Grade einzutreten, wie bei den andern Gattungen.

Die ungleich grossen Einzelaugen stehen ansehnlich weiter von einander ab, als bei *Lithobius* und *Iulus*. Die schön sphärisch gewölbten Linsen derselben prominiren nach aussen wie nach innen beträchtlich, und sind, wie bei letzteren, mit dem ganzen Integumente verkalkt. Ein besonderer Glaskörper scheint ebenso wie bei den beiden Gattungen zu fehlen, wenigstens habe ich an meinem Materiale nicht das Geringste von einem solchen wahrnehmen können. Die abgerundet kegelförmige Retina, wie bei *Iulus* namentlich an der Stäbchengrenze stark pigmentirt (Fig. 13, 2), besteht aus einer ziemlichen Anzahl meist horizontal gelagerter, deutlich gekernerter Zellen, von denen sich die vordersten stäbchenlosen der Linse seitlich anlegen (Fig. 13, 1). Auf ihrer Aussenfläche ist die Lage der Retinazellen von der becherartigen Ausbreitung der Fasern des Opticus umgeben; letztere sind durch eine zarte Cuticula von den spindelförmigen Pigmentzellen (Pg), die in der Umgebung der Einzelaugen sich finden, abgegrenzt.

Wie aus Fig. 13 hervorgeht, sind die Stäbchen dicht hinter der Linse und fast genau so angeordnet, wie sie in dem Auge 2 Fig. 11 von *Iulus* erscheinen; nur ist, entsprechend der grössern Tiefe der Retina bei *Glomeris*, der von der Stäbchenmasse gebildete Zapfen um ein beträchtliches grösser als dort, und zeigt ausserdem an der Berührungstelle mit der Linse eine basale Verbreiterung. — Die Stäbchen selbst sind mir hier weit weniger selbständig erschienen als bei *Iulus*; sie scheinen blos in der Gestalt der zart quergestreiften Säume aufzutreten, wie ich sie in der Zeichnung wiederzugeben versuchte. — Unter den wenigen befriedigenden Schnitten, die mir gelangen, habe ich keinen zu Gesicht bekommen, der dem von *Iulus* Fig. 11, 1 abgebildeten entsprochen hätte; doch deutete öfters eine Einstellung in die Tiefe auf eine weitere Erstreckung der Stäbchen im Sinne jener Figur. Den in Fig. 14 abgebildeten Querschnitt durch ein solches Auge von *Glomeris* möchte ich nicht gerade als einen Beleg für jene Ansicht ausgeben, da er ebensowohl ein Schrägschnitt sein kann; er wurde gezeichnet, weil er an einigen Stellen deutlicher als Fig. 13 die zu den einzelnen, durch Pigmentanhäufungen kennlichen Zellen gehörigen Stäbchenantheile wahrnehmen liess.

5. Auge von *Scutigera* (*Cermatia*).

Ein Sehorgan von besonderem Interesse ist das der genannten Gattung deshalb, weil es von aussen wie von innen betrachtet in seinem Gesamthabitus durchaus den Eindruck eines zusammengesetzten Auges, wie solche den Insecten und Crustaceen zukommen, macht, ohne sich doch auf jene zurückführen zu lassen. Dies gilt sowohl hinsichtlich seiner Architectur im Ganzen, weil es als aus einer Anhäufung einer beträchtlichen Anzahl von Einzelaugen hervorgegangen betrachtet werden muss, wie auch hinsichtlich seiner Function, weil, wie dort, die Einzelleistung der Componenten für sich der Gesamtleistung durchaus untergeordnet erscheint.

Aeusserlich machen die Augen von *Scutigera* ganz den Eindruck ächter Facettenaugen; sie sind nämlich rundlich dreieckig, von mässiger sphärischer Wölbung, und mit zahlreichen (einigen Hunderten) sich dicht berührenden 5—6 eckigen Einzelfacetten, deren zugehörige Weichtheile radiär nach aussen divergirend angeordnet sind; sie weisen mit einem Worte alle jene Bedingungen secundärer Natur auf, die ich in meinem Buche (l. c. pg. 2) für das Insecten- und Crustaceenauge hinsichtlich ihrer physiologischen Bedeutung discutirte. Völlig eigenthümlich ist aber ihr innerer Bau, ebenso abweichend von dem der Insecten- und Crustaceenaugen, wie das Facettenauge von *Limulus* (vgl. l. c. pag. 125 u. ff. Taf. XI Fig. 123—126), mit dem sie, beiläufig bemerkt, auch keine nachweisbare nähere Verwandtschaft zeigen.

Die ziemlich dünnen Cornealinsen (Lf Fig. 15, 17) zeigen nach aussen eine mässige Convexität; nach innen fand ich sie individuell verschieden, bald ganz flach convex, bald ganz eben, und wieder in anderen Fällen selbst leicht concav. Ihr dichter Anschluss an einander, wie überhaupt ihr ganzer Bau, erinnert durchaus an das typische Facettenauge.

Nicht minder übereinstimmend mit dem ächten facettirten Auge scheinen auf den ersten Anblick die hinter den Cornealinsen gelegenen Weichtheile zu sein. Man glaubt einen zwar etwas grossen, sonst aber nicht gerade abnormen Krystallkegel hinter jeder Linse, hinter diesem wieder eine Retinula mit ihrem Rhabdom zu sehen, und wenn auch die beiden letztern dadurch, dass sie die Mantelfläche des Kegels grösstentheils umhüllen, etwas befremdlich erscheinen, so könnte man doch leicht geneigt sein,

darin nur eine eigenthümliche Weiterbildung eines Verhaltens zu erkennen, das ich schon früher (l. c. Taf. VIII, Fig. 75) von *Periplaneta* abgebildet habe. Ja, selbst bis auf weit mehr untergeordnete Dinge scheint sich die Uebereinstimmung zu erstrecken; es scheinen nämlich auch die von mir als verschiedene Formen getrennten Pigmentzellen (1<sup>ter</sup> Ordnung oder Hauptpigmentzellen, die im Insectenauge fast immer den Krystallkegel umhüllen; 2<sup>ter</sup> Ordnung, die zur optischen Isolirung der Einzelaugen von einander dienen) in ganz analoger Weise ausgebildet zu sein, wie dort.

Trotz dieser anscheinenden Uebereinstimmung ist der Unterschied zwischen beiden Categorien so gross als nur möglich; sie haben ausser der hier nicht in Betracht kommenden Linsenfacette fast nichts mit einander gemein, als das Princip der Combination von an sich nur zu geringfügiger Leistung befähigten Einzelaugen zu einem Gesammtorgan von weit grösserer Leistungsfähigkeit, wobei es freilich, dem Modus dieser Leistung entsprechend, nicht ohne mehrfache, eine gewisse Analogie zeigende Umbildungen der Einzelbestandtheile des Auges abgeht.

Was nun zunächst den als Krystallkegel angesprochenen Apparat anbelangt, so erkennen wir bei näherer Prüfung, dass er unter die früher von mir beschriebenen Formen desselben (bei Insecten und Crustaceen) nicht eingereiht werden kann. Ich habe in meinem schon öfters citirten Werke nach dem Auftreten des Krystallkegels drei Augenformen unterschieden (l. c. pg. 75): 1. *a cone* Augen, bei denen es zeitlebens nie zur Bildung eines ächten Krystallkegels kommt, sondern immer vier Zellen an dessen Stelle gefunden werden; 2. *pseudocone* Augen, bei denen statt des Krystallkegels eine ungeformte flüssige Substanz sich findet; und 3. *eucone* Augen, bei denen ächte Krystallkegel als cuticulare Ausscheidungsprodukte von ebensoviel Zellen, als der Krystallkegel Segmente hat, nachweisbar sind. Da die uns hier beschäftigende Bildung nach meinen Untersuchungen wenigstens in keine der genannten Abtheilungen einzureihen ist, so haben wir hier ein Novum vor uns.

Ueber die Form, Lage und Zusammensetzung des fraglichen Gebildes, das ich hier zum Unterschiede von den Krystallkegeln als Krystallkörper bezeichnen will, geben die Figg. 15—18 Auskunft. Es sind schlanke, mit der Spitze nach innen gekehrte Kegel, deren Längenverhältniss zur Retinula schwankend ist, je nachdem das

Präparat aus der Mitte oder aus den peripherischen Partien des Auges stammt; die in der Mitte ragen weiter nach innen als die seitlichen, nehmen dort also einen grösseren Bruchtheil in Anspruch als hier. Ich habe sie leider im frischen Zustande nicht untersuchen können, sondern war ausschliesslich auf Spiritusexemplare von meistens sehr guter Erhaltung angewiesen. Untersucht man nun Schnitte von solchen, ohne Zusatz von pigmentzerstörenden Säuren, so ist die Substanz dieser Kegel zwar stark lichtbrechend, fast wie bei den Insecten, aber nie so klar und durchsichtig, wie bei diesen fast immer, sondern leicht granulirt; ausserdem zeigt die Masse auf Längs- wie auf Querschnitte ziemlich unregelmässige Zerklüftungen. Lässt man auf derartige Schnitte nun vorsichtig Säuren (ich wandte Salzsäure an) einwirken, so verändert sich in wenig Minuten, lange bevor das Pigment Spuren von Einwirkung zeigt, ihr Aussehen ganz bedeutend. Die Kegelsegmente machen nämlich eine Art von Lösungs- oder Schmelzungsprocess durch, indem sie unter völligem Verluste ihres eigenartigen starken Lichtbrechungsvermögens, von den Klüften her beginnend, sehr rasch kleiner und immer kleiner werden, um bald völlig zu verschwinden. An ihrer Stelle bleibt dann zurück, was meine Zeichnungen zeigen: sehr unregelmässig den Kegel längs durchziehende, im Allgemeinen von der Axe aus radiär gerichtete, aber auch häufig ganz willkürlich kreuz und quer verlaufende Membranen mit starken Faltungen, und dazwischen allerlei lose Coagula und Granulationen.

Was sind nun diese Kegelsegmente in morphologischer Hinsicht? Sind es Zellen, wie im aconen, Cuticularbildungen, wie im eucönen Auge? Ich kann sie für keines von beiden halten, und weiss sie überhaupt einstweilen nicht unterzubringen. Ich habe mir alle denkbare Mühe gegeben, um eventuelle Kerne in den Segmenten, überhaupt im Innern des Kegels, nachzuweisen. Es ist mir nicht geglückt; ich habe mit keinem Hilfsmittel und an keinem Orte auch nur Andeutungen von Kernen aufzufinden vermocht. So, wie sie im fertigen Auge auftreten, können sie meines Erachtens also nicht als Zellen angesprochen werden, womit aber selbstverständlich nicht gesagt sein soll, dass sie zu keiner Zeit ihrer Existenz Zellen gewesen seien. Ich halte es im Gegentheil nach Abwiegung aller Instanzen noch für das Wahrscheinlichste, dass sie modificirte, ihres Kernes verlustig gegangene Zellen sind — denn, wie gesagt, ich kann an die Existenz eines Kernes, der

mir entgangen sein sollte, nach den Dutzenden von daraufhin aufs Sorgfältigste durchmusterten Schnitten kaum mehr glauben. — Aber auch dass sie Cuticularbildungen (das Wort im weitesten Sinne genommen) sind, will mir nicht in den Sinn; wir hätten dann das Recht, nach den Zellen zu fragen, denen sie ihre Entstehung verdanken, und da diese, wie die sog. „Semper'schen“ Kerne bei den Krystallkegeln der Insecten und Crustaceen beweisen, doch nicht völlig spurlos zu verschwinden pflegen, hier aber nichts von ihnen aufzufinden war, so bestimmt mich dies, der ersten Deutung einstweilen, wenn auch selbstverständlich mit allen in solchen Fällen gebotenen Reserven, den Vorzug zu geben.

Wie dem nun auch sein möge — optisch vertreten diese Krystallkörper wohl jedenfalls die ächten Krystallkegel, mögen sie morphologisch sich auch noch so weit von ihnen entfernen. Da die Segmente der letzteren bei allen Schwankungen doch immer bei derselben Form die gleichen Zahlenverhältnisse aufweisen, so lag es nahe, hier das gleiche Verhalten vorauszusetzen. Indessen scheint das doch nicht zuzutreffen; es ist zwar schwieriger, als man glauben möchte, auf Querschnitten bestimmte, sichere, keinem Zweifel Raum gebende Zählungen vorzunehmen, da die trennenden Membranen meist recht kraus durch- oder nebeneinander herlaufen, doch hat eine Anzahl von Fällen mich überzeugt, dass die Schwankungen sich zwar innerhalb mässiger Grenzen halten (6—8 oder 9 Segmente), aber doch von Beständigkeit keine Rede ist (vgl. Fig. 16, Querschnitte durch die Enden zweier Krystallkörper unweit der Basis)<sup>1)</sup>.

Für die percipirenden Organe des Einzelauges steht meines Erachtens nichts im Wege, den schon früher von mir vorgeschlagenen Ausdruck „Retinula“, der ja nur eine Retina en miniature bedeutet, die in das Gesamtauge eingeht, beizubehalten; dagegen könnte hier die Anwendung des Ausdrucks „Rhabdom“, mit dem ich die zu einem gemeinsamen Stab verschmolzenen Einzelstäbchen im höher organisirten Facettenauge bezeichnete, Anstoss erregen, da er nur auf den untern Theil des Ganzen passen würde.

---

1) W. Steinlin (Beiträge zur Anatomie der Retina, in: Verhandlgn. der St. Gallischen naturw. Ges. 1865/66. pag. 85 des Sep.-Abdr.; Taf. III, Fig. 17—19) zeichnet „Krystallkörper“ von „*Lithobius*“ (wohl sicher nach der ganzen Form auf *Scutigera* zu beziehen) fünftheilig.



Wenn ich ihn trotzdem hier gebrauche, so weiss ich, dass ich der Kürze des Ausdrucks die Consequenz zum Opfer bringe. Die Retinula mit dem von ihr gebildeten und umschlossenen Rhabdom zeichnet sich durch eine exquisite Trichterform aus (vgl. Fig. 15, 17); mit ihrem nach vorn geöffneten Vorderende umschliessen sie eng anliegend die innern zwei Drittel oder drei Viertel des Kristallkörpers, während der innere solide, der Trichterröhre zu vergleichende Theil der das Auge nach innen abgrenzenden Cuticula aufrucht. Das eigentliche Characteristicum von Retinula und Rhabdom aber ist ihre Zusammensetzung aus zwei etagenförmig übereinander lagernden Zellreihen, von denen die eine, der Trichtermündung entsprechende, aus 9—12 Zellen nebst zugehörigen Stäbchensäumen besteht, und sich von der andern, innern, die nur aus 3—4 Zellen und Stäbchen sich aufbaut, durch eine feine und zarte, aber doch ohne besondere Schwierigkeit nachweisbare Trennungslinie abgegrenzt erweist.

Zur nähern Orientirung über die Verhältnisse der Form und Lage der Retinulaelemente sowie ihrer Stäbchen bitte ich die Figuren 17 und 18, welche Seitenansichten resp. optische Längsschnitte (Fig. 18 nur durch den vordern Theil), sowie Fig. 19 A, B, C, welche Querschnitte durch dieselben in verschiedenen Höhen darstellen, vergleichen zu wollen. Wie man daraus erkennen wird, sind die Retinulazellen im Allgemeinen prismatisch, mit zwei geraden Seitenflächen ihre Nachbarn berührend, während die freie (abaxiale) Aussenfläche, namentlich der hinteren Zellen, mehr unregelmässig, oft kantig, vorspringt. Die axialwärts gerichtete Fläche, bei den Zellen der vordern Reihe ebenfalls eben, bei denen der hinteren aber durch das hier drehrunde Rhabdom flach rinnenförmig ausgehöhlt, trägt den Stäbchensaum, der ein im Allgemeinen recht ansehnliches Volumen erreicht, und ein bald (im vordern Abschnitt) prismatisches, bald (im hintern Abschnitt) als Segment eines Cylinders auftretendes Ansehen hat. Welche Variationen hinsichtlich der Grösse und des Aussehens (namentlich der Querschnitte der Stäbchen) sich finden, davon geben meine Zeichnungen (bes. Fig. 19) wohl eine genügende Vorstellung.

Da die Verengerung des Trichters nach hinten eine ziemlich beträchtliche ist, die Zählung der Stäbchen einer grössern Anzahl von Querschnitten sowohl durch den vordern als hintern Theil desselben aber im Durchschnitt die gleichen Zahlen ergibt, so folgt

daraus, dass die Verengerung nicht dadurch entsteht, dass einzelne Stäbchen, resp. Zellen vor dem hintern Rande endigen, sondern nur sich verschmälern (vgl. Fig. 19, C, 1., Querschnitt dicht vor dem blinden Ende des Trichters). Anders aber scheint sich dies im hintern Theil der Retinula zu verhalten. Hier sind, wie schon bemerkt, 3—4 Zellen am Aufbau dieses Abschnittes betheiligt, die genau wie bei den höher differenzirten Formen des Facettenauges der Insecten der Länge nach aneinanderliegend ein axiales Gebilde, aus ebensoviel Einzelstäbchen bestehend als Zellen da sind, ausscheiden. Prüft man nun Querschnitte durch diesen Theil (Fig. 19, B, 1—3; C, 2), so wird man wohl ziemlich ausnahmslos (ich kann mich wenigstens nicht erinnern es anders gesehen zu haben) vier Zellen in der Umgebung des Rhabdoms finden; liegt der Schnitt mehr nach vorn gegen die Trichteröffnung hin, so zeigt sich das Rhabdom auch meist deutlich 4theilig, aber so, dass fast immer 3 der Segmente ein entschiedenes Uebergewicht über das 4te behaupten, während Querschnitte weiter nach hinten meist nur drei Segmente aufweisen. Hier scheint also ein allmähliges Auskeilen eines Stäbchens stattzufinden, an dem sich die zugehörige Zelle nicht betheiligt.

Als ein Punkt von besonderer Bedeutung ist nun noch die Verbindung dieser Zellen mit den Fasern des Opticus (Op. Fig. 17) hervorzuheben. Dieser letztere tritt, in sehr zahlreiche, unter der innern Cuticula (Cu<sup>II</sup>) in regelmässiger Anordnung sich ausbreitende Aeste gespalten, wie bei den Facettenaugen der Insecten und Crustaceen zu den Einzelaugen heran. Bei diesen letzteren ist es mir nur ganz ausnahmsweise gelungen (vgl. l. c. Taf. VII Fig. 44 von *Tipula*), durch die Beobachtung des Eintritts der Nervenfasern in die Retinulazelle den Nachweis zu führen, dass die beim einfachen Auge so allgemein beobachtete Form des Uebergangs der Nervenfasern in die Substanz der stäbchentragenden Zelle auch hier Geltung hat, und andere Formen, etwa freie Nervenendigung, oder directe Verbindung der Nervenfasern mit den Stäbchen einstweilen ausserhalb der Wahrscheinlichkeit liegen<sup>1)</sup>. Nun ist klar,

---

1) Claus (Organismus der Phronimiden, in: Arb. Zool.-zoot. Inst. Wien II. Heft 2. pag. 70 d. Sep.-Abdr.) scheint aus der Seltenheit jener Beobachtungen sowohl, wie aus dem röhri gen Bau der Retinula der Phronimiden eine solche freie Nervenendigung noch immer für möglich, resp. bedingt

dass für die beiden Zellenreihen, welche den vordern und hintern Abschnitt der Retinula zusammensetzen, auch gesonderte Nervenverbindungen existiren müssen, wenn sie morphologisch und functionell mit den entsprechenden Perceptionsorganen der Insecten und Crustaceen gleichwerthig sind. Für die inneren Zellen, die mit breiter Basis der untern Grenzcuticula aufsitzén, ist dieser Nachweis nun freilich mit nicht geringeren Schwierigkeiten verknüpft, als bei den andern Facettenaugen überhaupt, und in der That ist es mir auch nie gelungen, ein deutliches Durchtreten einer Nervenfasern durch die (im optischen Schnitte gesehene) Cuticula und Vereinigung derselben mit der Substanz der Retinulazellen zu beobachten, was freilich bei den winzigen Dimensionen u. s. w. der hier in Frage kommenden Gebilde nicht überraschen kann. — Anders sieht es mit den äussern Retinulazellen (RI<sup>I</sup> Fig. 17, 18) aus, die um die ganze Länge der innern (RI<sup>II</sup>) von der Opticusausbreitung entfernt sind. Diese gehen an ihrem Hinterende, und zwar an einem nach aussen (abaxial) gerichteten Zipfel in je eine feine Faser aus (N, Fig. 17, 18), die, den innern Retinulazellen äusserlich aufliegend, sich nach hinten bis zur Cuticula verfolgen lässt, um dort freilich sich den Blicken zu entziehen. Dies Verhalten, zwar schwierig und nur mit ebenso starken als scharfen Vergrösserungen bei Exemplaren bester Erhaltung zu beobachten, habe ich so oft constatirt, dass alle anfänglich dagegen gehegten Zweifel nothwendig verschwinden mussten, und wie ich glaube wird auch eine objective Beurtheilung an der noch nicht beobachteten Perforation der Cuticula durch die Nervenfasern keinen Anstoss nehmen. — Bemerket mag auch noch werden, dass die Querschnitte durch die innersten Partien der Retinula nicht selten noch in ihrer Umgebung die punktförmigen Querschnitte dieser Fasern zeigen.

Die Kerne der Retinulazellen liegen bei beiden Abschnitten nahe an den Vorderenden; sie sind mit Leichtigkeit (an entfärbten Präparaten besonders) nachzuweisen, namentlich leicht dann, wenn sie mit gelöstem Pigmente, das sie begierig aufnehmen, imbibirt sind. Mehr Kerne in den Retinulazellen nachzuweisen, als die gezeichneten, ist mir hier ebensowenig als bei anderen Myriapoden oder sonstigen Arthropoden gelungen.

Ich möchte nun noch die Aufmerksamkeit auf eine Strukturwahrscheinlich zu halten. Vielleicht dient auch der vorliegende Fall dazu, seine etwaigen Bedenken beseitigen zu helfen.

eigenthümlichkeit der Stäbchen lenken, die mir nicht häufig, aber doch ein paarmal vorkam, und welche Fig. 18 versinnlichen soll. Während nämlich die Stäbchensäume im Allgemeinen durch ihre klare und homogene Beschaffenheit, sowie durch ihre relativ starke Lichtbrechung sich auszeichnen, habe ich bei sonst sehr gut erhaltenen Exemplaren zuweilen Stäbchen getroffen, die durch eine feine und zarte, sonst aber nicht gerade sehr regelmässige Querstreifung den Eindruck etwa der bekannten „Plättchenstruktur“ machen, oder noch besser, als ob sie wieder aus einer Unzahl winziger mit einander verlötheter, horizontal gerichteter Stäbchen bestünden (Fig. 18, Rm<sup>I</sup>). Ob wir hier Anklänge an die Stäbchenbildung bei *Iulus* und *Glomeris* vor uns haben, d. h., die Stäbchensäume von *Scutigera* als aus einer grossen Anzahl einzelner Härchen hervorgegangen ansehen müssen, ist natürlich nicht so ohne Weiteres zu entscheiden.

Die Pigmentirung des Auges beruht theils auf der Ablagerung von Pigmentkörnern in den Retinulazellen selbst (vgl. Fig. 15), theils in der Ausbildung besonderer Pigmentzellen. Erstere sind namentlich reich pigmentirt in der unmittelbaren Nachbarschaft der Stäbchen. Von den Pigmentzellen lassen sich drei distincte Formen unterscheiden. Zunächst ist die Basis der Krystallkörper von einem Kranze grosser abgeplatteter Pigmentzellen umgeben, welche den Zwischenraum zwischen dem Vorderrande der Retinula und der Corneafacette erfüllen, und den Einfall alles anderen als des durch die letztere kommenden Lichtes völlig hindern (Fig. 15—18, Pg.). Auch hier scheinen keine constanten Zahlen zu herrschen, 8—10 dürfte aber etwa der Regel entsprechen. Nur selten sind sie übrigens so stark vorgewölbt, wie Fig. 16 (Querschnitt) sie zeigt; meist sind sie ganz flach, dann aber schwierig zu zählen. — Die zweite Form liegt zwischen den Einzelaugen, ungefähr in der gleichen Höhe mit den vorigen, d. h. mit ihren Kernen (Fig. 17, 18, 19, Pg<sup>I</sup>). Diese sind lang spindelförmig ausgezogen, vielleicht sogar Pigmentfäden, die bis zur inneren Cuticula reichen, was nach geschehener Entfärbung sich freilich nur schwierig constatiren lässt. Der ersten Kategorie kommen scheibenförmig abgeplattete, der zweiten spindelförmige Kerne zu. — Eine dritte Reihe findet sich am hinteren Abschnitt der Retinula, dicht hinter dem Ende des Krystallkörpers (Fig. 18, 19, C, 2. Pg<sup>II</sup>), wo sie auf oder zwischen den Retinulazellen liegen, mit ihren Kernen

etwa im Niveau der letzteren, von diesen aber durch ihre ebenfalls langgezogene Gestalt auf den ersten Blick zu unterscheiden. — Endlich wäre noch die dichte Pigmentirung der Sehnerven und der innern Cuticula zu erwähnen, die aber nicht näher geprüft wurde.

Damit habe ich meine Erfahrungen über diese interessante Augenform und zugleich über die Augen der Myriapoden überhaupt erschöpft. Sehen wir nun zu, ob und wie sich die hier mitgetheilten Resultate zusammenfassen und in physiologischer Hinsicht verwerthen lassen.

In morphologischer Beziehung stossen wir gleich beim Anfang auf ernstliche Schwierigkeiten in sofern, als eine der Hauptfragen sich meines Erachtens mit dem vorliegenden Materiale nicht genügend lösen lässt; nämlich die Frage, ob die Weichtheile des Myriapodenauges im Allgemeinen als einschichtig oder als zweischichtig zu bezeichnen sind. Ich habe in meinen frühern Untersuchungen auf die einfachen Augen der Larven einiger Wasserkäfer, besonders von jungen *Dytiscus*- und von *Acilius*-Larven besonders hinweisen können, weil bei diesen das Hervorgehen nicht nur des Glaskörpers, sondern auch der Retina aus den Elementen der Hypodermis sich durch die ununterbrochene Continuität manifestirt; ich habe dann ferner den Gegensatz betont, in dem sich die Stemmata der Spinnen und Insecten zu jenen dadurch befinden, dass durch die Unterbrechung jener Continuität die Retina ein Stratum für sich bildet, dessen aus allgemeinen Gründen wahrscheinliche Entstehung aus der Hypodermis aus der anatomischen Anordnung der Theile allein sich nicht mehr erschliessen lässt. Wie verhalten sich nun die Myriapodenaugen zu jenen beiden Formen? So einfach wie Sograff können wir uns, glaube ich, nicht aus der Affaire ziehen, der, jenen gewichtigen Unterschied anscheinend völlig ignorirend, sagt (l. c.): „Die Augen der Lithobien und Scolopendren gleichen gänzlich den Augen der *Acilius*- und anderer Käferlarven, sowie den Spinnenaugen“. Hier kann es für den Einzelfall nur heissen: entweder — oder; und zur Vereinfachung der Frage trägt es sicherlich nicht bei, wenn wir bei verschiedenen Exemplaren ein und derselben Art hier Thatsachen beobachten, die nur in dem einen Sinne deutbar sind, dort aber wieder andere, die schnurstracks die entgegengesetzte Interpretation nöthig machen.

In der That, hätte ich bloß Präparate zu Gesicht bekommen, wie sie Fig. 1—4 von *Scolopendern*, Fig. 11 und 13 von *Iulus* und *Glomeris* zeigen; hätte ich ferner nicht gelegentlich die mit K bezeichneten Kerne hinter der Linse von *Lithobius* (Fig. 8) bemerkt — nach kurzer Ueberlegung würde wohl mein Urtheil sich für die Einschichtigkeit der Weichtheile des Myriapodenauges, und für den Anschluss an das der Wasserkäferlarven haben entscheiden müssen. Denn trotz aller als secundär zu betrachtenden Unterschiede in der Form- und Grössenentwicklung der Einzelbestandtheile spricht die Anordnung der Elemente des Glaskörpers der Scolopender, mit ihren nach aussen gewandten Enden, sowie die Anlagerung der gleichgerichteten Retinazellen an jene, gewichtig genug für eine Vergleichung in jenem Sinne. Noch weniger zweifelhaft kann die Einschichtigkeit der Augen von *Iulus* und *Glomeris* sein, obgleich hier durch den Ausfall des Glaskörpers die Aehnlichkeit mit den Augen jener Käferlarven in den Hintergrund tritt. Nun halte man aber daneben die Fälle wie Fig. 5 uns einen zeigt, in denen, von geringfügigeren Differenzen ganz abgesehen, der Glaskörper, nach der Art des Spinnenauges angeordnet, eine continuirliche unter der Linse hinziehende Schicht, anscheinend völlig ausser Connex mit der Retina stehend, bildet — was soll man dazu sagen? Wüssten wir nicht, dass das Thier, dem dies Präparat entnommen ist, in andern Exemplaren genau den gleichen Augenbau wie Fig. 1—4 zeigt, so würden wir in dieser Form ein ebenso typisches zweischichtiges Auge erkennen, wie im Spinnen- oder Insectenstemma. Welchen von diesen beiden Zuständen, die sich in den verschiedenen Phasen des individuellen Lebens abwechselnd ablösen, sollen wir nun als den primären ansprechen, um den andern (was an sich keine Schwierigkeit böte) darauf zurückzuführen? Hier, glaube ich, kann bloß die Beobachtung der ersten Anlage in der Entwicklung eine sichere Antwort geben; ich wenigstens fühle mich ausser Stande, aus den bisher vorliegenden Thatsachen allein zu entscheiden. — Analog steht es bei *Lithobius*, wo die paar von mir nicht immer gesehenen Zellenkerne ein Hinderniss bilden, das Auge schlechthin als ein einschichtiges zu betrachten. Von *Scutigera* haben wir noch nicht gesprochen, aus dem einfachen Grunde, weil hier die Elemente des Krystallkörpers einer morphologischen Deutung sich nicht fügen wollen; sind es, wie ich oben vermuthungsweise andeutete, ihres Kernes

verlustig gegangene Zellen, so ist selbstverständlich von einer Einschichtigkeit des Auges nicht mehr zu reden.

Hier tritt uns nun entgegen, dass es hauptsächlich die Chilopoden unter dem zur Untersuchung gelangten Materiale sind, welche zu solchen Zweifeln Veranlassung geben, während die beiden Chilognathen, *Iulus* und *Glomeris*, solche weniger anregten — immer die durch die Untersuchung gelieferten Resultate als zutreffende vorausgesetzt. Bei den bekanntlich bedeutenden anatomischen Verschiedenheiten, die sonst die beiden Ordnungen von einander trennen, kann es auch nicht besonders überraschen, wenn diese auch im Augenbau ihren Ausdruck finden sollten; und es sollte mich nur freuen, sie constatiren zu können, wenn der jetzige Zustand unserer Kenntnisse, der jede Formulirung noch verbietet, nur eine präcisere, minder verlausulirte Fassung gestattete.

Wie wir daraus ersehen, sind auch der Möglichkeit, die hinter der Linse gelegenen Weichtheile des Myriapodenauges auf einander zurückzuführen, sehr enge Grenzen gezogen.

Vergleichen wir die Zellen des Glaskörpers der Scolopendriden mit denen im Spinnenstemma, so sind wir um beiden gemeinsame Züge nicht verlegen. Hier noch weniger als dort ist ihre Genese aus den Elementen der Hypodermis anzuzweifeln; hier wie dort ist die Linse auf sie zurückzuführen, und hier wie dort tritt uns ihre hervorragende Durchlässigkeit für Licht entgegen. — Schon anders gestaltet es sich bei *Lithobius*. Statt eines bestimmten Glaskörperstratum treten uns hier eigenthümliche Zellen entgegen, die haartragenden Zellen (H Z Fig. 9, 10): mit der starken Pigmentirung des Zellenleibes, welche die eine Seite der Function der Glaskörperzellen ausschliesst, tritt zugleich die Bildung jener feinen ciliären Anhänge auf, die wir nur hier, bisher sonst nirgends, finden. Dass sie am Aufbau der Linse sehr wesentlich betheilig sein mögen, darauf lässt ihre Lagerung schliessen; dass aber auch hier ihre Leistung durch die noch so räthselhaften Elemente, deren Kerne (K Fig. 9) zur Beobachtung kamen, ergänzt wird, ist zum mindesten nicht unwahrscheinlich. — Bei *Iulus* und *Glomeris* fällt Alles fort, was irgendwie auf die Bezeichnung „Glaskörper“ Anspruch erheben könnte; dafür tritt dann die Continuität der Hypodermis mit den Augenweichtheilen inclusive Retina um so entschiedener in den Vordergrund. Als unzweifelhaft am Linsenaufbau betheilig sehen wir bei *Iulus* diejenigen Pigmentzellen an, welche den Kegel-

mantel der inneren Linsenprotuberanz überziehen; wie aber die Bildung der abgestutzten Grenzfläche des Conus zu Stande kommt, das wissen wir einfach nicht. — Dasselbe gilt auch für *Glomeris*. — Bei *Scutigera* endlich treffen wir wieder anscheinend analoge lichtdurchlassende Elemente in einer Beziehung zur inneren Linsenfläche (die Segmente des Krystallkörpers), die uns unbedingt auch die Abhängigkeit der Linse von jenen verrathen würde — wenn sie eben nur Zellen wären; andere Elemente aber können wir kaum dafür verantwortlich machen.

Den Beweis zu führen, dass auch die Zurückführung der Retinaelemente auf die Hypodermis in allgemeiner Weise zur Zeit noch nicht gelingen kann, das darf ich mir wohl ersparen. Hoffentlich sind spätere Forscher glücklicher als ich.

Unabhängig von der Unsicherheit der morphologischen Deutung der einzelnen Augenbestandtheile, nicht berührt von der vorläufigen Ergebnisslosigkeit derselben, bleibt die Würdigung der Leistung des Myriapodenauges, über die noch ein paar Worte gestattet sein mögen.

Während man nach Graber's Untersuchungen einfach annehmen müsste, dass wenigstens die Augen der *Scolopendriden*, sowie von *Lithobius* und *Iulus* nach Art des Spinnenauges — wir können auch sagen, des Vertebratenauges — durch Bildperception functioniren, unbekümmert um die Schwierigkeiten, die sich bei letzteren beiden Gattungen aus der grösseren Augenzahl ergeben, stellt sich nach meinen Untersuchungen die Sache für mich in einem ganz andern Lichte dar. Weit entfernt, die Bilderzeugung wenigstens durch die so schön und regelmässig gewölbten Linsen von *Scolopendriden*, *Lithobius* und *Glomeris* in Abrede stellen zu wollen (für *Iulus* ist sie mir allerdings mehr als zweifelhaft), glaube ich doch den Nachweis wagen zu dürfen, dass dieselbe hier fast ebenso nutzlos, d. h. unwesentlich ist, wie im Facettenauge der Insecten und Crustaceen. Ich stütze mich hiefür auf den Bau der Retina: allerdings nicht, wie dort, um aus der geringfügigen Zahl der percipirenden Elemente, für welche uns auch hier die Stäbchen gelten müssen, oder aus ihrer aus der Projectionsebene des Bildes hinausgerückten Lage die Insufficienz derselben zur Bildperception zu demonstrieren; sondern ich fusse wesentlich auf ihrer Richtung zum einfallenden Lichte, um darzuthun, dass an eine Perception nach jenem Modus nicht wohl zu denken ist,



so lange die zur Zeit geltenden Anschauungen über die Rolle der Stäbchen beim Perceptionsacte Geltung haben.

Vergleichen wir das Auge eines der von mir untersuchten *Scolopendriden* mit dem Stemma einer Spinne, Insectenlarve oder eines Insectes, wie ich sie früher (l. c. Taf. I—V.) zur Darstellung brachte, so ergeben sich die schon oben angedeuteten, für die Interpretation in functioneller Hinsicht besonders wichtigen Unterschiede zwischen beiden Formen wie folgt. Im gewöhnlichen Arthropodenstemma treffen wir in einem durch die Ausdehnung des Glaskörpers bestimmten, bald grösseren bald kleineren Abstand von der Linse die Retina als eine mehr oder weniger regelmässig concentrisch mit der Linse gekrümmte Projectionsfläche, auf der die percipirenden Elemente (Stäbchen) annähernd senkrecht, also so stehen, dass sie ihre Querschnitte dem auf der Projectionsfläche zur Vereinigung gelangenden Lichte zur Durchstrahlung darbieten; und darauf beruht die gesonderte Perception des von den besondern leuchtenden Punkten des Gesichtsfeldes kommenden Lichtes. Hier dagegen, im Scolopendridenauge, schliessen sich dicht an die Linse eine Menge senkrecht zur Augenaxe gerichteter, schichtenweise hinter einander liegender Perceptionselemente an, von einer Anordnung also, die eine gesonderte Perception des von bestimmten Punkten kommenden, durch die Linse in bestimmter Tiefe wieder vereinigten Lichtes geradezu zur Unmöglichkeit machen muss. Denn es ist nicht einzusehen, warum die Lichtstrahlen, die vor und nach ihrer Vereinigung hinter der Linse eine Menge von Stäbchen der Quere nach zu durchsetzen haben, alle diese nicht, sondern nur ganz allein jene erregen sollen, auf denen sie sich vereinigen: afficiren sie aber alle durchlaufenen Stäbchen, so erregt das von einem Punkte ausgehende Strahlenbüschel statt eines oder nur weniger Stäbchen, wie im Spinnenaug z. B., deren eine ganze Menge. Da dies aber von jedem von einem beliebigen Punkte der Aussenwelt, der überhaupt Strahlen in das Auge senden kann, ausgehenden Strahlenbüschel gilt, so müssen nothwendig alle Stäbchen ziemlich gleichmässig von der gesammten Lichtmasse afficirt werden. Damit ist aber die Fundamentalbedingung für die gesonderte Perception verletzt.

Zum gleichen Resultate führt eine etwas andere Betrachtungsweise. Jedes der quer gerichteten Stäbchen ist seiner ganzen Erstreckung nach der Durchstrahlung ausgesetzt, aber auf jeden

Bruchtheil seiner Erstreckung kann durch die Projection der Linse anderes, von verschiedenen Punkten der Aussenwelt ausgehendes Licht fallen. Dass ein solches Stäbchen nur an einer bestimmten Stelle percipire, wäre eine willkürliche, durch keinen Anhaltspunkt zu stützende Annahme; reagirt es aber überall gleichmässig, so müssen die verschiedenartigsten Eindrücke sich mischen oder compensiren, und damit ist wieder jede Specification aufgehoben.

Kurz, wir mögen die Sache drehen und wenden wie wir wollen: sind die von mir als Perceptionsorgane analog denen in andern Augen gedeuteten Stäbchen wirklich die Träger dieser Function, so ist, und hauptsächlich durch ihre Anordnung, eine jede Unterscheidung der lichtaussendenden Körper der Aussenwelt, jedes auf Localisirung der Eindrücke beruhende Sehen, ausgeschlossen, und es bleibt nichts übrig, als die Wahrnehmung von Hell und Dunkel in ihren verschiedenen Abstufungen; und dies Resultat wird auch durch den Umstand, dass jederseits vier solcher unvollkommen functionirenden Augen vorhanden sind, nicht wesentlich modificirt.

Wenn uns bei dieser Betrachtungsweise unser Resultat als ein etwas paradoxes erscheint, so ist das wohl hauptsächlich dem Umstande zuzuschreiben, dass hier unverhältnissmässig grosse Mittel aufgewandt werden, mit denen, wie man versucht ist zu sagen, die Natur weit mehr hätte ausrichten können. Es wäre in der That anscheinend ein Leichtes gewesen, aus einem solchen Scolopendridenauge ein Organ zu schaffen, das hinsichtlich der Leistungsfähigkeit sich an die Spinnenaugen hätte anreihen lassen; es hätte dazu ja nur der Umlagerung des ohnehin schon vorhandenen Materials, der Zellen des Glaskörpers, sowie der Retina nebst den Stäbchen bedurft. Warum sie dies unverantwortlicher Weise unterlassen hat, diese Frage zu erörtern können wir den Teleologen und Dysteleologen überlassen.

Prüfen wir nun ein Einzelauge von *Iulus* und von *Glomeris* nach diesen Gesichtspunkten, so dürfte die Ausführung, dass das Resultat ganz das gleiche wie vorhin sein müsse wegen derselben Anomalie der Stäbchenrichtung zum einfallenden Lichte, wohl überflüssig sein. Selbst wenn man die Einzelstäbchen in diesen Augen, die, wie ich oben gezeigt habe, numerisch die Zellen, sowie auch die zutretenden Opticusfasern weit übertreffen, als ebensoviele Elementarorgane der Perception in Rechnung bringen wollte — was aber schwierig plausibel zu machen sein dürfte — so würde da-

durch das Resultat nicht berührt werden. — Nur in einer Beziehung hat das Auge dieser Thiere, namentlich von *Iulus*, einen Vorsprung vor dem der *Scolopendriden* voraus, indem die Einzelorgane sich nach den Bedingungen des musivischen Sehens ergänzen können. Bei der so geringen Anzahl von Augen bei *Iulus*, der noch weit geringern bei *Glomeris* dürfte aber dieser Vorsprung kaum hoch anzuschlagen sein.

Nicht ganz so leicht ist der Nachweis des gleichen Verhaltens für das Auge von *Lithobius* zu führen, da hier, die Richtigkeit meiner Beobachtungen vorausgesetzt, wenigstens ein Theil der Stäbchen ihre Querschnitte dem einfallenden Lichte zuwenden. Hier kommt aber noch mehr ein Umstand in Betracht, der zwar auch bei den vorhin besprochenen Augen sich findet, jedoch nur als ein Moment von secundärer Bedeutung: es ist dies der Mangel an dem die Stäbchen von einander isolirenden Pigment, der eine scharfe Localisirung des Reizes nicht gestattet. Ausserdem ist der nur geringen Stäbchenzahl Rechnung zu tragen als eines ferneren Momentes für die Unwahrscheinlichkeit der Bildperception. Dagegen würde auch in diesem Falle durch die Aneinanderlagerung einer wenn auch nur beschränkten Anzahl von Einzelaugen eine gewisse Abstufungsfähigkeit der gleichzeitigen Eindrücke nach der Art des musivischen Sehens anzunehmen sein.

Weit einfacher liegen die Dinge für das Auge von *Scutigera*. Ich habe dasselbe schon oben als ein zusammengesetztes bezeichnet, dessen Anordnungsverhältnisse, von allen innern Structurverschiedenheiten abgesehen, durchweg nur mit denen der Insecten und Crustaceen verglichen werden können. Dass auch die aus der morphologischen Beschaffenheit abzuleitende Leistung des Einzelauges sowohl wie des Gesamtcomplexes von der dort herrschenden nicht in irgend wesentlichen Beziehungen differiren kann, glaube ich hier um so weniger ausführen zu müssen, als ich schon früher (l. c. pag. 142—157) die hierbei maassgebenden Factoren einer eingehenden Analyse unterworfen habe, und daher wohl darauf verweisen darf.

Nur noch eine kurze Bemerkung zum Schlusse. In meinem Buche habe ich geglaubt, das Facettenauge von *Limulus* in nähere Verwandtschaft zu dem Myriapodenaug zu dürfen (l. c. pag. 131). Jetzt, nach näherer Kenntniss dieses letzteren, habe ich jene Ansicht allerdings zu modificiren, d. h. jene Verwandtschaft

auf diejenigen Myriapodenaugen einzuschränken, die, wie *Iulus* und *Glomeris*, am evidentesten einschichtig sind, wie es das Auge von *Limulus* auch zu sein scheint. Eine weitere Discussion darüber würde, da noch eine Reihe von Lücken auszufüllen sind, zu nichts führen.

Rostock, Ende Juni 1880.

---

### Nachtrag.

Wenige Tage nach Absendung des Manuscripts vorstehender Arbeit erhielt ich durch die Güte des Verfassers die nunmehr gedruckte ausführliche Arbeit Sograff's über Myriapoden<sup>1)</sup>. Der Text ist mir leider unverständlich, aber die — beiläufig bemerkt, mit seltener Meisterschaft gezeichneten und ebenfalls sehr schön in Farbendruck ausgeführten — Tafeln (namentlich Taf. III) bieten, falls ich sie richtig verstehe, wenigstens einige Anhaltspunkte zur Vergleichung seiner Resultate mit den meinigen. Seine Untersuchungen erstrecken sich auf *Scolopendra aralo-caspica* (Fig. 16, 17), *Lithobius forficatus* (Fig. 14) und *Cermatia coleoptrata* (*Scutigera araneoides*) (Fig. 15). Trotzdem ich nach diesen Zeichnungen eine Reihe von Differenzen zwischen unsern Untersuchungen sehe, sind sie doch weit eher unter sich vergleichbar, als mit denen Graber's, da (für *Scolopendra* und *Lithobius* wenigstens) die Elemente der Retina überall einzellig dargestellt sind.

Von *Scolopendra* hat Sograff keinen Längsschnitt durch das ganze Auge, sondern nur einen Querschnitt durch die Retina (Fig. 17) sowie ein Stück eines Längsschnittes einer Randpartie derselben (Fig. 16) gegeben. Aus beiden geht hervor, dass auch hier die Stäbchen horizontal gelagert sind; freilich scheint der Erhaltungszustand seines Materiales, nach der Art zu schliessen, wie er die Stäbchen wiedergibt, sehr ungünstig gewesen zu sein. — Bei *Lithobius* scheint ihm die Differenzirung der hinter der Linse gelegenen Zellen des Augenanmantels in haartragende Zellen und Retinazellen nicht klar geworden zu sein; er zeichnet sie im

---

1) Anatomie von *Lithobius forficatus*. Moskau 1880. Mit 3 Taf. gr. 4°. (In russischer Sprache.)

ganzen Umfang gleichmässig, die vordern ohne den charakteristischen Haarbesatz, die hinteren ohne Stäbchen; ausserdem fehlt die Andeutung des Uebergangs der Opticusfasern in die Retinazellen. Dagegen sind ihm die hinter der Linsenmitte gelegenen Kerne nicht entgangen; nach der Buchstabenbezeichnung (crp. vit.) zu schliessen, bezeichnet er sie als Glaskörper, was morphologisch sicherlich nicht zu beanstanden ist, obschon sie physiologisch kaum die Rolle eines solchen spielen können.

Am wenigsten scheint seine Untersuchung des Auges von *Scutigera (Cermatia)* vom Glück begünstigt gewesen zu sein. Ich finde in seiner Figur 15 zwar wohl den „Krystallkörper“ (crp. vitr.), sowie die Retinula (nrv.) wieder, aber von all den so eigenthümlichen Structurverhältnissen, welche ich ausführlich oben beschrieben habe, ist nichts angegeben. — Wenn die kugeligen Körper, die er im Krystallkörper zeichnet, Kerne der Segmente desselben vorstellen sollten, so ist es ja wohl möglich, dass er hierin vielleicht glücklicher war als ich; doch können in dieser Region gar leicht Verwechslungen mit Kernen der Pigmentzellen oder der vordern Retinulazellen vorkommen.

Rostock, 10. Juli 1880.

---

### Erklärung der Abbildungen auf Tafel XX und XXI.

---

Bedeutung einiger mehrfach vorkommenden Buchstaben.

L	= Linse.
Lf	= Linsenfacette (Fig. 15, 17).
Cu	= Aeussere (Leibes-) Cuticula.
Cu <sup>I</sup>	= Cuticula um das Einzelauge.
Cu <sup>II</sup>	= Innere Cuticula.
Gk	= Glaskörper.
Hy	= Hypodermis.
Rz	= Retinazellen.
Rl <sup>I</sup> , Rl <sup>II</sup>	= Retinulazellen.
St	= Stäbchen.

Rm <sup>I</sup> , Rm <sup>II</sup>	= Rhabdom.
Pg, Pg <sup>I</sup> , P <sup>III</sup>	= Pigmentzellen.
H Z	= Haartragende Zellen (Fig. 9, 10).
Kk	= Krystallkörper.
Op	= Nervus opticus.
N	= Nervenfaser (Fig. 17, 18).

## T a f e l XX.

- Fig. 1. Durchschnitt durch ein Auge von *Scolopendra tahitiana* (Vgr. <sup>120</sup>/<sub>1</sub>) mit noch erhaltenem Pigment.
- Fig. 2. Seitlicher Theil des Glaskörpers und der Retina von derselben Art. (Vgr. <sup>450</sup>/<sub>1</sub>, Imm. 1. Oc. III Zeiss.) Die Stäbchen (St.) sind aus Raumrücksichten im Verhältniss zu den Retinazellen viel zu kurz gezeichnet.
- Fig. 3. Durchschnitt durch ein Auge von *Cormocephalus foecundus*. (Vgr. <sup>340</sup>/<sub>1</sub>, Imm. 1. Oc. II.) Das Pigment ist grossentheils durch Kalilauge zerstört.
- Fig. 4. Durchschnitt durch ein Auge von *Heterostoma australicum* (Vgr. <sup>340</sup>/<sub>1</sub>, Imm. 1. Oc. II); nach Behandlung mit Ac. nitr., wodurch das Pigment nur theilweise gelöst, aber geröthet wurde.
- Fig. 5. Durchschnitt durch den vorderen Theil eines Auges von *Branchiostoma australicum* (Vgr. <sup>340</sup>/<sub>1</sub>, Imm. 1. Oc. II); Linse noch unausgebildet, der Glaskörper sehr stark und abnorm entwickelt, was auf überstandene Häutung schliessen lässt.
- Fig. 6. Querschnitt durch einige Retinazellen von *Cormocephalus gracilis* (Vgr. <sup>760</sup>/<sub>1</sub>, Imm. 3, Oc. I). Die Pigmentkörner sind etwas zu klein ausgefallen.
- Fig. 7. Querschnitt durch einige Stäbchen der gleichen Art; bei derselben Vergrösserung gezeichnet.
- Fig. 8. Cuticula und äussere Pigmentlage (Pg.) eines Auges von *Heterostoma australicum* im Querschnitt, nach Entfärbung durch Kalilauge (Vgr. <sup>450</sup>/<sub>1</sub>, Imm. 1. Oc. III).
- Fig. 9. Schnitt durch zwei Einzelaugen von *Lithobius*; von einem ziemlich kleinen Exemplar. (Vgr. <sup>590</sup>/<sub>1</sub>, Imm. 2. Oc. II.) Nach Entfärbung durch Salzsäure, und Kerntinktion durch das gelöste Pigment. — Zwischen den Einzelaugen liegen einzellige Integumentdrüsen (Dr.). K, Kerne hinter der Linse.
- Fig. 10. Querschnitt durch ein solches Auge in der Region der haartragenden Zellen, etwas schematisirt; bei gleicher Vergr. gezeichnet.

## Tafel XXI.

- Fig. 11. Schnitt durch zwei Einzelaugen von *Iulus* (1, 2), bei gl. Vergr. — 1, Auge mit zerstörtem, 2, Auge mit noch fast völlig erhaltenem Pigment.
- Fig. 12. Querschnitt durch die Retina zweier solcher Augen, entfärbt, bei gleicher Vergr.
- Fig. 13. Schnitt durch zwei Einzelaugen von *Glomeris* (Vgr.  $340/1$ , Imm. 1. Oc. II). 1, mit zerstörtem, 2, mit erhaltenem Pigment.
- Fig. 14. Wahrscheinlich etwas schräger Schnitt durch ein Auge von *Glomeris*, bei gl. Vergr.
- Fig. 15. Zwei Einzelaugen von *Scutigera*, noch mit Pigment (Vgr.  $350/1$ , E, Oc. II).
- Fig. 16. Querschnitt durch zwei Einzelaugen ebendaher, in der Region der vordern Pigmentzellen (Pg.) (Vgr.  $590/1$ , Imm. 2. Oc. II).
- Fig. 17. Einzelauge, ebendaher, mit Salzsäure entfärbt, mit Pigmenttinktion. (Vgr. dieselbe.)
- Fig. 18. Vorderer Theil der Weichtheile eines Einzelauges des gleichen Thieres, gleiche Vergr. und Behandlung.
- Fig. 19. Querschnitte durch eine Anzahl Retinulae desselben Thieres in verschiedenen Höhen, bei gl. Vgr. — A, vier Querschnitte durch den vordersten Theil, in der Region der Kerne. — B, 1—3. Querschnitte durch den innern soliden Theil. — C, 1, 2. Querschnitte durch Retinulae eines andern Exemplares; 1, durch den innersten Theil des Trichters, 2, durch den soliden Theil.

## Ueber die centralen Endigungen des Nervus opticus.

Von

Dr. **J. Stilling,**

Privatdocent der Augenheilkunde a. d. Universität Strassburg.

(Anatomisches Institut zu Strassburg, Elsass.)

---

Hierzu Tafel XXII.

---

Bereits seit einer Reihe von Jahren bin ich mit Untersuchungen über den Bau der optischen Centralorgane beschäftigt und habe auch einen Theil der erhaltenen Resultate mehrfach mitgetheilt, sowie die entsprechenden Präparate demonstrirt. Da jedoch die Vollendung des grösseren Werkes, mit dessen Herausgabe ich beschäftigt bin, noch einige Zeit in Anspruch nehmen wird, folge ich mit Vergnügen der Aufforderung des Herrn Professor Waldeyer, in diesem Archiv eine gedrängte Uebersicht der Untersuchungen zu geben, soweit sie die Endigungen des Sehnerven betreffen.

Was zunächst die Methoden der Untersuchung anlangt, so habe ich bis noch vor einem Jahre ausschliesslich die Methode der successiven Querschnitte benutzt. Schon dabei wird es klar, eine wie grosse Rolle bei der Untersuchung eines noch immer wenig erforschten Gebietes die fortwährende genaue Betrachtung mit unbewaffnetem Auge spielt. Schon die einfache Betrachtung der natürlichen Oberfläche der Gehirnthelle und eine aufmerksame Vergleichung derselben an einer grossen Anzahl verschiedener Gehirne liefert Aufschlüsse über allerlei Verhältnisse, die demjenigen schlechterdings entgehen müssen, der von vorn herein mit der Anfertigung der Querschnitte beginnt. Der bisher nur von wenigen Beobachtern gesehene obere Vierhügelast, der Ursprung der Tractusfasern von einem grossen Theile der Oberfläche des Sehhügels, die Zwischen-Vierhügelwurzel und Anderes gehört hierher. Demnächst spielt keine kleine Rolle die aufmerksame makroskopische Betrachtung einer



jeden Durchschnittsfläche, nicht etwa nur des Durchschnittes. An Präparaten, die gut in Müller'scher Lösung gehärtet, nachher gut ausgewässert in Alkohol gelegt sind, scheidet sich bereits sehr schön die Faserung von der eingelagerten grauen Substanz ohne Anwendung weiterer färbender Mittel, und treten schon bei aufmerksamer Betrachtung der Schnittflächen Verhältnisse zu Tage, auf welche man bei alleiniger Anwendung der successiven Querschnitte für die mikroskopische Untersuchung vielleicht gar nicht, jedenfalls aber nur mit unendlicher Mühe gelangen könnte. Es gehört hierher der Faserverlauf durch die Corpora geniculata, vor Allem aber die massenhaften Uebergänge von Tractusfasern zwischen die Faserbündel des Grosshirnschenkels. Aber wenn man sich auch auf solche Weise recht werthvolle Anhaltspuncte verschaffen kann für die späteren, genaueren, mikroskopischen Untersuchungen mittelst der successiven Querschnitte, so kommt man dennoch nach und nach zu der Ueberzeugung, dass man damit allein nicht ausreicht. Die Anatomie des Grosshirns muss um so mehr zunächst für das unbewaffnete Auge gelichtet werden, als die so vielfach höckrige Beschaffenheit der Oberfläche, die mannichfaltigen Verbiegungen, ja halb spiraligen Windungen der Faserzüge der Querschnittsmethode noch bedeutend grössere Schwierigkeiten in den Weg thürmen, als dies für das Rückenmark und die Medulla oblongata, ja selbst das Kleinhirn, der Fall ist. Wir bedürfen ferner um so dringender eines Leitfadens in den Faserlabirynthen des Grosshirns, als schliesslich die Querschnittsmethode, da wo sie den Faserverlauf auf längere Strecken hin zu enträthseln sich bestrebt, doch keinen völlig anschaulichen Beweis für ihre Sätze zu geben vermag, sondern den Forscher zwingt, durch logische Combination die mangelhafte Anschauung zu ergänzen.

Aus allen diesen Gründen habe ich seit einiger Zeit eine Methode wieder hervorzuholen und weiter auszubilden versucht, die bereits früher, besonders von den älteren Meistern der Anatomie, vielfach ausgeübt worden ist, sich aber bis jetzt keine bedeutende und keine bleibende Stellung zu erringen vermocht hat, nämlich die Methode der Zerfaserung. Ich habe versucht, auf grössere Strecken mit Pincette und Scheere, mit Messer und Nadel, die Faserbündel zu isoliren, und die Resultate dieses Verfahrens sind bis jetzt sehr befriedigend ausgefallen. Nicht nur gelang es, die Verhältnisse des Chiasma klar zu legen, die Ursprünge aus dem

Thalamus opticus und den Vierhügeln anschaulicher darzustellen als dies auf Durchschnitten möglich ist, es gelang mir vor allen Dingen der Nachweis, dass der Opticus zum Theil aus dem verlängerten Mark, resp. dem Rückenmark entspringt, so dass derselbe höchst wahrscheinlich zum Theil ein reiner Spinalnerv ist, eine Thatsache, die nicht nur in anatomischer, sondern auch in physiologischer und pathologischer Hinsicht von grosser Bedeutung ist.

Die vorgängige Behandlung von Hirntheilen, die für die Zerfaserung bestimmt sind, ist eine mannichfache. Als erstes und einfachstes Verfahren nenne ich die gewöhnliche Härtung in Müller'scher Lösung und Alcohol, also dieselbe Vorbereitung wie für die Anwendung der Querschnittsmethode. Man fertigt von dem vorliegenden Hirnstück zwei Durchchnittshälften, und beginnt von der Fläche mit den Präparationsinstrumenten denjenigen Faserzügen in die Tiefe nachzugehen, deren Verlauf man studiren will. Die querdurchschnittenen Fasern heben sich leicht ab von den längsdurchschnittenen beim Betrachten der Schnittfläche, so dass man die letzteren schonend von den ersteren ablösen kann, und nun auf längere Strecken längsverlaufende Fasern, gleichviel ob dieselben einen gestreckten oder gebogenen Verlauf haben, gut verfolgen kann. Die absteigende Wurzel z. B. erhält man auf diese einfache Weise am Besten.

In anderen Fällen legt man die in Müller'scher Flüssigkeit längere Zeit aufbewahrten Hirnstücke nach der Auswässerung nur kurze Zeit in Alcohol, so dass sie nicht denjenigen Grad von Härtung erreichen, welcher für Anfertigung von feinen Durchschnitten nöthig ist, und zieht alsdann mit feinen Pincetten, vorsichtig operirend und mit Hilfe der Lupe, die einzelnen Faserplatten von einander ab. — Behufs weiterer Isolation empfiehlt es sich ein auf solche Weise bereits etwas zerfasertes Präparat eine Zeitlang in Glycerin zu legen, bis es anfängt weich zu werden, worauf man denn auf ähnliche Weise, wie vorhin, aber unter Wasser präparirend, die Faserzüge noch weiter trennen kann. Ist man an der Grenze angelangt, so kann man das Präparat mit Picrocarmin rasch färben, und dann nach vorheriger Entwässerung in Nelkenöl einlegen, durch welche Procedur die Fasern sehr geschmeidig und doch so consistent werden, dass sie sich noch weiter und so weit trennen lassen, dass das Präparat im Oel schwimmend der Unter-

suchung mit schwachen Vergrösserungen leicht zugänglich wird. Zur definitiven Aufbewahrung giesst man das Präparat in ein Uhrschälchen, welches mit Canadabalsam gefüllt und dann verschlossen wird. Es liegt dann im Balsam wie ein Bernsteineinschluss und stellt ein äusserst zierliches und elegantes, leicht transportables Demonstrationsobject dar.

Ganz besonders für demonstrative Zwecke aber angewendet zu werden verdient der Holzessig, ein Reagens zu dessen Studium für die vorliegenden Zwecke ich durch Herrn v. Recklinghausen veranlasst worden bin. Zuerst durch denselben auf die Möglichkeit aufmerksam gemacht, dass durch Holzessig eine Isolation der einzelnen Faserbündel an vorher gut gehärteten Präparaten zu bewerkstelligen sei, habe ich mir die Ausbildung dieser Modification der Zerfaserungsmethode in letzter Zeit ganz besonders angelegen sein lassen. Man verwendet theils rohen, theils rectificirten Holzessig, und präparirt unter Wasser, bis der gewünschte Grad der Isolirung erreicht ist. Für mikroskopische Präparate fällt hier besonders der Umstand in's Gewicht, dass das Bindegewebe völlig glasig durchsichtig aufquillt, die Nervenfasersubstanz glänzend weiss wird, und sich von der bräunlich verfärbten grauen Substanz in ausgezeichnet schöner Weise abhebt. Man kann behufs Aufbewahrung die Präparate eine Zeitlang in verdünntem Holzessig einfach liegen lassen, bis sie genügend durchmustert und gezeichnet sind, oder sie auch für immer sichern, indem man sie nach der so eben beschriebenen Weise mit Picrocarmin und Nelkenöl, oder auch einfach mit letzterem behandelt. Schwache mikroskopische Vergrösserungen können alsdann leicht angewandt werden.

Was nun die rein mikroskopische Untersuchung anlangt, so habe ich mich bis jetzt noch fast ausschliesslich an die Anfertigung von feinen Querschnitten gehalten und gestrebt, die Zerfaserungsmethode durch die Schnittführung zu controliren und umgekehrt. Mikrotome habe ich nicht benutzt, sondern mit grossen Massen (wie dieselben von Benedict Stilling angegeben sind) aus freier Hand geschnitten. Die Vergleichen, die ich angestellt habe mit Mikrotompräparaten, schien mir mindestens nicht einen Vorzug der letzteren zu ergeben. — Immerhin erlaube ich mir schon jetzt zu bemerken, dass die Zerfaserungsmethode auch für die mikroskopische Untersuchung mit höheren Vergrösserungen bei

gehöriger Ausbildung mit grossem Vortheil wird verwendet werden können, und dabei in erster Linie wiederum der Holzessig eine Rolle spielen wird. Er ist mir schon jetzt gelungen, Nervenfaserbündel auf Strecken von mindestens ein Pariser Zoll Länge soweit zu isoliren, dass sie nach Färbung mit Pierocarmin sehr starken Vergrösserungen zugänglich sind. — Die Vortheile der geschilderten Präparationsweisen, mit Vorbehalt weiterer sorgfältiger Ausbildung derselben gegenüber der ausschliesslichen Anwendung der Querschnittsmethode liegen zu sehr auf der Hand, als dass es nöthig wäre, an dieser Stelle darüber noch weitere Bemerkungen zu machen. Nur mag es mir gestattet sein, meine Ueberzeugung schon jetzt dahin auszusprechen, dass ein befriedigender Abschluss der Anatomie des centralen Nervensystems zu erwarten sei nicht von der Anwendung einer Methode allein, sondern der beständigen Combination beider, durch ihre fortwährende gegenseitige Controle. — Ich gebe nunmehr eine kurze, gedrängte Darstellung der auf dem geschilderten Wege erhaltenen Resultate.

### 1. Chiasma nervorum opticorum.

Die Verhältnisse des Chiasma sind von den alten Meistern der Anatomie (wie Arnold) im Ganzen richtig geschildert worden. Ihre Angaben haben durch die bekannten Experimente von Gudden in neuerer Zeit zum grossen Theil abermalige Bestätigung gefunden, soweit dies für die Untersuchung an Thieren möglich war. Für einen definitiven Abschluss der hier in Betracht kommenden Verhältnisse ist es jedoch nothwendig, den Bau des menschlichen Chiasma ins Auge zu fassen.

Es besteht dasselbe aus einem Kern sich kreuzender Faserbündel, um die gewissermassen eine zweite Lage von Bündeln in der Art herumgelegt und dann zusammengeschlagen ist, dass die innere sich kreuzende Lage vollkommen von der äusseren eingeschlossen ist; eine Anschauung, für die auch die Thatsache spricht, dass mitunter im Inneren des Tractus sich ein blinder Kanal findet wie zuerst Wagner beschrieben, ich selbst habe bestätigen können. Es gelangen auf diese Weise ungekreuzte Bündel auf die Vorder-, Hinter- und Seitenfläche des Chiasma. Die ungekreuzten Bündel sind beim Menschen mindestens ebenso mächtig, als die gekreuzten, ein bis jetzt noch nicht in dieser Art

dargestelltes Verhältniss, dessen genaue anschauliche Kenntniss nur mittelst der Isolationsmethode zu erlangen ist. Die ausschliessliche Anwendung der Methode der Querschnitte trägt die Schuld, dass man beim Menschen die Zahl der ungekreuzten Bündel für bedeutend schwächer hielt, als dies in Wahrheit der Fall ist. Da die ungekreuzten Bündel die gekreuzten gleichsam einwickeln, so können Flächenschnitte ihren Verlauf und ihre Zahl nicht genügend klar legen. — Die völlige Einwicklung der inneren Schichten durch die äussere bedingt ferner die Existenz zweier mächtigen Commissuren, der Commissura arcuata anterior und posterior der alten Anatomen. Die Existenz der letzteren hat für Thiere Gudden <sup>1)</sup> mittelst seiner eigenen bekannten Methoden wiederum bewiesen; was die beim Menschen sehr mächtige, den ganzen vorderen Winkel des Chiasma füllende und sich zugleich auf Vorder- und Hinterfläche ausbreitende Commissura arcuata anterior betrifft, so fehlt dieselbe, nach dem was ich gesehen habe, bei den von Gudden untersuchten Thieren. Es ist eine höchst interessante Aufgabe für die vergleichende Anatomie, durch die gesammte Thierreihe hindurch zu constatiren, welche Sehnervenfasern bei der untersten Classe vorhanden sind, und welche neuen sich allmählich bei der Fortentwicklung zu höher organisirten Geschöpfen hinzugesellen, doch ist hier nicht thunlich weiter bei dieser Frage zu verweilen. Auch über die an die Commissura posterior sich anschliessende Meynert'sche Commissur soll hier Nichts ausführlicheres gebracht werden.

Bündel, die aus dem Tuberculum cinereum kommen, hat bereits Gudden beschrieben. Ich fand Fasern derselben beim Menschen in directem Zusammenhange mit bipolaren Nervenzellen dieses Gebildes.

## 2. Oberflächlicher Verlauf und Theilung des Tractus opticus.

Während seines Verlaufes an der Hirnbasis ist der Tractus opticus verwachsen mit der Substantia perforata antica, und zeigt

---

1) Ich schliesse mich Gudden in sofern völlig an, als ich die hintere Commissur ebenfalls als nicht zum eigentlichen Tractus gehörig betrachten kann, sehe dieselbe jedoch als eine Verbindung von Hirnthteilen an, welche eine sehr directe Beziehung zur Physiologie des Sehens besitzen.

sich auf feinen Querschnitten, dass die Zellen derselben am Rande des Tractus sich zwischen dessen Faserzüge hineindrängen <sup>1)</sup>).

In der Nähe des Sehhügels theilt sich der Tractus in drei Aeste. Zwei gehen zu den beiden Corporibus geniculatis, der dritte Ast geht zwischen den beiden anderen hindurch, sich in der Furche hinziehend, die durch die beiden Kniehöcker gebildet wird, begreift in sich die Faserzüge des Brachium conjunctivum anticum, direct hinüberziehend zum Corpus quadrigeminum superius <sup>2)</sup>. Die verschiedene Ausbildung der Faserzüge zwischen der ursprünglichen Theilungsstelle und dem Brachium conjunctivum anticum trägt die Schuld daran, dass der mittlere Ast bisher noch wenig beschrieben worden ist. Die denselben repräsentirenden Faserzüge sind häufig so schwach ausgeprägt, dass sie bei nicht sehr minutiöser Betrachtung unbemerkt bleiben müssen, in andern Fällen sind sie stärker, und können so mächtig werden, dass ein dicker cylindrischer Strang von der Theilungsstelle nach dem oberen Vierhügel geht, gegen den sich das Brachium conjunctivum anticum durchaus nicht absetzt. Eine aufmerksame Vergleichung verschiedener Gehirne bei Betrachtung der Oberfläche schafft hier bereits völlige Klarheit; von grossem demonstrativen Werthe ist auch hier die Behandlung mit Holzessig. Querschnitte vollends zeigen den directen Uebergang des Brachium conjunctivum anticum in den Stamm des Tractus, sowie die völlige Trennung von der grauen Substanz des Thalamus.

Wir haben also zunächst die drei oberflächlichen Aeste und ihre weitere Theilung zu betrachten.

---

1) Dies Verhältniss ist bereits von J. Wagner sehr richtig geschildert. Vgl. Henle, Anatomie, 2. Aufl., Bd. III, Abth. 2, pag. 284.

2) Huguenin (Archiv f. Psychiatrie, Bd. V, p. 341 ff.) bildet bereits diesen Ast richtig ab, giebt jedoch an, ebenda p. 192, dass nur die oberflächlichen Faserzüge des Brachium conjunctivum anticum aus dem Tractus stammen. Forel (Archiv f. Psychiatrie, VII, p. 460) hat offenbar den Ast auch gesehen, aber nicht bis zur Theilungsstelle verfolgt. Er sagt, er stamme aus der die Corp. geniculata bedeckenden Opticusfaserung. Die Theilung des Astes in einen oberflächlichen und tiefen Zug scheint keiner dieser beiden Forscher bemerkt zu haben. Ich habe dieselbe zuerst 1879 gezeigt. (Vgl. Zehender, Bericht des Heidelberger Ophthalmologencongresses, sowie Hirschberg's Centralblatt für Augenheilkunde, Februar 1880.) Schwalbe (Neurologie, 1880) bildet ebenfalls den mittleren Ast ab und beschreibt seinen Verlauf, die Theilung ausgenommen.

Erster Ast. Derselbe nimmt seinen Lauf nach dem Corpus geniculatum laterale zu, und soll den Angaben der Handbücher nach aus demselben entspringen, welche jedoch den Thatsachen nicht entsprechen. Die Querschnitte wie die Isolationspräparate weisen übereinstimmend nach, dass die Tractusfasern über und neben dem Corpus geniculatum laterale und durch dasselbe hindurch ihren Lauf fortsetzen. Schon das Verhältniss des dicken Tractus opticus zu dem kleinen Hügel der grauen Substanz des C. geniculatum fordert zu einer näheren Untersuchung auf, und bei oberflächlicher Betrachtung zeigt sich, dass dasselbe völlig bedeckt ist von einer Rindenschichte von Tractusfasern, die auf der Oberfläche des Thalamus fächerartig ausstrahlend weiter verlaufen<sup>1)</sup>. Die bekannten weissen Schichten im Inneren zeigen sich auf einer Reihe successiver Querschnitte als directe Fortsetzungen der Tractusfasern, die auf der Thalamusseite wieder austreten, um sich in der grauen Substanz, welche dessen Füllung bildet, zu verlieren. Aber auch aussen wie innen vom Corpus geniculatum laterale laufen ziemlich mächtige Faserzüge um dasselbe herum in den Thalamus. Die äusseren verlieren sich in der grauen Substanz des Pulvinar<sup>2)</sup>, die inneren, mehr vertical aufsteigend und dann ebenfalls divergent ausstrahlend in denjenigen Theil der grauen Thalamussubstanz, welche dem Tegmentum Cruris cerebri näher gelegen ist. Es verhält sich demnach das Corpus geniculatum laterale dem Tractus gegenüber wie ein eingeschobenes Ganglion (nach Art der Spinalganglien) und verdient besser den Namen Ganglion gen. laterale.

Zweiter Ast. Derselbe geht, wie bereits erwähnt, zwischen beiden Corporibus geniculatis hindurch, das Brachium conjunctivum in sich fassend, nach dem oberen Vierhügel zu. Ehe er sich zu diesem herüberschlägt, giebt er einen kleinen Ast, wie der erste, nach der Oberfläche des Thalamus ab, der sich in die Tænia Thalami optici verliert. Am oberen Vierhügel angekommen, theilt er sich in einen oberflächlichen und einen tiefen Ast. Der letztere dringt direct in die graue Substanz im Innern des Corpus quadrigeminum superius.

1) Bereits von Reil beschrieben.

2) Vgl. auch Huguenin, a. a. O. p. 193, und von früheren Autoren Reichert (Bau des menschlichen Gehirns, 1859, Taf. III Fig. 30 mit Erklärung).

Der oberflächliche Ast theilt sich wiederum doppelt. Die obersten Faserzüge in ziemlich starker Lage bilden quer herüberziehend eine Commissur mit den entsprechenden der andern Seite, die zunächst sich anschliessenden tieferen ziehen zwischen den Vierhügeln in der durch dieselben gebildeten Furche zu dem Velum medullare superius, speciell nach dem Frenulum hin. Schliesslich strahlt ein Theil der Fasern noch auf die Oberfläche des Vierhügels, dort eine ähnliche Deckschicht bildend, wie der erste und theilweise dieser zweite Ast auf der Oberfläche des Sehhügels.

Dritter Ast. Geht nach dem Corpus geniculatum mediale zu, welches ebenfalls irrthümlich in den Handbüchern als Kern des Sehnerven bezeichnet wird. Zwar treten Fasern in seine Substanz ein, welche die Verbindung mit dem oberen Vierhügel vermitteln, aber ein sehr grosser Theil strahlt direct über dasselbe hinweg zum oberen Vierhügel, ein anderer noch bedeutend mächtigerer Theil geht hinter ihm vorbei direct in das Brachium conjunctivum posterius, welches zum Theil auch nur als ein Ast des Tractus betrachtet werden muss. Auch dieser graue Körper ist demnach nur ein Ganglion, eine Auffassung, die dadurch viel Gewicht erhält, dass man beim Menschen wie beim Affen überzählige Corpora geniculata medialis antrifft, und beim Menschen sogar vorkommt, dass das C. gen. mediale nur mit zwei feinen Aestchen am Tractus gewissermassen angehängt ist, ganz ähnlich wie das Ganglion sphenopalatinum am zweiten Trigeminusast. Das wichtigste dem in Rede stehenden dritten Tractus-Ast zugehörige ist der zweifellose Ursprung aus dem hinteren Vierhügel, welcher graue Körper somit ähnliche Beziehungen zum Sehen besitzen muss, wie der vordere <sup>1)</sup>.

---

1) Meynert (Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben, IV. Lieferung 1870, p. 742) beschreibt Bündel zum hinteren Vierhügel, die durch Vermittlung des C. geniculatum mediale vom Sehnerven aus eintreten. Demnach ist ihm der directe hintere Vierhügelast, der ohne Verbindung mit der grauen Masse des inneren Kniehöckers ist, nicht bekannt geworden. Huguenin (a. a. O. p. 342) beschreibt diejenigen Faserzüge, welche von der Deckschichte des C. genic. mediale nach dem hinteren Vierhügel gehen. Diese Verbindung ist auch eine directe, jedoch eine von sehr geringer Mächtigkeit in Vergleich zu den Fasermassen, welche direct in das Brachium conjunctivum posterius eintreten. Sie sind mittelst der Querschnittsmethode, des



Wie aus der gegebenen Schilderung resultirt, gehen die bisher beschriebenen Aeste mit ihren Faserzügen nicht allein in die innere graue Substanz des Thalamus und der Vierhügel, sondern sie bedecken auch die Oberfläche beider Gebilde mit einer dünnen Platte weisser Substanz. Es entspricht diese, den Thalamus wie die Corpora quadrigemina einhüllende Deckschichte dem Tectum opticum (Stieda) der niederen Vertebraten. Ueber ihre genauere Structur soll an dieser Stelle nichts Weiteres mitgetheilt werden und verweise ich in Bezug auf die Details auf meine grössere Arbeit.

Wir kommen nunmehr zu dem wesentlichsten Theile dieser Skizze, nämlich zu denjenigen Aesten des Tractus opticus, die mehr in der Tiefe der beteiligten Hirnprovinzen verlaufen, und die sich zwischen die aufsteigenden Bündel der Crus cerebri drängen.

Der am meisten in der Tiefe verlaufende Ast drängt sich mit horizontal verlaufenden Faserzügen zwischen die nahezu vertical aufsteigenden Bündel des Grosshirnschenkels, und dringt in feine Plexus sich auflösend oder auch in gröberen ungetrennten Faserzügen verlaufend (letzteres besonders beim Pavian in eminenter Deutlichkeit) direct in die graue Substanz des grossen mandelförmigen Kernes ein, welcher dicht an der Grenze des Grosshirnschenkelfusses innerhalb der Haube und dicht oberhalb der Substantia nigra pedunculi auf Horizontal- und Verticalschnitten scharf begrenzt hervortritt. Derselbe wurde zuerst von Luys gesehen und als „Bandelette accessoire de l'olive supérieure“ bezeichnet. Forel nennt ihn „Luys'schen Körper“, Henle „Corpus subthalamicum“, eine Benennung, welche, wie Waldeyer mit Recht geltend macht, den andern und auch den von mir angewandten (Nucleus amygdaliformis, welche Benennung der Form freilich am besten entsprechen würde) vorzuziehen ist, da schon eine Mandel in der Gehirnanatomie vertreten ist.

Schon vor einigen Jahren habe ich den Ursprung des Tractus opticus aus diesem Kerne entdeckt und auch auf dem ophthalmologischen Congresse zu Heidelberg die zahlreichen Faserzüge de-

---

gewundenen, halb spiraligen Verlaufes halber eben nicht gut darzustellen, vortrefflich durch Isolation. — J. Wagner (vgl. Henle, a. a. O. pag. 425) hat dagegen, allem Anschein nach die directe hintere Verbindung bereits wahrgenommen.

monstrirt, welche auf Querschnitten, meistens in zierlichen Bogen und sich dann plexusartig auflösend, zuweilen jedoch auch steil von ihrer ursprünglichen Richtung abgehend, in diesem Corpus subthalamicum endigen. Die ganze Lage dieses grossen Ganglienkörpers, der schöne multipolare Nervenzellen zeigt, die zahlreichen Faserzüge, die aus ihm heraustreten, Alles dies scheint darauf hinzudeuten, dass man hier ein grosses Reflexcentrum vor sich hat, welches einerseits mit cerebralen, andererseits mit spinalen Bahnen Verbindungen herstellt.

Allein jene Faserzüge, welche mit den spinalen Bahnen vermittelt jenes grossen Kernes communiciren, und noch weniger jene von diesem Kern nach abwärts strahlenden Faserzüge selbst darf man nicht etwa als directe absteigende oder spinale Wurzeln des Sehnerven auffassen. Es sind dies spinale Verbindungsäste, aber keine wirklich spinalen Wurzeln. Als solche hat man nur das Recht, jene Nervenstränge zu bezeichnen, welche vom Stamme aus direct ohne jede Vermittlung grauer Substanz in die Stränge der Medulla oblongata oder spinalis übergehen. Man müsste sonst die Verbindungen, welche zwischen Vierhügel und Medulla bestehen, ebenfalls als spinale Wurzeln des Sehnerven bezeichnen.

Der Sehnerv besitzt nun eine solche wirklich absteigende wahrscheinlich direct spinale Wurzel, und ist bis jetzt der einzige höhere Sinnesnerv, von welchem eine derartige Verbindung mit Evidenz makroskopisch demonstrirt werden kann. Es schlagen sich die Bündel derselben mehrere Millimeter von der Oberfläche entfernt in halb spiraliger Windung dicht vor dem Ganglion geniculatum laterale in die Tiefe, strahlen dabei fächerartig auseinander und bilden einen Complex von Nervenbündeln, der eine Breite von mindestens 4 Millimetern, und eine Dicke von etwa 1 Millimeter aufweist, an der hinteren Partie des Grosshirnschenkels neben dem Ganglion geniculatum mediale und dem Brachium conjunctivum posterius vorbei an der Oberfläche des Grosshirnschenkels direct bis zur Pons Varolii geht. In seinem weiteren Verlaufe theilt sich dies mächtige Bündel mehrfach, theils um innerhalb der Pons Verbindungen der verschiedensten Art einzugehen, theils aber tief herunter in die Bahnen der Medulla spinalis selbst einzustrahlen. Dasjenige Bündel, welches sich am weitesten abwärts bisher hat verfolgen lassen, geht in die Pyramidenkreuzung über.

Wie bereits oben angedeutet, hat diese Wurzel direct nur nachgewiesen werden können mittelst der Zerfaserungsmethode. Die successiven Querschnitte in horizontaler Richtung geführt, die schon lange in ihrer ganzen Reihe von mir angefertigt waren, ehe ich die absteigende Wurzel selbst entdeckte, werden dem völligen Verständniss erst zugänglich durch die makroskopische Präparation, liefern aber dann auch für diese die beste mikroskopische Illustration, die die Querschnittsmethode geben kann. Es ist die Darstellung der spinalen Sehnervenwurzel ein Paradigma dafür, dass sich die beiden Methoden in wünschenswerther Weise ergänzen können.

Die Auffindung der absteigenden, resp. wirklich spinalen Wurzel des Sehnerven ist gewiss zunächst von grosser Bedeutung für die Physiologie des Sehens, gestattet aber auch die Vermuthung, dass für die übrigen höheren Sinnesnerven derartige Verbindungen sich auffinden lassen werden.

Ich gestatte mir im Uebrigen an dieser Stelle die Bemerkung, dass die physiologischen Folgerungen, die ich bisher aus meinen Untersuchungen habe ziehen können, genau stimmen mit den Anschauungen von Goltz, zu denen derselbe vermittelt der experimentalen Methode gelangt ist.

Zum Schlusse verweise ich nochmals auf meine ausführlichere Darstellung, in welcher ich mit möglichster Genauigkeit auch die historischen Verhältnisse zu berücksichtigen bemüht sein werde.

### Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXII.

Fig. 1. Menschliches Chiasma, die beiden Tractus noch im Zusammenhang mit den Corpora geniculata lateralia. Zerfaserungspräparat.

- Cgl Corp. genic. laterale.
- Ca Commissura anterior.
- Cp Commissura posterior.
- \* Ungekreuzte Bündel.
- \*\* ) Kreuzung.

Fig. 2. Horizontalschnitt durch Tractus und Thalamus in der Fläche des Corpus subthalamicum. Natürliche Grösse. Vom Tractus aus gehen

in horizontaler Richtung zahlreiche Züge in den mandelförmigen Kern.

Pc Pedunculus cerebri.

To Tractus opticus.

Cs Corpus subthalamicum.

Tho Thalamus opticus.

\*) Fasern des Tractus, die aus dem C. subth. entspringen.

Fig. 3. Radix descendens von einem Horizontalschnitt aus isolirt. Natürliche Grösse.

Cgl Corp. genic. laterale.

Pc Pedunculus cerebri.

Rd Radix descendens.

Fig. 4. Dasselbe Präparat, äussere Ansicht. Man sieht die Bündel der Radix descendens (Rd) unter den nach dem Corpus geniculatum mediale hin strahlenden Faserzügen des Tractus hervorkommen und längs des Grosshirnschenkels in die Pons Varolii verlaufen.

---

## Mittheilung über die Gefässe der Netzhaut der Fische.

Von

Dr. **Gabriel Denissenko**

(St. Petersburg).

---

Hierzu Figur A auf Tafel XXII.

---

Die Angaben über die Netzhautgefässe der Fische stehen immer noch zum Theil im Widerspruch; während nämlich H. Müller <sup>1)</sup>, J. Hyrtl <sup>2)</sup> und Max Schultze <sup>3)</sup> das Vorkommen

---

1) H. Müller, Gesammelte und hinterlassene Schriften zur Anatomie und Physiologie des Auges. 1. Bd. Leipzig 1872.

2) J. Hyrtl, Ueber anangische (gefässlose) Netzhäute. Sitzungsberichte der Wiener Akademie. Bd. 43. Abth. I. 1861.

3) Max Schultze, Zur Anatomie und Physiologie der Retina. Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. 2. 1866.

von Gefässen in der Retina der Fische überhaupt bestreiten, berichtet W. Krause <sup>1)</sup>, dieselben bei einem Fische (Aal) gesehen zu haben. Nach ihm erwähnt W. Müller <sup>2)</sup> nur kurz, dass ausser beim Aal, auch bei einigen Cheloniern solche vorkommen. Weiter finden wir in der Literatur keine Angaben über diese Frage und alle folgende Forscher: Th. Leber <sup>3)</sup>, W. Krause <sup>4)</sup> und viele andere citiren nur die erwähnten Autoren.

Nach W. Krause und W. Müller breiten sich die Gefässe in der Retina der Fische genau so aus wie in der aller anderen Thiere, welche dieselben überhaupt führen, d. h. nur in den innersten Schichten und erreichen die Zwischenkörnerschicht. Dass die Gefässe überhaupt in den innersten Schichten der Retina vorkommen, ist seit H. Müller bekannt und allgemein angenommen. So z. B. sagt Max Schultze <sup>5)</sup>, dass die Capillargefässe der Retina vor den percipirenden Elementen liegen, nämlich zwischen Limitans interna und äusserer granulirten Schicht. Das Factum des Vorhandenseins der Gefässe in der Netzhaut der Fische erschien so ausserordentlich auffallend, dass W. Krause <sup>6)</sup>, der zuerst dieselben beim Aale gesehen und beschrieben hat, bemerkte: „Wenn M. Schultze sie gefunden hätte, als sich dieser Forscher bei Gelegenheit seiner Untersuchungen der Retina in phylogenetische Speculationen verlor, so würde er vielleicht auch den Aal für einen sehr vornehmen „aristokratischen“ Fisch erklärt haben“. Als noch berechtigteren Repräsentanten der Fischaristokratie in diesem Sinne würden wir den jungen Karpfen vorschlagen, weil bei diesem, was wohl vor uns noch Niemand beobachtet hat,

---

1) W. Krause, Die Membrana fenestrata der Retina. Leipzig 1868. pag. 28.

2) W. Müller, Ueber die Stammesentwicklung des Sehorgans der Wirbelthiere. Beiträge zur Anatomie und Physiologie als Festgabe an Carl Ludwig. Leipzig 1875. p. 53.

3) Th. Leber, die Blutgefässe des Auges. Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. Leipzig 1872.

4) W. Krause, Die Nerven-Endigung in der Retina. Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. 12. 1876.

5) Max Schultze, Die Retina. Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. Leipzig 1872. p. 1026.

6) W. Krause, Die Membrana fenestrata der Retina. Leipzig 1868. pag. 28.

die Gefässe nicht allein in den innersten Schichten, sondern auch in der äusseren Körnerschicht vorkommen.

Auf der beigelegten Zeichnung sehen wir, dass die Gefässe, aus der Hyaloidea austretend, sich mit ziemlich dünnen Aesten durch die Ganglienzellen (g) und Molecularschicht (m) zur inneren Körnerschicht (i. k) hindurch ziehen, wo sie sich unter spitzem Winkel in zwei, mitunter drei Aestchen theilen.

Ein Aestchen des Gefässes (v') durchzieht erst die innere Körnerschicht, die Zwischenkörnerschicht, die äussere Körnerschicht, in ihrer ganzen Dicke, ohne sich zu verästeln und, indem es die Peripherie (bis s') unmittelbar unter der Membrana limitans ext. erreicht hat, theilt es sich in einige winzige Capillaren, die nach verschiedenen Richtungen auseinander weichen.

Ein anderes Aestchen desselben Gefässes (v), nachdem es sich in der inneren Körnerschicht abgezweigt hat, geht in die Zwischenkörnerschicht und biegt sich in die innere Körnerschicht wieder um (v). Ein drittes Gefäss (r') geht aus der inneren Körnerschicht in die äussere und theilt sich an der Peripherie derselben in zwei Aeste, welche ebenfalls nach verschiedenen Richtungen auseinander weichen.

Im Allgemeinen kann man sagen, dass die in der Molecularschicht vorkommenden Gefässe dieselbe unverzweigt durchziehen, indem sie aus der Hyaloidea austreten und zur inneren Körnerschicht gehen, in der letzten sich theilen, miteinander anastomosiren und ausserdem zu der äusseren Körnerschicht Aestchen schicken.

Das Lumen der Gefässe fanden wir sehr verschieden: in der äusseren Körnerschicht = 0,005—0,006 mm, in der Molecularschicht bei einigen Gefässen 0,015 mm, in der inneren Körnerschicht sogar nicht selten bis zu 0,036 mm, so dass sie die ganze Dicke dieser Schichte einnehmen. — Es ist uns auch öfters gelungen derartige grosse Gefässe auf Längs- und Querschnitten mit Blutkörperchen angefüllt zu beobachten. — Die Grösse der aus der Hyaloidea austretenden Gefässe ist also geringer als die der Gefässe in der inneren Körnerschicht. Dieses Factum steht augenscheinlich in Widerspruch mit den allgemein anerkannten Gesetzen der Gefässverzweigung, so auch mit Leber's Angabe 1):

1) Th. Leber, Die Blutgefässe des Auges. Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. Leipzig 1872. p. 1052.

„die gröberen Aeste der Centralgefässe verlaufen alle in der Nervenfaserschicht der Netzhaut und je weiter nach aussen in der Reihenfolge der Schichten, um so kleiner werden die darin vorkommenden Gefässe, die letzten dringen bis zur Zwischenkörnerschicht vor; äussere Körner- und Stäbchenschichten sind gefässlos.“ Siehe auch Kölliker <sup>1)</sup>, Max Schultze <sup>2)</sup>, W. Krause <sup>3)</sup>, Schwalbe <sup>4)</sup> u. A. Das Gesamtbild der Structur der Retinagefässe des jungen Karpfens erscheint gleichmässig. — Die Gefässe sind nach dem Typus der Capillaren gebaut, obgleich sie, wie schon erwähnt, ziemlich grosse Dimensionen erreichen. — Grosse wie kleine Gefässe haben ausserordentlich dünne Wandungen; Zellkerne der wandständigen Zellen sind nur selten zu beobachten.

Das Gefässnetz auf der Oberfläche der äusseren Körnerschicht erscheint als ein sehr dichtes, hier reichen die Entfernungen zwischen den Gefässen nur bis zu 0,015 mm. Es ist mir nicht gelungen Gefässe zwischen den Stäbchen und Zapfen oder eine Perforation der Membrana limitans externa durch ein Gefäss zu beobachten. — In der inneren Körnerschicht vertheilen sich die Gefässe in ein minder dichtes Netz; aber hier kommen stärkere Zweige vor, welche zur Bildung des Netzes eine grössere Anzahl von Aestchen abgeben.

Wie schon erwähnt, sagt W. Krause <sup>5)</sup>, dass in der Retina des Aales viele Gefässe vorhanden seien, wir hingegen haben trotz wiederholter Untersuchungen in der Retina beim alten Aal kein einziges Gefäss gesehen. — In der Retina eines erwachsenen Karpfen haben wir die Gefässe im Gegensatz zu der grossen Anzahl derselben in der Retina eines jungen, von uns beobachteten Thieres, nur in geringer Anzahl, vollständig obliterirt und nicht mehr normal gefunden. Ihr Lumen war bedeutend verengt,

---

1) Kölliker, Gewebelehre. Aufl. 4. Russisch übersetzt p. 699.

2) Max Schultze, Die Retina. Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. p. 1026.

3) W. Krause, Allgemeine und mikroskopische Anatomie. Hannover 1876.

4) Schwalbe, Mikroskopische Anatomie des Sehnerven, der Netzhaut und des Glaskörpers. Gräfe und Saemisch. Handb. der gesammten Augenheilkunde. I. Theil. Leipzig 1874.

5) W. Krause, Membr. fenestr. d. Retina. Leipzig 1868, p. 28.

sie enthielten keine Blutkörperchen mehr und erschienen in Form dünner Schnürchen, die mit den für ein Gefäß charakteristischen Kernen stellenweise besetzt waren. — Es ist uns öfters gelungen (mit dem Hartnack'schen Immersionssystem No. 12) eine Verbindung mehrerer Aestchen (3—4) mit charakteristischen Ausbuchtungen und nicht ganz obliterirtem Lumen an der Verbindungsstelle zu beobachten. — Das beschriebene Bild haben wir öfters und jedesmal in der inneren Körnerschicht gesehen, in der äusseren Körnerschicht dagegen, haben wir Nichts ähnliches beobachtet.

Wie soll man sich nun diesen Widerspruch im Vorkommen der Gefässe in der Retina des Karpfen erklären? Wir glauben, dass das Vorkommen der Gefässe in der Retina der Fische überhaupt nur an jugendlichen Exemplaren zu beobachten ist, weil sie in späteren Stadien ihr Aussehen verändern und nicht die Form mit Blut gefüllter Canäle haben, wie beim Jungen. Dagegen bei erwachsenen Thieren haben die Gefässe die Form dünner Fäden oder Schnüre mit den charakteristischen Merkmalen der im Obliterationsstadium begriffenen Gefässe. So sahen wir es beim Karpfen und so wird es wohl auch beim Aal der Fall sein.

W. Krause <sup>1)</sup> spricht die Vermuthung aus, dass die Gefässe der jungen Thiere sich später in Folge des Wachstums des Auges nach vorn (resp. lateralwärts) und synchronischer Dehnung des Sehnervenstammes in die Länge verlieren. Das Wachstum hat zur Folge die Ausdehnung des Gefässes, Verminderung seines Lumen und endlich seine Obliteration.

Diese Ansicht hat Manches für sich, denn bei den besprochenen Fischen finden wir sie vollständig bestätigt.

---

1) W. Krause, Die Nerven-Endigung in der Retina. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 12. 1876.

---



**Erklärung der Abbildung Figur A auf Tafel XXII.**

Ein Schnitt durch die Retina eines jungen Karpfen Hartnack 3, V. Tubus  $\frac{1}{2}$  eingeschoben. Müller'sche Flüssigkeit, nachher Spiritus. Gefärbt mit Haematoxylin und Eosin in Glycerin.

- z. s. Zapfen und Stäbchenschicht.
- f. e. Limitans externa.
- a. k. Aeussere Körnerschicht.
- z. k. Zwischenkörnerschicht.
- i. k. Innere Körnerschicht.
- m. Moleculärschicht.
- g. Ganglienzellenschicht.
- l. i. Limitans interna.
- A. Stützbalken der Inneren Körnerschicht.
- B. Räume in der Inneren Körnerschicht.
- t. Räume in der Zwischenkörnerschicht.
- t'. Balken in der Zwischenkörnerschicht.
- r. Ein mittelgrosses Gefäss, welches von der Hyaloidea ausgegangen ist.
- r'. Ein mittelgrosses Gefäss, welches zur äusseren Körnerschicht geht.
- s. Theilung des Gefässes in der inneren Körnerschicht.
- s'. Die Gefässe der äusseren Körnerschicht.
- v. Die Gefässe der inneren Körnerschicht.
- v'. Das Gefäss der Zwischenkörnerschicht, welches in die äussere Körnerschicht übergeht.

Die Zeichnung ist von Dr. Heitzmann angefertigt.

## Ueber das Gehörorgan der Ganoiden.

Von

**Alexander Cisow,**

Assistenten am histologischen Laboratorium der Universität zu Kasan.

---

Hierzu Tafel XXIII und XXIV.

---

Die letzten Jahre haben eine ganze Reihe eingehender Arbeiten über das Gehörorgan gebracht. Diese Arbeiten waren ebenso extensiv, wie intensiv und haben wesentlich die vergleichende Morphologie dieses interessanten Organs in vielen Punkten klar gelegt. In dieser Beziehung sind vor allem die Arbeiten von Hasse, Hensen, Retzius und Paul Meyer zu nennen. In jüngster Zeit hat Kuhn es unternommen den Gegenstand auf breiter Grundlage zu bearbeiten; den zwei in diesem Archiv erschienenen Publicationen sollen noch weitere folgen. Wenn wir uns dennoch entschliessen über Studien zu berichten, die sich auf ein so vielfach und gründlich bearbeitetes Thema beziehen, so geschieht es, weil gerade die Ganoiden in letzter Zeit nicht in das Bereich der Untersuchungen gezogen wurden. Das Gehörorgan der Knorpelfische wurde überhaupt wenig untersucht. Von den älteren Anatomen berücksichtigen nur Weber<sup>1)</sup>, Breschet<sup>2)</sup> und Ibsen die Knorpelfische. Die im Jahre 1878 im Archiv für Anatomie und Physiologie erschienene Arbeit von Retzius bezieht sich auf die Plagiostomen und behandelt nur die macroscopischen Verhältnisse<sup>3)</sup>. Dasselbe gilt für die Angaben von Hasse<sup>4)</sup>.

---

1) E. H. Weber, De aure et auditu hominis et animalium. Lipsiae 1820.

2) Breschet, Recherches anatomiques et physiologiques sur l'organ de l'ouïe des Poissons. Paris 1838.

3) Retzius, Zur Kenntniss von dem membranösen Gehörlabyrinth bei den Knorpelfischen. Archiv f. Anat. u. Physiol. II. und III. Heft. 1878.

4) Hasse, Die vergl. Morphologie und Histologie des Gehörorgans der Wirbelthiere. Bd. I. 1873.

Das häutige Labyrinth der Ganoiden steht, wie wir gleich sehen werden, dem Labyrinth der Knochenfische, wie es Breschet gezeigt, viel näher als dem der Plagiostomen, und was die Neuroepithelien anlangt, so stehen meine Beobachtungen mit den von Retzius <sup>1)</sup> an Knochenfischen gemachten, beinahe in vollem Einklange. Da in den Schriften der genannten Forscher die Litteratur sehr genau berücksichtigt wurde, und Kuhn noch jüngst in den Spalten dieses Archivs sehr detaillirte geschichtliche Angaben gemacht hat, so glaube ich die Litteratur nur insoweit berücksichtigen zu müssen, als sie zur Erklärung und richtigen Deutung dessen beitragen kann, was ich an Ganoiden gesehen habe. Das fernstehende Gehörorgan der Säuger habe ich daher aus der Discussion ganz ausgeschlossen.

## I.

## Topographie.

Das Gehörlabyrinth der Ganoiden (Acip. Ruthenus, Acip. Sturio, Acip. Schiffa) liegt zu beiden Seiten des Gehirns und zwar des Mittelhirns und des verlängerten Marks. Das vertical stehende Septum (eine Fortsetzung der dura mater) trennt das Labyrinth vom Gehirn und besitzt Oeffnungen, durch welche Gefäße und Nerven zum Labyrinth treten. Dieses Septum ist sowohl mit dem Rande der knorpeligen Höhle, die das häutige Labyrinth umgiebt, als mit dem oberen Abschnitte der Innenwand des Sacculus und der Innenwand des Utriculus verwachsen. Mit Ausnahme der genannten Theile liegt das übrige häutige Labyrinth in den knorpeligen Nebenhöhlen des Schädels, d. h. in dem sogenannten knorpeligen Labyrinth. Das letztere wird von dem ersteren nicht vollkommen ausgefüllt, es bleibt ein Zwischenraum übrig (cavum perilymphaticum), der von dem s. g. perilymphatischen Gewebe ausgefüllt wird. Dieses Gewebe besteht aus bindegewebigen Balken, und flächenhaft ausgebreiteten Lamellen, in denen Blutgefäße und zahlreiche elastische Fasern eingeschlossen sind. Sowohl Balken, als Lamellen besitzen einen endothelialen Belag. In den Zwischenräumen dieses lockeren weichen Gewebes ist eine farblose Flüss-

1) Retzius, Das Gehörlabyrinth der Knochenfische. Stockholm 1872.

sigkeit enthalten, in der lymphoide Zellen und abgefallene Endothelien zu finden sind. Entfernt man von dem knorpeligen Labyrinth das oben erwähnte Septum, so tritt eine knorpelige Höhle zu Tage, die den mittleren Theil des häutigen Labyrinthes enthält — den *utriculus* und den *sinus superior utriculi*. Das *cavum vestibuli* wird somit nach innen von dem Septum, nach aussen vom Knorpel begrenzt. Nach unten und innen von dieser Höhle sieht man eine ovale Vertiefung, die dem hier gelegenen *Sacculus* entspricht. Das ist die *fovea sacculi et lagenae*. Weiter nach unten, aussen und vorne liegt als Fortsetzung des *cavum vestibuli* — die *fovea recessus utriculi*, allseitig vom Knorpel umgeben. Die Höhlung weitet sich nach vorn und etwas nach aussen zum *cavum anterius* aus, und enthält die *ampullae sagittalis et horizontalis*. Die Grenze zwischen *fovea recessus utriculi* und *cavum anterius* bildet ein knorpeliger Vorsprung, der in das *cavum anterius* hineinragt.

Die Höhlung des ersten sagittalen Abschnittes setzt sich in das *cavum canalis sagittalis* fort, biegt sich nach oben und hinten und mündet mit breiter Oeffnung in das obere vordere Ende des *cavum vestibuli*. Die Höhlung des (zweiten) horizontalen Abschnittes setzt sich in das *cavum canalis horizontalis* fort, welches sich in horizontalem Bogen nach aussen und hinten biegt, um in das *cavum posterius* zu münden. Nach hinten geht das *cavum vestibuli* in das *cavum posterius* über. Letzteres stellt einen kurzen, canalförmigen Raum dar, der sich nach hinten biegt und mit der Höhlung der frontalen Ampulle verbindet. Das *cavum posterius* enthält den *sinus posterior* und den hinteren Theil des horizontalen Canals des häutigen Labyrinths. Von der Höhle der frontalen Ampulle aus nach vorn und oben verläuft das *cavum canalis frontalis*, indem es bogenförmig nach unten in den hinteren oberen Abschnitt des *cavum vestibuli* übergeht. Nach Eröffnung der genannten Höhlen wird erst das häutige Labyrinth der Beobachtung zugänglich.

Das häutige Labyrinth der Ganoiden zerfällt in sechs Abschnitte: 1) *Utriculus* mit dem *sinus superior et posterior*, 2) *Recessus utriculi* mit den ihm anliegenden 3) *ampulla horizontalis* und 4) *ampulla sagittalis* und der gesondert gelegenen 5) *ampulla frontalis*. Aus diesen Ampullen entspringen die drei entsprechenden halbzirkelförmigen Canäle, die in den *Utriculus* münden. End-

lich 6) in den Sacculus. Dieser liegt an der unteren Wand des Utriculus und zerfällt in einen vorderen und einen hinteren Abschnitt — die Laguna. Zum Sacculus gehört auch der ductus endolymphaticus mit dem saccus endolymphaticus.

Der Utriculus s. vestibulum proprium (Fig. 1 und 2 u) liegt im cavum vestibuli und bildet den mittleren Theil des häutigen Labyrinthes, mit welchem alle übrigen Abschnitte communiciren. Abgesehen von seinen beiden sinus besitzt der Utriculus die Form eines abgeflachten, ziemlich breiten von vorn nach hinten gerichteten Cylinders. Seine äussere Wand ist convex, die innere (gegen das Septum gekehrte) abgeflacht. Nach vorne öffnet sich der Utriculus mit breiter Oeffnung in den recessus utriculi (Fig. 1 r. u.). Letzterer wird von ersterem nur durch einen First an der unteren Wand getrennt. Nach hinten und etwas nach aussen geht der Utriculus in den sinus posterior über. Letzterer stellt einen Canal vor, dessen breites, vorderes Ende in den Utriculus übergeht, während das hintere in die frontale Ampulle mündet (Fig. 1 u. 2 a. f.). Nach oben setzt sich der Utriculus direkt in den sinus superior fort (Fig. 1 s. s), der nach oben sich verengt und mit dem apex sinus superioris abschliesst. Letzterer ist übrigens nur beim Acip. sturio ausgesprochen. In dem oberen Theil des sinus superior münden zwei halbmondförmige Canäle und zwar — vorn — das hintere Ende des sagittalen — hinten — das vordere des frontalen habzirkelförmigen Canals.

Der recessus utriculi hat die Form eines horizontal liegenden Cylinders, dessen untere Wand eingedrückt, d. h. abgeflacht ist, gleichzeitig ist die obere convexe Wand dicker, überhaupt ist die Wand des recessus utriculi dicker, als die des utriculus. Indem sich der recessus von dem vorderen Ende des utriculus nach vorne biegt, weicht er gleichzeitig etwas nach aussen ab, so dass er mit der horizontalen Axe des utriculus einen Winkel bildet. An dem vorderen Ende des recessus utriculi liegen zwei Oeffnungen, die durch eine von der unteren Recessuswand aufsteigende Falte getrennt sind. Durch diese Oeffnungen communicirt der recessus mit der horizontalen und sagittalen Ampulle.

Die horizontale Ampulle (Fig. 1 a. h.) ist mehr nach aussen und hinten geneigt, während die sagittale Ampulle (Fig. 1 a. sg.) nach innen und vorne liegt. Die obere Wand beider Ampullen ist convex, während die untere abgeflacht und verhält-

nissmässig dick ist. Diese untere Wand bildet eine Querfalte, die in die Höhle der Ampulle hineinragt, und von der einen Seitenwand bis zur anderen reicht, d. i. das Septum transversum. In der mittleren Partie ist die Falte höher als an den Seiten. Diese Höhe des Septum transversum beträgt ungefähr ein Drittel der Ampullenhöhe. Die obere Fläche des Septum erscheint (bei der Ansicht von oben) an den Rändern breiter, als in der mittleren Partie (Fig. 5 o). An der äusseren Fläche der unteren Ampullenwand sieht man eine Furche, die dem Septum transversum entsprechend verläuft, in der Mitte ihres Verlaufs sich vertieft und den Ampullennerv aufnimmt. Auf Verticalschnitten, die in der Richtung der genannten Furche geführt werden, reicht das Septum transversum von der einen Seitenwand bis zur anderen (Fig. 11). Schneidet man aber unter rechtem Winkel zur Verlaufsrichtung der Furche, so erscheint das Septum als Vorsprung, der in die Ampulle hineinragt und auf einer Kuppe das Epithel der crista acustica trägt. Gleich oberhalb der beiden Endpunkte des Septum transversum an beiden Seitenwänden der Ampullen liegen die sogenannten plana semilunata. Das sind halbmondförmige Bildungen, die als dunkle Flecke durch die unversehrte Ampullenwand hindurchschimmern. Die horizontale Ampulle besitzt nur ein planum semilunatum, das an der äusseren Ampullenwand liegt (Fig. 5 p. s). Die frontale Ampulle, die in das hintere Ende des sinus posterior mündet (Fig. 1 a. f), liegt nach hinten und etwas nach aussen vom Utriculus und zeigt dieselben anatomischen Verhältnisse, wie die eben beschriebenen Ampullen. Die drei halbzyklförmigen Canäle stehen mit je einer Ampulle in Verbindung. Der canalis semicircularis horizontalis ist horizontal gestellt, während die beiden anderen (can. semicirc. frontalis et sagittalis) vertical gestellt sind. Der canalis frontalis (Fig. 1 c. f) beginnt an der entsprechenden Ampulle, verläuft nach oben und etwas nach aussen, biegt sich auf der Höhe bogenförmig, verläuft nach vorn und etwas nach innen und steigt dann hinab bis an den oberen Abschnitt des sinus superior, um hier mit breiter, trichterförmiger Oeffnung zu münden. Dieser Canal bildet also einen nach oben convexen Bogen. Der sagittale Canal beginnt mit rundlicher Oeffnung an der sagittalen Ampulle (Fig. 5 o. f), steigt anfangs aufwärts, biegt sich darauf nach hinten und begiebt sich hinabsteigend nach innen und unten. Er mündet ebenfalls mit breiter,

trichterförmiger Oeffnung in den oberen Theil des sinus superior. Die Convexität des sagittalen Canals ist geringer, als die der beiden übrigen. Der horizontale, halbzirkelförmige Canal begibt sich von der horizontalen Ampulle nach aussen und biegt sich dann, in einer horizontalen Ebene verlaufend, nach hinten und schliesslich (in der Nähe der frontalen Ampulle) nach vorn. Dieser letzte nach vorn gerichtete Abschnitt des Canals verläuft neben der oberen und äusseren Seitenwand des sinus posterior. Die Wände des sinus und des Canals sind auf dieser Strecke verwachsen. Die Lichtungen der halbzirkelförmigen Canäle sind auf dem Querschnitte oval. Die Länge der einzelnen Canäle ist verschieden, am längsten ist der horizontale, am kürzesten der sagittale Canal.

Der Sacculus bildet den unteren Theil des häutigen Labyrinths (Fig. 1 s) und liegt zum grössten Theil in der fovea sacculi et Lagena. Er besitzt eine länglich ovale Form, sein vorderer Abschnitt ist jedoch höher und breiter als der übrige Theil und erhebt sich kuppelförmig (Fig. 3 c. p.). Die innere Wand des Sacculus ist dicker und flacher als die äussere, an welcher eine seichte Furche zu sehen ist (Fig. 2), die von oben nach unten verläuft und den eigentlichen Sacculus von dessen hinterem Theil, der Lagena, abgrenzt. An der hinteren Wand ist diese Grenze nicht angedeutet, daher besitzen Sacculus und Lagena eine gemeinschaftliche Höhle. Die obere, innere Wand des Sacculus verbindet sich (nach vorn zu) mit der unteren Wand des Utriculus. Der Uebergang des Sacculus in den Utriculus geschieht derart, dass die untere Wand (Boden) des Utriculus sich von innen an die vordere Wand des Sacculus heftet, in diese Verbindung geht jedoch der obere kuppelförmige Theil des Sacculus nicht ein, da er nach aussen verschoben ist und der äusseren Wand des Utriculus anliegt. Da, wo Utriculus und Sacculus sich berühren, sieht man von innen eine seichte Furche. Um uns diese Verhältnisse klar zu machen, betrachten wir Fig. 3, die den mittleren Theil des häutigen Labyrinthes mit dem Sacculus darstellt. In dem mittleren Theile der Figur sieht man den Utriculus (u), der nach oben in den sinus superior (s. s) übergeht; in den letzteren münden der sagittale und frontale halbzirkelförmige Canal. An den Seitentheilen der Figur sieht man den recessus utriculi (r. u.) und den sinus superior (s. p). Unmittelbar unter dem sinus superior

sieht man durch die dünne innere Wand des Utriculus das trichterförmige Ende des horizontalen halbzirkelförmigen Canals durchschimmern. Ausserdem sieht man mehr nach vorn den kuppelförmigen, jenseits der äusseren Wand des Utriculus gelegenen Abschnitt des Sacculus. Dieser kuppelförmige Theil schimmert somit durch die äussere und innere Labyrinthwand durch, während der untere Theil des Sacculus frei vorliegt. Was die Communication zwischen Utriculus und Sacculus anlangt, so gehen die Höhlen beider durch einen kurzen Canal in einander über. Dieser verticale canalis utriculo-saccularis durchbohrt mit ovaler Oeffnung einerseits die untere Wand des Utriculus, andererseits die obere Wand des Sacculus. Etwas nach unten von dieser letztern Oeffnung sieht man an der vorderen inneren Wand des Sacculus eine ovale Oeffnung (Fig. 3 o. d. e), die in einen häutigen Canal führt (Fig. 3 und 4 d. e). Dieser von Hasse als ductus endolymphaticus beschriebene Canal beginnt am Sacculus und steigt zwischen der vorderen inneren Wand des Utriculus und dem Septum in die Höhe, wo er in einen Blindsack, den saccus endolymphaticus, übergeht. Dieser Sack ist nach vorn geknickt und communicirt keineswegs mit der Schädeloberfläche. Canal und Blindsack sind von perilymphatischem Gewebe umgeben. Der ductus endolymphaticus wird von einigen Anatomen dem aquaeductus vestibuli der Säuger homolog gesetzt. Weber nennt Monro als den Entdecker des in Rede stehenden Canals bei Fischen. Weber selbst nennt den Canal: canalis auditorius externus und lässt ihn bei Plagiostomen vom Sacculus aufsteigen und in einen unter der äussern Haut gelegenen Sack — den sinus auditorius externus — übergehen. Von diesem sinus aus führen 2—3 Canäle an die Schädeloberfläche. Später hat Breschet den Canal bei Haien und Rochen als „tube ou canal ascendant“ beschrieben und auch bis an die Schädeloberfläche verfolgt. Im Gegensatz zu diesen Forschern behauptet Hasse <sup>1)</sup>, dass der Saccus endolymphaticus bei Fischen (*Spinax acanthias*, *Raja torpedo*) ein nach aussen vollkommen geschlossener Blindsack ist, während Retzius <sup>2)</sup> in

1) Hasse, Die vergleichende Morphologie und Histologie des Gehörorgans der Wirbelthiere. Bd. I. 1873.

2) Retzius, Zur Kenntniss von dem membranösen Gehörlabyrinth bei den Knorpelfischen. Arch. f. Anat. u. Physiol. Heft II u. III. 1878.



seiner letzten Arbeit über das Gehörlabyrinth der Knorpelfische die Angaben der älteren Anatomen bestätigt. Retzius hat die fraglichen Verbindungsanäle bei *Acanthias vulgaris* und *Raja clavata* durch Injection und Präparation nachgewiesen. Ich habe den in Rede stehenden Blindsack wiederholt präparirt und genau mikroskopisch untersucht, habe ihn mehrere Male injicirt, aber niemals eine Communication mit irgend welchen Canälen ausserhalb des Labyrinths nachweisen können. Bei den Ganoiden stellt somit der *saccus endolymphaticus* einen nach aussen abgeschlossenen Blindsack dar.

## II.

### Structur der Wand des häutigen Labyrinths.

Nach Retzius <sup>1)</sup> besteht die Labyrinthwand aus einem festen knorpeligen Gewebe mit hyaliner Grundsubstanz, in der nur spärliche Fibrillen vorkommen. In dieser Grundsubstanz sind spindel-förmige Zellen eingebettet, die oft der Wandfläche parallel angeordnet sind. Retzius nennt dieses Gewebe — Spindelknorpel. Hasse <sup>2)</sup> ist mit Retzius einverstanden, unterscheidet aber noch einen Basalsaum an der inneren Fläche der Labyrinthwand. Kuhn <sup>3)</sup> stimmt ebenfalls mit den genannten Forschern überein. Von allen Autoren wurden in dem Grundgewebe Canäle beschrieben, in denen Blutgefässe verlaufen; besonders engmaschig erscheint das Blutgefässnetz in dem Verbreitungsbezirke der Nerven. Diesen letzten Punkt können wir vollständig bestätigen, was aber die Structur des Grundgewebes anlangt, so können wir die Ansichten unserer Vorgänger nicht acceptiren.

Legt man ein Stück des häutigen Labyrinths eines eben getödteten nicht zu grossen Fisches in eine indifferente Flüssigkeit und betrachtet es bei starker Vergrösserung, so sieht man auf hellem durchsichtigem Grunde feinkörnige, abgeflachte verzweigte Gebilde mit central gelegenen ovalen Kerne. Die feineren Fort-

1) Retzius, Das Gehörlabyrinth der Knochenfische. Stockholm 1872.

2) Hasse, Das Gehörorgan der Fische. Anat. Studien. Heft III. 1872.

3) Kuhn, Ueber das häutige Labyrinth der Knochenfische. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XIV. 1877.

sätze dieser sternförmigen Zellen theilen sich und anastomosiren unter einander. Durch diese Anastomosen werden Zellen verbunden, die sowohl neben als über einander liegen. Man erhält somit ein Bild, das an die Cornea erinnert. Dieses Zellennetz tritt auch sehr scharf hervor, wenn man das häutige Labyrinth mit Goldchloridkalium behandelt. Das Zellprotoplasma färbt sich dunkel, während Kerne und Grundsubstanz hell bleiben (Fig. 33). Auf Verticalschnitten erscheinen die in Rede stehenden Zellen spindelförmig, sie sind in Reihen angeordnet, die der Innenfläche der Labyrinthwand parallel laufen. Diese Spindelform wird dadurch bedingt, dass der grösste Theil der Zellenfortsätze von dem Schnitt getroffen wird, es treten nur diejenigen Fortsätze hervor, die in einer Ebene mit dem Zellkörper liegen. An Osmiumpräparaten tritt das Zellprotoplasma mit den Fortsätzen noch schöner hervor. Man überzeugt sich ausserdem, dass die Zelle der Grundsubstanz nicht unmittelbar anliegt, es bleibt zwischen den beiden ein heller Zwischenraum, der auf die Vermuthung führt, dass die anastomosirenden Zellen in besonderen Räumen liegen. Diese Vermuthung wird zur Gewissheit, wenn man die Silberimprägation zu Hülfe nimmt. An Silberpräparaten sieht man in der Flächenansicht auf braunem Grunde ein System von hellen sternförmigen unter einander anastomosirenden Figuren, die in verschiedenen Ebenen liegen und sich zum Theil decken. Auf Fig. 32 ist dieses Saftcanalsystem bei verschiedener Focalstellung aufgenommen. Die Configuration dieses Saftcanälchennetzes ist der des Zellnetzes sehr ähnlich (conf. F. 33). An Verticalschnitten sowohl wie an Flächenpräparaten, die mit Picrocarmin gefärbt sind, sieht man sehr deutlich die gefärbten Zellen in den farblosen Saftäumen liegen. Letztere erscheinen an Verticalschnitten als schmale Spalten, die in parallelen Reihen angeordnet sind und spindelförmige Zellen enthalten. Weitere Aufschlüsse erhält man mittelst des Chlorpalladiums, das man 24 Stunden in einer Lösung von 1 p. m. einwirken lässt. An Verticalschnitten sieht man in der glashellen durchscheinenden Grundsubstanz die in Rede stehenden Saftbahnen als ein System von communicirenden Röhren, die mit besonderen doppelt contourirten Wänden versehen sind. Diese feinen, aber bei starker Vergrößerung mit doppelten Contouren versehenen Röhrenwände färben sich in Chlorpalladium gelbbraun und treten daher in der glashellen Grundsubstanz sehr scharf her-

vor (Fig. 31). In den Lichtungen der Röhren sieht man Kerne mit mehr oder weniger Protoplasma. Ob es möglich sein wird dieses Canalsystem zu isoliren und zu injiciren, wage ich noch nicht zu behaupten, ja ich weiss nicht einmal, ob dasselbe mit dem von Budge <sup>1)</sup> aus dem hyalinen Knorpel dargestellten Canalnetze zu identificiren ist. Meine Untersuchungen werden in dieser Richtung noch fortgesetzt.

Die auseinandergesetzten Strukturverhältnisse beziehen sich nicht auf alle Theile der Labyrinthwand. In den dünneren Wänden des utriculus und in der äusseren Wand des sacculus gibt es elastische Netze, die in einer faserigen Grundhaut liegen. In letzterer findet man ausserdem Zellen, die zerstreut liegen, und die oben beschriebene Form besitzen. Die elastischen Netze liegen in zwei Lagen übereinander. An der inneren Fläche des sacculus besteht dieses Netz aus feinen elastischen Fasern, während in den äusseren Wandschichten das grossmaschige elastische Netz aus dickern Fasern construiert ist.

Was das Epithel an der Innenfläche des häutigen Labyrinths anlangt, so verhält es sich ähnlich dem der Knochenfische.

In der Nähe des Neuroepithels an der crista et macula acustica findet man in grosser Zahl die seit M. Schultze bekannten, verästelten, grobkörnigen, in Osmium sich dunkel färbenden Zellen. M. Schultze nannte sie „Cylinderzellen mit sternförmigem Querschnitt“, Hasse — flaschenförmige Pigmentzellen, Retzius — protoplasmatische Epithelien. Die Bedeutung dieser Zellen ist unklar, mit Nerven haben sie nichts zu schaffen. Das flache polygonale Epithel setzt sich in den sinus superior et posterior, sowie in den recessus utriculi fort. In der Nähe der macula acustica utriculi werden die flachen Zellen dicker, cubisch, hier findet man Uebergangsformen zu den Basalzellen des Neuroepithels (Fig. 8 u. 9, g.). In den Ampullen geht das flache Epithel an der Kuppel in cylinderförmiges über, die Zellen sind hier radiär gestellt. Am Boden der Ampullen findet man die erwähnten protoplasmatischen Epithelien (Retzius). An den Seitenwänden der Ampullen, d. h. an den Enden des septum transversum, liegen die plana semilunata (Steifensand). Diese Gebilde (Fig. 6. p. s.) bestehen aus Cylinder-

---

1) Budge, Weitere Mittheilung über die Saftbahnen im hyalinen Knorpel. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XVI. 1878.

zellen, die an den Rändern niedrig sind, gegen die Mitte des planum aber stetig an Höhe zunehmen (Fig. 11). An ihrer freien Fläche sieht man häufig ovale Kugeln (Albuminatkugeln-Retzius), die wahrscheinlich von dem Zellprotoplasma abgesondert werden. Der runde Kern der Zelle enthält ein glänzendes Kernkörperchen. In den halbcirkelförmigen Canälen wird das flache Epithel an der äusseren convexen Seite etwas dicker d. h. höher. Das flache Epithel des sacculus geht, wie im utriculus an der macula acustica sacculi in cylinderförmiges über. Auch im sacculus findet man in der Umgegend des Nervenepithels sternförmige protoplasmatische Epithelien. Die Wand des ductus endolymphaticus ist der oberen Wand des sacculus ähnlich gebaut, das polygonale flache Epithel wird nur an der Grenze des sacculus etwas höher. Ductus und sacculus endolymphaticus sind mit einem Brei gefüllt, der aus kleinen Kalkkrystallen besteht (Fig. 10). Von aussen wird der ductus endolymphaticus von perilymphatischem Gewebe umgeben. Letzteres befindet sich auch zwischen Septum und ductus endolymphaticus. Das Septum ist eine bindegewebige von elastischen Fasern durchsetzte Haut, deren Dicke mit der Grösse der zur Untersuchung verwendeten Exemplare sehr wechselt. Bei grösseren Fischen ist sie mit der innern Wand des utriculus und der oberen Wand des sacculus verwachsen. Die Höhle des Labyrinths ist von einer klaren Flüssigkeit, der sogenannten Endolymphe, erfüllt.

### III.

#### Verlauf des nervus acusticus und seiner Zweige im Gehörlabyrinth.

Im Gehörlabyrinth der Ganoiden giebt es acht gesonderte Endausbreitungen des nervus acusticus: 1) Die macula acustica recessus utriculi, 2) die macula acustica sacculi, 3) die macula acustica Lagenae, 4) die crista acustica amp. sagittalis, 5) die crista acustica amp. horizontalis, 6) crista acustica ampullae frontalis, endlich 7) und 8) die beiden von Retzius entdeckten papillae basilares.

Der Gehörnerv verlässt die medulla oblongata als kurzer abgeflachter Stamm, der sich nach aussen wendet und in zwei

Zweige theilt: den *ramus vestibularis* und *ramus cochlearis*. Der *ramus vestibularis* begibt sich nach aussen an die untere Wand des *recessus utriculi*, hier theilt er sich in zwei Zweige, den *ramulus ampullae sagittalis* und den *ramulus amp. horizontalis*. In dem Winkel zwischen den genannten Aesten entspringt der *ramulus recessus utriculi*. Er bezieht zum Theil seine Fasern aus dem *ramus vestibularis*, zum Theil aus dessen Aesten und breitet sich fächerförmig an der untern Wand des *recessus utriculi* aus, indem er die *macula acustica utriculi* bildet. Die beiden für die Ampullen bestimmten Aeste verlaufen an der unteren Wand der betreffenden Ampullen bis zum *sulcus transversus*, der bei Ganoiden schwächer ausgebildet ist, als bei den Teleostiern. Von hier aus dringen die Nerven durch das *septum transversum* bis an das Epithel der *crista acustica*. Beide Ampullennerven werden häufig durch einen an der unteren Wand des *recessus utriculi* verlaufenden *ramulus anastomoticus* verbunden.

Der *ramus cochlearis* begibt sich, nach hinten verlaufend, an die innere Wand des *sacculus*. Auf dieser Strecke entspringen aus ihm die *ramuli sacculi*, die an die *macula acustica sacculi* herantreten. Weiter nach hinten entspringen aus dem *ramus cochlearis* die kleinen büschelförmigen *ramuli basilares cochleae*. Diese Zweige verlaufen nach oben und vorn zu den von Retzius entdeckten *papillae partis basilaris*. Das sind nach innen vorspringende kleine Erhöhungen an der unteren Wand des *utriculus*. Das sie bedeckende Epithel entspricht vollkommen dem Epithel an den *cristae et maculae acusticae*. Nach Abgang der genannten Aeste theilt sich der *ramus cochlearis* in die beiden Endäste: den *ramulus lagenaris cochleae* und den *ramulus amp. frontalis* (Fig. 3 u. 4 r. a. f.). Der letztere verläuft nach oben und hinten an der unteren Wand des *sinus posterior* und der *frontalen Ampulle* und breitet sich vor dem *sulcus transversus* fächerförmig aus, um durch das *septum transversum* bis an das Epithel der *crista acustica* vorzudringen. Der zweite Endast — der *ramulus lagenaris cochleae* (Fig. 3 und 4 r. l. c.) geht nach unten und hinten, indem er sich fächerförmig an dem hinteren Ende des *sacculus*, in der *macula acustica Lagenae* ausbreitet. In Bezug auf den *nervus acusticus* muss noch bemerkt werden, dass einige seiner Zweige mit bipolaren Ganglienzellen versehen sind und zwar: der *ramus vestibularis*, *ramus cochlearis*, *ramulus recessus*

utriculi, ramulus sacculi und ramulus lagenae. Diese Ganglien fehlen hingegen an den Zweigen, die sich zu den Ampullen und den papillae basiales begeben.

Es wurde bereits erwähnt, dass der nervus acusticus acht gesonderte mit Nervenepithel bedeckte Endapparate besitzt. Letztere sind folgendermassen gelagert und geformt. Das Nervenepithel (*crista acustica* M. Schultze) der Ampullen liegt auf der oberen Fläche des septum transversum. Dieses Epithellager ist daher wie die obere Fläche des septum breiter an den Enden d. h. an den Seiten und schmaler in der Mitte. Die übrigen Endapparate des Hörnerven besitzen verschiedene Grösse und Form. Die *macula acustica sacculi* besitzt die Form eines oblongen Fleckes, der an Osmiumpräparaten dunkel erscheint. Diese dunkle Färbung hängt von der dunklen Färbung des Neuroepithels d. h. der Cylinderzellen ab, aber noch mehr von den zahlreichen myelinhaltigen Nerven, die in der Wand des sacculus dichte Plexus bilden. Diese Nervenendigung liegt an der innern Fläche des sacculus, dessen Wand hier verdickt ist. Der mittlere und zum Theil der vordere Abschnitt des sacculus ist von ihr eingenommen, während in dem hinteren Abschnitt eine gesonderte Nervenendigung, die *macula acustica Lagenae* liegt. Diese ist kleiner als die *macula sacculi* und besitzt eine rundliche Form. Was die *macula acustica utriculi* anlangt, so ist sie ebenfalls dunkel gefärbt und liegt an der inneren Fläche der verdickten unteren Wand des recessus utriculi, zwischen dem ramulus amp. sagittalis und dem ramulus amp. horizontalis. Endlich müssen die beiden von Neuroepithel bedeckten papillae partis basilaris erwähnt werden. Sie liegen an der inneren Fläche der unteren Utriculuswand als kleine rundliche Flecken, die von Retzius zuerst beim Hecht beschrieben wurden.

Es erübrigen noch ein paar Worte über die membranae tectoriae und die Otolithen. Die ersteren bedecken als feine homogene, durchlöcherete Häute das Epithel der maculae acusticae, ihre gegen das Epithel gekehrte Fläche zeigt Vertiefungen, sodass die Membran in der Flächenansicht durchlöchert erscheint. Ihre nach innen gekehrte Fläche d. h. die obere — ist noch von einer halbflüssigen, schleimigen, in frischem Zustande vollkommen homogenen Masse bedeckt, in welcher die Otolithen liegen. Beim Acipenser giebt es nur einen grossen Otolithen (*sagitta*), der auf der macula

sacculi liegt. Auf der *macula utriculi* und *macula lagenae* fehlen die grossen Otolithen der Knochenfische (*Lapillus*, *Asteriscus*). Hier liegt aber eine Masse kleiner Steine, die eine concentrische Streifung erkennen lassen (Fig. 10). Im Centrum dieser Otolithen sieht man einen homogenen Kern, der von mehr oder weniger zahlreichen Schichten bedeckt ist, je zahlreicher diese Schichten, um so grösser der Stein. Er wächst also durch Auflagerung neuer Schichten. An den *cristae acusticae* fehlen sowohl die Otolithen, wie die *membranae tectoriae*. Das Epithel ist hier aber von der sogenannten *cupula terminalis* (Lang) bedeckt. Nach der Beschreibung von Hasse, Retzius und Kuhn ist es ein durchsichtiges, zartes längsgestreiftes Gebilde, das kuppelförmig in die Höhle der Ampulle hineinragt.

Hensen<sup>1)</sup> hält die *Cupula* für ein Kunstproduct, weil er an frischen, jungen, durchsichtigen Exemplaren von *Gobius*, Barsch und Hering nichts von einer *cupula terminalis* sehen konnte, wohl aber sehr lange Hörhare, die in die Höhle der Ampullen hineinragten. Bei den Ganoiden bekommt man an gehärteten Labyrinth eine ebensolche *cupula terminalis* zu Gesicht, wie sie für die Knochenfische beschrieben wurde. Hingegen sieht man nichts von einer *cupula*, wenn man die *crista* einem eben getödteten Fische entnimmt und in indifferenten Flüssigkeit untersucht. Ich bin daher geneigt mit Hensen die *cupula* als Kunstproduct anzusehen.

#### IV.

##### Der Endapparat des Gehörnerven.

Die Structur des Epithels, das die *maculae* und *cristae acusticae* bedeckt, sowie die Beziehungen dieses Epithels zu den Enden des *nervus acusticus* sind immer noch als offene Fragen zu betrachten, trotz vielfältiger und sorgfältiger Untersuchungen, die gerade in letzter Zeit veröffentlicht wurden. Die älteren Beobachter (Hartmann, Krieger) liessen den Hörnerv in Endschlingen auslaufen, während die späteren Autoren einen Zusam-

1) Hensen, Bemerkungen gegen die *cupula terminalis*. Archiv für Anat. u. Physiol. VI. Heft. 1878.

menhang der Epithelien mit den Fasern des nervus acusticus statuirten. Meissner, Stannius, Leydig und Reich vertreten eine dritte Ansicht, die in der Annahme von spindelförmigen Verdickungen der Nervenfasern gipfelt. Diese Verdickungen (Nervenzellen) sollen an der Grenze des Epithels liegen und sich als fadenförmige Gebilde zwischen die Epithelien fortsetzen. F. E. Schultze beschreibt einen directen Uebergang der Fasern des Hörnerven in die Hörhaare. Diejenigen Autoren, welche den unmittelbaren Zusammenhang der Neuroepithelien mit den Nervenfasern statuirten, zerfallen wiederum in zwei Lager. Die einen (Oedenius, Kölliker, Rüdinger, Grimm, Ebner und Kuhn) bestätigen die Angaben von Max Schultze, der die sogenannten Fadenzellen mit den Fibrillen des Hörnerven in Verbindung bringt, während die anderen (Hasse, Deiters, Hensen, Retzius, Paul Meyer) den Hörnerven mit den Cylinderzellen in Verbindung setzen. Zu dieser letzten Ansicht bekennt sich auch Kuhn in seiner letzten Arbeit „Ueber das häutige Labyrinth der Amphibien“ (dieses Archiv Bd. XVII). Gleichzeitig statuiren aber Kuhn und Paul Meyer die Existenz feinsten Nervenfasern, die frei zwischen den Cylinderzellen endigen.

Bei der Mittheilung dessen, was ich gesehen, werde ich zuerst das Neuroepithel und dann die eigentlichen Nervenendigungen behandeln:

#### a) Das Neuroepithel.

An Isolationspräparaten ist es leicht die von M. Schultze unterschiedenen Zellformen wiederzufinden. Die Cylinderzellen und die Fadenzellen. Die Cylinderzellen sind etwas aufgebauht an der Stelle, wo der Kern liegt. Letzterer ist oblong und besitzt ein glänzendes Kernkörperchen. An jedem aufgebauhten Cylinder kann man zwei Theile unterscheiden, einen peripheren und einen centralen (Fig. 19 c. e.). Der periphere Theil ist cylinderförmig, breiter als der centrale, beginnt unmittelbar am Zellkörper und verjüngt sich etwas gegen das freie Ende, welches gewöhnlich mit einem hellen Saume abschliesst (Fig. 19 o.). Dieser structurlose Saum tritt besonders an Osmiumpräparaten hervor, weil er farblos und hell bleibt, während die Zelle dunkelgekörnt erscheint. Manchmal fehlt der Saum an isolirten Zellen. Das sind verstümmelte Zellen mit abgefallenem



Saum. An gut conservirten Zellen sieht man an der freien Fläche des Saumes ein Büschel feiner Härchen. Sie erscheinen als helle Fäden, die an der Basis aneinandergerückt sind und gegen die Peripherie hin pinselförmig auseinanderfahren. Diese sog. Hörhaare sind sehr lang, sie messen 0,01—0,022 mm. In jedem Büschel zählt man 6—8 Haare (Fig. 19 h.). An dicken Schiefschnitten überzeugt man sich, wenn die Grenzen der freien Zellflächen scharf hervortreten, dass die Büschel in die Mitte der freien Zellfläche sich inseriren. Dieses Verhältniss tritt auf Fig. 14 sehr klar hervor. Aber auch an Verticalschnitten überzeugt man sich, dass die Hörhaare von der Mitte der freien Zellfläche und nicht etwa an der Grenze zwischen zwei Zellen entspringen, wie es Ebner beschrieben. An Präparaten, die mit Osmium und darauf mit Chromsäure bearbeitet wurden, sieht man häufig (Fig. 19 c, Fig. 20 h und Fig. 21 h) statt des Haarbüschels nur ein Haar, das mit breiter Basis am Zellsaum beginnt und sich gegen das freie Ende verjüngt, es ist viel dicker als die Haare des Büschels, während die Länge dieselbe bleibt. Welche Bilder dem natürlichen Sachverhalt entsprechen, ist schwer zu entscheiden. Retzius hält das Hörhaar für ein zusammengesetztes Gebilde, das unter Umständen in einzelne Stäbe zerfallen kann, während Kuhn die Büschelform als die natürliche ansieht und das Erscheinen eines einzelnen dicken Haars auf ein Zusammenkleben der feinsten Härchen zurückführt. Berücksichtigt man die Beobachtungen von Hensen, welcher an lebenden Exemplaren von *Gobius*, *Barsch* etc., nur ein Haar an jeder Zelle gesehen hat, so scheint die Deutung von Retzius die richtigere zu sein. Die übrigen Autoren sehen das Hörhaar als einfaches Gebilde an. Ein Durchtreten der Härchen durch den Zellsaum, wie es Grimm, Rüdinger, Paul Meyer beschrieben, habe ich nie beobachtet. Der grösste Theil der Beobachter konnte das in Rede stehende Verhalten nicht bestätigen. Das centrale Ende der Cylinderzelle verjüngt sich und geht in einen centralen Fortsatz über (Fig. 19 c.), der jedoch grösstentheils fehlt, daher erscheint das centrale Ende gewöhnlich abgestumpft (Fig. 19 a. b.). Der centrale Fortsatz, wenn er vorhanden ist, erscheint nach meinen Beobachtungen nie so fein und lang, wie er von einigen Beobachtern (Kuhn, Retzius, Hasse) beschrieben wird. Er ist im Gegentheil verhältnissmässig kurz und ist weder varicös noch fadenförmig, wohl aber streifig und ver-

hältnissmässig dick (Fig. 19 c. e.). Da in den meisten Fällen, sowohl an Isolationspräparaten als an Verticalschnitten das centrale Ende der Cylinderzellen abgestumpft erscheint, so ist es möglich, dass ein centraler Fortsatz überhaupt fehlt, und das, was als Fortsatz manchmal imponirt, als abgerissener der Zelle anliegender Nervenfaden zu deuten ist. Die häufig zu beobachtende Streifung an der Zelle unterstützt diese Deutung. Wir kommen darauf noch zurück. In Osmium und Chlorgold erscheinen die Cylinderzellen dunkel. An Osmiumpräparaten erscheinen die dunkelgefärbten Cylinderzellen körnig. Diese Körnelung rührt daher, dass eine zwischen den Cylinderzellen vorhandene körnige Kittsubstanz durch das Osmium gefärbt wird und den Cylinderzellen anhaftet. An gelungenen Macerationspräparaten schwinden diese Körnchen und die Cylinderzelle erscheint dann längsstreifig (Fig. 25 u. 27).

Diese zarten Längsstreifen erscheinen bei starker Vergrößerung als feine, häufig varicöse Fäden, die bis an den helleren Saum der Zelle reichen. Manchmal ist auch der untere centrale Fortsatz streifig, wodurch der letztere den Nervenfibrillen, die unterhalb der Cylinderzellen einen Plexus bilden, sehr ähnlich wird. Bei wechselnder Focalstellung überzeugt man sich, dass die Streifung nur eine oberflächliche ist, bei scharfer Einstellung auf die tieferen Partien des Zellprotoplasma oder auf den Kern schwindet die Streifung. Wir machen auf dieses Verhältniss besonders aufmerksam angesichts dessen, dass einige Beobachter die Nervenfasern bis an den Kern durch das Zellprotoplasma hindurch verfolgt haben wollen. Es muss aber schon hier bemerkt werden, dass wir eine Verbindung des Nervenfadens mit dem Zellkern durchaus in Abrede stellen. Die körnige Kittsubstanz, sowie die Streifung der Cylinderzellen in den Ampullen der Vögel hat bereits Ebner constatirt. Dieser Forscher lässt es aber unentschieden, ob die Strichelung von den Abdrücken herrührt, welche die Fadenzellen auf der Oberfläche der Cylinderzellen hinterlassen, oder von Nervenfasern, die an der Oberfläche der Cylinderzellen sich in längslaufende Fäden auflösen. Wir schliessen uns mit einiger Modification der letzteren Ansicht an und glauben, dass die erstgenannte Möglichkeit nicht in Betracht kommen kann, weil die peripheren Fortsätze der Fadenzellen viel dicker sind, als die feine Streifung der Oberfläche der Cylinderzellen. An den *cristae acusticae* sind alle Cylinderzellen gleich lang, was an den *maculae*

acusticae nicht der Fall ist. An der Peripherie der macula acustica Lagenae und in der Mitte der macula utriculi sind die Cylinderzellen um die Hälfte kürzer, als an den übrigen Localitäten.

Was die andere Zellenart — die Fadenzellen angeht, so ist ihre Form verschieden je nach der Lagerung des Kerns (Fig. 22 f). Liegt der Kern in der Mitte des fadenförmigen Gebildes, so resultirt eine Spindelform (Fig. 22 u. 23), d. h. wir haben die von M. Schultze beschriebene Fadenzelle vor uns. Von dem ovalen Zellkörper, in welchem der Kern liegt, umgeben von einer dünnen Protoplasmaschicht, treten zwei dünne blasse Fortsätze ab; der Kern dieser Zellen reicht nie bis zwischen die Cylinderzellen, sondern liegt immer tiefer. Zwischen den letzteren liegt nur der periphere Fortsatz der Fadenzelle (Fig. 22, 25, 26, 27, f). Er steigt bis an den hellen Cuticularsaum der Cylinderzellen empor, wo er mit etwas verbreitertem Ende abschliesst, oder richtiger mit dem Cuticularsaum verschmilzt, indem letzterer eine continuirliche Grenzschiebt bildet, gleichsam eine membrana limitans externa (Fig. 20, 21 o). Der untere centrale Fortsatz der spindelförmigen Fadenzellen ist keineswegs varicös, wie er vielfach beschrieben wird, er ist allerdings manchmal feiner, als der periphere und inserirt sich etwas verbreitert an dem Basalsaum. Die anderen Fadenzellen, deren Kerne tief unten liegen, besitzen nur einen peripheren Fortsatz, während der den Kern beherbergende Zellkörper unmittelbar dem Basalsaum aufsitzt (Fig. 22 f'). Der Fortsatz entspringt vom konischen Zellkörper und reicht bis an den Cuticularsaum, mit dem er verschmilzt (Fig. 24). Reisst der Fortsatz ab, so erhalten wir verstümmelte conische Zellen (Fig. 23 f'), die den Basalzellen M. Schultze's vollkommen entsprechen. Dort wo das Epithel niedriger ist (in der Mitte der macula recessus utriculi und an der Peripherie der macula Lagenae) sind auch die Fortsätze der Basalzellen kürzer (conf. Fig. 23 III). Daraus folgt, dass die Basalzellen als solche nicht existiren. Das, was die Autoren unter diesem Namen beschreiben, sind Fadenzellen, deren Kerne im unteren centralen Ende der Zelle liegen und deren periphere Fortsätze abgerissen sind (Retzius).

An Isolationspräparaten sieht man nicht selten folgende Bilder (Fig. 24). Mehrere periphere Fortsätze der Fadenzellen hängen an dem Cuticularsaum unter einander zusammen. Zwischen den Fadenzellen erscheinen Zwischenräume, aus denen die Cylin-

derzellen herausgefallen sind. An anderen Präparaten (Fig. 26 I und II) sind die Cylinderzellen noch erhalten. An den Stellen, wo die Cylinderzellen eine geringe Höhe besitzen, wie in der Mitte der *macula acustica recessus utriculi* und in der Peripherie der *macula Lagenae*, fehlen die spindelförmigen Fadenzellen M. Schultze's vollkommen. Man findet zwischen den Cylinderzellen nur die Basalzellen M. Schultze's, deren periphere Fortsätze bis an den Cuticularsaum reichen (Fig. 23 III). An Schnittpräparaten aus der Mitte der *maculae acusticae recessus utriculi* treten gewöhnlich nur die kerntragenden Basaltheile der fraglichen Zellen hervor, während die Fortsätze zwischen den Cylinderzellen verdeckt werden (Fig. 34).

Da wir nun die Basalzellen als verstümmelte Fadenzellen mit tiefliegendem Kerne erkannt haben und uns (wie weiter unten auseinandergesetzt wird) überzeugt haben, dass nur die Cylinderzellen mit Nerven in nähere Beziehungen treten, so unterscheiden wir Cylinderzellen und Stützzellen, indem wir die letztere von Retzius gewählte Bezeichnung, sowohl auf die Fadenzellen, als die Basalzellen M. Schultze's anwenden.

Hat man sich an Isolationspräparaten über die Form der epithelialen Elemente instruiert, so gelangt man auch zu einer richtigen Deutung dessen, was man an einem Verticalschnitte des Epithelstratum sieht. An einem regelrecht geführten Schnitte aus der *crista acustica* (Fig. 12 u. 20) sieht man an dem freien Rande des Epithels einen hellen in Osmium sich nicht färbenden Saum, den sogenannten Cuticularsaum (Fig. 20 o). Von diesem Saume aus und zwar entsprechend der Mitte der freien Fläche je einer Cylinderzelle tritt ein langes, an der Basis breites, gegen das freie Ende sehr feines Haar ab. Niemals sitzen diese Haare an der Grenze zwischen den freien Flächen der Zelle oder an dem Rande. Unmittelbar an den hellen Cuticularsaum schliessen sich die dunkeln Cylinderzellen, die durch helle, schmale Zwischenräume getrennt sind. Diese hellen Linien sind die peripheren Fortsätze der Fadenzellen. Ungefähr in der Mitte einer jeden Cylinderzelle liegt ein heller ovaler Kern. Diese Kerne liegen alle in einem Niveau (Fig. 20 d). Die centralen Enden der Cylinderzellen reichen nicht bis an den Basalsaum, sondern hören an Schnittpräparaten mit stumpfen Enden auf, oder stossen unmittelbar an die unterhalb liegenden Kerne der Fadenzellen. Diese Kerne

liegen in zwei- bis dreifacher Reihe übereinander und erscheinen besonders scharf an carminisirten Präparaten. Endlich sieht man in der Tiefe, unmittelbar über dem Basalsaum, eine Reihe Kerne, die in conischen Zellkörpern liegen, das sind die M. Schultze'schen Basalzellen, deren nach oben strebende Fortsätze durch die Kerne der Fadenzellen grösstentheils verdeckt werden. Die an Schnittpräparaten hervortretende Schichtung des Epithelstratum ist also nur eine scheinbare. Es giebt hier keine Elemente, die übereinanderliegen, sondern nur solche, die nebeneinander liegen.

Alle drei Ampullen verhalten sich in Bezug auf das Neuroepithel vollkommen gleich. An Verticalschnitten des Epithels aus der macula acustica findet man dasselbe Bild (Fig. 29). Nur in der Mitte der macula recessus utriculi und an der Peripherie der macula Lagenae, wo die Cylinderzellen kürzer sind, erscheint nur eine Reihe Kerne unmittelbar über dem Basalsaum, die übrigen Kernreihen fehlen, weil eben die spindelförmigen Fadenzellen an diesen Stellen fehlen. Zwischen den Cylinderzellen giebt es hier, wie feine Schnitte und namentlich Zupfpräparate (Fig. 23) lehren, nur Fadenzellen mit basalem Zellkörper. Eine körnige Masse (Kittsubstanz), die zwischen den Basaltheilen der Fadenzellen liegt, verdeckt gewöhnlich die Fortsätze der letzteren. An Verticalschnitten aus der macula sacculi und utriculi (Fig. 30 und 34) sieht man an den Cylinderzellen eine scharfe Längsstreifung, die von feinen der Zelle entlang verlaufenden Nervenfäden abhängt.

Es sei hier noch erwähnt, dass ich die Beobachtung von Kuhn, hinsichtlich des Zusammenhangs der Fadenzellen mit dem centralen Ende der Cylinderzellen nicht bestätigen kann. Allerdings findet man an Isolationspräparaten Formen, die den von Kuhn beschriebenen und abgebildeten ähnlich sind. Sie entstehen aber durch Zusammenkleben von Fadenzellen und Cylinderzellen. Rollt man solche Gebilde, so findet man gewöhnlich den peripheren Fortsatz der Fadenzelle eng anliegend an der Cylinderzelle. Wird nun dieser Fortsatz bei weniger günstiger Lagerung von der Cylinderzelle maskirt, so wird ein Zusammenhang beider Zellarten simulirt.

b) Die Nervenendigungen in den cristae und maculae acusticae.

Den Verlauf der Nerven in den cristae acusticae studirt man am besten an Verticalschnitten, die das Septum transversum der

Länge nach oder quer treffen. Auf Fig. 11 sieht man das Septum transversum im Längsschnitt, dasselbe reicht von der einen Seitenwand bis zur anderen und ist von dem Nervenepithel bedeckt. Von dem letzteren erscheinen bei schwacher Vergrößerung nur die Cylinderzellen scharf gezeichnet und ebenfalls noch die Kerne der sogenannten Basalzellen. Unter dem Epithel sieht man die myelinhaltigen mit Osmium gefärbten Nerven. Sie verlaufen in zwei dicke Stämmchen getheilt, etwas schief gegen das Epithel. Auf diesem Wege zerfallen sie in einzelne Nervenfasern, die hart an der Grenze des Epithels sich der weiteren Beobachtung entziehen. Auf Fig. 9 sieht man das Septum transversum im Querschnitt als ziemlich steilen Hügel an der unteren Wand der Ampulle. Das Nervenepithel an der Kuppe liegt auf einer flachen Einsenkung des Septum und verhält sich ebenso wie auf dem Längsschnitt (Fig. 11). Ein dickes Nervenstämmchen, umgeben vom perilymphatischen Gewebe, sieht man an der Aussenseite der unteren Ampullenwand verlaufen (Fig. 9 n). Da wo letztere sich zum Septum transversum einstülpt, zerfällt das Stämmchen in einzelne Nervenfasern, die verschieden dick sind und ungetheilt bis an das Epithel verlaufen, wo sie sich gewöhnlich der Beobachtung bei schwacher Vergrößerung entziehen.

Bevor wir jedoch den schwierigen Versuch machen die intraepithelialen Nerven aufzusuchen, mögen einige Bemerkungen über die Structur der an das Epithel herantretenden myelinhaltigen Fasern Platz finden.

An den Nervenfasern der Fische lässt sich die fibrilläre Structur der Axencylinder verhältnissmässig leicht demonstrieren. An Zupfpräparaten, die mit Osmium behandelt waren, sieht man an isolirten Nervenfasern nach innen von der Schwann'schen Scheide, die Lanterman'schen Einkerbungen der Myelinscheide. Bei scharfer Einstellung erscheint der Axentheil der Nervenfasern auch bei erhaltener Myelinscheide streifig, viel schärfer tritt aber diese Streifung an den Stellen hervor, wo die genannten Scheiden in Folge der Präparation abhanden gekommen sind und der Axencylinder frei liegt. An diesem unterscheidet man einen scharfen Contour — die Axencylinderscheide (Hornscheide) und den fibrillären Inhalt (Fig. 18). Ebenso häufig bekommt man an Schnittpräparaten die Fibrillen des Axencylinders zu Gesicht, namentlich an den Stellen, wo der nackte Axencylin-

der in das Neuroepithel ausstrahlt (Fig. 12). Sowohl an Schnitt- wie an Isolationspräparaten des Nervenepithels sieht man manchmal (Fig. 13, 15) Axencylinder, die büschelförmig auseinanderfallen. Obgleich diese bereits von M. Schultze beschriebenen Büschel, wie wir weiter sehen werden, keine normale Erscheinung, sondern nur Folgen der Präparation sind, sind sie jedoch insofern instructiv, als die Fibrillen hier sehr scharf und fast isolirt hervortreten. Diese Fibrillen kann man sich an Osmiumpräparaten sowohl im reellen als im optischen Querschnitte zur Anschauung bringen. Auf Fig. 16 sieht man im Epithel helle, scharf punktirte Kreise, von denen einige unmittelbar in Nervenfasern übergehen. Das sind eben Nervenfasern, die durch den Schnitt gerade an der Stelle getroffen wurden, wo sie aus der verticalen in die horizontale Richtung übergehen. Aus diesen Auseinandersetzungen wird der Leser ersehen haben, dass die fibrilläre Structur der Axencylinder an den Fasern des Gehörnerven verhältnissmässig leicht zu demonstrieren ist. Die Lehre von M. Schultze, obgleich von vielen Histologen angefochten, interpretirt die Erscheinungen viel besser, als die Lehre von dem homogenen oder gar flüssigen Aggregatzustand des Axencylinders. Die fibrilläre Structur des Axencylinders hat in der letzten Zeit in Hans Schultze <sup>1)</sup> einen sehr geschickten Vertheidiger gefunden, und wir können diesem Autor nur beipflichten. — Unsrerseits möchten wir darauf aufmerksam machen, dass das Verhalten des Axencylinders an der Peripherie, d. i. die Auffaserung und der Uebergang in feine Fibrillen sich schlechterdings mit dem flüssigen Aggregatzustande nicht vereinigen lassen.

Die von Boll studirten Zersetzungsbilder beweisen im besten Falle nur, dass innerhalb der Axencylinderscheide eine Flüssigkeit sich befindet; die Existenz der Fibrillen wird aber durch diese Bilder keineswegs widerlegt. An Rissstellen von Nervenfasern, die mit Osmium behandelt waren, sieht man nicht selten Tropfen einer Flüssigkeit austreten, die sich im Osmium selbst nach wochenlangem Liegen nicht färbt (Fig. 18).

---

1) Hans Schultze, Axencylinder und Ganglienzelle. Arch. f. Anat. u. Physiologie IV. u. V. Heft. 1878.

Die fibrilläre Structur der Nerven Elemente bei Wirbellosen. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XVI. 1878.

Alle diese Thatsachen zusammengenommen führen uns zu der Ansicht, dass der Axencylinder als Fibrillenbündel aufzufassen ist, das von einer Scheide umschlossen und in einer Flüssigkeit suspendirt ist.

Kehren wir nun zu den intraepithelialen Nervenendigungen zurück. Es wurde bereits erwähnt, dass die Nervenfasern steil gegen das Epithel aufsteigen, ohne Theilungen einzugehen. Einige Fasern verlieren an der Grenze des Epithels die Myelinscheide, sowie die Schwann'sche Scheide und steigen als Axencylinder, ohne in Fibrillen zu zerfallen in die Höhe. Andere behalten anfangs die äusseren Scheiden innerhalb des Epithels und steigen, ohne sich zu theilen, zwischen den Fadenzellen empor (Fig. 7). Nachdem sie die unteren Enden der Cylinderzellen erreicht haben, biegen sie bogenförmig um, verlaufen eine kurze Strecke horizontal, verlieren darauf ihre Scheiden und setzen dann ihren Weg als nackte Axencylinder fort (Fig. 20). Dass die Nervenfasern im unteren Theil des Epithels sich nicht auffasern, ersieht man aus Fig. 16. Es treten hier zwei myelinhaltige Fasern an das Epithel und setzen ihren Weg als nackte Axencylinder fort. Der Schnitt hat letztere quer getroffen, daher sieht man runde, scharf contourirte, fein punktirte Scheiben. Etwas höher im Epithel sieht man ähnliche, nur etwas kleinere Scheiben, deren Zusammenhang mit myelinhaltigen Fasern nicht zu demonstrieren ist. Der scharfe Contour der Kreise (Fig. 16 c) rührt von der Axencylinderscheide her, die feine aber scharfe Punktirung von den quer durchschnittenen Fibrillen. Diese Bilder beweisen meines Erachtens nach, dass die Axencylinder in der Tiefe des Epithels sich nicht auffasern, wie es M. Schultze und Kuhn behaupten. Letzterer beschreibt ein intraepitheliales, nervöses Netz, das sich zwischen den Cylinderzellen und den Basalzellen ausbreitet. Ich habe viel Mühe darauf verwandt, um dieses Netzes ansichtig zu werden, muss aber gestehen, dass es mir nicht gelungen ist. Ich vermisste in diesem Niveau nicht nur das Netz, sondern auch isolirte Fibrillen, wohl aber sieht man Fibrillenbündel (i. e. Axencylinder, die ihre Myelinscheide verloren haben), gegen die Cylinderzellen ziehen und auf diesem Wege sich in zwei oder drei Zweige spalten (Fig. 12). Diese Zweige schlagen eine horizontale Richtung ein und entziehen sich dann gewöhnlich der Beobachtung. Es muss jedoch erwähnt werden, dass man in seltenen Fällen



Bilder erhält; die eine Auffaserung des Axencylinders bei seinem Eintritt in das Epithel zu demonstrieren scheinen und somit der Auffassung von M. Schultze und Kuhn günstig sind.

Fig. 13 stellt ein Isolationspräparat dar, aus der Crista acustica, während Fig. 15 einem Schnittpräparat aus der macula sacculi entnommen ist. Die Büschel feinsten Fibrillen entstehen, wie ich meine, in Folge mechanischen Insults. An dem Schnittpräparat Fig. 15 ist das Epithel von der Unterlage zum grössten Theil abgerissen, während aber die eine Nervenfasern (c') noch Andeutungen von Theilungen des Axencylinders zeigt, ist die andere Faser (c) schon an der Eintrittsstelle verstümmelt, d. h. büschelförmig ausgefasert. An Isolationspräparaten (Fig. 13) leiden die nackten Axencylinder noch viel leichter. Solche Präparate stehen in directem Widerspruch mit guten Osmium- und Chlorgoldpräparaten, an denen man die Axencylinder immer eine Strecke weit in's Epithel verfolgen kann, wo sie sich häufig theilen und eine horizontale Richtung einschlagen (Fig. 12, 17, 20).

Was wird nun aus diesen horizontalen Fibrillenbündeln? An Schnittpräparaten ist es unmöglich darüber Aufschluss zu erhalten. Verschafft man sich aber Flächenansichten des Epithels, indem man grössere oder kleinere Epithelfetzen isolirt, an denen die Lage der Cylinderzellen abgestreift ist, so erhält man Bilder, die auf einen Plexus von Fibrillenbündeln schliessen lassen. Man sieht nämlich im optischen Querschnitt die Kerne der Fadenzellen als helle Kreise, manchmal ist in ihnen auch ein Kernkörperchen als glänzender feiner Punkt zu constatiren. In einem Niveau mit den Kernen, zum Theil etwas oberflächlicher sieht man Fibrillenbündel verlaufen, die sich theilen und untereinander anastomosiren. Man bekommt somit ein fibrilläres Balkenwerk zu Gesicht, in dessen Maschen Kerne eingelagert sind. Kombiniert man diese Bilder mit den Verticalabschnitten, so gelangt man zu der Vorstellung, dass die Nervenfasern bis an die centralen Enden der Cylinderzellen vordringen, darauf einen horizontalen Verlauf einschlagen, um mit den benachbarten Fasern Fibrillen auszutauschen. Es kommt somit ein Plexus zu Stande, der zwischen den centralen Enden der Cylinderzellen und den oberen Kernen der Fadenzellen liegt. Dieser Plexus ist nicht zu verwechseln mit dem vorerwähnten von Kuhn beschriebenen nervösen Netze, das wir bei den Ganoiden vergebens gesucht haben. Das von Kuhn für die Knochenfische beschrie-

bene Netz liegt tiefer, d. h. gleich oberhalb der Basalzellen und besteht aus einzelnen feinen Fäden, während derselbe Autor in einer jüngst erschienenen Arbeit: „Ueber das häutige Labyrinth der Amphibien“ (dieses Arch. Bd. XVII. p. 479) einen weitmaschigen intraepithelialen Plexus beschreibt, der möglicherweise mit dem von mir beschriebenen Plexus identisch ist, obgleich seine Abbildungen von den meinigen differiren. Die isolirt verlaufenden, feinen Nervenfäden im Bereiche der unteren Kernreihe stelle ich für die Ganoiden in Abrede.

Wie verhalten sich nun die Fibrillenbündel des intraepithelialen Plexus zu den Elementen des Neuroepithels? Wir kommen nun zu dem Angelpunkte der Lehre von dem Endapparate des Hörnerven. Die Ansichten der Forscher differiren in diesem schwierigen Punkte ungemein, weil die gegenwärtigen Untersuchungsmethoden kaum ausreichen, um einen sicheren Entscheid zu treffen.

Studirt man an Osmiumpräparaten, die man mit feinen Nadeln zerzupft hat, die isolirten Gebilde des Neuroepithels, so findet man in günstigen Fällen, abgesehen von den im vorigen Abschnitte beschriebenen Cylinder- und Fadenzellen, dünne Fibrillenbündel, von denen noch feinere Zweige abgehen. Diese Zweige bestehen ihrerseits aus einer gewissen Anzahl von Fibrillen und erscheinen in den meisten Fällen abgerissen. In anderen Fällen kann man sie bis an die Cylinderzellen verfolgen, wobei man entschieden den Eindruck erhält, als ob der fibrilläre Nervenzweig unmittelbar in das längsstreifige Protoplasma der Cylinderzellen übergehe. Fig. 25 ist eine möglichst getreue Wiedergabe eines Isolationspräparates aus der crista acustica. Abgesehen von den kurzen Zweigen, die sich direct zu den Cylinderzellen begeben, sieht man solche (p'), die abgerissen enden. Hier ist höchstwahrscheinlich der Zusammenhang mit der Cylinderzelle durch Präparation zerstört. Es wurde bereits erwähnt, dass die Längsstreifung an den Cylinderzellen nur an deren Oberfläche zu constatiren ist. Dasselbe sieht man auf der in Rede stehenden Figur. Die feinen Nervenfibrillen, welche diese Streifung bedingen, liegen somit an der Oberfläche und nicht etwa in der Tiefe des Zellprotoplasma. Eine Verbindung der Nervenfäden mit dem Zellkern, die einige Beobachter constatirt haben wollen, müssen wir durchaus in Abrede stellen. Es fragt sich nun, ob diese oberflächlich gelegenen Fibrillen mit

dem Zellprotoplasma organisch verbunden sind oder ob sie dem letzteren nur unmittelbar anliegen? Der Umstand, dass die Cylinderzellen sich in Osmium und Chlorgold dunkel färben, scheint auf den ersten Blick für die nervöse Natur dieser Gebilde zu sprechen. Allein, abgesehen von dem Fettgewebe färben sich die von Retzius sogenannten protoplasmatischen Zellen des häutigen Labyrinths und viele Drüsenepithelien (Nussbaum) ebenso stark im Osmium und was das Chlorgold anbelangt, so werden durch dasselbe bekanntlich viele nicht nervöse Elemente dunkel gefärbt. Berücksichtigt man weiter, dass an isolirten Cylinderzellen die feine Längsstreifung sehr häufig fehlt, so muss man voraussetzen, dass die Verbindung der Cylinderzellen mit den an sie herantretenden Nervenfibrillen keine sehr innige ist. Es muss hier erwähnt werden, dass einige Autoren Paul Meyer <sup>1)</sup>, Kuhn <sup>2)</sup>, abgesehen von der Endigung der Nerven in Cylinderzellen, noch feine Nervenendigungen zwischen den Cylinderzellen beschreiben und abbilden. Ebner <sup>3)</sup> lässt diese feinen Fäden in den Ampullen der Vögel in Hörhaare auslaufen und Fr. E. Schulze <sup>4)</sup> behauptet dasselbe für Gobius. Solche zwischen den Cylinderzellen gelegene Nervenfasern habe ich bei Fischen nie gesehen, trotzdem ich sehr eifrig darnach gesucht habe. An Verticalschnitten sieht man zwischen den dunkeln Cylinderzellen (Fig. 28, 29) die peripheren Fortsätze der Fadenzellen und Basalzellen als feine helle Streifen.

Dieser Unterschied in den Nervenendigungen bei Fischen einerseits und bei Amphibien und Reptilien andererseits erklärt sich aus dem Umstand, dass bei den letzteren die Fadenzellen fehlen. Es existiren bei Amphibien und Reptilien nur fortsatzlose, tiefliegende Kerngebilde, die Kuhn als Basalzellen beschreibt (l. c. p. 518). Es ist also erklärlich, dass in diesem Falle die

---

1) Paul Meyer, *Etudes histologiques sur le Labyrinthe membraneux chez les Reptiles et les oiseaux*. Paris 1876.

2) Kuhn, *Ueber das häutige Labyrinth der Amphibien*. *Archiv für mikr. Anat.* Bd. XVII. 1880.

3) Ebner, *Das Nervenepithel der crista acustica in den Ampullen der Vögel*. Separatabdr. aus d. Bericht. des naturwiss. Vereins zu Innsbruck. 1872.

4) F. E. Schulze, *Zur Kenntniss der Endigungsweise der Hörnerven bei Fischen und Amphibien*. *Arch. f. Anat. u. Physiol.* 1862.

Nervenfäden in den leeren Zwischenräumen zwischen den Cylinderzellen verlaufen und dort verhältnissmässig leicht zu constatiren sind. Bei den Fischen hingegen existiren diese leeren Zwischenräume nicht, sie werden von den peripheren Fortsätzen der Fadenzellen und Basalzellen eingenommen. Es ist also klar, dass die Nervenfäden nur zwischen Cylinderzellen und Fadenzellen verlaufen können, d. h. den Cylinderzellen unmittelbar aufliegen müssen, sie umstellen letztere allerseits, präsentiren sich aber an Schnittpräparaten (Fig. 30, 34) nur an der dem Beobachter zugekehrten Zellfläche — daher die feine Längsstreifung. Diese Nervenfäden verlaufen bis an den freien Rand des Epithels, indem sie mit dem Zellprotoplasma in Contact treten. Für die Behauptung eines organischen Zusammenhanges zwischen Cylinderzellen und Nerv reichen die thatsächlichen Beobachtungen nicht aus. Sollen wir schliesslich unsere Ansicht in einen Satz formuliren, so würde er etwa folgendermassen lauten: aus dem intraepithelialen Nervenplexus treten feine Fibrillenbündel, die sich an den Cylinderzellen derart vertheilen, dass letztere von den Nervenfäden umstellt werden.

Ebensowenig habe ich an meinen zahlreichen Zupf- und Schnittpräparaten etwas gesehen, was auf einen Zusammenhang der Fadenzellen mit Nerven hingewiesen hätte. Niemals war ein varicöser, centraler Fortsatz an ihnen [nachzuweisen, wie mir das so häufig an den Riechzellen der regio olfactoria gelang<sup>1)</sup>. An nicht verstümmelten Fadenzellen läuft der centrale Fortsatz immer in eine Verbreiterung aus, die dem Basalsaum unmittelbar aufsitzt. In Osmium und Chlorgold bleiben die Fadenzellen immer hell, während die Cylinderzellen dunkel erscheinen, daher kann man namentlich an Chlorgoldpräparaten die dunkelgefärbten Nerven sehr leicht bis an die Cylinderzellen verfolgen (Fig. 28, 29, 30). Zwischen den dunkeln Cylinderzellen erscheinen die peripheren Fortsätze der Fadenzellen als helle Streifen oder Interstitien. An etwas dicken Schnitten oder gequollenen Cylinderzellen fehlen diese hellen Zwischenräume. Endlich muss ich noch daran erinnern, dass ich in der Region der centralen Fortsätze der Fadenzellen, d. h. in der Tiefe des Epithelstratum, Nervenfäden nicht

1) Centralblatt f. med. Wissenschaft. 1874, 44 u. Arbeiten der naturforschenden Gesellschaft zu Kasan. 1879.

gesehen habe, wohl aber streifige Axencylinder, die über die Kerne der Fadenzellen hinaus bis an die Cylinderzellen verfolgt werden konnten. Man müsste also rücklaufende Nervenfasern annehmen, wollte man einen Zusammenhang der Fadenzellen mit den Nerven postuliren, eine Voraussetzung, für welche die Untersuchung gar keine Anhaltspunkte gegeben hat.

In Bezug auf die Nervenendigungen im Epithel der *macula recessus utriculi*, *maculae sacculi* und *maculae Lagenae* können wir uns kurz fassen, da das Verhalten der Nerven an diesen Stellen ein ähnliches ist, wie in den *cristae acusticae*. Auf einem Schnitte, der durch die ganze *macula* geht (Fig. 8) sieht man eine Anzahl Nervenstämmchen sich auf dem Wege zum Epithel in einzelne myelinhaltige Nervenfasern auflösen. Die einzelnen Fasern verlaufen mehr oder weniger gewunden und theilen sich manchmal bevor sie das Epithel erreichen, was an der *crista acustica* nur innerhalb des Epithels geschieht. Eine Theilung der Nervenfasern innerhalb des Epithels kann man auch an den *maculae acusticae* beobachten (Fig. 30 g). An Verticalschnitten aus der *macula recessus utriculi* (Fig. 28) und der *macula sacculi* (Fig. 30) sieht man die myelinhaltigen Nerven im Epithelstratum die helle Schicht der Fadenzellen durchsetzen und bis an die Cylinderzellen vordringen. Hier verlieren sie gewöhnlich ihre Scheiden (Schwann'sche und Myelinscheide), werden zu nackten Axencylindern, die in die horizontale Richtung umbiegen und eine Strecke weit noch verfolgt werden können, oder sie entziehen sich der Beobachtung, bevor sie noch die horizontale Richtung eingeschlagen haben. In anderen Fällen verlieren die myelinhaltigen Nerven, wie an der *crista acustica*, ihre Scheiden noch vor dem Eintritt in das Epithel und theilen sich als nackte Axencylinder innerhalb des Epithels. An Isolationspräparaten aus der *macula acustica utriculi et sacculi* ist es mir ebenfalls gelungen die Beziehungen der Cylinderzellen zu den Nerven festzustellen. Auf Fig. 27 I sieht man eine Cylinderzelle aus der *macula utriculi*, welche direct in einen dünnen Zweig eines streifigen, kurz abgerissenen Axencylinders (n) übergeht. Fig. 27, II bezieht sich auf eine Cylinderzelle aus der *macula sacculi*. Man sieht einen Zweig von dem Axencylinder (n) abgehen, sich theilen und mit der Cylinderzelle in Contact treten; die eine von den Zweigfasern (p') ist abgerissen.

## V.

## Schluss.

Die Resultate unserer Untersuchungen lassen sich folgendermassen formuliren.

1. Das häutige Labyrinth der Ganoiden unterscheidet sich nicht wesentlich von dem der Knochenfische. Diese bereits von Breschet festgestellte Homologie bezieht sich nach meinen Untersuchungen auch auf die mikroskopischen Verhältnisse.

2. Der ductus endolymphaticus beginnt bei den Ganoiden am sacculus und läuft in einen Blindsack (saccus endolymphaticus) aus, der mit dem äusseren Medium nicht communicirt, zum Unterschied von den Plagiostomen, bei welchen Weber und in letzter Zeit Retzius Canäle nachgewiesen haben, die vom saccus endolymphaticus an die Schädeloberfläche gehen.

3. Die von Retzius bei den Knochenfischen entdeckten papillae partis basilaris werden durch meine Untersuchungen auch für die Ganoiden festgestellt.

4. Hinsichtlich der Structur des häutigen Labyrinths kann ich den Anschauungen meiner Vorgänger (Hasse, Retzius, Kuhn), die das betreffende Gewebe als „Spindelknorpel“ bezeichnen, — nicht beitreten. Nach meinen Beobachtungen besitzt das in Rede stehende Gewebe viel Aehnlichkeit mit der Cornea. Auch hier gibt es Saftcanäle, in denen netzförmig verbundene Protoplasmakörper liegen. Die Grundsubstanz des häutigen Labyrinths enthält Bindegewebsfibrillen, die am besten mittelst der Trypsinverdauung zur Anschauung gebracht werden.

5. Das Neuroepithel ist an allen cristae et maculae acusticae, sowie an den papillae partis basilaris gleich. Es ist einschichtig und besteht aus zwei Zellenarten, die sich durch ihre Form unterscheiden. Die Cylinderzellen liegen zwischen den peripheren Fortsätzen der Fadenzellen. Das Protoplasma der Cylinderzellen ist körnig; an der Stelle, wo der oblonge Kern mit dem glänzenden Kernkörperchen liegt, ist der Cylinder etwas ausgebaucht. Manchmal zeigt die Oberfläche der Cylinderzelle eine feine Längsstreifung. An ihrem freien Ende sind die Cylinderzellen von einem hellen Grenzsaum bedeckt, der von einer Zelle auf die andere continuirlich übergeht. Von diesem Saum, entsprechend der Mitte der Zell-

oberfläche, erhebt sich mit breiter Basis ein langes Hörhaar, das sich manchmal an der Spitze auffasert. Das entgegengesetzte innere Ende der Cylinderzelle reicht ungefähr bis in die Mitte des Epithelstratum, wo es gewöhnlich mit abgestutztem Ende aufhört. Die Form der Fadenzellen ist eine etwas verschiedene, je nach der Lagerung des Zellkerns. Liegt letzterer ungefähr in der Mitte des fadenförmigen Gebildes, so resultirt daraus eine Spindelform, — das sind die M. Schultze'schen Fadenzellen mit peripherem und centralm Fortsatz. Der erstere reicht bis an den Cuticularsaum, der letztere inserirt sich mit etwas verbreitertem Ende an den Basalsaum der Labyrinthwand. Liegt hingegen der Kern an dem centralen Ende der Fadenzelle, so stösst auch der conische Zellkörper unmittelbar an den Basalsaum. Diese Zellen besitzen nur einen peripheren Fortsatz und entsprechen den Basalzellen M. Schultze's. Ihr Fortsatz reicht, wie bei den übrigen Zellen, bis an den Cuticularsaum.

6. Hinsichtlich der Nervenendigungen bin ich zu folgenden Resultaten gekommen: Die Nervenfasern treten in das Epithelstratum entweder als Axencylinder, die von der Axencylinderscheide bedeckt sind, oder sie behalten anfangs die Schwann'sche Scheide und die Myelinscheide bei. Sie gehen, ohne sich zu theilen, an den centralen Fortsätzen der Fadenzellen und ihren Kernen vorbei. In dem Niveau der unteren Enden der Cylinderzellen theilen sich die Axencylinder, während die myelinhaltigen Fasern die Myelinscheide verlieren und eine horizontale Richtung einschlagen, um bald darauf ebenfalls Theilungen einzugehen und mit den benachbarten Fibrillenbündeln zu anastomosiren. Dadurch kommt unterhalb der Cylinderzellen ein Plexus blasser Nervenfasern zu Stande. Aus diesem Plexus treten feine Fibrillenbündel ab, die sich an die centralen Enden der Cylinderzellen begeben; hier legen sie sich an die Cylinderzelle und verlaufen an ihrer Oberfläche bis an den Cuticularsaum, ohne jedoch letzteren zu durchbohren.

Aus dieser Beschreibung folgt, dass die feinen Nervenfasern, welche die Cylinderzellen umgeben, als Nervenendapparat aufzufassen sind, während die Zellen nur als Träger der Nerven (Hasse) gelten können.

## Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXIII u. XXIV.

Mit Ausnahme der beiden ersten Figuren beziehen sich alle übrigen auf den *Acipenser ruthenus*.

Fig. 1 u. 2. Häutiges Labyrinth des *acipenser sturio*. Fig. 1 von innen, Fig. 2 von aussen gesehen. Natürliche Grösse.

- |                                   |                             |
|-----------------------------------|-----------------------------|
| u. — utriculus.                   | c. s. — canalis sagittalis. |
| s. s. — sinus superior.           | a. h. — amp. horizontalis.  |
| a. s. s. — apex sinus superioris. | a. s. — amp. sagittalis.    |
| a. f. — amp. frontalis.           | r. u. — recessus utriculi.  |
| c. f. — canalis frontalis.        | s. — sacculus.              |
| c. h. — canalis horizontalis.     | lag. — Lagena.              |

Fig. 3. Der mittlere Theil des häutigen Labyrinths von *acipenser ruthenus* von innen gesehen. Die Nerven sind durch Osmium dunkel gefärbt. Loupenvergrösserung 15.

- |                                 |  |
|---------------------------------|--|
| r. u. — recessus utriculi.      | p. b. — papillae basilares.                |
| c. f. — canalis frontalis.      | r. b. c. — ramuli basilares cochleae.      |
| c. s. — canalis sagittalis.     |  |
| s. e. — saccus endolymphaticus. | o. d. e. — orificium ducti endolymphatici. |
| d. e. — ductus endolymphaticus. |  |
| s. p. — sinus posterior.        | r. s. — ramuli sacculi.                    |

Fig. 4. Häutiges Labyrinth des *acip. ruthenus*, Osmium. Natürliche Grösse.

- |                                     |                                    |
|-------------------------------------|------------------------------------|
| r. a. f. — ram. amp. frontalis.     | n. a. — nervus acusticus.          |
| r. l. c. — ram. lagenaris cochleae. | r. a. h. — ram. amp. horizontalis. |
| r. a. s. — ram. amp. sagittalis.    | d. e. — ductus endolymphaticus.    |
| r. s. — ram. sacculi.               | r. b. — ram. basilares cochleae.   |

Fig. 5. Die untere Wand des recessus utriculi mit den anliegenden (horizontalen und sagittalen) Ampullen. Osmium. 15-fache Vergrösserung.

- |                                    |   |
|------------------------------------|---|
| p. v. — ramus vestibularis.        | r. a. h. — ram. amp. horizontalis.      |
| r. r. u. — ram. recessus utriculi. | m. a. r. u. — macula ac. rec. utriculi. |
| p. s. — planum semilunatum.        | c. s. — canalis sagittalis.             |
| o. — septum transversum.           | r. a. s. — ram. amp. sagittalis.        |

Fig. 6. Seitenwand (d) der frontalen Ampulle mit dem Epithel des planum semilunatum (p. s.). Ausserdem ist das seitliche Ende des septum transversum mit dem Epithel der crista acustica (c. a.) zu sehen. Hartnack. Ocul. 3. Object. 4.

n. — Nervenfasern.

Fig. 7. Verticalschnitt aus der crista acustica Hartnack. ocul. 3. Object. 7.

- |                      |                       |
|----------------------|-----------------------|
| d. — Cylinderzellen. | n. — Nervenfasern.    |
| f. — Fadenzellen.    | g. — Wand des septum. |
| h. — Hörhaare.       |                       |



- Fig. 8. *Macula acustica recessus utriculi*. Verticalschnitt. Hartnack. ocul. 3. Object. 4.  
 m. — Cylinderepithel. n. — Nervenbündel.  
 c. — Pflasterepithel. a. — Utriculuswand.
- Fig. 9. *Septum transversum*. Querschnitt. Hartnack. ocul. 3. Object. 4.  
 c. a. — Epithel der *crista acustica*. s. t. — septum transversum.  
 g. — Uebergangsepithel. n. — Nervenstamm.  
 f. — einzelne Nervenfasern. c. p. — Perilymphatisches Gewebe.
- Fig. 10. *Lapilli maculae recessus utriculi*. Hartnack. Ocul. 3. Object. 7.
- Fig. 11. Verticalschnitt der frontalen Ampulle. Hartnack. Ocul. 3. Object. 4.  
 p. s. — planum semilunatum. f. — einzelne Nervenfasern.  
 c. a. — Epithel der *crista acustica*. n. — Nervenstamm.  
 a. — Ampullenwand.
- Fig. 12. Verticalschnitt aus der *crista acustica*. Hartnack. Ocul. 3. Object. 11.  
 d. — Cylinderzellen. f. — Fadenzellen.  
 h. — Hörhaare. n. — Nervenfaser.  
 k. — Kerne der Cylinderzellen. o. — Axencylinder.
- Fig. 13. Isolationspräparat des Epithels aus der *crista acustica*. Hartnack. Ocul. 3. Object. 11.  
 d. — Cylinderzellen. n. — Axencylinder, bei p in Fibrillenbüschel zerfallend.
- Fig. 14. Oberfläche des Epithels der *crista acustica*. Hartnack. Ocul. 3. Object. 11.  
 a. — Oberfläche der Cylinderzellen.  
 h. — Bündel der Hörhärchen.
- Fig. 15. Verticalschnitt aus der *macula utriculi*. Hartnack. Ocul. 3. Object. 11.  
 o. — Saum. n. — Nervenfaser.  
 d. — Cylinderzellen. c'. — sich theilende Axencylinder.  
 f. — Fadenzellen.
- Fig. 16 u. 17. Verticalschnitt aus der *crista acustica*. Hartnack. Ocul. 3. Object. 11.  
 d. — Cylinderzellen. n. — myelinhaltige Nervenfaser.  
 f. — Fadenzellen. c. — Querdurchschnitte der Axencylinder.
- Fig. 18. Isolirte Nervenfaser aus dem *ramulus ampullae frontalis*. Hartnack. Ocul. 3. Object. 11.  
 o. — Axencylinder. d. — helle Tropfen.  
 m. — Myelinscheide. c. — Kerne der Schwann'schen Scheide.
- Fig. 19. Die isolirten Cylinderzellen aus der *crista acustica* (a. e.) und (b, c, d) aus der *macula acustica utriculi*. Hartnack. Ocul. 3. Object. 11.  
 h. — Hörhaar. o. — Saum.  
 k. — Kern.

- Fig. 20. Verticalschnitt aus der crista acustica. Hartnack. Ocul. 3. Object. 11.  
 h. — Hörhaar. d. — Cylinderzellen.  
 o. — Saum. f. — Fadenzellen.  
 c. — der nackte Axencylinder. e. — Basalzellen.  
 n. — eine sich theilende Nervenfaser.
- Fig. 21. Isolationspräparat der Cylinderzellen aus der crista acustica. Hartnack. Ocul. 3. Object. 11.  
 h. — Hörhaar. o. — Saum.  
 d. — Cylinderzelle. f. — peripherer Fortsatz der Fadenzelle.
- Fig. 22. Isolationspräparat von Cylinder- und Fadenzellen nach Bearbeitung mit chromsaurem Ammoniak. Hartnack. Ocul. 3. Object. 11.  
 d. — Cylinderzellen. f. — Fadenzellen.  
 f'. — Basalzellen.
- Fig. 23. Isolationspräparat. Osmium. Hartnack. Ocul. 3. Object. 8.  
 f. — Fadenzellen. f'. — Basalzellen.
- Fig. 24. Anheftung peripherer Fortsätze der Fadenzellen an den Cuticularsaum. Hartnack. Ocul. 3. Object. 8.  
 o. — Saum. p. — der periphere Fortsatz der Fadenzelle.  
 f. — Fadenzelle.
- Fig. 25. Isolationspräparat, Gruppen von Cylinderzellen, deren untere Fortsätze in Verbindung mit Nervenzweigen sich befinden. Hartnack. Ocul. 3. Object. 11.  
 n. — sich theilender Axencylinder. f. — der periphere Fortsatz der Fadenzelle.  
 p. — Nervenzweige, welche vom Axencylinder kommend in die unteren Fortsätze der Cylinderzellen übergehen. p'. — Abgerissener Nervenzweig.
- Fig. 26. Isolirter Saum, mit welchem die peripheren Fortsätze der Fadenzellen in Verbindung stehen. Hartnack. Ocul. 3. Object. 8.  
 o. — Saum. f. — der periphere Fortsatz der Fadenzelle.
- Fig. 27. Zwei isolirte Cylinderzellen (I) aus der macula utriculi und (II) aus der macula sacculi. Hartnack. Ocul. 3. Object. 11.  
 d. — Cylinderzelle. f. — peripherer Fortsatz der Fadenzelle.  
 p. — Nervenzweig.
- Fig. 28. Verticalschnitt aus der macula acustica utriculi. Chlorgoldpräparat. Hartnack. Ocul. 3. Object. 8.  
 o. — Saum. k. — Capillaren.  
 d. — Cylinderzellen. a. — Utriculuswand.  
 f. — Fadenzellen. n. — myelinhaltige Nervenfaser.

- Fig. 29. Verticalschnitt aus der macula acustica sacculi. Chlorgoldpräparat. Hartnack. Ocul. 3. Object. 8.  
(wie Fig. 28.)
- Fig. 30. Verticalschnitt aus der macula sacculi. Chlorgoldpräparat. Hartnack. Ocul. 3. Object. 8.  
(wie Fig. 28.)
- Fig. 31. Verticalschnitt aus der Wand des häutigen Labyrinths, mit Chlorpalladium bearbeitet. In der hellen Grundsubstanz ist ein Netz hohler, unter sich anastomosirender Gänge sichtbar. Hartnack. Ocul. 3. Object. 8.
- Fig. 32. Flächenschnitt aus der Wand des häutigen Labyrinths, mit Argent. nitr. bearbeitet. In der dunklen Grundsubstanz ist ein Netz heller sternförmiger, unter sich anastomosirender Canäle sichtbar. Hartnack. Ocul. 3. Object. 8.
- Fig. 33. Flächenschnitt aus der Wand des häutigen Labyrinths, bearbeitet mit Chlorgold. In heller Grundsubstanz ist ein Netz dunkelgefärbter, unter sich anastomosirender Zellen, mit hellen Kernen sichtbar. Hartnack. Ocul. 3. Object. 8.
- Fig. 34. Verticalschnitt aus der Mitte der macula recessus utriculi. Hartnack. Ocul. 3. Object. 11.  
d. — Cylinderzellen.  
f. — Kerne der Basalzellen.  
n. — Nervenfasern.
-

Universitäts-Buchdruckerei von Carl Georgi in Bonn.



Fig. 1



Fig. 2



Fig. 3

Fig. 3



Fig. 21



Fig. 22



Fig. 23



Fig. 5



Fig. 6

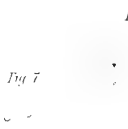


Fig. 7

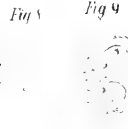


Fig. 8



Fig. 9

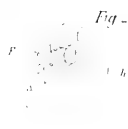


Fig. 24

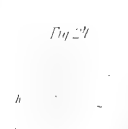


Fig. 25



Fig. 26



Fig. 10



Fig. 11



Fig. 12



Fig. 26

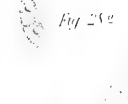


Fig. 28



Fig. 27

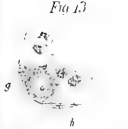


Fig. 13



Fig. 14



Fig. 15



Fig. 16



Fig. 29



Fig. 30



Fig. 31

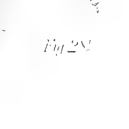


Fig. 32

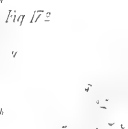


Fig. 17

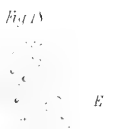


Fig. 18



Fig. 19



Fig. 31



Fig. 32



Fig. 33

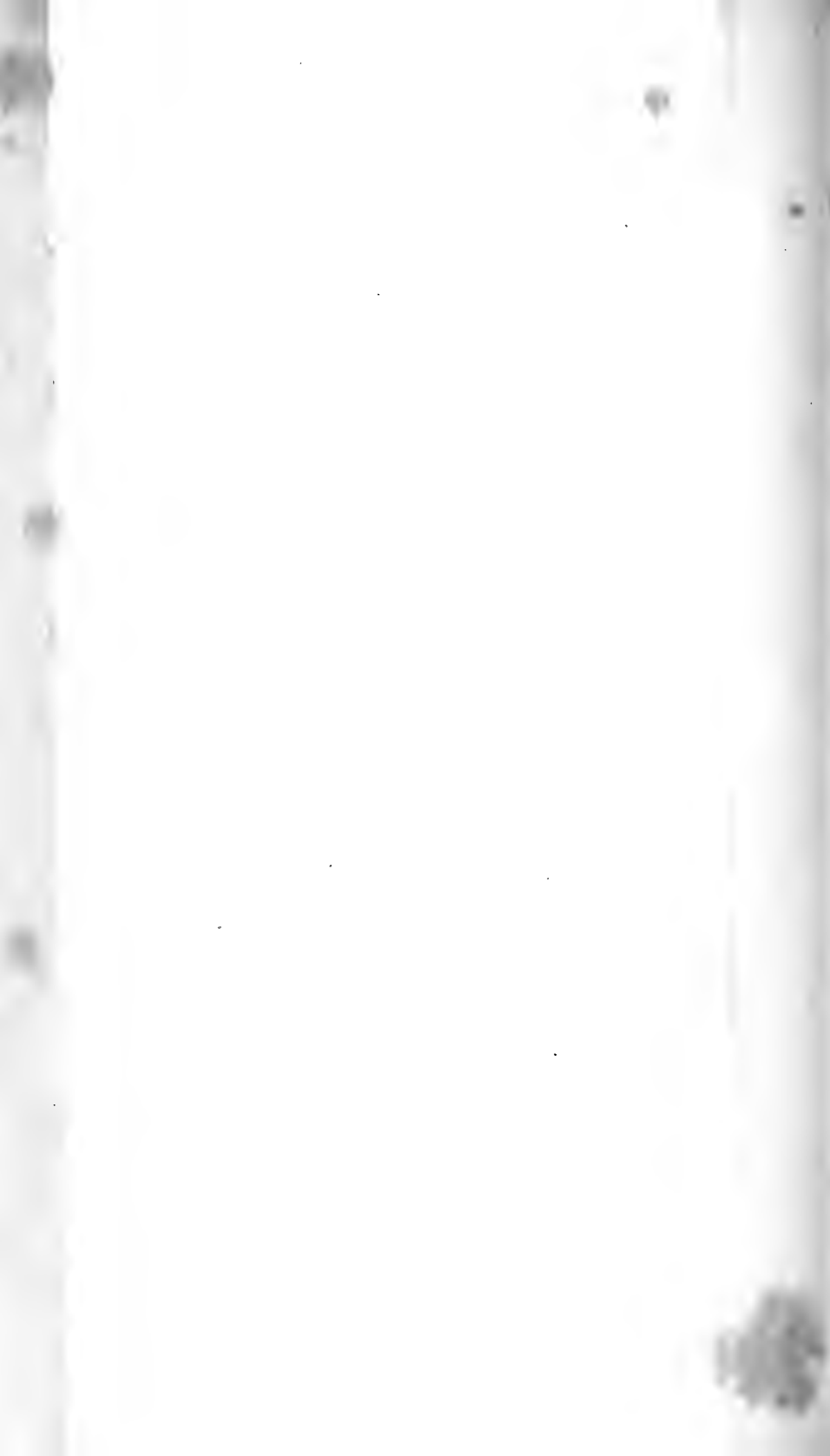




Fig. 20



Fig. 21



Fig. 22



Fig. 23



Fig. 24



Fig. 25



Fig. 26

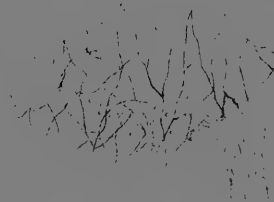


Fig. 27



Fig. 28



Fig. 29



Fig. 30

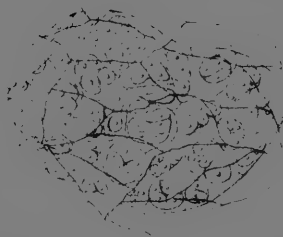


Fig. 31



Fig. 32

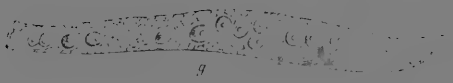


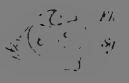
Fig. 33



Fig. 34



Fig. 35









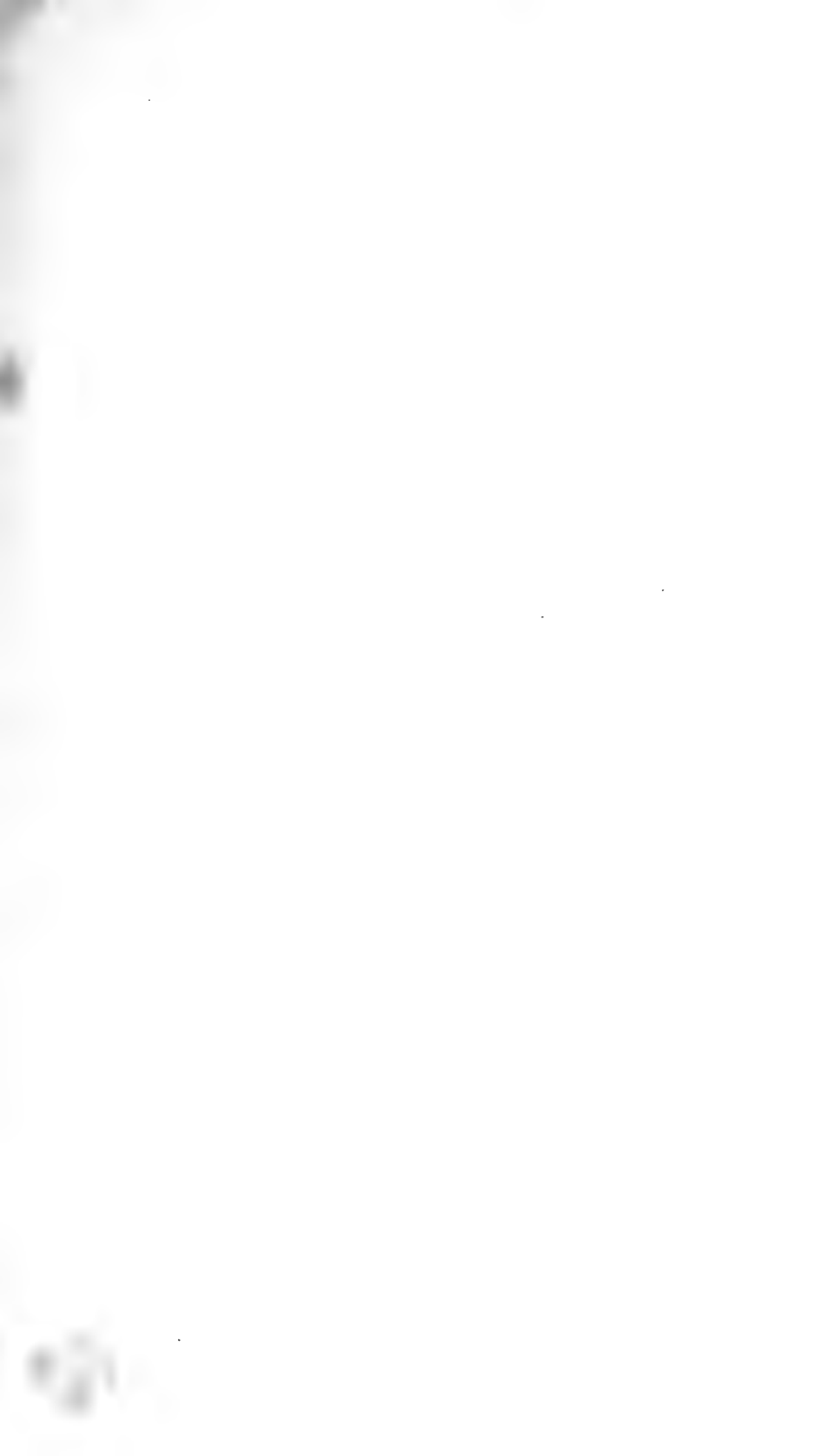


Fig. 51

F  
S<sub>31</sub>

Fig. 52



Fig. 52<sup>a</sup>

Fig. 53

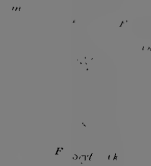


Fig. 54



Fig. 55



Fig. 56

L  
S<sub>31</sub>

Fig. 55

F  
S<sub>31</sub>

Fig. 56

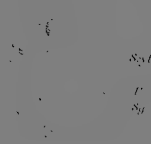


Fig. 55

M  
L

m

Fig. 58

Fig. 59

h  
f

Fig. 59



Fig. 66

o

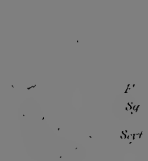
Fig. 67

n  
m  
l

Fig. 69

n

Fig. 57



F  
S<sub>31</sub>  
S<sub>31</sub>

Fig. 59

S<sub>31</sub>

Fig. 70

S<sub>31</sub>  
l  
o  
S<sub>31</sub>  
l

Fig. 71

o

Fig. 61



S<sub>31</sub>  
F

Fig. 60



Fig. 62



Fig. 68



Fig. 70

S<sub>31</sub>  
l  
o  
S<sub>31</sub>  
l

Fig. 71

o





Fig 72

Fig 73

Fig 74

Sent

Fig 75

Fig 77

Fig 76  
a b

Fig 78

Fig 79



Fig 80

Fig 82

Fig 81

Fig 83

Fig 82

Fig 87

Fig 89

Fig 84



Fig 89



Fig 84

Fig 85  
LS HC

Fig 86



Fig 85

Fig 90

Fig 91





Fig 3.



Fig 6.

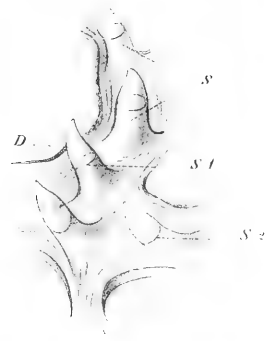


Fig 7.

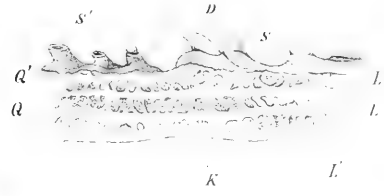


Fig 1



Fig 2

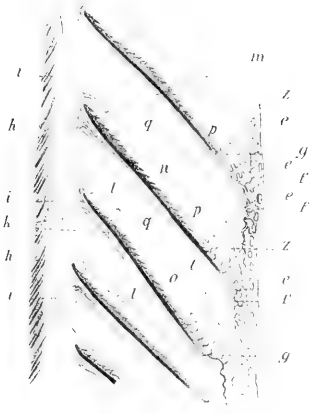
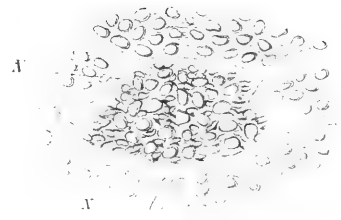
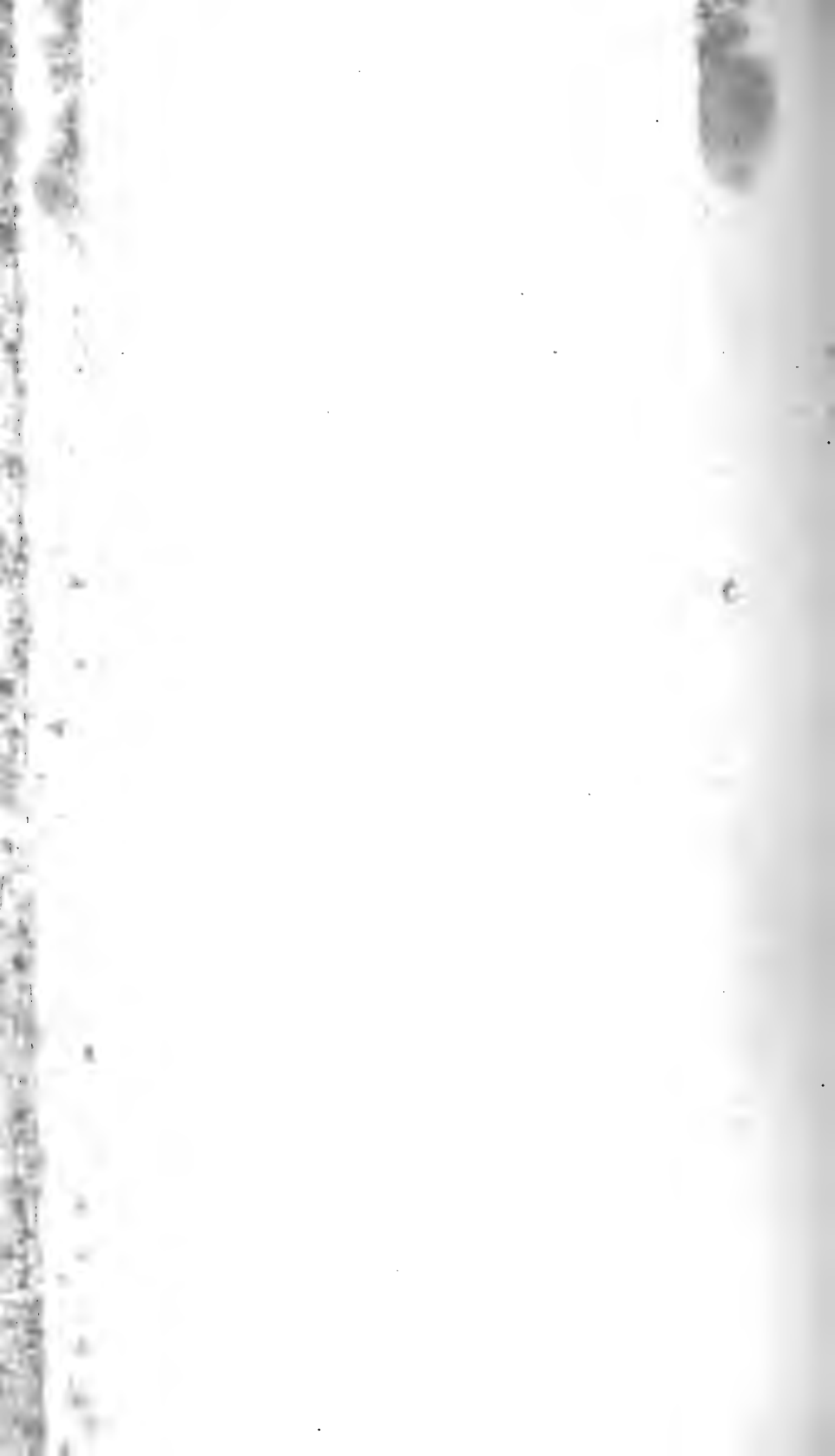


Fig 4



Fig 5





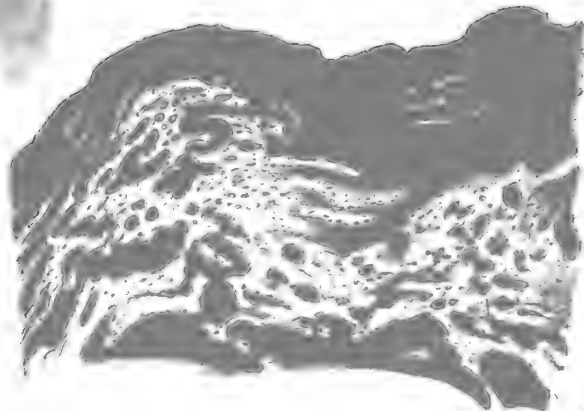


Fig 2

Fig 3

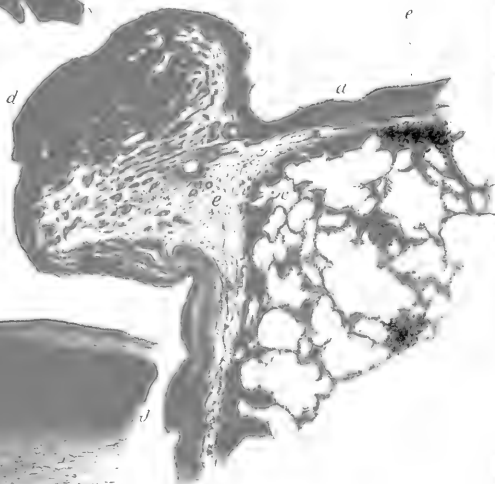
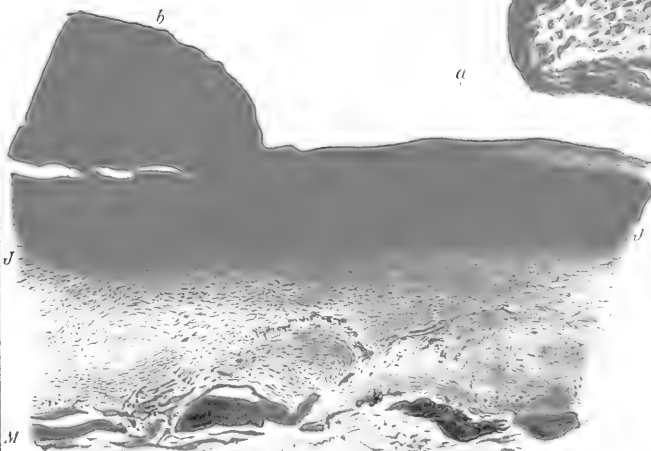
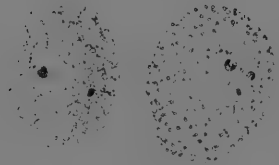


Fig 1





*a* *Fig 1* *b*



*Fig 2*



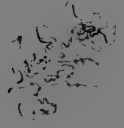
*Fig 3*



*Fig 4*



*Fig 5*



*Fig 6*



*Fig 7*



*Fig 8*



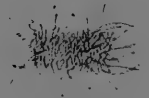
*Fig 9*



*Fig 10*



*Fig 11*



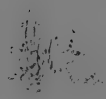
*Fig 12*



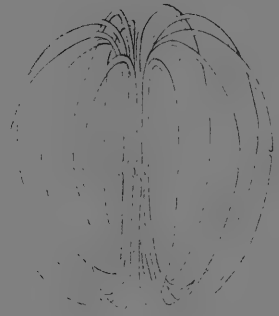
*Fig 13*



*Fig 14*



*Fig 15*



*Fig 16*











Fig 17



Fig 16



Fig 19



Fig 20

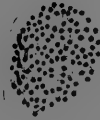


Fig 31



Fig 15<sup>a</sup>



Fig 21



Fig 22

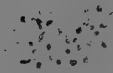


Fig 23



Fig 24

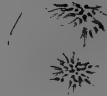


Fig 32



Fig 15<sup>b</sup>

Fig 25



Fig 26



Fig 27

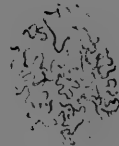


Fig 28



Fig 30



Fig 28



Fig 33



Fig 34



Fig 15<sup>c</sup>

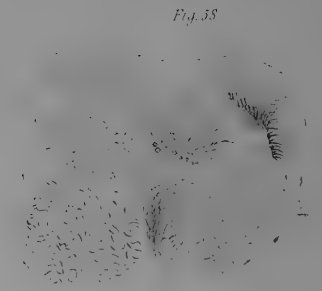
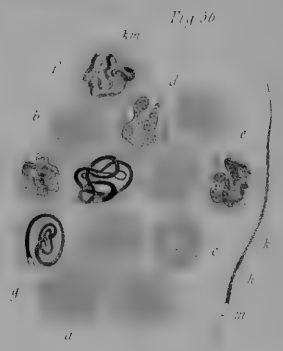
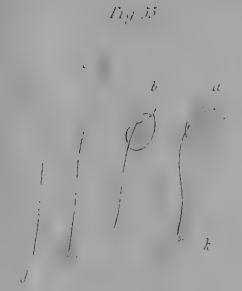
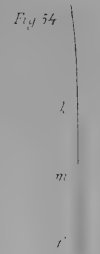
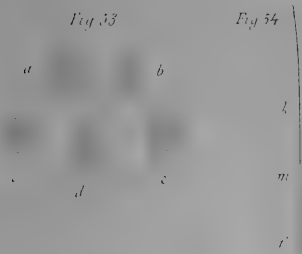
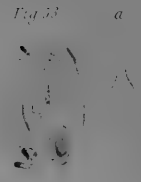
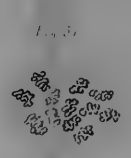
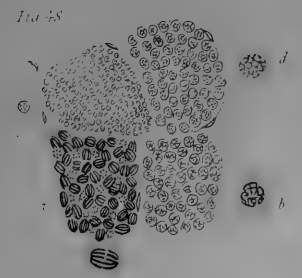


Fig 15<sup>d</sup>

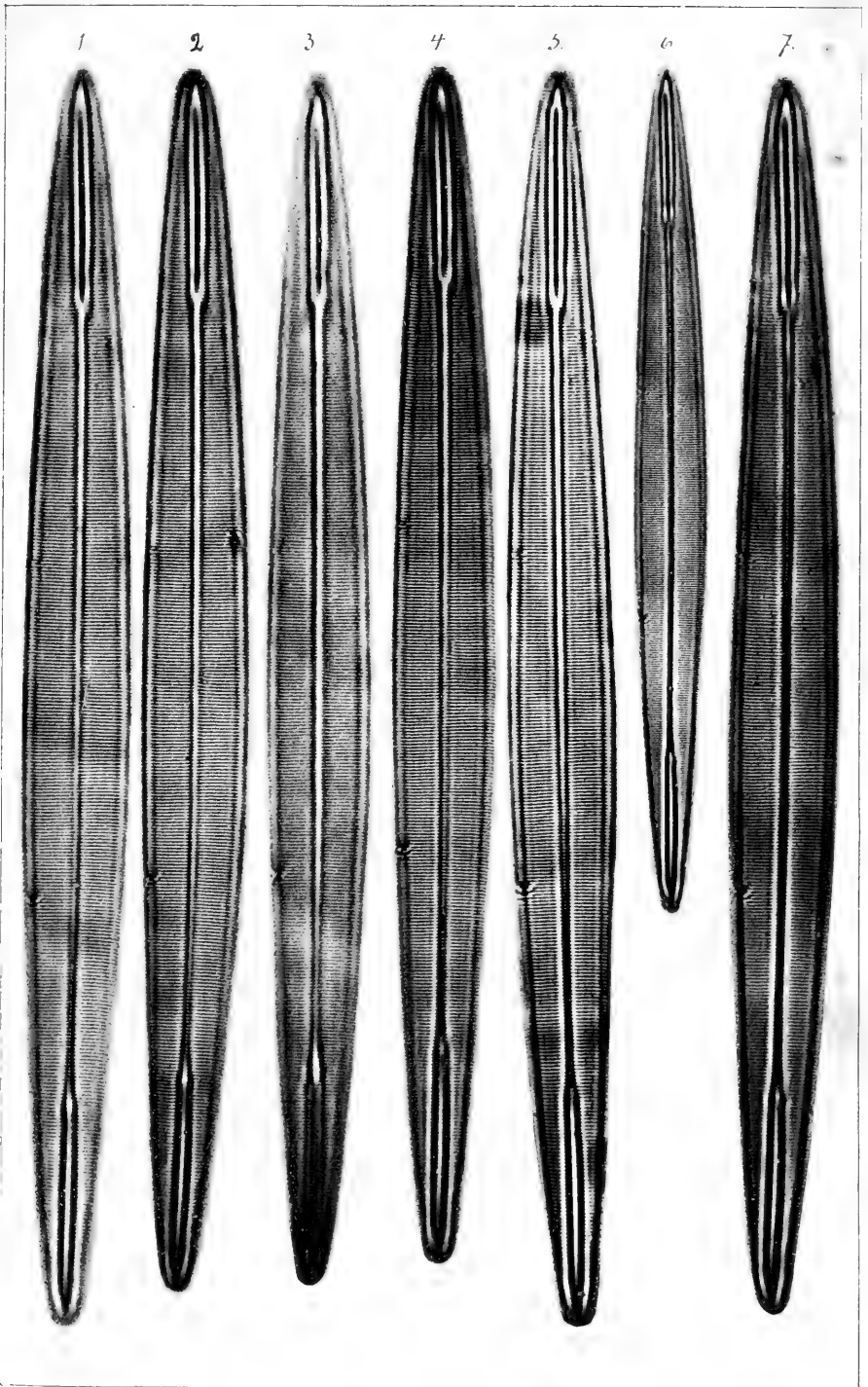






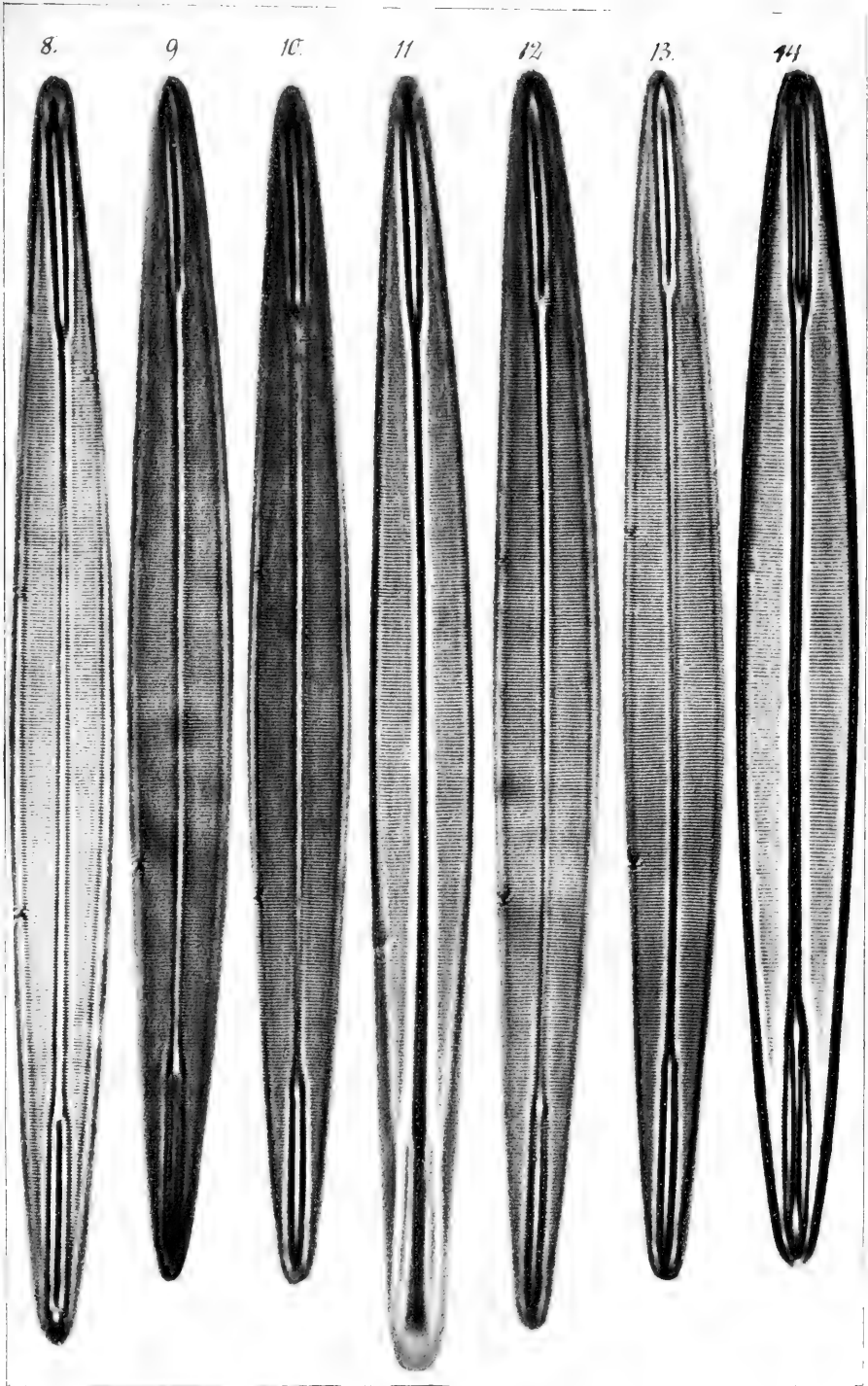








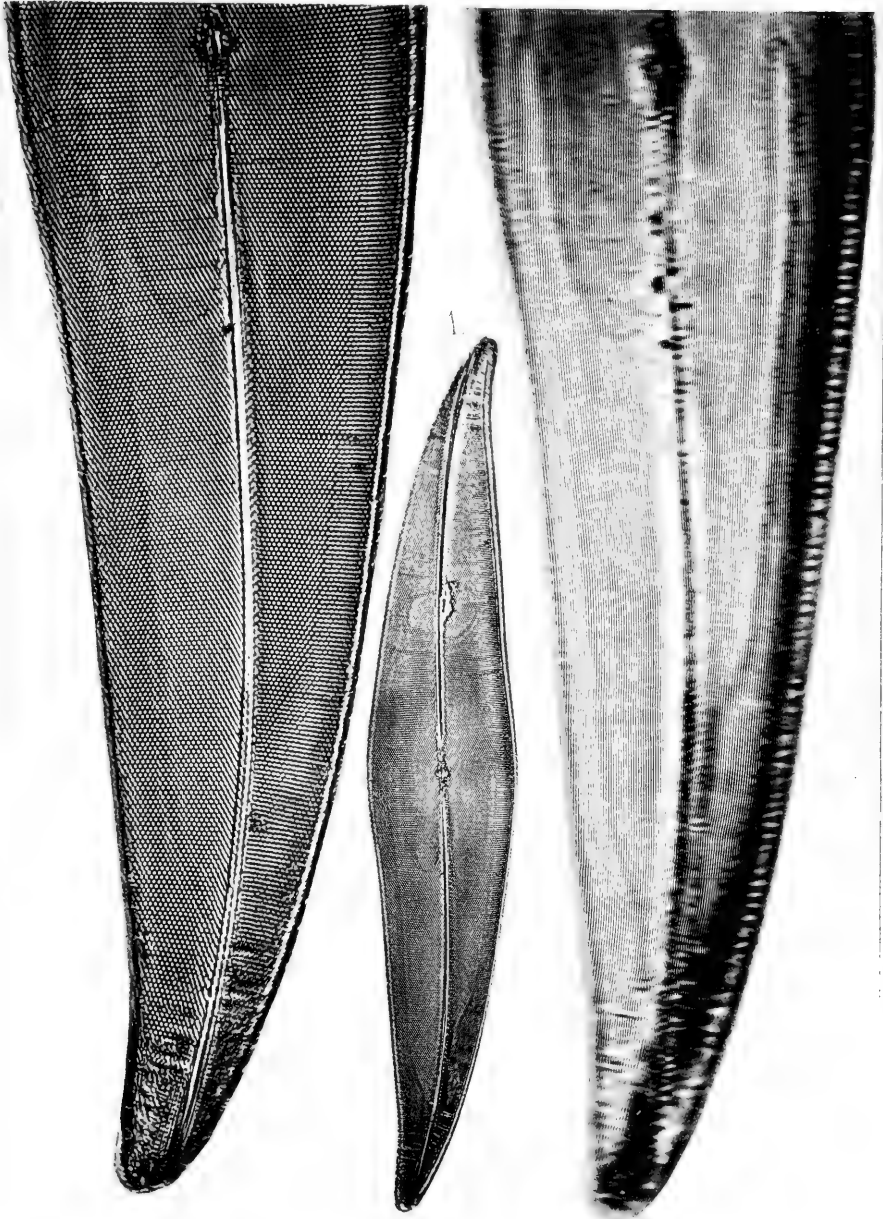






B.

C.







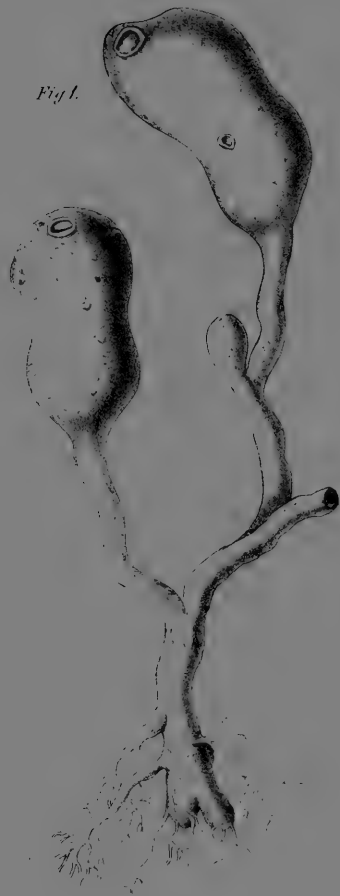


Fig. 3.

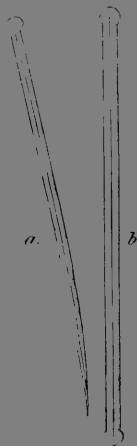


Fig. 4.

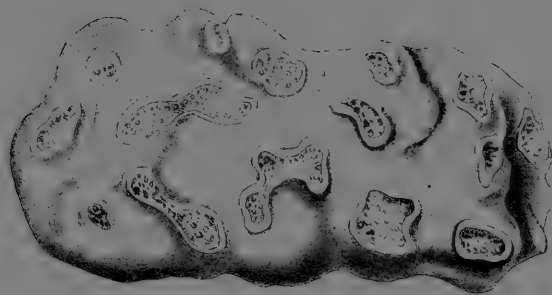


Fig. 2.



Fig. 6.

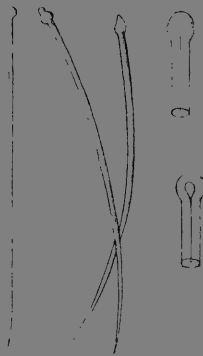


Fig. 5.











Fig. 1



Fig. 2

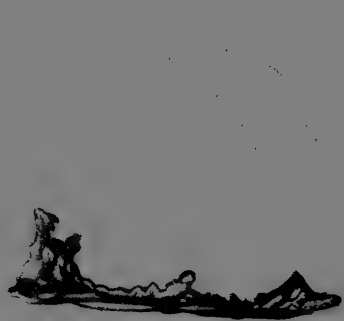
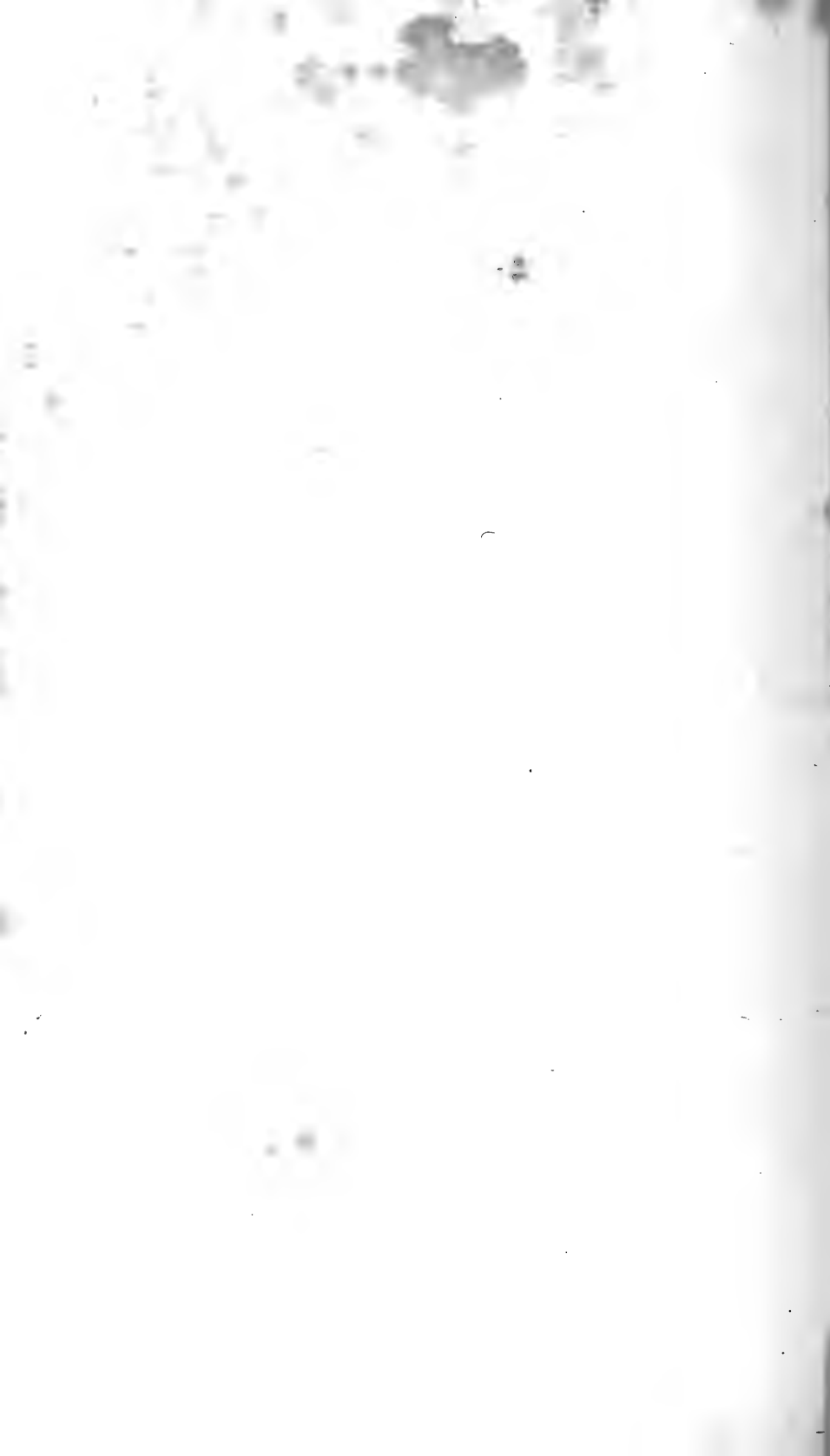
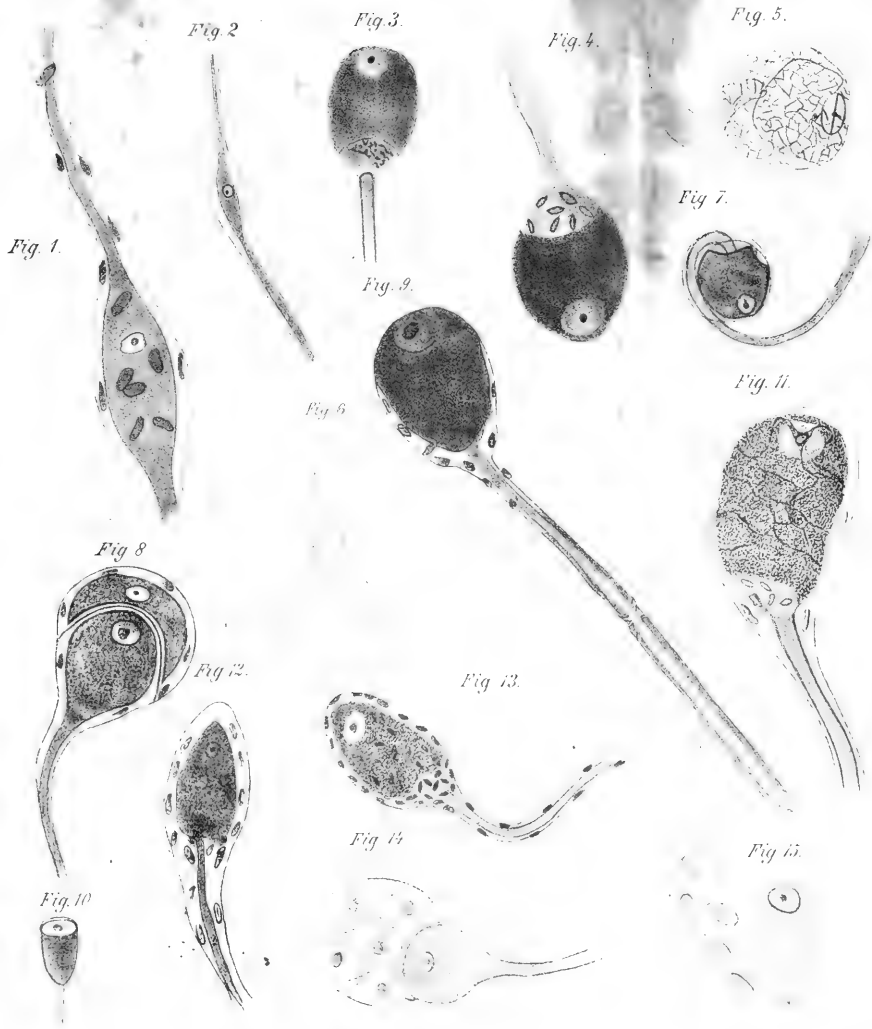


Fig. 3











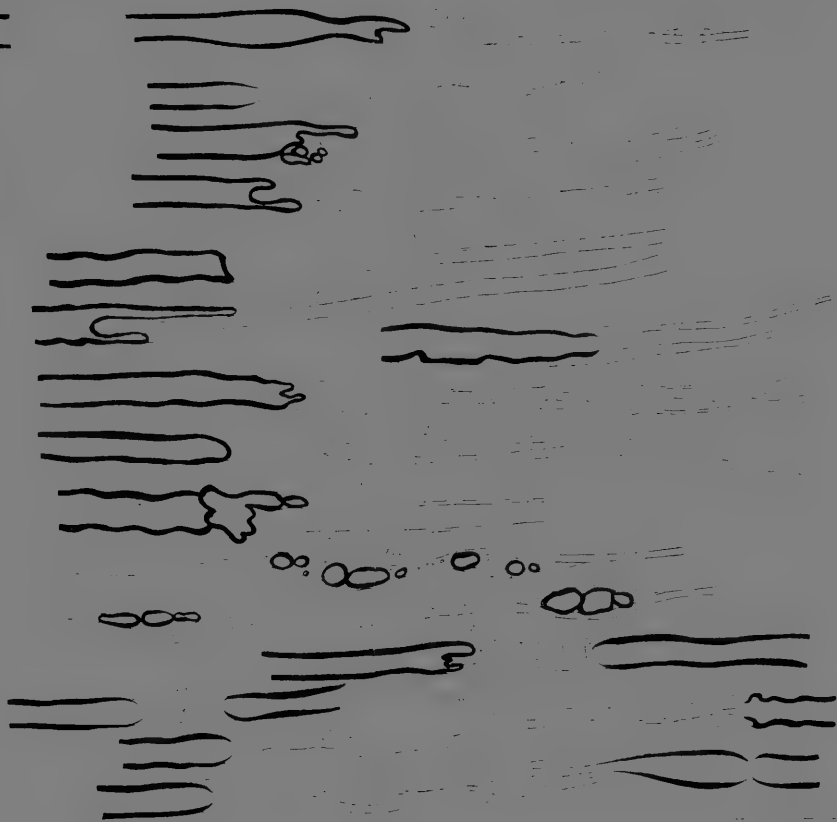






Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 4.

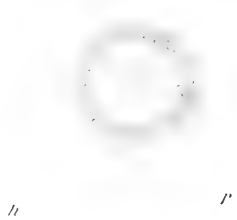


Fig. 1.

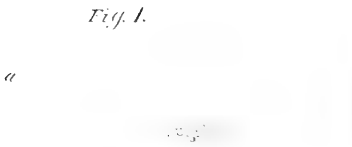


Fig. 5.

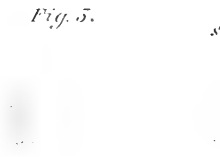
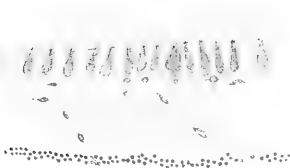


Fig. 6.



B

Fig. 7.



cp

a

Fig. 8.

b c d



Fig. 9.

Fig. 10.





Fig. 1



Fig. 2

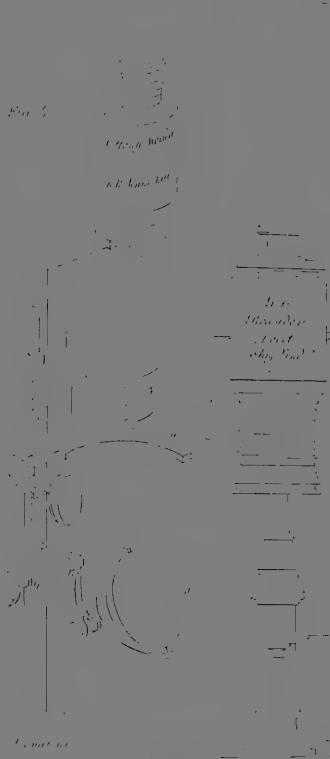


Fig. 3

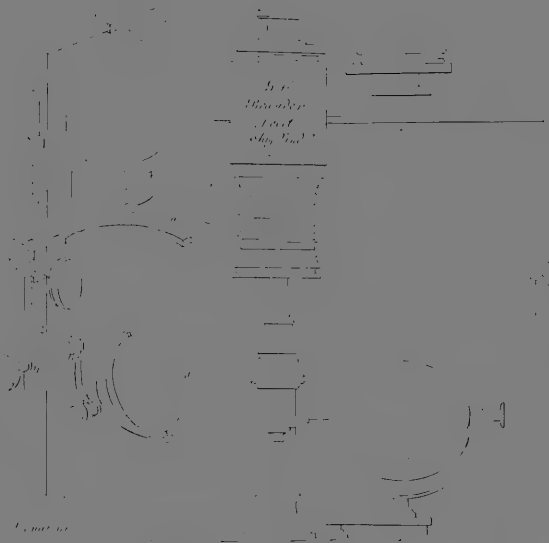
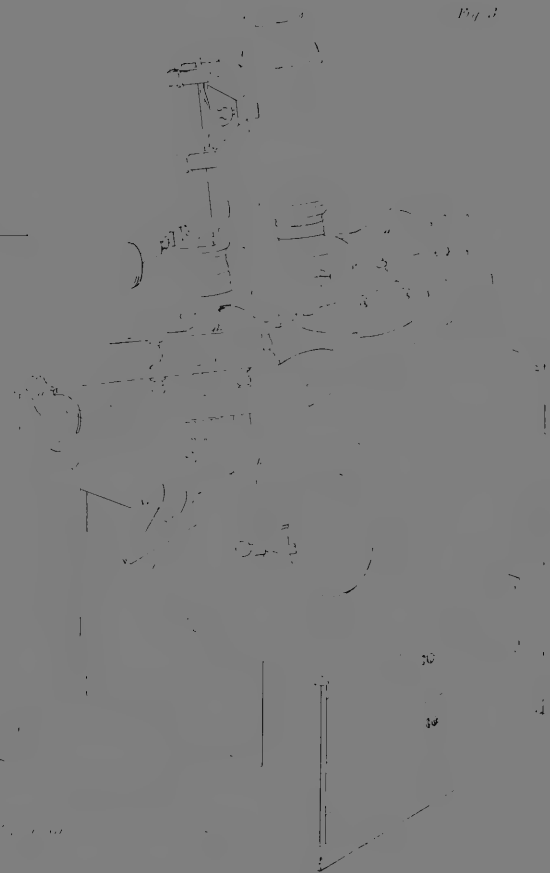


Fig. 4



10  
11  
12



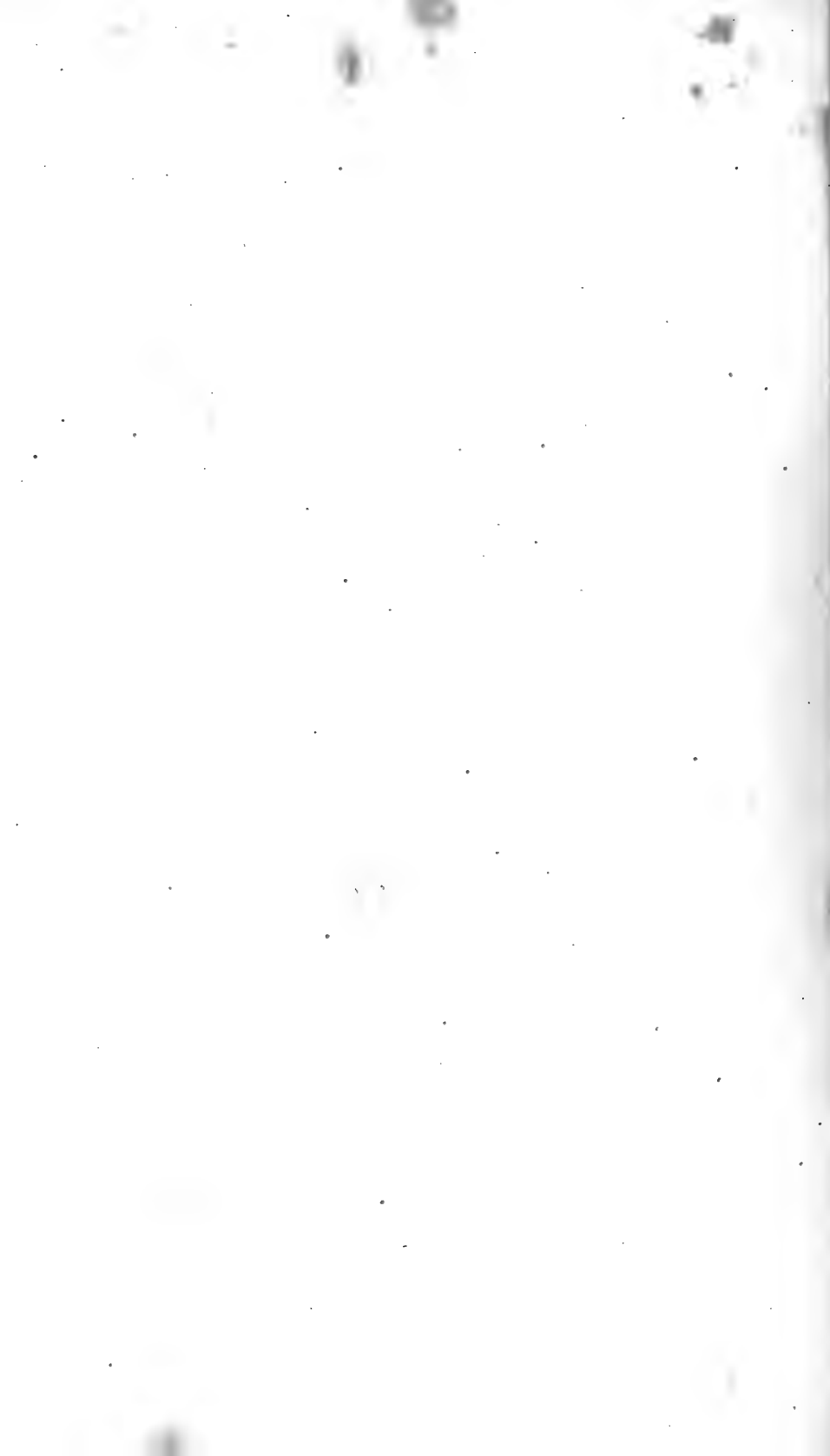








Fig. 1.



Fig. 3.

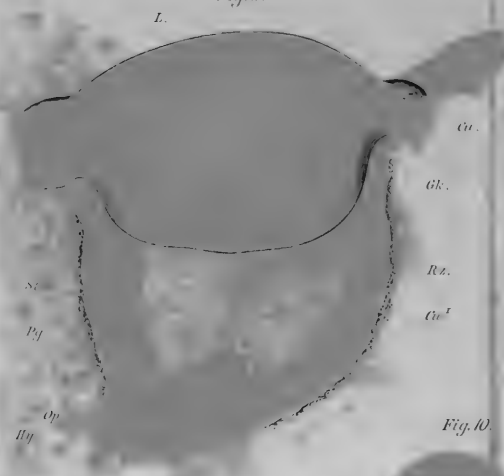


Fig. 4.

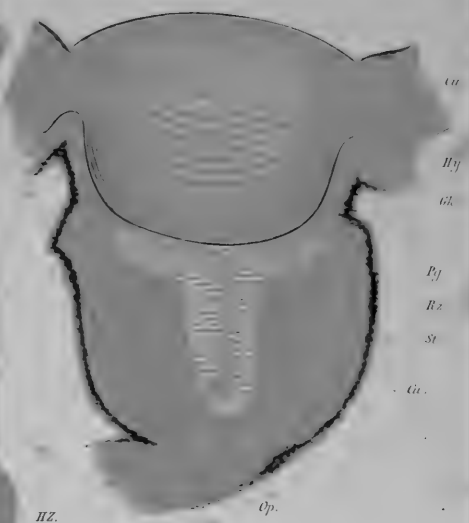


Fig. 6.

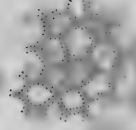


Fig. 2.

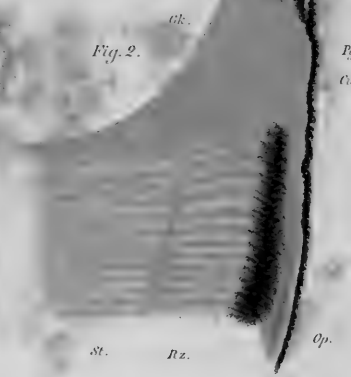


Fig. 8.

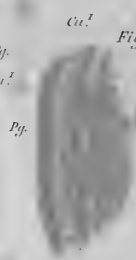


Fig. 10.



Fig. 5.

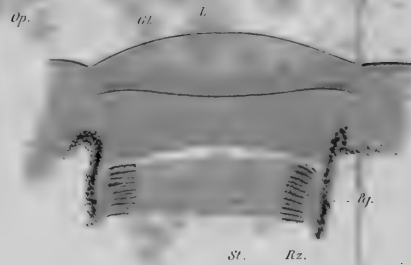


Fig. 9.

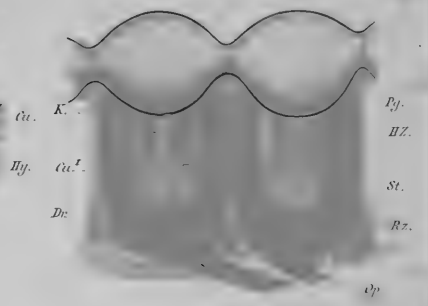
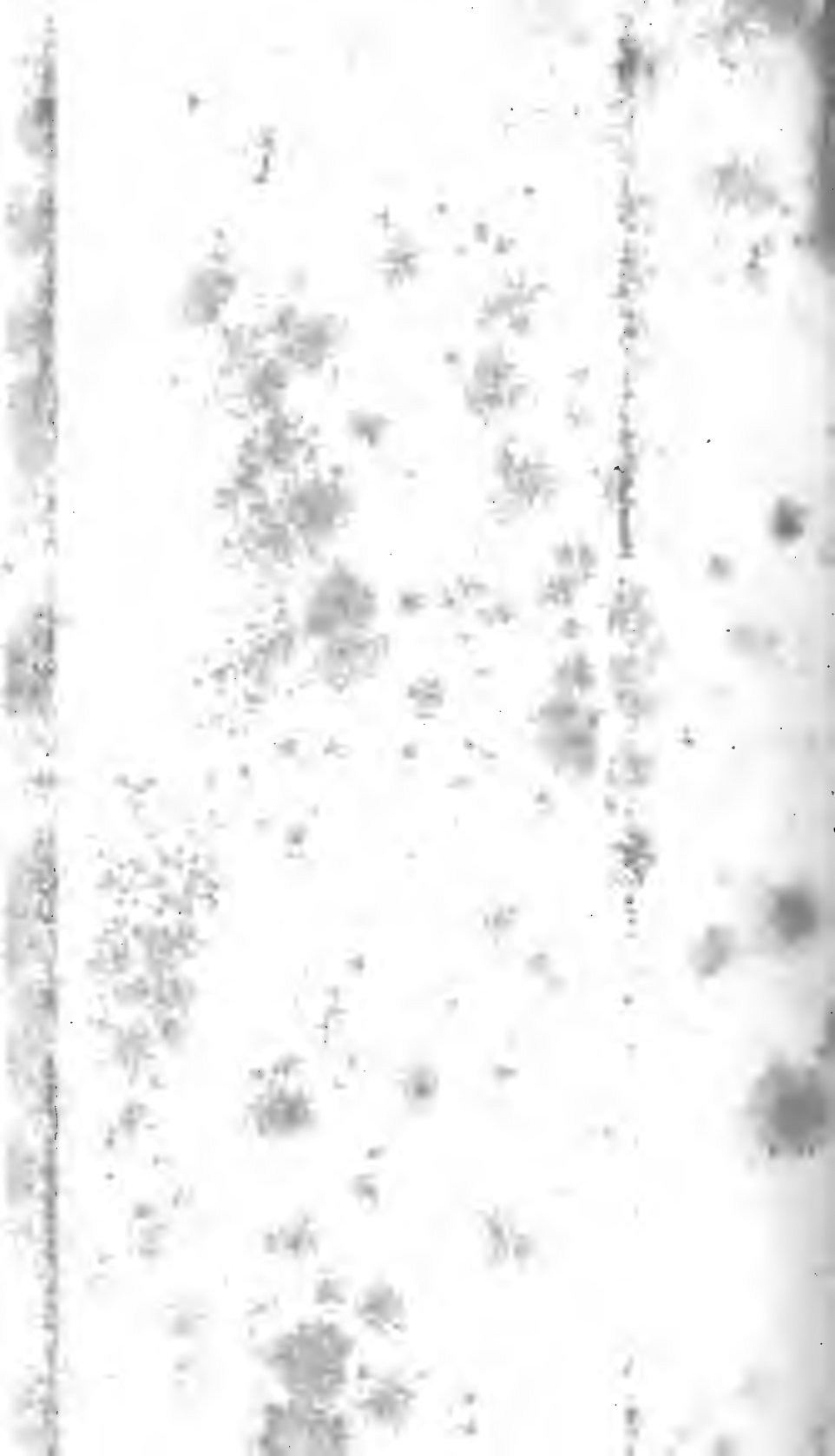


Fig. 7.







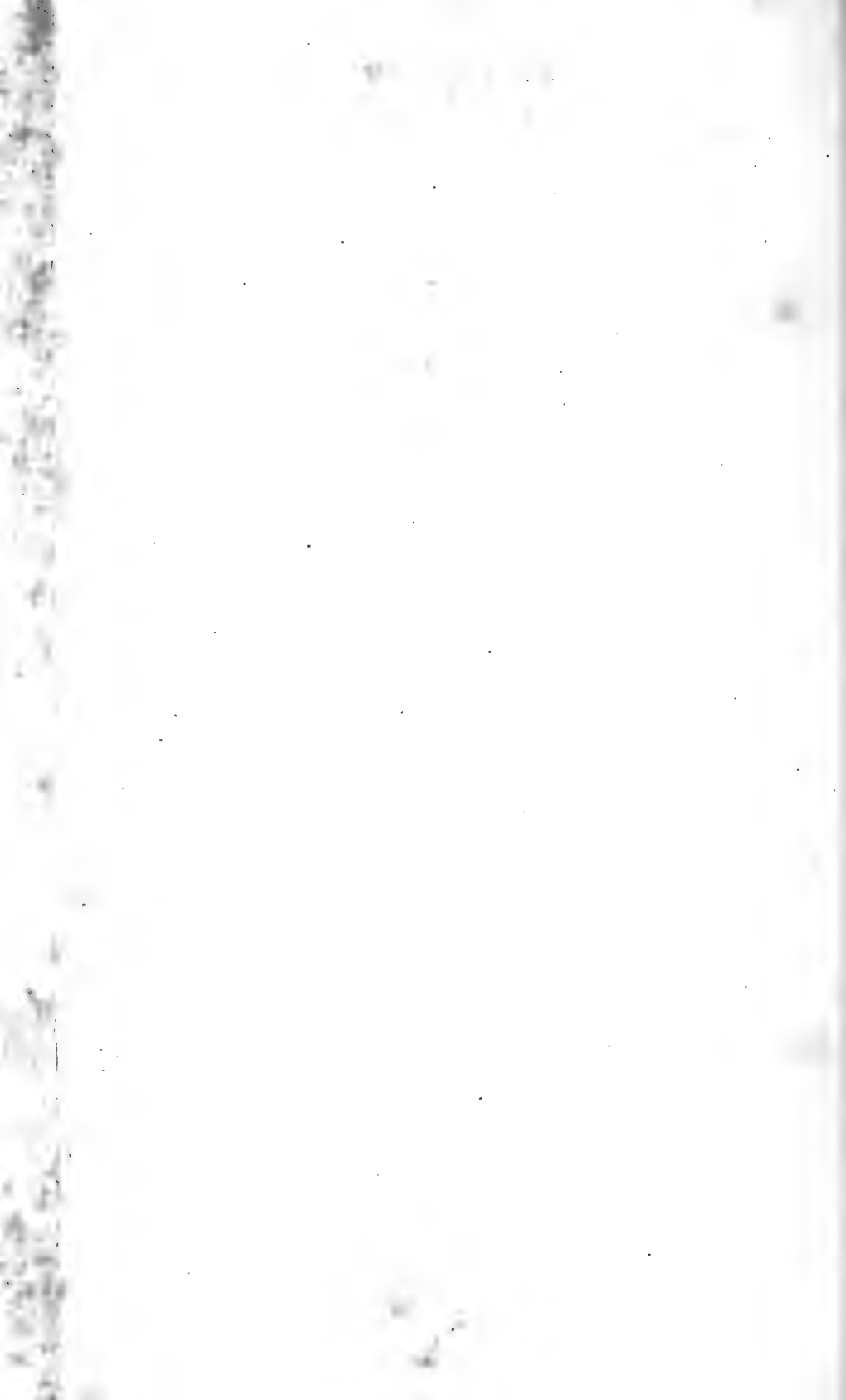


Fig. 1.

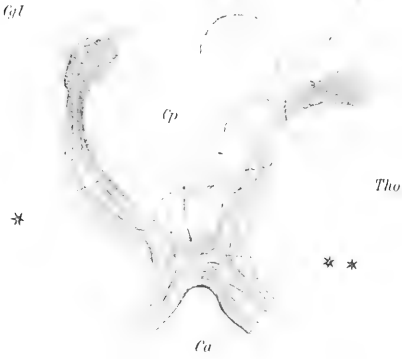


Fig. 2.

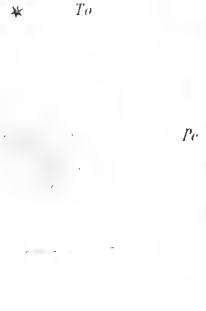


Fig. 3.

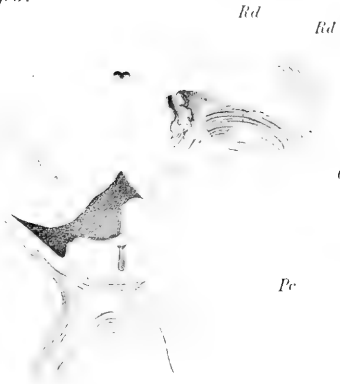


Fig. 4.

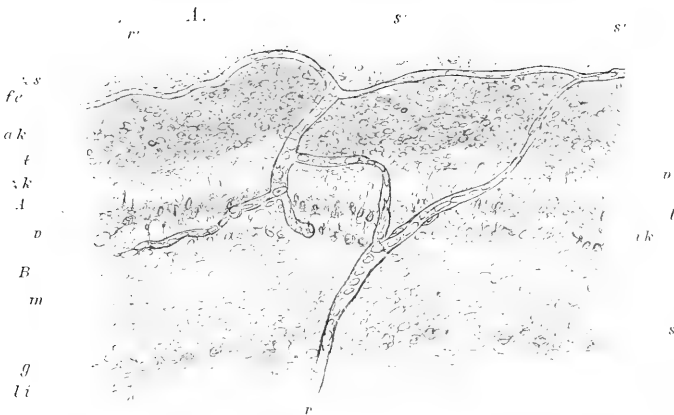
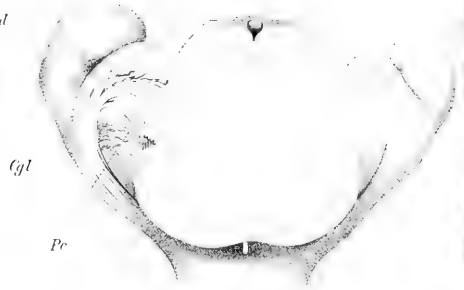












Fig. 7.

Fig. 11.

Fig. 14.

Fig. 15.

Fig. 16.

Fig. 20.

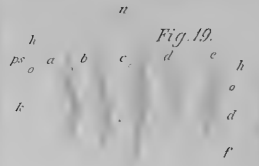
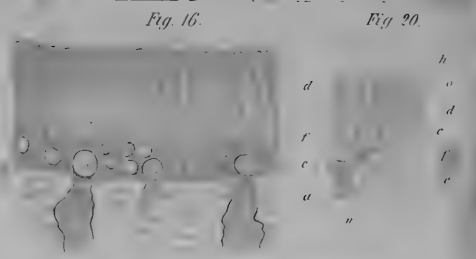
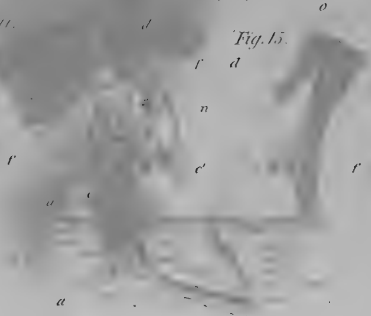
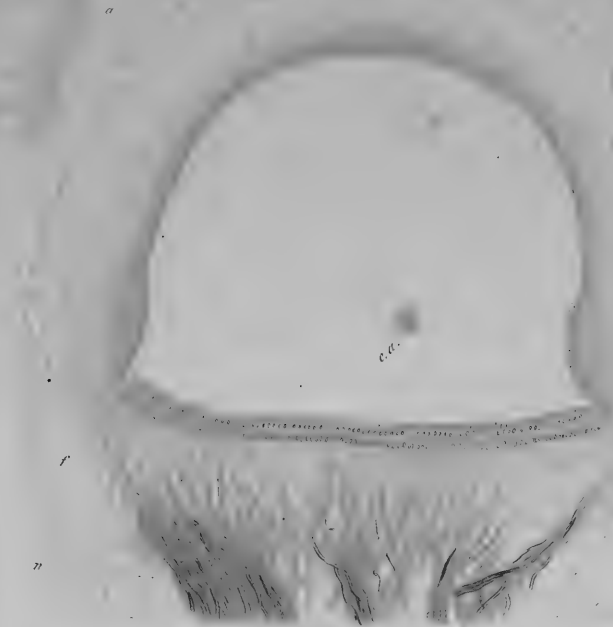


Fig. 21.

Fig. 22.

Fig. 24.

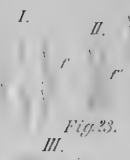


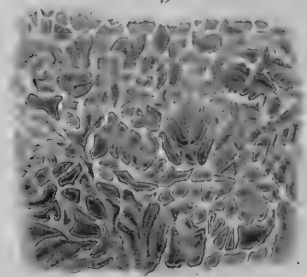
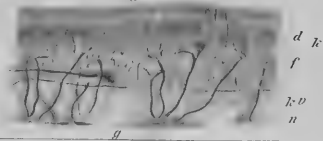
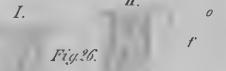
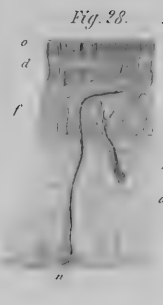
Fig. 25.

Fig. 27.

Fig. 31.

Fig. 32.

Fig. 33.



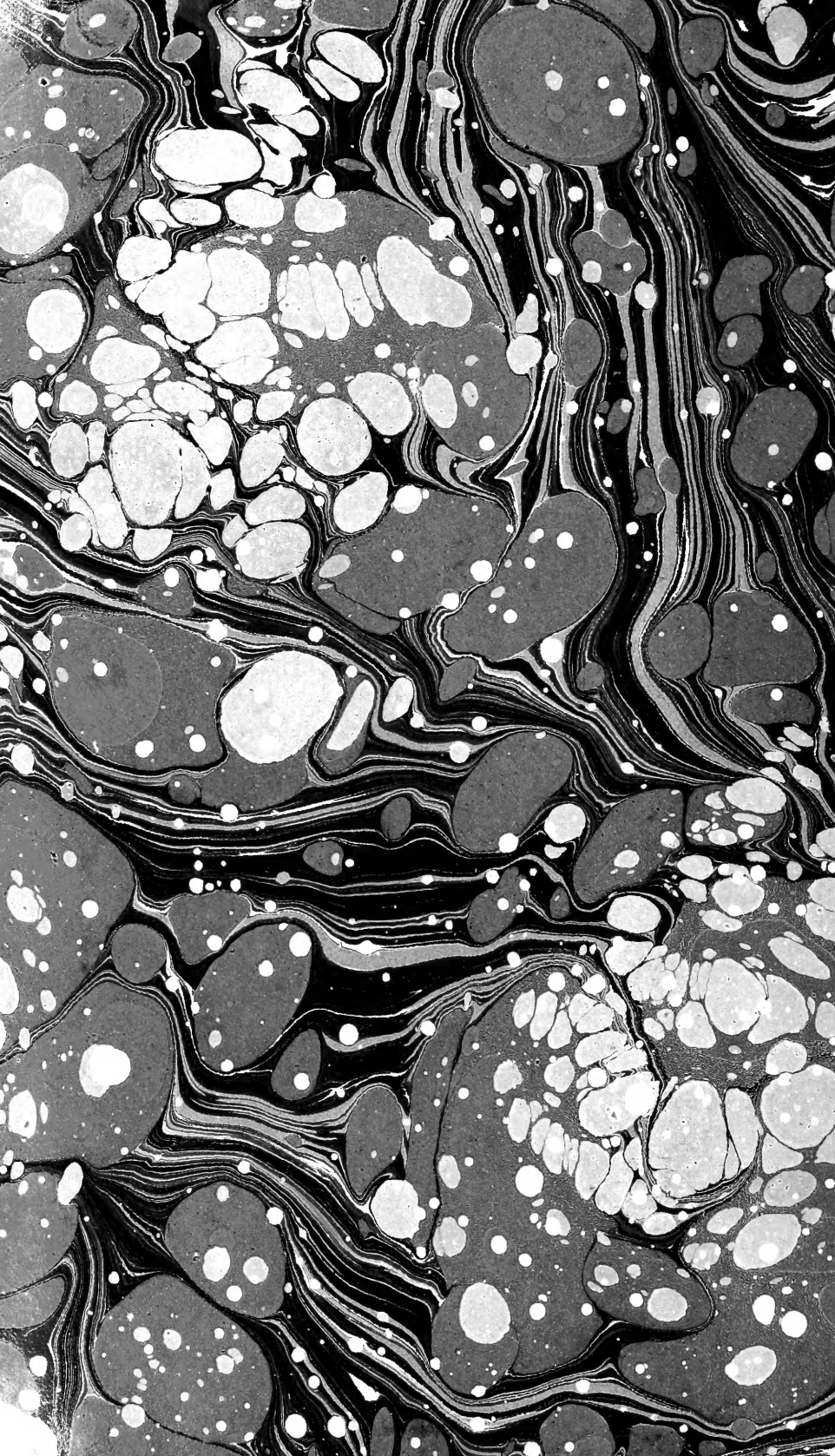














MBL WHOI Library - Serials



5 WHSE 02595

