

This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

- + *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.
- + *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.
- + *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.
- + Keep it legal Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

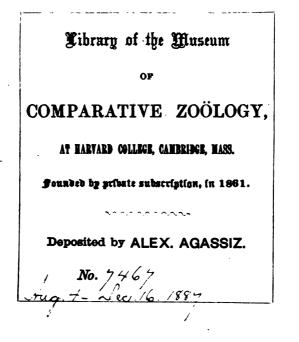
Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at http://books.google.com/



ARU 0349

1

ţ





-

]r(

.

T,

¥ 18 |

the

Archiv

für

Mikroskopische Anatomie

herausgegeben

von

v. la Valette St. George in Bonn

und

W. Waldeyer in Berlin.

Fortsetzung von Max Schultze's Archiv für mikroskopische Anatomie.

Dreissigster Band.

Mit 38 Tafeln und 1 Holzschnitt.

Bonn

Verlag von Max Cohen & Sohn (Fr. Cohen) \$,1887.

9633 56-15

Universitäts-Buchdruckerei von Carl Georgi in Bonn.

Inhalt.

•

1

	Seife
Das Schicksal der embryonalen Schlundspalten bei Säugethieren. (Zur Entwicklungsgeschichte des mittleren und äusseren Ohres, der Thyreoidea und der Thymus. Carotidenanlage.) Von Dr. med. N. Kastschenko, Privat-Docent an der Universität zu Charkow. Hierzu Tafel I und II. (Aus dem anatomischen Institut zu Berlin.)	1
Ueber Thalassicolla caerulea. Von C. J. Eberth in Halle. Hierzu Tafel III	27
Beiträge zur Kenntniss der Entwickelung des elastischen Gewebes im Ligamentum Nuchae und im Netzknorpel. Von Dr. N. Kuskow aus St. Petersburg. Hierzu Tafel IV. (Aus dem anatomischen Institut in Berlin.)	32
Ueber weitere Versuche, Farben auf dem Gewebe zu erzeugen und die chemische Theorie der Färbung. Von P. G. Unna	38
Untersuchungen über den Bau des funktionirenden Samenkanälchens einiger Säugethiere und Folgerungen für die Spermatogenese dieser Wirbelthierklasse. Von Dr. Carl Benda, Assistenten am physio- logischen Institut zu Berlin. Hierzu Tafel V. VI. VII	49
Neue Untersuchungen über die Copulation der Geschlechtsprodukte und den Befruchtungsvorgang bei Ascaris megalocephala. Von Dr. Otto Zacharias in Hirschberg i. Schl. Hierzu Tafel VIII. 1X. X	111
Untersuchungen über die Horngebilde der Säugethierhaut. Von Fried- rich Reinke, Assistent am anatomischen Institut in Kiel. Hierzu Tafel XI. (Aus dem anatomischen Institut in Kiel.)	181
Ueber Theilungsvorgänge an den Wanderzellen, ihre progressiven und regressiven Metamorphosen. Von Professor Dr. Julius Arnold in Heidelberg. Hierzu Tafel XII-XVI	205
Bemerkungen über den Bau der Bindehaut. Von K. Zaluskowski.	
(Aus dem anatomischen Institut zu Berlin.)	311

.

•

I	nb	al	t.

	Seite
Die grüne Drüse des Flusskrebses. Von Professor Dr. Carl Grobben in Wien	323
Ueber die Beziehungen der quergestreiften Muskeln zum Papillarkörper der Lippenhaut. Von Dr. med. W. Podwyssozki (jun.), Privat-	
Docenten d. Allg. Pathologie an d. militärmedicin. Akademie zu St. Petersburg. Hierzu Tafel XVII	327
Ueber die Entwicklung der Samenkörperchen bei den Beutelthieren. Von Dr. Carl M. Fürst in Lund. Hierzu Tafel XVIII-XX.	336
Enchytraeiden-Studien. Von Dr. W. Michaelsen in Hamburg. Hierzu Tafel XXI	366
Untersuchungen über die Samenkörper der Säugethiere, Vögel und Am- phibien. I. Säugethiere. Von O. S. Jensen, Stipendiat der Zoo- heite die Universität Kristienie Wiener Tech XXIII	
logie an der Universität Kristiania. Hierzu Tafel XXII, XXIII und XXIV	379
Spermatologische Beiträge. Fünfte Mittheilung. Von v. la Valette St. George. Hierzu Tafel XXV	426
Beiträge zur Kenntniss des Baus der Nervenfasern. Von Dr. P. Schieffer- decker. Hierzu Tafel XXVI	435
Beiträge zur Anatomie der Oberhaut. Von Dr. A. Blaschko in Berlin. Hierzu Tafel XXVII-XXX. (Aus dem anatomischen Institut zu Berlin.)	495
Ueber das Verhältniss zwischen Zellkörper und Kern während der mi- totischen Theilung. Von Franz Tangl, cand. med. aus Buda- pest. Hierzu Tafel XXXI. (Aus dem anatomischen Institute in Kiel.)	529
Beiträge zur Morphologie der Zelle. Von Prof. S. M. Lukjanow. Zweite Abhandlung: Ueber die Kerne der glatten Muskelzellen bei Salamandra mecul. Hierzu Tafel XXXII und XXXIII	545
Zwei junge menschliche Embryonen. Von Prof. Dr. J. Janošik an der böhm. Universität in Prag. Hierzu Tafel XXXIV und XXXV.	559
Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen. Von Dr. H. Ernst Ziegler, Privatdocent in Freiburg i. Br. Hierzu Tafel XXXVI-XXXVIII	596
Einfacher Apparat zur Erwärmung und Abkühlung von Objecten unter dem Mikroskop. Von Dr. H. Dewitz in Berlin. Mit 1 Holzschnitt	666

IV



(Aus dem anstomischen Institut zu Berlin.)

Das Schicksal der embryonalen Schlundspalten bei Säugethieren.

(Zur Entwicklungsgeschichte des mittleren und äusseren Ohres, der Thyreoidea und der Thymus. Carotidenanlage.)

Von

Dr. med. N. Kastschenko, Privat-Docent an der Universität zu Charkow.

Hierzu Tafel I und II.

Allgemeines. Ausgangsstadium.

Das Schicksal der embryonalen Schlundspalten und ihres Epithels gehört zu den interessantesten Fragen in der Embryologie. Indessen finden wir in der Literatur noch sehr viele Lücken und Widersprüche darüber. Das wird vielleicht durch die zurückhaltende Stellung der meisten Forscher zu den Reconstructionsmethoden erklärt, weil die blosse Untersuchung der succesiven Schnitte für die Lösung der embryologischen Fragen nicht genügt, und die letzteren nur durch eine graphische oder plastische Wiederherstellung der Gesammtform des Objectes gelöst werden können. Nachdem ich eine neue Reconstructionsmethode gefunden hatte (10), habe ich die oben erwähnte Frage als Prüfstein für meine Methode ausgewählt und betrachte den Versuch als gelungen, soviel wenigstens es das mir zur Verfügung stehende Material gestattete.

Um jede Verwechselung zu vermeiden, habe ich für systematische Untersuchung nur eine einzige Thierart ausgewählt, nämlich Schweineembryonen von 11 bis 95 mm. Nackensteisslänge (NL. Die His'sche Längenberechnung). Es ist mir leider nicht gelungen,

Archiv f. mikrosk, Anatomie. Bd. 30,

1

noch jüngere Embryonen zu beschaffen. Deshalb habe ich noch einige ergänzende Beobachtungen an Hühnerembryonen gemacht.

Frische Embryonen wurden entweder mit Kleinenberg'scher oder mit Müller'scher Flüssigkeit, oder mit 10% Lösung von Salpetersäure behandelt. Nach der Färbung des ganzen Embryo oder eines Theiles desselben in toto mit Hämatoxylin oder mit Boraxcarmin, wurde das Untersuchungsobjekt der successiven Bearbeitung mit Alkohol absol., Nelkenöl, Xylol, mit einer Mischung von Xylol und Paraffin und endlich mit reinem geschmolzenen Paraffin unterworfen. Die Dauer der Bearbeitung mit allen diesen Flüssigkeiten und mit geschmolzenem Paraffin variirte je zwischen 1 und 24 Stunden, je nach der Grösse des Objectes. Schliesslich wurde das in Paraffin eingebettete Object mit Definirflächen¹) versehen und in eine Serie von successiven Schnitten zerlegt. Von jedem Entwickelungsstadium habe ich drei verschiedene Schnittserien (in Quer-, Sagittal- und Frontalrichtung) gemacht. Obgleich für meine Reconstructionsmethode das nicht nothwendig ist, so gestattet doch die Benutzung dieser drei Schnittserien eine viel genauere Untersuchung. Nach diesen Serien habe ich viele Reconstructionsbilder von verschiedenen Entwickelungsstadien gemacht. meistens auf jene Art der Reconstruirung, welche ich als Flächenconstruirung bezeichnet hatte. Einige von diesen Zeichnungen sind dieser Arbeit beigefügt. Ich gebe hier nicht eine Beschreibung meiner Methode, weil dieselbe in der Hauptsache schon in der oben erwähnten Mittheilung beschrieben ist; was doch die Einzelheiten betrifft, so beabsichtige ich in nächster Zeit noch eine weitere Mittheilung dartber zu publiciren. Jetzt will ich nur so viel sagen, dass ich mit dieser Methode ausserordentlich zufrieden bin. Was die Zeichnungen betrifft, so muss ich mich auf die Erklärung derselben beziehen. Vielleicht sind einige Zeichnungen etwas zu complicirt. Das liegt aber nicht in der Natur der Methode, sondern hängt von meinem Bestreben ab, so viel wie möglich an den Zeichnungen zu zeigen, um desto weniger mit Worten zu erklären. Ich gebe in dem Text keine Maasszahlen, weil dieselben eventuell nach den Zeichnungen unter Berücksichtigung der Vergrösserungen genau berechnet werden können.

Die Hauptstämme der Kopfnerven können mit grossem Erfolg

¹⁾ Siehe meine Mittheilung (10).

als Wegweiser zur Unterscheidung der Gegenden der verschiedenen Schlundbogen benutzt werden, auch wenn die Schlundbogen selbst schon im Verschwinden begriffen sind. Darum habe ich in dieser Arbeit besonderen Werth auf die Untersuchung der gegenseitigen Beziehungen zwischen den Nerven und den Schlundspalten resp. den von diesen stammenden Gebilden gelegt.

Bei den jüngsten Schweineembryonen, zu deren Untersuchung ich Gelegenheit hatte, kann man noch deutlich drei vordere Schlundbogen mit den entsprechenden Nerven: Trigeminus, Facialis and Glosso-pharyngeus unterscheiden. Bei der Seitenansicht von aussen können jedoch nur der erste und der zweite Schlundbogen gesehen werden, weil der dritte nach innen, gegen die Schlundhöhle, hineingeschoben und von aussen durch den zweiten fast vollständig bedeckt ist (Taf. I, Fig. 1 und Taf. II, Fig. 10). Diese Verhältnisse treten sehr scharf an den Querschnitten, welche bei den Embryonen dieses Entwickelungsstadiums den Schlund der Länge nach treffen, und noch besser an den reconstruirten optischen Frontalschnitten des Schlundes hervor (Taf. II, Fig 13). Was den vierten Schlundbogen betrifft, so kann derselbe als ein begrenztes Gebilde in dieser Entwickelungsperiode nicht mehr unterschieden werden, obgleich für das Acquivalent desselben die nach innen und hinter der dritten Schlundspalte gelegene Gegend angenommen werden muss. Die letztere Annahme wird durch das Durchlaufen eines kleinen Aestchens des N. Vagus gerade in jener Gegend, welches mit der Zeit in den N. Laryngeus superior übergeht, bestätigt. Wir wissen nämlich ans den Untersuchungen von His (5) und Froriep (3), dass der N. Laryngeus sup. als Nerv des vierten Schlundbogens betrachtet werden muss.

Was die Schlundspalten betrifft, so können wir bei jeder eine epidermoidale und eine epitheliale Tasche unterscheiden. Die Zahl der unbestreitbaren Schlundspalten beschränkt sich auf drei. Bemerkenswerth ist, dass die epidermoidale Tasche der zweiten Schlundspalte sich in eine zwischen dem zweiten Schlundbogen und der Brustwand gelagerte, nach aussen offene, seitliche Grube öffnet. Es ist klar, dass diese Grube nichts anderes ist, als der von His beschriebene Sinus praecervicalis (5, 6 und 7). Derselbe entsteht in Folge der Hineinschiebung der hinteren Schlundbogen

Ś

nach innen, gegen die Schlundhöhle. Ausser der zweiten epidermoidalen Tasche hat der Sinus praecervicalis noch einen zweiten hohlen Vorsprung, welcher sich zuerst bogenförmig nach innen und dann nach hinten kehrt und bald sein Ende erreicht (Fig. 13, ed 4). Um die Bedeutung dieses Vorsprunges richtig zu beurtheilen, wollen wir unser Object mit den Schlundspalten eines Hühnerembryo vom dritten Tage der Bebrütung vergleichen. In diesem Entwickelungsstadium finde ich beim Hühnchen fünf Schlundspalten, von denen wenigstens die vier letzten nicht durchbrochen sind, also aus getrennten epithelialen und epidermoidalen Taschen bestehen (Taf. I, Fig. 8). Die beiderlei Arten der Taschen sind um so weniger entwickelt und desshalb ist der Abstand zwischen je zwei entsprechenden Taschen desto bedeutender, je weiter dieselben nach hinten gelagert sind. Die schwache Entwickelung der binteren Taschen ist besonders an den epidermoidalen Taschen bemerkbar. Von den letzteren ist schon die dritte bedeutend schwächer als die zweite ausgeprägt und die beiden letzten sind noch schwächer entwickelt. Am vierten Tage der Bebrütung beginnt schon die Hineinschiebung der hinteren Schlundbogen gegen die Schlundhöhle und die Bildung des Sinus praecervicalis. Damit erscheint die hinterste epidermoidale Tasche als der tiefste und der hinterste Theil desselben. Aehnliche Vorstellungen bekommen wir auch nach der Beschreibung und den Zeichnungen von His (vergl. besonders 7, Fig. 2 b und 4). Wenn wir alle diese Umstände und die Thatsache, dass bei Säugethieren überhaupt nur vier Schlundspalten existiren, berücksichtigen, so finden wir uns berechtigt, bei meinem Untersuchungsobject den hinteren blinden Vorsprung des Sinus praecervicalis für den tiefsten Theil des Sinus selbst und zu gleicher Zeit für die gemeinsame Höhle der dritten und der vierten epidermoidalen Tasche anzusehen. Das tiefste Ende des Vorsprunges entspricht augenscheinlich der hintersten, also in unserem Falle der vierten epidermoidalen Tasche. Die im vorderen Theile desselben gelagerte Verdickung des Epithels (Taf. I, Fig. 6 ed ⁸) müssen wir für die ausserordentlich schwach ausgeprägte dritte epidermoidale Tasche ansehen.

Von der Seite des Schlundes her bemerken wir hinter der dritten epithelialen Tasche auch noch einen vierten epithelialen hohlen Schlauch, welcher weit nach unten und zum Theil nach vorn hervorgewachsen ist und an den beiden Seiten der Trachea

blind endigt (Fig. 1 und 13, l. Tr.). Dieser Schlauch ist schon nach den Untersuchungen von Born (1), Froriep (3), His (5), de Meuron (12) u. a. m. bekannt. Die beiden ersten Forscher sehen diesen Schlauch für die vierte epitheliale Tasche an. Die zwei letzten, auf Grund eingehender Beobachtungen, betrachten denselben für den abgeschnürten unteren seitlichen Theil des Schlundbodens, indem sie die vierte epitheliale Tasche mit dem Anfangstheile des Schlauches zusammenfliessen lassen. Es giebt eigentlich zwischen diesen beiden Anschauungen keinen grossen Unterschied, wie das schon His (5) ausgesprochen hat. Bei meinen Objekten finde ich immer an dem nach hinten und lateralwärts gerichteten Winkel (Knie) des Schlauches einen kurzen Vorsprung (Fig. 1 et⁴), welcher wahrscheinlich die schwach entwickelte vierte epitheliale Tasche darstellt. Die beiden blinden gegentüberstehenden, von einander aber weit getrennten Taschen, welche ich als vermutlich epidermoidale und epitheliale Taschen der vierten Schlundspalte dargestellt habe, sind hinter und unter dem N. Laryngens sup. gelagert.

Die nähere Beschreibung der Schlundspalten belasse ich für das entsprechende Capitel.

Das Schicksal der ersten epidermoidalen und der beiden ersten epithelialen Taschen

(Entwickelungsgeschichte des äusseren und mittleren Ohres).

Das Schicksal der beiden ersten Schlundspalten ist so innig mit den Formveränderungen des angrenzenden Theiles des embryonalen Schlundes verbunden, dass auch die letzteren hier beschrieben werden müssen. Bei den jüngsten von mir benutzten Embryonen bemerkt man an den beiden Seiten der Schlundhöhle eine Ausbuchtung derselben nach aussen (Fig. 1 p. P. vergl. mit Fig. 13). Die letztere ist dadurch entstanden, dass der innere Rand des zweiten Schlundbogens mehr nach aussen gelagert ist, als der des ersten und dritten. Diese Ausbuchtung will ich als primäre Paukenhöhle bezeichnen, weil gerade dieser Theil des embryonalen Schlundes mit der Zeit, wie ich gleich zu beweisen hoffe, in die definitive Paukenhöhle nebst Tuba Eustachii übergeht. Die primäre Paukenhöhle ist von vorn durch die hintere Fläche des ersten Schlundbogens, von hinten durch die vordere Fläche des dritten und von aussen durch die innere Fläche des zweiten Schlundbogens begrenzt. Von innen hat sie keine scharfe Begrenzung gegen die gemeinsame Schlundhöhle. In ihren äusseren (vorderen und hinteren) Ecken befinden sich die erste und die zweite Schlundspalte.

Die epidermoidale Tasche der ersten Schlundspalte ist noch in ihrer ganzen Länge in Form einer unregelmässigen Furche sichtbar (Taf. II, Fig. 10). In ihrem Verlaufe zeigt dieselbe drei erweiterte und vertiefte Stellen, welche ich als oberes, mittleres und unteres Ohrgrübchen bezeichnen will. Das untere Ohrgrübchen ist von dem mittleren durch die Tubercula 2 und 4 von His getrennt. Tuberculum 3 liegt hinterwärts von der oberen Verlängerung der Furche, so dass das obere Ohrgrübchen dorsalwärts von demselben gelagert ist. Weiter ventralwärts von dem unteren Ohrgrübchen verlängert sich die erste epidermoidale Tasche in Form einer schmalen und scharfen Rinne bis zum ventralen Rande der Schlundbogen. Die epitheliale Tasche der ersten Schlundspalte ist nur in ihrer obersten Theilstrecke, entsprechend der Lage des oberen Ohrgrübchen, deutlich zu sehen (Fig. 1 und 13 et ¹). Hier schmilzt ihr Epithel mit dem des oberen Ohrgrübchens zusammen und somit erscheinen die Lumina der beiden Taschen der ersten Schlundspalte nur durch eine einfache Epithelschicht getrennt. In der ganzen übrigen Strecke ist die erste epitheliale Tasche abgeflacht und durch das indifferente Gewebe des Mesoblasts von der epidermoidalen Tasche vollkommen getrennt.

Die zweite Schlundspalte kann nur an Schnitten gesehen werden. Sie stellt in diesem Entwickelungsstadium keine eigentliche Spalte, sondern nur einen schmalen epithelialen Zellstrang dar, welcher in dem grössten Theile seines Verlaufs, ausgenommen die kurze mittlere Theilstrecke, ein gut bemerkbares Lumen besitzt. Somit können wir auch bei der zweiten Schlundspalte eine epitheliale und eine epidermoidale Tasche unterscheiden.

Im weiteren Verlaufe der Entwickelung werden die beiden Taschen der ersten Schlundspalte auch in dem obersten Theile der letzteren, d. h. an der Stelle des oberen Ohrgrübchens, durch die von der Dorsalseite sich hineinschiebende Bildungsmasse vollkommen getrennt, das obere Ohrgrübchen selbst wird abgeflacht und schwindet, ohne irgend einen Rest zu lassen (Taf. II, Fig. 11 und 12). Ebenso spurlos schwindet die ventralwärts von dem unteren

\$

Ohrgrübchen verlaufende Theilstrecke der ersten epidermoidalen Tasche. Das untere aber und das mittlere Ohrgrübchen bleiben während des ganzen Lebens des Thieres bestehen, obgleich ihr Schicksal ganz verschieden ist. Das mittlere bewahrt immer seine oberflächliche Lage, indem es durch das mehr und mehr nach unten sich herunterschiebende knorpelige Labvrinth von der Paukenböhle weit entfernt wird, und geht schliesslich in die zwischen den Crura furcata des Anthelix gelagerte Fossa intercruralis und deren Verlängerung nach unten über (vergl. Fig. 11 und 12 mit Fig. 3 und 4). Das untere dagegen bleibt in fast derselben Beziehung zu der Paukenhöhle, wie im obenbeschriebenen Stadium. Weil aber alle dasselbe umgebenden Theile fortwährend an Masse zunehmen, so erhält jenes Grübchen relativ zu der äusseren Oberfläche des Kopfes eine immer tiefere Lage. Vorwiegend wird das untere Ohrgrübchen von vorn und von der Ventralseite durch die rasch an Umfang zunehmenden und sich nach hinten verbreiternden Derivate des ersten Schlundbogens umgewandelt und überdeckt. Desshalb erhält es die Form einer dorsal- und rückwärts offenen Tasche (Taf. I, Fig. 2 und 3; Taf. II, Fig. 14 ed 1, 15, 16 und Der anfangs ganz oberflächlich gelegene und von 17 ä. G.). aussen sichtbare Boden des unteren Ohrgrübchens wird zum Trommelfell, und der durch den Auswuchs der umgebenden Theile entstandene Kanal wird zum äusseren Gehörgang. Später verschiebt sich die äussere Gehöröffnung etwas nach unten, wodurch die Richtung des äusseren Gehörganges entsprechenderweise verändert wird (Taf. I, Fig. 4).

Wir können also den äusseren Gehörgang als Derivat der ersten epidermoidalen Tasche betrachten, weil er wirklich aus der Verlängerung der Wandungen der letzteren entsteht; aber wir müssen keinesfalls diese zwei Bildungen identificiren, weil der äussere Gehörgang eine secundäre Bildung ist. Die wirklichen Reste der ersten epidermoidalen Tasche stellen die nach vorn gerichtete innere Spitze des äusseren Gehörganges und die Fossa intercruralis dar. Die Lage der letzteren, sowie die der äusseren Gehöröffnung entspricht der Lage der ersten embryonalen Schlundspalte nicht, sondern ist bedeutend nach hinten verschoben. Auf diese Weise glaube ich die Widersprüche zwischen den herrschenden Anschauungen über die Bildung des äusseren

7

Gehörganges (s. ausser den älteren Forschern die Arbeiten von Kölliker(11), Moldenhauer (13) u. a. m.) und denen von Urbantschitsch (17) und Rückert (15) zu erklären.

Während die oben beschriebenen Veränderungen an der äusseren Oberfläche des Ohrgebietes ablaufen, verändert sich auch der entsprechende Theil des Schlundes. Die mit der Hereinschiebung des hinteren Schlundbogens beginnende Verengung desselben geht jetzt in seinen mittleren Theil über, indem die hintere Hälfte des zweiten Schlundbogens nach und nach an Dicke zunimmt, gegen die Schlundhöhle hereinwächst und mit dem dritten Schlundbogen verschmilzt (Taf. II, Fig. 14, 15 und 16). Damit wird der Raum der primären Paukenhöhle relativ bedeutend vermindert. Jetzt wird dieselbe von vorn durch den hinteren Rand des ersten und von hinten durch den jetzt nach vorn gekehrten früheren inneren Rand des zweiten Schlundbogens begrenzt. Zu gleicher Zeit bildet sich das knorpelige Labyrinth, schiebt sich von oben und von hinten gegen die primäre Paukenhöhle und verengt besonders den inneren Abschnitt derselben (Taf. II, Fig. 17). Somit zerfällt die primäre Paukenhöhle in zwei Abtheilungen: äussere (secundäre oder definitive Paukenhöhle) und innere (Tuba Eustachii). Die letzte ist anfangs ganz kurz und wird erst mit der Zeit verlängert. In der oberen vorderen Ecke der sekundären Paukenhöhle findet man noch eine Zeit lang den unveränderten Rest der ersten epithelialen Tasche (Fig. 14 und 15 et¹). Mit dem fortwährenden Wachsthum der umgebenden Theile wird dieselbe relativ ausserordentlich klein und kann nicht mehr unterschieden worden. Ihre Lage entspricht der Ecke zwischen dem Corpus des Hammers und dem Hammergriff.

Mit dem Hereinwachsen der hinteren Hälfte des zweiten Schlundbogens gegen die Schlundhöhle verändert die zweite epitheliale Tasche ihre Lage vollständig, indem dieselbe von der entsprechenden epidermoidalen Tasche getrennt und nach innen und nach vorn versetzt wird. Jetzt findet man dieselbe neben dem unteren und hinteren Rande der Tuba Eustachii in Form einer schmalen, lumenlosen, mit dem Epithel des Schlundes zusammenhängenden Epithelleiste, welche ihre morphologische Bedeutung durch die Lage zwischen N. Facialis und N. Glosso-pharyngeus kennzeichnet (Fig. 14, 15 und 16 et²). Später schwindet auch jener Rest spurlos. Inzwischen erscheint an dem inneren Rande des dritten Bogens ein longitudinal verlaufender Wulst. Der Raum

zwischen diesem und dem inneren Rande des zweiten Bogens wird somit in eine verticale Grube umgewandelt. Die letztere stellt augenscheinlich die Rosenmüller'sche Grube (Fig. 15, 16 und 17 F. R.) dar.

Die grosse Aehnlichkeit der gesammten Form der primären und der secundären Paukenhöhle, welche besonders scharf an den Sagittalreconstructionen hervortritt, hat mich von Anfang an zu der Vermuthung veranlasst, dass die ganze primäre Paukenhöhle in die secundäre übergehe und dass die Einmündungsstelle der zweiten Schlundspalte in dem hinteren Theile der Paukenhöhle stehen bleibt. Nur nach wiederholten Untersuchungen habe ich mich von den oben beschriebenen Formveränderungen der primären Paukenhöhle überzeugt, wobei mir die Verfolgung der gegenseitigen Beziehungen zwischen der zweiten epithelialen Tasche und den angrenzenden Nervenstämmen besondere Dienste geleistet hat.

Es folgt aus den oben besprochenen Thatsachen, dass der mittlere Gehörgang keineswegs aus der ersten Schlundspalte, sondern in Folge der Verengung des Seitentheiles des embryonalen Schlundes entsteht. Ich muss also der Ansicht der meisten Autoren (von den neueren: Kölliker (11), His (5), Moldenhauer (13), Hoffmann (8) u. a. m.), dass das äussere und mittlere Ohr aus der ersten Schlundspalte entstehe, entgegentreten. Das äussere und mittlere Ohr muss ich für secundäre Bildungen ansehen. Damit will ich aber gar nicht die von His (6) angezeigte topographische Bedeutung der ersten Schlundspalte in Abrede stellen, weil der gesammte äussere und mittlere Gehörgang jedenfalls zwischen den Derivaten des ersten und des zweiten Schlundbogens gelagert ist. Das gilt auch für die Fossa Rosenmülleri, welche nach His den Rest der zweiten Schlundfurche darstellen soll.

Betreffend die Bildung des tubo-tympanalen Raumes ist neuerdings eine vorläufige Mittheilung von Gradenigo (4), dessen Schlüsse etwas an die von mir erhaltenen Resultate erinnern, erschienen. Leider konnte ich wegen der Kürze der Mittheilung keine genaue Vorstellung über die Angaben des Verfassers gewinnen.

Nach meinen Reconstructionsbildern schliesse ich, dass wenigstens der grösste Theil des Trommelfells aus dem vorderen Theile des zweiten Schlundbogens gebildet wird, weil in den jüngeren Entwickelungsstadien die beiden ersten Taschen an dem vorderen Rande des Trommelfells zu bemerken sind. Darin bin ich mit Moldenhauer (13), welcher dasselbe aus dem ersten Schlundbogen sich entwickeln lässt, nicht einverstanden.

Ich muss noch bemerken, dass ich während der ersten Eutwicklungsstadien, bis zu einer Länge des Embryo von 20 mm, weder den äusseren noch mittleren Gehörgang geschlossen gesehen habe. Beide sind in ihrem ganzen Verlaufe mit deutlichem Lumen versehen. Bei etwas älteren Embryonen finde ich den inncren Theil des äusseren Gehörganges aus lumenloser Epithelschicht bestehend und die Wandungen des hinteren Blindsacks der Paukenhöhle zusammengepresst, aber nicht verwachsen.

Das Schicksal der zweiten, dritten und vierten epidermoidalen und der dritten epithelialen Tasche

(Entwickelungsgeschichte der Thymus. Carotidenanlage).

In dem Entwickelungsstadium, welches ich als Ausgangspunkt für mein Studium genommen habe, stellt die dritte epitheliale Tasche einen langen, röhrenförmigen, epithelialen Schlauch dar, welcher knieförmig zunächst lateralwärts und dann vorwärts verläuft (Taf. I, Fig. 1 und Taf. II, Fig. 13 Cd. Tm.). Das Lumen des Schlauches ist auf der ganzen Länge desselben deutlich bemerkbar. An dem nach aussen und nach hinten gekehrten Knie der Röhre ist das Epithel zu einem relativ grossen Knoten (N. tm, Fig. 13 und 14) ausgewachsen. Derselbe besteht aus einer dichten Verflechtung solider epithelialer Stränge mit dem zwischenliegenden embryonalen Bindegewebe (Taf. 1, Fig. 6). Dieser Knoten, welchen ich wegen seines künftigen Schicksals als Nodulus thymicus bezeichnen möchte, liegt in der Nähe derjenigen Stelle des Sinus praecervicalis, welche ich schon früher für die ausserordentlich schwach entwickelte dritte epidermoidale Tasche angenommen hatte (ed ⁸, Fig. 6), ohne jedoch mit dem Epithel derselben zusammenzufliessen. Das vorderste blinde Ende des Schlauches liegt in der Nähe der mittleren (unpaaren) Schilddrüsenanlage (Fig. 1 und 13 m. Tr.), lateralwärts von derselben. Dieser Schlauch aber hat keine Beziehung zu der Schilddrüse. Er geht mit der Zeit in

10

den unteren Theil der Thymus über. Zur Unterscheidung desselben von den anderen Theilen der Thymusanlage, welche viel complicirter ist, als man gewöhnlich anzunehmen pflegt, bezeichne ich jenen Schlauch als Cauda der Thymusanlage.

Bei den späteren Entwickelungsstadien wächst der Nodulus thymicus mit dem Epithel des Sinus praecervicalis zusammen. Somit stellt jetzt die dritte epitheliale Tasche sammt dem Sinus praecervicalis ein continuirliches epitheliales Gebilde dar. Zu gleicher Zeit wird die äussere Oeffnung des Sinus immer mehr und mehr verengt, verliert das Lumen und geht endlich in den schmalen Zellenstrang über, welchen ich als Ductus praecervicalis (Taf. I, Fig. 2 D. p.) bezeichne. Jetzt erscheint der frühere Sinus praecervicalis (oder genauer, nach der His'schen Terminologie, Fundus praecervicalis, zur Unterscheidung von der entsprechenden oberflächlichen Vertiefung - Infundibulum praecervicale) als ein an der Grenze zwischen Kopf und Rumpf gelagerter Epithelknoten, welcher medianwärts mit dem Nodulus thymicus verwachsen ist und lateralwärts noch in Verbindung mit der Epidermis mittels des Ductus praecervicalis bleibt. Dieser Knoten stellt den epidermoidalen Theil der Thymusanlage dar.

Ebenso werden auch die zweite Schlundspalte und der zwischen dem Nodulus thymicus und dem Schlunde gelegene Theil der dritten epithelialen Tasche immer schmäler. Dieselben werden in die Länge gezogen, verlieren ihr Lumen und werden endlich getrennt. Die zweite Schlundspalte wird annähernd in der Mitte getrennt. Somit bleibt ihre epitheliale Tasche in Verbindung mit dem Schlund, während ihre epidermoidale Tasche sich der epidermoidalen Anlage der Thymus einverleibt. Was nun die dritte epitheliale Tasche betrifft, so wird dieselbe in der Nähe des Schlundes getrennt. Somit bleibt der grösste Theil dieser Tasche sammt der Cauda der Thymusanlage und dem Nodulus thymicus von dem Schlund vollkommen getrennt, aber mit der epidermoidalen Anlage der Thymus in Verbindung (Taf. II, Fig. 14 und 15). Die letztere behält jetzt das Lumen nur in ihrem hintersten Vorsprunge, welcher noch einige Zeit lang unverändert bleibt. Das grosse, aus dem Fundus praecervicalis sammt dem Nodulus thymicus bestehende Epithelkonglomerat bezeichne ich als Caput der Thymusanlage (Cp. Tm.).

Jetzt ist die Thymus schon leicht zu erkennen. Sie hat die

Form eines Hakens, welcher aus drei Theilen: Ducțus praecervicalis, Caput und Cauda besteht (Taf. I, Fig. 2). Zu dieser Zeit, oder zuweilen noch etwas früher, wird auch der Ductus praecervicalis abgetrennt und somit verliert die Thymusanlage jeden Zusammenhang mit den umgebenden sowohl epithelialen, wie auch epidermoidalen Gebilden (Fig. 3). Die Zerreissung des Ductus praecervicalis erfolgt meistens in der Nähe des Infundibulum praecervicale derart, dass der grösste Theil des ersteren mit dem Thymuskopf in Zusammenhang bleibt und nur ein sehr kleiner, äusserster Rest desselben noch in den relativ späteren Entwickelungsstadien (bis zu einer Länge des Embryo von 15-20 mm), in der Nähe des Mandibularwinkels in Verbindung mit der Epidermis gefunden werden kann (Fig. 3 D. p.). Später schwindet jener Rest spurlos.

Jetzt, bevor ich zu der Beschreibung des weiteren Entwickelungsstadiums der Thymusdrüse übergehe, will ich die mechanischen Bedingungen der oben beschriebenen Processe ins Auge fassen.

Es ist kaum möglich zu bezweifeln, dass die Ursache der Umgestaltung der zweiten und der dritten Schlundspalte zuerst in die langgestreckten Röhren, dann in die lumenlosen, epithelialen Stränge, sowie die Ursache der Zertrennung der letzteren in dem relativ raschen Wachsthum der mittelblätterigen Bestandtheile der Schlundbogen liegt. Gerade in diesem Entwickelungsstadium werden die Knorpel der Schlundbogen und die betreffende Muskulatur angelegt. Infolge dessen nehmen die Schlundbogen sehr bedeutend an Umfang zu, indem sie zum Theil nach aussen, vorwiegend aber nach innen hervorwachsen und den Raum des embryonalen Schlundes immer mehr und mehr verengen. Durch diesen Vorgang werden die zweite und die dritte Schlundspalte sehr stark ausgedehnt, und diese Ausdehnung ist die Hauptursache der Zerlegung der Schlundspaltenschläuche.

Noch interessanter und klarer ist die mechanische Wirkung des N. Hypoglossus auf die Thymusanlage. In den früheren Entwickelungsstadien verläuft dieser Nerv annähernd perpendiculär zu der Längsaxe der sämmtlichen Schlundbogen unter dem Sinus praecervicalis. Die Cauda der Thymus liegt medianwärts von dem N. Hypoglossus unter dem scharfen Winkel zu demselben. Mit der Zeit, infolge der Bildung des Halses, senkt sich die Cauda immer mehr nach unten, indem sie eine Richtung parallel der Längsaxe

des Halses annimmt (vergl. Fig. 1, 2 und 3). Mit der Verlängerung des Halses, welche schneller als diejenige der Thymusanlage vor sich geht, wird die letztere einer kräftigen Spannung unterworfen. Die Cauda kann sich nicht emporheben, weil ihr Brustende zu dieser Zeit durch die Auswachsung in dem oberen Brusttheile festgehalten ist. Deshalb bekommt der mit der Cauda zusammenhängende Thymuskopf das Bestreben sich nach unten zu verschieben. Das wird jedoch durch den N. Hypoglossus, welcher jetzt in unmittelbare Bertihrung mit dem inzwischen gebildeten Ductus praccervicalis kommt, verhindert. Der gegenseitige Druck dieser beiden Gebilde hat zur Folge einerseits die winkelförmige Krümmung des N. Hypoglossus, welcher früher mehr geradlinig verlief (vergl. Fig. 1 und 2), andererseits die starke Ausdehnung und Verschmälerung des Ductus, und wird erst mit der Zertrennung des letzteren vermindert, aber nicht vollkommen beseitigt, weil auch jetzt der innere Theil des Ductus, welcher wie ein hakenförmiger Vorsprung des Thymuskopfes aussieht, dem N. Hypoglossus fest anliegt (Fig. 3). Endlich wird auch dieser Vorsprung von dem Thymuskopf losgerissen und bewahrt seine Lage lateralwärts von dem N. Hypoglossus, während der Thymuskopf medianwärts von demselben bleibt. Von diesem Augenblicke an gehen sehr schnell die beiden bisher zusammenhängenden Gebilde: N. Hypoglossus und Thymusanlage auseinander (Fig. 4). Der Winkel des ersteren wird wieder gestreckt und dadurch der Nervus selbst etwas nach oben gehoben. Die Thymusanlage dagegen senkt sich immer mehr nach unten.

Jetzt unterscheiden wir bei der Thymusanlage drei Haupttheile: 1) den aus dem Ductus praecervicalis ausgewachsenen und jetzt getrennt liegenden, ausschliesslich epidermoidalen Knoten, welchen ich als Thymus-superficialis bezeichnen möchte (Tm. s.), den oberen, sowohl aus epidermoidalen, wie auch aus epithelialen Bestandtheilen zusammengesetzten, keulenförmigen Kopf (Caput) und 3) den unteren ausschliesslich epithelialen Theil die Cauda. Die beiden letzteren bleiben immer in Zusammenhang und können zusammen als Thymus profunda bezeichnet werden.

Jetzt noch wenige Worte über jede von diesen drei Bestandtheilen im Besonderen. Als ich die Bildungsgeschichte der Thymus superficialis verfolgt hatte, glaubte ich anfangs die Anlage irgend eines von der Thymus ganz unabhängigen Organes zu finden. Die isolirte Lage und das rasche Wachsthum gaben mir die Veranlassung zu dieser Vermuthung. Nur durch genaue Durchforschung der späteren Entwickelungsstadien bin ich zu der Ueberzeugung gekommen, dass diese Anlage später genau dieselbe mikroskopische Struktur bekommt wie die Thymus und sich endlich mit der letzteren verbindet. Bei Embryonen von 80 mm NL. bemerkt man schon bei der makroskopischen Präparation die auffallende Aehnlichkeit der Thymus superficialis und der Th. profunda in der Struktur, Farbe und Consistenz, obgleich die Th. superficialis noch getrennt bleibt. Diese Aehnlichkeit tritt besonders scharf hervor, wenn man diese beiden Gebilde mit der Gl. Thyreoidea vergleicht. Während die beiden ersten weisslich und weich aussehen und von aussen in deutliche Lobuli zertheilt sind, sieht die letztere dunkeler und röthlich aus. Sie ist bedeutend härter und ihre Oberfläche ist glatter.

Bei den Embryonen von 80 mm NL. ist die Thymus superfiscialis von dem Thymuskopf noch durch eine ununterbrochene Bindegewebsschicht getrennt. In einigen Fählen wird das von dem Ductus praecervicalis stammende Gebilde in zwei Theile zertheilt. Dann besteht die Thymus superficialis aus zwei vollkommen gleichartigen Knoten (Fig. 4). Endlich muss ich noch bemerken, dass in einigen Fällen gar keine Thymus superficialis gebildet wird. Wenigstens habe ich bei einem Embryo von 30 mm NL. keine gefunden.

Wie aus dem oben Gesagten folgt, wird der Thymuskopf aus mehreren, nach ihrer Herkunft sehr verschiedenartigen Bestandtheilen gebildet. Der Kern des Caput besteht aus den sehr frühzeitig aus dem Epithel der dritten epithelialen Tasche entwickelten Knoten, welchen ich als Nodulus thymicus bezeichnet habe. Zu demselben wird mit der Zeit der Fundus praecervicalis beigefügt. Trotzdem ist der Nodulus thymicus von den angrenzenden Theilen meistens sehr gut zu unterscheiden. Derselbe behält seine rundliche Gestalt und ist von den angrenzenden Theilen scharf abgegrenzt, indem seine Substanz nur an wenigen Stellen mit denselben in Verbindung steht (vergl. Fig. 6, 7 und 5). Seine histologische Struktur ist auch von der der angrenzenden Theile wesentlich verschieden. Er stellt ein dichtes Geflecht von schmalen, lumenlosen, untereinander zusammenhängenden Epithelsträngen dar, welche durch lockeres Bindegewebe mit vielen Gefässen von einander getrennt sind. Dieses Bild erinnert uns etwas

an das der mittleren Schilddrüsenanlage von derselben Entwickelangsperiode und diese Struktur bleibt immer im Wesentlichen dieselbe bis in die spätesten Entwickelungsstadien, welche ich mikroskopisch untersucht habe, nämlich bis 82 mm NL. des Embryo. In früheren Entwickelungsstadien stellt der Nodulus thymicus den grössten Theil des Thymuskopfes dar. Aber später wird er durch die etwas schneller wachsenden anderen Bestandtheile des Thymuskopfes umwachsen und bedeckt. Ob derselbe mit der Zeit atrophirt, blieb mir unbekannt.

Die mit der Thymusanlage in Verbindung bleibenden lumenlosen Reste der Schlundspalten sind noch einige Zeit lang in Form der dornförmigen Anhänge des ersteren zu bemerken. Einen solchen Anhang finden wir an der medianen Seite des Thymuskopfes (Fig. 15). Er stammt von der abgetrennten zwischen dem Schlund und Nodulus thymicus sich befindenden Theilstrecke der dritten epithelialen Tasche. Ein zweiter Anhang, welcher von der zweiten epidermoidalen Tasche stammt, bleibt meistens mit der Thymus superficialis in Verbindung (vergl. Fig. 2 und 3). Diese beiden Anhänge werden mit der Zeit verkürzt und endlich vollkommen den mit ihnen zusammenhängenden Thymusanlagen einverleibt.

Ein anderes Schicksal hat das innerste blinde Ende des Fundus præcervicalis, welches ich oben vermuthlich für die vierte epidermoidale Tasche angenommen habe (Fig. 6 ed⁴). Dieselbe behält noch sehr lange das Lumen an ihrer Spitze und bekommt deshalb das Aussehen eines mit dem Thymuskopf durch einen relativ schmalen Stiel verbundenen epithelialen Bläschens (Fig. 15, 4 und 7 V. tm.), welches ich als Vesicula thymica bezeichnen will. Dieses Bläschen ist bei den Embryonen von 15 bis 30 mm NL. gut zu beobachten. Später schwindet sein Lumen, das Zellenmaterial schmilzt mit dem Thymuskopf zusammen und als ein begrenztes Gebilde ist das Bläschen nicht mehr zu unterscheiden.

Gleichzeitig mit der Verschmelzung sämmtlicher den Thymuskopf zusammensetzenden Gebilde (ansgenommen Nodulus thymicus), geht der Process der Zerschnütrung desselben in einzelne solide epitheliale Zellenhaufen vor sich, welche mit der Zeit sich in die bekannten Follikel umwandeln. Es liegt nicht im Bereich dieser Arbeit das Nähere über diesen Process der Umwandlung, sowie auch andere feinere histologische Einzelnheiten zu studiren. Bei dem Embryo von 82 mm NL. besteht schon der ganze Thymuskopf, ausgenommen Nodulus thymicus, aus zahlreichen, theils getrennten, theils noch zusammenhängenden, grossen, abgerundeten, follikelähnlichen Zellenhaufen.

Die Cauda der Thymusanlage ist gerade derjenige Theil der letzteren, welcher nach der Vesicula thymica am längsten sein Lumen beibehält. Die aus der dritten epithelialen Schlundtasche stammende röhrenförmige Anlage der Cauda theilt sich in viele Sprossen, welche desto länger ihr Lumen behalten, je weiter nach unten sie gelagert sind. Bei den älteren Embryonen kann die Cauda nach ihrem histologischen Bau von dem Caput und der Thymus superficialis nicht mehr unterschieden werden. Die blinden unteren Enden der beiden Caudae wachsen schon bei Embryonen von 16 mm NL. ausserordentlich rasch und verschmelzen untereinander, indem sie viele sprossenähnlichen Zellenbalken und Zellenbaufen entwickeln (vergl. Fig. 14 und 15). Dieses untere unpaare Ende der beiden Caudae, welches vom Anfang an in der oberen Wand des Herzbentels gelagert ist, wird infolge seines raschen Wachsthums bald zu dem grössten Bestandtheile der Thymusanlage.

Ganz umgekehrt steht die Sache bei dem Thymuskopf. Derselbe nimmt in seinem Wachsthum in späteren Entwickelungsstadien relativ ab und wird allmählich nach unten verschoben. Die Ursache dieser Verschiebung liegt augenscheinlich in der fortwährenden Verlängerung des Halses. Nicht so schnell, aber nicht weniger sicher, wird auch die Thymus superficialis nach unten verschoben, obgleich die Ursache dieser Erscheinung mir nicht so klar ist. Wenn die Th. superficialis aus zwei getrennten Theilen besteht, so verwachsen dieselben zusammen und endlich verwächst die ganze Th. superficialis mit dem Thymuskopf, indem sie die oberste Lage in der ganzen Thymusanlage annimmt. Aber alle diese Verwachsungen, ebenso die der paarigen Caudae, finden nicht infolge der Zusammenschmelzung der einzelnen Zellenbalken oder Follikel statt, sondern infolge der Zusammenfassung der letzteren durch die zu dieser Seit erscheinende bindegewebige Hülle.

Wenn ich jetzt die Frage: was für ein Bestandtheil der Thymusanlage die Hauptrolle in der Entwickelungsgeschichte dieser Drüse spielt, beantworten muss, so sage ich entschieden: der von der dritten epithelialen Tasche stammende Schlauch, weil gerade dieser den grössten Theil der Gesammtmasse der Thymus bildet.

Wenn wir die oben beschriebenen Thatsachen mit den betreffenden Angaben der Literatur vergleichen, so kommen wir zu der Ueberzeugung oder für einzelne Fälle wenigstens zu der Vermuthung, dass die vielen verschiedenartigen von mehreren Autoren beschriebenen, angeblich von den Schlundspalten stammenden Halsdrüsen, ausgenommen die zur Schilddrüsenanlage gehörenden, nichts anderes als Theile der Thymus sind. Hier muss ich zuerst die Carotidenanlage von Stieda erwähnen. Es war schon seit Jahren die Vermuthung ausgesprochen, dass auch die Gl. carotica von Anfang an ein epitheliales Gebilde darstelle und von dem Schlundspaltenepithel stamme. Am bestimmtesten hat diese Meinung Stieda (16) ausgesprochen. Später hat dieselbe Fischelis (2) angenommen. Nach der Beschreibung und den Zeichnungen von Stieda glaube ich, dass er für die Anlage der Gl. carotica meinen Nodulus thymicus annimmt. Er zeichnet richtig die histologische Struktur dieses Epithelknotens (l. c. Taf. I, Fig. 16), welcher nach seiner Ansicht später von der Thymusanlage getrennt werden und in Bertihrung mit der Art. carotis bleiben soll. Das ist aber nicht der Fall. Diesen Knoten habe ich nie von der Thymusanlage getrennt geschen. Der wird ja mit der Zeit in das Innere des Thymuskopfes hineingezogen. Somit wird der Abstand zwischen diesem Knoten und der Carotis immer grösser. Während aber Stieda nur den Nodulus thymicus, so nimmt Fischelis (2) in seiner Erklärung der Zeichnungen schon den ganzen Thymuskopf für die Carotidenanlage. Er sagt aber in dem Text fast nichts über dieselbe.

Obgleich es nicht in meiner ursprünglichen Absicht lag die Entwickelungsgeschichte der Gl. carotica zu untersuchen, fand ich es doch für zweckmässig auch mit dieser Frage wegen ihrer indirecten Beziehung zu der Entwickelungsgeschichte der Thymus mich zu beschäftigen, und dabei habe ich Folgendes gefunden. Bei Schweineembryonen bis 13 mm NL. bemerkt man noch keine Spuren von der Carotidenanlage. Dieselbe erscheint zuerst bei den Embryonen von 14-15 mm NL. als ein verlängerter ellipsoider Knoten, welcher die Art. carotis interna gleich an der Theilangstelle der Carotis communis umgreift (Taf. I, Fig. 4 und 9 Gd. e.). Derselbe stellt anfangs nichts anderes als eine Verdickung der Adventitia dar. Durch die genaue Durchforschung der successiven Quer- oder Längsschnitte kann man sich sehr wohl über-

Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. 30.

zeugen, dass die aus lockerem, zellenreichem Bindegewebe bestehende Substanz dieses Knotens an den beiden spindelförmigen Enden des letzteren in die Adventitia übergeht, welche in dem ganzen übrigen Verlauf der Carotis noch als eine sehr dünne Bindegewebs-Diese Verdickung der Carotisadventitia ist schicht erscheint. zwischen dem Ganglion plexiforme nervi vagi und dem Schlund angelegt. In der Nähe dorsalwärts befindet sich das Ganglion primum nervi sympathici. Die Drüse ist sehr innig mit den beiden angrenzenden Nervenknoten, besonders mit dem ersten, verbunden und von vielen Nervenfasern durchkreuzt. Man kann auch vermuthen, dass sie Nervenzellen von den obenerwähnten Nervenknoten erhält, obgleich wegen der Achnlichkeit der Zellenelemente in diesem Entwickelungsstadium es schwierig ist, das zu beweisen. Wenn ich also die Carotidendrüse ihrer Entstehung nach blos als Adventitiaanschwellung betrachte, so will ich damit die besondere Beziehung dieser Drüse zum Nervensystem gar nicht leugnen. Bei Embryonen von 30 mm NL. umzieht die Carotidendrüse die Carotis interna nicht mehr gleichmässig, sondern die erstere ist von der Seite der Carotidentheilung verdickt und von der entgegengesetzten Seite her verdünnt. Bei noch älteren Embryonen findet man die Drüse noch mehr gegen den Theilungswinkel der Carotis communis verschoben. Gleichzeitig zeichnet sich jetzt die Drüse durch ausserordentlich zahlreiche und relativ starke, von der Art. carotis interna stammende Gefässe aus. Ausser dem beschriebenen Knoten habe ich in der Nähe der Theilungsstelle der Carotis communis, in allen von mir untersuchten Entwickelungsstadien, gar kein Gebilde, welches an die Carotidendrüse erinnern könnte, bemerkt.

Bei Kölliker (11) finden wir die Beschreibung eines drüsigen Gebildes, dessen Lage an den Nodulus thymicus erinnert. Er fand nämlich bei einem Kaninchenembryo von 16 Tagen den Seitenlappen der Thyreoidea aus zwei Theilen bestehend. "Der eine lag an der gewöhnlichen Stelle, der andere an der lateralen Seite der Carotis vor dem Vagus und hinter dem obersten Ende der Thymus" (S. 882). Wenn wir die Aehnlichkeit der histologischen Struktur der Thyreoidea und des Nodulus thymicus ins Auge fassen, so wird es wohl verständlich, warum der berühmte Forscher den letzteren für einen Theil der ersteren angenommen hat.

Die sogenannten "Zungenbeindrüsen", welche von Zucker-

kandl (19), Kadyi (9), Wölfler (18) und vielen anderen Forschern beschrieben worden sind, sind wahrscheinlich mit meiner Thymus superficialis identisch. Betreff der von Remak (14) bei jungen Katzen gefundenen Anhänge der Thymusläppchen, welche in Form der Wimperblasen erschienen (l. c. S. 124, Taf. VIII, Fig. 10 und 11), darf ich die Vermuthung aussprechen, dass dieselbe vielleicht mit meiner Vesicula thymica identisch sind.

Die ausführlichste Darstellung der Entwickelung der Thymus aus der dritten Schlundspalte hat Born (1) gegeben. Seine Resultate werden aber von His (5 und 7) bestritten, welcher dieser Drüse ausschliesslich epidermoidale Herkunft aus der Auskleidung des Sinus praecervicalis sammt den epidermoidalen Taschen der vierten und dritten Schlundspalte zugeschrieben hat. Dem gegenüber stellt neuerdings de Meuron (12) die Betheiligung der epidermoidalen Gebilde bei der Bildung der Thymus, welche er von Anhängen der dritten und vierten Schlundspalte ableitet, wieder entschieden in Abrede. Die vorzügliche und umfangreiche Arbeit des letztgenannten Forschers scheint mir aber, was die Säugethiere betrifft, von einigen Irrthümern nicht frei zu sein. Er lässt z. B. den ganzen epidermoidalen Theil der Thymusanlage sich später von dem epithelialen Theile derselben trennen, mit dem Ganglion inferius (plexiforme) N. Vagi in Verbindung bleiben und endlich vollkommen atrophiren. Die feste Verbindung des Fundus praecervicalis mit dem Ganglion N. Vagi hat noch früher Froriep (3) in seiner höchst interessanten Arbeit behauptet. Das ist aber nicht gerade richtig, weil nur die innerste Spitze desselben, welche später in die Vesicula thymica übergeht, in frühesten Entwickelungsstadien wirklich mit dem obenerwähnten Ganglion sehr innig verwachsen erscheint. Aber schon bei Embryonen von 15 mm NL. wird dieselbe durch die Nervenfaserschicht, welche jetzt an der vorderen Oberfläche des Ganglion sich entwickelt, von dem letzteren getrennt. Bei noch älteren Embryonen erscheint die Vesicula thymica und somit der ganze Thymuskopf schon vollkommen von dem Ganglion N. Vagi inf. unabhängig, mit dem Nodulus thymicus (portion supérieure du thymus von de Meuron) dagegen sehr innig verbunden.

"Aus dem Epithel der dritten, sowohl äusseren, wie inneren Kiemenfurche" lässt Fischelis (2) die Thymus sich entwickeln. Er stellt aber die Sache so dar, als ob diese beiden Furchen in einem ventralwärts gerichteten Vorsprung zusammengeschmolzen seien. Dieser Vorsprung, welcher augenscheinlich meiner Cauda entspricht, soll vermischte Herkunft haben und als einziger Bestandtheil der Thymusanlage gelten. Auf Grund der oben beschriebenen Thatsachen betrachte ich diese Meinung als irrthümlich.

Das Schicksal der vierten epithelialen Tasche (zur Entwicklungsgeschichte der Gl. Thyreoidea).

Wenden wir uns zu der oben besprochenen, an dem Hintertheile des Schlundes symmetrisch gelagerten Röhre, welche wir für. die vierte, obschon etwas modificirte, epitheliale Tasche angenommen haben (Taf. II, Fig. 13 l. Tr.), zurück. Diese mit deutlichem Lumen versehene epitheliale Röhre wächst mit dem fortwährenden Wachsthum des Embryo auffallend schwach. Ihre Länge wird nicht nur relativ, sondern auch absolut vermindert, aber die Dicke etwas vergrössert, indem die Röhre nach allen Richtungen viele sprossenähnliche, solide epitheliale Vorsprünge entwickelt und sich allmählich in ein Konglomerat von epithelialen Zellensträngen mit zwischenliegendem an Blutgefässen sehr reichem Bindegewebe umwandelt (vergl. Fig. 1, 2 und 3 l. Tr.). Der Abstand zwischen diesem drüsigen Konglomerate und der mittleren Schilddrüsenanlage, welcher von Anfang an sehr beträchtlich war, infolge der Bildung des Halses und der damit bedingten Verschiebung der mittleren Schilddrüsenanlage nach unten und dorsalwärts, wird immer kleiner. Zu gleicher Zeit wachsen die Seitentheile der mittleren Schilddrüsenanlage stark nach hinten hervor und umfassen die beiden symmetrischen drüsigen Konglomerate von vorn und lateralwärts (Taf. II. Fig. 14 und 15). Bald folgt die Verwachsung der mittleren Schilddrüsenanlage mit beiden seitlichen Konglomeraten, welche somit als seitliche Schilddrüsenanlagen sich erweisen. Die Struktur der mittleren und der beiden seitlichen Schilddrüsenanlagen ist in solchem Grade äbnlich, dass nach dem Verwachsen derselben ihre Grenze nicht mehr unterschieden werden kann.

Gleichzeitig mit der Umwandlung der seitlichen röhrenförmigen Schilddrüsenanlage in den drüsigen Knoten verliert auch ihr Stiel (Fig. 3 D. l.) sein Lumen, wird stark verschmälert und schwindet endlich, zuerst in seinem mittleren Theile, so dass im Anfange

der Verschmelzung der seitlichen Schilddrüsenanlage mit der mittleren der Stiel der ersteren nur noch in seiner Anfangsstelle, wie auch in der Nähe der Seitenanlage selbst, in Form eines schwachen, soliden Epithelstranges verfolgt werden kann (Fig. 15).

Das obere Ende des Ductus lateralis (so wollen wir den Stiel der lateralen Anlage der Schilddrüse bezeichnen) ist beiderseits von dem Kehlkopfeingang an den äussersten Rändern des Schlundbodens in der Nähe des Oesophaguseinganges gelagert. Hier kann der letzte Rest desselben gewöhnlich noch bei 16 mm langen Embryonen in Form eines soliden, parallel der Längsaxe des Oesophagus verlaufenden kurzen Epithelstranges gefunden werden. Bald schwindet auch derselbe spurlos. Der Ductus lateralis ist medianwärts von dem Thyreoidknorpel, welcher schon zu der Zeit der Existenz des ersteren sich zu entwickeln anfängt, gelagert und geht unter demselben zu der lateralen Anlage hindurch. Die Ursache der Atrophie des Ductus lateralis ist mir unbekannt. Sie erfolgt aber noch früher, als der Ductus etwa durch die wachsenden Knorpel eingeklemmt werden könnte.

Den Andeutangen der seitlichen Thyreoideaanlagen begegnen wir schon seit Jahren bei mehreren Embryologen. So beschreibt z. B. beim Hühnchen Remak (14, S. 123) "die Nebendrüsen der Schilddrüse". Es scheint aber nach seiner Beschreibung und seinen Abbildungen, dass er verschiedene Gebilde unter dem obenerwähnten Namen verwechselt hat. Auch Kölliker (11, S. 881) beschreibt bei zwei Kaninchenembryonen des 15. Tages unter dem Namen "Nebenthymus" ein thymusähnliches paariges Organ, welches sich zwischen Trachea und Oesophagus medianwärts von der Schilddrüse fand und in einigen Schnitten eine deutliche Höhlung zeigte.

Die erste deutliche Beschreibung der lateralen Thyreoideaanlage hat Stieda (16) gegeben. Er hat aber die mediane Thyreoideaanlage nicht bemerkt und deshalb der Thyreoideadrüse ausschliesslich eine paarige Herkunft zugeschrieben. Die richtige Darstellung der Entwickelung der Thyreoideadrüse bei Säugethieren aus einer unpaaren, schon längst bekannten und zwei paarigen Anlagen finden wir bei Born (1). Seitdem ist diese Thatsache von mehreren Seiten bestätigt und unter anderen auch von His an menschlichen Embryonen (5) und von de Meuron in seiner ausführlichen auf phylogenetischem Wege durchgeführten Arbeit (12).

Diese Frage hat keinen Streit hervorgerufen, obgleich die Thatsache gar nicht so leicht zu konstatiren ist. Es ist zwar sehr leicht sich von dem Vorhandensein der in Frage kommenden Gebilde zu überzeugen, aber dass dieselben wirklich mit der medianen Thereoideaanlage zusammenschmelzen - das ist nicht leicht zu konstatiren und daran habe ich während meiner Arbeit lange gezweifelt. Es gelingt sehr selten, ein solches Stadium zu treffen, wann eine noch mit dem Stiel versehene laterale Anlage schon mit der medialen, wann nur zum Theil verschmolzen wäre, weil die Verschmelzung fast gleichzeitig mit der Atrophie des Stieles verläuft. Ausserdem findet der Process der Verschmelzung nicht in einer und derselben Entwickelungsperiode statt. So z. B. von zwei Embryonen von 18 mm NL. habe ich bei einem die laterale Anlage noch unabhängig und mit deutlichem Stiel versehen gefunden und bei dem anderen war dieselbe schon vollkommen mit der medianen Anlage verschmolzen und die grösste Theilstrecke des Stieles verschwunden. Nachdem ich aber diese Frage in positivem Sinne entschieden habe, will ich hier betonen, dass die Verschmelzung nicht genau so stattfindet, als man gewöhnlich annimmt. Die lateralen Anlagen werden weder lateral - noch dorsal -, sondern medianwärts der medianen Anlage beigefügt, weil die letzte noch vor der Verschmelzung mit den lateralen Anlagen dieselbe lateralwärts umwächst und die Form eines Hufeisens annimmt (Fig. 15). Deshalb ist die Behauptung von His (5) kaum annehmbar, dass die mediane Thyreoideaanlage in das Mittelhorn der Thyreoideadrüse und die lateralen Anlagen in die Seitenhörner derselben übergehen. Dabei muss man noch berücksichtigen, dass die lateralen Anlagen zur Zeit der Verschmelzung nur sehr kleine Knötchen im Vergleich zu der medianen Anlage darstellen (ähnliche Vorstellung bekommt man auch nach den Zeichnungen von de Meuron). Aus diesen Gründen kann ich den lateralen Anlagen keine grosse Rolle in der Entwickelung der Gesammtmasse der Thyreoidea, wenigstens beim Schweine, zuschreiben.

Was die von de Meuron (12) beschriebene "portion dorsal du thymus" betrifft, welche phylogenetisch zu der Thymus gehören, aber von der vierten epithelialen Tasche stammen und sich später



von der Seitenanlage der Thyreoidea trennen soll, so konnte ich keine Spur derselben finden. Die kleine Ausstülpung der lateralen Thyroideaanlage, welche ich vermutblich für die Spitze der eigentlichen vierten epithelialen Tasche angenommen habe, theilt das Schicksal des ganzen Schlauches.

Ich habe mich bemüht die Untersuchungsresultate so kurz wie möglich zu beschreiben. Deshalb betrachte ich es für überfüssig, noch kürzere Schlussfolgerungen beifügen.

Es sei mit gestattet, Herrn Professor Waldeyer für seine liebenswürdige Unterstützung meinen aufrichtigen Dank auszusprechen.

Literatur.

1) Born, Ueber die Derivate der embryonalen Schlundbogen und Schlundspalten bei Säugethieren. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. XXII, p. 271.

2) Ph. Fischelis, Beiträge zur Kenntniss der Entwickelungsgeschichte der Gl. Thyreoidea und Gl. Thymus. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXV, H. 3, 1885.

3) Froriep, Ueber Anlagen von Sinnesorganen am Facialis, Glossopharyngeus und Vagus u. s. w. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. p. 1-55, 1885.

4) G. Gradenigo, Die embryonale Anlage der Gehörknöchelchen und des tubo-tympanalen Raumes — die morphologische Bedeutung der ersteren. Vorläufige Mittheilung. Centralbl. f. d. med. Wiss. 1886. Nr. 35.

5) W. His, Anatomie menschlicher Embryonen. III. Leipzig 1885.

6) Derselbe, Die Retromandibularbucht. Anat. Anz. 1886. Nr. 1.
7) Derselbe, Ueber den Sinus praecervicalis und über die Thymusaulage. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1886, p. 421.

8) C. K. Hoffmann, Ueber die Beziehung der ersten Kiementasche zu der Anlage der Tuba Eustachii und des Cavum tympani. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 23, S. 525, 1884.

9) Kadyi, Ueber accessorische Schilddrüsenläppchen in der Zungenbeingegend. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1878.

10) N. Kastschenko, Methode zur genauen Reconstruction kleinerer makroskopischer Gegenstände. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anat. Abth. 1886, p. 388.

11) A. Kölliker, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 2. Aufl. Leipzig 1879.

12) De Meuron, Recherches sur la développement du thymus et de la glande thyroïde. Recueil zoologique suisse. Tome III, Nr. 4, 1886.

13) W. Moldenhauer, Die Entwicklung des mittleren und des immeren Ohres. Morphologisches Jahrbuch, Bd. III, H. 1, 1877. 14) R e m a k, Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere. Berlin 1855.

15) Rückert, Vorläufige Mittheilungen zur Entwicklung der Visceralbogen bei Säugethieren. Mittheilungen der Gesellschaft für Morphologie und Physiologie zu München. Sitzung vom 8. Januar 1884.

16) L. Stieds, Untersuchungen über die Entwicklung der Glandula Thymus, Gl. Thyreoidea und Gl. Carotica. Leipzig 1881.

17) Urbantschitsch, Ueber die erste Anlage des Mittelohres und des Trommelfelles. Mittheilungen aus dem Embryologischen Institute der k.
k. Universität in Wien, redig. von Prof. Schenk. 1. Heft, 1877.

18) Wölfler, Ueber die Entwicklung und den Bau der Schilddrüse. Berlin 1880.

19) Zuckerkandl, Ueber eine bisher noch nicht beschriebene Drüse in der Regio suprahyoidea. Stuttgart 1879.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel I und II.

Alle Zeichnungen, mit Ausnahme Fig. 8, sind nach Präparaten von Schweineembryonen gemacht. Das Zeichnen der Schnitte ist mit der Camera lucida von Oberhäuser vollzogen; das Reconstruiren (ohne vorläufiges Zeichnen, vergl. 10, p. 392) entweder mit dem Zeichenapparat von His, oder mittelst des Hartnack'schen Mikroskops mit Camera. In letzterem Falle bekomme ich die schwächsten Vergrösserungen, indem ich die untere Linse bei Objectiv Nr. 1 abschraube. Behufs Erleichterung des Vergleichs sind fast alle Reconstructionen bei gleichen Vergrösserungen gemacht. Alle sind Flächenconstructionen. Die Reconstructionszeichnungen stellen die Organe so dar, als ob dieselben vollkommen durchsichtig seien.

Allgemeine Bezeichnungen.

A.	= Auge.	u. s. w. epidermoidale Taschen
Ac.	== Nervus accessorius Willisii.	der Schlundspalten.
ä. G.	= äusserer Gehörgang.	et ¹ , et ² u. s. w. = erste, zweite
Ah.	= Anthelix.	u. s. w. epitheliale Taschen der
Cd. Tm.	= Cauda der Thymusanlage.	Schlundspalten.
Cp. Tm.	= Caput der Thymusanlage.	Ep. == Epiglottis.
C. R.	== Cartilago Reicherti.	F. i. = Fossa intercruralis.
Ch.	= Cochlea.	F. R. = Fossa Rosenmülleri.
Ch. t.	= Chorda tympani.	Fc. = N. Facialis.
Cr. c.	=) (communis.	Fd. p. = Fundus praecervicalis.
Cr. i.	= Carotis communis. = Carotis communis. = communis. = communis. = communis.	Gl. = N. Glosso-pharyngeus.
Cr. e.	=) (externa.	Gn. G. = Ganglion Gasseri.
D. l.	= Ductus lateralis.	Gn. gn. = Gangl. geniculi.
D. p.	= Ductus praecervicalis.	Gn. ac. = Gangl. acusticum.
ed 1, ed 1	· u. s. w. = erste, zweite	Gn. Gl. = Gangl.n.Glosso-pharyngei.



Gn. pr. = Gangl. petrosum.	Om. = Ohrmuschel.
Gn. pl. = Gangl. plexiforme n. Vagi.	Omk= Ohrmuschelknorpel.
	o. Gr. = oberes Ohrgrübchen.
Gn. s. = Gangl. cervicale superius	0
n. sympathici.	Ph. = Pharynx.
Gd. c. = Glandula carotica.	p. P. = primäre Paukenhöhle.
Hy. = Hypophysistasche.	s. P. = secundäre Paukenhöhle.
Hyk. = Hyoidknorpel.	S. p Sinus praecervicalis.
Hgl. = N. Hypoglossus.	Trg^2 , $Trg^3 = zweiter$ und dritter Ast
Hm. = Hammer.	des n. Trigeminus.
Hmg. = Hammergriff.	Tr. = Trachea.
l. p. = Infundibulum praecervicale.	Trk. = Thyreoidknorpel.
Lg. = Kehlkopfeingang.	Tm. s. = Thymus superficialis.
l. Tr. = laterale Thyreoideaanlage.	T. E. = Tuba Eustachii.
Lt. = Labyrinth.	Tmf. = Trommelfell.
m. Tr. = mediane Thyreoideaanlage.	u. Gr. 😑 unteres Ohrgrübchen.
m. Gr. = mittleres Ohrgrübchen.	V. tm. = Vesicula thymica.
N. tm. = Nodulus thymicus.	V. j. i. == Vena jugularis interna.
N. l. s. = Nervus laryngeus superior.	Vg. = N. Vagus.
0e. = Oesophagus.	Zg. = Zunge.

Tafel I.

Fig. 1. Sagittalreconstruction des Schlundspaltengebietes eines 12 mm langen Embryo. Vergr. 25.

Die Lage der Ohrgrübchen ist durch die Schattirung angedeutet.

Fig. 2. Sagittalreconstruction des Schlundspaltengebietes eines 14 mm langen Embryo. Vergr. 22.

Gangl. plexiforme n. Vagi ist als abgeschnitten dargestellt, um die Zeichnung nicht zu complicirt zu machen. Aeusserer Gehörgang sieht wie eine kurze Tasche aus.

Fig. 3. Sagittalreconstruction des Schlundspaltengebietes eines 18 mm langen Embryo. Vergr. 22.

> Das mittlere Ohrgrübchen (m. Gr.) ist auf das knorpelige Labyrinth projicirt. Epiglottis ist nicht gezeichnet, ebenso das untere Ende der Cauda der Thymusanlage.

Fig. 4. Sagittalreconstruction des Schlundspaltengebietes eines 30 mm langen Embryo. Vergr. 22.

> Der äussere Gehörgang sieht schon wie eine lange keulenförmige Tasche aus. Thymus superficialis besteht aus zwei getrennten Lappen, welche dem Zuschauer näher als der Thymuskopf liegen, was durch ihre dunklere Schattirung angedeutet ist. In der Tiefe bemerkt man die zum Theil durch den Thymuskopf bedeckte Gl. carotica am Winkel zwischen Car. ext. und int.

Fig. 5. Sagittalschnitt durch den Thymuskopf und die Thymus superficialis eines 82 mm langen Embryo. Vergr. 22.

25

- 26 N. Kastschenko: Das Schicksal der embryonalen Schlundspalten etc.
- Fig. 6. Querschnitt durch diejenige Gegend, wo der Nodulus thymicus dem Sinus praecervicalis am nächsten liegt. Länge des Embryo 11 cm.
 2 Syst. von Hartnack. Nur das unterste Ende des Ganglion plexiforme n. Vagi liegt in

Fig. 7. Sagittalschnitt durch den Thymuskopf eines 80 mm langen Embryo. 2 Syst. von H.

der Schnittebene.

Nur der peripherische Theil des Nodulus liegt in der Schnittebene.

- Fig. 8. Querschnitt durch die Schlundspaltengegend eines Hühnerembryo des dritten Tages der Bebrütung. 1 Syst. von H.
- Fig. 9. Querschnitt durch die Carotidendrüse eines 17 mm langen Embryo.

Tafel II.

Fig. 10, 11 und 12. Ohrgegegend von drei verschiedenen Embryonen von 12 mm, 13 mm und 15 mm NL. Vergrösserung 25. Nach der Natur gezeichnet.

1, 2, 3, 4, 5 Ohrmuschelhöcker nach His (5, p. 211 und folg.).

- Fig. 13. Querreconstruction des Schlundes eines 12 mm langen Embryos.
 Vergr. 25. Ansicht von der dorsalen Seite.
 Sinus praecervicalis und mehrere andere Theile schimmern von unten durch.
- Fig. 14. Querreconstruction der Schlundspaltengegend eines 15 mm langen Embryos. Vergr. 22.

Der äussere Gehörgang, Infundibulum praecervicale u. a. m. schimmern von unten durch.

Fig. 15. Querreconstruction der Schlundspaltengegend eines 17 mm langen Embryos. Vergr. 22.

Die Schnittoberflächen des Knorpels sind etwas dunkler schattirt.

Fig. 16. Querreconstruction der Mittelohrgegend eines 20 mm langen Embryo. Vergr. 22.

> An der vorderen Seite der primären Paukenhöhle bemerkt man eine secundäre (wahrscheinlich in Folge des Hammerwachsthums) entstandene spaltenförmige Vertiefung, welche mit der ersten epithelialen Tasche nicht zu verwechseln ist.

Fig. 17. Querreconstruction der Mittelohrgegend eines 52 mm langen Embryos. Vergr. 10.

> Die Paukenhöhle ist zum Theil durch die knorpelige Cochlea bedeckt. An den beiden letzten Zeichnungen ist der Ohrmuschelknorpel nicht gezeichnet.

> > Digitized by Google

C. J. Eberth: Ueber Thalassicolla caerulea.

Ueber Thalassicolla caerulea.

Von

C. J. Eberth in Halle.

Hierzu Tafel III.

Die vervollkommnete moderne Technik ermöglicht es, besonders zarte Gegenstände, die wir früher kaum anders als frisch und zum Theil nur mangelhaft untersuchen konnten, in einer Weise zu conserviren, dass sie besonders mit Hülfe geeigneter Einbettung in Schnitte zerlegt werden können. Der Vortheil dieser Methode, besonders für pigmentirte Objekte, liegt auf der Hand. Bei den oft stark gefärbten grösseren Thalassicollen behindert das extracapsuläre Pigment die Untersuchung der tieferen Theile und die Anwendung von Tinctionsflüssigkeiten hat wegen der Grösse der Objekte oft nicht geringe Schwierigkeit. Desshalb versuchte ich Thalassicollen in feine Schnitte zu zerlegen und diese verschiedenen Tinctionsmethoden zu unterwerfen. Die frisch gefangenen Thiere kamen kurze Zeit in Jodspiritus und dann allmählich in Alkohol verschiedener Stärke von 40, 50, 70 und 90 %. Darauf, nach hinreichender Erhärtung, wobei allerdings eine leichte Schrumpfung sich nicht vermeiden liess, wurden die Thiere anfangs in verdünntes, später in concentrirteres Celloidin eingelegt und nach mehrwöchentlichem Aufenthalt mit dem Microtom geschnitten. Auf diese Weise gelang es mir von Thalassicollen von 2 mm und darüber Serien-Schnitte anzufertigen, die dann mit kernfärbendem Hämatoxylin tingirt wurden. Diese Methode der Schnittfärbung hat den Vortheil, dass sie eine Färbung des Inhaltes der Centralkapsel gestattet, was wegen der schwierigen Durchlässigkeit der Centralkapselwand für das Hämatoxylin am ganzen Thiere nicht möglich ist.

Nach Alkoholconservirung ist die schöne blaue Farbe der Thiere, die bei Thalassicolla caerulea vermuthlich von blauen Oeltropfen herrührt, verschwunden, das Thier zeigt besonders in den

27

centralen Theilen eine mehr bräunliche Färbung. Das übrige extracapsuläre Protoplasma erscheint vollkommen homogen, an Hämatoxylinpräparaten schön blau gefärbt, da und dort von feinen • körnigen Fädchen durchzogen, die von dem Pseudopodienmutterboden ausgehen und wie das Protoplasma dieser Gegend auch manchmal noch feine braune Pigmenttheilchen enthalten.

Der Pseudopodienmutterboden, der ziemlich viel feine braune Pigmentkörnchen führt, wird nicht wie gewöhnlich nur von kleinen, sondern auch von grösseren Vacuolen unterbrochen, welche rundliche, eckige Ballen und lange, verschieden breite Stränge enthalten, die bald homogen, bald fein längsgestreift erscheinen und manchmal auch einen deutlichen Kern wahrnehmen lassen. Bei stärkerer Vergrösserung erkennt man an diesen Einschlüssen, wenn auch nicht bei allen, aber doch den meisten eine feine Querstreifung wie bei quergestreiften Muskeln. Die weniger deutlich quergestreiften Gebilde haben das Aussehen zerfallender Muskelfasern. Wie eine weitere Untersuchung, insbesondere von Flachschnitten ergiebt, sind die rundlich eckigen Klumpen in der That quergetroffene Muskelfasern und die schmalen und breiten Stränge solche Muskeln in der Längsansicht. Oft liegen diese Muskeln in verhältnissmässig grossen Alveolen.

Dass wir es hier nicht mit unnützen Einschlüssen zu than haben, die vielleicht auf dem Transport der Thiere an der Gallerte haften blieben und dann von den Pseudopodien in das Innere geführt wurden, dafür dürfte ein Umstand sprechen, den Brandt¹) besonders betont, nämlich der, dass anorganische Partikel, todte und lebende Organismen die mit der Gallertoberfläche in Berührung kommen, daran kleben bleiben. Die lebenskräftigeren Organismen reissen sich gewöhnlich bald wieder los; solche, die schon im Absterben begriffen sind, vermögen sich gewöhnlich nicht mehr von der gallertigen Umhüllung zu befreien und gerathen bei ihren verzweifelten Bestrebungen loszukommen, nur noch tiefer in die Gallerte hinein. Und da Brandt im Innern der Colonien nur solche Thiere traf, die sich noch kräftig bewegen konnten, so schliesst er, dass alle Thiere, die man innerhalb der Gallerte findet, sich hineingebohrt haben. Selbst im erweichten Zustand bietet die Gallerte viel zu grossen Widerstand, als dass die zarten Pseu-

1) Brandt, Die Kolonien bildenden Radiolarien 1885, p. 89.

dopodien todte Thiere in die Colonien hineinziehen könnten. Damit will aber Brandt keineswegs läugnen, dass Sphärozoen im Stande sind Thiere zu verdauen, nur meint er, dass dies unter besonderen Verhältnissen in der Gefangenschaft der Fall sei. So sah er die Pseudopodien einer Sphärozoencolonie in das Innere eines kleinen Ostracoden, der sich in die Gallerte eines Sphärozoon punct. eingebohrt hatte, eindringen und dessen Weichtheile nach 24 Stunden vollkommen beseitigen. Und ferner beobachtete er, dass in der Gefangenschaft die Pseudopodien der Colonie in kleine Thierleichen (Decapodenlarven, Copepoden) drangen und sah darauf den Weichkörper dieser Thiere verschwinden.

Da nun an der Richtigkeit der Angabe Brandt's nicht zu zweifeln ist, dass Fremdkörper nur an der Oberfläche kleben bleiben, so können die im Pseudopodienmutterboden gefundenen Muskelstücke entweder nur Reste eingedrungener Thierkörper, oder wenn ausser jenen gar keine weiteren Ueberbleibsel von Thieren gefunden wurden, nur von den Thalassicollen aufgenommen worden sein. Zunächst wäre dann wohl daran zu denken, dass diese Muskelstücke von Thierleichen, die mit den Thalassicollen in einem und demselben Behälter während des Transportes ins Laboratorium sich befanden, herrührten und von unseren Radiolarien verspeist wurden.

Wenn durch diese Beobachtung die Frage auch nicht endgültig beantwortet ist, in wie weit im freien Zustande die Radiolarien animale Nahrung geniessen, so haben wir doch eine bestimmte Vorstellung, in welcher Weise dies geschieht. Brandt aussert sich hiertiber nicht genau. Wir erfahren nicht von ihm, ob die in abgestorbene Thiere eingedrungenen Pseudopodien die einzelnen Theile dieser in sich aufnehmen und dann erst in ihrem Plasma oder zunächst im sog. Pseudopodienmutterboden verdauen, oder ob die Oberfläche des Radiolarienkörpers, die Pseudopodien schon das Vermögen besitzen, das Nährmaterial, mit dem sie in Bertihrung kommen, in assimilirbare Stoffe zu verwandeln. Brandt sagt nur, dass kurze Zeit, nachdem die Pseudopodien seiner Radiolarienkolonie in die abgestorbenen Thiere eingedrungen sind, der Weichkörper dieser letzteren verschwunden ist. Es wird nun, nachdem die Aufnahme von Muskelfragmenten bei Radiolarien feststeht, nicht so schwer sein, zu ermitteln, ob unter günstigen Verhältnissen von den Radiolarien aufgenommene feste animale Stoffe als Nahrung Verwendung finden.

Bemerken will ich noch, dass bei den untersuchten Exemplaren der Thalassicolla caerulea, die sämmtlich von einem und demselben Fang herrührten, abgesehen von einer stärkeren fibrillären Zerklüftung einzelner Muskelstücke keine weitere Veränderung an diesen wahrzunehmen war. Ich vermag auch nicht zu sagen, ob häufiger in den genannten Radiolarien Muskeln vorkommen. Das Material, welches mir zur Verfügung stand, erhielt ich erst in den letzten Tagen meines Aufenthaltes in Neapel, wo ich keine weiteren Controllbeobachtungen mehr anstellen konnte. Ich beklage dies um so mehr als ich dadurch ausser Stand war, Näheres über das Verhalten der eingeschlossenen Muskelstücke zu ermitteln.

Die kugelige Centralkapsel wird von einer Membran begrenzt, welche von zahlreichen Porencanälen durchbohrt ist, die jedoch keine besondere Gruppirung erkennen lassen. Auf Flächenansichten erscheinen die Porencanäle von einer feinkörnigen Masse eingenommen, wie die des Pseudopodienmutterbodens und des intracapsulären Plasma, nur dass ihr die Pigmentkörnchen fehlen, welche in ersterem so zahlreich sind. An Durchschnitten der Centralkapselwand erscheint diese an beiden Flächen mit kleinen spitzen Härchen dicht besetzt. Es sind dies höchst wahrscheinlich kleine Stümpfe derjenigen Protoplasmafäden, welche die Porencanäle der Membran durchsetzen und beim Ablösen dieser in ihr zurückgeblieben sind.

Das intracapsuläre Protoplasma ist in 3 Zonen gesondert. Eine äussere deutlich radiär gestreifte, eine breite mittlere, die Vacuolenzone, und eine schmale innere mit undeutlicher Radiärstreifung. Die ganze Markmasse erscheint feinkörnig. Bei starken Vergrösserungen jedoch löst sie sich an den gut tingirten Präparaten in eine feinschaumige Substanz auf. Diese Struktur zeigen auch die deutlich radiär gestreifte äussere und innere Zone, besonders die erstere. Eine radiäre Anordnung von Plasmakörnern ist nirgends vorhanden und die Differenzirung in keilförmige Plasmastücke ist lediglich durch das dichtere Gefüge des Plasmas bedingt. Sehr zarte Protoplasmabrücken verbinden allenthalben die keilförmigen Plasmastücke, wie insbesondere mit Oelimmersion an den gefärbten Präparaten zu sehen ist. Genau dasselbe gilt auch von der inneren Lage. In der mittleren Zone wird dieses radiäre Gefüge durch die

\$

radiär angeordneten, theils einfachen, theils zusammengesetzten Vacuolen unterbrochen.

Die Vacuolen enthalten mattglänzende hyaline Kugeln, die concentrisch geschichtete kuglige Concretionen, wahrscheinlich aus kohlensaurem Kalk einschliessen.

Der Kern der Thalassicolla caerulea ist rundlich und von einer doppeltconturirten zarten Membran begrenzt. Selbst an gefärbten Präparaten erscheint der tingirte Kern von sehr gleichmässigem fast homogenem Aussehen. Auch Brandt bezeichnet die Kernsubstanz der vegetativen Zustände als homogen und findet, dass erst in den reproductiven Stadien Differenzirungen derselben eintreten. Untersucht man jedoch dünne und gefärbte Schnitte unter Oelimmersion, so überzeugt man sich, dass die fast homogene Kernsubstanz unserer Thalassicolla caerulea, die selbst nach längerem Liegen der Schnitte in Hämatoxylin nur eine blass blaue Färbung annimmt, aus einem engmaschigen Gerüste sehr feiner, gleich dicker Fädchen besteht. Die eigentliche Chromatinsubstanz ist beschränkt auf 15-20 verschieden grosse, rundliche, eckige, strangförmige Nucleolen, um welche meist das Kerngerüst etwas lockerer ist, so dass dieselben von hellen Höfen umgeben scheinen. Sie liegen übrigens nicht frei in grösseren Lücken des Gerüstes, sondern hängen mit diesem durch zahlreiche Gerüstfädchen zusammen.

Das Tinctionsvermögen der Nucleolen ist ein sehr wechselndes. Bei einigen Exemplaren gelang selbst nach mehrstündigem Einwirken des Hämatoxylin (auf Schnitte) die Färbung gar nicht. Dann erschienen die Kernkörperchen homogen, von etwas speckigem Glanz und leicht gelblichem Schimmer. Manchmal waren sie von kleinen punktförmigen Vacuolen durchsetzt. Oder die Färbung blieb auf eine äussere Zone beschränkt, oder endlich waren die Nucleolen in toto, aber dann doch immer im Centrum weniger gefärbt als in der Peripherie. Aehnliches beobachtete Brandt bei den verschiedenen Sphärozoen, deren Kerne sich bei der gleichen Behandlungsweise verschieden intensiv färben. Er vermuthet aber, dass dies nicht daran liegt, weil die chromatische Substanz in dem einen Falle reicher sei als in dem andern, sondern dass sie bei den verschiedenen Arten verschieden sei.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel III.

- Fig. 1. Durchschnitt der Thalassicolla caerulea. a Rindenschicht des extracapsulären Plasma, b Vacuolen in demselben, c feinvacuoläre Schicht, d Muskeln in den innersten Lagen (Pseudopodienmutterboden), e Wand der Centralcapsel, f intracapsuläres Plasma mit Vacuolen, g Kern der Centralcapsel. System 4, eingeschobener Tubus Hartnack.
- Fig. 2. Tangentialer Schnitt durch Thalassicola caerulea. a Rindenschicht des extracapsulären Plasmas mit Vacuolen b, c Muskeln in den Alveolen des pigmentirten Pseudopodienmutterbodens. System 7, Ocul. 3 Hartnack.

(Aus dem anatomischen Institut in Berlin.)

Beiträge zur Kenntniss der Entwickelung des elastischen Gewebes im Ligamentum Nuchae und im Netzknorpel.

Von

Dr. N. Kuskow aus St. Petersburg.

Hierzu Tafel IV.

Bekanntlich stehen sich in der Lehre von der Histogenese des elastischen Gewebes zwei Meinungen zur Zeit noch gegentüber: Nach der einen, welche u. a. von H. Müller und Ranvier vertreten wird, bilden sich die elastischen Fasern aus der Grundsubstanz; nach der andern, der Max Schultze, O. Hertwig, L. Gerlach u. A. huldigen, sollen dieselben aus dem Zellprotoplasma hervorgehen.

Nur der Zellenkern bleibt, fast möchte ich sagen "gänzlich" unbeachtet, wenn man von der, später von dem Autor selbst dementirten Henle'schen¹) Hypothese absehen will. Letzterer sah

1) Henle, Allgemeine Anatomie 1841.

Beiträge zur Kenntniss der Entwickelung des elastischen Gewebes etc. 33

nämlich das elastische Gewebe für ein Analogon des Bindegewebes an und glaubt deshalb und auf Grund der Valentin'schen Untersnchungen¹) über die Entwickelung des Bindegewebes, dass die elastischen Fasern den Kernfasern des Bindegewebes entsprächen und aus den Kernen der primären Zellen entständen. Ausser Henle stellte noch Sudakewitsch²), der bei seinen Untersuchungen zu dem Schluss gekommen war, dass die elastischen Fasern aus Zellen entstehen, die übrigens nur ungentigend motivirte These auf, dass auch die Kerne der embryonalen Zellen an der Bildung der elastischen Fasern theilnehmen.

Ich verzichte auf eine ausführliche Aufzählung der betreffenden Literatur, da eine solche in mehreren anderen Arbeiten gegeben worden ist, wie z. B. bei L. Gerlach, Morph. Jahrbuch 1878 und Sudakewitsch (l. c.).

Auf Vorschlag des Herrn Prof. Walde yer stellte ich mir die Aufgabe zu bestimmen, ob und welchen Antheil an der Entwickelung des elastischen Gewebes die Zellenkerne nehmen und ich hatte das Glück Präparate zu bekommen, aus welchen in der That hervorgeht, dass die Zellenkerne bei der Entwickelung dieses Gewebes nicht unbetheiligt sind.

Ich hatte meine Untersuchungen an Ohr- und Giesskannenknorpeln, sowie am Lig. Nuchae von Embryonen verschiedenen Alters und von verschiedenen Thieren begonnen und zwar bediente ich mich dabei der Tinctionsmethoden von Unna⁸) und Lustgarten⁴). An mit Osmiumsäure behandelten und nach Unn a mit Jodviolett gefärbten Präparaten sieht man die elastischen Fasern sowohl des Knorpels als auch des Lig. Nuchae intensiv gefärbt, doch ebenso intensiv färben sich auch die Kerne und ziemlich intensiv das Protoplasma der Knorpelzellen und im Lig. Nuchae färben sich das Protoplasma der Zellen, deren Fortsätze und Kerne in demselben Grade, wie die elastischen Fasern, weshalb trotz des augenscheinlichen Zusammenhanges zwischen den elastischen Fa-

1) Valentin, Müller's Archiv 1840, p. 216. R. Wagner's Physiologie. L, p. 137.

2) Das elastische Gewebe, sein Bau und seine Entwicklung, Kiew 1882 (Russisch). Referat im Jahresberichte für Anatomie und Physiologie von Schwalbe und Hoffmann. Bd. XI, 1882.

3) Unna, Monatsschrift f. pract. Dermatologie 1886, Nr. 6.

4) Lustgarten, Medicinische Jahrbücher. Neue Folge. 1886.

Archiv f, mikrosk. Anatomie. Bd. 30.

3

sern und den Zellen, das Verhalten ersterer zu den Kernen am Lig. Nuchae gar nicht, am Knorpel wegen der undeutlichen Abgrenzungen des Kernes gegen das Protoplasma nur schwer sich beurtheilen lässt.

Beim Lustgarten'schen Tinctionsverfahren werden die Präparate aus der Flemming'schen Mischung in eine Lösung von Victoriablau 4 B (besser als Victoriablau B) gebracht, wobei die elastischen Fasern nur schwach gefärbt werden; dieselbe Flüssigkeit färbt jedoch sehr schön und intensiv das gesammte elastische Gewebe an mit Osmiumsäure behandelten Präparaten, wobei auch die Kerne stark tingirt werden, das Protoplasma und die intercellulare Substanz hingegen ungefärbt bleiben.

Schon an diesen Präparaten konnte ich mich von dem Zusammenhange der elastischen Fasern mit den Zellenkernen überzeugen, da sie mir aber noch nicht binlänglich demonstrativ erschienen, so musste ich mich noch nach anderen Untersuchungsmethoden umsehen. Schliesslich ergab mir das Verdauungsverfahren die besten Resultate.

Recht dünne (nicht dicker als 5μ) Schnitte aus dem in 85% igem Weingeist gehärteten Lig. Nuchae werden in Wasser übertragen und ordentlich ausgebreitet, von da in eine frisch bereitete Lösung von officinellem Pepsin in 3% iger Oxalsäure (0,1 Pepsin: 20,0 Oxalsäure) gebracht; in dieser Lösung bleiben die Schnitte bei Zimmertemperatur 10-40 Minuten, wobei sie stark aufquellen, um so mehr und schneller, je jünger das Gewebe war, woher sie stammten. In einer warmen Pepsinlösung geht das Aufquellen zu rasch und ungleichmässig von Statten, weshalb die Schnitte sich einrollen, am Glase kleben bleiben und sich sehr schwer ausbreiten lassen; alle diese Umstände zwingen eine kalte Lösung zu gebrauchen, obgleich man auch dabei mit denselben Schwierigkeiten, wenn auch in geringerem Maasse zu kämpfen hat. Aus der Pepsinlösung werden die Schnitte wieder in Wasser gebracht, um dort ausgespült und dann, betreffs der Kernfärbung, in eine schwache Lösung von Ammoniakcarmin gebracht zu werden; im letzteren liess ich sie etwa 24 Stunden und nachdem ich sie noch mit schwacher Essigsäure behandelt und in Wasser ausgespült hatte, untersuchte ich sie in Glycerin oder ich brachte sie, um auch die elastischen Fasern intensiv zu färben, nach der Behandlung mit Essigsäure und dem Ausspülen mit Wasser auf 1-3

Beiträge zur Kenntniss der Entwickelung des elastischen Gewebes etc. 35

Stunden in eine concentrirte Lösung von Pikrinsäure und aus dieser in Glycerin, wo die Schnitte die überschüssige Farbe abgaben, und bierauf nochmals in reines Glycerin, worin sie auch untersucht wurden.

Bei der mikroskopischen Betrachtung der Längsschnitte aus dem Ligam. Nuchae eines fünfmonatlichen Rinds - Embryo, die in oben beschriebener Weise präparirt waren. sehen wir die Zellen mehr oder weniger auseinander (Fig. 1) gelegt durch das aufgequollene und strukturlos gewordene intercellulare Gewebe, in welchem in derselben Richtung, in der die Zellen laufen, mehr oder weniger geschlängelte (elastische) Fasern einherziehen. Diese Fasern liessen sich in Aetzkali nicht lösen.

Beim Untersuchen dieser Präparate mit der Oelimmersion (Hartnack II) sehen wir mit völliger Deutlichkeit, wie einige elastische Fasern von den Enden der Kerne mit mehr oder weniger breiten Ansätzen (Fig. 1 a, b) ihren Anfang nehmen, oder, wie es scheint, es fangen die Fasern, was aber seltener beobachtet wird, innerhalb der Kerne an, wobei man sie ununterbrochen bis zu ibrem Austritt aus dem letzteren verfolgen kann (Fig. 1 c); ausserdem begegnen wir Fasern, die von den seitlichen Rändern des Kernes ausgehen (Fig. 1 d d'). Von einer Stelle des Kernes gehen gewöhnlich 1-3 Fasern ab, von dem ganzen Kerne bis 5.

Dieses Verhalten der Kerne zu den elastischen Fasern ist ebenso deutlich zu sehen an den nur mit Carmin gefärbten Präparaten, wo die elastischen Fasern farblos sind, wie auch an den Präparaten, welche ausser mit Carmin noch mit Pikrinsäure gefärbt waren, und wo man die elastischen Fasern intensiv gelb gefärbt sieht.

Von den Kernen anfangend, gehen viele Fasern durch das Protoplasma der Zellen hindurch, welches an in dieser Weise bereiteten Objecten sehr blass erscheint, jedoch beim Untersuchen mit der Oelimmersion deutlich zu sehen ist; für gewöhnlich verlassen sie sehr bald das Protoplasma und verlaufen alsdann im intercellulären Gewebe. Seltener gehen die Fasern eine grössere Strecke durch das Protoplasma, wobei jedoch oft schwer zu sagen ist, ob sie sich innerhalb oder an der Oberfläche des Protoplasma befinden. Zuweilen verlässt eine Faser das Protoplasma der Zelle, aus deren Kern sie entsprungen ist und legt sich in grösserer oder geringerer Ausdehnung an das Protoplasma oder den Kern einer anderen Zelle an; diese Erscheinung veranlasste, wie es scheint, Oskar Hertwig (l. c.) anzunehmen, dass die elastischen Fasern ein Product der formativen Zellenthätigkeit sei. Wenn wir die Schnitte und zerzupften Präparate aus demselben Lig. Nuchae, welches aber nicht der Pepsinbehandlung unterworfen wurde, untersuchen, so sehen wir in der That, wie Hertwig das beschreibt, dass die elastischen Fasern in einer bedeutenden Strecke der Oberfläche der Zellen aufliegen und allen Krümmungen und Unebenheiten des Protoplasmas und des Kernes folgen; aber das Verhalten der Zellenleiber zur Pepsinlösung scheint mir zu beweisen, dass ein Zusammenbang zwischen dem Protoplasma und den elastischen Fasern in der That nicht existirt und man dieser Erscheinung die Bedeutung, die ihr von Hertwig (l. c.) zugeschrieben wird, wohl nicht beilegen kann.

Alles, was wir an dem Lig. Nuchae eines 5monatlichen Embryo beobachten, können wir auch an dem Lig. Nuchae von 3 und 6monatlichen Embryonen sehen; doch sind die Präparate von einem 3monatlichen Embryo nicht so demonstrativ, da dessen elastische Fasern bei der Pepsinbehandlung sich verändern und körnig werden, diejenigen von einem 6monatlichen Embryo aber nicht gentigend aufquellen, da hier das Lig. Nuchae ärmer an Grundsubstanz ist, aus welchem Grunde wir die Zellen nicht hinreichend auseinander geschoben sehen. Doch kaun man auch hier durch leichten Druck auf die Schnitte unter dem Deckgläschen demonstrative Präparate erhalten.

Leider kann ich mich nicht mit derselben Bestimmtheit darüber äussern, ob auch das Protoplasma an der Bildung des elastischen Gewebes Theil nimmt oder nicht. Der Umstand, dass die von dem Kern ausgehenden Fasern sehr bald das Protoplasma verlassen (Fig. 1 a, d, c,) und die seitlichen (Fig. 1 d') Fasern zu demselben scheinbar in gar keinem Verhältniss stehen, lässt an dessen Betheiligung zweifeln.

Beim Untersuchen der Giesskannenknorpel mit Hülfe der Unna'schen und Lustgarten'schen Methoden konnte ich fast dasselbe, was auch Gerlach (l. c.) beobachtete, erkennen, doch konnte ich mich nicht von dem directen, unmittelbaren Zusammenhange des in der hyalinen Zwischensubstanz liegenden elastischen Gewebes mit dem, was im Zellenprotoplasma ebenso wie das elastische Gewebe gefärbt war, überzeugen. Beim Färben derselben Präparate Beiträge zur Kenntniss der Entwickelung des elastischen Gewebes etc. 37

mit Carmin und Pikrinsäure sah ich beim Untersuchen mit dem 8. System Hartnack die von Gerlach beschriebenen Faserkugeln scheinbar in unmittelbarem Zusammenhang mit dem Protoplasma der in den Centren dieser Faserkugeln befindlichen Zellen stchen; doch beim Untersuchen dieser Kugeln mit der Oelimmersion konnte ich mich davon überzeugen, dass die bier befindlichen Kernzellen von hyalinem Gewebe umgeben sind und keinen Zusammenhang mit dem elastischen Gewebe haben. Kurz, bei der genauesten Untersuchung des Giesskannenknorpels eines 2¹/₂ monatlichen Kalbes konnte ich mich nicht von der Existenz von Zellen, die neues elastisches Gewebe produciren sollten, überzeugen. In diesem Alter scheinen alle Zellen nur zur Production der hyalinen Substanz bestimut zu sein. Ganz anders verbält sich die Sache bei der Untersuchung des Ohrknorpels eines 6 monatlichen Rinds-Embryo. Wenn wir möglichst dünne Schnitte desselben mit Carmin oder mit Carmin und Pikrinsäure färben, so können wir uns von dem Zusammenhange des schon reich entwickelten elastischen Gewebes mit den Zellenkernen (Fig. 2a) überzeugen, doch bekommen wir hier nicht solche demonstrative Bilder wie vom Lig. Nuchae. Dieses lässt sich dadurch erklären, dass die Zellen hier in verschiedener Richtung durchgeschnitten werden, ferner dadurch, dass die Fasern des elastischen Gewebes von den Kernen in verschiedener Richtung abgehen, obgleich sie auch hier von den Enden der Kerne, welche gewöhnlich in einer bestimmten Richtung verlängert sind, auslaufen. Aus allem, was ich oben über die Kerne mitgetheilt habe, meine ich ihren unmittelbaren Antheil an der Bildung des elastischen Gewebes erschliessen zu sollen; doch berechtigen mich meine Untersuchungen durchaus nicht, mich zu Gunsten der Annahme auszusprechen, dass das elastische Gewebe von Anfang an im Kern entsteht, und ausschliesslich von diesem gebildet werde, da noch die Möglichkeit vorhanden ist, dass auch das Protoplasma sich dabei betheilige. Um diese Frage zu entscheiden, müsste man noch jüngere Embryonen als diejenigen, welche mir gerade zur Disposition standen, untersuchen. Jedenfalls aber glaube ich schon jetzt sagen zu dürfen, dass die Zellkerne bei der Bildung der elastischen Fasern in hervorragender Weise betheiligt sind 1).

1) Die Arbeit von Sergio Pansini: Sulla genesi delle fibre elastiche, Il Progresso Medico 1887, ging mir erst während der zweiten Correctur meiner Mittheilung zu, sodass ich dieselbe nicht mehr berücksichtigen konnte.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel IV.

- Fig. 1. Lig. Nuchae eines 5 monatlichen Rindsembryo. a, b elastische Fasern, welche vom Ende eines Kernes ausgehen. c elastische Fasern, welche aus dem Innern des Kernes hervorzukommen scheinen. d elastische Fasern, welche von dem Seitenrande eines Kernes ausgehen.
- Fig. 2. Ohrknorpel eines 6 monatlichen Rindsembryo. a Kerne, von welchen unmittelbar die (hell gezeichneten) elastischen Fasern ausgehen.

Ueber weitere Versuche, Farben auf dem Gewebe zu erzeugen und die chemische Theorie der Färbung.

Von

P. G. Unna.

Griesbach sagt in seiner Arbeit: "Weitere Untersuchungen über Azofarbstoffe behufs Tinction menschlicher und thierischer Gewebe)⁽¹⁾ sehr richtig:

"Ein empfindliches Argument gegen die chemische Theorie (der Färbung) wäre beigebracht, wenn die sinnfällige Erwägung sich realisiren sollte, dass Faser und Farbstoff vor und nach der Färbung dieselben chemischen Eigenschaften beibehalten und dass alle Agentien, welche den Farbstoff ausserhalb der Faser afficiren und modificiren, dies in ganz derselben Weise auch auf derselben zu thun vermöchten."²)

Ich habe mich in meiner Arbeit: die Rosaniline und Pararosaniline³) zur chemischen Theorie der Färbung bekannt und in dem kleinen Artikel: Ueber Erzeugung von Vesuvin im Gewebe

1) Zeitschr. f. wissenschaftl. Mikrosk. 1886, p. 358.

2) l. c. p. 368.

3) Eine bacteriologische Farbenstudie. Dermatologische Studien. H. 4. L. Voss, Hamburg.



Ueber weitere Versuche, Farben auf dem Gewebe zu erzeugen etc. 39

und über Metaphenylendiamin als Kernfärbemittel¹) nachgewiesen, dass zwei Agentien, Metaphenylendiamin und salpetrige Säurc, welche sich ausserhalb der Faser augenblicklich zu dem braunen Triamidoazobenzol (Vesuvin) verbinden, einzeln auf die Faser gebracht, diese Verwandtschaft durchaus verleugnen.

Ich habe damit im Sinne Gries bach's ein unanfechtbares Zeugniss zu Gunsten der chemischen Theorie beigebracht und möchte im Folgenden einige weitere Erfahrungen kurz zusammenstellen, welche ich in Bezug auf die vorliegende Frage zu machen Gelegenheit hatte. Die Reactionen sind sämmtlich an Schnitten von in Alkohol gehärteter lepröser Haut, einem sehr geeigneten Objecte, gewonnen, welches im kleinsten Raume die verschiedensten thierischen und pflanzlichen Substanzen zusammengedrängt enthält.

Durch Vermischen gleicher Theile der wässrigen Lösung von Metatoluylendiamin und salzsaurem Nitrosodimethylanilin entsteht die prachtvoll tiefblau gefärbte Lösung von Toluylenblau:

$$C_{7}H_{6}\left\{\frac{NH_{2}}{NH_{2}}+C_{6}H_{4}\left\{\frac{N(CH_{3})_{2}}{NO-HCI}=\frac{C_{6}H_{4}-N(CH_{3})_{2}}{N-C_{7}H_{5}-NH_{2}+H_{2}O}\right\}$$

Toluylendiamin, + Salzs. Nitrosodimethylanilin = Toluylenblau + Wasser.

Schnitte lepröser Haut nehmen in einer 1 % igen wässrigspirituösen Lösung des salzsauren Toluylenblaus eine characteristische Blaufärbung an. Ich will an dieser Stelle nur zwei Besonderheiten derselben erwähnen, deren genaue Schilderung ich mir für einen anderen Ort vorbehalte. Erstens wird der Schleim der pflanzlichen Parasiten dunkelblau gefärbt und ist durch zweckmässige Entfärbung leicht isolirt gefärbt zu erhalten. Zweitens entsteht durch einfache Entfärbung der blaugefärbten Schnitte in gewissen Säuren eine Rothfärbung bestimmter Abschnitte, während andere blau bleiben, also eine Doppelfärbung der Schnitte.

Diese characteristischen Eigenschaften des Toluylenblaus lassen sich nun durch Uebereinanderfärbung der beiden Componenten auf dem Gewebe durchaus nicht erhalten. In der 1% igen Lösung von Metatoluylendiamin nehmen die Schnitte eine graubräunliche, in der des salzsauren Nitrosodimethylanilins eine grüngelbliche

¹⁾ Monatshefte f. prakt. Dermat. 1887, p. 62.

Färbung an. Bringt man die ersteren Schnitte in die letztere Flotte und umgekehrt, so bemerkt man nach einiger Zeit, dass die erste Farbe ganz allmählich der zweiten Platz macht. Schliesslich (z. B. nach 24 Stunden) zeigen die Schnitte nur noch die Farbe der zu zweit auf sie angewendeten Flotte.

Dieses Beispiel spricht noch schlagender als das der mangelnden Vesuvinbildung auf dem Gewebe für die chemische Bedentung dieses letzteren beim Färbeprocess. Denn hier sind beide Componenten gefärbt; man kann das Resultat der Vor- und Nachfärbung an der Farbe des Objectes in jedem Abschnitte des Versuches verfolgen und bemerkt zu keiner Zeit die gewünschte Verbindung beider Componenten zu Toluylenblau.

Meine Erklärung dieses Vorganges, wie ich sie folgerichtig aus der in der oben genannten grösseren Arbeit niedergelegten Anschauung ableite, ist die folgende. Die beiden Bestandtheile des Toluyenblaus (a und b) zeigen zu einander eine chemische Verwandtschaft, die stärker (s. unten) ist als die Verwandtschaft beider Substanzen einzeln zum Gewebe (c). Bringe ich den Farbstoff a und das Gewebe c zusammen, so verbinden sich beide zu einer chemisch neuen Substanz (ac). Der Schnitt ac, in b immergirt, gibt a an b ab; es bilden sich also Spuren von Toluylenblau in der relativ unendlich farbreichen Flotte fortdauernd, diese werden aber im Uebermaass des Lösungsmittels b gelöst und verschwinden für das Auge, wie sie gebildet werden. Denn nur gleiche Theile von a und b geben zusammen Toluylenblau. Im selben Maasse als a sich von c dissociirt, nimmt c die Farbe b an, welche das in ihr gelöste Toluylenblau nicht zu modificiren vermag. Folglich wird ac durch bc ersetzt, ohne dass es je zu einer Verbindung abc gekommen wäre. Ganz ebenso gibt die Verbindung bc an die Flotte a die Componente b ab und verwandelt sich allmählich in ac. Diese nach zwei Richtungen gleichmässig stattfindenden Umfärbungen beweisen, dass hier nicht eine grössere Verwandtschaft einer Componente zum Gewebe die Entfärbung bedingt, sondern vielmehr die stärkere Verwandtschaft beider Componenten unter sich.

Diese ganz durchsichtigen Vorgänge lassen sich nur verstehen, wenn wir annehmen, dass sowohl a wie b nicht nur physikalisch in c imbibirt sind, denn dann müsste sich bei der Nachfärbung soUeber weitere Versuche, Farben auf dem Gewebe zu erzeugen etc. 41

fort die Verbindung ab in c bilden¹), sondern dass bei der Vorfärbung chemische Verbindungen ac resp. bc entstehen, die eben nur wieder durch die grössere chemische Verwandtschaft zwischen aund b überwunden werden. Farbstoffe, welche unter sich eine Verwandtschaft zeigen, sind daher stets geeignet, sich auf dem Gewebe bei der Nachfärbung zu verdrängen.

In dieselbe Gruppe der Anilinfarben wie das soeben betrachtete Toluylenblau, in die Gruppe des Indamine, gebört ein dunkelgrüner Körper (eine Art Phenylengrün), welcher beim Vermischen gleicher Theile von salzsaurem Anilin und salzsaurem Paraphenylendiamin und nachheriger Oxydation der Mischung mittels Kalium bichromicum, Natrium hypochlorosum oder anderer Oxydationsmittel entsteht. Der Vorgang in nuce ist folgender:

$$C_{6}H_{5}-NH_{2}+C_{6}H_{4}NH_{2}+O_{2} = NC_{6}H_{4}-NH_{2}+2H_{2}O_{6}H_{4}-NH_{2}+2H_{2}+2H_{2}+$$

Apilin + Phenylendiamin + Sauerstoff = Indamin + Wasser.

Ich habe versucht, diesen grünen Farbstoff im Gewebe zu erzeugen, theils durch Imprägnation des letzteren mit der angegebenen Mischung und nachheriger Oxydation, theils durch vorherige Behandlung der Schnitte mit Kalium bichromicum und nachheriges Eintauchen in die Mischung.

In der Aminmischung nehmen die Schnitte eine bräunlichgraue, sehwache Färbung an. Spült man dieselben gut ab und bringt sie in eine Lösung von Kalium bichromicum $(1^{0}/_{0})$, so färben sie sich augenblicklich smaragdgrün. Sofort verblasst die Farbe aber wieder, um zuerst einer gelbgrünen Färbung zu weichen, die sehr bald dem reinen Chromgelb Platz macht. Nur wenige Orte, u. a. die mittlere Hornschicht, zeigen noch eine längere Zeit eine grünliche Färbung (vorherige physikalische Imbibition). Das vorübergehende Auftreten des Phenylengrüns beweist, dass die Verwandtschaft der auf dem Gewebe fixirten Aminmischung zum Sauerstoff des Chromsalzes genügte, um dieselbe aus ihrer Verbindung mit dem

¹⁾ Ob an ganz vereinzelten Stellen des Schnittes diese lockere, physikalische Bindung mit nachfolgender Toluylenblaubildung nicht ausnahmsweise eintritt (wie die Vesuvinbildung innerhalb der lockeren Hornschicht s. l. e.), soll hier nicht untersucht werden.

Gewebe zu befreien, worauf sie oxydirt und fortgeschwemmt wurde. Wäre die Affinität der Aminmischung zum Gewebe eine bedeutende gewesen, so hätte entweder gar keine Einwirkung auf das Chromsalz stattfinden können oder der disponible Sauerstoff dieses Salzes hätte sich der Verbindung hinzugesellen und diese grün färben müssen (Bildung von Phenylengrün im Gewebe). Da die Indifferenz zwischen beiden Theilen durch das vorübergehende Auftreten des Phenylengrüns ausgeschlossen ist, andererseits aber auch keine definitive Grün färbung des Gewebes auftritt, so sind diese beiden Möglichkeiten ausgeschlossen und damit ist es auch die Annahme einer stärkeren Verwandtschaft der Aminmischung zum Gewebe. Sie tritt offenbar gegen die des Chromsalzes zum Gewebe zurück; letzteres verdrängt einfach die Aminmischung, ohne dass es zur Bildung des Farbstoffes auf der Faser kommt.

Lagen die Dinge derart, so musste es aussichtsvoller erscheinen, zuerst die festere Verbindung: Chromsalzgewebe zu erzeugen und dieser die Gelegenheit zu verschaffen, die Aminmischung an sich heranzuziehen. Schnitte, in doppeltchromsaurem Kali dunkelgelb gefärbt und durch abwechselndes Eintauchen in Alkohol und Wasser bis auf einen schwachgelben Farbrest entfärbt, werden in die Mischung des Anilin- und Paraphenylendiaminsalzes versenkt. Sofort sind alle gelben Partieen derselben dunkelgrün gefärbt. Aber auch diese Färbung hat keinen Bestand. Die Schnitte erscheinen alsbald gelbgrünlich, uach kurzer Zeit wieder einfach chromgelb (mit Ausnahme der länger grünbleibenden Hornschicht) und bleiben es.

Setzt man der Mischung jedoch ein paar Tropfen H_2O_2 zu, so färben sich die Schnitte sofort wieder grün, um alsbald wieder abzublassen, bis sie — wenn auch immer schwächer — das anfängliche Chromgelb aufweisen.

Auch diese Erscheinungsreihe redet dieselbe deutliche Sprache. Die Aminmischung bekundet ihre Verwandtschaft zum Chromsalze dadurch, dass sie einen Theil desselben aus seiner Verbindung mit dem Gewebe löst. Diese augenblicklich grün gefärbte Portion ertheilt dem Gewebe vorübergehend die grüne Farbe, wird jedoch im Ueberschuss des Lösungsmittels fortgeschwemmt, so dass das Gewebe — nur etwas schwächer — chromgelb gefärbt zurückbleibt. Ein Zusatz von H_2O_2 , der das Gewebe quellen macht und die Neigung der Lösung zur Oxydation verstärkt, löst wiederum einen Ueber weitere Versuche, Farben auf dem Gewebe zu erzeugen etc. 43

Theil des Chromsalzes ab und dasselbe Phänomen der Grünfärbung tritt auf und geht vorüber. So kann man durch successive Lockerung des Chromsalzes auch das letztere durch die Aminmischung wohl verdrängen, aber keine dauerhafte Grünfärbung des Gewebes hervorbringen. Um wie vieles übrigens die Verwandtschaft des Gewebes zum Chromsalze bedeutender ist als diejenige zur Aminmischung, zeigt sich bei dieser umgekehrten Verdrängung der Componenten auf dem Gewebe wieder auf das Deutlichste.

Die beiden soeben skizzirten und misslungenen Versuche das Gewebe phenylengrün zu färben, unterscheiden sich aber noch dadurch wesentlich, dass im zweiten Falle das grosse Molectil der Aminmischung an das andere grosse des Chromgewebes gebunden werden sollte, während es im ersteren Falle nur auf eine Oxydation, auf das Hinzutreten eines einfachen Sauerstoffmolectils zu dem grossen Molectil von Aminmischung und Gewebe abgesehen war. Der zweite Versuch der Phenylengrünbildung ist dem ebenfalls verfehlten der Toluylenblanbildung zu vergleichen. Im Folgenden wollen wir nun eine einfache, reine Sauerstoffaddition (wie beim ersten Phenylengrünversuche) für sich betrachten. Hierzu bietet die den Indaminen nah verwandte Gruppe der Indophenole gute Gelegenheit, Farbestoffe, welche von den Färbern auch erst auf der Faser erzeugt zu werden pflegen.

Die Färberei im Grossen benutzt bekanntlich häufig Farblösungen, sog. Küpen, welche den Farbstoff in reducirtem, farblosem Zustande enthalten. Die Gewebe werden mit diesen Küpen imprägnirt und sodann wird durch Oxydation an der Luft oder mittels verschiedener Oxydationsmittel die Farbe auf der Faser entwickelt.

Die Indophenole werden gewöhnlich, da sie in Wasser unlöslich sind, zum Zwecke des Färbens in die alkalilöslichen, entsprechenden Leukokörper übergeführt. Wir benutzen zweckmässiger die mehr oder weniger sauren, spirituös-wässrigen Lösungen, wie sie bei Umwandlung der Indophenole in die Leukoindophenole darch Kochen mit Zinkstaub und Salz- oder Essigsäure im Reagirglasse entstehen, da bei der Neutralisation und Alkalisirung die Farbe allzurasch hervortritt, wodurch eine genaue Beobachtung sehr erschwert wird.

Ich experimentirte mit einem von der badischen Anilin- und Sodafabrik zur Verftigung gestellten Indophenolviolett. Einige

Tropfen der 1% igen spirituösen Lösung mit ebensoviel Wasser, etwas Zinkstanb und einigen Tropfen Salz- oder Essigsäure gekocht, werden alsbald zu einer hellgrünlichen, bei längerem Kochen fast farblos werdenden Flotte. Diese Flüssigkeit zicht trotz ihrer sauren Reaction, sich selbst überlassen, mit Begierde Sauerstoff aus der Luft an und färbt sich wieder violett. Ein Tropfen von Wasserstoffsuperoxyd oder von einer verdünnten Lösung von Chromsäure oder doppeltchromsauren Kali bringt den Umschlag ins Violett momentan herbei. In dieser Flotte färben sich die Schnitte je nach dem Grade der Ansäuerung und der Concentration des Farbstoffes in einer schwach graubläulichen oder graubräunlichen Nüance. Bringt man diese schwach gefärbten Schnitte in Wasserstoffsuperoxyd oder eine verdünnte Lösung von Kalium bichromicum. so färben sich dieselben durchaus nicht - wie es vom Standpunkte einer physikalischen Färbetheorie zu erwarten wäre - dunkelviolett (wie die Indophenolweisslösung selbst), sondern der schwache Farbstoff wird zum Theil oder vollends berausgezogen.

Wir müssen also auch hier wieder schliessen, dass die chemische Bindung des Indophenolweisses an das Gewebe seine Oxydation zu Indophenolviolett verhindert.

Die ganz entsprechende Wahrnehmung, machen wir bei dem umgekehrten Versuche, Indophenolviolett auf dem Gewebe zu reduciren. Dieses Indophenolviolett färbt das thierische und pflanzliche Gewebe ganz charakteristisch und lässt sich schwer wieder entfärben ¹). Mit Uebergehung anderer Eingenthümlichkeiten will ich an dieser Stelle nur darauf hinweisen, dass es die basale Hornschicht weiss lässt, die superbasale blauviolett hervorhebt und die mittlere Hornschicht bläulich färbt, also zur Differencirung der Hornschichten sehr geeignet ist. Bringt man die so gefärbten Schnitte nun in eine nascirenden Wasserstoff enthaltende Mischung von Zinkstaub und Salzsäure, welche freies Indophenolviolett sofort reducirt, so bleibt die Färbung ungeändert bestehen. Mit anderen Worten: das Indophenolviolett hat durch seine chemische Verbindung mit dem Gewebe seine Reducirbarkeit verloren, wie das Indophenolweiss unter denselben Umständen seine Oxydirbarkeit.

Ich muss gesteben, dass ich eine derartige, selbst auf die

¹⁾ Es ist deshalb überall bei sonst schwierig zu färbenden Objecten zu versuchen.

Ueber weitere Versuche, Farben auf dem Gewebe zu erzeugen etc. 45

einfache Addition von Sauerstoff sich erstreckende Bestätigung der Theorie gar nicht erwartet hatte. Denn die Sache liegt hier ja so, dass nur negative Befunde etwas, positive aber gar nichts beweisen. Nehmen wir beispielsweise an, die indophenolweissen Schnitte würden sich in H_2O_2 violett färben, so würde dieses nur beweisen, dass die Verbindung: Indophenolweiss-Gewebe in die Verbindung: Indophenolviolett-Gewebe direct durch Oxydation übergehen könne, nimmermehr aber, dass Indophenolweiss hier im Gewebe lediglich mechanisch imbibirt sei. Wenn sich mithin die gefärbten Gewebe hier und da ebenso verhalten wie die freien Farbstoffe, so kann die chemische Theorie stets unangefochten nebenher bestehen. Umgekehrt macht aber jedes negative Ergebuiss eines derartigen Versuches die physikalische Theorie der Färbung zu einer unhaltbaren.

Die unzähligen Leukobasen, welche bei der Oxydation wohlcharacterisirte Farbstoffe liefern, scheinen mir jedoch - nach einer cursorischen Durchprüfung einer grösseren Reihe - die chemische Theorie nur stützen zu helfen. Durch Kochen mit Zinkstaub und Salz- oder Essigsäure wurden die salzsauren Lösungen der Farbstoffe in farblose oder wenigstens farbschwache Lösungen verwandelt und mit diesen sauren Lösungen der salzsauren Leukobasen die Schnitte imprägnirt. In dieser Weise prüfte ich folgende chemisch reine Substanzen: die salzsauren Salze einfachen, methylirten und aethylirten Rosanilins, Fuchsins, Wasserblau und Alkaliblau (Rosaniline), die salzsauren Salze des einfachen, sechsfach methylirten, sechsfach aethylirten Pararosanilins, Wasserblau und Alkaliblau (Pararosaniline), Victoriablau, Methylgrün, Brilliantgrün, Aldehydgrün, Methylengrün, Auramin, Toluylenblau, Methylenblau, Eosin, Saffranin und die Wurster'schen Farbstoffe: Di- und Tetramethylparaphenylendiamin.

Mit Ausnahme von Methylenblau färbten sich die so behandelten Schnitte bei nachherigem Eintauchen in neutrales $H_{g}O_{g}$ oder eine Lösung von Kalium bichromicum nicht in der Farbe des zugehörigen oxydirten Farbstoffes, sondern sie behielten den schwachen Farbton der Lösung der Leukobasen bei oder entfärbten sich in den Oxydationsmitteln sogar gänzlich. Sie verhielten sich mithin durchweg verschieden von den entsprechenden Lösungen der Leukobasen selbst, welche, mit Oxydationsmitteln behandelt, entweder die Farbe der ursprünglichen Pigmente wieder annahmen (z. B. Wasserblau, Eosin, Saffranin) oder neue, auf Zersetzung deutende Farbentöne aufwiesen (z. B. verschiedene Rosaniline). Bei der grossen Verschiedenheit der Leukobasen unter sich ist hier für unseren Zweck nur die auffallende, fast allen gleichmässig zukommende Indifferenz gegen activen Sauerstoff der mit dem Gewebe verbundenen Leukobasen hervorzuheben.

Eigenartig verhielt sich unter den von mir geprüften Farbstoffen das Methylenblau¹). Hier findet die Reduction durch Zinkstaub und Salzsäure schon in der Kälte statt und ebenso leicht oxydirt sich die Leukobase auch wieder. Taucht man einen Schnitt in die vollkommen farblose, saure Lösung des Leukomethylenblaus, so färbt sich dieser augenblicklich blau, als hätte man ihn in eine verdünnte Lösung von Methylenblau selbst gebracht (Kernfärbung), während die Lösung noch eine Zeit lang farblos bleibt. Eine nachherige Behandlung dieser so gefärbten Schnitte mit Oxydationsmitteln ändert hieran nichts weiter.

Was ist hier vorgegangen? Eine Abspaltung von Sauerstoff aus dem Schnitte ist kaum anzunehmen. Mir scheint der Schnitt (die Kerne) hier wie ein Alkali zu wirken; denn der Zusatz eines Tropfens alkalischer Flüssigkeit ruft sofort die sonst nur allmählich eintretende Blaufärbung hervor.

So einfach also (und so selbstverständlich möglich) wie die Erzeugung von Farben auf der Faser bei der Färberei im Grossen zu sein scheint, verlaufen die entsprechenden Processe bei unsern Versuchen im Kleinen durchaus nicht. Bei jenen Processen kommen aber auch noch viele andere Factoren in Betracht - die Hinzuziehung mannigfaltiger physikalischer und chemischer Nebenumstände - die wir bei unseren einfachen Ausfärbungen im Ubrschälchen theils bisher nicht anzuwenden gewohnt waren, theils nicht anzuwenden vermögen, z. B. hohe Temperaturen. Aber gerade diese auffallende Differenz wirkt klärend auf unsere Auffassung der sich hier abspielenden Vorgänge, indem sie beweist, dass dei den Processen der Färberei im Grossen gerade die berührten Nebenumstände es sind, welche die Fixation mehrerer Componenten gemeinschaftlich auf der Faser trotz der dabei hindernd in den Weg tretenden Affinitäten der Farbcomponenten bewirken. Das Studium derselben, besonders der sog. Beizen, welche am bäufigsten die Vermittelung che-

1) Das Chlorzinkdoppelsalz ebensowohl wie zinkfreies Methylenblau.

Ueber weitere Versuche, Farben auf dem Gewebe zu erzeugen etc. 47

mischer oder physikalischer Art übernehmen, hat für unsere Zwecke ein nicht geringes theoretisches und praktisches Interesse. Ich will nur beispielsweise erwähnen, dass schon das blosse Eintauchen in eine schwache $(1^{9}/_{0})$ Tanninlösung genügt, um die vorübergebend auf der Faser auftauchende, aus den Componenten erzeugte Phe nylengrünfärbung dauernd zu fixiren. Augenblicklich ist es mir. nar darum zu thun, die Frage der Farberzeugung auf der Faser in ihrer einfachsten, reinsten Gestalt vorzuführen, um aus dem Resultate weitere Aufschlüsse für die Theorie der Färbung zu gewinnen.

Das Bisherige zeigt, dass die Erfahrungen, welche das Griesbach'sche Postulat erfüllen, bereits nicht mehr dürftige zu nennen sind und ich vermuthe auf Grund derselben, dass sich ihre Anzahl bei weiterem Nachforschen bald noch erheblich vermehren wird. Dem gegentüber stehen natürlich eine grosse Reihe von Thatsachen, welche beweisen, dass unter Umständen die Farbstoffe dieselben Veränderungen eingehen, seien sie frei oder mit dem Gewebe verbunden. Ich erinnere nur an die bekannte Umfärbung der neutralen Salze von Rosanilinen und Pararosanilinen durch Salpetersäure (durch Bildung saurer salpetersaurer Salze), an die weniger bekannte der Rosaniline durch unterchlorigsaures Natron¹), an die oben von mir besprochene des Toluylenblaus durch Säuren.

So wenig derartige Thatsachen der chemischen Theorie zur Stütze dienen können, so wenig — glaube ich — widersprechen sie derselben und es muss der Zukunft vorbehalten bleiben, sie am richtigen Ort einer gesammten Theorie der Färbung einzureihen. Eine einzige hierher gehörige Erscheinung möchte ich zum Schlusse noch etwas ausführlicher mittheilen.

Man weiss seit langem, dass die braungrüne Farbe, welche thierische Gewebe in Chromsalzen annehmen, auf die Bildung von chromsaurem Chromoxyd zurückzuführen ist, welches sich mit der Zeit durch Reduction der Chromsäure im Gewebe bildet. Ziemlich unbekannt ist es noch immer, obgleich von mir bereits vor längerer Zeit²) mitgetheilt, dass man die Auflösung dieses Zwischenproducts durch Behandlung mittels H_2O_2 ganz in seiner Hand hat, was dem oft gehörten Ausspruche gegenüber, die Fixirung der Gewebe in

¹⁾ S. Rosaniline und Pararosaniline, p. 64 Anmerkung.

²⁾ Monatsheft f. prakt. Dermat. Bd. II, p. 31.

Chrompräparaten sei nicht willkürlich zu regeln, betont zu werden verdient. Bringt man eine Lösung von Chromsäure oder doppeltchromsaurem Kali mit einer Lösung von H_2O_2 zusammen, so fällt augenblicklich ein tintenartiger, tief grüner Niederschlag von Chromoxyd aus, der sich sofort mit braungrüner Farbe in der restirenden Chromsäure zu jenem intermediären Salze löst¹). Ueberlässt man die Mischung sich selbst, so schlägt die Reduction, an einem bestimmten Punkte angelangt, in Oxydation um, und bald ist das chromsaure Chromoxyd wieder reoxydirt, die Lösung wieder gelb wie zuvor. Dieses Phänomen erklärt sich aus dem Janusgesicht des H_2O_2 welches sich in der Formel etwa so ausdrücken lässt (auf den Wasserstoff bezogen):

Wasserstoffsuperoxyd: Oxydationswirkung: Reductionswirkung:

Н-О	$\frac{\text{H}-\text{O}}{\text{H}-\text{O}}$	H O]
H–Ó	H-O — J	—но}
	= H-Aufnahme	= H-Abgabe.

Ganz dieselbe Erscheinung tritt nun auf, wenn man Schnitte in Chromsäure oder Kalium bichromicum färbt und in H₂O₂ bringt oder umgekehrt: mit H₂O₂ behandelte Schnitte in die Chromlösungen taucht. Auf der Stelle färben sich die Schnitte dunkelgrün, dann grünbraun, um langsam im ersten Falle sich wieder gelb zu färben, im zweiten ganz entfärbt zu werden. Hebt man die Schnitte im Momente, wo sie sich braungrün färben, aus der Lösung heraus und spült sie im Wasser gut ab, so hat man die für manche histologischen Details nicht unwichtige Farbe des chromsauren Chromoxyds auf denselben fixirt. Hier haben wir ein Beispiel von Reduction eines Farbstoffs auf dem Gewebe, die der Reduction desselben ausserhalb des Gewebes ganz analog ist. Die nachfolgende Reoxydation des reducirten Products im H₂O₂, respectirt die Verbindung des Chromsalzes mit dem Gewebe allerdings wieder nicht, sondern zerreisst sie, indem das chromsaure Chromoxyd, im selben Masse als es sich zu oxydiren strebt, aus dem Gewebe ausgewaschen wird, wie es der chemischen Theorie und vielen Fällen von Oxydation von Leukobasen auf der Faser entspricht.



¹⁾ Neutrales chromsaures Kali und neutrales $\Pi_2 O_2$ geben zusammen diese Reaction nicht.

Untersuchungen über den Bau des funktionirenden Samenkanälchens einiger Säugethiere und Folgerungen für die Spermatogenese dieser Wirbelthierklasse.

Von

Dr. Carl Benda,

Assistenten am physiologischen Institut zu Berlin.

Hierzu Tafel V. VI. VII.

Die Untersuchungen über die Samenbildung der Säugethiere, über die ich hier berichten will, wurden seit dem Winter 1885-86 auf der mikroskopisch-biologischen Abtheilung des Berliner physiologischen Instituts vorgenommen, wo mir Herr Professor Dr. Fritsch, mein verehrter Lehrer und Abtheilungsdirektor, stets in freundlichster Weise mit seinem Rath zur Seite gestanden hat. Die Hauptergebnisse sind bisher in der Berliner Medizinischen Gesellschaft (Sitz. vom 31. März 86, Berl. Klin. Wochschr. 1886 No. 36) und in der Berliner Physiologischen Gesellschaft (Verhandl. 1885 -86 No. 3, 4 und 7, 8) mitgetheilt, die Präparate in der Berliner Physiolog. Gesellsch. und in der anatomischen Sektion der 59. Naturforscherversammlung zu Berlin demonstrirt worden.

Nun wo ich daran ging, die Arbeit ausführlicher niederzuschreiben und mit den Resultaten der Voruntersucher zu vergleichen, stellte sich immer mehr heraus, dass alle Fortschritte der Technik und alle Kühnheit der Folgerungen nicht sehr viel mehr erreicht baben, als der Scharfsinn so vieler und trefflicher Voruntersucher bereits gesehen oder geahnt hat. Dennoch schien ein vielleicht verdienstliches Werk übrig gelassen. Wenn ich mich fragte, warum trotz aller Arbeiten gerade in diesem Gebiete kaum über ein en Punkt soweit Einigung erzielt worden ist, dass er in zwei Lehrbüchern in der gleichen Weise dargestellt werden könnte, konnte der Grund darin liegen, dass meine Vorgänger auf eins Archiv f. mikrosk. Anstomie. Bd. 20. weniger Gewicht gelegt haben: eine streng kritische Darstellungsmethode, die Schritt für Schritt davon Rechenschaft giebt, was objektiv beobachtet, was logisch gefolgert wurde. Dies batte zur nothwendigen Folge, dass Jeder, der ausserhalb der direkten Arbeit steht, und oft wohl der Arbeiter selbst nur schwer ein Urtheil darüber gewinnt, wo Beobachtungen, wo Schlüsse in Zweifel gestellt werden; so scheint die positive Basis zu fehlen, auf der neue Beobachtungen und bessere Schlüsse eingefügt werden können, ohne dass es nöthig ist, jeden Augenblick die Grundsteine zu verrücken. Ich habe ein Hauptaugenmerk einer, in jenem Sinne gesichteten Darstellung zugewandt und mein erstes Ziel darin gesucht, auf diesem Wege einer Klärung der Fragestellung näher zu kommen.

Methodik.

Die mikroskopische Erkenntniss der Samenbildung der Säugethiere war das Ziel der mannigfachsten Arbeiten; die Geringfügigkeit der Erfolge ist der Beweis für die grossen Schwierigkeiten der Untersuchung. Die ideale Lösung der Frage hätte zwei Postulate zu erfüllen: die anatomische Feststellung der einzelnen Stadien des Prozesses und die biologische direkte Beobachtung des Vorganges, Postulate, die bisher allerdings wohl nur für wenige histogenetische Prozesse erfüllt oder der Erfüllung nahe sind. In unserem Gebiete ist, was den zweiten Punkt betrifft, wenig Aussicht vorhanden, dass es für's erste gelingen wird, die Entstehung des samenbildenden Elementes und seine Umwandlung in das Spermatozoid an einem Elemente in allen oder in verschiedenen Phasen zu verfolgen. Diese vulnerabeln Gebilde sind bisher noch nicht ansserhalb des Thierkörpers in die geeigneten Bedingungen gebracht worden, um Lebensvorgänge an ihnen direkt wahrnehmen zu können. Hieraus ergiebt sich, dass von einer eigentlichen Beobachtung der Spermatogenese noch nicht die Rede sein kann.

Aber auch die anatomische Methode, die nun völlig substituirend für die biologische eintreten müsste, stösst auf erhebliche Schwierigkeiten. Zu welcher Zeit wir auch den funktionirenden Säugethierhoden untersuchen, er bietet stets das gleiche Bild, ein buntes Durcheinander in Entwickelung und Anordnung der Elemente. Hierdurch lässt uns das Hülfsmittel im Stich, welches wir bei chronologisch einfachen Entwickelungen zur Anwendung ziehen:

Digitized by Google

Untersuchungen über den Bau des funktionirenden Samenkanälchens etc. 51

wir sind nicht im Stande, durch eine zeitliche Folge von anatomischen Untersuchungen die Stadien festzustellen, und so den Vorgang zu rekonstruiren.

Alles was uns die fortgeschrittenste Technik bisher zu leisten vermag, ist das, uns von dem Bau und der Lagerung der Elemente im funktionirenden Hoden ein Bild zu geben und diesen Bedingungen der Technik muss sich der Weg der Untersuchung accommodiren. Ergiebt sich dann die Wahrscheinlichkeit, dass der funktionirende Hoden gleichzeitig alle Stadien der Processe in sich birgt, so dürfen wir in zweiter Linie versuchen, das vorhandene Material für die Rekonstruktion der vitalen Vorgänge zu verwerthen. Wenn manche Voruntersucher den umgekehrten Weg einschlugen und den zweiten, rein hypothetischen Satz zur Grundlage ihrer Untersuchungen machten, haben sie nur die Fehlerquellen dieses ohnehin difficilen Gebietes vermehrt.

Wir haben also zunächst nur das Ziel im Auge, uns von dem Ban und der Lagerung der Elemente im funktionirenden Hoden resp. Hodenkanälchen eine Auschauung zu verschaffen. Die hierzu verwandte Technik besteht in einer energischen Abtödtung und Härtung des lebenden Gewebes und einer Untersuchung unter möglichster Erhaltung von Form und Anordnung der Elemente. Ich suchte dies auf folgende Weise zu erreichen:

Von der frischen Untersuchung, von der ich eben keine weiteren Resultate über die Vorgänge erwartete, und die, soweit sie die Elementformen darstellt, von den Voruntersuchern wohl ausgiebig erschöpft ist, sah ich aus dem Grunde im Allgemeinen ab, weil sich mit ihr keine Erhaltung der Lageverhältnisse verbinden lässt.

Ich wandte nach Biondi's Vorgang zur Härtung fast ausschliesslich Flemming's Chrom-Osmium-Essigsäuregemisch an $(1^{\circ}/_{0}$ Chromsäure 7 vol., $2^{\circ}/_{0}$ Osmiumsäure 2 vol., Eisessig 0,3-0,5 gr).

Der concentrirten Pikrinsäure und dem Sublimat verdanke ich ebenfalls recht branchbare Bilder, doch war die Wirkungsweise dieser Reagentien unzuverlässiger.

Die Untersuchung wurde an Schnitten ausgeführt, die nach Paraffindurchtränkung zur weiteren Sicherheit für die intensive Einwirkung des Härtungsmittels immer von den freien Oberflächen der conservirten Gewebsstückchen entnommen wurden. Die wei-

ł

teren Manipulationen fanden nach Aufklebung mittels Eiweissglycerins statt. Ich färbte nach einer von mir jetzt vielfach angewandten Hämatoxylinmethode, zu der ich durch Modifikation der von Heidenhain und Weigert angegebenen gelangt bin. Die Schnitte bleiben 24 Stunden bei ca. 40° C. in concentrirter Lösung neutralen essigsauren Kupferoxyds, werden dann sorgfältig gewässert, in wässriger Hämatoxylinlösung dunkelgrau bis schwarz gefärbt, dann in sehr dünner Salzsäurelösung (1:300-500) so lange entfärbt, bis sie ein ziemlich helles Gelb zeigen. Nun wird die Säure wieder (am besten in der Kupferlösung) neutralisirt, wobei die Schnitte hellblaugrau werden; schliesslich abermalige gründliche Wässerung, Alkohol, Balsam. Als Aequivalent für ihre Umständlichkeit bietet diese Methode die Sicherheit, bei allen Härtungen gut differenzirte und haltbare Hämatoxylinfärbungen zu erzielen. Die Schönheit der Präparate liegt in der intensiven, fast schwarzen Färbung der Kernmitome, sowie der Spermatozoen in allen ihren Entwickelungsstadien im Gegensatz zu einer blassen und etwas anders getönten Färbung des Zellprotoplasmas und der Intercellularsubstanzen. Auch für photographische Reproduktionen dürfte sie besonders vortheilhaft sein.

Mit Isolirungen, die für manche Fragen immer wünschenswerth sind, scheine ich im Allgemeinen weniger glücklich gewesen zu sein, als manche Voruntersucher; doch habe ich nach geringer Einwirkung von Osmiumsäure und mit 30% igem Alkohol recht instruktive Bilder erhalten.

Das Hauptgewicht wurde auf die Beschaffung des geeigneten Materials gelegt. Ich habe mit wenigen Ausnahmen nur Theile zur Untersuchung verwandt, die von mir selbst durch Kastration dem lebenden oder dem in meiner Gegenwart getödteten Thiere unmittelbar nach dem Tode entnommen und sofort in kleinsten Partikeln in die Conservirungsflüssigkeit gebracht waren. Bei dieser Vorsicht ist es mir allerdings trotz der liebenswürdigen Unterstützung, die ich vielfach gefunden habe, nur bei einer beschränkten Zahl von Arten geglückt, brauchbares Material zu erhalten, namentlich fehlt leider der Mensch bisher in dieser Untersuchungsreihe. Dieselbe erstreckt sich auf Nagethiere: Mus decumanus, M. musculus, M. agrarius, Cavia cobaya, Lepus cuniculus; Wiederkäuer: Bos taurus, Ovis aries; Vielhufer: Sus scropha; Raubthiere: Canis familiaris, Felis domestica.

Digitized by Google

Untersuchungen über den Bau des funktionirenden Samenkanälchens etc. 58

Es ertibrigt noch eine sehr schwierige Frage der Methodik, die, wic mir scheint, noch nirgend rechte Würdigung gefunden hat, die nämlich, welche Sicherheit wir uns verschaffen können. dass wir funktionirende Hodenkanälchen untersuchen. Leider lautet die Antwort noch: keine! Wenn wir die Histologie der Speichelsekretion untersuchen wollen, können wir experimentell den gewünschten Zustand der Drüsen hervorrufen. Solche Mittel bietet uns die Hodenphysiologie noch nicht. Zwar steht es bei mancher Spezies ziemlich fest, dass die Funktion des Organs eine continuirliche ist, aber unsere Erfahrungen weisen jedenfalls darauf hin, dass bei anderen Spezies der physiologische Zustand des Hodens sehr wechselnd sein muss und auf keinen Fall wäre von vorneherein abzulehnen, dass in den einzelnen Kanälchen Ruhe und Funktion wechseln könnten. Allein ein gewisses Taktgefühl scheint die Autoren stets zur Untersuchung der gleichen Zustände geführt zu haben, so dass wenigstens bisher keine zu weit abweichenden Formen als physiologisch gleichwerthig beschrieben sind. Dennoch könnte die Frage leicht praktischen Werth gewinnen, sobald Zweitel darüber entstehen, ob eine beschriebene Form zu den physiologischen zu rechnen ist, wie dies meinerseits für die bisher bekannten Bilder der menschlichen Samenkanälchen geschehen (Berlin. klin. Woch. 1886. Nr. 36). Bis zur weiteren Entscheidung dieser Fragen bin ich so vorgegangen, dass ich von den Thieren, die bei verschiedenen Untersuchungen immer die gleichen Bilder der Samenkanälchen zeigten - es waren dies die untersuchten Nager und Wiederkäuer -alle Bilder in Betracht zog, von den anderen Spezies dagegen vorläufig nur die den anderen analogen berücksichtigte und einige abweichende für spätere Arbeiten zurückliess.

Ich bemerke schliesslieh, dass ich alle Detailuntersuchungen mit einer vorzüglichen homogenen Immersion $\frac{1}{16}$ von E. Leitz in Wetzlar, die ich der Güte des Fabrikanten verdanke, vornahm. Die umfassende Anwendung eines starken Systems mit weitem Oeffnungswinkel hat für die histologische Untersuchung den besondern Vortheil, eine sichere Orientirung in den verschiedenen optischen Ebenen zu gewährleisten.

· Dr. Carl Benda:

I. Abschnitt. Beobachtungen.

1. Kapitel. Die Spermatozoen und ihnen verwandte Elemente.

Jeder Schnitt eines Säugethierhodens zeigt neben einem, bei den einzelnen Spezies verschieden entwickelten interstitiellen Gewebe, welches hier nicht weiter besprochen werden soll, als Hauptbestandtheil die in mannichfachen Richtungen getroffenen Schnittbilder der Samenkanälchen. Letztere zeigen als äussere Begrenzung das Schnittbild des derben cylindrischen Umhüllungsschlauches, der der Basalmembran anderer Drüsenschläuche entspricht, sich aber von dieser durch seinen lamellösen Bau und eingestreute spindelförmige Kerne unterscheidet. Der Basalmembran liegt innen die breite epitheliale Kanälchenwand an, die nach innen ein cylindrisches Lumen umschliesst.

Dasjenige Element, welches im funktionirenden Samenkanälchen als das Charakteristische unsere Aufmerksamkeit fesselt, sind die Spermatozoen, die sich im Lumen der Kanälchen und zwischen den Elementen der Wand vorfinden. Gleichzeitig fällt eine Anzahl von Elementformen auf, die sich durch einige unverkennbare Merkmale den Samenkörpern verwandt zeigen; Formen, die allgemein als Entwickelungsstadien der Spermatozoen angesehen werden, wenn sich auch ihr Umwandlungsprocess selbst der Beobachtung entzieht. Aber die Beobachtung kann wirklich feststellen, dass von einer gewissen Form an eine vollständige Formenreihe bis zum reifen Spermatozoon existirt.

Diese Reihe stimmt im Ganzen mit den "Entwickelungsreihen" der Spermatozoen, von denen die Autoren schon für viele Spezies treffliche Beschreibungen gegeben haben, überein. Sie ist aber, wie ich glaube, bisher noch nicht an tingirten Schnittpräparaten eingehender studirt worden. Da ich die nach andern Methoden gewonnenen Bilder nicht ohne Weiteres auf meine Präparate übertragen konnte, und andererseits die veränderte Methode manchen neuen interessanten Punkt enthüllt hat, habe ich bei diesem Kapitel länger zu verweilen.

Die in den neuern Arbeiten häufig rekapitulirten Resultate der Voruntersucher kann ich in Kürze zusammenfassen. Die Rückverfolgung der mit dem Spermatozoon abschliessenden Formenreihe bis zu Elementartheilen einer Zelle, im Wesentlichen bis zum ZellUntersuchungen über den Bau des funktionirenden Samenkanälchens etc. 55

kern ist allen Autoren mit Ausnahme v. Ebner's gelungen. Streitig ist es dagegen geblieben, ob diese Kerne riesenzellenartigen Bildungen, wie es seit v. Kölliker besonders v. la Valette St. George vertrat, oder einzelnen Zellen, wofür sich die Mehrzahl der Beobachter ausspricht, angehören. Ueber das Auftreten von Appendikulargebilden am vorderen Ende des Kopfes verdanken wir v. la Valette St. George, Merkel, v. Brunn, v. Wiedersperg') wichtige Mittheilungen. Fast keinem der Autoren sind ferner die mit der Umwandlung einhergehenden Differenzirungen in der Masse des Kernes selbst entgangen. So sah bereits v. Kölliker das Auftreten einer durchsichtigen Röhre vom hintern Kopfende, eine Beobachtung, die besonders von Klein, Renson und mit einer kleinen Modifikation von Bion di²) bestätigt wurde. v. la Valette St. George, Merkel, v. Brunn erkannten das verschiedene Verhalten eines vorderen und hinteren Kernabschnittes beztiglich der Lichtbrechung. Schliesslich wurden von der Mehrzahl der Autoren protoplasmatische Zellausläufer, angeblich ohne ursprünglichen Zusammenhang mit dem Kerne und zuerst von v. la Valette St. George das Auftreten von Nebenkernen beobachtet.

Die ununterbrochene Formenreihe wurde von mir bei allen Spezies bis zu der auf Tafel V als II bezeichneten Form zurtickverfolgt. I stellt die ebenfalls bei allen Spezies aufgefundene Zellart, die den runden Hodenzellen, Nematoblasten, Tochterzellen u. s. w. der Autoren entspricht, dar. Dieselbe hat zwar beim Meerschweinchen ein auffallendes Merkmal mit der Form II gemeinsam und fand sich auch bei anderen Spezies durch einige Zwischenformen mit II verbunden, sie ist aber im Allgemeinen gerade durch das Fehlen der Merkmale, die II als Vorform des Spermatozoids charakterisiren, gekennzeichnet. Deshalb habe ich sie hier, wo es sich lediglich um die Feststellung der zur weiteren Orientirung dienenden Samenelementformen handelt, vorläufig ausser Betracht zu lassen.

Ich habe ferner vorweg zu bemerken, dass ich die Reihenfolge der Formen bei den verschiedenen Spezies unter korrespondirende römische Ziffern rubricirt habe. Diese Schematisirung soll keine Spekulationen über die principielle Analogie des Entwickelungsganges vorwegnehmen, sondern nur leicht konvenirbare Be-

¹⁾ Arch. f. mikrosk. Anat. XXV, p. 113.

²⁾ Arch. f. mikrosk. Anat. XXV, p. 594.

zeichnungen für Formengruppen, die bei späteren Betrachtungen ein korrespondirendes Verhalten zeigen, festsetzen.

Unter II lernen wir ein ei- oder birnförmiges Element kennen, das ich vorläufig als "Samenbildner" bezeichnen will; sein spitzer Pol entspricht dem vorderen, sein stumpfer dem hinteren Abschnitt nach der Bezeichnung der Autoren, die ich beibehalte. Der Samenbildner ist von einer sehr zarten Membran umgeben, besitzt einen wenig fädigen Leib, dem bisweilen Pigmentkörnchen, Fetttröpfchen oder unregelmässige, tingirbare Granulationen eingelagert sind. Er enthält einen fast kugeligen Kern, der dem spitzen, vorderen Pol genähert ist, meist so, dass er die Membran tangential bertihrt und also noch ein spitzer Zipfel vor ihm hervorragt, bisweilen liegt die eine Hälfte seines Contours der Zellmembran völlig an. Der Kern zeigt kein Chromatingertist; bei hoher Einstellung erscheint eine mit Hämatoxylin intensiv gefärbte fein granulirte Oberfläche, bei mittlerer ein noch intensiver tingirter doppelter Contour, so dass wir ihn als eine Chromatinkapsel oder -Blase anzusehen haben. Bei einigen Spezies, besonders Maus und Kaninchen repräsentirt ein etwas unregelmässiges Chromatinkorn im Inneren ein Kernkörperchen. Ein ähnliches Gebilde beim Kater und Eber scheint mir in der Wand selbst zu liegen. Am vorderen Pol der Chromatinkapsel ragt bei den meisten Spezies ein Körnchen hervor, in dem ich Merkel's Spitzenknopf wiederfinde. Es schliesst sich nach seiner Tinktion dem Chromatin an, ist genau gegen den spitzen Pol des Samenbildners gerichtet, und schmiegt sich diesem ein, wenn der Kern der Zellmembran anliegt. Beim Meerschweinchen finde ich keinen Spitzenknopf; an seiner Stelle liegt ein Gebilde, das mit der bei diesem Thier von v. la Valette St. George beschriebenen Kopfkappe, die ich genauer "Spitzenkappe" bezeichnen möchte, identisch ist. Diese stellt ein im optischen Querschnitt lunulaförmiges Plättchen dar, welches sich in meinen Präparaten durch sein Verhalten gegen das Hämatoxylin entschieden dem Chromatin nähert. Mit der ziemlich intensiven Hämatoxylintinktion kombinirt sich eine leichte Bräunung durch Osmium, ein Verhalten, durch welches die Substanz am meisten an das Prochromatin der Nucleolen erinnert. Auch am hinteren Pol des Kernbläschens ist bisweilen ein Chromatinknöpfchen (der Schwanzknopf) sichtbar.

Ob die Chromatinkapsel noch von einer achromatischen Kernmembran überzogen ist, und namentlich ob eine solche Membran Untersuchungen über den Bau des funktionirenden Samenkanälchens etc. 57

die letztbeschriebenen Appendikulargebilde bedeckt oder von ihnen durchbohrt ist, dafür giebt die Beobachtung dieses Stadiums wenig Anhaltspunkte. An gut konservirten Stellen liegen alle Theile so unmittelbar aneinander, dass kein Gebilde zwischen Chromatin und Protoplasma wahrzunehmen ist. Dagegen sieht man an gequollenen oder gezerrten Elementen des Meerschweinchens bisweilen, dass zwischen Spitzenkappe und Chromatin ein heller Hof auftritt, der auch über die Grenze der Spitzenkappe hinaus das Chromatin lanulaartig umgreift, und dessen äussere, allerdings nie eigentlich als Membran sichtbare Begrenzung sich allmäblich dem Kerncontour anlegt.

Die weiteren Formen zeigen bei allen Spezies den Kern völlig am vorderen Ende des Samenbildners, so dass der Spitzenknopf resp. die Spitzenkappe seine vordere Spitze bildet. Nur beim Stier fand ich bisweilen noch in weiteren Umwandlungsformen das Vorderende des Kerns von einem Protoplasmazipfel überragt. Ueber das Verhalten der Zellmembran am vorderen Zellpol kann ich nichts Sicheres aussagen. Sie legt sich vom hinteren Abschnitt her in der Nähe des Kernäquators der Kernoberfläche an; ob sie hier aufhört, so dass der Kern frei aus ihr herausragt, oder ob sie, wie in Form II, auch ferner die ganze Zellcircumferenz umschliesst, war bisher an meinen Präparaten nicht zu entscheiden. Obgleich ich mich der ersteren Annahme zuneige, habe ich doch nie dafür sprechende Bilder von der Deutlichkeit, wie sie Renson giebt, zu Gesicht bekommen. Eine membranöse Hülle, die ich besonders beim Hunde auch über dem vordern Kernpol sich abheben sah, zeigte jedenfalls keine sichere Fortsetzung in die Zellmembran.

Im Uebrigen treten von der Form III an Differenzirungen hervor, die bei einer jeden Spezies charakteristische Eigenthümlichkeiten zeigen und daher gesondert zu betrachten sind.

Ş

ļ

ł

Beim Eber verlängert sich die kugelige Chromatinkapsel in ein Ellipsoid; gleichzeitig erscheint am hinteren Kernpol ein feines Fädchen. Bei IV zeigt sich statt der feinen Granulirung der Chromatinkapsel ein homogenes Aussehen in der Flächenansicht, wobei die Tinktion blasser erscheint; daneben finden sich lineare, sehr dunkel gefärbte Kantenbilder: die Stelle der Chromatinkapsel ist also von einer Chromatinplatte eingenommen. Das Fädchen am hinteren Pol hat sich verlängert und ragt häufig aus dem hinteren Ende des Samenbildners hervor. Bisweilen ist dieses hintere Ende schon ganz destruirt, man erkennt seitlich die Begrenzung eines becherförmigen Restes der Zellmembran, aus dem der Inhalt tropfenförmig hervorquillt. Bei V sind diese Reste des Zellleibes verschwanden; die Chromatinplatte stellt den definitiven Kopf, das hintere Fädehen den Schwanzfaden des Spermatozoons dar.

Bei der Ratte, der sich die Brandmaus (Mus agrarius) in allen wesentlichen Punkten anschliesst, so wie bei der Hausmaus tritt mit der Verlängerung der Chromatinkapsel bei III eine Asymmetrie zu Tage, die sieh dadurch kenntlich macht, dass in einer gewissen Stellung des Samenbildners die Axe zwischen Spitzenund Schwanzpol etwas seitlich verlagert ist. Die Asymmetrie wird in den folgenden Formen ausgeprägter; gleichzeitig verlängert sich bei Ratte und Brandmaus die Kapsel beträchtlich, während sie sich bei der Maus verbreitert. Bei IV ist die endgültige Gestalt des Kopfes vorhanden. Diese ist bei der Maus platt, wie bei den übrigen Spezies, aber von der bekannten unsymmetrischen beilförmigen Gestalt. Der Spermatozoenkopf der Ratte unterscheidet sich von dem aller anderen Spezies in meinen Präparaten dadurch, dass er in allen Ansichten intensive Färbung zeigt, gleichgültig ob wir das unsymmetrische Profil oder das symmetrische Kantenbild betrachten. Mir schien, dass derselbe dreikantig abgeflacht ist.

Der hintere Pol ist bei diesen Spezies von Form III an abgestutzt. Ueber ihm erscheinf ein schief kegelförmiger Hof mit sehr zarter Bogrenzung gegen das Zellprotoplasma. In den Hof ragt der Schwanzknopf hinein. Der Hof verlängert sich, wobei seine seitliche Begrenzung schärfer, die hintere undeutlicher wird. Der Schwanzfaden wird bei IV in dem Hof erkennbar, überragt aber bald den Hof und die Grenze des Samenbildners, der in gleicher Weise wie beim Eber verschwindet.

Die ersten Umwandlungsformen beim Kaninchen zeigen ebenfalls eine mit der Verlängerung des Kernes einhergehende leichte Asymmetrie, die ich aber später nicht mehr bemerkte. Der Hof am hinteren Kernpol zeigt hier eine deutliche membranöse Begrenzung, die sich der Chromatinkapsel in einem scharf gezeichneten Kreise anlegt. Ich bezeichne diese Membran, die offenbar dem zuerst von v. Kölliker als Röhre, von Biondi als Blase gesehenen Ansatzstück des Kernes entspricht, als Schwanzkappe Untersuchungen über den Bau des funktionirenden Samenkanälchens etc. 59

(in meinen früheren Publikationen "chromatinloser Theil"). Sie ist anfänglich kegel-, später scheidenförmig. Das durch die Ansatzlinie der Schwanzkappe abgegrenzte, dem Hof zugekehrte Stück der Chromatinkapsel, welches ich als Kuppentheil bezeichnen will, ist ursprünglich abgerundet und spitzt sich später kegelförmig zu. Dabei nimmt es die Hämatoxylintinktion intensiver als der übrige Kern auf. Von der Spitze des Kegels ragt anfänglich der Schwanzknopf, später ein deutliches Fädchen in den von der Schwanzkappe umgrenzten Hof hinein. Schliesslich hat der Schwanz die Kappe, die dann noch als offene Röhre besteht, durchbohrt und streckt sich frei in den Zellleib oder über diesen hinaus. Die Reifung des Kopfes erfolgt hier wie bei den übrigen Spezies durch Abplattung der Chromatinkapsel, an der sich auch der Kuppentheil betheiligt.

Die Samenbildnermetamorphose des Meerschweinchens schliesst sich hier an. Sie unterscheidet sich durch das Fehlen jeder Asymmetrie, sowie durch die fast kugelige Gestalt der Form III, der eine Kreisform des abgeplattenen reifen Kopfes entspricht. Am auffallendsten ist das Verhalten der oben erwähnten Spitzenkappe, die in einzelnen Stadien eine fast kegelförmige Gestalt annimmt und sich dem reifen Kopf wieder lunulaartig anschmiegt.

Der Stier, der mit dem Widder fast völlig identische Formen besitzt, Hund und Kater schliessen sich aneinander durch die vorwiegende Bedeutung, die die Differenzirung des Kuppentheils bei ihnen beansprucht. Es sind dies die Spezies, auf die sich vorwiegend die Mittheilungen der Autoren über das röhrenoder blasenförmige hintere Ansatzstück des Kernes, sowie über die Theilung des Kernes in einen stärker und einen schwächer lichtbrechenden Theil beziehen.

Ich sehe zuerst bei III die Spur eines Hofes, der sich um den hinteren Kernpol abhebt und bald etwa ein Drittel der Chromatinblase umgreift. Der Hof ist durch die deutlich als Membran kenntliche Schwanzkappe gegen das Protoplasma des Samenbildners abgegrenzt. Dieselbe legt sich an der Grenze des hinteren Drittels in einem scharf gezeichneten Kreise der Cirkumferenz der Chromatinblase an. In weiteren Formen nimmt der Kuppentheil die Färbung intensiver auf, als die vorderen zwei Drittel und geht weitere Umwandlungen ein. Zuerst setzt er sich an der Anlagerungslinie der Schwanzkappe mit einem Falz ab, während er am hinteren Pol abgerundet bleibt. In dieser Form verharrt er beim Kater in den folgenden Stadien, indess sich noch der vordere Kerntheil birnförmig verlängert und am hinteren Pol der Schwanzfaden in den von der scheidenförmig verlängerten Kappe eingeschlossenen Hof hineinwächst.

Beim Hunde nimmt die Kuppe eine kegelförmige, der vordere Chromatintheil eine eiförmige Gestalt an. Ich habe bei dieser Spezies das Bild mit Zupfpräparaten verglichen und mich dabei in Betreff der vorliegenden Form überzeugt, dass die stärkere Lichtbrechung dem vorderen Kerntheil, die schwächere dem Kuppentheil zukommt, dass also nicht, wie ich in einer vorläufigen Mittheilung vermuthet hatte, der schwächer lichtbrechende Theil der Schwanzkappe entspricht.

Bei Stier und Widder hat der vordere Kerntheil schliesslich eine ellipsoide, der Kuppentheil eine cylindrische Gestalt, Schwanzkappe und Schwanzfaden verhalten sich wie bei Hund und Kater. Der Kern mit der Schwanzkappe trägt bei diesen Thieren in diesem Stadium auffallend das Ansehen einer Flasche mit kurzem Hals und dartibergesttilptem Becherglas (Touristenflasche).

Die bei IV eingetretene Abplattung der Chromatinkapsel betrifft auch bei diesen Spezies beide Kerntheile gleichmässig. In diesem Stadium erscheint die Ansatzstelle der Schwanzkappe im Kantenbild riffartig hervorgewölbt. Beim Hund sah ich häufig, dass von diesem Riff aus auch um den vorderen Kerntheil eine der Schwanzkappe ähnliche Membran verläuft.

Das schliessliche Schicksal der Schwanzkappe und des Zellleibes bietet kein ganz regelmässiges Bild. Ihr Abschluss am hinteren Pole ist bisweilen auch noch nach vollzogener Abplattung des Kopfes erkennbar. Meist aber ist die Schwanzkappe in diesem Stadium — oft auch schon früher — vom Schwanz durchbohrt und kann dann entweder röhrenförmig klaffen oder sich wieder hinten dem Schwanz spitz anschmiegen, so dass ihre seitliche Begrenzung nur noch unmittelbar hinter dem Kuppentheil sichtbar ist. Ebenso verschwindet der hintere Zellcontour allmählich mit der Durchbohrung der Schwanzkappe. Der Schwanz ragt dann aus dem röhrenförmigen Rest der Schwanzkappe und den tropfigen Zellresten hervor. Bisweilen überdauert aber auch die Schwanzkappe den Zellleib, so dass das freie Spermatozoon noch diesen Anhängsel trägt, wie das auch in Biondi's Figuren dargestellt Untersuchungen über den Bau des funktionirenden Samenkanälchens etc. 61

ist. Mit dem Verschwinden dieser Theile haben wir endlich das reife Spermatozoon vor uns.

Auf die Morphologie der reifen Samenkörper kann ich nicht genauer eingehen, zumal in Folge ihrer geringeren Färbbarkeit auf meinen Präparaten nur wenige der Details, die schon nach anderen Methoden entdeckt sind, erkennbar waren. Doch bemerke ich Folgendes: An den Stellen meiner Präparate, an denen intensivere Osmiumwirkung erkennbar war, fand ich bei allen Spezies den dem Kopf zugelegenen Schwanzabschnitt verdickt unter der Gestalt des Schweigger-Seidel'schen Mittelstücks, während an anderen Stellen die Schwänze im ganzen Verlauf ziemlich gleiche Dicke zeigten.

Der hintere Kopfabschnitt zeichnete sich besonders bei Stier und Hund bisweilen durch eine intensivere Färbung gegen den vorderen scharf ab.

Die "Kopfkappe" der Autoren, die als membranöses Fetzchen an Osminmpräparaten so leicht am Spermatozoenkopf nachgewiesen werden kann, konnte ich in den Schnitten nicht auffinden, während der Spitzenknopf noch bisweilen, die Spitzenkappe des Meerschweinchens dagegen typisch zu erkennen war.

Den Inhalt dieses Kapitels fasse ich dahin zusammen: Es finden sich in den funktionirenden Samenkanälchen reife Spermatozoen und eine Anzahl von Elementen, in denen die Spermatozoen als Bestandtheile einer Zelle auftreten.

Ich unterscheide bei jeder Spezies etwa drei solcher Vorformen als Hauptstadien, zwischen denen noch verschieden reichlich Uebergangsbilder zur Beobachtung kommen können und nenne als Merkmale der einzelnen Formen: für II: Zellen mit runden, kapselartigen Kernen, für III: Zellen mit kapselartigen Kernen und an diesen die Anlage des Schwanzfadens, für IV: Zellen mit abgeplatteten Kernen und an diesen unvollendete Schwanzfäden. Endlich V: Kopf und Schwanz frei von zelligen Hüllen.

Kap. 2. Allgemeines über die Lagerung der Samenbildner.

Bereits mit der im vorigen Kapitel gegebenen Feststellung der verschiedenen, dem Samenkörperchen nahestehenden Elementarformen waren eine Reihe allgemeiner Beobachtungen über ihre Lagerung unmittelbar verknüpft. a) Von den dort besprochenen Formen fanden sich die reifen Spermatozoen sowohl frei im Lumen der Samenkanälchen als auch zwischen den Elementen der Kanälchenwand; die Vorformen II-IV dagegen nur in der Wand vor. Das Letztere gilt wenigstens für alle Stellen, wo eine Zerrung der Elemente ausgeschlossen werden kann.

b) Samenbildner und Spermatozoen, soweit letztere der Kanälchenwand angehören — nur diese interessiren uns vorläufig lagen auf allen einigermaassen senkrechten Durchschnitten der Kanälchenwand, gleichviel ob Längs- oder Querschnitten, von allen Elementen der Wand zuinnerst am Lumen; wenigstens befanden sich auf demselben Radius nie andere Elemente hinter, d. h. distal von ihnen.

Diese Beobachtung findet sich in allen Figuren der Voruntersucher ausgesprochen. Ausgenommen ist wohl allein Biondi's Fig. 3 Taf. XXVI (Arch. für mikrosk. Anat. Bd. XXV), in der an mehreren Stellen Biondi's "Tochterzellen" distal von Samenbildnern gezeichnet sind. Da dies indess auch mit Biondi's eigenen Angaben, nach denen das weiteste Umwandlungsstadium immer zu innerst liegen muss, im Widerspruch steht, ist wohl hier keine gegentheilige Beobachtung zur Darstellung gelangt. Ich lege auf diesen Punkt nur darum Werth, weil er mir ein Beweis ist, dass jene Figur einem Schrägschnitt entnommen ist.

c) Samenbildner und Spermatozoen fanden sich in der Kanälchenwand nie gleichmässig horizontal geschichtet, sondern sind stets in eigenartiger Weise gruppirt: sie erscheinen auf einzelnen Radien in besonderer Anhäufung.

Diese höchst auffallende Thatsache, die jene Gebilde von allen anderen epithelialen Elementen des Säugethierkörpers unterscheidet, ist keinem der Untersucher, die Hodenschnitte vor Augen hatten, entgangen.

d) Jede derartige Samenbildner- oder Spermatozoengruppe enthielt nur Individuen desselben Umwandlungsstadiums.

Ich darf zugeben, dass sich wohl hin und wieder eine abweichende Form in einer Gruppe vorfindet, wobei die Frage entstehen müsste, ob sie durch abnorme Entwickelung oder durch eine mechanische Verschiebung an ihre Stelle gelangt ist. Das ändert jedoch nichts an der grossen Gesetzmässigkeit, die ich gerade in diesem Punkte bei allen Spezies konstatiren konnte.

Auch alle Voruntersucher haben, vielleicht ohne dass es direkt ausgesprochen wurde, das Gleiche in ihren Figuren dargestellt. v. Wiedersperg hat dieselbe Beobachtung gleichzeitig mit einem später zu besprechenden Punkt dahin formulirt, dass er "auf Querschnitten der Kanälchen nur Zellen (gemeint ist: Samenbildner, Vf.) eines einzigen Entwickelungsstadiums" findet. Dem gegenüber ist Biondi der einzige, der sich scheinbar in entgegengesetztem Sinne äussert (l. c. p. 602): "Was mir zunächst auffiel, war das gleichzeitige Vorkommen fast aller Entwickelungsstufen von Samenfäden in den Elementen desselben Sektors eines Kanälehenquerschnittes." Wie indess der nächste Absatz erläutert, und such seinen Figuren zu entnehmen ist, bezieht sich dieser Ausspruch nicht auf unsere Samenbildnerformen, sondern auf weiter auseinander liegende Stadien, seine "Stamm-", "Mutter-" und "Tochterzellen", die er mit Samenfäden auf demselben Sektor fand.

e) Es ist von allen Autoren bemerkt worden, dass Samenbildner und Spermatozoen innerhalb der Kanälchenwand in ganz bestimmter Weise orientirt liegen, derart, dass ihre Längsaxen immer ungefähr radiär verlaufen, und dass der spitze Pol des Samenbildners, also auch sein Kern und in spätern Stadien der Spermatozoenkopf der Peripherie, der stumpfe Pol resp. der Schwanzfaden dem Lumen des Kanälchens zugewandt ist.

Auch ich bestätige diese Beobachtung vollkommen, möchte aber auf einige Punkte, die keineswegs neu sind, sondern überall in den Figuren Darstellung gefunden haben, etwas mehr Gewicht legen.

Nur die um den Hauptradius jeder Gruppe gelegenen Individuen zeigten jene radiäre Richtung ihrer Längsaxen. Die seitlicher gelegenen Individuen liessen stets eine grössere oder geringere Neigung ihrer Axen erkennen und zwar in dem Sinne, dass die peripherischen (spitzen) Pole konvergiren. Hierdurch bietet jede Gruppe mehr oder weniger das Bild eines von der Peripherie gegen das Lumen ausstrahlenden Bündels.

f) Das peripherische Ende eines solchen Samenbildnerbündels erreicht nur in den seltensten Fällen wirklich die Peripherie des Kanälchens, nämlich die Basalmembran, obgleich Biondi gerade auf dieses Verhältniss besonderes Gewicht gelegt hat.

Bisweilen schiebt es sich spitz zwischen die Nachbarelemente ein, wie es v. Wiedersperg für die Regel hält.

Dr. Carl Benda:

Am gewöhnlichsten aber setzt sich das peripherische Ende des Samenbildnerbündels in eine mehr oder weniger deutlich von den Zellleibern der Samenbildner unterschiedene Protoplasmamasse fort. Letztere strebt der Peripherie in radiärer Richtung zu, verliert sich natürlich häufig im Schnitt zwischen den nächsten Elementen, erreicht aber meist die Basalmembran und setzt sich dieser fast genau rechtwinklig an, so dass das Samenbildnerbündel vermittelst der Protoplasmamasse der Basalmembran zwischen den übrigen Elementen hindurch aufsitzt.

Ich formulire in diesem Satz den augenfälligsten Theil der Beobachtungen, die die Grundlage für die Darstellungen der "Spermatoblasten"; "Fuss-" oder "Stützzellen" bilden, und die mit Ausnahme v. Wiedersperg's seit Sertoli keinem Autor ganz entgangen sind.

g) Jene Protoplasmamasse, die ich vorläufig als "Fuss" des Samenbildnerbündels bezeichne, zeigt keine membranartige Begrenzung und keine bestimmte Form, sondern passt sich im Allgemeinen den Contouren der Nachbarelemente an. Sie kennzeichnet sich aber diesen gegentüber durch die Art ihrer Protoplasmastruktur, die immer eine mehr oder weniger deutliche, senkrecht von der Basalmembran verlaufende Faserung zeigt. Sie enthält gewöhnlich einen ziemlich grossen Kern, der stets folgende Merkmale besitzt: eine wenig tingible, also sehr zarte peripherische Chromatinschicht, einen nicht färbbaren Inhalt, einen grossen Nucleolus, der durch einige wenige Chromatinfäden mit der Chromatinmembran in Verbindung steht. Seine Gestalt ist sehr variabel, die Oberfläche oft tief gefaltet; kurz wir haben einen exquisit bläschenförmigen Kern vor uns.

Ueber jeden dieser Charakter finden sich Mittheilungen oder Andeutungen bei den Autoren. Die labile Begrenzung ist wohl Biondi am meisten aufgefallen; ebenso hat er Andeutungen der fädigen Struktur gesehen, die Swaën und Masquelin in ihren Figuren vom Stier zum deutlicheren Ausdruck gebracht hatten, die aber in ihrer ganzen Klarheit nur durch die Flemming'sche Flüssigkeit, verbunden mit schärferer Protoplasmafärbung und durch die besten Linsensysteme, erkannt werden konnte. Die Darstellung des Kernes stimmt mit den meisten Figuren, obgleich die genauere Erkenntniss der Eigenheiten eigentlich auch erst durch die moderne Technik erwartet werden sollte. Nur Biondi giebt eine

sehr abweichende Beschreibung, weil er den Fusskern nicht scharf von dem anderer Zellen, die zufällig im Schnitt in der Richtung des Fusses liegen, trennt; nichts destoweniger ist nicht zu besweifeln, dass er auch das Bild des wirklich in dem Protoplasma des Fusses gelegenen, bläschenförmigen Kernes zu Gesicht bekommen hat, und zwar in den Fällen, wo er "Reste einer Kernmembran" in der Protoplasmamasse beschreibt. Die Auffassung dieses Autors deutet sicherlich auf die Beobachtung der geringen Tinktionsfähigkeit und unregelmässigen Gestaltung dieses Gebildes, welches, wie mir schien, auch thatsächlich bei seiner Grösse öfters von dem Schnitt durchtrennt wird.

h. Ich habe eine substantielle Verbindung des Fusses mit Samenbildnern aller Stadien gesehen.

Ich betone, um meine Stellungnahme in diesem Punkte zu präcisiren, dass hierin nicht gesagt sein kann, dass die direkte Beobachtung die Verbindung aller Füsse mit Samenbildnern oder diejenige aller Samenbildner mit Füssen klargelegt hat. Behauptet wird nur, dass an vielen Stellen, wo die Beziehung eines Fusses zur Samenbildnergruppe besonders günstig zur Darstellung gelangt, ein unmittelbarer Uebergang von Theilen des Fussprotoplasmas in den Zellleib einzelner Samenbildner zu demonstriren ist, während eine gleiche Verschmelzung des Fusses mit andersartigen Elementen nicht gefunden wurde.

Die substantielle Verbindung von Fuss und Samenbildnern ist vor mir von v. Ebner, Neumann, Pouchet, Balbiani, v. Mihalkovicz, v. la Valette St. George, Renson, Swaën und Masquelin gesehen worden, von v. Ebner, Renson sowie Swaën und Masquelin jedoch nur mit späteren Stadien, von den anderen Forschern sogar mit noch früheren Formen, als ich gefunden habe. Sehr schwer ist zu eruiren, welches Gruenhagen's wirkliche Beobachtungen sind. Nach seiner ersten Mittheilung (Centralbl. f. d. med. Wissensch. 1885, p. 482) hat er die Verbindung zwischen Fuss und Samenbildnern nur bei reifen Spermatozoen gesehen, nach den Figuren seines Lehrbuches (Lehrb. d. Physiol. 1886, XII. Liefer. p. 553, Fig. 214) würde er sich v. la Valette St. George am nächsten anschliessen, während seinem Text wieder entnommen werden kann, dass er die Verbindung erst in späteren Stadien, etwa so wie Renson sah.

Archiv f. mikrosk, Anatomie. Bd. 30.

3. Kapitel. Spezielles über die Samenbildnergruppen.

Nachdem wir nun einige allgemeine Punkte über die eigenthümlichen Beziehungen der Samenbildnerbündel zu Fusselementen mitgetheilt haben, habe ich diese Verhältnisse im Einzelnen zu verfolgen. Ich lege meiner Beschreibung solche Stellen zu Grunde, wo Samenbildnergruppe und Fuss in grösster Ausdehnung vom Schnitt getroffen ist.

a) Zuerst habe ich für die einzelnen Spezies gewisse Besonderheiten zu konstatiren, ein Punkt, der bisher noch wenig Berücksichtigung gefunden hat, da den Autoren entweder die geeignete Methode oder das Vergleichsmaterial gefehlt hat. Andeutungen über ein divergentes Verhalten der einzelnen Spezies gewinnt man schon durch den Vergleich der Figuren verschiedener Autoren, die verschiedene Spezies untersucht haben. Einige speziellere Mittheilungen giebt nur Biondi über Stier und Ratte.

Es stellte sich nun heraus, dass das Thier, welches so viel für die Untersuchungen der Spermatogenese herhielt, die Ratte, zusammen mit den andern von mir untersuchten Spezies der Gattung Mus eine sehr isolirte Stellung einnimmt. Der ganze Körper des Fusses und die Samenbildner stehen hier meist in so unmittelbarem Zusammenhang, dass es bei den meisten Samenbildnern unmöglich ist, das dem Fuss zugelegene Ende zu bezeichnen. Hier liegt der Kern des Samenbildners gewöhnlich direkt in dem Fussprotoplasma und nur der stumpfe hintere Pol zeigt den zelligen Contour, so dass die Beschreibung von Ebner's, der Fuss und Samenbildner als einheitliches Gebilde, "Spermatoblasten", betrachtete, als morphologisch berechtigt anerkannt werden muss. Es finden sich aber auch immer Individuen in jeder Gruppe, die eine isolirtere Existenz zeigen: es sind diejenigen, denen auch meine Beschreibung im ersten Kapitel entnommen war. Zu diesen isolirteren Samenbildnern kann man hin und wieder vom Fuss aus feine Protoplasmabrücken verfolgen, welche immer am spitzen Pol des Samenbildners mit diesem verschmelzen.

Bei allen andern Spezies scheidet sich der Fuss stets in einen der Basalmembran anliegenden Körper und eine Garbe von Protoplasmafortsätzen.

Der Fusskern sitzt mit seinem peripherischen (proximalen) Ende dem Körper auf, seitlich und distal von ihm entspringen die Fortsätze und verlaufen fädig, fast parallel gerichtet und wie mir

66

scheint, streng isolirt gegen das Lumen zu. Diese Fäden sind es nun, die bei allen untersuchten Spezies mit Ausnahme der Gattung Mus den Zusammenhang zwischen Fuss und Samenbildnern vermitteln, indem ihr distales Ende mit letzteren in Verbindung steht. Ich sah stets nur einen Faden zu jedem einzelnen Samenbildner in Beziehung. Jener war dann mit dem spitzen Pol des letzteren verschmolzen. Wo der Kern am vorderen Ende des Samenbildners lag, war der Fussfaden bis an den Spitzenknopf zu verfolgen.

Die Dicke und Länge der Fäden hat, allerdings innerhalb sehr enger Grenzen, für die einzelnen Spezies etwas Charakteristisches. Die feinsten Fäden fand ich bei Meerschweinchen und Eber, die stärksten beim Hunde, der gleichzeitig mit dem Eber auch die längsten zeigte.

b) Ich habe nunmehr das Verhalten des Fusses und der zugehörigen Samenbildnergruppe bei jeder Spezies in den einzelnen Stadien zu beträchten.

Wechselnde Verhältnisse in der Lagerung der Samenbildner zu den Füssen haben Renson und Herbert H. Brown¹) für die Ratte so gut beschrieben und abgebildet, dass ich mich für fast alle Punkte auf ihr Zeugniss berufen kann. Für die andern Spezies fehlen Beobachtungen.

Bei der Ratte, ebenso bei der Brandmaus entspringt der Fuss, der mit Samenbildnern des II. Stadiums verbunden ist, mit schlanker konischer Basis von der Basalmembran. In einiger Entfernung folgt der länglich ovale, bläschenförmige Kern, der mit seiner Längsaxe senkrecht zur Basalmembram steht, und meist die ganze Breite des Fusses einnimmt. Jenseits des Kernes folgt wieder eine Strecke Protoplasma, welches ebenso wie das basale eine dicht verfilzte, im Ganzen in radiärer Richtung verlaufende Faserung zeigt.

Die sich nun anreihenden Sameubildner bilden mit denen der Nachbargruppen am Lumen des Kanälchens eine breite Schicht, die an den Stellen, wo Füsse an sie herantreten, spitz nach der Peripherie hinausspringt. Die an diesen Spitzen gelegenen Individuen zeigen die unmittelbare Verbindung mit dem Fuss, so dass ihr Kern direkt dem Fussprotoplasma eingelagert erscheint. Zu den weiter gelegenen Samenbildnern kann man nur hin und wieder Protoplasmabrücken verfolgen, dieselben bekunden aber durch die gegen den Fuss hin konvergirende Richtung ihrer Längsaxe ihre

ļ

¹⁾ On Spermatogenesis in the Rat. Quart. Journ. of Microsc. Science July 1885.

Zugehörigkeit zur Gruppe. Ein auffallendes Bild, welches Brown bereits abgebildet hat, fand auch ich häufig bei dieser Spezies: der Fuss tritt kernlos bis an die Gruppe heran und man erkennt den typischen bläschenförmigen Fusskern inmitten der Samenbildner oft nahe am Lumen. (Fig. 7, II bei *.)

Bei III liegt der Fuss mit breiterer Basis der Basalmembran auf; der Kern liegt dieser entweder platt an, oder ist mit einer Seite gegen sie abgeplattet oder wird in geringer Entfernung von ihr vom Protoplasma umschlossen. Hin und wieder findet man distal von ihm eine längere Protoplasmabrücke zur Samenbildnergruppe verlaufen, und letztere verhält sich dann ähnlich wie im vorigen Stadium zum Fuss. Meist aber liegen die proximalsten der Samenbildnerkerne fast unmittelbar jenseits des Fusskerns oder selbst seitlich von ihm, die anderen Samenbildner liegen weiter distal, zum Theil hintereinander in einer sich gegen das Lumen verbreiternden Strasse. Die ganze Gruppe stösst nur noch mit einigen Individuen an die benachbarten.

In den weiteren Formen behält die Fussbasis im Wesentlichen ihren Charakter, indem sie sich nur etwas verbreitert. Die Samenbildner erscheinen immer mehr nebeneinandergelagert, die distaleren schieben sich mit ihren Spitzen zwischen die proximaleren und fast jeder zeigt eine deutliche Verbindung mit dem Fuss.

Sobald sich die Kerne als Spermatozoenköpfe präsentiren (IV) liegen sie in einem dichten Bündel fast genau auf gleicher Höhe, meist dicht über dem Fusskern oder um ihn herum, bisweilen fast unmittelbar auf der Basalmembran, doch zeigen sie auch in diesem Falle meist eine Verbindung mit Fussprotoplasma. Die Leiber der Samenbildner ragen distal von dem. Kernbündel lappig nach dem Lumen hinaus, so dass die ganze Gruppe im Schnitt fächerförmig erscheint. Die Gruppen sind jetzt so konsolidirt, dass die benachbarten nur durch die Lappen einiger Zellleiber aneinander stossen. Die Fussbasis ist jetzt am breitesten; oft konfluiren benachbarte Füsse miteinander.

Auch die reifen Spermatozoen können noch eine ähnliche Anordnung zum Fusse zeigen, wobei nur eine mehr parallele Stellung der Axen auffällt. Des weiteren zeigt sich mit der Reifung der Spermatozoen die Fussbasis verschmälert, also mehr cylindrisch. Während sich die Leiber der Samenbildner auflösen, stellen sich alle Spermatozoen parallel zueinander und senkrecht zum Lumen.

Sie liegen entweder neben oder hintereinander in einer bandartigen (körperlich gedacht: cylindrischen) Strasse, die von der Basalmembran zum Lumen hinzieht und nur im peripherischen Theil die Fussstruktur erkennen lässt, gegen das Lumen zu dagegen den Charakter von Zelldetritus bietet. Der Fusskern findet sich meist nahe der Basalmembran, bisweilen indessen auch weit gegen das Lumen zu, in welchem Falle man oft unregelmässigere Faltungen an ihm bemerkt.

Ferner begegnet man Füssen, die nur mit einzelnen Spermatozoen in Verbindung sind, während die meisten Spermatozoen im Zelldetritus am Lumen liegen. Der distale Fusstheil zeigt sich verschmälert.

Wenn in der Wandung des Kanälchens keine Spermatozoen oder Samenbildner vorhanden sind, finden sich nur vereinzelt Füsse, die die ganze Wand bis zum Lumen durchqueren. An solchen Stellen finden sich viele Uebergangsformen von dem ausgebildeten Fuss zu einer der Basalmembran aufsitzenden Zelle (cc Fig. 1 und 5 bei I) mit bläschenförmigem Kerne, die sich durch ihr fein parallelgefasertes Protoplasma und ihre besonders nach innen (distal) auffallende diffuse Begrenzung von den umliegenden Elementen unterscheidet.

Am auffälligsten unterscheidet sich der Hund von der Ratte in dem Verhalten seiner Samenbildnergruppen und deren Füsse. Die letzteren bestehen scheinbar vollständig aus einem Bündel nicht allzu feiner, deutlich von einander isolirter, parallel verlaufender Protoplasmafäden, die senkrecht und scheinbar direkt von der Basalmembran gegen das Lumen zu einstrahlen, und an ihrem Grunde zwischen sich einen grossen, meist ziemlich runden, bläschenförmigen Kern einschliessen, der fast unmittelbar der Basalnembran aufliegt. Nur selten erkennt man zwischen dem Kern und der Basalmembran den schmalen Streifen eines protoplasmatischen Leibes. Distal vom Kern scheinen die Fäden wieder unmittelbar vom Kern ihren Ausgang zu nehmen. Die Fusselemente des Hundes zeigen in allen Stadien fast das gleiche Aussehen. Nur breitet sich das Fadenbündel im Anfang (II) gegen das Lumen zu fontainenartig aus, während in den weiteren Stadien der Verlauf der Fäden in einer dichten Garbe erscheint.

Anch die Lagerung der Samenbildner ändert sich in den verschiedenen Stadien nicht so erheblich wie bei der Ratte. Die Gruppirung bleibt sehr locker, so dass die benachbarten Gruppen

Dr. Carl Benda:

in allen Formen ausser der V. viele Berthrungspunkte zeigen. Ausserdem fand ich die Samenbildner der Basalmembran niemals nur annähernd so weit genähert wie bei der Ratte. Unterschiede der Lagerung machten sich aber darin geltend, dass die Samenbildner im II. Stadium mehr hintereinander, bisweilen direkt in Reihen (Fig. 5, II) liegen, wobei das distale Ende des Fadenbündels die ganze Schicht bis nahe zum Lumen durchsetzt, und die Fäden der seitlich liegenden Samenbildner sich seitlich von dem Bündel isoliren. Später, besonders im IV. Stadium, liegen die Samenbildner fast genau auf gleicher Höhe, so dass die Köpfe ein Bündel bilden. Das schliessliche Verhalten ähnelt wieder dem bei der Ratte; nur zeigt das Fusselement auch ohne Verbindung mit Spermatozoen meist ein die ganze Wandbreite durchsetzendes Fadenbündel.

Alle andern untersuchten Spezies bilden gewissermassen die Zwischenglieder zwischen den extremen Eigenheiten von Ratte und Hund. Ersterer schliesst sich die Maus am nächsten an, die ihr in allen Punkten gleicht, ausser, dass sich die Samenbildner kaum je neben dem Kern des Fusses vorfinden. Alle andern Spezies, für die der Stier das markanteste Beispiel giebt, zeigen bei II einen aufgerichteten Protoplasmaleib des Fusses, dem in geringer Entfernung von der Basalmembran der längliche, radiär gerichtete Kern aufliegt; jenseits des Kernes, so wie neben ihm entspringt die Garbe von Protoplasmafäden. Der Verlauf der Fäden und die Anordnung der Samenbildner gegen sie entspricht den beim Hunde beschriebenen Verhältnissen während dieses Stadiums.

In den weitern Stadien wird der Leib und der Kern des Fusses platt an der Basalmembran angetroffen; die Gruppe ist gedrängter, der Basalmembran mehr genähert und ordnet sich in der Art, dass sich die Kerne auf gleiche Höhe stellen.

Im IV. und V. Stadium liegen bei allen diesen Spezies die einer Gruppe angehörigen Elemente mit den flachen Seiten ihrer Köpfe dicht aufeinander, besonders auffallend beim Meerschweinchen, wo sie fast wie zusammengestellte Teller ineinander gepasst sind.

Eine Anlagerung der Samenbildner an die Basalmembran wurde ausser bei der Ratte nicht gefunden.

Nach der Trennung von den Spermatozoen zeigt das Fusselement bei allen Spezies ähnliche Formen wie beim Hunde, indem bei allen die Protoplasmafäden auch dann noch persistiren.

Kap. 4. Die Lagerung der Samenbildnergruppen zu den übrigen Elementen des Hodenkanälchens.

Da die übrigen Elemente des Samenkanälchens stets in vielfachen Lagen die Kanälchenwand bilden, muss jede Abweichung der Schnittrichtung von der senkrechten ein differentes Verhalten darstellen. In dieser Schwierigkeit giebt das Vorhandensein der Füsse eine Richtschnur, da wir gesehen haben, dass dieselben meist senkrecht von der Basalmembran entspringen. Wenn wir also nur solche Stellen in's Auge fassen, an denen eine Samenbildnergruppe mit ihrem Fuss in der ganzen Ausdehnung nebst der Insertion an der Basalmembran getroffen ist, haben wir ein Ordinatensystem, an dem die Lage der Wandelemente genau zu beschreiben ist.

Wir finden dabei im Allgemeinen bei allen untersuchten Spezies drei Gesetze strikt durchgeführt: Erstens sind die benachbarten Samenbildnergruppen stets durch annähernd gleiche Zwischenräume voneinander getrennt. Zweitens lässt sich in der Umgebung jeder Samenbildnergruppe ein Sektor abgrenzen, in dem die Wandelemente an Anordnung und Gestalt überall das gleiche Verhalten zeigen, wo Samenbildner des gleichen Stadiums angetroffen werden; in der Nachbarschaft verschiedener Umwandlungsstadien zeigt auch die Konfiguration der übrigen Elemente typische Verschiedenheiten. Drittens endlich zeigt die Wand an den Stellen, wo sie keine Spermatozoen oder Samenbildner enthält, ebenfalls eine ganz charakteristische Struktur. Ich bemerke, dass ich einige Abweichungen von diesen Gesetzen bisweilen beim Kater gefunden habe, und dass sich die bisher bekannten Bilder von menschlichen Hoden auch diesen Gesetzen sicher nicht einfügen. Diese Verähltnisse bilden den Gegenstand gesonderter, noch nicht abgeschlossener Untersuchungen.

Diesen Verhältnissen ist von allen Voruntersuchern Rechnung getragen mit Ausnahme Biondi's, nach dessen Darstellung sich neben jedem Umwandlungsstadium der Samenbildner seine "Zellsäulen" vorfinden müssten. Diese Differenz erklärt sich daraus, dass sich Biondi's Darstellung thatsächlich auch nur auf einen meiner Typen, nämlich den V., bezieht.

Ich gehe nun zur Schilderung der Einzelheiten über, nachdem

ich hervorgehoben habe, dass ich am nächsten mit Brown's Darstellung übereinstimme.

a) Stellen, die Samenbildnergruppen der Form II enthalten, zeigen das Bild der Figuren 1, 2, 3, 5 und 7 bei II.

Neben den Füssen liegen der Basalmembran zwei Arten von Zellen an, die durch ihre scharfe Umgrenzung, einen wenig fädigen Zellleib und chromatinreiche Kerne scharf von den Fusselementen, untereinander fast nur durch die Kernstruktur unterschieden sind. Brown hat ihre Eigenheiten richtig erkannt und sie als "spore cells" und "growing cells" getrennt. Erstere (aa) sind meist die spärlicheren; jedoch fand ich sie besonders beim Kater in diesem wie in den folgenden Stadien den Zellen bb numerisch überlegen; ihr Kern enthält ein Kernköperchen und eine feine granuläre Vertheilung des Chromatins; die anderen (bb) sind ohne distinktes Kernkörperchen, der Kern erscheint im Ganzen sehr dunkel tingirt und enthält eine Anzahl unregelmässigerer Chromatinanhäufungen. Beide Kernarten zeigen eine Chromatinmembran. Bei den Nagern sind beide Zellarten sehr niedrig, aa meist etwas länglicher als bb und dem entsprechend bei jenen der Kern elliptisch, bei diesen rundlich. Letztere Unterschiede fallen bei den anderen Spezies. wo beide Zellen kubisch, die Kerne rundlich sind, weniger auf, doch erkennt man immer, dass sich die Zellen aa mehr der Basalmembran anschmiegen, bb sich freier von letzterer abheben.

Distal von diesen, eine peripherische Schicht bildenden Elementen folgt scharf von ihnen abgegrenzt eine zweite, die bei der Ratte und Maus typisch aus einer Reihe, bei den anderen Spezies auch im Ganzen aus einer Reihe, aber mit häufig distal vorgeschobenen Elementen, hin und wieder wirklich aus zwei Reihen besteht. Diese Zellen sind den meisten Voruntersuchern bekannt; sie sind grösser als die der äusseren Schicht, scharf umgrenzt, von elliptischer oder spindelförmiger Gestalt, deren Längsaxe stets radiär gerichtet ist. Ihr Zellleib ist sehr dicht, protoplasmareich, ihr Kern zeigt einen grobfädigen Chromatinknäuel (dd). Weiter innen bilden die Samenbildner, deren Gruppirung oben beschrieben wurde, eine breite dritte Schicht.

b) Mit der Form III der Samenbildner kombiniren sich folgende Strukturverhältnisse der Kanälchenwand:

Die Zellen aa liegen der Basalmembran gleicher Gestalt und Anordnung wie im vorigen Stadium an.

Daneben finden sich Zellen, die durch die Beschaffenheit ihrer Kerne den Zellen bb nahe stehen, die aber nur selten mit einer ganzen Fläche die Basalmembran berühren. Meistens berühren sie diese nur tangential, oder sind ganz von ihr durch Zellen aa oder durch Theile der jetzt verbreiterten Füsse getrennt. Diese Isolirung fand sich bei den Wiederkäuern und Raubthieren fast durchgängig.

Distal von ihnen folgen die Zellen dd, die seitlich durch die verbreiterten Füsse und die sich um letztere gruppirenden Samenbildner weiter getrennt sind als im vorigen Stadium; sie liegen jetzt durchgehends mehrreihig, so dass die distaleren Elemente sich mit ihren peripherischen Spitzen in die Lücken der proximalen einschmiegen.

c) Mit dem IV. Stadium finden sich an der Basalmembran neben den breiten, oft seitlich konfluirenden Füssen nur noch Zellen aa, spärlich wie vorher; ausnahmsweise sah ich in ihnen Kerntheilungsfiguren (Fig. 1).

In den Räumen zwischen den Samenbildnergruppen liegen nach der Peripherie zu die Zellen, die offenbar den bb der vorigen Figuren entsprechen. Sie ordnen sich oft zu mehreren nebeneinander. Ihr Kern lässt jetzt meist einen sehr dichten feinfädigen Knäuel erkennen.

Distal von ihnen lagern die Zellen dd in mehreren Reihen. Die distalsten schieben sich namentlich bei Ratte und Maus weit gegen das Lumen zwischen die Samenbildner.

d) V—I. Mit der Anwesenheit reifer Spermatozoen in der Samenkanälchenwand verbinden sich mehrere Strukturbilder, die wieder mit den verschiedenen Lagerungsverhältnissen jener Elemente typisch vergesellschaftet sind. Hier schliesst sich auch die Struktur der samenbildnerlosen Wandabschnitte an. Alle diese Bilder haben das Gemeinsame, dass sich wieder ähnlich wie im II. Stadium eine, aus einer einzigen regelmässig geordneten Zellreihe bestehende zweite Zellschicht vorfindet; ihre Elemente dd sind nur kleiner als jene Zellen dd und zeigen ein dichteres, feinfädiges Spirem der Kerne.

a) Wo die Spermatozoen eine ähnliche Anordnung zeigen wie im vorigen Stadium, sich nämlich noch in regelmässigem Zusammenhang mit dem Fuss befinden, weist auch die peripherische Schicht noch die gleiche Struktur auf wie bei IV. Distal von den Zellen dd finden wir jetzt aber ein Gebiet zahlreicher karyokinetischer Figuren im Stadium der Knäuel, der Metakinese und der Trennung der Tochterkerne. Die Axen der Theilungsfiguren sind im Ganzen radiär zum Lumen gestellt, doch kommen auch nicht so selten Querstellungen vor. Wo eine grössere Anzahl junger Zellen entstanden ist, schiebt sie sich zwischen den benachbarten Samenbündeln gegen das Lumen vor.

 β) Wo die Isolirung der Samenfäden von den Füssen auffälliger wird (V—I), sind die Zelltheilungen distal von den Zellen dd abgeschlossen. Wir finden solche jetzt in der Wandschicht; diese enthält neben den Füssen hin und wieder Zellen von dem ausgesprochenen Charakter aa, ferner Zellen mit kinetischen Mitomen, deren Axen sehr verschiedene Richtung zeigen können, im Ganzen aber parallel der Basalmembran gestellt sind, endlich stellenweise kleine Haufen ausserordentlich dicht nebeneinander liegender, kubischer oder platterer Zellen mit sehr chromatinreichen Kernen. Diese Zellen heben sich an ihrem distalen Rand scharf gegen die Zellen der zweiten Schicht ab, während die Nachbarelemente sich oft nur undeutlich abgrenzen. Hierdurch entsteht ein Bild, als ob eine Cuticula diese Zellen distal begrenzt.

Distal von den Zellen dd findet sich jetzt eine sehr charakteristische dritte Schicht. Dieselbe besteht aus den Zellen ee, kleinen rundlichen, sich meist nur tangential berthrenden Zellen mit rundem Kern, der ein Kernkörperchen, ein mässiges Chromatingerüst und eine deutliche Chromatingrenzschicht aufweist. Beim Meerschweinchen zeigt jede dieser Zellen unmittelbar am Kern eine vom Hämatoxylin und Osmium braunviolett tingirte Granulation, die durch einen hellen Hof mit dem Kern verbunden ist. Diese Zellen liegen stets in deutlichen, radiär gerichteten Reihen, deren jede 4-6 Elemente enthält und von denen immer ein bis drei den Zwischenraum zwischen zwei benachbarten Spermatazoengruppen bis zum Lumen hin ausfüllen. Hin und wieder finden sich zwei- bis mehrkernige Elemente zwischen jenen Reihen.

 γ) Weiter haben wir die Verhältnisse zu beschreiben, wenn sich keine Spermatozoen zwischen den Wandelementen vorfinden und in der Wand selbst die oben beschriebenen verschiedenen Bilder der samenbildnerlosen Füsse vorkommen (I). In diesem Falle zeigt die Wand die regelmässigste horizontale, d. h. concen-

Digitized by Google

trische Schichtung gegentiber den anderen Bildern und nur stellenweise und unregelmässig tritt eine radiäre Eintheilung durch Reste der Fusselemente zu Tage.

Die äusserste, der Basalmembran aufliegende Schicht besteht aus einem Gliede Zellen. Sie zeigt in toto nach innen eine scharfe, fast cuticulare Abgrenzung, die nur an den Stellen, wo jene rudimentären Fusselemente (cc) hervorragen, Unterbrechungen aufweist. Zuweilen scheinen diese, sich immer durch ihren bläschenförmigen Kern und das stärker gefaserte Protoplasma markirenden Fusselemente auch das gleiche Niveau mit den Nachbarzellen einzuhalten und mit von der Cuticula überdeckt zu sein. Man trifft die Zellen cc in ziemlich regelmässigen Intervallen an. Die übrigen Elemente der peripherischen Schicht zeigen vereinzelt karyokinetische Mitome, oder sie enthalten Kerne von dem ausgesprochenen Charakter as oder sie schliessen sich durch ihre kubische Gestalt und die runden dunklen obromatinreichen Kerne dem Typus bb an.

Distal von dieser Schicht findet sich eine einfache Lage der Zellen dd, die sich bis auf die seltenen Unterbrechungen durch Fusselemente in ununterbrochener Reihe tangential berühren. Die Zellen dd sind gemeinhin breiter als die der äussersten Schicht und nehmen, wie auf Querschnitten deutlich sichtbar, natürlich auch die kleinere der concentrischen Cirkumferenzen ein, so dass ein Blick überzengt, dass ihre Zahl kleiner ist als die der äusseren Zellen, und zwischen diesen beiden Zellarten gewöhnlich keine radiäre Anreihung besteht, wie dies Biondi als Regel gesehen haben will.

Zu innerst am Lumen liegt endlich eine breite kontinuirliche Schicht der Zellen cc, insofern sie den so bezeichneten der vorigen Form betreffs der Kernstruktur gleichen. Die Zellform ist jetzt polygonal, da die benachbarten sich gegeneinander allseitig abflachen und einschmiegen. Hierdurch ist die radiäre Rangirung viel weniger ausgesprochen als in dem vorigen Bilde. Die dem Kern anliegende Granulation des Meerschweinchens trägt jetzt die Form einer im optischen Querschnitt lunulaförmigen Kappe, die ohne sonstige Orientirung ein beliebiges Kernsegment umhüllt.

e) Nachdem wir die letztbeschriebene Struktur durch gewisse Uebergangsformen mit dem Bilde V in Beziehung gefunden haben, ist noch einiger Bilder zu gedenken, die gewisse Charaktere mit dieser Form I, andere mit dem als II beschriebenen Stadium theilen. Das mir am bedeutungsvollsten erscheinende (Fig. 1, I-II) vom Stier ist möglichst getreu einem Präparate entnommen, welches der Berliner physiologischen Gesellschaft, sowie der anatomischen Sektion der 59. Naturforscherversammlung demonstrirt wurde. Wir finden bisweilen die peripherischen Schichten so wie die Samenbildnerfüsse in den Verhältnissen des zweiten Stadiums, dagegen nähern sich die Zellen der dritten Schicht durch ihre Anordnung, Gestalt und die Lage ihres Kernes den Zellen *cc* der vorigen Form. Dabei zeigen sie gegen den Fuss hin eine zipfelförmige Aussackung ihres Leibes, die bisweilen mit einem der Protoplasmafäden des Fusses in Verbindung gesehen wurde.

f) Wenn ich nun auf die den Eingang dieses Kapitels bildenden Erörterungen zurückgreife und daran erinnere, dass die hier beschriebenen Typen der Kanälchenwandstruktur idealen Querschnitten dieser Wand entsprechen müssen, ist es selbstverständlich, dass überall, wo der Schnitt nicht gerade in der Ebene eines Fusses liegt, mannichfaltige Komplikationen der Schichtung in Erscheinung treten können. An solchen Stellen kann, wie in Bion di's Fig. 3 Taf. XXVI bei a, die äusserste Schicht aus mehreren Reihen von Elementen bestehen; kann die zweite Schicht an Stellen, wo bereits Zellen cc am Lumen liegen, mehrreihig sein, wie ich solches unter den vorerwähnten Bedingungen allerdings nie gefunden habe, Ich halte es nicht für nöthig all solchen Schrägschnittbildern eine Beschreibung zu widmen.

Auffallend sind dagegen noch einige Flachschnittbilder. Dieselben geben, wenn sie die inneren Schichten treffen, runde Querschnitte der Samenbildnergruppen und ihrer Füsse und somit wichtige Daten für die körperliche Rekonstruktion dieser Gebilde. Flachschnitte der peripherischen Schicht bieten bisweilen das Interesse, dass sie das typische Bild des "v. Ebner'schen Keimnetzes" reproduciren. Die Balken des Netzes sind dabei von Querschnitten der Füsse gebildet, die seitlich konfluiren; die Maschen enthalten Zellen aa; es kann kaum zweifelhaft sein, dass sich diese Konfiguration mit den Querschnitten des IV. Stadiums in Harmonie befindet.

Kapitel 5. Die Gesammtstruktur der Hodenkanälchen.

Wenn wir nun schliesslich Anhaltspunkte über die relative Lage der verschiedenen, jenen Typen entsprechenden Abschnitte der Kanälchenwand zu gewinnen trachten, enthüllt sich auch hier eine

gewisse Gesetzmässigkeit in dem bunten Gewirr der Einzelheiten. Vor allem springt das numerische Uebergewicht der dem V. Stadium und den Uebergangsformen zu I entsprechenden Bilder in die Augen; es wird hierdurch einigermassen erklärt, dass diese Bilder durch ihre Masse die alleinige Aufmerksamkeit des einen Beobachters fesselten. Die Bilder jenes Stadiums verbreiten sich über viele Querschnitte und lange Partien von Längsschnitten.

Die übrigen Formen sind im Allgemeinen seltner. Ich kann über ihre Anordnung das unterschreiben, was v. Wiedersperg darüber aussagt. Ich fand auf Querschnitten der Kanälchen meistens nur eine Umwandlungsform der Samenbildner mit der dieser Form entsprechenden Gruppirung und Wandungsstruktur. Auf Längsschnitten kommen mehrere Stadien nebeneinander vor, und zwar gewöhnlich in der Anordnung, dass gegenüberliegende Stellen der Wandung, die demnach einem idealen Querschnitt entsprechen, dasselbe Stadium, die örtlich benachbarten Abschnitte aber die morphologisch nächststehenden Formen entbielten.

Zum Schluss dieses Abschnittes habe ich noch über den Inhalt des Kanälchenlumens anzugeben, dass dasselbe meist Spermatozoen, zelligen Detritus mit Fettkügelchen, auch wohl vereinzelte Zellen von den Typen dd und ee enthielt. In Kanälchenabschnitten, die das III. und IV. Stadium aufweisen, schien mir das Lumen auffallend häufig leer von körperlichen Elementen. Am regelmässigsten tritt die Anwesenheit der Spermatozoen im Lumen mit den Wandabschnitten V-I zusammen, wo verschiedene Uebergangsbilder zwischen ihrer bündelweisen Lagerung innerhalb der Wand und einer gleichmässigen Vertheilung im Lumen zu beobachten sind.

Ich rekapitulire noch einmal den Untersuchungsgang des ganzen Abschnitts, um das Resultat der letzten Kapitel zusammenfassen zu können.

Ich ging von den charakteristischen Elementen des funktionirenden Hodenkanälchens, den Samenkörpern und den ihnen unmittelbar nahe stehenden Elementformen aus, studirte zuerst ihre Morphologie, dann ihre Anordnung zu einander und zu den ihnen eigenthümlichen Fusselementen, endlich die Form und Anordnung der übrigen Zellen des Samenkanälchens, sowie die Lagerungsverbältnisse, durch die die letzteren mit Samenbildnergruppen zusammen die Wandung des Samenkanälchens bilden.

Dr. Carl Benda:

Es hat sich dabei also das herausgestellt: die Wandung des funktionirenden Samenkanälchens besteht aus einer Reihe, im Längsverlauf des Kanälchens regelmässig angeordneter Abschnitte. Die einzelnen Abschnitte unterscheiden sich durch die in ihnen enthaltene Form und Anordnung der Samenbildner oder durch das Fehlen derselben, ferner durch die jedem gesetzmässig zukommende Form und Anordnung der übrigen Wandzellen von einander. Ich konnte etwa fünf derartige Haupttypen der Wandungsstruktur und einige Uebergangsformen kennzeichnen. Da ich nun zu jeder der mir bekannten Samenbildnerformen den entsprechenden Wandungstypus und endlich den mit dem Fehlen der Samenbildner verbundenen gesehen und beschrieben habe, darf ich hoffen, die meiner Untersuchungsmethode zustehende Einsicht von dem Bau des funktionirenden Samenkanälchens der Säugethiere erhalten zu haben.

II. Abschnitt. Der Verlauf der Spermatogenese der Säugethiere.

Jeder Versuch, die im vorigen Abschnitt erbrachten Daten für Schlüsse auf den vermuthlichen Verlauf der Spermatogenese der Säugethiere zu verwerthen, basirt auf der, anderweitig zu beweisenden, übrigens aber kaum anfechtbaren Voraussetzung, dass die beschriebenen Strukturverhältnisse der Kanälchenwand nicht bleibenden morphologischen Typen, sondern zufällig fixirten Stadien eines oder mehrerer formativer Processe entsprechen, die im ganzen Hoden nach den gleichen Gesetzen verlaufen.

Bevor wir aber daran gehen, diese Stadien zu einander in Beziehung zu bringen, haben wir zweier, dabei in Betracht kommender Fehlerquellen zu gedenken: es wird erstens möglich sein, ein wesentliches Stadium übersehen zu haben, und zweitens wird eine durch die Präparation bedingte Kunstproduktion ein wesentliches Stadium vortäuschen können.

Der erste Punkt ist insofern verhängnissvoll, als wir in der That keinen objektiven Anhalt dafür besitzen, wie weit unsere Beobachtungen erschöpfend sind. Namentlich dürfen wir Beobachtungen nicht darum für erschöpfend halten, weil sich aus ihnen ein bestechendes Bild der Vorgänge ableiten lässt, sondern die Probe auf das Facit muss umgekehrt, ausfallen: wir dürfen eine

78

Konstruktion der Processe nur dann für befriedigend halten, wenn sie auf alle vorliegenden Beobachtungen anzuwenden ist, und jede Darstellung, die mit mehr Beobachtungen harmonirt als eine andere, kann vor dieser unbedingt den Vorzug beanspruchen. In dieser Hinsicht ermuthigt mich das Bewusstsein, mich fast durchgängig auf erweiternde, nicht auf widersprechende Beobachtungen gegenüber den Voruntersuchern zu stützen, und lässt mich hoffen, dass bei Divergenzen der Meinung meine Folgerungen die zwingenderen sind. Ebenso muss ich es allerdings späteren Arbeiten überlassen, die Lücken meines Gesichtskreises aufzudecken und darnach meine Anschauungen zu korrigiren.

Hinsichtlich der zweiten Fehlerquelle, durch Kunstprodukte über Formverhältnisse getäuscht zu werden, scheine ich allerdings den Vorwurf grosser Einseitigkeit meiner Methodik auf mich zu laden. Da ich es aber keineswegs unterliess, mich davon zu überzeugen, dass die frische Untersuchung sowie die Anwendung anderer Konservirungen viel ungleichmässigere Resultate giebt, habe ich mich nach Möglichkeit durch die Anwendung solcher Reagentien, deren günstiger Einfluss auf die hier in Betracht kommenden Zell- und Kernstrukturen bekannt ist, sicher gestellt, zumal meine Ergebnisse mit denen der Voruntersucher, auch wenn diese mit sehr differenten Methoden gearbeitet hatten, durchaus vergleichbar geblieben sind. Im Uebrigen scheint mir die Bedeutung dieser Fehlerquelle vielfach überschätzt zu werden. Zugegeben, dass beispielsweise die fädige Verbindung zwischen einem Fusselement und einem Samenbildner so, wie sie sich in meinen Präparaten darstellt, ein Kunstprodukt ist, d. h. nicht dem Verhalten im lebenden Gewebe entspricht, so sehen wir doch, dass unter genau den gleichen Bedingungen nicht die gleiche Verbindung zwischen andern Elementen dargestellt wird, und können darum schliessen, dass zwischen jenen zwei Zellarten eine besondere Beziehung besteht, während allerdings daraus, dass jene Verbindung in Präparaten häufig nicht sichtbar ist, keineswegs gefolgert werden könnte, dass sie im Leben nicht existirt. Das heisst allgemein: da wir im vorliegenden Falle die direkte Untersuchung des lebenden Gewebes nicht vornehmen können, sind wir nach dem heutigen Stande unserer Erfahrungen darauf angewiesen, uns auf die mittels erprobter, intensiver Härtungsmittel am lebenden Element fixirten Strukturbilder zu stützen. Wir sind uns dabei bewusst, mit Kunstpro-

Dr. Carl Benda:

dukten zu arbeiten, meinen aber, vor allen Dingen jene schwer kontrollirbaren Kunstproduktionen vermieden zu haben, die sowohl bei der sogenannten frischen Untersuchung, wie bei verschiedenen unsicheren Härtungsmethoden aus dem allmählichen Absterben und einer theilweisen Maceration der Gewebe resultiren. Die bei der Anwendung schnell abtödtender und schnell koagulirender Reagentien darstellbaren Gebilde müssen, wenn sie mit Regelmässigkeit auftreten, jedenfalls von chemischen und physikalischen Eigenschaften des lebenden Gewebes abhängig sein, und dürfen uns so lange als die Fixirung des Lebenszustandes gelten, als sie nicht durch die Beobachtung des lebenden Elementes selbst korrigirt werden. Keineswegs kann aber die Zerstörung eines solchen Strukturverhältnisses durch irgend eine andere Präparationsmethode als Beweis gegen das vitale Bestehen desselben angezogen werden.

Unter diesen Voraussetzungen und Einschränkungen will ich nunmehr daran gehen, meine Ansichten über den Verlauf der Sekretionsvorgänge im Säugethierhoden zu entwickeln.

1. Kapitel. Die Umwandlung der Samenbildner.

Ich habe wohl kaum Widerspruch zu befürchten, wenn ich die oben beschriebene Reihe von Samenbildnerformen im Grossen und Ganzen als die Reihenfolge der Stadien anspreche, durch die sich das Spermatozoon aus den Bestandtheilen einer Zelle, die vorläufig als Samenbildner bezeichnet wurde, differenzirt, das heisst, dieser Process verläuft in einer Periode, die die vier dort beschriebenen Stadien umfasst. Was nun die Einzelheiten dieses Processes betrifft, so legt die grosse Mannichfaltigkeit, die in einem so kleinen Beobachtungskreise zu Tage trat, grosse Vorsicht für die Feststellung des Gesetzmässigen auf. Vor Allem verdient allerdings diese Mannichfaltigkeit selbst Beachtung; sie gestattet eine Schätzung des Spielraumes, der für die Individualisirung der Vorgänge selbst bei nahe verwandten Spezies vorhanden ist, und lässt immerhin schon Andeutungen von einer Gruppirung verwandtschaftlicher Typen herausfinden.

Im Uebrigen lenken besonders die Differenzirungen am Schwanzpol des Kernes die Aufmerksamkeit auf sich, obgleich ihre Deutung sehr dunkel bleibt. Anffänglich habe ich der Schwanzkappe besondere morphologische Bedeutung beigemessen, besonders, weil ich sie mit dem "weniger lichtbrechenden" Kerntheil

der Autoren identisch glaubte. Nachdem ich dies als irrthümlich erkannt und auch das Fehlen dieses Gebildes beim Eber konstatirt habe, bin ich sicher, dass es sich nicht um die Anlage eines persistenten Theiles des Spermatozoons handelt, wie dies Klein annimmt, der das Mittelstück Schweigger-Seidel's daraus entstehen lässt. "Die Schwanzkappe geht bei der Reife des Spermatozoons au Grunde; ihre Reste scheinen höchstens in formlosen Anhängseln des jungen Spermatozoonschwanzes fortzudauern.

Auch die ursprünglich so differente Entwickelung eines Kuppentheiles mancher Samenbildnerkerne lässt in der endgültigen Gestalt des Spermatozoons wenig Spuren zurück. Einen der Valentin'chen Querstreifen des Kopfes möchte ich mit v. Brunn für eine solche Spur ansehen. Ich halte es für möglich, dass dieses Gebilde bei andern noch nicht untersuchten Spezies eine bedeutendere Rolle spielt, die auf die vorliegenden Thatsachen einiges Licht werfen könnte.

Im Uebrigen scheint die Differenzirung sowohl der Kappe wie des Kuppentheils mit der Entstehung des Schwanzfadens in Bezichung zu stehen, und das Verhalten jener Gebilde dürfte die wichtigsten Daten für die Wachsthumsrichtung des Schwanzes geben. Da ich bei geschlossener Schwanzkappe nie die protoplasmatischen Anhängsel der Zelle, aus denen sich nach der Mehrzahl der Autoren der Schwanz bilden soll, in den Zellleib eindringen sah, wohl aber oft den Schwanzfaden in der geschlossenen Schwanzkappe erkannte, schliesse ich mich der Anschauung v. Kölliker's und Biondi's an, dass auch der Schwanz vom Kern aus entsteht; und zwar, wie ich glaube, als ein direkter Ausläufer des Chromatintheils. Die Schwanzkappe würde ich dann mit Biondi als die Hervorwölbung der achromatischen Kernmembran erklären, die bei einigen Spezies so besonders resistent sein mag, dass sie von dem hervorwachsenden Schwanz als lange Scheide berausgetrieben wird, ehe sie gesprengt wird und den Schwanz frei giebt, während sie beim Eber sofort durchbohrt ist. und der Schwanz gleich frei in den Zellleib vorwächst. Für diese Deutung spräche auch der Befund einer Fortsetzung der Membran auf die vordere Kernhälfte, wie ich ihn beim Hunde erwähnt habe.

Ueber die Appendikulargebilde des Spitzenpols habe ich weiter unten zu sprechen ¹).

1) Es ist hier zu erwähnen, dass Biondi auch in einer neulichen Archiv f. mikrosk. Anstomie. Bd. 30.

Dr. Carl Benda:

Die übereinstimmenden Momente im Verlauf der Metamorphose bei den verschiedenen untersuchten Spezies finde ich darin, dass sich, ausgehend von jener Form, in der der Kern eine Chromatinblase darstellt (II), zuerst der Schwanz anlegt (III), darauf die endgültige Gestaltung des Kopfes durch Abplattung der Chromatinkapsel erfolgt, wobei der vorher vorhandene, wahrscheinlich mit Kernsaft erfüllte centrale Hohlraum verschwindet (IV) und schliesslich das reife Spermatozoon von seinen cellulären Hüllen befreit wird (V).

Ich habe mich also, um den Inhalt dieses Kapitels zusammenzufassen, nicht davon überzeugt, dass der Zellleib des Samenbildners persistente Bestandtheile des Säugethierspermatozoons liefert, sondern ich leite letzteres gänzlich vom Zellkern und zwar hauptsächlich von dessen Chromatinantheil, der jedenfalls den Kopf bildet, ab. Ich füge aber hinzu, dass ich in der Thatsache, dass für jedes Spermatozoon ein ganzer Samenbildner verbraucht wird, ein vermittelndes Moment gegen die Verhältnisse anderer Thierklassen und gegen die Anschauungen andersmeinender Autoren sehe, da sich auf diesem Wege der Standpunkt wohl vertreten lässt, dass auch das Säugethierspermatozoon einem Zellindividuum entspricht.

2. Kapitel. Die Sekretionsschübe.

Der Umstand, dass sich an jeder einzelnen Stelle der Kanälchenwand immer nur ein Umwandlungsstadium der Samenbildner vorfindet, spricht gegen die Möglichkeit, dass der Vorgang der Samensekretion ein eigentlich kontinuirlicher sei, wie dies etwa für den Verhornungsprozess der Epidermis angenommen werden muss. Streng genommen ist eine derartige Kontinuirlichkeit auch nicht von Biondi behauptet worden, obgleich dieser Autor der einzige ist, der ein Fortschreiten der Umwandlung vom Centrum zur Peripherie annimmt. Auch er gesteht zu, dass erst, wenn die Umwandlung seiner "Tochterzellen" in Spermatozoen vollendet ist, die neuen, aus der Mutterzelle entstandenen Tochterzellen ihre

Publikation, die erst nach Abschluss dieser Untersuchungen in meine Hände gelangte (Breslauer ärztl. Zeitschr. 1887, p. 68: Ueber die Entwickelung der Samenfäden des Menschen), die Behauptung aufrecht hält, gesehen zu haben, dass sich der Spermatozoenkopf aus dem Spitzenknopf entwickelt. Dies wird schon p. 605 der ersten Publikation gesagt, aber in keiner Weise bewiesen.

Umwandlung beginnen und dass, wenn seine "Zellsäule" durch Umwandlung erschöpft ist, erst die Gesammtregeneration der Zellsäule erfolgt, ehe an derselben Stelle die Sekretion neubeginnt.

All diesen Beobachtungen ist vielmehr das Eine mit Sicherheit zu entnehmen, dass an jeder einzelnen Stelle des Samenkanälchens ein ganzer Haufen Samenbildner gleichzeitig seine Umwandlung von der Zelle zum Spermatozoon durchmacht, und dass nicht eher, als diese Umwandlung in allen Phasen vollendet ist, neue Zellen in den gleichen Process eintreten.

Die Sekretionerfolgtdemnach exquisit schubweise. Die Fertigstellung jedes Schubes nimmt eine Periode ein, die sich ebenso wie die Umbildung des einzelnen Samenbildners durch die vier Stadien vom II. bis zum V. Wandtypus erstreck t.

3. Kapitel. Die Vorgänge der Zell-produktion im Samenkanälchen.

Bevor wir die eigentliche Provenienz der Samenbildner selbst untersuchen, haben wir die zellbildenden Vorgänge des funktionirenden Samenkanälchens im Allgemeinen zu verfolgen.

Biondi hat davon eine durch ihre Einfachheit höchst bestechende Darstellung gegeben. Eine Zelle der ersten (peripherischen) Zone erzeugt mehrfach Zellen der zweiten; aus diesen entstehen Zellen der dritten (Tochterzellen). Später wandelt sich die Zelle der zweiten Zone und schliesslich die Stammzelle selbst in Tochterzellen um. Die Regeneration der Sänle erfolgt von einer seitlich eingeschobenen Stammzelle.

Da Biondi diese Vorgänge selbstverständlich nicht beobachtet, sondern nur aus gewissen Phasen rekonstruirt haben kann, dürfen wir seine Beweise prüfen. Vor allem musste ich die Thatsache, auf die er sich besonders stützt, die genaue Richtung der Säulen in Abrede stellen, da ich die Glieder der peripherischen und der zweiten Schicht keineswegs in so regelmässiger Correspondenz fand, wie dort supponirt wird.

Zweitens steht aber jene Darstellung mit vielen Beobachtungen in Widerspruch. Sie passt nicht auf die grossen Abschnitte der Samenkanälchen, in denen keine Spur jener Säulenordnung erkennbar ist; sie berücksichtigt nicht die interessanten Wechselbeziehungen, die zwischen der Zellbildung und der Zellmetamorphose an jeder Stelle der Kanälchenwand herrschen; sie ist einzig und allein auf die Betrachtung von Durchschnitten und Schrägschnitten meiner Typen V—I basirt.

Auch von Wiedersperg ist nicht zur Klarheit über die betreffenden Vorgänge gelangt. Er ergeht sich in Spekulationen über die möglichen Gründe, aus denen die Beobachtung der Zelltheilung nicht an allen Orten angängig sein könnte, ohne die nächstliegenden Konsequenzen aus seinen ganz zutreffenden Beobachtungen zu ziehen.

Dennoch ist der richtige Weg bereits längst von v. Ebner, Sertoli, Renson, Herbert H. Brown beschritten, und von letzterem Forscher mit solcher Schärfe durchgeführt, dass ich ihm nur in fast allen Punkten folgen kann.

Wenn wir alle Elemente der Kanälchenwand in der Umgebung eines Sekretionsschubes in einer, dem Fortschreiten der Sekretion korrespondirenden Veränderung begriffen finden, ist diese Beobachtung nur dahin zu deuten, dass die Vorgänge in jenen Elementen in ähnlichen Perioden, wie die Samenbildnermetamorphose verlaufen. Wir haben daher jedes Element durch die ganze Periode zu verfolgen.

Ich beginne diese Betrachtung mit den Zellen ee, die ich mit Biondials "Tochterzellen" bezeichnen kann.

Nur in den ziemlich spärlich verstreuten Bildern, die die ersten Reifungserscheinungen eines Spermatozoenschubes zeigen, also in meinem Wandtypus V sehen wir die Zelltheilungen, aus denen die Tochterzellen entstehen. Sobald die Ausstossung der Spermatozoen aus der Kanälchenwand deutlicher wird, sind die Tochterzellsäulen meist völlig ausgebildet und enthalten keine Karyokinesen mehr. Die Zellen vergrössern sich dann nur noch, wobei sie sich gegeneinander abplatten und schliesslich (I) die ganze innerste Zone einnehmen. Ihre ursprüngliche Anreihung ist offenbar ein Resultat ihrer vorwiegend einseitigen Bildungsrichtung, da die Theilungen fast durchgehends radiär verlaufen; indess ist es nicht selten, dass auch Elemente seitlich herausgedrängt werden.

Gleichzeitig mit der Entstehung der Tochterzellen sind in dem V. Stadium die distalen Reihen der Zellen dd verschwunden. Wir müssen annehmen, dass sie in die Bildung der Tochterzellen aufgegangen sind, und wir dürfen ihnen den von Biondi ange-

wandten Namen "Mutterzellen" belassen. Diese Zellen fanden wir im I. und II. Stadium als zweite Schicht; sie wurden später (III und IV) gegen das Lumen in mehreren Reihen verschoben, wobei keine weitere Vermehrung stattzufinden scheint. Beim Verschwinden dieser distalen Reihen finden wir aber (V) bereits wieder eine vollständige Mutterzellenschicht als zweite Zone.

Diese Schicht ist weder von den Theilungen der alten Mutterzellen zurückgeblieben, noch etwa frisch durch Theilungen aus der peripherischen Schicht vorgeschoben worden. Sie ist, wie in den Typen III und IV žu verfolgen, durch allmäbliche Rangirung der Zellen bb (Brown's growing cells), die ich "Ersatzmutterzellen" nennen will, entstanden. Diese Zellen können wir bis in's II. Stadium zurück verfolgen, wo sie in der peripherischen Schicht neben den Zellen aa und den Fusszellen lagern. Sie müssen demnach den Zelltheilungen entstammen, die dort bei manchen Thieren (Stier) schon frühzeitig beginnen, in ihrer Hauptmenge aber zwischen dem V. und I. Stadium, also etwas später als die Theilungen der Mutterzellen, vor sich gehen.

Auch diese Theilungen sind wahrscheinlich durchgehends indirckt, obgleich es auffallend ist, dass die Mitosen eigentlich nur vereinzelt zu beobachten sind. Vielleicht darf man dies auf ihren schnellen Ablauf beziehen; das Vorhandensein karyokinetischer Figuren dieser Schicht ist aber durch Brown und mich unzweifelbaft konstatirt.

Die Theilungen der peripherischen Schicht haben eine wichtige Eigenheit, die namentlich Biondi gegentiber zu betonen ist: sie produciren nur Elemente der peripherischen Schicht. Ich schliesse dies erstens aus der Axenrichtung der Mitome, die immer mehr oder weniger der Basalmembran parallel läuft. Besonders aber wird dieses Gesetz durch den Umstand belegt, dass gerade während jener Theilungen die scharfe Abgrenzung zwischen peripherischer und zweiter Zone entsteht, die im I. Stadium so ausgesprochen ist. Dieselbe erklärt sich nur durch die ausschliesslich seitliche Vermehrung der Elemente und sie verschwindet, sobald Zellen von der Peripherie nach innen vorrticken.

Von wo nehmen nun die produktiven Vorgänge der äusseren Zone ihren Ausgang? Es kommen dabei die beiden vor der Vermehrungsphase allein in der peripherischen Schicht vorhandenen Zellen aa und die Fusselemente in Frage.

Nach Biondi, der zwischen beiden Zellarten nicht unterscheidet und beide in die Kategorie seiner "Stammzellen" rechnet, ist die Frage unerheblich.

Nach Brown, der von vorneherein die Fusselemente als gänzlich differente Gebilde auffasst, kommen nur die Zellen aa, seine spore cells, in Betracht.

Ich stelle mich aus folgenden Gründen auf seine Seite. Bei manchen Spezies beginnen die Zelltheilungen der äusseren Zone schon im IV., bei den andern Anfangs des V. Stadiums, d. h. zu Zeiten, wo die Fusselemente noch in deutlichen Beziehungen zu den Samenbildnern stehen. Dass die Fusselemente unter diesen Umständen indirekte Kerntheilungen eingehen, oder auf eine andere Weise an Zellneubildungen Theil nehmen sollten, ist mit Sicherheit auszuschliessen; diese ersten Theilungen können allein von den Zellen aa ausgehen. Später (I), wo die Fusszellen von den Samenbildnern getrennt und oft ganz auf die äusserste Schicht beschränkt liegen, wäre eine Entscheidung durch die Beobachtung, wie ich glaube, unmöglich, aber man wird doch kaum annehmen wollen, dass die Fusszellen nun plötzlich als gleichwerthig mit den Zellen aa auftreten werden, nachdem sie sich solange funktionell durchaus von ihnen unterschieden. Ich nehme also auch an, dass die Regeneration der äussersten Schicht von den Zellen aa ausgeht und dass diese somit als Vorfahren der Mutter- und Tochterzellen den Namen der "Stammzellen" beanspruchen dürfen.

Hierin soll aber nichts über das Verhältniss dieser Stammzellen zu den Fusszellen antecipirt sein, ein Verhältniss, welches der Erkenntniss besondere Schwierigkeiten in den Weg legt.

Es ist nicht wahrscheinlich, dass ein eiserner Bestand an Fusszellen für die ganze Funktionsdauer im Hodenkanälchen vorhanden sein sollte; es ist sogar ziemlich sicher, dass im V. Stadium bei der Ausstossung der Spermatozoen Füsse zu Grunde gehen. Woher erfolgt nun deren Regeneration?

Ich bin in meinen ersten Publikationen ziemlich positiv für die Gleichartigkeit aller Elemente des Samenkanälchens eingetreten, worin eingeschlossen wäre, dass ich jene Regeneration auch auf die Zellen aa zurückführe. Ich muss aber gestehen, dass mir seitdem vom vergleichend histologischen Standpunkte dagegen schwere

Bedenken aufgestiegen sind, da mir, wie ich aus noch nicht abgeschlossenen Untersuchungen vorweg nehmen will, für die andern Wirbelthierklassen jene Homogenität der Elemente nicht durchführbar erscheint. Was mich damals veranlasste, in dieser Beziehung Biondi und Merkel beizutreten, und was ich auch heute noch aufrecht halten kann, ist der Umstand, dass ich bisher keine Phänomene gefunden habe, die auf einen anderweitigen Ersatz der Fusselemente deuten, namentlich sah ich an ihnen selbst keine deutlichen Theilungsvorgänge, aus denen auf eine eigenartige Vermehrung dieser Zellen geschlossen werden könnte. Daher ist mir auch jetzt nicht undenkbar, dass die Fusszellen durch Differenzirungen von Theilungsprodukten der Zellen as entstehen könnten, und es finden sich gewiss Zellformen, die man für Uebergangsformen erklären könnte. Zu Gunsten der zahlreichen Forscher, die für die Heterogenität der beiden Zellarten eintreten, bleibt der Umstand bedentungsvoll, dass im funktionirenden Hoden kein Stadium existirt, in dem das Samenkanälchen gar keine Fusszellen aufweist. Somit scheint es mir nöthig, die Frage nach den genetischen Beziehungen von Fuss und Stammzellen in dieser Arbeit in suspenso zu lassen, und meine frühere Entscheidung vorläufig zurückzunehmen.

Das unmittelbare Resultat der Theilungsvorgänge in der peripherischen Zone ist überhaupt sehr schwer zu erkennen, weil der Process gleichzeitig an vielen Elementen vor sich geht, sehr schnell verläuft und sofort sehr viele und kleine neue Elemente entstehen, die sich entweder weiter theilen oder andere Differenzirungen eingehen. Es bleibt daher nicht nur dunkel, ob Fusszellen bei diesen Theilungen neugebildet werden, sondern auch ob die Ersatzmutterzellen als unmittelbares Theilungsprodukt, oder erst durch Differenzirung aus andern neugebildeten Zellen entstehen. Es wäre möglich, dass ein Theil der neuentstandenen Kerne nicht wieder ganz zu dem Ruhestadium des Stammzellenkernes zurückkehrt, sondern gleich aus einer vorangehenden Mitose den Charakter des Kernes der Ersatzmutterzelle annimmt, denn letzterer unterscheidet sich von jenem nur durch das Verhalten des Chromatins. Ich halte es indess für wahrscheinlicher, dass das unmittelbare Theilungsprodukt immer nur Stammzellen sind, weil man dies bei den langsamen Theilungen der peripherischen Zone, die beim Stier in früheren Stadien auftreten, als sicher betrachten kann.

Wir hätten demnach im Samenkanälchen zwei Zellbildungsprocesse zu unterscheiden, die nicht nur durch ihren Ort und ihren Verlauf, sondern auch durch ihren Effekt total verschieden sind.

Die Zellbildung der peripherischen Zone spielt sich mit wenigen Ausnahmen völlig zwischen V. und I. Stadium ab, geht von den ruhenden Kernen der Stammzellen aus, verläuft in der gewöhnlichen Weise mit dem schnellen Wechsel der Mitosen und hat vermuthlich eine Neubildung von Stammzellen zum alleinigen Effekt.

Für den zweiten Process wandert zuerst ein Theil dieser jungen Stammzellen unter charakteristischen Veränderungen aus der peripherischen Zone nach innen. Das Movens dieser sicherlich passiven Wanderung liegt wohl unzweifelhaft anfänglich in der Vergrösserung der wandernden Elemente und in gewissen Veränderungen der Nachbarelemente, wodurch jene aus der peripherischen Zone hinausgedrängt werden. Das weitere Vorschieben der Mutterzellen wird durch die nachrückenden Ersatzmutterzellen bewirkt.

Einige Schwierigkeit bietet die Deutung der in diesem Process auftretenden Zwischenformen. In dieser Beziehung ist von Bedeutung, dass die "Mutterzelle" kein weiteres Theilungsprodukt der Stammzelle darstellt, sondern selbst nichts als eine differenzirte, aus der peripherischen Schicht mit dem Zwischenstadium der "Ersatzmutterzelle" verschobene Stammzelle ist, die erst nach solchen Vorbereitungen in die Theilungen eingeht, aus denen die Tochterzellen entstehen. Diese morphologischen Differenzirungen bedeuten also nichts als vorbereitende Mitosen der Kerntheilung. Das Eigenartige und noch wenig Bekannte dieses Verbältnisses liegt nur darin, dass jene sonst so vorübergehenden und nur zufällig fixirbaren Phasen der indirekten Kerntheilung in den Hodenzellen der Sängethiere so langsam und so regelmässig verlaufen, dass sie für ganz bestimmte Stadien jenes zweiten Zellbildungsprocesses typisch werden, und uns für die wunderbare Regelung dieses Processes anatomische Kennzeichen bieten. Ich bemerke, dass dieses Verhältniss im Amphibienhoden nicht besteht, wo es sonst sicher die Aufmerksamkeit des trefflichen Kenners dieser Vorgänge, W. Flemming's, der die Kerntheilungen dort mehrfach untersucht hat, erregt hätte.

Der Verlauf des zweiten Processes gestaltet sich also folgendermassen: Eine Anzahl Stammzellen verlässt gleichzeitig die

peripherische Schicht, erreicht gleichzeitig das feinfädige Spirem der Ersatzmutterzellen, das grobfädige der Mutterzellen und geht gleichzeitig durch Theilungen in Tochterzellen über; sie erreicht aber nie eher den neuen Kernzustand, ehe ihn nicht die Zellen des vorhergehenden Schubes verlassen haben. Wenn wir danach die Tochterzellen als Repräsentanten eines Stammzellenschubes, der seine Entwickelung abgeschlossen bat, ansehen können, stellen Mutterzellen und Ersatzmutterzellen zwei fernere Schübe dar. Das gleichzeitige Vorkommen dieser Formen im I. Stadium ist also so zu deuten, dass immer, wenn eine Generation Tochterzellen producirt ist, das Material für eine zweite Produktion schon als Mutterzellen bereit liegt, und die Vorbereitung einer dritten Generation beginnt, während die jetzt ruhenden Stammzellen der äusseren Zone die unerschöpfliche Quelle weiterer Generationen darstellen. Das weitere Vorrücken der Generationen ist nun dahin geregelt, dass die vorbereitenden Veränderungen jedes Stammzellenschubes sich auf zwei Umwandlungsperioden von Samenbildnerschüben vertheilen, und dass mit der Reifung eines Spermatozoenschubes immer die Fertigstellung einer Tochterzellgeneration zusammenfällt.

Während also der eine zellbildende Process eine periodische Vermehrung der Stammzellen bewirkt, ist das Resultat des zweiten, kurz gesagt, die schubweise Entstehung von Tochterzellen aus einem Theil der Stammzellen in genau geregelten Perioden, die ebenfalls zu den Perioden der Samenbildnermetamorphose in bestimmtem Verhältniss stehen.

Wir stehen jetzt vor der schwierigsten Frage unseres Gebietes, der nach den Beziehungen zwischen Tochterzellen, Samenbildnern und Fusszellen. Bei der Beantwortung haben sämmtliche nur möglichen Anschauungen ihre Vertreter gefunden.

1) Nach v. Wiedersperg, Gruenhagen (in seiner ersten vorläufigen Mittheilung) und Biondi wandeln sich die Tochterzellen in Samenbildner um, ohne dass die Fusszellen dabei eine Rolle spielen, welche letzteren von v. Wiedersperg und Biondi gar nicht anerkannt werden, nach Gruenhagen indess noch mit den reifen Spermatozoen konfluiren sollen.

2) Die Entstehung der samenbildenden Elemente geht direkt (v. Ebner, Pouchet) oder indirekt (Neumann, Balbiani, v. Mihalkovicz, v. la Valette St. George) von den Fusszellen aus, während die Tochterzellen für die Samenbildung bedeutungslos bleiben.

Dr. Carl Benda:

3) Die Tochterzellen treten mit den Fusszellen in Beziehung und wandeln sich in Samenbildner um. Hier tritt ein Theil der Autoren für die blosse Anlagerung der Tochterzellen an die Füsse (Sertoli, Merkel, Helmann, Krause, Brown), ein anderer Theil für eine wirkliche Vereinigung beider Zellarten ein (Renson, Swaën und Masquelin, Benda, Gruenhagen [Lehrbuch der Physiologie]).

Ich werde versuchen, meine Stellungnahme in dieser Frage in den zwei folgenden Kapiteln zu begründen.

4. Kapitel. Existirt eine Beziehung der Samenbildner zu den Fusszellen?

Alle Autoren seit Sertoli hatten in dem einen Punkte eine erfreuliche Uebereinstimmung gezeigt, dass sie die verschiedenen Beobachtungen, die die eigenthümlichen Gruppirungen der samenbildenden Elemente sowie die Existenz von Protoplasmastreifen zwischen den Samenbildnern und der Basalmembran darlegten, auf besondere Beziehungen der Samenbildner zu Zellen der peripherischen Schicht zurückführten und nur über Art und Entstehung dieser Beziehungen differirten. Es war nun höchst befremdend - es ist dies thatsächlich der Punkt, der mich allein zu dieser Arbeit anregte -dass gerade die drei neusten auf die besten Methoden begründeten Arbeiten übereinstimmend auch diese schwache Grundlage einer Einigung in Frage stellten, indem sie zum Theil die einschlägigen Thatsachen übersahen (v. Wiedersperg), z. Th. unter theilweiser Bestätigung der Beobachtungen eine ganz abweichende Deutung ver-Da Gruenhagen in der betreffenden Mittheilung auf fochten. keine Einzelheiten eingeht und übrigens seine Anschauung schon völlig geändert hat, habe ich nur auf Biondi's Ansichten ausführlich einzugehen. Dieser leugnet die Eigenart der Fusszellen, erklärt die Verbindung zwischen peripherisch gelegenen Elementen und Samenbildnern für ein Kunstprodukt und giebt ein höchst geschicktes System, durch welches er jene Phänomene erklärt, ohne auf die angefochtene Verhindung zu rekurriren. Diese drei Einwände betreffen die Hauptgesichtspunkte, von denen die vorliegende Frage überhaupt zu beleuchten ist, und wir haben dieselben daher gesondert zu betrachten.

Es fragt sich also zuerst, ob die Fusselemente eigenartige Zellen sind. Die Stellungnahme Biondi's in diesem Punkte be-

90

zeichnet Gruenhagen, der sonst in vielen Punkten mit Biondi ehemals harmonirte, als "unverständlich". Man kann, wie ich es thue, die Frage nach der genetischen Verschiedenheit der Fusszellen offen lassen, man kann sogar fest überzeugt sein, dass diese Verschiedenheit keines Falls so bedeutend ist, wie sie nach Sertoli's Auffassung erscheinen könnte, dessen cellule ramificate den Bindesubstanzen näher ständen, als den Epithelien. Dass aber die Fusszellen morphologisch und funktionell von den Stammzellen zu unterscheiden sind, wird keinem Beobachter entgehen, der diese Gebilde durch die ganze Reihe der Stadien verfolgt. Biondi's Widerspruch ist nur dadurch erklärlich, dass er jene Zellen nur im V. Stadium sah, wo sie während der Ausstossung der Spermatozoen in der That argen Insulten ausgesetzt scheinen und wahrscheinlich auch zum nicht geringen Theil dem Untergang geweiht sind.

Dass die Fusszellen einmal wirklich Zellen und keine Zerfliessungsprodukte sind, folgere ich erstens daraus, dass ich sie im ersten Typus als selbständige Gebilde finde, zweitens aus dem typischen Vorhandensein einer Protoplasmastruktur und eines Kernes. Dass letzterer bisweilen nicht im Schnitt mitgetroffen ist, ist wohl erklärlich; das Fehlen einer Zellmembran wird ebenso wenig als ernsthaftes Bedenken gelten können.

Dass die Fusszellen eine Sonderstellung gegentiber den anderen Elementen einnehmen, spricht sich in Eigenheiten ihrer Struktur und ihrer Lebensthätigkeit aus. Von den Struktureigenheiten ist wohl das grösste Gewicht auf die Labilität ihrer Begrenzung zu legen¹). Diese kann unmöglich all ein ein Zerfliessungsprodukt sein, denn eine solche Zerfliessung tritt unter den gleichen Bedingungen hier nur bei ganz bestimmten Elementen ein. Ich glaube zwar mit Biondi, dass die Formen, unter denen sich jene Zellen z. B. bei Isolirung präsentiren, nur zufällig unter dem Einfluss der Reagentien ent-

¹⁾ Biondi giebt jetzt sogar die Struktureigenthümlichkeiten des Kerns zu, auf die ich weniger Gewicht lege, da sie sich ja nach unseren beutigen Kenntnissen schon durch Theilungsphänomene ändern könnten und also weniger zur Charakteristik einer Zellgattung als eines Zellzustandes taugen. Dass diese Merkmale aber nicht erst beim Zerfliessen ausgedienter Stammzellen auftreten, sondern den Fusszellen in allen Phasen ihrer Funktion zukommen, müsste nach meiner Meinung auch in B.'s Präparaten zu erkennen sein.

standen sind. Mir scheint indess, dass ein solches Verhalten nur dadurch bedingt sein kann, dass die vorliegenden Elemente die einzigen membranlosen des Kanälchens sind. Ein Theil der Formveränderungen tritt aber so typisch auf, dass ich ihn in den engsten Zusammenhang zu der Lebensthätigkeit jener Zellen setze. Wenn wir nämlich die morphologischen Verhältnisse dieser Gebilde durch die verschiedenen Stadien der Samenbildungsperiode verfolgen, so müssen wir ihnen eine äusserst lebhafte aktive Beweglichkeit zusprechen. Dass die Zellkörper im V. Stadium sich strecken und die Kerne dem Lumen zugedrängt werden, ist wohl auf passive Veränderungen, die von den Nachbarelementen ausgehen, zu beziehen. Dass sich die Fusszellen aber nach dem II: Stadium, wo wir sie bei allen Spezies mehr oder weniger aufgerichtet fanden, entgegen der deutlichen Richtung des Wachtshumsdruckes wieder der Basalmembran nähern und sich dieser mit immer breiterer Basis anschmiegen, ist nur durch eine in ihnen liegende Thätigkeit zu erklären. Hierin zeigt sich schon die durchgreifende funktionelle Differenz gegen die Nachbarelemente, die, wie wir sahen, nur mit der Produktion der Tochterzellen beschäftigt sind, ohne dass eine Betheiligung der Fusszellen bei diesen Vorgängen wahrnehmbar ist.

Wir fragen zweitens, ob die Verbindung zwischen Samenbildnern und Fusszellen ein regelmässiges Strukturverhältniss ist. Dieselbe könnte, wie Biondi annimmt, ein Kunstprodukt sein.

Gegen die Beweisführung Biondi's ist indess jedenfalls entschiedener Einspruch zu erheben. Es gelang ihm mit Hülfe von Reagentien, besonders 10%iger Kochsalzlösung, die er bis sechs Stunden einwirken liess, das Bild jener Verbindung zu zerstören und daraus schliesst er, dass jene Verbindung vital nicht besteht, sondern ein zufälliges Gerinnungsprodukt ist.

Ich halte es ganz allgemein für keinen erlaubten Schluss, die artificielle Zerstörung eines Strukturverhältnisses für einen Beweis gegen die Existenz desselben auszugeben, da diese Methode zu den bedenklichsten Konsequenzen für unsere Kenntniss des Organischen führen müsste.

Technologisch spricht für die Existenz jener Verbindung die viel bedeutsamere Thatsache, dass es andern Beobachtern und auch mir gelang, die Samenbildner in Zusammenhang mit der Fusszelle durch Maceration zu isoliren.

Im übrigen muss ich bemerken, dass nicht nur die Kochsalzlösung, sondern auch andere ungenügende Härtungsmittel und sogar die ungentigende Einwirkung guter Härtungsmittel das Bild dieser Organisation nicht darzustellen vermag, weil es, wie ich durch vergleichende Härtungen konstatiren konnte, postmortal ganz von selbst zu Grunde geht. Das spricht nur für die ausserordentliche Zartheit der Organisation und erklärt die grosse Unsicherheit der Bilder jener Verbindung zur Gentige. Auch ich habe ja in der That keine Sicherheit, ob gerade mir die völlig lebensähnliche Darstellung gelungen ist; dies ist nur aus dem Grunde wahrscheinlich, weil mehrere gute Härtungsmittel ähnliche Resultate gaben. Dass für die Kunstproduktion kein zu grosser Spielraum bleibt, beweist am besten der Umstand, dass ich für die einzelnen Spezies gewisse Strukturen der Verbindung typisch fand. Hier an die regelmässige Wiederkehr zufälliger Gerinnungen zu glauben, würde doch wenig nahe liegen¹).

Wir kommen zu einer dritten Frage: Giebt es andere Erklärungen, die die vorliegenden Bilder plausibler deuten, als die Statuirung jener Verbindung?

Ich habe mir klar gemacht, dass, selbst wenn ich im vorigen Satze die Zuverlässigkeit meiner Bilder wahrscheinlich gemacht haben sollte, der weitere Einwand möglich wäre, dass die direkte Beobachtung ja nur den Zusammenhang einiger oder allenfalls der meisten Samenbildner mit Fusszellen demonstriren kann, dass damit aber noch keineswegs der Beweis für die Gesetzmässigkeit dieses Verhältnisses geführt ist. Dieser Beweis ist in der That, wie mir scheint, überhaupt nicht direkt zu erbringen. Dass wirklich alle Samenbildner mit den Fusszellen in Zusammenhang stehen müssen, folgt aus einer Reihe von Phänomenen, die ohne eine Fitation des proximalen Samenbildner-Pols absolut nicht zu erklären wären. Der Druck von Seiten der nachwachsenden Elemente, den v. Wiedersperg für die Gruppirung verantwortlich macht, würde auf freiliegende oder nur mit den proximal zunächst liegenden Zellen verwachsene Elemente nur den Vorschub in das Lumen be-

¹⁾ Den Nachweis, dass irgend ein Härtungsmittel im Stande sein sollte, eine den Spuren (?!) eines Spermatozoons entsprechende Veränderung der Protoplasmanasse in Gestalt deutlicher Fäden zu koaguliren, hat Bion di noch nicht erbracht, obgleich er diese Behauptung auch in der neuesten Publikation wiederholt.

wirken können. Noch unerklärlicher wäre die bei allen Spezies zu beobachtende Verlagerung der Samenbildner, die gerade entgegengesetzt der grössten Druckrichtung, nämlich vom Lumen gegen die Basalmembran hin erfolgt. In der Bekämpfung dieser Samenbildnerverlagerung liegt Biondi's Haupteinwand gegen unsere Auffassung der Beziehung von Samenbildner und Fusszelle. Jener Einwand entwickelt sich in dem ganzen Schema der Spermatogenese, welches Biondi giebt und ich habe dieses daher an hiesiger Stelle zu besprechen.

Nach Biondi würden sich nach der oben in seinem Sinne beschriebenen Entstehung seiner Zellsäulen diese vom Lumen her successive in Spermatozoen umwandeln: zuerst lägen proximal von den Tochterzellen Stamm- und Mutterzelle. Während die Tochterzellen zu Spermatozoen werden, wandelte sich die Mutterzelle in Tochterzellen, letztere in Spermatozoen um, schliesslich auch die Stammzelle in Mutterzelle, Tochterzellen und Spermatozoen. Erst nach Umwandlung der ganzen Säule erfolgte die Ausstossung der Spermatozoen durch den Druck der seitlichen Zellvermehrungen. Während der Ausstossung würde man entweder den Rest der Kernmembran der Stammzelle oder eine neue, von der Seite her vorgeschobene Stammzelle in der aus Protoplasmaresten gebildeten Strasse vorfinden. Hiernach läge also keine Verlagerung von Samenbildnern gegen die Basalmembran und gegen die Fusszelle vor; sondern jedes Spermatozoon bliebe bis zur Ausstossung an der Stelle, wo es gebildet wurde und befände sich nur in ganz zufälliger Beziehung zu der ihm an der Basalmembran korrespondirenden Zelle.

Ich habe nun schon im Vorhergehenden auseinandergesetzt, dass ich Biondi's Anschauung von der Zusammensetzung und Genese seiner Zellsäulen, sowie die von der successiven Umwandlung nicht theile und dass ich seine ganze Deduktion allein auf Bilder des fünften Stadiums bezüglich erachte; ich habe jetzt noch einige weitere Gegengründe anzuführen. Nach diesem Schema könnten nur reife Spermatozoen die Verbindung mit jenen peripherischen Elementen, die meinen Fusszellen entsprechen, zeigen. Dem kann ich zahllose Bilder aller untersuchten Spezies entgegenhalten, wo ich die Verbindung von Samenbildnern, die in den ersten Umwandlungsstadien stehen und nahe dem Lumen liegen, nach den Fusszellen hin quer durch die Mutterzellenschicht hindurch ver-

folgen konnte und sicher ausschliessen muss, dass ich die nach Biondi dazwischen liegende Mutterzelle übersah¹). Nach Biondi müsste ferner das Auftreten von Spermatozoen an der Basalmembran ein gewöhnliches Vorkommen sein. Ich habe es, wie mitgetheilt, allerdings bei der Ratte gesehen, behaupte aber, dass es schon bei Maus und Kaninchen nur selten, bei den anderen Spezies aber nie zu beobachten ist. Ich vermuthe, dass es auch Biond i nur bei der Ratte gesehen hat2), denn dort hat dieser höchst auffallende Anblick seine Aufmerksamkeit so gefesselt, dass er, um ihn zu deuten, sofort eine neue mit seinem übrigen Schema in striktem Widerspruch stehende Erklärung aufstellte, für die kein Bedürfniss vorläge, wenn das Vorrücken der Umwandlung bis zur Basalmembran die Regel wäre. Hiernach sollen bei der Ratte die der Basalmembran anliegenden Spermatozoen aus einer direkten Umwandlung des Stammzellenkernes ohne Interkurrenz von Tochterzellen hervorgegangen sein. Dass, wenn dies möglich wäre, der Zweck all der anderen komplicirten Einrichtungen völlig dankel bliebe, wird weiter nicht aufgeklärt. Es erhellt, dass hier nur, um die klar zu beobachtende Thatsache der Verlagerung der Spermatozoen zu umgehen, viel grössere Schwierigkeiten des Verständnisses geschaffen werden. Ich sehe in diesen Widersprüchen mit den Beobachtungen und in sich selbst zwingende Beweise gegen das Schema Biondi's.

Ich kann also ebensowenig wie vor mir Renson und Brown umhin, die in den verschiedenen Wandabschnitten auftretenden Bilder der Lagerung der Samenbildner auf eine Verlage-

2) B. bestätigt bereits selbst diese Vermuthung, denn er erkennt jetzt an, dass beim Menschen im Gegensatz zur Ratte die Umwandlung nicht bis zur Basalmembran fortzuschreiten braucht, und dass dort die "Stammzelle", die er nunmehr auch als "Fusszelle" bezeichnet, am Grunde des Spermatozoenbündels erhalten bleiben kann. Von den andern zahlreichen Säugethierspezies, bei denen früher angeblich das gleiche Verhalten wie bei der Batte konstatirt wurde, ist nicht mehr die Rede. Ich glaube, dass hiermit die wichtigste Position seiner Beweisführung geräumt wird.

¹⁾ Bion di wiederholt, wie gesagt, in seiner neuesten Publikation die Behauptung, dass die von mir und ja auch von ihm gesehenen Verbindungsfäden die Spuren der ausgestossenen Spermatozoen seien. Dass diese Fäden aber nicht an den ausgestossenen Spermatozoen, sondern an den jungen Samenbildnern am deutlichsten erkennbar sind, glaube ich auf meinen Präparaten oft genug demonstrirt zu haben.

rung dieser Elemente zurückzuführen, die bei der Ratte geradezu excessiv in Erscheinung tritt, indess mehr oder weniger bei allen Spezies beobachtet werden kann. Die Verlagerung ist absolut oder relativ. In ersterem Falle finden wir die Samenbildner in den späteren Phasen wirklich in einer Annäherung zur Basalmembran, wie sie in den früheren nicht beobachtet wurde, so besonders bei Ratte, Maus, Kaninchen, Stier; oder wir sehen, dass die Samenbildner nicht im gleichen Schritt mit den proximal gelegenen Elementen gegen das Lumen vorrücken, sich vielmehr mit dem proximalen Pol zwischen sie drängen, also wenigstens relativ verlagern; dieses Verhalten ist selbst beim Hunde zu konstatiren, wo sonst jene Phänomene am wenigsten ausgesprochen sind. Die Schwierigkeit, ein aktives Zurückkriechen der Samenbildner annehmen zu wollen, werden wir gern umgehen.

Die Möglichkeit einer Deutung ergiebt sich aber aus der Vergleichung der Spezies. Wir erkennen dabei, dass die Verlagerung der Samenbildner jedes Mal den oben beschriebenen, von der Fusszelle ausgeführten Bewegungen proportional ist. Beim Hunde ist die Retraktion der Fusszelle vom zweiten Stadium an fast unbemerklich. Dem entsprechend verbleiben die Samenbildner, durch lange Fäden mit der Fusszelle verbunden, nahe am Lumen und bilden eine äusserst lockere Gruppe, die erst durch die relative Verlagerung in den späteren Stadien markirter wird. Bei den meisten anderen Spezies, wo die Rücklagerung der Fusszelle erheblicher ist, werden die Samenbildner zu einer dichten Gruppe in die Nische zwischen die Mutterzellen hineingedrängt. Bei der Ratte endlich, wo wir den Kern der Fusszelle im zweiten Stadium oft mitten zwischen den Samenbildnern finden, werden diese oft bei der Retraktion der Fusszelle bis an die Basalmembran getragen.

Diese Phänomene finden eine zwanglose und mechanisch verständliche Erklärung, wenn wir einen wenigstens zeitweiligen organischen Zusammenhang der Fusszellen mit den Samenbildnern acceptiren. Vorläufig also, abgesehen von dem Beginnen und Aufhören dieses Zustandes, halte ich es hiermit für bewiesen, dass alle Samenbildner der Säugethiere während ihrer Umwandlung in Spermatozoen gesetzmässig mit besonderen, der Basalmembran anliegenden Zellen in organischem Zusammenhang stehen.

Da die in diesem Kapitel behandelte Frage häufig dahin for-

mulirt wurde, "ob es v. Ebner's Spermatoblasten giebt?", so füge ich hinzu, dass ich in dem eben definirten Sinne auch letztere Frage bejahend beantworten würde.

5. Kapitel. Wie und wann entsteht die Verbindung von Fusszellen und Samenbildnern?

Wenn wir nunmehr die Frage nach der Entstehung des organischen Zusammenhanges von Fusszellen und Samenbildnern verfolgen, wird sich Niemand der Voreingenommenheit verschliessen können, eine Herleitung jenes Zusammenhanges aus der Genese der Elemente zu versuchen, ihn also für primär anzusehen. Die Auffassungen v. Ebner's, Neumann's, v. Mihalkowicz's, v. la Valette St. George's u. a. stimmen bei allen Differenzpunkten darin überein, dass sie die samenbildenden Elemente aus der Fusszelle entstehen lassen und in dem unvollkommenen Eintreten der Abtreunung der Tochterelemente die natürliche Erklärung jener Verbindung finden. In diesem Sinne ist es gleichgültig, dass der eine dieser Autoren die ersten Stadien übersah und die Spermatozoen frei in den Lappen der Fusszellen entstehen lässt, während die andern ihre Ableitung aus Kernen erkannten, es ist gleichgültig, dass der eine für freie Kernbildung, die andern für Abschnürung eintraten, die einen die Lappen bestehen liessen, der andere ein riesenzellenartiges Vorstadium annahm.

In der That finden sich auch genug Bilder, die diese Anschanung zu stützen scheinen. Auch wenn ich die riesenzellenartigen Bildungen v. la Valette St. George's in meinen Schnitten nur ganz vereinzelt fand, und zu der Ueberzeugung kam, dass sie meist einer postmortalen Konfluenz, die ich in erkalteten Hoden bisweilen konstatiren konnte, ihre Entstehung verdanken, so war auch ich lange geneigt, die nahen Beziehungen, in denen der Fusszellenkern bei manchen Thieren, besonders der Ratte, zu dem Samenbildnerkern im II. Stadium steht, als Ausdruck eines genetischen Verhältnisses zwischen beiden Gebilden zu betrachten. Selbst beim Stier, wo der Fusszellenkern im Allgemeinen nicht so weit zwischen die Samenbildner geräth, wie bei der Ratte, fand ich bestätigende Bilder. Häufig wahrnehmbare Faltungen des Fusskernes würden als Abschntrungserscheinungen gedeutet werden können.

Räthselhaft war nur der Verbleib der Tochterzellen, die zwischen meinen Typen I und II ganz plötzlich verschwinden Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. 30. 7 müssten, da ich zwischen diesen zwei Stadien, die sich durch das Verhalten aller anderen Elemente so ausserordentlich nähern, keine auf eine andersartige Zerstörung der Tochterzellen weisenden Zwischenformen fand. Ebenso fehlten alle Bilder, die einen von der Fusszelle ausgehenden Zellbildungsprocess in seinen Anfängen demonstrirten; vielmehr zeigte diese Fusszelle immer von vornherein Beziehungen zu einer ganzen Anzahl von Samenbildnern, die auch ganz plötzlich entstanden sein mussten.

Das, was mich aber veranlasste, die Vertretung eines genetischen Zusammenhangs zwischen Fusszelle und Samenbildnern endgültig aufzugeben, waren die Befunde beim Hund. Hier wird nie jene Annäherung der beiden Kernarten aneinander beobachtet; wo nur immer die Verbindung zwischen Samenbildnern und Fusszellen zur Beobachtung kommt, ist sie durch lange Protoplasmafäden repräsentirt. Aehnlich, wenn auch nicht ganz so auffallend, sind die Verhältnisse bei Kater, Eber, Meerschweinchen.

Wenn nun aber der Zusammenhang von Samenbildnern und Fusszellen besteht; wenn ferner ausgeschlossen werden kann, dass dieses Verhalten aus genetischen Beziehungen beider Elemente entspringt, so bleibt keine andere Möglichkeit, als dass es sekundär zu Stande gekommen ist, indem sich die Fusszellen mit anderwärtig entstandenen Elementen vereinigten. Für diese Bestimmung bleiben allein die Tochterzellen tibrig; und diese haben wir danach als die weitere Vorform der Samenbildner und somit als die eigentlichen Samenzellen zu betrachten.

Diese gleiche Schlussfolgerung müssen alle jene Autoren gemacht haben, die für die sekundäre Vereinigung der Tochterzellen mit den Fusszellen eintraten, gleichviel ob sie dieselbe als Zerfliessung, Anlagerung oder Verschmelzung auffassten; die Verfolgung des Vorganges selbst ist selbstverständlich bisher noch nicht gelungen, und wird vermuthlich noch lange ein Postulat der biologischen Untersuchung bleiben. Aber jene Schlussfolgerung darf als zwingend gelten, so lange nicht eine andere Möglichkeit nahe gelegt werden sollte.

Die anatomische Methode kann dem Wesen jenes Vorganges nur noch näher treten, indem sie die Frage verfolgt, welches die ersten Phänomene sind, die auf das Zustandekommen der VerbinUntersuchungen über den Bau des funktionirenden Samenkanälchens etc. 99

dung zu beziehen sind. Auf diesem Wege müssen auch die Voruntersucher ihre Ansichten gebildet haben.

Am unvollständigsten in dieser Hinsicht waren wohl die Beobachtungen Gruenhagen's, die in seinen vorläufigen Mittheilungen (Centralbl. f. d. med. Wissensch. 1885, p. 481 und 737) niedergelegt sind, obgleich er jetzt auf diese den Ausspruch gründet, "der Erste gewesen zu sein", der den "nach bestimmten Gesetzen ablaufenden Verwachsungsprocess zweier Zellarten" nachgewicsen hat. Er hatte damals offenbar nur den Zusammenhang der reifen Spermatozoen mit Fusszellen gesehen und demgemäss lautet das dort ausgesprochene "Gesetz": "Die ausgebildeten Spermatozoen gruppiren sich radiär zum Querschnitt des Samenkanälchens und stellen im Verein mit den sie untereinander verklebenden Zerfallresten des Protoplasmas der sekundären Samenzellen, sowie den zuerst erwähnten Stützzellen die sogenannten Spermatoblasten der Autoren dar. Die Spermatoblasten sind also nicht einheitliche Zellbildungen mit der Aufgabe, als Keimstätten der Samenelemente zu dienen, sondern Zerfallprodukte, mit deren Produktion die Samenbildung örtlich abschliesst." Jetzt nach Herausgabe seines "Lehrbuches der Physiologie" darf sich Herr Gruenhagen allerdings rühmen, die frühesten Vereinigungsphänomene dargestellt zu baben; soweit sich aus seiner Figur 214, auf der allerdings überhaupt keine Zellgrenzen wiedergegeben sind, entnehmen lässt, hätte er die Verschmelzung der Fusszelle nicht nur mit Tochterzellen, sondern sogar schon mit Mutterzellen gesehen. Es muss jetzt aber die Frage entstehen, ob auf den Präparaten, denen jene Figuren entnommen sind, neben so hochgradigen Konfluenzerscheinungen auch das Bild der Isolation der Elemente, die der "Verwachsung" doch nothwendiger Weise vorausgegangen sein muss, zu erkennen war. Es ist gewiss sehr anerkennenswerth, wenn Herr Gruenhagen seine oben citlrte Ansicht dahin geändert hat, dass er jetzt die Spermatoblasten "nicht als Keimstätten neugebildeter Spermatozoen, sondern als Sammelstätten anderswo entstandener, hier erst zur Reife gelangender" ansieht, und mir um so erfreulicher, als ich meinen dazwischen erschienenen Mittheilungen vielleicht auch einigen Einfluss auf diese Erkenntniss zuschreiben darf. Ich kann aber nicht zugeben, dass G. die Verdienste um die Klarlegung jener Vorgänge hat, die er sich selbst zuschreibt.

Viel weiter als er kamen vor ihm unter andern bereits Ser-

toli und Merkel, die die Beziehung der Samenbildner zur Fusszelle bereits in früheren Stadien erkannt hatten und sehr richtig annahmen, dass zu der Zeit, wo sie diese Phänomene wahrnahmen, keine weitere Verschmelzung, sondern nur eine Anlagerung vor sich gehe.

Renson, dem sich Swaën und Masquelin anschlossen, war der erste, der es wagte, von der sekundären "fusion" der Zellen zu sprechen. Nach seinen Figuren scheint er diese jedoch auch erst ungefähr im IV. Stadium beobachtet zu haben. Etwas frühere Formen scheinen den Figuren Swaën's und Masquelin's zu Grunde zu liegen. Diese drei Autoren meinten indess, um eine einheitliche Deutung der Isolationspräparate zu erzielen, zwischen Entstehung der Tochterzellen und Fusion noch ein riesenzellenartiges Uebergangsstadium interpoliren zu müssen, für welches sie in ihren Schnittpräparaten nach ihren Figuren offenbar keine Belege gesehen haben.

Die sorgfältigsten Mittheilungen aber verdanken wir Herbert H. Brown, der, wie oben bereits gesagt, bei der Ratte wenigstens alles das verfolgt hat, was ich nur trotz besserer Methoden sehen konnte. Zwar legt er (vielleicht mehr als Concession gegen einige Voruntersucher) auf das "without fusion" besonderes Gewicht; doch ist er der einzige Autor, der bereits in den Bildern des II. Stadiums die Zeichen der stattfindenden Vereinigung erkenut und die Aufrichtung des Leibes der Fusszelle und die Verlagerung ihres Kernes als aktive Betheiligung dieser Zelle bei dem Vorgange deutet.

All diese Untersuchungen hatten also noch den Schluss gemeinsam, dass die Vereinigung der Tochterzellen mit den Fusszellen erst erfolgt, nachdem in ersteren bereits die ersten Umwandlungen zum Spermatozoon vorgegangen sind, d. h. nachdem sie sich (in meine Nomenclatur übersetzt) selbständig in "Samenbildner" umgewandelt haben.

Um meine Stellungnahme in diesem Punkte zu entwickeln, habe ich auch endlich an diesem Orte die Phänomene zu besprechen, die die Umwandlung der Tochterzelle zum Samenbildner charakterisiren.

Dass in der Frage, ob Tochterzellen und samenbildende Elemente identisch sind, so abweichende Meinungen bestehen konnten, findet dadurch genügende Erklärung, dass die eigentlichen UeberUntersuchungen über den Bau des funktionirenden Samenkanälchens etc. 101

gangsformen zwischen beiden Elementen wirklich selten und schwer zu beobachten sind. Aus diesem Grunde habe auch ich den indirekten Beweis dem direkten vorangestellt und zuerst einmal daraus, dass die Tochterzellen keine andere Verwendung, die Samenbildner keine andere Genese erkennen lassen, auf die Identität beider geschlossen. Indess gelang es wenigstens bei einigen Spezies auch, die allmähliche Entwickelung der Merkmale zu verfolgen. Die Unterschiede zeigen sich in der Formveränderung des Zellleibes aus der runden zur Birnengestalt, der Verlagerung des Kernes vom Zellcentrum nach dem spitzen Pol, dem Verschwinden des Kerngertistes, dem Auftreten des Spitzenknopfes resp. der Spitzenkappe und schliesslich in der veränderten Anordnung der Elemente, die statt der radiär gerichteten Reihen eine Gruppirung um radiäre Axen einnehmen.

Was nun vor Allem Spitzenknopf und Spitzenkappe betrifft, so ist es mir von letzterer sicher, von jenem wahrscheinlich, dass die Entstehung der betreffenden Kernanhängsel bereits mit der Entstehung der Tochterzellen zusammenfällt. Was den Beginn der Zellmetamorphose begleitet, ist nicht die Entstehung, sondern die eigenthümliche Orientirung dieser Gebilde gegen den einen Zellpol und diese koincidirt mit dem Auftreten der spitzen Ausstülpung der Zellperipherie, der sich der Kernanhang genau gegentüberstellt. Bereits in diesem Zeitpunkte, wo die Zellen noch oft die reihenförmige Anordnung der Tochterzellen erkennen lassen, und der Kern noch in der Nähe des Zellcentrums verweilt, ist — wie meine Figur 1, I—II zeigt – die Vereinigung mit der Fusszelle eingetreten: ein verbindender Protoplasmafaden verläuft vom Leib der Fusszelle zum spitzen Zellpol.

Den gleichen frühen Zeitpunkt des Abschlusses der Verbindung lassen Bilder vom Hund, vom Kaninchen und besonders vom Meerschweinchen erkennen, bei welcher Spezies die schon bei schwachen Vergrösserungen ins Auge fallende Orientirung der Spitzenkappen sehr bequem auf die Auffindung von Stellen mit den ersten Umwandlungsphänomenen leitet. Der Protoplasmafaden stellt bereits in jenem frühen Stadium nach seinem optischen Verhalten eine ununterbrochene organische Verbindung zwischen beiden Zellen dar. In Folge dessen sind wir zu der Annahme gezwungen, dass der Vorgang selbst, für den ich früher den Namen "Kopulation" vorgeschlagen habe, mit dem Beginn der Metamorphose zusammenfällt, oder ihm vielleicht vorausgeht. Zur Beurtheilung des letzteren Punktes wäre es förderlich, zu prüfen, von welcher der beiden Zellarten die Aktion bei der Kopulation ausgeht.

Wir fanden die Fusszellen im I. Stadium oft ausläuferlos der Basalmembran anliegend, im II. entweder aufgerichtet und in unmittelbarer Vereinigung des Zellleibes mit den Samenbildnern wie bei der Ratte, oder aufgerichtet und durch Protoplasmafäden mit den Samenbildnern verbunden, wie es bei den meisten anderen Spezies die Regel bildet, oder der Basalmembran anliegend und durch Protoplasmafäden verbunden wie beim Hund. Für alle drei Fälle finden sich zwar Uebergangsbilder zur Vorform, aber ich will ehrlich bekennen, dass ich nicht entscheiden kann, ob es sich hier um Reste des vorhergehenden Zustandes (des V. Stadiums) oder um die Entwickelung des neuen handelt. Namentlich gilt es für die im I. Stadium vielfach vorhandenen Fusszellen mit Protoplasmafäden, die keine Verbindung mit den umliegenden Tochterzellen zeigen und deren Ausläufer ebensogut von der eben erfolgten Ausstossung der reifen Spermatozoen übrig oder für die neu erfolgende Kopulation entstanden sein können. Ueberhaupt machen derartige Bilder die Entscheidung unmöglich, ob Ausläufer von einer Periode zur anderen persistiren und zum zweiten Mal in Funktion treten können. Jedenfalls dokumentiren sie aber die Zugehörigkeit der Ausläufer zur Fusszelle. Im gleichen Sinne sprechen unsere Erfahrungen über die sich auch später zeigende grosse Aktivität der Fusszelle. Für das wichtigste halte ich das folgende Argument. Der Beginn der Metamorphose erfolgt immer gleichzeitig an einer ganzen Gruppe von Zellen, die verschiedenen Zellsäulen angehören und also genetisch keine Gemeinsamkeit haben, dagegen aber mit derselben Fusszelle kopuliren. Ich gestehe zwar zu, dass auch diese Beobachtung irgendwie begünstigende oder entgegenkommende Veränderungen seitens der Tochterzellen nicht ausschliesst, aber sie macht es doch äusserst wahrscheinlich, dass der Impuls in der Fusszelle liegt, da ein anderes gemeinschaftliches Movens für jene Zellgruppe schwer erfindlich wäre. Aus diesen Gründen bin ich zu der Ueberzeugung gelangt, dass jedenfalls die Einleitung der Kopulation von der Fusszelle ausgeht. Diese würde dann bei der Ratte unter Aufrichtung ihres Leibes eine grösstentheils direkte Vereinigung desselben mit den Tochterzellen aufsuchen oder, wie es bei der Ratte beiUntersuchungen über den Bau des funktionirenden Samenkanälchens etc. 103

länfig, bei den anderen Spezies ausschliesslich geschicht, zu dem gleichen Zweck protoplasmatische Ausläufer verwenden, ein Vorgang, der ebenfalls mit einer geringeren Aufrichtung des Zellleibes verknüpft sein, oder wie der Hund zeigt, ohne das stattfinden kann.

Ob nun die Aussttlpung eines Zipfels der Tochterzelle und die Orientirung des Spitzenknopfes direkte Folgeerscheinungen der Kopulation sind, wird, so wichtig diese Frage für das Verständniss des Vorganges ist, wohl vor der Hand noch unentschieden bleiben. Die Verlagerung des Tochterzellenkernes gegen den spitzen Zellpol, der nunmehr als gleichbedeutend mit dem Kopulationspunkt anzusehen ist, folgt jedenfalls der Kopulation wenigstens zeitlich.

Dem schliesst sich die Fixirung des Kernes an jenem Punkte an. Die hierbei mitspielenden feineren Vorgänge sind mir unklar geblieben. Von dem Verhalten der Membranen, welches ich nicht erkennen konnte, würde es abhängen, ob wir annehmen dürfen, dass sich der Kern durch die Zellmembran mit dem Kopulationspunkt verlöthet, oder ob er, wie es nach Renson's Bildern zu vermuthen wäre, die Zellmembran durchbohrt und direkt, vielleicht vermittelst des Spitzenknopfes mit dem Ausläufer verschmilzt, resp. bei der Ratte in den Leib der Fusszelle eindringt. Dass eine intime Verbindung des Kernes mit dem Fussprotoplasma noch mit der Zellkopulation konkurrirt, erscheint mir zweifellos. Ohne dies würde die dauernde Lagerung des Kernes am spitzen Zellpol mechanisch schwer verständlich bleiben. Ausserdem sieht man auch oft genug noch nach Zerstörung des Samenbildnerleibes den Kern resp. das Spermatozoon in unveränderter Beziehung zu dem kopulirenden Ausläufer.

Die wichtigste Folge der Kopulation scheint mir darin zu liegen, dass der Kopulationspunkt nunmehr in Verbindung mit dem Spitzenknopf für die ganze Metamorphose des Kernes den Richtungspol abgiebt, der die Hauptaxe des werden den Samenkörperchens bestimmt. Der diesem Pol znnächst gelegene Punkt des Kernes wird zu dem für die Funktion des Spermatozoon wichtigsten Theil, der Kopfspitze, der entgegengesetzte Pol wird die Ursprungsstelle des Schwanzfadens.

Hiergegen wird geltend gemacht werden, dass der Richtungspol nicht durch den Kopulationspunkt, sondern durch den proximalen Zellpol bestimmt wird, und dass beide nur zufällig zusammenfallen. Ich betone aber, dass der Kopulationspunkt ursprünglich nicht mit dem proximalsten Punkt der Tochterzelle zusammenfallen muss, sondern ziemlich seitlich liegen kann und dass dann auch die Richtung des Spitzenknopfs seitlich gelegen ist. Die Koincidenz beider Pole ist erst das Resultat eines weiteren gröberen Richtungsvorganges. Dieses weitere Phänomen (welches übrigens trotz meiner früheren Mittheilungen bisher noch das einzige ist, das Gruenhagen mit der Kopulation in Zusammenhang bringt), ist erst secundär, aber allerdings auch durch die Kopulation bedingt und jedenfalls die augenfälligste Folgeerscheinung. Es ist klar, dass, nachdem einmal durch die Kopulation ein Anheftungspunkt der Samenbildner gegeben ist, sowohl ein Zug nach der Peripherie als ein Druck gegen das Lumen hin eine bestimmte Richtung jedes einzelnen Elementes und eine Gleichrichtung und Gruppirung des ganzen einer Fusszelle anhängenden Haufens bewirken wird, so dass sich mit der absoluten oder relativen Verlagerung der Samenbildner die Axendrehung der letzteren in die radiäre Richtung verbinden muss. Vielleicht kommt ausser der Rücklagerung des Zellleibes auch eine Retraktion der Protoplasmafortsätze vor, die den Effekt jener erhöhen würde und vielleicht als Erklärung für die bei manchen Spezies, namentlich dem Meerschweinchen, so auffallende Gleichstellung der Köpfe nicht entbehrt werden kann.

٦,

Wenn aber auch eine gewisse Retraktion der Fortsätze vielleicht eintritt, muss doch hervorgehoben werden, dass sonst ein Fortschreiten der Beziehungen zwischen Fuss- und Samenzellen während der Umwandlung nicht stattzufinden scheint. Auch in den Fällen, wo die Samenbildner tief in die Ausläufergarbe hineingezogen werden, erfolgt nicht etwa eine weitere Verschmelzung der Zellleiber, wie dies von den älteren Autoren, die die anfängliche Kopulation nicht kannten, durchaus zutreffend beobachtet wurde. Selbst bei der Ratte, wo in späteren Stadien die Einlagerung in den Fusszellenleib so weit zu gehen scheint, ist immer zu berticksichtigen, dass sie auch zu Anfang intimer war als bei den anderen Spezies.

Die schliessliche Lösung der Verbindung erfolgt wohl gleichmässig spontan und passiv. Das Zerfliessen der Samenbildner fällt mit den Zelltheilungen der benachbarten Mutterzellen zusammen, so dass der Druck der neuentstehenden Tochterzellen die Loslösung und Hinauspressung der Spermatozoen unterstützen wird.

Hiermit glaube ich die diesen Punkt betreffenden, unmittelbar

Untersuchungen über den Bau des funktionirenden Samenkanälchens etc. 105

durch die vorliegenden Beobachtungen bedingten, Folgerungen unterbrechen zu müssen. Das in den beiden letzten Kapiteln Gebrachte wird, hoffe ich, dazu beitragen, der Thatsache weitere Anerkennung zu verschaffen, dass mit der Kopulation zweier differenten Zellgebilde bei der Spermatogenese der Sängethiere ein sonst vielleicht¹) analogieloser Vorgang in Erscheinung tritt, der soweit Swaën und Masquelin's, meine und Gruenhagen's Untersuchungen bisher vermuthen lassen, jedenfalls in weiteren Kreisen der Wirbelthierklasse, vielleicht auch noch weiter abwärts, zu der Entstehung der männlichen Geschlechtsprodukte in besonderer Beziehung steht.

Der einzige Einwand, der gegen diesen Vorgang noch bestehen bleibt, ist wohl der der Analogielosigkeit. Man möge aber doch bedenken, dass alle uns bequem scheinenden Analogieen, wie die der Umwandlung der Epidermoidalgebilde, nur auf regressive Metamorphosen Anwendung finden können und dass eine der Samenbildung ähnliche progressive Sekretion, von deren Mechanismus wir abstrahiren könnten, überhaupt nicht existirt.

Dass bei der Samenbildung eine Analogielosigkeit besteht, leuchtet aus allen Dentungsversuchen der Autoren heraus und selbst die Erklärung Biondi's, die den scheinbar einfachsten Mechanismus verlangte, kann sich auf keine Analogie stützen. Wenn wirklich nur die successive Umwandlung der distalsten Elemente in einem geschichteten Epithel bezweckt ist, so wäre es nicht nur ganz alleinstehend, sondern auch höchst unzweckmässig, wenn sich statt der einfachen schichtenweisen Absonderung einzelne vertikale Sekretionssäulen markirten. Hierdurch würde nur die bei einem so einfachen Verhältniss ganz überflüssige Komplication geschaffen, dass für die Regeneration zwei Wachsthumsrichtungen statt einer nothwendig würden.

Die Statuirung jenes Vorganges der Kopulation scheint mir dagegen vor Allem den Vorzug zu haben, dass sie fast allen Beobachtungen der Voruntersucher gerecht wird und nur die Modifikation der Deutung beansprucht, die aus der Ergänzung von Lücken der Beobachtung entspringt.

Ein Verständniss für die physiologische Bedeutung der Ko-

ł

¹⁾ Die naheliegende Analogie der wirklich geschlechtlichen Kopulation ist wegen des verschiedenen Grades der Kernbetheiligung bedenklich.

pulation wird nur durch eine umfangreiche vergleichende Untersuchung des Vorganges anzubahnen sein. Vorläufig sind wir auf Hypothesen angewiesen, in die ich mich nicht zu weit verlieren möchte. Wir sehen direkte Beziehungen der Kopulation zu der Richtung und Gruppirung der Spermatozoen im Allgemeinen und zu der Polarisirung des Processes in der einzelnen Zelle. Ich halte ersteres für ganz sekundär, da ich mir vorläufig nicht vorstellen kann, welchen besonderen Vortheil die Spermatozoen mancher Thierklassen davon haben sollten, mit dem Schwanz zuerst und in Bündeln abgesondert zu werden. Ich vermuthe, dass der zweite Punkt in näherer Beziehung zu dem Wesen des Processes steht. Er deutet darauf hin, dass die Kopulation einen direkten Einfluss auf die Metamorphose der Samenzellen ausübt. Ob wir uns nun vorstellen wollen, dass dieser Einfluss ein nutritiver oder ein dem Nervenprincip ähnlicher ist, dürfte noch nicht zu entscheiden sein; für letzteres scheinen augenblicklich die wenigsten Gründe vorzuliegen, während erstere Deutung gewisse Postulate erfüllt. Einerseits dürfen wir einen besonderen Nahrungsweg vermuthen, da eben diese progressive Metamorphose in den distalsten Zellschichten vorgeht, wo wir unter den ungünstigsten Nahrungsbedingungen nur regressive Metamorphosen zu sehen gewohnt sind. Andrerseits wäre die Vorstellung vielleicht plausibel, dass die Samenzellen, die durch die Umwandlung ihres Kerns doch eigentlich ihre Zellindividualität in gewissem Grade verlieren, während jenes Processes dem Nährbezirk einer andern Zelle angeschlossen werden. Aehnliche Vorstellungen werden auch Renson und Brown geleitet haben, die ebenfalls eine ernährende Thätigkeit der Fusszelle vermuthen. Diese Autoren rechneten aber mit einem verhältnissmässig späten Eintritt der Copulation. Da meine Untersuchungen diesen Zeitpunkt beträchtlich zurückverlegt haben, dürfte es hypothetisch auch nahe gelegt erscheinen, dass die Kopulation, möglicher Weise vermittelst der modificirten Ernährung, einen Einfluss auf die Orientirung des Umwandlungsprocesses und vielleicht gar auf seine erste Einleitung austiben könnte. Doch dies sind gerade die Punkte, für die die Daten einer Wirbelthierklasse nicht genügen, aber von weiteren, schon im Gange befindlichen Untersuchungen Aufschluss zn erwarten ist.

Untersuchungen über den Bau des funktionirenden Samenkanälchens etc. 107

6. Kapitel. Die Samenbildungsperioden.

Wir haben die Möglichkeit einer kontinuirlichen Spermatozoensekretion in jedem einzelnen Abschnitt der Kanälchenwand fallen gelassen. An ihrer Stelle statuirte ich Samenbildungsperioden, die in einem gewissen, noch ungemessenen Zeitraum Schübe von Spermatozoen fortig stellen.

Die unmittelbare Verknüpfung der Bilder des Abschlusses und des Anfangs jeder Samenbildungsperiode beweist nun, dass wenigstens die Möglichkeit für einen ununterbrochenen Cyklus der Sekretionen vorhanden ist. Die vorbereitenden Zellbildungen greifen derartig in die Maschinerie des Sekretionsgeschäftes ein, dass beim Abschlusse jeder Umwandlungsperiode das Material an Samenzellen für die nächste bereit liegt. Das Stadium, welches ich als I. bezeichnet habe, markirt sich morphologisch nicht als ein wirklicher Haltepunkt, oder als Anfangszustand, sondern nur als ein Gleichgewichtsstadium innerhalb des Cyklus, wo eine Sekretionsperiode beendigt ist, und die neue noch nicht begonnen hat, während andere Vorbereitungen ungestört darüber hinfortlaufen. Wieweit aber physiologisch von diesen Vorrichtungen Gebrauch gemacht wird, ob wirklich ununterbrochen Periode auf Periode in gleichmässiger Geschwindigkeit folgt, lässt sich anatomisch noch nicht entscheiden. Das numerische Uebergewicht der Bilder des Ausstossungsstadiums deutet vielleicht darauf, dass in dieser Phase eine gewisse Ausruhung erfolgt. Es wäre physiologisch zu beschten, ob es Reizzustände giebt, in denen das numerische Verhältniss geändert ist.

ļ

Aber selbst bei ununterbrochener Funktion wäre jeder Abschnitt des Samenkanälchens nur fähig in bestimmten Intervallen Spermatozoen zu produciren. Hierfür ist aber eine wichtige Ausbülfe geschaffen. Die Mannichfaligkeit, in der wir die Bilder der Sekretionsstadien im ganzen Hoden antreffen, beweist, dass die Funktionsperioden nicht überall parallel verlaufen. Die Gesetzmässigkeit, in der jene Bilder auf die verschiedenen Abschnitte der einzelnen Kanälchen vertheilt sind, beweist ferner, dass hier annähernd regelmässige, zeitliche Differenzen innegehalten werden. Wir müssen uns vorstellen, dass der Beginn neuer Umwandlungsperioden im Allgemeinen vielleicht unregelmässig erfolgt, aber wellenartig jedes einzelne Kanälchen durchläuft. Wodurch letzteres Verhalten bedingt ist, ist noch nicht untersucht; vielleicht wird sich ein wellenförmiges Fortschreiten der Sekretionsimpulse herausstellen. Jedenfalls ermöglicht die zeitliche Inkongruenz der Samenbildungsperioden in den verschiedenen Abschnitten jedes Kanälchens die Kontinuität der Funktion des gesammten Samenkanälchens und gleichzeitig die des ganzen Sängethierhodens.

Resumé.

Zurückgreifend auf die Voraussetzungen und Einschränkungen, die im Anfang des Abschnittes angegeben wurden, ziehe ich das Facit meiner Vorstellungen von dem Verlauf der Säugethierspermatogenese in folgenden Sätzen:

1) Das Samenkanälchen der Säugethiere enthält zwei funktionell verschiedene Elementarten: die Stammzelle mit ihren Abkömmlingen und die Fusszelle.

2) Die Funktionsvorgänge setzen sich aus vier Akten zusammen, 1. Vermehrung der Stammzellen, 2. Produktion von Samenzellen durch einen Theil der Stammzellen, 3. Kopulation der Fusszellen mit den Samenzellen und 4. Umwandlung der kopulirten Samenzellen in Spermatozoen.

3) Alle vier Akte verlaufen schubweise.

4) Die Vermehrung der Stammzellen erfolgt durch indirekte Zelltheilungen in der äussersten Zellschicht des Samenkanälchens.

5) Die Produktion eines Samenzellenschubes erfolgt nach vorbereitenden Ortsveränderungen der Stammzellen und nach Umwandlung in Ersatzmutterzellen und Mutterzellen durch indirekte Zelltheilungen in den inneren Schichten des Kanälchens.

6) Nach Vollendung einer Generation von Samenzellen treten die in der äussersten Zone gelegenen Fusszellen mit ihnen in Kopulation und zwar jede Fusszelle mit einer Anzahl von Samenzellen.

7) Gleichzeitig mit oder unmittelbar nach dem Eintritt der Kopulation beginnt die Umwandlung der Samenzellen in Spermatozoen.

8) Die Umwandlung der Samenzellen besteht in der Umbildung des Kernes in die verschiedenen Organe des Spermatozoons unter Auflösung des Zellleibes.

9) Die Anlage der Organe des Spermatozoons orientirt sich gegen die Kopulationsstelle, indem der nächstgelegene Kerntheil den Kopf, der abgewandte den Schwanzfaden bildet. Untersuchungen über den Bau des funktionirenden Samenkanälchens etc. 109

10) Die Samenzellen bleiben während ihrer ganzen Umwandlung in organischem Zusammenhang mit der Fusszelle und werden durch aktive und passive Veränderungen dieser selben zu einem Spermatozoenbündel formirt.

11) Die Ausstossung der Spermatozoen aus der Kanälchenwand erfolgt unter spontaner oder passiver Lösung ihrer Verbindung mit der Fusszelle durch Auspressung seitens der wuchernden Nachbarelemente.

12) Die verschiedenen Akte der Sekretion greifen in jedem Kanälchenabschnitt gesetzmässig in einander, der Art, dass immer bestimmte Punkte zeitlich sich folgender Sekretionsschübe koincidiren.

Wenn wir die Umwandlung einer Samenzelle in ein Spermatozoon als Zeitmaass statuiren, fällt

a. mit dem Abschluss jeder Umwandlungsperiode die Vermehrung der Stammzellen zusammen.

b. Mit dem Beginn der Umwandlungsperiode beginnen die vorbereitenden Veränderungen der Stammzellen für die Samenzellenproduktion.

c. Die Vorbereitung einer Samenzellproduktion nimmt immer zwei Umwandlungsperioden in Anspruch; es sind also immer zwei Produktionsschübe gleichzeitig in Vorbereitung.

d. Mit dem Abschluss jeder Umwandlungsperiode fällt wieder die Vollendung einer Samenzellgeneration zusammen, so dass beim Abschluss der Umwandlung in demselben Kanälchenabschnitt das Material für eine nächste Periode in Bereitschaft liegt.

13) In jedem Abschnitt eines Hodenkanälchens ist also eine periodische Sekretion von Spermatozoen und eine ununterbrochene Folge der Sekretionsperioden möglich.

14) Die Sekretionsperioden in den verschiedenen Kanälchenabschnitten fallen nicht zusammen.

15) Durch eine gesetzmässige Alternation der Sekretionsperioden in den verschiedenen Abschnitten der Kanälchen sind die Bedingungen gegeben, die eine kontinuirliche Samensekretion des gesammten Säugethierhodens ermöglichen.

Digitized by Google

Erklärung der Abbildungen auf Tafel V-VII.

Tafel V.

Vergleichende Darstellung der Umwandlung der Samenzellen bei den einzelnen Spezies.

Die römischen Zahlen bedeuten die Stadien, die lateinischen Buchstaben Uebergangsformen innerhalb eines Stadiums, die griechischen Buchstaben verschiedene Schnittrichtungen derselben Form.

- I Die Samenzellen (Tochterzellen).
- II-IV Die Samenbildner.

V Die reifen Spermatozoen.

Tafel VI.

Fig. 1. I, I--II, II, III, IV, V, V--I Die typischen Strukturbilder der Kanälchenwand des Stiers.

> Die römischen Zahlen entsprechen in den folgenden Figuren dem Stadium der Samenzellenmetamorphose in dem betreffenden Kanälchenabschnitt nach Tafel V.

- a Stammzellen.
- b Ersatzmutterzellen.
- c Fusszellen.
- d Mutterzellen.
- e Samenzellen, Samenbildner, Spermatozoen.
- Fig. 2. Il Typus des Meerschweinchens.
- Fig. 3. II Typus des Kaninchens.
- Eig. 4. IV Typus des Ebers.

Tafel VII.

- Fig. 5. V-I, II, III, IV Typus vom Hunde.
- Fig. 6. IV Typus vom Kater.
- Fig. 7. II, III, IV Typus von der Ratte.
 - ' II bei * Fusszellenkern zwischen den Samenbildnern. Bezeichnungen wie in Fig. 1.

Neue Untersuchungen über die Copulation der Geschlechtsprodukte und den Befruchtungsvorgang bei Ascaris megalocephala.

Von

Dr. Otto Zacharias in Hirschberg i. Schl.

Hierzu Tafel VIII. IX. X.

Das Nematoden-Ei ist ein Object, an welches sich nicht bloss in neuester Zeit, sondern auch schon früher biologische Untersuchungen von weittragender Bedeutung geknüpft haben. Es ist, glaube ich, nicht zuviel behauptet, wenn man sagt: dass die Lehre von der Befruchtung des thierischen Eies schwerlich so rasche Fortschritte gemacht haben würde, wenn die Geschlechtsprodukte der grossen Ascaris-Species nicht so eingehend in Bezug auf ihr gegenseitiges Verhalten und hinsichtlich ihrer Bildungsgeschichte studirt worden wären. Die namhaftesten Forscher waren es, welche vor drei Decennien diesem Gegenstande ihre intensive Aufmerksamkeit zuwendeten. Dinge, die wir heutzutage verhältnissmässig leicht feststellen können, führten damals zu den leidenschaftlichsten Controversen. So war es bekanntlich eine Streitfrage zwischen den besten Beobachtern: ob das Samenkörperchen bei der Befruchtung wirklich in den Dotter eindringe oder nicht. Nelson, Meissner, Bischoff, Allen Thompson, Claparède und Munk nahmen lebhaften Antheil an den beztiglichen Debatten. Die beiden letztgenannten Forscher erörterten die actuellen Fragen mit solcher Umsicht und Sachkenntniss, dass ihren Abhandlungen ein wesentlicher Einfluss auf die Klärung der Begriffe zugeschrieben werden muss. E. Claparède publicirte seine Arbeit (De la formation et de la fécondation des oeufs chez les vers nématodes) im Jahre 1859. Dieselbe war aber schon am 30. April 1857 beim Dekanat der medicin. Facultät an der Universität Berlin als Beantwortung einer von dieser Körperschaft

į.

gestellten Preisfrage eingereicht und am 3. August desselben Jahres gekrönt worden.

Herm. Munk trat mit seiner Abhandlung (Ueber Ei- und Samenbildung bei den Nematoden) schon 1858 hervor¹) und er war es, der die später sich bestätigende Vermuthung aussprach, "dass möglicher Weise nicht das ganze Samenkörperchen ins Ei eindringe und dass es vielleicht nur die flockige Kuppe mit dem Kernkörperchen gewesen sei, die auf irgend eine Weise zur Befruchtung diene".

Claparè de hingegen nahm in seiner Preisschrift noch eine skeptische Haltung dieser Frage gegentüber ein, insofern er das Eindringen der Spermatozoen in die Eier als "une opinion purement hypothétique" bezeichnete³).

Um eine Vorstellung davon zu gewinnen, wie wenig Sicheres damals in allen diesen Dingen feststand, muss man sich vergegenwärtigen, dass ein Forscher wie Bischoff die von Nelson und Meissner im Oviduct der Weibchen klar nachgewiesenen Spermatozoiden von Ascaris mystax für blosse Fortsätze der inneren Oberfläche des Eileiters bielt, die er als solche "Epithelialkegelchen" nannte. Allen Einwänden gegenüber berief sich Bischoff auf das Urtheil der "ersten Mikroskopiker", indem er versicherte, dass diese sich von dem natürlichen Zusammenhange der betreffenden Gebilde mit der Innenfläche des Oviducts überzeugt hätten⁸).

In solchem Grade waren damals optische Täuschungen möglich. Heute wissen wir mit unzweifelhafter Bestimmtheit, dass die kegelförmigen Körperchen, welche Meissner und Nelson in den Eileitern von A. mystax wahrgenommen hatten, Spermatozoen sind. Für uns ist auch das Eindringen der Samenkörper in den Dotter keine Hypothese mehr, sondern ein sicher beglaubigtes Factum, welches wir — Dank der modernen Färbetechnik — jeden Augenblick zu demonstriren in der Lage sind. Ein Tropfen Essigcarmin reicht hin, um das Spermatozoon innerhalb des Ascaris-Eies binnen wenigen Minuten schön rubinroth zu tingiren, und es in gleich deutlicher Weise wie den Kern der Eizelle selbst sichtbar zu machen.

1) Zeitschr. f. w. Zoologie, Bd. VIII.

2) l. c. S. 97.

3) Th. Bischoff, Ueber Ei- und Samenbildung bei Ascaris mystax. Zeitschr. f. w. Zoologie. Bd. VI. 1855.

Dagegen stehen sich die Meinungen der Forscher in Bezug auf das weitere Schicksal, welches dem eingedrungenen Samenkörperchen zu Theil wird, vielfach noch sehr unvermittelt gegenüber. Es scheint fast so, als hätten sich die Gegensätze in den Ansichten wieder in ähnlicher Weise zugespitzt, wie in den fünfziger Jahren. Das Objekt, welches den neueren Untersuchungen über die Frage der Nematoden-Befruchtung zu Grunde liegt, ist das Ei des gewöhnlichen Pferdespulwurmes (A. megalocephala Cloquet). Schon wegen seiner Grösse (circa 1/10 mm) empfiehlt sich dasselbe zu so ausserordentlich peniblen Forschungen besser, als das von A mystax oder A. suilla. Anton Schneider hat es für das Studium der Befruchtung bei den Nematoden zuerst empfohlen, und ihm gebührt das Verdienst, es auf die Tagesordnung gesetzt zu haben. Er selbst hat sich aber nicht sehr eingehend mit den Befruchtungserscheinungen beschäftigt, welche das Ei der genannten Ascaris-Species in so vorzüglicher Weise zu beobachten gestattet, - sonst würde er an diesem Object keine Stütze für seine Ansicht gefunden haben: dass das Spermatozoon als solches im Cytoplasma des Eies untergehe, ohne irgend ein morphologisches Derivat zu hinterlassen. Schneider behauptet bekanntlich (vergl. Das Ei und seine Befruchtung, 1883), dass sich das Samenkörperchen von Ascaris megalocephala einige Zeit nach seinem Eintritt in den Dotter anflöse, dass es - um seinen eignen Ausdruck zu gebrauchen — "wie eine Wolke" zerfliesse und keine morphologische Rolle mehr bei der Befruchtung spiele. Diese Ansicht erinnert lebhaft an die früher von Meissner geäusserte Meinung, dass das eingedrungene Spermatozoon einer regressiven Metamorphose anheimfalle und sich in Fett verwandele¹). Dem gegentiber hat aber Kölliker schon damals auf Grund eingehender Untersuchungen mit Recht geltend gemacht, dass es nicht recht begreiflich erscheine, wie so schwer lösliche Gebilde, als welche die Samenkörper zu betrachten seien, sich im Dotter sollten auflösen können²). Dies sei aber nur nebenbei bemerkt. Genug - Schnei-

Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. 30.

¹⁾ Näheres darüber enthält Meissner's Aufsatz im VI. Bd. der Zeitschr. f. w. Zoologie, 1855: Beobachtungen über das Eindringen der Samenelemente in den Dotter.

²⁾ A. Kölliker, Physiol. Studien über die Samenflüssigkeit. Zeitschr. f. w. Zoologie. VII. Bd. 1858.

der behauptet das Zerfliessen des Spermatozoons und stellt die direkte Betheiligung desselben am Befruchtungsacte in Abrede. Es hegt diese Ansicht keineswegs bloss in Bezug auf das Ei von A. megalocephala, sondern ganz allgemein; indessen scheint es so, als ob seine Beobachtungen an anderen Objecten durch die am Ascaris-Ei erhaltenen negativen Resultate beeinflusst worden wären. Ich erinnere hier nur an die skeptische Haltung, welche Schneider gegentber den Befunden W. Flemming's (am Echiniden-Ei) eingenommen hat, und wohl noch einnimmt, weil es ihm nicht möglich gewesen ist, am befruchteten Ei von Sphaerechinus microtuberculatus sich von dem Fortbestehen des eingedrungenen Samenkörperchens zu überzeugen. Er zieht deshalb die Richtigkeit der Flemming'schen Beobachtungen in Zweifel¹).

Nun hat aber M. Nussbaum in einer trefflichen Abhandlung (Ueber die Veränderungen der Geschlechtsprodukte bis zur Eifurchung, Archiv f. mikr. Anatomie, XXIII. Bd. 1884) dargethan, dass das Spermatozoon im Ei von A. megalocephala keineswegs zerfliesst, sondern in modificirter Form fortbesteht. Die Modification besteht - nach Nussbaum - darin. dass das Protoplasma der Samenzelle mit dem des Eies verschmilzt, worauf die färbbare Substanz des Spermatozoons in solcher Weise "zerfällt" wird, dass daraus die Form des ruhenden "aufgeblähten" Kernes restituirt werden kann. Diese Umbildung (vergl. l. c. p. 171 und 172) betrachtet Nussbaum als ein Mittel zur Erleichterung der Befruchtung. Einer ähnlichen Metamorphose unterliegt auch das Keimbläschen, nachdem es unter karyokinetischen Erscheinungen einen ansehnlichen Theil seines Chromatins an die beiden Richtungskörper abgegeben hat. Der zurtickbleibende Rest der färbbaren Substanz verwandelt sich nun ebenfalls in einen ruhenden Kern. Durch allmähliches Vorrticken kommen diese Gebilde in Berührungsnähe und verschmelzen mit einander. Der Befruchtungsact ist damit abgeschlossen und die Furchung des Eies beginnt.

Das sind die von Nussbaum erzielten Ergebnisse, durch welche die früheren Beobachtungen A. Schneider's an demselben Object in dankenswerther Weise ergänzt und berichtigt werden.

¹⁾ Vergl. W. Flemming: Die Befruchtung und Theilung des Eies bei Echinodermen. Arch. f. mikr. Anatomie, XX. Bd., 1882.

Inwiefern, meiner Meinung nach, auch die Nussbaum'sche Darlegung noch einer Berichtigung bedarf, wird später (hauptsächlich im V. Abschnitt dieser Schrift) zu erörtern sein. Die Bedeutung der Untersuchungsergebnisse des Bonner Forschers wird dadurch aber nicht im Geringsten geschmälert. Denn Nussbaum ist der Erste gewesen, der den ernstlichen Versuch gemacht hat, die Befruchtungserscheinungen, welche sich im Ascaris-Ei zur Beobachtung darbieten, mit der Hertwig'schen Conjugationstheorie in Einklang zu bringen.

Fast gleichzeitig mit Nussbaum's bahnbrechender Abhandlung, welche im Februar 1884 erschien, publicirte E. van Beneden seine ausgezeichneten Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire, in welchen eine Fülle von neuen Beobachtungen niedergelegt ist, die der genannte Forscher durch seine fortgesetzten Studien über das Ei von A. megalocephala zu machen in der Lage war. Prof. v. Beneden's Werk trägt die Jahreszahl 1883; es gelangte aber erst im April des folgenden Jahres (1884) zur Veröffentlichung. Es ist ein Buch, welches — wie Flemming mit Recht bemerkt — "in besonderem Grade beansprucht und verdient gelesen zu werden". Die Lectüre desselben wirkt ausserordentlich anregend.

Dennoch nehme ich keinen Anstand zu erklären, dass Prof. Nussbaum in manchen Punkten schärfer beobachtet und richtiger gesehen hat, als der Lüttticher Forscher. Dies gilt ganz besonders von der Richtungskörperbildung, welche nicht als ein Vorgang sui generis, sondern als eine wahre mitotische Theilang aufzufassen ist, wie ich durch eigene Beobachtungen feststellen konnte. In Bezug auf die Bildung, Veränderung und Copulation der Gebilde, welche Nussbaum für Vorkerne (Pronnelei) im Hertwig'schen Sinne ansieht, ist v. Beneden gleicher Ansicht wie sein deutscher Vorgänger. Nur findet er, dass nicht eine wirkliche Verschmelzung der beiden Kernsubstanzen erfolgt, sondern dass bei der ersten Mitose der Eizelle die chromatische Figur in der Weise gebildet wird, dass jeder Kern für sich zwei primäre Fadenschleifen liefert, die sich gemeinsam zu einem sogenannten "Mutterstern" anordnen. Ist dies geschehen, so erfolgt die Bildung der Tochtersterne (Dyasteren) und die erste Theilung der Eizelle genau in derselben Weise, als ob anstatt der beiden Halbkerne (demi-noyaux) ein wirklicher "Furchungskern" in dem Sinne, wie Oscar Hertwig diese Bezeichnung gebraucht, vorhanden gewesen wäre.

Während also Nussbaum angiebt, dass er eine Verschmelzung der beiden "Pronuclei" beobachtet habe, stellt v. Beneden diese Thatsache gänzlich in Abrede und sagt: "Les deux pronucleus ne se confondent jamais".

Ich halte diese Differenz für sehr wesentlich wegen der Consequenzen, welche sich in theoretischer Hinsicht daraus ergeben. Bekanntlich verwerthet der Verfasser der Recherches das aus seinen Beobachtungen sich ergebende Factum des Getrenntbleibens der männlichen und weiblichen Chromatinsubstanzen in der Weise. dass er hypothetisch annimmt, es vollziehe sich nun auch bei der weiteren Blastomerenbildung keine eigentliche Verschmelzung, sondern es seien in jeder Zelle des sich entwickelnden Embryo die Elemente männlicher und weiblicher Provenienz stets morphologisch gesondert vorhanden. Auf diese Möglichkeit basirt v. Beneden seine Theorie vom Hermaphroditismus der Zelle (vergl. Recherches p. 395, p. 404 u. ff.), welche umgekehrt wieder dazu dient, die Bildung der Richtungskörper zu erklären und es wahrscheinlich zu machen, dass es sich bei der Befruchtung nicht um einen Zeugungsact, sondern um einen Verjüngungsprocess der Zellen handelt.

Nach Professor v. Beneden hat sich Kanonikus J. B. Carnoy in Löwen aufs Neue in eingehendster Weise mit dem Ei von A. megalocephala befasst, und zwei Abhandlungen darüber veröffentlicht, in denen eine grosse Anzahl trefflicher Beobachtungen enthalten ist. Ich werde in den speciellen Capiteln Gelegenheit haben zu zeigen, dass Carnoy hervorragenden Antheil an der Klärung verschiedener Punkte hat, welche unser Untersuchungsobject betreffen. Die bezüglichen Arbeiten des Löwener Forschers erschienen 1866 unter dem Titel La Cytodiérèse de l'oeuf in der wissenschaftlichen Zeitschrift "La Cellule". Die erste Abhandlung (vom 15. Mai 1886) hat la vésicule germinative et les globules polaire de l'Ascaris megalocephala zum Gegenstande, während die zweite (vom 15. Dec. 1886) sich mit der Richtungskörperbildung bei verschiedenen Nematoden-Arten und mit den Furchungserscheinungen am Ei derselben Würmergruppe beschäftigt. Ich werde der Kürze

halber diese beiden Arbeiten unter der Bezeichnung La Cytodiérèse I und II citiren.

Carnoy erklärt die Behauptung v. Benedens, dass die Kerne des entwicklungsreifen Eies von A. megalocephala "niemals" eine Verschmelzung mit einander eingehen — in solcher Allgemeinheit ausgesprochen — für falsch. Nach seinen Beobachtungen kommt in vielen Fällen ein wirklicher Furchungskern zu Stande und in einem einzigen Präparate fand er sogar 6 Eier, welche verschmolzene Kerne enthielten. Allerdings fügt Carnoy sogleich hinzu, dass es sich nicht immer so verhalte (vergl. Cytodiérèse II, p. 78) und dass die Furchung gewöhnlich schon beginne, noch ehe eine Conjugation der beiden Kerne stattgefunden hat. Er beruft sich dabei auf seine Beobachtungen an den verschiedensten Nematoden-Species. Daraus scheine — so meint Carnoy — hervorzugehen: "que le fait de la fusion ou de la non-fusion des noyaux, avant la einèse, ne peut avoir aucune importance physiologique."

Wie steht es nun angesichts solcher Thatsachen mit der O. Hertwig'schen These, wonach das Wesentliche bei der Befruchtung auf der Verschmelzung geschlechtlich differenzirter Zellkerne beruhen soll? "Die Befruchtung - sagt Hertwig - erscheint nicht bloss als ein chemisch-physikalischer Vorgang wie die Physiologen meist annehmen, sondern gleichzeitig auch als ein morphologischer Vorgang, insofern ein geformter Kerntheil des Spermatozoons in das Ei eingeführt wird, um sich mit einem geformten Kerntheil des letzteren zu verbinden¹)." Nach den Befunden von v. Beneden und Carnoy würde es den Anschein gewinnen, als ob die Befruchtung des Nematoden-Eies nicht dazu dienen könnte, die Hertwig'sche These zu stützen. Mindestens ist durch die Thatsachen, über welche die beiden genannten Forscher berichten, eine Schwierigkeit gegeben, die für den Augenblick ganz unlösbar erscheint. Als solche ist sie aber geeignet den Zweifel zu erwecken, ob nicht etwa auch in den Fällen, wo Fol, Selenka, Flemming und Hertwig selbst eine wirkliche Verschmelzung der Geschlechtsprodukte konstatirt zu haben glauben, dieser Vorgang doch nur ein scheinbarer war? Das ist eine sehr wichtige Frage. Und müsste man dieselbe bejahen, so wäre das, was Hertwig als das

¹⁾ O. Hertwig, Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies. 1884.

Wesentliche beim Befruchtungsvorgange hinstellt, vielmehr als das Nebensächliche dabei anzusehen. Er wäre fernerhin nicht mehr angänglich zu sagen: dass die Befruchtung auf der Verschmelzung geschlechtlich differenzirter Zellkerne "beruhe" 1). Und auch der Flemming'sche Satz wäre nicht mehr in abstracto wahr, dass sich im Furchungskern das Chromatin sowohl eines männlichen als eines weiblichen Kerngebildes "vereinige" 2).

Von so bedeutsamem Einflusse auf die Gestaltung unserer theoretischen Ansichten würden die am Nematoden-Ei erhaltenen Befunde sein, wenn dieselben so beschaffen wären, dass an ihrer Richtigkeit gar kein Zweifel aufkommen könnte. Verdienen die beiden Kerne, welche man in allen legereifen Eiern von A. megalocephala constatiren kann, wirklich den Namen Pronuclei, und sind sie ihrer Entstehungsgeschichte nach thatsächlich geschlechtlich differenzirte Vorkerne, so ist die Hertwig'sche Befruchtungstheorie erschüttert und die Ansicht v. Beneden's, dass es sich beim Befruchtungsacte lediglich um "remplacements de certains élements d'une cellule par des parties similaires fournies par une autre cellule" handele, gewänne an Wahrscheinlichkeit.

Aber ich betrachte es nun gerade als meine Aufgabe, in dieser Abhandlung zu zeigen: dass jene beiden Kerne, welche alle bisherigen Beobachter des Nematoden-Eies - von Auerbach an bis zu Nussbaum und Carnoy - für Pronuclei gehalten haben. Gebilde von völlig anderer Bedeutung sind. Wie sich hiermit das von Carnoy gemeldete Factum verträgt, dass dieselben gelegentlich mit einander zu einem ein heitlichen Kern verschmelzen, wird in befriedigender Weise erklärt werden. Ich werde nachweisen, dass der Befruchtungsact längst vorüber ist, wenn diese Kerne ibre definitive Ausbildung erlangt haben, und vor Allem gedenke ich zu zeigen, dass wir im Ei von Ascaris megalocephala ein ganz vorzügliches Object besitzen, um die Richtigkeit der Hertwig'schen Befruchtungslehre zu demonstriren. Weit davon entfernt also, dass die Vorgänge im Ascaris-Ei dazu geeignet wären, die Conjugationstheorie zu er-



¹⁾ O. Hertwig, Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thier. Eies. Morph. Jahrbuch, Bd. I, 1875.

²⁾ W. Flemming, Beiträge zur Kenntniss der Zelle etc. Th. III. Archiv f. mikr. Anatomie 1881.

schüttern, können sie derselben vielmehr als eine kräftige Stütze dienen.

Die Thatsachen, durch welche ich meine Behauptungen zu erhärten in der Lage bin, würde ich nicht haben feststellen können, wenn ich mein Untersuchungsmaterial nur nach den Präparationsmethoden, welche Prof. v. Beneden empfiehlt, behandelt hätte. In welcher Weise sich mein Verfahren von dem der bisherigen Beobachter des Ascaris-Eies unterscheidet, werde ich in einem besonderen Capitel darlegen.

I. Die Präparation.

Um sich die Vorgänge, welche ich in den nachstehenden Abschnitten schildere, möglichst klar und naturgetreu zur Anschauung zu bringen, dazu ist in erster Linie eine glückliche Fixirung der Objecte erforderlich.

Die Renitenz der dickschaligen, legereifen Ascaris-Eier den bewährtesten Härtungsmitteln gegentiber ist bekannt. Selbst in 1%iger Osmiumsäurelösung geht die Entwickelung derselben ungestört vor sich. Ebensowenig ist man im Stande, eine Fixirung durch verdünnte Essig- oder Salpetersäure zu erzielen, wenn die Einwirkung dieser Flüssigkeiten nicht mindestens 8—10 Tage andauert. Alkohol von 40—50% dringt erst nach 2—3 Monaten in die Ascaris-Eier ein; absoluter Alkohol aber, wie Nussbaum konstatirt hat, in einigen Tagen. Ich spreche hier von der Härtung der späteren Stadien, d. h. von denen, welche die Eier nach Ausstossung des zweiten Richtungskörpers durchlaufen. Und gerade auf diese Stadien kommt es bei der Controle meiner Untersuchungsergebnisse an.

Prof. v. Bene den hat, wie er (Recherches, p. 282) angiebt, hauptsächlich mit Material gearbeitet, welches Monate lang in $50 \, {}^{0}/_{0}$ igem Alkohol conservirt worden war, und er fand dasselbe "admirable", also wunderbar schön. Den Abbildungen nach zu urtheilen, welche er auf den beiden letzten Tafeln seines Werkes publicirt hat, kann ich in dieses Lob mit einstimmen. Die Bildung der Fadenschleifen des Mutterkernes, ihre Längsspaltung und die hieran sich schlieswenden Erscheinungen der Metakinese gelangen dabei in ganz befriedigender Weise zur Anschauung.

Dies erklärt sich aus dem Umstande, dass gerade diese Vor-

gänge (zumal bei kühler Temperatur) ausserordentlich langsam ablaufen, wodurch die Möglichkeit gegeben ist, sie zu fixiren. Und da es sich hier um Präparate handelt, in denen stets eine grosse Anzahl von Eiern zur Ansicht gelangt, welche sich sämmtlich in den annähernd gleichen Entwickelungsstadien befinden, so kann man durch sorgfältige Vergleichung einen klaren Einblick in die continuirliche Aufeinanderfolge der oben erwähnten karyokinetischen Thatsachen gewinnen. Anders liegt aber die Sache, wenn sich die Fixirung auf rasch vorübergehende Processe erstrecken soll, zu denen beispielsweise der Befruchtungsvorgang gehören dürfte. Ich meine hier nicht das Eindringen des Spermatozoons in den Dotter, denn dies bezeichnet man richtiger als Copulation der Geschlechtsprodukte, sondern ich spreche von der wirklichen Verschmelzung der männlichen und weiblichen Chromatinsubstanz. - falls eine solche in analoger Weise wie bei anderen niederen Thieren, auch bei den Nematoden vorkommen sollte. Es wäre dies ein Process, der mit allen seinen Vorbereitungen nur wenige Stunden Zeit in Anspruch nehmen würde. Ist es nur wahrscheinlich, dass ein derartig schnell vorübergehender Act bei Anwendung der bisherigen Fixirungsmethoden des Ascaris-Eies festgehalten und zur Darstellung gebracht werden könnte? Ich glaube nicht, denn diese Methoden werden die normale Beschaffenheit der Eier nach und nach alteriren: sie werden pathologische Erscheinungen in denselben hervorrufen müssen, bevor die Härtungsflüssigkeit so weit vordringt, dass die Fixirung endlich erfolgen kann. Einer solchen Befürchtung hat schon Flemming in einer sonst sehr anerkennenden Besprechung¹)[,] des v. Beneden'schen Buches Ausdruck gegeben, indem er sagt: "Das Ascaris-Ei ist gewiss für vieles ein vorzügliches Object, doch scheint es mir auch eine Schattenseite zu haben, nämlich in Bezug auf seine Fixirungsfähigkeit." Damit hat der bewährte Kieler Forscher einen Punkt bezeichnet, den ich bei meinen Untersuchungen nie aus den Augen verloren habe. Ein lebender Organismus (und das Ei ist ja ein solcher!), welcher Monate oder auch nur Tage lang in Alkohol liegen muss, bevor er durch dieses Fixirungsmittel getödtet wird, kann nur die relativ gröberen und stabileren Strukturen conservirt zeigen, denn die zarteren und rascher sich verändernden werden entweder (wegen der sich immer mehr verschlechternden

1) Im "Biolog. Centralblatt", Bd. V, 1885, S. 180.

Lebensbedingungen) eine Rückbildung erleiden, oder unter dem langandauernden Einflusse der Härtungsflüssigkeit unkenntlich werden. Auf eine normale Conservirung ist also in letzterem Falle bei Anwendung von verdünnten Säuren oder Alkohol nicht zn rechnen.

Diese Erwägnngen veranlassten mich, den Versuch zu machen, ein schneller tödtendes Fixationsmittel auszuprobiren. Nach sehr vielen Bemthungen und zahlreichen Experimenten habe ich schliesslich ein solches entdeckt. Es ist eine Säuren-Mischung, mit der ich im Stande bin, die dickschaligen Eier von Ascaris megalocephala in 25-30 Minuten vollständig zu fixiren. Dieser Härtungsfüssigkeit verdanke ich eine ganze Reihe werthvoller Aufschlüsse und ohne dieselbe würde es mir nicht möglich gewesen sein, die Erforschung der Vorgänge im Ascaris-Ei weiterzuführen, als dies durch die vorzüglichen Arbeiten v. Beneden's und Nussbaum's bereits geschehen ist.

Nach Absohluss meiner Untersuchungen werde ich mein Verfahren ganz speciell darlegen, um auch andere Forscher in den Stand zu setzen, sich desselben zu bedienen. Es ist im Vergleich zu den Erfolgen, die ich damit erzielt habe, ausserordentlich einfach. Vorläufig theile ich darüber Folgendes mit.

Die möglichst frisch dem Pferdedarm entnommenen Ascaris-Weibchen werden eins neben das andere auf ein mit 3% iger Kochsalzlösung schwach befeuchtetes Wattestück gelegt und mit einem eben solchen zugedeckt. Das ganze Paquet kommt nun unter eine Glasglocke, und wird in derselben 2-3 Stunden lang (je nach den Stadien, auf die man reflectirt) einer Incubationstemperatur von 20º Réaumur ausgesetzt. Bei dieser Procedur kommt die Richtungskörperbildung in den jüngeren und die Segmentation des Dotters in den älteren Eiern zur flottesten Entfaltung. Man erhält auf keine andere Weise so schöne und instructive Präparate als durch das eben beschriebene Vorgehen. Es wird sich empfehlen, schon nach Ablauf der 1. Stunde einen Theil des zur Verfügung stehenden Materials zu fixiren. Zu diesem Behufe präparire ich die beiden Geschlechtsschläuche rasch aus den betreffenden Weibchen heraus, indem ich ihren gemeinsamen Ausführungsgang (vagina) an der Innenwand des geöffneten Hautmuskelschlauches durchschneide, und nun den zwischen ihnen befindlichen Darmtractus sorgfältig herauslöse. Die zahlreichen Windungen des Ovariums werden gleichfalls entfernt, so dass wir von jedem der beiden Schläuche ein Stück erhalten, welches bis zur Vereinigungsstelle etwa 25-30 Centimeter misst. Vom oberen (dünneren) Ende angefangen, enthalten diese prall angefüllten Uterus-Schläuche Eier in allen Stadien der Reifung und Befruchtung; in den untersten Abschnitten auch solche, die sich bereits zur Furchung anschicken.

Die verschiedenen Stadien bedürfen aber einer ihren physiologischen und morphologischen Zuständen entsprechenden Behandlung mit dem Fixirungsgemisch. Im Allgemeinen möchte ich rathen, das obere Drittel eines 25 cm langen Uterus nur 5-7 Minuten in der Härtungsflüssigkeit zu belassen, das mittlere hingegen 10-15 Minuten, während das der Vagina zunächst liegende Stück, das unterste Drittel, mindestens 25 Minuten in dem Gemisch zu verbleiben hat. Indessen lassen sich hierüber nur annähernd zutreffende Angaben machen, weil sich die Eier etwas verschieden verhalten, je nachdem sie Würmern ans ältern oder jüngern, gut genährten oder herabgekommenen Pferden entstammen. Es ist darum nothwendig, dass man den Grad der Fixirung von Zeit zu Zeit (alle 3 Minuten etwa) controlirt. Für die Stadien in beginnender Furchung ist der richtige Grad der Fixirung eingetreten, wenn sich der Dotter des Eies ganz leicht zu bräunen anfängt. Ist dies der Fall, so muss man das Material augenblicklich aus der Härtungsflüssigkeit entfernen und in ein Gefäss mit absolutem Alkohol übertragen, worin es 2-3 Stunden verbleibt. Nach Ablauf dieser Zeit wird der starke Alkohol mit 70% igem vertauscht, und in diesem lassen sich die nach meiner Methode präparirten Uterusschläuche beliebig lange aufbewahren. Auf diese Weise erhält man ein sehr schönes Untersuchungsmaterial für alle die Stadien, welche auf die Ausstossung des zweiten Richtungskörpers folgen. Um mich in Bezug hierauf keiner Täuschung hinzugeben, habe ich Herrn Prof. W. Flemming in Kiel eine Anzahl von Präparaten vorgelegt und die Genugthuung gehabt, dass dieser competente Forscher der bezüglichen Conservirungsmethode das günstigste Zeugniss ausstellte.

Die Eier aus dem Joberen und mittleren Drittel des Uterus behandelt man nach vollzogener Fixirung zunächst mit 30 % igem Alkohol und nach einigen Stunden mit 50 % igem. In letzterem lassen sie sich sehr gut längere Zeit aufheben.

Will man zur mikroskopischen Beobachtung schreiten, so ist es nöthig, die Eier vorher zu färben. Dies geschieht am aller-

É

· Digitized by Google

besten mittels des Schneider'schen Essigcarmins, doch leistet auch eine angesäuerte Lösung von Methylgrün in Wasser gute Dienste. Die jüngeren Stadien müssen 3-4 Stunden, die späteren 8-10 Stunden in Essigcarmin liegen. Man erzielt auf diese Weise eine prachtvolle Färbung des Chromatins in allen Phasen der Karyokinese. Die Aufhellung der Präparate erfolgt durch verdünntes Glycerin (2 Volumtheile Glycerin, 1 Volumtheil Wasser), welches zugleich als Einschlussmittel dient. Frisch hergestellte Präparate sind schon nach kurzer Zeit zur Beobachtung mittels der homogenen Immersion geeignet.

Die genaue Untersuchung eines einzigen Uterusschlauches von 20 cm Länge erfordert viel Geduld und Zeit. Denn da man zu jedem einzelnen Präparate nur immer eine kleine Eiermenge verwenden kann, so entsteht eine sehr grosse Serie von aufeinander folgenden Stadien, welche einer sorgsamen mikroskopischen Besichtigung unterworfen werden müssen. Für jedes Präparat reichen die Eier aus einem 2 mm langen Schlauchstück hin. Das macht also für einen einzigen Uterus 100 Objectträger nöthig. Zieht man noch den 9 cm langen Oviduct mit in die Untersuchung, so hat man zur exacten Präparation des Materials, welches ein einziges Ascaris-Weibehen liefert, etwa 300 Objectträger bereit zu halten. Zum mindesten muss man aber die halbe Anzahl zur Verfügung haben, da es ja in vielen Fällen gentigen wird, nur einen Öviduct und einen Uterus desselben Thieres zu präpariren.

Zur Durchmusterung einer solchen Serie sind nicht bloss Tage, sondern Wochen erforderlich. Und selbst dann, wenn man glaubt, so aufmerksam als nur denkbar ist, untersucht zu haben, wird man bei erneuter Besichtigung des nämlichen Materials immer wieder neue Stadien entdecken, welche Aufklärung Jüber den und jenen zweifelhaften Punkt bringen.

Ich habe auf das Studium der Vorgänge im reifenden und befruchteten Ei von Ascaris megalocephala alle meine freie Zeit während eines ganzen Jahres verwendet, und meine Ergebnisse sind also das Resultat einer langen und consequent fortgesetzten Beobachtung. Dies möchte ich beachtet wissen, falls es einem oder dem andern Fachgenossen nicht gleich gelingen sollte, am Ascaris-Ei alles das zu sehen, was ich darüber berichte. Ich bin jedoch überzeugt, dass bei genauer Befolgung der oben gegebenen Präparationsvorschriften jeder nur einigermaassen geübte Mikroskopiker meine Befunde wird bestätigen können, wenn er sich lange genug dem Studium jenes vorztiglichen Objects widmet. Ich bin ganz der Meinung Prof. v. Beneden's, wenn derselbe sagt: "Les oeufs de l'Ascaris megalocephala constituent un matériel incomparable et que je ne puis assez recommander à tous ceux qui voudront s'éclairer par eux-mêmes sur les diverses questions, qui se rattachent à la fécondation".

II. Das Ei und die Samen-Elemente von A. megalocephala.

Wenn die Eier aus dem untersten Abschnitte des Ovariums in den Eileiter eintreten, so besitzen sie noch immer die bekannte keulenförmige Gestalt. Die Zellsubstanz derselben zeigt, um in Ley dig's Sprache zu reden, ein "schwammiges Gefüge", und enthält Unmassen winziger Körnchen (granula) von unregelmässiger Form eingelagert. In manchen Präparaten lassen dieselben ein fein punktirtes Aussehen erkennen. Im dicksten Theile dieser keulenförmigen Eikörper (Fig. 1, Taf. VIII) liegt das Keimbläschen (Kbl), über dessen eigenthümliche Bauverhältnisse nähere Angaben weiter unten folgen sollen. Ausser den Körnchen constatirt man noch zwei andere Arten von Einlagerungen, nämlich 1) hyaline Kugeln, welche erst nach längerer Einwirkung der Färbemittel eine blasse Tinktion annehmen, und 2) Hohlräume im Gerüstwerk der Eisubstanz, also Vacuolen, die v. Beneden als gouttelettes homogènes bezeichnet.

Jene hyalinen Kugeln sind auch bereits von Leydig gesehen und beschrieben worden. Dieser Forscher nahm dieselben als Nebenkerne in Anspruch, wie sie nicht bloss bei Infusorien, sondern auch in den Hautdrüsen von Raupen vorkommen. Es liegt nicht in meiner Absicht, an diesem Orte über die Zulässigkeit der Leydig'schen Auffassung zu entscheiden. Ich möchte nur bemerken, dass der genannte Histolog schon klar hervorhebt, dass sich der Hauptkern stärker in Carminlösung färbt, als die Nebenkerngebilde¹).

Im Oviduct werden die Eier nach und nach zu rundlichen Ballen umgeformt, womit zugleich auch ein Schwinden der hyalinen Kugeln und eine gleichmässigere Ausbildung des Gerüst-

1) Fr. Leydig, Zelle und Gewebe, 1885, p. 31.

124

werks in der Zellsubstanz verbunden ist. Mit dem Auftreten einer änsserst dünnen Membran, welche auf der ganzen Oberfläche des Eies zur Abscheidung gelangt, erhalten die bisherigen Veränderungen einen gewissen Abschluss. Ich bezeichne mit Prof. v. Beneden (vergl. dessen Recherches, p. 68) diese Phase in der Lebensgeschichte des weiblichen Fortpflanzungskörpers als die erste Periode der Reifung. Zu dieser Zeit ist das Ei bereit und befähigt, das Spermatozoon in sich aufzunehmen, resp. den Copulationsact mit letzterem zu vollziehen. Das Nähere darüber bringe ich im nächsten Kapitel.

Jetzt wollen wir dem Keimbläschen des Ascaris-Eies eine eingehendere Betrachtung widmen, denn dieses Gebilde ist geeignet, unsere Aufmerksamkeit in hohem Grade zu fesseln. Präparaten von keulenförmigen Eiern, welche mit Essigcarmin tingirt sind, macht man die Wahrnehmung, dass nicht bloss der sogenannte "Nucleolus", sondern auch der übrige Theil des Keimbläschens färbbar ist, wenn auch nicht in gleichem Maasse wie der erstere. Je nach der Lage, den das unterm Mikroskop befindliche Ei in Rücksicht auf den Beobachter einnimmt, präsentirt sich das Keimbläschen in der Weise, wie es durch a, b und c in Fig. 2 veranschaulicht ist. Aus diesen Ansichten ist zu entnehmen, dass das Keimkörperchen (der Nucleolus der Autoren) nicht im Mittelpunkte des Kernes der Eizelle, sondern ganz peripherisch gelegen ist, so dass es dicht unter der Oberfläche der Kernmembran seinen stereotypen Platz hat. Ich kann die hierauf bezüglichen Beobachtungen v. Beneden's lediglich bestätigen, wenn es mir auch nicht gelang, diejenigen beiden Partien des Keimbläschens, welche der Lütticher Forscher als Prothyalosome und Portion accessoire unterscheidet (Recherches, p. 104 u. ff.), so scharf aus einander zu halten, wie dies in den betreffenden Abbildungen v. Beneden's der Fall ist. Daran ist höchstwahrscheinlich meine Tinctionsmethode schuld, d. h. die etwas zu intensive Färbung mit Schneider'schem Carmin.

Im unteren Abschnitt des Ovarialschlauches von A. megalocephala trifft man häufig — wie jeder Beobachter weiss — auch solche Eier an, bei denen das Keimkörperchen insofern eine Umwandelung erfahren hat, als es in zwei annähernd gleiche Theilstücke zerfallen ist. Es bietet dann den Anblick dar, den ich in d (Fig. 2) skizzirt habe. Diese Erscheinung tritt um so häufiger

auf, je weiter wir im Ovarium herabgehen. Im Oviduct selbst finden wir selten noch ein Ei, welches diese Fragmentirung des Nucleolus nicht zeigt. Oefters bemerkt man in unmittelbarer Nähe der beiden Bruchstücke noch 2-3 kleinere Brocken, welche den Farbstoff in gleich begieriger Weise aufnehmen wie die grösseren Stücke. Zu der nämlichen Zeit, wo das Keimkörperchen auf solche Art zerfällt, scheint die es einschliessende Membran nicht mehr in gleichem Grade färbbar zu sein, wie vorher.

Jedes der beiden grösseren Fragmente spaltet sich alsbald weiter in vier Theile, welche sich kugelförmig abranden, und nan zwei an Masse gleich grosse Gruppen darstellen. Von dem so umgewandelten Keimkörperchen sagt v. Beneden völlig zutreffend: il est formé de deux disques composés l'un et l'autre de quatre globules chromatiques, während B. Carnoy¹) seine deux taches de Wagner als "composées chacune de quatre bâtonnets" beschreibt. In der Ansicht, dass es Stäbchen und nicht etwa Kügelchen seien, aus denen die in Rede stehenden Gruppen bestehen, vermag ich dem letztgenannten Autor nicht unbedingt beizustimmen. Carnoy behauptet, dass die Meinung, es seien Kügelchen (globules) vorhanden, nur dadurch hervorgerufen werde, dass der Beobachter ganz zufällig die Stäbchen (von oben oder unten) im optischen Querschnitt zur Ansicht bekomme. Sei die Lage der chromatischen "disques" eine andere gegen das Auge, so müsse man stets längliche Gebilde (Stäbchen) erblicken. Prof. v. Beneden, sagt Carnoy, sei einer Täuschung anheimgefallen, indem er überall in seinen Zeichnungen Kügelchen anstatt der bâtonnets dargestellt habe²).

Nussbaum, der hier als ganz unbeeinflusster Zeuge zu gelten hat, da seine Abhandlung mehrere Wochen früher als v. Beneden's Recherches publicirt wurde, entscheidet sich gleichfalls für die "Fadennatur" der chromatischen Körperchen, und steht somit auf Seiten Carnoy's in diesem Bezug⁸).

Auf Grund meiner eigenen sehr ausgedehnten Beobachtungen bin ich nun in der Lage zeigen zu können, dass eine Vermittelung zwischen diesen beiden entgegengesetzten Befunden möglich ist.

126 .

¹⁾ La Cytodiérèse I, p. 12.

²⁾ Ebendaselbst p. 14.

³⁾ Die Veränderung der Geschlechtsprodukte etc., p. 170.

Bei aufmerksamem Zusehen beobachtet man nämlich die Thatsache, dass die ursprünglichen beiden Chromatingruppen zweifellos aus je vier kugeligen Gebilden zusammengesetzt sind. Durch das Wälzen der Eier mittels Deckglasverschiebung überzeugt man sich hiervon. Es tritt aber sehr bald in manchen Eiern eine eigenthümliche Vermehrung der Kügelchen ein, insofern jedes derselben sich ein- oder mehrmals theilt, und so (unter Erscheinungen, die man mit dem Sprossungsprocess der Mikrokokken vergleichen könnte) zu einem verlängerten, stäbchenartigen Gebilde wird. Die betreffenden Chromatingruppen bestehen dann nicht mehr, wie früher, aus je vier einzelnen Kugeln, sondern aus je vier Kugelreihen, deren einzelne Elemente zum Theil mit einander verschmolzen sind. In guten Präparaten machen die so entstandenen Stäbchen daher den Eindruck, als seien sie eingekerbt. Im optischen Querschnitt gesehen präsentiren sie sich aber nach wie vor als "globules".

Ist das Keimkörperchen in die eben beschriebenen beiden Substanzhäufchen zerfallen, so treten auch Veränderungen am Keimbläschen selbst ein, welche zunächst darin bestehen, dass dasselbe ein geschrumpftes Aussehen bekommt. Dies habe ich in e (Fig. 2) veranschaulicht. Aber das ist nur der Anfang zu einer vollständigen Auflösung dieser zerknitterten Membran in zahllose feine Fäden (f in Fig. 2), welche in der Folge das Material für die achromatischen Spindeln des ersten und zweiten Richtungskörpers liefern. Die Anordnung dieser Fäden in Bezug auf die beiden Häufchen der Chromatinstäbchen habe ich in Fig 3 dargestellt. Es sind von vornherein gleich zwei deutlich von einander gesonderte Spindelfiguren angelegt, so dass Carnoy Recht hat, wenn er bei Schilderung der Richtungskörper von einem fuseau dimidié, einer halbirten Spindel, spricht.

Wir werden im Verlaufe unserer Beschäftigung mit dem Ascaris-Ei nicht bloss diesen, sondern einen durchgehenden morphologischen Dualismus in den Lebenserscheinungen zu constatiren haben, der sich nicht bloss in der Richtungskörperbildung, sondern auch im Befruchtungsacte und beim Beginn des Furchungsprocesses kundgiebt. Bisher hat Niemand dieser Erscheinung die ihr gebührende Beachtung geschenkt und deshalb ist die merkwürdige Thatsache zu verzeichnen: dass man bisher ganz allgemein die mitotische Theilung der ersten Furchungskugel bei A. megalocephala für den Befruchtungsact gehalten hat, während die eigentliche Art und Weise, in welcher die Geschlechtsproducte mit einander verschmelzen, unbekannt geblieben ist.

Der germinative Dualismus des Ascaris-Eies (so will ich das vorhin gekennzeichnete Verhalten des Keimkörperchen und seiner Derivate benennen) ist eine der auffälligsten Erscheinungen auf dem Gebiete biologischer Erfahrung. Die frühe Spaltung einer kleinen linsenförmigen Anhäufung von Chromatinsubstanz in zweigetrennte Hälften giebt Anlass zur Bildung zweier separater Richtungsspindeln, deren jede die gleiche Anzahl von Chromatinstäbchen enthält. Es erfolgt weiterhin die Ausstossung des ersten und zweiten Richtungskörpers und selbst in diesen Auswürflingen macht sich der Dualismus noch geltend, insofern sich dieselben häufig in der Mitte einschnüren und in zwei Theile zu zerfallen streben. Diesen Vorspielen entsprechend findet nach Ausstossung des zweiten Richtungskörpers auch eine Doppelbefruchtung statt, indem sich je eine von den im Ei zurückbleibenden Chromatinportionen (weiblicher Provenienz) sofort mit dem Chromatin des Samenkörperchens verbindet, welches sich inzwischen ebenfalls halbirt hat. Die Verschmelzung zwischen diesen Elementen erfolgt, wie wir sehen werden, in der Nähe des Richtungspoles. Hierauf bilden sich naturgemäss zwei Furchungskerne, die aber functionell nur die Bedeutung eines einzigen haben, insofern jeder von ihnen bei Beginn der Segmentation je zwei chromatische Fadenschlingen für den einheitlichen Mutterstern der ersten Furchungskugel liefert. Diese beiden Furchungskerne hat man in vollständiger Verkennung ihrer wahren Natur bisher für Pronuclei gehalten und in denselben einen geschlechtlichen Gegensatzerblickt.

Eine solche Ansicht ist aber, wie ich im 5. Abschnitt eingehend darlegen werde, durch die Thatsachen nicht gerechtfertigt. Vielmehr erklärt sich die Anwesenheit jener beiden Kerne im legereifen Ei von Ascaris (und in demjenigen anderer Nematoden) durch die eigenthümliche Erscheinung, welche ich germinativen Dualismus nenne. Ob diese Erscheinung im Thierreiche isolirt dasteht und sich nur bei den Nematoden findet, kann ich auf Grund meiner bisherigen Studien nicht beurtheilen, weil dieselben keine genügend grosse Anzahl verschiedener Objecte umfassen. Ebensowenig oder noch viel weniger, vermag ich vor der Hand zu sagen, worin dieser Keimdualismus seine erste Begründung hat. Man müsste die Ovognese viel aufmerksamer und viel weiter zurückverfolgen, als dies bisher mit

den neueren Hülfsmitteln bei Ascaris geschehen ist, um sich über jene frappante Erscheinung eine Ansicht zu bilden. Man könnte nach dieser Richtung hin eine ganze Reihe von interessanten Untersuchungen anstellen und es ist sehr wahrscheinlich, dass dieselben zu wichtigen Ergebnissen führen würden. Ich konstatire hier zunächst nur die Thatsache des germinativen Dualismus als solche, und verwerthe sie zur Erklärung von anderen Erscheinungen am Ascaris-Ei, welche bisher nicht richtig gedeutet worden sind.

Den im Keimbläschen enthaltenen kleinen Körper habe ich im Vorstehenden wiederholt einen "Nucleolus" genannt. Diese Beseichnung ist aber schwerlich zutreffend. Denn besonders darauf gerichtete Forschungen¹) haben erwiesen, dass zwischen den Gebilden, welche man gewöhnlich als Nucleolen bezeichnet und den Körnern, aus denen die färbbaren Gerüstfäden ruhender Kerne bestehen, eine chemische Verschiedenheit obwaltet. Diese kommt such (zum Theil wenigstens) schon dadurch zum Ausdruck, dass Essigkarmin und andere angesäuerte Farbstofflösungen die Nucleolen nur schwach tingiren, während sie die Kernfäden sehr intensiv färben. Schon aus diesem Grunde ist es nicht angänglich, das stark färbbare Keimkörperchen des Ascaris-Eies als einen Nucleolus zu betrachten, obgleich es äusserlich viel Aehnlichkeit mit einem solchen besitzt. Dazu tritt noch die weitere Erwägung, dass eben jenes Körperchen alle geformte Chromatinsubstanz, welche der Eikern enthält, in sich begreift, so dass wir es mit dem ganzen färbbaren Fadengerüst eines gewöhnlichen ruhenden Kerns (incl. den sogenannten Nucleolen) in Parallele zu stellen haben. Wie aus dem chromatischen Fadennetz eines solchen Kernes zur Zeit der Karyokinese das Material zur Bildung der Theilungsfigur hervorgeht, so nimmt aus dem Keimkörperchen des Ascaris-Eies (nach seiner Umwandlung und späteren Verschmelzung mit der entsprechenden Substanzportion des Samenelements) alle chromatische Sabstanz ihren Ursprung, welche durch den Mutterstern der ersten Furchungskugel repräsentirt wird.

Das Keimkörperchen ist also eine Bildung sui generis und es wird sich demgemäss empfehlen, ihm eine Bezeichnung beizulegen, die das zum Ausdruck bringt, was wir als seine wesentliche

¹⁾ Vergl. E. Zacharias: Ueber den Nucleolus. Botan. Zeitung, 1885. Nr. 17, 18 und 19.

Archiv f. mikrosk. Anatomie Bd. 30.

Function erkannt haben. Ich mache den Vorschlag, es Mitoblast zu nennen. Dem entsprechenden färbbaren Körperchen des Spermatozoons gebe ich denselben Namen, und spreche also fernerhin von einem männlichen und einem weiblichen Mitoblasten oder Fadenbildner.

Flemming hat bereits wiederholt hervorgehoben, dass es angezeigt sei, unsere Aufmerksamkeit auf die morphologischen Differenzirungen des Eies selbst zu richten, wenn wir in der Embryologie und Vererbungslehre gründlich weiter kommen wollen ¹). Die Sexualprodukte sind, wenn sie auch unter den allgemeinen Begriff der Zelle fallen, stark differenzirte Gebilde und ich halte es für sehr förderlich, wenn wir — Flemming's Mahnung beherzigend — das, worin sie sich in ihrem Bau von den Gewebszellen unterscheiden, auch in einer Bezeichnung fixiren.

Bisher ist nur von den frühesten Stadien des Ascaris-Eies in diesem Kapitel die Rede gewesen und es wird auch angebracht sein, die verschiedenen äusserlichen Veränderungen, welche dasselbe bei fortschreitender Reife erfährt, im Zusammenhange mit den inneren Vorgängen zu besprechen, welche damit Hand in Hand gehen. Letztere werden Gegenstand der beiden folgenden Abschnitte sein. Wir betrachten nun zuvörderst den Bau der Samenelemente des Pferdespulwurms.

In Fig. 4 ist ein Spermatozoon von A. megalo cephala abgebildet, wie es im Vas deferens des Männchens zu Tausenden angetroffen wird. Als solche Kügelchen gelangen die befruchtenden Elemente in den Uterus des Weibchens und machen hier eine Reihe von Umwandelungen durch, bei deren Abschluss sie verschiedenartige Gestalten annehmen, welche sich jedoch auf einen und denselben Typus zurückführen lassen. Ich habe in Fig. 5 (a, b, c, d) die am häufigsten vorkommenden Formen dargestellt. Prof. v. Beneden giebt auf Tafel XI seines Werkes 29 verschiedene Ansichten von Samenkörpern, wie sie sämmtlich im Geschlechtsschlauch eines und desselben Weibchens gefunden werden können.

Man unterscheidet an jedem copulationsreifen Ascaris-Spermatozoon einen amöboiden und einen unbeweglichen Theil. Der erstere wurde von den älteren Autoren "das flockige Ende" genannt, weil es unbestimmte Contouren zeigt. Mit diesem Theile



¹⁾ W. Flemming, Zellsubstanz, Kern u. Zelltheilung, 1882. p. 69-71.

kriechen die Samenkörperchen nach Art der Amöben im Uterus vorwärts und gelangen schliesslich bis in den unteren Abschnitt des Ovariums, wo die Copulation mit den Eiern stattfindet. Das amöboide Verhalten der Nematodenspermatozoen ist von A. Schneider zuerst entdeckt worden. Das Zellprotoplasma der Ascaris-Samenkörper zeigt zahlreiche glänzende Körnchen im Innern, welche radiär angeordnet sind, wenn man das färbbare Körperchen, den Mitoblasten, als den Mittelpunkt des ganzen Gebildes betrachtet.

Der unbewegliche Theil des Spermatozoons hat die Gestalt eines Füllhorns oder einer spitz zulaufenden Mütze. Seiner Natur nach stellt er ein membranöses Gehäuse dar, welches nach unten zu vollständig offen ist. Das Innere desselben ist vollkommen von der amöboiden Substanz ausgefüllt, insoweit deren Stelle nicht von einem stark glänzenden Körper eingenommen wird, der die Form einer Keule, Glocke, Spitzkugel oder diejenige eines eingekerbten Stabes hat. Man wird dieses Gebilde leicht in Fig. 5 erkennen. Prof. v. Beneden nennt es corps refringent, womit nichts über die histologische Dignität dieses Zellbestandtheiles ausgesagt wird. Nussbaum bezeichnet denselben Körper als "Kopfkappe". Mir will aber dieser Ausdruck nicht recht passend erscheinen, weil gerade derjenige Theil des Spermatozoons, welcher die Nussbaum'sche Kappe enthält, der ist, den man in Analogie mit den Bauverhältnissen der Samenkörper von höheren Thieren als "Schwanz" bezeichnen müsste. Auch erfolgen, wie Schneider gezeigt hat, die Bewegungen der Nematodenspermatozoen in der Weise, dass der füllhornförmige Theil nachgeschleppt wird. Indessen liegt nichts am Namen, und wenn wir uns verstehen, so ist es irrelevant, ob wir "Schwanzkappe" oder "glänzender Körper" sagen.

Wichtiger ist Folgendes. v. Beneden nennt das chromatische Körperchen des Ascaris-Spermatozoons einen "Kern", bezeichnet es aber auffallender Weise als noyau chromatique, womit er, wie mich dünkt, andeuten will: dass es ein Kern ganz besonderer Art sei. Denn wozu sonst das beigefügte Epitheton?

Ich möchte meinerseits auf Grund sehr genauer Untersuchungen (die ich nicht bloss an den Samenkörpern von A. megalocephala, sondern auch an denen von A. suilla angestellt habe) Anstand nehmen, jenes färbbare Körperchen einen Kern zu nennen. Das einzige Nucleusartige, was dem noyau chromatique anhaftet, ist seine centrale Lage in der Zellsubstanz. Im Uebrigen kann man weder Spuren einer Membran noch die Anwesenheit von Gerüstfäden konstatiren. Es nützt dem gegenüber nichts, wenn man um den Schematismus der Zelle in Anwendung zu bringen — von einem "compacten", einem "verdichteten" Kerne spricht und damit die Eigenthümlichkeit des hier vorliegenden Gebildes, anderen Kernen gegenüber, hervorheben will.

Um den Kernbegriff zu retten, müsste man wenigstens die das färbbare Körperchen umgebende Masse perinucléaire (v. Benedens) als ein Analogon der Kernmembran auffassen — aber das wäre kein dauernder Gewinn. Es bleibt nichts übrig, als anzuerkennen, dass wir es in diesem noyan chromatique mit dem Aequivalent des weiblichen Mitoblasten zu thun haben, mit jenem homogenen linsenförmigen Gebilde, welches im Keimbläschen alle chromatische Substanz darstellt.

Will man sich dazu verstehen, in der nämlichen Weise wie man von nackten, hüllenlosen Zellen spricht, auch von nackten Kernen zu reden, so erkläre ich mich hiermit einverstanden. Aber dann wird es immerhin gut sein, wenn man solche Kerne zum Unterschiede von anderen deutlich bezeichnet und dies geschieht, indem man sie Fadenbildner nennt. In der That stellen sie ein concentrirtes Fadengerütst dar, welches sich entfaltet und ausbildet, sobald die Bedingungen dazu gegeben sind.

Dass die farblose Grundsubstanz der Kerne unter Umständen vollständig zu schwinden vermag, wird auch durch das Studium der Spermatogenese bei den Turbellarien sichergestellt¹). Die sogenannte "Mittelrippe" des fertigen Spermatozoons besteht bei diesen niederen Würmern lediglich aus feinpunktirter Chromatinsubstanz. Von einem eigentlichen Kern oder von einer Membran, welche die Mittelrippe umkleidete, ist hier nicht die Rede. Man kann sich sehr bequem bei Mesost. Ehrenbergii von dieser Thatsache .tberzeugen.

Als ich im Sommer 1884 die Spermatozoen des Polyphemus pediculus in Bezug auf ihr amöboides Bewegungsvermögen studirte, bemerkte ich gleichfalls, dass die chromatische Substanz in den Samenelementen dieser Cladocere nicht in typischer Kernform, sondern in Streifen und Körnerhäufchen angeordnet sei. Ich ge-

¹⁾ Vergl. L. v. Graff, Turbellarien-Monographie, 1882. p. 158 u. 159.

statte mir auf die Abbildungen zu verweisen, die ich damals angefertigt habe¹).

Für Wirbelthiere besitzen wir bekanntlich von Flemming den Nachweis, dass bei Salamandra der Spermatozoenkopf "fast ganz aus verdichteter chromatischer Substanz" besteht²), an welchen Befund der Kieler Anatom die Bemerkung knüpft: "es werde wohl schwerlich Jemand glauben, dass nicht ein gleichartiges Verhalten durch das ganze Thierreich gehe". Es unterliegt nach alledem keinem Zweifel, dass die sonst bekannten Thatsachen meiner Auffassung des sogenannten "Kerns" der Samenzelle (als eines lediglich aus Chromatin bestehenden Gebildes) das Wort reden. Ich beziehe indessen meine Darlegung zunächst nur auf die Verhältnisse am Samenkörperchen des Pferdespulwurms, weil ich dieses Object am eingehendsten untersucht habe.

Man könnte nun in Auknüpfung an das Vorstehende die Frage aufwerfen, ob die Spermatozoen unter solchen Umständen noch als echte Zellen anzusehen sind, oder nicht. Jedenfalls sind sie Producte unzweifelhafter Zellen, der Spermatogonien, und wenn wir es, wie schon oben angedeutet, nicht für wesentlich halten, dass der Zellkern eine Membran besitzen muss, so steht einer Subsumtion der Samenkörper unter den allgemeinen Zellbegriff nichts im Wege.

Anders verhält es sich, nach meiner Ansicht, mit der Behauptung M. Nussbaum's, dass Samen und Ei "homologe Zellen" seien³). Dieser Meinung kann ich mich nicht anschliessen. Denn soll die Homologie — wie es Nussbaum anzunehmen scheint — darin bestehen, dass die beiden Zeugungselemente nur histologische Variationen einer und derselben Grundform sind, so sehe ich nicht recht ein, worin sich in diesem Punkte die Geschlechtszellen von den somatischen Zellen unterscheiden. So aufgefasst, würden überhaupt alle aus einem und demselben Keimblatt hervorgehende Zellenarten einander homolog sein müssen: denn sie

1) Ueber die amöboiden Bewegungen der Spermatozoen von Polyph. pediculus. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. 41, Taf. XVI, 1884.

2) W. Flemming, Beiträge zur Kenntniss der Zelle etc. Theil II. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. 20, 1882, p. 34.

3) M. Nussbaum, Ueber die Veränderungen der Geschlechtsprodukte etc. 1884, p. 184.

Dr. Otto Zacharias:

haben offenbar eine gemeinsame Grundlage, aus der sie durch Differenzirung ihren Ursprung nehmen. Es wären hiernach die Zellen des Nerven- und Gangliengewebes denen des Schmelzgewebes homolog zu setzen; ja man könnte sogar nicht umhin, die Homologie bis auf das Epithel des Gehörlabyrinths zu erstrecken, denn diese Gewebsspecies gehen sämmtlich aus [°]dem äussern Keimblatte hervor. Aber in diesem weitern Sinne wird kein Histolog dem Begriffe der Homologie Geltung eingeräumt wissen wollen. In dem Sinne, wie im vorliegenden Falle die Bezeichnung "homolog" von Prof. Nussbaum angewendet wird, sind schliesslich auch alle Zellen eines und desselben Organismus homolog, insofern sie aus der ersten Furchungskugel durch Differenzirung hervorgehen.

Aber die Abkunft von einer morphologisch-identischen Grundlage ist - meine ich - alle in nicht geeignet, eine Homologie zu begründen. In der vergleichenden Anatomie der Organe ist es klar, was wir mit diesem Begriffe zum Ausdrucke bringen wollen. Wenn sich dieselben Bestandtheile in verschiedenen Organen wiederfinden, und zwar so, dass sie in Bezug auf einander die gleichen Lageverhältnisse darbieten, da sprechen wir von homologen Organen in den zum Vergleich kommenden Thiergruppen. Wir schliessen mit Recht aus der Thatsache, dass solche Homologien vorhanden sind, auf die Abstammung der betreffenden Organismen von einem gemeinsamen Urerzeuger zurück, weil wir uns eine derartige Uebereinstimmung nicht anders als durch Vererbung zu erklären vermögen. Homologe Organe in verschiedenen Gruppen gestatten also den Rückschluss auf einheitliche Descendenz. Keineswegs ist aber das umgekehrte Schlussverfahren gestattet, um aus gemeinsamer Herkunft das Vorhandensein von Homologie zu erweisen. Aus diesem Grunde fühle ich mich abgeneigt, die Geschlechtselemente als homologe Zellen zu betrachten; und das um so mehr, als es mir unmöglich ist, Uebereinstimmungen solcher Art, wie sie etwa ein Arm und ein Vogelflügel darbieten, an jenen histologischen Gebilden zu entdecken.

Die Spermatozoen sind bei allen Thieren das Product einer viel grösseren Anzahl von Theilungen des ursprünglichen Zellenmaterials, als die Eier, und schon desshalb ist anzunehmen, dass ihr Protoplasma sowohl wie ihre Kernsubstanz eine ganz andere Molecularstructur besitzen, als sie den entsprechenden Ei-

bestandtheilen zukommt. Auch diese Erwägung verhindert mich, die Nussbaum'sche Ansicht von der Homologie der Geschlechtszellen zu der meinigen zu machen.

Ei und Samenkörper sind allerdings wirkliche Zellen, wie wir seit den epochemachenden Forschungen von la Valette St. George wissen, aber sie sind ganz verschiedenen physiologischen Functionen angepasst, sodass sie im copulationsreifen Zustande eine ebenso grosse morphologische Verschiedenheit darbieten, wie zwei somatische Zellen aus differenten Geweben. Darin freilich unterscheiden sie sich von den Gewebszellen, dass sie nicht indifferent wie diese sich einander gegenüberstehen, sondern dass sie eine ausgesprochene physiologische Affinität (wenn ich den Ausdruck gebrauchen darf) besitzen, die sie zur Copulation treibt. Zum Unterschiede von anderen histologischen Elementen könnte man sie dieser Eigenschaft wegen complementäre Zellen nennen, womit klar zum Ausdrucke gebracht würde, dass sie, trotz ihrer morphologischen Verschiedenheit, speciell auf einander angewiesen sind, um ihren beiderseitigen physiologischen Zweck zu erfüllen.

Ein Blick in das Reich der Protozoen belehrt uns darüber, dass die in Copulation tretenden Fortpflanzungszellen gar nicht morphologisch differenzirt zu sein brauchen, um ihrer Aufgabe genügen zu können. Dies liefert uns weiter den Beweis dafür, dass das, was wir mit dem Mikroskop an Uebereinstimmungen oder Verschiedenheiten bei den copulirenden Zeugungselementen nachweisen, ihre wesentliche Function nicht beeinflusst. Eine Homologie der Geschlechtsproducte, wenn sie sich begründen liesse, würde also keineswegs geeignet sein, die eigentliche Natur des Befruchtungsactes in ein helleres Licht zu rücken.

Orientiren wir uns an einem concreten Beispiel. Kein Object eignet sich zur Demonstration der hier in Betracht kommenden Dinge besser, als Stephanosphaera pluvialis Cohn, ein Repräsentant der coloniebildenden Flagellaten, welcher sich nach heftigen Regengtissen in ausgehöhlten Steinplatten, Felsblöcken u. dergl. vorzufinden pflegt.

Die männlichen und weiblichen Gameten (Mikrogonidien) gehen hier aus den Primordialzellen der Mutterkugel hervor, und. haben somit einen morphologisch-identischen Ursprung. Gewöhnlich bilden sich alle Zellen einer und derselben Colonie zu Ga186

meten aus. Letztere sind spindelförmig und am Vorderende mit zwei Cilien versehen. Sie liegen, bevor sie zur Vollziehung des Befruchtungsactes ausschwärmen, in Haufen oder Bündeln beisammen, und erinnern durch diese Anordnung lebhaft an die Spermatozoenbündel vieler Metazoen. Nach Erreichung der vollständigen Copulationsreife wimmeln jene Gebilde stürmisch durcheinander und jedes sucht sich einen Partner aus, mit dem es sich verbindet. Die Verschmelzung erfolgt zuerst am Vorderende, und erstreckt sich nach und nach weiter, bis eine vollständige Vereinigung der beiden Paarlinge zu constatiren ist. Eine eingehende Beobachtung dieses interessanten Actes an den Gameten der Stephanosphaera verdanken wir Prof. Georg Hieronymus (Breslau). Er hat darüber ausführlich in Cohn's "Beiträgen zur Biologie der Pflanzen" (1885) berichtet. Demselben Forscher gelang es auch nachzuweisen, dass es immer die Gameten aus verschiedenen Primordialzellen sind, welche mit einander copuliren. Hierdurch sind wir zu der Annahme berechtigt, dass eine Differenzirung besonderer Art in den Derivaten mancher Primordialzellen eintritt, und dass der Copulationsact, den wir die Gameten der Stephanosphaera vollziehen sehen, die Bedeutung des Zusammentritts von Samen und Ei hat. Aber eine morphologische Verschiedenheit ist an den copulirenden Mikrogonidien nicht vorzufinden; dieselben gleichen sich vielmehr in jedem Punkte vollständig. Ihre Differenz kann somit nur eine solche in physiologischer oder chemischer Hinsicht sein. Hieronymus nennt sie "geschlechtlich polarisirt"; dies ist aber ein Ausdruck, der zu Missverständnissen Anlass geben kann. Wenden wir uns jetzt zu Pandorina, einer andern koloniebildenden Flagellaten-Gattung, so sehen wir, dass die Zahl der Zelltheilungen, welche der einen Gruppe von Gameten ihren Ursprung giebt, geringer ist, so dass dieselben schliesslich eine beträchtlichere Grösse besitzen, als die anderen. Wir sind also bereits bei den Protozoen in der Lage zu zeigen, dass in der Geschichte der Organismenwelt schon sehr frühe die Tendenz zu Tage tritt, die Fortpflanzungszellen morphologisch zu differenziren und ihren weitern Entwicklungsgang in verschiedener Weise zu beeinflussen. Hierdurch wird die Ansicht, dass wir es in den Zeugungselementen der höhern Thiere (Metazoen) schliesslich mit ausserordentlich differenten und physiologisch ganz ungleichwerthigen Gebilden zu thun haben, stark gestützt - falls

dieselbe durch die früher angeführten Argumente noch nicht hinlänglich begründet erscheinen sollte.

Auf Grund ganz anderer Erwägungen ist auch N. Pringsheim¹), wie man weiss, zu der Ueberzeugung gekommen, dass es ungleichartige histologische Bildungen seien, welche sich im Zeugungsacte vereinigen. Er sagt in Betreff der Geschlechtsproducte wörtlich: "Sie sind unbeschadet ihres histologischen Characters als Zellen oder Zellbestandtheile und unbeschadet ihrer Entstehung dennoch specifisch differenzirte Bildungsproducte der Sexualzellen, und als solche unter sich zugleich äusserst verschiedene Dinge"²). Und am Schlusse der nämlichen Abhandlung tasst derselbe Forscher seine Ansicht nochmals in den Satz zusammen: "So lange man noch genöthigt ist, den Sexualvorgang als einen Vorgang sui generis, verschieden von Ernährung und Wachsthum aufzufassen, so lange wird man seine morphologische Manifestation auch nicht in der Verbindung gleichwerthiger Elemente, aus denen kaum etwas specifisch Neues hervorgehen kann, suchen können."

So viel durch mikroskopische Beobachtung festgestellt werden kann, zeigt die Substanz des reifen Eies bei A. megalocephala eine ganz andere Structur als der protoplasmatische Theil der copulationsfähigen Samenzelle. Auch sind die häutigen Abscheidungsproducte, welche als Hüllen bei beiden Geschlechtsproducten desselben Rundwurms vorhanden sind, total von einander verschieden. Nicht minder different ist der Kern der Eizelle von dem des amöboiden Spermatozoons. Wie erinnerlich sein wird, entspricht der ganze Kern der Samenzelle dem rundlichen Chromatingebilde, welches im Eikern das concentrirte Fadengertist darstellt, und für das ich die Bezeichnung "Mitoblast" in Vorschlag gebracht habe. Beide Zeugungselemente sind also zu der Zeit, wo sie in Copulation treten, sehr differente Bildungen und keinesfalls einander homolog im gewöhnlichen Verstande dieses Wortes. Dieser Befund schliesst aber nicht aus, dass nach dem Copulationsacte Theile des Eies einer Veränderung unterliegen,

¹⁾ Neue Beobachtungen über den Befruchtungsact der Gattungen Achlya und Saprolegnia. Sitzungeber. der königl. preuss. Akademie der Wiss. 1882, p. 539 u. ff.

²⁾ l. c. p. 540.

wodurch dieselben entsprechenden Theilen der Samenkörper morphologisch gleichwerthig werden, so dass — trotz der ursprünglichen morphologischen Verschiedenheit beider Sexualzellen doch schliesslich gleichartige Elemente beim Befruchtungsvorgange zur Verschmelzung gelangen. Wir werden sehen, dass dieser Fall wirklich eintritt, und dass die miteinander verschmelzenden Derivate der Geschlechtsproducte nicht mehr in dem Sinne, wie diese letzteren selbst, different genannt werden können.

Die Verschiedenartigkeit von Samen und Ei dient nur dazu, diese beiden complementären Zellen (behufs Ausführung der Copulation) zusammenzubringen. Dabei fällt dem Spermatozoon die Aufgabe zu, die weibliche Sexualzelle aufzusuchen, während diese letztere wieder dazu organisirt ist, plastisches Material in sich aufzuspeichern, aus welchem der Leib des Embryo aufgebaut werden kann. Im Ei findet nachweisbar ein weit regerer Stoffwechsel statt, als im Samenkörperchen. Assimilation und Ausscheidung sind dort im flottesten Gange, wie die Grössenzunahme des Eies während der Reifeperiode beweist. Das Ei ist späterbin nicht bloss activer Theilnehmer am Befruchtungsvorgange, sondern auch das Behältniss, in welchem sich derselbe vollzieht. Es ist ferner der Schauplatz der ganzen embryonalen Entwickelung, oder richtiger gesagt: der Nährboden für dieselbe, woraus begreiflich wird, dass es von Anfang an für alle diese Vorrichtungen specifisch vorgebildet sein muss. Ich betone das zum Schluss dieses Capitels nochmals ausdrücklich, um die Ansicht, dass Samen und Ei ganz differente histologische Bildungen sind, als die den Thatsachen entsprechendere erscheinen zu lassen.

III. Die Copulation der Sexualzellen.

Dieser Vorgang ist von v. Beneden mit sehr grosser Ausführlichkeit geschildert worden (vgl. Recherches, S. 138-185) und ich kann im Allgemeinen die Beobachtungen des genannten Forschers bestätigen. Im Besonderen aber habe ich über abweichende Befunde zu berichten. Dies gilt hauptsächlich von der Art und Weise, wie das Spermatozoon in das Ei eindringt. In Betreff dieses Punktes finde ich weder die Beschreibung, welche Prof. v. Beneden davon giebt, bestätigt — noch auch seine Abbildungen auf den Tafeln XI und XII der Recherches.

Es ist bekannt, dass der Lütticher Forscher der Ansicht huldigt, das Spermatozoon dringe an einer bestimmten Stelle in das Ascaris-Ei ein. Dieser Copulationspol (pôle d'imprégnation) soll einem der beiden Endpunkte der Ei-Axe entsprechen und eine wahre Mikropyle darstellen, insofern die Dotterhaut daselbst unterbrochen wäre und das Eiprotoplasma nackt hervorträte. An keiner anderen Stelle (vgl. Recherches, S. 149) soll ein Spermatozoon in das Ei eindringen können, als lediglich an dieser.

Dem gegentüber constatire ich, dass ich eine derartige Mikropyle nicht habe finden können, wenn ich (durch vorsichtige Präparation der leicht verletzbaren jungen Eier) jede Möglichkeit einer Quetschung durch Deckglasdruck ausschloss. Es kann freilich vorkommen, dass an stark gedrückten Eiern das Protoplasma an einem der Eipole etwas hervorquillt, und dann entsteht ein Gebilde genau von der Art, wie v. Beneden es unter dem Namen éminence de fixation beschreibt.

Es ist selbstverständlich, dass ich diesen abweichenden Befund nur registrire, weil es mir absolut unmöglich gewesen ist, einen vorgebildeten Imprägnationspol aufzufinden. Einem Forscher von der Bedeutung v. Beneden's widerspreche ich nur auf Grund von sehr sorgfältigen Untersuchungen. Wochenlang habe ich mich mit der einen Frage befasst, ob eine solche Discontinuität in der Dottermembran vorhanden sei oder nicht. Schliesslich habe ich mich auf das Bestimmteste davon überzeugt, dass die Eisubstanz nirgends nackt hervortritt, um dem Spermatozoon als Anheftungspunkt zu dienen.

Wie aber dringt das Samenkörperchen in das Ei hinein, wenn letzteres allseitig von einer deutlich wahrnehmbaren, wenn auch zunächst noch ganz dünnen Membran umschlossen ist? Hierfür habe ich durch fortgesetzte Beobachtungen an gut fixirten und mit Essigkarmin gefärbten Präparaten folgende Erklärung gewonnen.

Es unterliegt keinem Zweifel, dass dem amöboiden Theile der Ascaris-Spermatozoen die Fähigkeit innewohnen muss, den Bezirk der Dotterhaut, auf dem es sich festsetzt, aufzulösen. Ja, der Act der Fixirung selbst scheint bereits auf den Beginn einer solchen Auflösung hinzuweisen. Man sieht oft deutlich, dass das Spermatozoon unter Aussendung von pseudopodienartigen Fortsätzen in den Dotter einsinkt (Fig. 6, Taf. VIII), und dann seine vorherige Gestalt fast ganz genau wieder annimmt. Dies scheint darauf hinzudeuten, dass es auf seinem weiteren Wege nach dem Mittelpunkte der Dotterkugel jener Pseudopodien nicht mehr bedarf, sondern dass es in mehr passiver Weise durch wiederholte Contractionen der Eizellsubstanz in das Centrum dieser letztern gelangt. Hier mag sogleich zur Erwähnung kommen, dass der Protoplasmakörper des Spermatozoons alsbald nach seinem Eindringen in das Ei tingirbar wird, was er so lange nicht ist, als das Spermatozoon sich noch ausserhalb des Eies befindet. Selbst bei mehrtägiger Einwirkung von concentrirtem Essigkarmin färbt sich der amöboide Theil des Samenkörperchens, wenn dieses uncopulirt bleibt, absolut nicht.

Werfen wir noch einen Blick auf das eben in's Ei eindringende Ascaris-Spermatozoon (vgl. Fig. 9, 10 und 11), so zeigt es sich, dass der Wiederverschluss der temporären Mikropyle genau in dem Maasse erfolgt, als sich die Copulation ihrer Beendigung nähert. Man sieht, dass die Oeffnung in der Dotterhaut (Fig. 11) bereits vollständig wieder verschwunden ist, wenn das füllhornartige Ende des Samenkörpers mit seiner letzten Spitze eben in's Eiprotoplasma unterzutauchen beginnt. Der Verschluss erfolgt höchstwahrscheinlich durch eine locale Regeneration (Neuproduction) von Dotterhaut an der betreffenden Copulationsstelle. Später ist nicht mehr die geringste Spur von einer vorhanden gewesenen Oeffnung wahrzunehmen.

Ich habe mir auch das Ei von A. suilla mit Bezug auf die Frage nach der Existenz eines specifischen Imprägnationspoles angesehen, konnte aber auch an diesem nahe verwandten Object nichts entdecken, was die Schilderungen Prof. v. Beneden's zu bestätigen geeignet wäre.

Ich kann daher auf Grund meiner Beobachtungen das Vorhandensein einer mikropylartigen Oeffnung im Ascaris-Ei nicht zugeben, sondern muss behaupten, dass das Spermatozoon als solches die Fähigkeit besitzt, durch die geschlossene Perivitellinmembran hindurch zu wandern. Und zwar in der Weise, dass es diese das Ei umgebende Haut in eigenthümlicher Weise erweicht und auflöst, um dann mit Hülfe pseudopodienartiger Fortsätze nach Art einer Amöbe so weit vorwärts zu kriechen, bis es in wirkliche Berührung mit dem Dotter gelangt. Diesem gegenüber bewahrt es aber lange Zeit seine Selbstständigkeit. Es dauert sehr

lange, ehe das Protoplasma des Samenkörpers innerhalb des Eies unkenntlich wird. Zuerst wird vielmehr der glänzende Körper (k in Fig. 8) vom Dotter aufgelöst; diesem folgt die kappenartige Umbüllung (das füllhornförmige Gehäuse, g in Fig. 8) nach. Dann erst nimmt man wahr, dass sich die protoplasmatische Substanz des Spermatozoons inniger mit der Dottermasse des Eies vermischt. Der männliche Mitoblast (mm) nimmt aber an allen diesen Copulationserscheinungen keinen Theil. Er verändert auch seine rundliche Form zu dieser Zeit nicht im Geringsten, sondern kat genau noch das Aussehen eines ruhenden "noyau chromatique".

Erst später, wenn die Ausstossung des zweiten Richtungskörpers nahe bevorsteht, kommt Leben in den chromatischen Theil des Spermatozoons. Wir werden uns später eingehend mit den betreffenden Vorgängen beschäftigen.

Jetzt komme ich noch einmal auf die Thatsache zurtick, dass die Ascaris-Spermatozoen die Fähigkeit besitzen, durch eine vollständig geschlossene Membran hindurch zu wandern. Diese Art der Copulation von Geschlechtsprodukten hat ihr Analogon im Pflanzenreiche, und es ist vollständig gerechtfertigt, in Anknüpfung an das vorstehend Berichtete, der Art und Weise zu gedenken, wie sich die Copulation bei gewissen Fadenpilzen vollzicht. Ich erinnere hauptsächlich an die Gattungen Achlya und Saprolegnia, und verweise zugleich auf die sehr interessanten Beobachtungen, welche Pringsheim an diesen niederen Pflanzen angestellt hat 1). Dort liegt der nämliche Fall vor, dass ein mit amöboider Bewegung ausgestattetes Plasmagebilde, welches die Function eines Samenkörpers ausübt, plasmodienartig die Membran des mit der Oosphäre copulirenden Befruchtungsschlauches durchdringt, so dass der Austritt dieser "Spermamöben" am blindgeschlossenen Ende jenes Schlauches erfolgt. Diese Thatsache hat nichts Hypothetisches an sich, sondern sie lässt sich durch ganz unmittelbare Beobachtung verificiren. Aber auch sonst liegen noch verschiedene Erfahrungen über den Durchtritt protoplasmatischer Substanz durch geschlossene Zellwände vor. Pringsheim citirt in seiner Abhandlung eine Wahrnehmung von Cornu, der an Nectria constatirte, dass hier zum Zwecke der Sporenbildung das

¹⁾ N. Pringsheim, Neue Beobachtungen etc. Sitzungsber. d. Königl. Akademie der Wiss. in Berlin. 1882.

Protoplasma fünf Scheidewände passiren muss, ohne dass vorgebildete Wege (Canäle oder dergl.) dazu vorhanden wären.

Zu Anfang dieses Capitels ist erwähnt worden, dass es die Meinung Prof. v. Beneden's ist, das Eindringen des Spermatozoons erfolge an einem der beiden Endpunkte, durch welche die organische Axe des Eies bestimmt wird. Nussbaum¹) spricht seinerseits die Vermuthung aus, dass es der dem Keimbläschen entgegengesetzte Pol sein möchte, der von Samenkörperchen "angebohrt" wird. Die beiden genannten Forscher denken sich also die Möglichkeit (oder halten es vielmehr für sehr wahrscheinlich), dass dasjenige Ende des keulenförmigen Eies, welches ursprünglich mit der Rhachis in Verbindung stand, späterhin als Imprägnationspol fungirt.

An den Eiern von A. megalocephala, die zur Zeit der Copulation die Form von rundlichen Ballen oder wirklichen Kugeln besitzen, ist es schwer die Richtung der organischen Axe zu ermitteln. Ich habe mir daher die entsprechenden Stadien der Copulation von A. suilla verschafft, um über die in Rede stehende Angelegenheit in's Klare zu kommen. Die Eier des letzterwähnten Rundwurmes sind ellipsoidisch gestaltet, und wenn ich auch zunächst nicht sagen kann, ob die beiden Pole des Ellipsoids genau je einem der Endpunkte der organischen Axe entsprechen, so stehen sie doch sicher in einer bestimmten geometrischen Beziehung zu dieser Axe. Denn schwerlich wird Jemand annehmen, dass die Verkürzung und Umformung der langgestreckten Eier, wenn sie sich von der Rhachis losgelöst haben, in jeder beliebigen Richtung erfolgen könne. Wäre nun Prof. v. Beneden's Ansicht richtig, so müsste ich bei meinen Beobachtungen der in Copulation begriffenen Eier von A. suilla, wenn auch keinen vorgebildeten Imprägnationspol, so doch wenigstens eine bevorzugte Stelle, an welcher sich die Spermatozoen angeheftet zeigten, haben ausfindig machen können. Aber dies ist nicht der Fall gewesen. Ich traf die männlichen Elemente ebenso oft an einem der Pole wie an einer der langen Seiten der Eier festsitzend (vergl. Fig. 12 und 13). Hieraus wird, meiner Ansicht nach, klar ersichtlich, dass keine feste Beziehung zwischen den Punkten, wo die Copulation



¹⁾ M. Nussbaum, Ueber die Veränderungen der Geschlechtsprodukte etc. p. 167.

des Samens mit dem Ei stattfindet, und der organischen Axe dieses letzteren zu constatiren ist.

Höchst merkwürdig ist es nun aber, dass in der weit überwiegenden Mehrzahl der Fälle nur ein einziges Spermatozoon mit dem Ascaris-Ei in Copulation tritt. Ist keine vorgebildete Imprägnationsstelle vorhanden, so ist es ganz unerklärlich, warum immer nur ein einziges Samenkörperchen von den vielen Hunderten. welche das Ei im oberen Theile des Uterus umgeben, zur Anheftung gelangt. Allerdings geschieht es, aber dies ist ein relativ sehr seltenes Vorkommniss, dass sich mit einem und demselben Ei (Fig. 14 auf Taf. VIII) 2 oder 3 Samenkörperchen (jedes an einer anderen Stelle) copulirt zeigen. Es sind mir auch Eier zu Gesicht gekommen (von A. megalocephala), in denen 6, 8, ja selbst 10 Spermatozoen enthalten waren. Diese Fälle sind aber äusserst selten, und höchst wahrscheinlich gelangen derartige Eier niemals zur Entwickelung. So viel ich mich erinnern kann, weisen dieselben auch sonst Anomalien im Gerüstwerke ihrer Zellsubstanz, in der Structur der Dotterhaut und auch Störungen in der Anordnung der Chromatinstäbchen der ersten Richtungsfigur auf. Es sind dies also jedenfalls kranke oder abortive Eier gewesen.

Wie man es sich (bei Nichtanwesenheit einer Mikropyle) begreiflich machen soll, dass die Copulation des Eies immer nur mit einem einzigen Spermatozoon vor sich geht, dazu geben die zu beobachtenden Thatsachen gar keinen Anhalt. Möglicher Weise spielt dabei die Zellsubstanz (der Dotter) eine active Rolle, aber so, dass keine bestimmte Stelle des Eies dabei in Frage kommt. Wir wissen, dass die protoplasmatische Eisubstanz im bohen Grade amöboid ist und dass so heftige Contractionsbewegungen in ihr stattfinden können, dass es aussieht, als würde sie von unsichtbaren Händen heftig durchgeknetet. Bei solchem Verhalten der copulationsreifen Eikörper kann es auch zur Hervorwölbung einer kleinen Protoplasmapartie kommen, zu einer analogen Bildung des "cône d'attraction", dessen Auftreten Fol am Echinodermen-Ei beobachtete. Und ein solcher Attractionskegel, such wenn er nur sehr klein und unscheinbar wäre, könnte leicht die Veranlassung dazu werden, dass sich das in der Nähe befindliche Samenkörperchen gerade dort und an keinem anderen Punkte der Eikugel anheftete. Dieser Modus des Conjugirens ist im hohen Grade wahrscheinlich, weil etwas dem Entsprechendes bei anderen

thierischen Eiern bereits mehrfach konstatirt worden ist. Neuerdings hat Fr. Vejdovsky (Prag) dergleichen buckelartige Hervorwölbungen auch am Ei von Rhynchelmis (Euaxes) zur Zeit der Copulation entstehen sehen¹). Eine directe Beobachtung über diesen Punkt würde bei A. megalocephala freilich mit den grössten Schwierigkeiten verknüpft sein, da die zarten, leicht verletzbaren jungen Eier schwerlich auf dem Objecträger ihren Copulationstrieb bethätigen würden, wenn man sie auch noch so frisch dem mütterlichen Körper entnehmen wollte.

Nachdem das Spermatozoon in den Dotter des Ascaris-Eies eingedrungen ist, beginnt sich die Membran des letzteren zu verstärken, so dass sie schliesslich eine Maximaldicke von 0,0075 mm erlangt. Man bemerkt, dass sie aus concentrischen Schichten besteht und auf dem optischen Querschnitt im Uebrigen ein strukturloses Aussehen zeigt. Diese Umhüllung nennt man zum Unterschiede von der später sich bildenden zweiten Membran die erste Dotterhaut (Première zone périvitelline, v. Beneden). Als Folge des Copulationsactes sehen wir auch bei niederen Pflanzen eine ähnliche Membranbildung vor sich gehen. Ich erinnere daran, dass sich z. B. die befruchteteten Eier (Zygoten) von Vaucheria sessilis alsbald mit einer Haut umgeben. An den Eiern von Fucus bemerkt man das gleiche Verhalten, und ebenso vermag man bei Characeen zu constatiren, dass das Ei nach der Befruchtung eine sehr starke Hülle ausscheidet.

Indessen kann man in Betreff des Ascaris-Eies nicht sagen, dass das Eindringen des Spermatozoons die einzige und unmittelbare Ursache für die Bildung der ersten Dotterhaut sei. Denn wir sehen, dass sich auch solche Eier mit einer Membran umgeben, welche unbefruchtet geblieben sind. Allerdings erreicht in diesem Falle die Dotterhaut niemals die oben angegebene Maximaldicke, sondern sie entwickelt sich nur schwach. Derartige Eier bieten auch noch andere Eigenthümlichkeiten dar, durch welche sie sofort auffällig werden. So ist das Gerüstwerk ihrer Zellsubstanz nicht feinfädig und in Form eines regelmässigen Maschennetzes angeordnet, sondern grobsträhnig und mit zahlreichen Körnern durch-

1) Fr. Vejdovsky: Die Embryonalentwickelung von Rhynchelmis. Vorläuf. Bemerkungen. Sitzungsber. der Königl. böhm. Ges. der Wiss. März 1886.

setzt, die den Eiinhalt stellenweise ganz verdunkeln. Auf allen Eiern aber, mögen sie befruchtet oder unbefruchtet sein, kommt eine äussere (dritte) Schicht zur Ablagerung, ein Chorion, dessen Material aus den papillenartig verlängerten Zellen des Uterusepithels secernirt wird. Im optischen Querschnitt entdeckt man an dieser äussersten Hüllschicht eine radiäre Streifung, so dass es aussieht, als stünden zahllose kurze Stäbchen senkrecht zur Peripherie des Eics und als sei die ganze Oberfläche des letzteren mit solchen Gebilden bedeckt. Bei Färbung der Eier mit Essigkarmin löst sich dieses Chorion vollständig auf, und es ist nur der scharfe Contour der ersten Perivitellinmembran an derartig behandelten Objecten zu äusserst wahrzunehmen.

Der histologische Bau des weiblichen Geschlechtsschlauches ist von Prof. v. Beneden sehr speciell beschrieben worden (vergl. Recherches, S. 13-45), so dass ich hier nicht weiter auf die bezüglichen Verhältnisse einzugehen brauche. Auf Taf. III der v. Beneden'schen Arbeit (Fig. 10, 15 und 16) ist auch das eigenthümliche papillentragende Epithel des Oviducts und des Uterus, von dem oben bereits die Rede war, sehr naturgetreu dargestellt.

In der männlichen Geschlechtsröhre ist ebenfalls eine epitheliale Auskleidung vorhanden. In den oberen Partien erinnert dieselbe an die papillentragenden Zellen des Uterus. Die innere -Wandung des Vas deferens aber ist mit einem höchst merkwürdigen Zellenbelag ausgestattet, welcher anscheinend noch gar nicht näher untersucht worden ist. Querschnitte, auch wenn sie noch so fein hergestellt sind, bringen wenig Licht über diese Zellenart. Um sich einen Begriff davon zu machen, muss man sich Fig. 16 auf Taf. VIII betrachten. Diese Zeichnung ist nach einem Zupfpräparat hergestellt, welches vorher 24 Stunden mit Essigkarmin tingirt worden war. Bevor man aber die Färbung vornehmen kann, muss das herauspräparirte Vas deferens 1 Stunde lang in dieselbe Präparationsflüssigkeit gelegt werden, welche ich bei Härtung der karyokinetischen Kernstadien zur Anwendung bringe. Der Erfolg dieser Procedur ist ein ausgezeichneter.

An den isolirten Zellen, welche eine Grösse von meist 0,0110 bis 0,0120 mm besitzen, sieht man grosse ovale Kerne, deren Längendurchmesser 0,0030 mm ist. Der Leib dieser Zellen ist zitzenförmig und fast durchgängig zweigetheilt (Fig. 15). Jede der mit einander zusammenhängenden Hälften besitzt ihren Kern. In-

Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. 30.

dessen kommen auch drei und viermal in dieser Weise getheilte Zellen der nämlichen Art vor. Ich stelle eine solche in Fig. 16 dar. Das Protoplasma dieser sich schön roth färbenden Epithelzellen hat ein exquisit streifiges Aussehen; man könnte es beinahe fibrillär nennen, so deutlich und von einander abgesetzt sind die einzelnen Linien der Streifung. Um den Kern herum entdeckt man zahlreiche Körnchen, die sich mit Essigkarmin ziemlich dunkel bräunen.

Das Merkwürdigste im Bau dieser Zellen ist nun aber der stark verlängerte Fortsatz, in den das zitzenartige obere Ende derselben ausläuft (Fig. 16, f). Zuweilen ist dieser Fortsatz auch noch dichotomisch getheilt (Fig. 15). Eine Messung ergab, dass die grössten dieser Ausläufer nahezu einen halben Millimeter lang sind. Dabei haben sie einen Dickendurchmesser von nur 0,0037 mm. Zu äusserst enden diejenigen, die man bei der Zerzupfung des Präparates vollständig unverletzt erhält, mit einer kolbenartigen Anschwellung, die ein vacuoläres Aussehen darbietet. Richtet man ein starkes Objectiv (Leitz Nr. 7.z. B. mit Ocular I) auf das Lumen dieser offenbar hohlen Fortsätze, so bemerkt man einen sich in Essigkarmin rosa färbenden Strang darin, der das in den beigegebenen Figuren skizzirte Aussehen zeigt. Meistentheils verläuft dieser Strang (st) geschlängelt, oft ist er aber auch in eigenthumlicher Weise schleifenförmig angeordnet (Fig. 15). Sein proximales Ende scheint sich im Protoplasmaleibe der Zelle zu verlieren. Wenn ich alle die Eindrücke resumire, welche ich bei wiederholter Untersuchung von diesem sich schlängelnden, äusserst dünnen Faden (denn ein solcher liegt vor) erhalten habe, - so kann ich nicht umhin, in demselben ein cilienartiges Gebilde zu erblicken. Am lebenden Ascarismännchen habe ich keine Beobachtungen angestellt, aber die Befunde, die ich an präparirtem Material zu Gesicht bekommen habe, sind so klar, dass kaum ein Zweifel über die histologische Natur jener Fäden bestehen kann. Bin ich mit meinen Beobachtungen im Rechte, so haben wir es im Epithel des Vas deferens der Ascarismännchen mit einem Excretionsapparat höchst eigenthümlicher Art zu thun, denn jede einzelne Zelle repräsentirt hier das Analogon eines jener complicirten (und aus der Verschmelzung mehrerer Zellen hervorgegangenen) Excretionscanäle, wie sie in der Klasse der Würmer in

146

so zahlreichen Modificationen (Stränge, Schleifen, Knäuel und Netze bildend) angetroffen werden.

Ich habe früher das Wassergefässsystem der Turbellarien eingehender studirt und mir insbesondere die Verhältnisse bei Stenostoma leucops und Microstoma lineare näher angesehen. Bei letztgenanntem Turbellarium habe ich überhaupt das Vorhandensein eines solchen Systems und dessen näheren Verlauf zuerst festgestellt¹). Auf Grund meiner Beobachtungen an den genannten Strudelwürmern und mehrerer Räderthier-Spezies muss ich die histologische Uebereinstimmung jener Zellenausläufer mit zweifellosen Excretionscanälen als eine ganz in die Augen fallende bezeichnen. Schon damals überzeugte ich mich von der Thatsache, dass derartige Canäle häufig mit Gebilden, welche den Charakter einzelliger Drüsen tragen, in Verbindung treten und sah mich veranlasst, einer hierauf bezüglichen früheren Beobachtung von Leydig zuzustimmen, der bei Tubifex rivulorum ein solches Verhalten am Excretionsapparat mit gewohntem Scharfblick zuerst bemerkt hatte. Dazu stimmt nun das Aussehen der Epithelzellen des Vas deferens bei Ascaris trefflich, denn dieselben zeigen in der Form ihrer Kerne und in dem streifigen Wesen ihres Protoplasmaleibes eine solch' frappante Aehnlichkeit mit den Speicheldrüsen mancher Insectenlarven und den grossen Zellen der Malpighi'schen Gefässe, dass an ihrer Drüsennatur gar nicht mehr gezweifelt werden kann.

Ich bin etwas ausführlicher auf diese Thatsachen eingegangen, weil ich vermuthe, dass in Ermangelung einer genütgend zarten lsolirungsmethode jener merkwürdige Zellenbelag im Genitalschlauch der Ascarismännchen noch nicht specieller mikroskopisch untersucht worden ist.

In Fig. 17 gebe ich die Ansicht des Vas deferens eines Pferdespulwurmes. Bei grossen Männchen ist es halb so gross, als ich es hier gezeichnet habe. Die Stelle, wo sich die in Fig. ¹⁵ und 16 skizzirten Zellengebilde am Massenhaftesten vorfinden, ist durch Schraffirung besonders kenntlich gemacht.

i.

¹⁾ O. Zacharias, Das Wassergefässsystem bei Microstoma lineare. Zoolog. Anzeiger, Nr. 196, 1885.

IV. Die Bildung und Ausstossung der beiden Richtungskörper.

Hiertiber hat sich Prof. v. Beneden in seinem grossen Werke mit besonderer Ausführlichkeit verbreitet. Die bezüglichen Schilderungen erstrecken sich von S. 185 bis zu S. 273. Es ist bekannt, dass der Lütticher Forscher zu dem Endresultat gelangt ist, die Bildung der Richtungskörper biete so erhebliche Abweichungen von der gewöhnlichen Kerntheilung dar, dass man sie zum Unterschiede von letzterer als "Pseudokaryokinese" bezeichnen müsse.

Bevor ich die Frage, ob die Thatsachen zu einer solchen Auffassung hinleiten, näher erwäge — will ich den Vorgang, um den es sich handelt, nach eigenen Beobachtungen beschreiben. Ich verweise dabei auf die Abbildungen (Fig. 1—12), welche ich auf Tafel IX dargestellt habe.

Man weiss, dass bei Ascaris megalocephala 2 solche Auswürflinge, welche man aus bekannten Gründen "Richtungskörper" nennt, gebildet werden. Ich gedenke nicht mit der gleichen Umständlichkeit, wie dies Prof. v. Beneden gethan hat, auf alle Einzelnheiten ihrer Bildung einzugehen, sondern möchte nur das, was dabei am augenfälligsten ist, hervorheben.

Der 1. Richtungskörper. Es ist schon früher darauf hingewiesen worden, dass sich die Membran des Keimbläschens in zarte Fäden auszieht, aus denen sich die nicht färbbare Doppelspindel, resp. die beiden Halbspindeln des ersten Richtungskörpers, schon zu der Zeit hervorbilden, da das Spermatozoon eben erst mit dem Ei in Copulation getreten ist. Dieses Stadium habe ich auf Taf. VIII in Fig. 6 zur Anschauung gebracht. Die chromatische Substanz des Keimbläschens (der weibliche Mitoblast) zeigt sich in zwei Häufchen getheilt und jedes derselben nimmt seinen Platz in einer der beiden Halbspindeln ein. Es wurde gleichfalls schon erwähnt, dass beide Häufchen zusammen aus 8 Kügelchen oder kurzen Stäbchen bestehen, die immer zu vieren gruppirt sind.

Die Figur des 1. Richtungskörpers erweist sich hiernach als ein Doppelgebilde, welches aus dem ursprünglich einheitlichen Keimbläschen und seinem chromatischen Körperchen hervorgegangen ist. Die beiden Halbspindeln können zu einander eine sehr verschiedene Lage einnehmen. Am häufigsten sind sie parallel ge-

stellt und völlig von einander getrennt. An den Polen findet sich stets eine Anhäufung von sehr feinen Körnchen. Die gewöhnlichste Form, in der diese Spindeln sich präsentiren, ist eine bandartig abgeflachte. Doch kommt auch eine Anordnung der achromatischen Fäden vor, welche der ganzen Figur (von den Polen her besehen) eine mehr tonnenförmige Gestalt verleiht. In diesem Falle nimmt man wahr, dass die beiden Spindeln an ihren Polenden mit einander vereinigt sind. Dies ist z. B. auf Taf. IX, Fig. 1 die Art der Anordnung.

Sehr häufig sieht man auch, dass die beiden Spindelhälften eine convergirende Stellung zu einander einnehmen, so dass sie dann ein gemeinsames hinteres Polende besitzen, während die vorderen Enden divergiren. Dies ist der Fall in Fig. 2 auf Taf. IX. Diesen ganz speciellen Fall der Spindelstellung hat v. Beneden zum Range einer typischen Richtungsfigur erhoben und mit dem Namen Figure Ypsiliforme belegt, weil sie in der That die Form des Buchstabens Y nachahmt, wenn sich einige lose achromatische Fäden der beiden Halbspindeln über die Convergirungsstelle ninausziehen und so einen zarten Strang bilden. Prof. v. Beneden hat dieser Y-Figur eine Detailschilderung von 17 Druckseiten (S. 196-213 der Recherches) gewidmet. Ich glaube jedoch nicht, dass er einen Forscher, der sich selbst eingehend mit dem Ascaris-Ei beschäftigt hat, zu der Ueberzeugung bringen wird, es liege hier ein typischer Fall von achromatischer Spindelbildung vor. Auch die Abbildungen Prof. v. Beneden's (auf Taf. XIV und XV) scheinen mir nicht zu Gunsten seiner Ansicht zu sprechen.

Nussbaum¹) und Carnoy²) sind in Bezug auf die Figure Ypsiliforme ganz gleicher Ansicht mit mir, und die Einigkeit in diesem Punkte fällt um so schwerer in's Gewicht, als bei anderen Beobachtungsergebnissen, die an demselben Object gewonnen wurden, unsere Meinungen vielfach auseinander gehen.

In dem Maasse, wie das Spermatozoon sich der Mitte der Dotterkugel nähert, rückt die Spindelfigur des ersten Richtungskörpers nach der Peripherie derselben vor. Man vergleiche Fig. 6, 7 und 8 der VIII. Tafel. Auf Grund zahlreicher Beobachtungen

ļ

¹⁾ Ueber die Theilbarkeit der lebendigen Materie. 1. Mittheil. Archiv f. mikrosk. Anat. 1886, p. 528.

²⁾ Cytodiérèse. I, p. 28.

möchte ich die Behauptung aufstellen, dass der Punkt, nach welchem das Vorrücken der Richtungsspindeln erfolgt, etwas mehr als 120 Bogengrade von dem Orte entfernt ist, an welchem das Spermatozoon in die Eikugel eindrang. Ist die Spindelfigur mit ihren vorderen Polenden an der innern Oberfläche der Dotterhaut angelangt, so verkürzen sich die achromatischen Fäden der distalen Spindelhälften (Fig. 3 und 4, Taf. IX) zuerst, und die der proximalen folgen diesem Beispiele. Hierauf bildet sich eine kleine Hervorwölbung in der Dotterhaut (Fig. 5) und aus jedem der beiden chromatischen Häufchen treten zwei Kügelchen in die Ausbuchtung hinein. Man muss Dutzende von Eiern, welche sich in diesem Stadium der Richtungskörperbildung befinden, ansehen: um sich den Modus zu reconstruiren, nach welchem die Abschnürung erfolgt. Wenn man das Stadium, welches in Fig. 5 dargestellt ist, genau untersucht, so bemerkt man, dass die beiden Kugelreihen durch feine (nicht ganz achromatische) Fäden verbunden bleiben, bis die endgültige Trennung erfolgt. In dem vollständig ausgestassenen Richtungskörper, welcher stets dicht an der inneren Oberfläche der ersten Dotterhaut liegt, sind immer vier von einander isolirte Kügelchen enthalten. Zuweilen theilt sich jedes derselben nach der Ausstossung nochmals, und wir finden dann ausnahmsweise Richtungskörper, welche acht chromatische Elemente einschliessen.

In Bezug auf den Punkt, dass aus je dem der beiden chromatischen Häufchen zwei Kügelchen bei Bildung des ersten Richtungskörpers entfernt werden, theile ich die Ansicht Prof. v. Bene de n's vollkommen, und finde es ganz unrichtig, wenn Carno y sagt (Cytodiérèse I, p. 38), es werde stets eine der beiden Stäbchengruppen ganz und gar aus dem Ei ausgestossen. An guten Präparaten sieht man auf's Deutlichste, dass sich jede der beiden Gruppen mit je zwei Elementen an der Bildung des ersten Polkörperchens betheiligt.

Die Hauptfrage, auf die ich schon zu Eingange dieses Kapitels hindeutete, ist nun aber die: ob wir es bei der Ausstossung der Richtungskörper mit einem karyokinetischen Vorgange zu thun haben oder nicht. Prof. v. Beneden behauptet das letztere. Und zwar auf Grund der Angabe, dass nach seiner Beobachtung die Theilung der Richtungsfigur nicht quer gegen die Längsaxe derselben erfolge, sondern in der Richtung dieser Axe selbst,

in einer Ebene, welche der tangirenden des Eies parallel gerichtet sei. "Ce n'est pas l'un des pôles du fuseau, qui est éliminé; mais dans le plan équatorial que se fait l'élimination."

Wie verhalten sich nun die am Ascaris-Ei zu beobachtenden Thatsachen zu dieser These?

Ich spreche zunächst nur vom ersten Richtungskörper. Nach Nussbaum's und meinen eigenen Beobachtungen unterliegt es nicht dem geringsten Zweifel, dass die Richtungsspindel, mag sie vorher eine Stellung eingenommen haben, welche sie will, zu der Zeit, wo die Ausstossung des Polkörpers erfolgt, mit ihrer Längsaxe nicht tangential, sondern radial zur Oberfläche des Dotters gerichtet ist. In diesem Punkte, auf welchen v. Beneden so grossen Werth legt, unterscheidet sich also die Richtungsfigur nicht von den gewöhnlichen mitotischen Figuren. Dies hat schon Nussbaum so nachdrücklich wie möglich betont¹), und ich kann seine Beobachtungen, nachdem ich sie sorgsamst nachgeprüft habe, auf's Genaueste bestätigen. Um dieses Factum festzustellen, muss man sich frischestes Material verschaffen. Am besten sind Ascaris-Weibchen, welche dem noch lebenden Pferd mittels der bekannten Arsenikpillen abgetrieben wurden. Wenn solche Würmer sofort in 70% igen Alkohol oder in meine schnelltödtende Mischung geworfen werden, so findet man bei der nachfolgenden Untersuchung sehr wenig tangential gerichtete Spindeln, sondern fast lauter solche, welche eine radiale Stellung haben. Es scheint demnach, dass die "pseudokaryokinetische" Querlage der Richtungsfigur, welche Prof. v. Beneden für ein typisches Vorkommniss hält, lediglich durch krampfhafte Contractionen des Protoplasmas in den langsam absterbenden Eiern verursacht wird.

Man sicht an diesem Beispiele recht deutlich, welch grosser Werth auf möglichst frisches Untersuchungsmaterial und eine Fixirungsmethode zu legen ist, mittels welcher man die Eier recht schnell zu tödten vermag. Bei meinem Verfahren gentigen oft schon 3-5 Minuten dazu, um die Stadien der Ausstossung des ersten Richtungskörpers zu conserviren.

Mit dem Nachweis aber, dass die Spindelfigur des ersten Polkörpers (und, wie wir sehen werden, auch die des zweiten)

1) Ueber die Theilbarkeit der lebendigen Materie. 1. c. p. 528.

sich in derselben Weise theilt, wie jede andere Kerntheilungsfigur - mit diesem Nachweise kommt der Hauptgrund in Wegfall, die Ausstossung der Polkörper als einen von der gewöhnlichen Karvokinese verschiedenen Vorgang aufzufassen. Die färbbaren Elemente rücken bei der Bildung der Richtungskörper in ganz derselben Weise aus ihrer äquatorialen Stellung fort nach den beiden bezüglichen Polenden der Spindel, wie dies bei den Kerntheilungserscheinungen überhaupt der Fall ist. Wenn indessen jene Elemente nicht alle jene Veränderungen durchmachen, welche wir sonst in den einzelnen Phasen der Kernbewegung beobachten können, so erklärt sich dies daraus, dass die Abschnürung eines Richtungskörpers keine eigentliche äquale Zelltheilung, sondern mehr eine Abspaltung, eine Fragmentirung ist, welche darauf abzielt, den für die Embryonalentwickelung entbehrlichen oder hinderlichen Theil des weiblichen Mitoblasten ans der Eizelle zu entfernen. Nichtsdestoweniger aber ist es angezeigt, den Vorgang dieser Fragmentirung unter den Begriff der indirecten Zelltheilung zu subsumiren, da er sich seinen wesentlichen Einzelnheiten nach an letztere ungezwungen anschliesst.

Der zweite Richtungskörper. Prof. v. Beneden hat zwischen der Bildungsweise des ersten und derjenigen des zweiten Richtungskörpers bei A. megalocephala erhebliche Abweichungen constatiren wollen; ich finde aber mit Nussbaum und Carnoy, dass es nicht möglich ist, solche Unterschiede zu entdecken. Ich sche vielmehr an meinen Präparaten, dass sich die achromatische Figur des zweiten Richtungskörpers ebenfalls auf zwei Halbspindeln zurückführen lässt, welche gegen einander die verschiedensten Stellungen einnehmen können. Hierdurch entstehen allerdings sehr mannichfaltig gestaltete Richtungsfiguren, aber jede derselben lässt sich unschwer auf das Schema zweier paralleler oder convergirender Spindeln reduciren. Die chromatischen Elemente sind durch Ausstossung der halben ursprünglichen Anzahl auf vier vermindert, und von diesen wird abermals die Hälfte bei Abschnürung des zweiten Polkörpers entfernt, so dass alsdann 3 Viertheile des weiblichen Chromatins von der Betheiligung an der Embryonalentwickeljung ausgjeschlossen worden sind.

Ich habe die am häufigsten vorkommenden Richtungsfiguren der zweiten Art in Fig. 6, 'Fig. 7 und Fig. 8 zur Darstellung ge-

bracht. In Fig. 6 sieht man zwei parallel zu einander gestellte Spindeln; in den beiden nächsten Figuren solche, welche mit ihren hinteren Polen vereinigt sind. Ein Unterschied gegen die Spindeln des ersten Richtungskörpers macht sich an denen des zweiten insofern bemerklich, als die letzteren spitz zulaufende Enden besitzen und aus viel feineren achromatischen Fäden bestehen. Dazu weisen sie auch eine sehr sarke Polstrahlung auf, die man an den Spindeln des ersten Richtungskörpers gänzlich vermisst. Ganz besonders eigenthümliche Systeme solcher Polstrahlungen entstehen, wenn sich die zweite Richtungsfigur der Dotteroberfläche nähert (Fig. 9, Taf. IX) und sich zur Abgabe ihres Polkörpers anschickt.

Bevor letzteres geschieht, aber erst ganz kurze Zeit vorher, wird die zweite Dotterhaut (la seconde couche périvitelline) abgeschieden, welche — wie man am lebenden Ei sehen kann — ein merkwürdig verfilztes Aussehen zeigt, als ob sie aus lauter feinen Fasern bestände. An conservirten Eiern ist es nicht mehr möglich, diese Structur zur Ansicht zu erhalten, weil jener Filz unter Einwirkung der Reagentien sich verändert und aufquillt. Zuletzt wird er ganz unsichtbar.

Kurz vor Austritt des zweiten Polkörpers (Fig. 10 und 11) wechselt auch das Spermatozoon, welches bisher ganz unbetheiligt in Centrum der Dotterkugel verweilt hatte, seinen Ort, und rückt in unmittelbarste Nähe der chromatischen Kügelchen, von denen in unserer Fig. 10 die beiden mittelsten im Begriff stehen, mit einer sehr kleinen Portion Zellsubstanz umhtillt, auszutreten. In Fig. 11 ist der Moment der Abschnürung veranschaulicht, so wie ich ihn an Hunderten von Eiern beobachtet habe. Die Austrittsstelle scheint für beide Richtungskörper die nämliche zu sein; wenigstens kann man in den meisten Fällen den Mittelpunkt der Dotterkugel und die beiden Auswürflinge durch eine gerade Linie verbinden. Diese Ansicht wird auch durch Fig. 12 bestätigt, wo ich ein Ei dargestellt habe, bei welchem sich anormaler Weise der erste Richtungskörper noch in Zusammenhang mit seiner Ursprungsstätte befindet. Durch diese Hemmungsbildung wird es fast zur Gewissheit, dass beide Richtungskörper an einer und derselben Stelle der Dotterkugel ausgestossen werden. Wir sehen in Fig. 12 den ersten Richtungskörper einer Ausbuchtung des Dotters aufsitzen, welche offenbar die Stelle bezeichnet, an welcher sich eventuell der zweite Richtungskörper gebildet haben würde.

ł

Ist die Ausstossung des letzteren wirklich erfolgt (vergl. Fig. 13), so stellt sich der im Ei zurückbleibende Rest des weiblichen Mitoblasten in der Form von zwei chromatischen Kügelchen oder Stäbchen dar, die in Grösse und Aussehen genau den beiden Substanzbrocken gleichen, welche ihrer Herkunft nach auf den chromatischen Theil des Spermatozoons zurückzuführen sind, und somit das Halbirungsprodukt des männlichen Mitoblasten repräsentiren.

Der germinative Dualismus, der schon ganz früh im Ei zu Tage trat, macht sich also - wie wir deutlich sehen - nun auch im Spermatozoon geltend, insofern sich der rundliche Chromatinkern desselben zur Zeit der Bildung des zweiten Richtungskörpers erst etwas in die Länge streckt und dann wirklich in zwei ganz distincte Hälften zerfällt, die den gleichfalls tingirbaren Gebilden weiblicher Provenienz in Grösse und Form, also in morphologischer Hinsicht, ganz gleichwerthig gegenüberstehen. Ich ersuche den geehrten Leser bei Nachprüfung meiner Untersuchungsergebnisse auf diesen Punkt ganz besonders zu achten, weil derselbe von höchster Wichtigkeit für das Verständniss des Befruchtungsvorganges bei Ascaris megalocephala ist. Ich werde im nächsten Kapitel an die Thatsache des schon mehrfach erwähnten Keimdualismus wieder anknüpfen und zeigen, in wie frappanter Weise derselbe die im Ascaris-Ei sich abspielenden Befruchtungserscheinungen beeinflusst.

Zum Schluss der vorstehenden Beschreibung der Richtungskörperbildung möchte ich noch berichten, dass auch vom völlig unbefruchteten Ei des Pferdespulwurms ein erster Richtungskörper ausgestossen wird, wogegen die Bildung eines zweiten unterbleibt.

Ueber die biologische Bedeutung der Richtungskörper lässt sich noch keine bestimmte Meinung äussern. Bütschli hat in einem geistvollen Aufsatze Gedanken über die morphologische Bedeutung dieser Gebilde entwickelt und unter Hinweis auf die Geschlechtsverhältnisse gewisser Flagellaten die Ansicht zu begründen versucht, dass in den Richtungskörpern noch "ein Anklang an die ehemalige Bildung einer weiblichen Gameten-Colonie" zu finden sein möchte¹). Weismann hat sich ebenfalls neuerdings in dieser Frage vernehmen lassen²), aber im Gegensatz zu

¹⁾ Biolog. Centralblatt. 1884. p. 5 u. ff.

²⁾ Die Continuität des Keimplasmas. 1885, p. 70-87.

Bätschli bemerkt, es sei ihm unwahrscheinlich, dass ein Vorgang, der sich in den allerersten Stadien der Ontogenese abspiele und somit auf sehr alte phyletische Verhältnisse zurtickweisen müsste, sich bis heute erhalten haben sollte — wenn ihm nicht eine ganz hervorragende physiologische Bedeutung zukäme, und letztere erblickt Weismann darin, dass die Ausstossung der Richtungskörper nichts Anderes sei, als die Entfernung desjenigen Kernplasmas, welches bisher das Wachsthum der Eizelle beherrschte, und welches er aus diesem Grunde das ovogene nennt.

Wenden wir diese theoretische Ansicht auf das Ascaris-Ei an, so wäre anzunehmen, dass hier der weibliche Mitoblast (das Keimkörperchen des Eikerns) zu drei Viertheilen aus ovogenem Kernplasma bestanden haben müsste, weil thatsächlich diese Quantität Chromatin ausgestossen wird. Leider besitzen wir kein Reagenz um das ovogene Chromatin von dem andern zu unterscheiden, welches die Vererbungserscheinungen vermittelt. Und so bleibt Weismann's Ansicht zunächst lediglich Theorie.

Indessen verdient dieselbe ebenso wie diejenige Bütschli's die Beachtung aller Forscher, welche sich mit cellulären Problemen beschäftigen. Man muss dankbar für die Eröffnung jeder neuen Perspective in Bezug auf die schwierige Frage der Richtungskörperbildung sein, welche allem Anschein nach noch weit von ihrer definitiven Lösung entfernt ist.

Was die ansprechende und auf den ersten Augenblick sehr bestechende Hypothese von Minot¹) anlangt, dass die Richtungskörperbildung den Zweck habe: der ursprünglich hermaphroditischen Eizelle (um sie befruchtungsfähig zu machen!) die männlichen Bestandtheile zu entführen, so ist diese Hypothese im höchsten Grade unwahrscheinlich, wenn man die Consequenzen derselben genauer erwägt. Das Ei von Ascaris megalocephala wäre darnach vor Abgabe der beiden Richtungskörper zu drei Viertheilen männlich und nur zu einem Viertheil weiblich. Denn nur dieser geringe Bruchtheil von Chromatinsubstanz bleibt, wie wir sahen, wirklich im Ei zurück. Eine hermaphroditische Zelle aber, die zum grössten Theile männlich ist, erweist sich als eine contradictio in adjecto. Mindestens hätte die Natur das Verhältniss zwischen den beiden

¹⁾ C. S. Minot: Account etc. — Proceedings Boston Soc. nat. hist. Vol. XIX, p. 165, 1877.

Geschlechtsantheilen sehr schlecht getroffen. Aber ganz unanwendbar ist die Ansicht von Minot auf parthenogenetisch sich entwickelnde Eier. Dass diese gleichfalls einen Richtungskörper ausstossen, ist durch die neueren Beobachtungen von Weismann am Sommer-Eiverschiedener Cladoceren (Polyphemus, Bythotrephes) ganz sicher gestellt¹). Bei dieser Art von Eiern kann man selbstverständlich nicht annehmen, dass sie ein männliches Element eliminiren, denn dadurch würden sie ja (weil ihnen kein Ersatz für den Verlust durch Befruchtung wird) ihre Entwickelungsfähigkeit cinbüssen müssen. Die Minot'sche Hypothese, welcher auch Prof. v. Beneden huldigt, kann hiernach nicht den Anspruch erheben, die Richtungskörperbildung in befriedigender Weise zu erklären. Zu Ungunsten dieser Hypothese fällt auch noch schwer in's Gewicht, dass von der Eizelle nachweislich nicht bloss weibliche, sondern auch männliche Eigenschaften vererbt werden und von der Samenzelle gilt dasselbe in umgekehrter Hinsicht - so dass man füglich nicht von einer geschlechtlichen Differenzirung der Fortpflanzungselemente in dem Sinne reden kann, wie wir sie den Individuen zuschreiben, wenn wir bei getrennten Geschlechtern von männlichen und weiblichen Organismen derselben Gattung und Art sprechen.

Wenn wir dasjenige Individuum, welches Eier producirt, als weiblich und dasjenige, welches Sperma liefert, als männlich bezeichnen, so ist das eine vollkommen klare Definition. Damit sagen wir aber nicht das Mindeste über die Natur der Geschlechtsproducte selbst aus. Von der Eizelle und dem Samenkörperchen wissen wir lediglich so viel, dass beiden die Fähigkeit zukommt, sich nach ihrer Vereinigung zu einem neuen Individuum zu entwickeln. Ob dieses neue Wesen männlichen oder weiblichen Geschlechts sein wird, hängt von Einflüssen ab, die uns nicht näher bekannt sind. Anstatt demnach mit Minot, Balfour und v. Beneden zu sagen, dass die Fortpflanzungsproducte hermaphroditische Zellen seien, scheint es mir vielmehr richtiger, sie mit Weismann²) "geschlechtlich indifferent" zu nennen.

Das schliesst natürlich nicht aus, dass sie in mancher an-

in 2h Breachin

Digitized by Google

¹⁾ A. Weismann: Die Continuität des Keimplasmas. 1885, p. 122. Vergl. ferner: "Zool. Anzeiger", Nr. 233, 1886.

²⁾ A. Weismann: Die Continuität des Keimplasmas, 1885, p. 73.

deren Hinsicht sehr von einander differiren. Schon die Thatsache, dass das Ei und das Samenkörperchen in einem complementären Verhältniss zu einander stehen, dass sie sich im Befruchtungsacte gegenseitig ergänzen - schon dies scheint darauf hinzuweisen, dass das eine Gebilde etwas besitzen muss, was dem anderen fehlt. Welcher Art nun freilich dieser Besitz, resp. Mangel ist, können wir zur Zeit nur vermuthungsweise angeben. Höchstwahrscheinlich sind es molecularphysikalische und chemische Differenzen, die hier in Frage kommen. Und zwar wird ein solcher Unterschied hauptsächlieh in Betreff der Kerne beider Fortpflanzungszellen zu statuiren sein, da aus den mikroskopischen Befunden und sonstigen Erwägungen hervorzugehen scheint, dass das Wesentliche beim Befruchtungsacte in der Verschmelzung der chromatischen Elemente von Samen und Ei besteht, während die achromatische Zellsubstanz beider Gebilde bloss eine secundäre Rolle bei diesem Processe spielen dürfte. Die Vorgänge im Ascaris-Ei unterstützen die Ansicht, dass der protoplasmatische Theil des Spermatozoons nur die Aufgabe hatte, durch seine amöboide Beschaffenheit das Eindringen des befruchtenden Elements zu bewirken, und dass dem Eikörper in den ersten Stadien der Ontogenese hauptsächlich die Function obliegt, den Nährboden für die beiden copulirenden Kerne und ihre Theilungsproducte abzugeben¹). Der Ansicht von E. Strasburger²), dass die im Geschlechtsacte sich vereinigenden Zellkerne "ihrer Natur nach" nicht verschieden seien, kann ich mich nur mit der Bedingung anschliessen, dass unter "Natur" in diesem Falle ihre morphologische Beschaffenheit verstanden werden soll. Zu behaupten, dass beide copulirende Kerne auch in chemischer Hinsicht völlig identisch seien, geht nicht an, so lange noch keine positiven Forschungsergebnisse vorliegen, welche ihre übereinstimmende "Natur" auch in dieser Beziehung feststellen.

Auf Grund meiner Untersuchungen am Ascaris-Ei kann ich mit voller thatsächlicher Gewissheit sagen, dass nach Ausstossung des 2. Richtungskörpers der im Ei zurückbleibende Rest des weiblichen Mitoblasten in morphologischer Beziehung den entspre-

¹⁾ Vergl. Weismann: Die Continuität des Keimplasmas. 1885, p. 118 u. ff.

²⁾ E. Strasburger: Neue Unters. über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen etc. 1884, p. 159.

chenden chromatischen Elementen des Samenkörperchens völlig gleichwerthig ist. In dieser Hinsicht ist keine Verschiedenheit wahrzunehmen. Je zwei chromatische Kügelchen oder Stäbchen von gleicher Grösse und Gestalt stehen sich auf beiden Seiten gegenüber und harren des Momentes der Verschmelzung, deren Art und Weise eine etwas eingehendere Schilderung erheischt. Was im Inneren dieser mit einander verschmelzenden Elemente für Uebereinstimmungen oder Unterschiede vorhanden sind, dies zu ermitteln liegt jenseits der Grenzen des mikroskopischen Sehens. Wir können uns lediglich an das halten, was die besten Präparate bei Anwendung der homogenen Immersion zeigen. Darüber berichte ich im folgenden Abschnitt.

V. Der Befruchtungsact.

Die Ausstossung des zweiten Richtungskörpers markirt den Abschluss der anderen Reifeperiode des Ascaris-Eies, deren Beginn ich mit Prof. v. Beneden in den Zeitpunkt verlege, wo die erste Perivitellinmembran abgeschieden wird. Während dieser ganzen zweiten Periode soll (nach v. Beneden) mit dem Spermatozoon, welches sich im Centrum der Dotterkugel befindet, keinerlei Veränderung vorgehen (vergl. Recherches, S. 279); es soll in einem vollkommenen Ruhezustande verharren und erst dann eine Rolle zu spielen anfangen, wenn der zweite Richtungskörper wirklich zur Austossung gelangt ist.

Ich kann auf Grund meiner eigenen Untersuchungen dieser Schilderung nicht ganz beistimmen. Meine Beobachtungen haben mir vielmehr gezeigt, dass der Mitoblast des Samenkörpers, der sehr früh eine Zusammensetzung aus 2 Hälften erkennen lässt, schon vor dem Austreten des 2. Richtungskörpers seinen Platz im Mittelpunkte des Eies verlässt und sich in die Nähe des Richtungspoles begiebt. Die Figuren 10, 11 und 12 auf meiner Tafel IX bringen diese Thatsache zur Ansicht. Unmittelbar nachdem der Richtungskörper das Ei verlassen hat, stehen sich die Chromatin-Elemente männlicher und weiblicher Provenienz so gegentüber, wie es Fig. 13 zeigt. Ich werde, der Kürze halber, im Folgenden von diesen Elementen als vom männlichen und weiblichen Mitoblasten sprechen, möchte aber von vornherein dem Gedanken vorbeugen, dass ich mit dieser Bezeichnung eine Ge-

schlechtsdifferenz zum Ausdruck zu bringen beabsichtige. Ich erinnere hierbei an das, was ich auf S. 155 vorliegender Abhandlung über diesen Punkt ausgeführt habe.

Fig. 13 stellt den Beginn des Befruchtungsactes dar. Das unmittelber darauf folgende Stadium ist in Fig. 14 veranschaulicht. Wir sehen, dass sich um je eine Hälfte des männlichen (mm) und des weiblichen Mitoblasten (wm) eine Höhlung im Dotter gebildet hat, welche von letzterem durch eine deutliche Membran abgegrenzt ist. Es entstehen auf solche Weise zwei kernartige Gebilde, deren jedes den gleichen Antheil von chromatischer Substanz enthält, aber so, dass dieselbe dabei immer in der Anordnung von $\frac{1}{2}$ wm + $\frac{1}{2}$ mm vorhanden ist. Die chromatischen Elemente sind der Kernmembran (denn eine solche liegt vor) stets ganz dicht angelegt, und wenn sie mehr nach dem Mittelpunkte des Kerns hin gerückt erscheinen, so ist dieses abweichende Verhalten durch die Stellung zu erklären, welche das Ei zufällig in Rücksicht auf den am Mikroskop sitzenden Beobachter einnimmt. Weiterhin zeigt sich nun, dass die Mitoblastantheile in kleine Kügelchen zerfällt werden, zwischen welche sich eine nicht tingirbare Substanz einlagert. Es bilden sich so erst gröbere, perlschnurähnliche Fragmente, welche sich mehr und mehr verzweigen und verfeinern, so dass zuletzt in den beiden Kernen, welche ihren Platz am Richtungspole unverändert beibehalten, eine netzartige Vertheilung der chromatischen Substanz hervorgebracht wird, wie dies unsere 15. Figur auf Taf. IX zeigt. Der Vorgang dieser allmählichen Verzweigung und Verfeinerung ist sehr schwer in einer Abbildung darzustellen und ich habe es darum vorgezogen, es bei der blossen Beschreibung bewenden zu lassen.

Der geehrte Leser wird nunmehr auch die Bezeichnung "Mitoblast" (Fadenbildner) für die mit einander verschmelzenden Chromatin-Elemente gerechtfertigt finden, denn die augenfälligste Function derselben besteht in der Produktion eines Fadengerüstes innerhalb der von ihnen occupirten Höhlungen.

Dass jene beiden Kerne, in welchen Chromatin männlicher und weiblicher Provenienz aufs Innigste mit einander vermischt ist, nicht mehr den Namen von "Vorkernen" (Pronuclei) verdienen, ist selbstverständlich. Es sind vielmehr Conjugationskerne im eigentlichsten Sinne des Wortes, und es hängt mit der eigenthümlichen Erscheinung, welche ich in einem früheren Capitel germinativen Dualismus genannt habe, zusammen, dass im Ascaris-Ei immer zwei derartige Kerne zu gleicher Zeit entstehen. Nachdem dieselben vollständig ausgebildet sind und das in Fig. 15 dargestellte Aussehen zeigen, rücken dieselben von ihrer Ursprungsstätte weg und nehmen eine mehr äquatoriale Stellung ein, wie Jedem bekannt ist, der ein legereifes Ascaris-Ei unterm Mikroskop besichtigt hat.

Anstatt eines einheitlichen Furchungskernes finden wir also bei A. megalocephala zwei derartige Gebilde vor, welche man im Hinblick auf ihre merkwürdige Entstehungsweise ganz passend als Halb-Kerne bezeichnen könnte. Denn jeder von beiden enthält nur die Hälfte von dem Chromatin männlicher und weiblicher Herkunft, welches sonst in einem Furchungskern der gewöhnlichen Art enthalten zu sein pflegt. Beide Kerne benehmen sich aber bei der Mitose des Ascaris-Eies wie ein einheitlicher Furchungskern, insofern sie gemeinschaftlich den Mutterstern der ersten Furchungskugel bilden, nachdem erst jeder für sich zwei Chromatinschleifen producirt hat, welche eine Vförmige Gestalt besitzen (vergl. Fig. 25 und Fig. 26 auf Taf. X).

Durch die Entdeckung, dass wir es im entwickelungsreifen Ei von A. megalocephala mit bereits conjugirten Kernen und nicht mit Pronucleis zu thun haben, wird das Factum, dass diese Gebilde nicht mit einander verschmelzen, sehr erklärlich und der Ausspruch v. Beneden's "les deux Pronucleus ne se confondent jamais" verliert jede Spur des Befremdenden, was ihm bisher anhaftete. Die Hertwig'sche Theorie¹), wonach ein geformter Kerntheil des Spermatozoons sich mit einem geformten Kerntheil des Eies verbinden muss, um den Befruchtungsact perfect zu machen — diese Theorie erhält also an dem Object, mit dem wir uns in dieser Abhandlung beschäftigen, kein Dementi, sondern im Gegentheil eine neue Bestätigung der bündigsten Art.

Es kommt am Ascaris-Ei jedoch häufig auch der Fall vor, dass die Verschmelzung der männlichen und weiblichen Chromatin-Elemente nach der Formel 1/2 mm + 1/2 wm unterbleibt und dass jeder der beiden Mitoblasten für sich allein die Kernform annimmt, indem er sich mit einer Membran umgiebt. Diesen Fall habe ich

¹⁾ Vergl. O. Hertwig, Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Morpholog. Jahrbuch III, 1877.

in Fig. 16 vorgeführt. Hier treten nun zwei Möglichkeiten ein, von denen sich die eine stets verwirklicht. Entweder nämlich wird die verfehlte Verschmelzung von Seiten beider Kerne alsbald nachgeholt, bevor sie noch dazu gekommen sind, ihr Fadengerüst vollständig auszubilden (Fig. 17), oder jeder der beiden Kerne reift für sich heran und bildet ein Netzwerk in seinem Innern aus. welches genau so fein verzweigt und constituirt ist (vergl. Fig. 20), wie das der conjugirten Kerne in Fig. 15.

In diesem letzteren Falle, aber nur in diesem, haben wir wirkliche Pronuclei (im Sinne der Hertwig'schen Auffassung) vor uns, denn der eine enthält nur Chromatin männlicher Provenienz, der andere solches, welches dem Eikern entstammt.

Aber diese wahrhaften Pronuclei legitimiren sich auch als solche durch ihr weiteres Verhalten, insofern sie - wie ich auf das Bestimmteste versichern kann - sehr bald eine Verschmelzung mit einander eingehen. Prof. v. Beneden sagt, dass ihm der Fall einer derartigen Copulation der Kerne "niemals" während seiner Untersuchung vorgekommen sei. Das mag sein, aber daran dürfte seine Präparationsweise die Schuld tragen. Ich habe dagegen in vielen meiner Präparate die deutlichsten Verschmelzungsstadien erhalten und zwar so schön und klar, dass eine Täuschung vollständig ausgeschlossen ist.

Ich füge hier bei, dass auch Nussbaum und Carnoy mit Sicherheit eine Verschmelzung von Kernen im Ascaris-Ei constatirt Allerdings lassen die bezüglichen Abbildungen beider haben. Forscher nicht viel mehr erkennen, als eben die Thatsache der Verschmelzung selbst. (Vergl. M. Nussbaum: Ueber die Veränderungen der Geschlechtsprodukte etc. 1884, Archiv f. mikr. Anatomie, 23. B., Taf. X, Fig. 40 und B. Carnoy: Cytodiérèse II. 1886, Taf. V, Fig. 5).

In ganz vereinzelten Fällen (Fig. 19, Taf. X) bilden sich nicht bloss 2, sondern 4 Pronuclei, indem sich jedes der im Ei vorhandenen Chromatin-Elemente mit einer Membran umgieht und Kemform annimmt. Wie es mit der Verschmelzung in diesen pathologischen (?) Fällen steht, kann ich nicht sagen. Möglicher Weise tritt eine solche überhaupt nicht ein.

Es mag noch in Erinnerung gebracht werden, dass L. Auerbach¹) s. Z. auch am lebenden Nematoden-Ei (Strongylus auricu-

¹⁾ Organologische Studien. 3. Abschnitt, 1874, p. 214. Archiv f, mikrosk. Anatomie. Bd. 80. 11

laris und Rhabdonema nigrovenosum) die Verschmelzung der beiden Vorkerne und die Vorbereitungen dazu beobachtet hat. Seine Abbildungen lassen darüber keinen Zweifel aufkommen. Wie es dabei des Näheren zugeht, das vermag man jedoch nur an gut conservirten Präparaten zu beobachten. Nach einem solchen ist die Zeichnung in Fig. 21 angefertigt. Ich habe mich bei Erforschung dieser feinsten Detailverhältnisse einer homogenen Immersion ($^{1}/_{16}$ Zoll) aus dem Atelier von E. Leitz in Wetzlar bedient, und ich nehme Gelegenheit, diesem Objective das beste Zeugniss in Betreff seiner Leistungsfähigkeit auszustellen.

Es erscheint (vergl. Fig. 21) sehr bemerkenswerth, dass sich zu Beginn der Verschmelzung das Chromatin hauptsächlich in den Meridianen der beiden Kernkugeln anordnet, so dass die Stränge förmliche Strassen bilden, die, von einem polar gelegenen Centrum aus, nach der Fusionsstelle hinstreichen. Dabei werden die Balbiani-Pfitzner'schen Kügelchen nach dieser Stelle zu immer winziger, so dass man annehmen kann, es müsse bei der Verschmelzung selbst die innigste Mischung zwischen den Elementen männlicher und weiblicher Herkunft stattfinden. Allmäblich fliessen beide Pronuclei vollständig mit einander zusammen und bilden einen Furchungskern von doppelter Grösse. Das Fadengerüst desselben zeigt später ein ähnliches Aussehen, wie dasjenige der beiden separirten Conjugationskerne in Fig. 15.

In der Folge, dies mag hier vorausgeschickt werden, geht aus diesem einheitlichen und durch Verschmelzung entstandenen Kern ein Mutterknäuel (Fig. 22) hervor, welcher einen continuirlichen Chromatinfaden (Fig. 23, Taf. X) repräsentirt, der in der mannigfaltigsten Weise gekrümmt und verschlungen ist.

Ich stelle also, wie der geehrte Leser sieht, das gelegentliche Auftreten wirklicher Pronuclei bei A. megalocephala keineswegs in Abrede, sondern behaupte nur, dass die zuerst geschilderte Form des Befruchtungsactes die allgemeiner vorkommende ist. Herrn Prof. v. Beneden gegentber gestatte ich mir zu bemerken, dass in dem Falle, wo Pronuclei in seinem Sinne gebildet werden, auch eine Verschmelzung derselben stattfindet, und dass somit die O. Hertwig'sche Theorie ihre volle Bestätigung gerade an dem Object erhält, welches bisher eine Ausnahmestellung einzunehmen schien.

Ich habe mich schliesslich noch über einen Punkt mit B. Carnoy auseinander zu setzen. Dieser Forscher hat, wie schon

Digitized by Google

oben erwähnt wurde, die Verschmelzung der beiden Kerne im Ascaris-Ei gleichfalls beobachtet, aber da er sie in einer überwiegend grossen Anzahl von Fällen nicht eintreten sah, so schliesst er (La Cytodiérèse II, S. 68): "que le fait de la fusion ou de la nonfusion des noyaux, avant la cinèse, ne peut avoir aucune importance physiologique". Und weiterhin heisst es nochmals bei Carnoy: "Quoi qu'il en soit, fusionnés, ou non, les noyaux de conjugaison entrent en cinèse."

Dieser Schlussfolgerung gegenüber verweise ich auf meine Schilderung des Befruchtungsvorganges bei A. megalocephala. Das Vorhandensein eines zweifachen Modus, wie sich die Copulation der Geschlechtsproducte beim Pferdespulwurm (und wohl auch bei anderen Nematoden) vollzieht, erklärt die Fälle der Verschmelzung sowohl, wie die der Nichtverschmelzung in gleich zufriedenstellender Weise. In Betreff der Fälle, wo bereits conjugirte Kerne (Halbkerne) zur Bildung des Mutterkernes der ersten Furchungskugel zusammentreten, hat v. Ben ed en Recht, wenn er sagt: "Les deux noyaux ne se confondent jamais." Im andern Falle, d. h. wenn wirkliche Pronuclei zur Ausbildung gelangt sind, bestätigt sich die Wahrnehmung derjenigen, welche (wie M. Nussbaum) der Kernverschmelzung das Wort reden.

In jedem dieser beiden Fälle geht aber mit dem Befruchtungsacte eine innige Vereinigung von männlicher und weiblicher Chromatinsubstanz Hand in Hand und es verhält sich nicht so, dass bloss "eine gemeinsame Kernhöhle die beiden Kerngerüste umschliesst" — wie E. Strasburger auf Grund der v. Beneden'schen Beobachtungen anzunehmen geneigt ist¹). Da, wo der Fall eintritt (vergl. S. 120 dieser Abhandlung), dass männliche und weibliche Chromatin-Antheile von einer gemeinsamen Membran umschlossen werden, da findet auch, wie ich zweifellos constatirt habe, eine wirkliche Verschmelzung derselben statt. Es bildet sich ein Fadengerüst innerhalb der betreffenden Kernhöhlung aus, welches so fein verzweigt und homogen gebaut ist, dass es ganz unmöglich wird, einen Dualismus in seiner Zusammensetzung mit Hülfe des Mikroskops zu entdecken. Dass dennoch ein solcher Dualismus vorhanden sei, steht Einem frei zu behaupten; aber man thut damit den ersten Schritt in das Bereich willkürlicher Annahmen.

1) E. Strasburger, Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phaneorgamen etc., 1884, p. 87. L

Ich betrachte es als ein Hauptergebniss meiner Untersuchung, die zweifache Art, in welcher sich die Derivate der Geschlechtsproducte bei A. megalocephala mit einander vereinigen können, estgestellt zu haben. Hierdurch habe ich der Hertwig'schen Befruchtungstheorie, die so viel innere Wahrscheinlichkeit besitzt, eine starke negative Instanz aus dem Wege geräumt, sodass wir nicht genöthigt sind, von dem bisher betretenen und, wie mir scheint, richtigen Wege zu einer Lösung des Vererbungs-Problems abzuweichen.

Ich schliesse dieses Kapitel mit einem Hinweis auf die Fig. 18, Taf. IX, welche denen, welche sich zum ersten Male mit Ascaris megalocephala beschäftigen, eine gute Orientirung darbietet. Die betr. Abbildung stellt die beiden Uteri eines mittelgrossen Weibchens dar. v bezeichnet die 7-10 mm lange Vagina, welche im vorderen Fünftel des Wurmleibes ventralwärts ausmündet. Der hierauf folgende dickste Abschnitt der Uteri (E) enthält die ältesten Eier, d. h. solche, welche bereits in Furchung begriffen sind, oder die beiden Halbkerne, resp. die Pronuclei zeigen. Zu bemerken ist, dass innerhalb des lebenden Weibchens eine Furchung der Eier nicht einzutreten scheint. Die abgestorbenen Würmer hingegen beherbergen stets Furchungsstadien, falls sie nicht gerade einer sehr niedrigen Temperatur ausgesetzt gewesen sind. In den mit D bezeichneten Uteruspartieen trifft man die verschiedenen Stadien der Befruchtung und die Ausstossung des zweiten Richtungskörpers an. Bei C die vorbereitenden Stadien zur Ausstossung und die Bildung des zweiten Richtungskörpers selbst. Die mit B bezeichneten Abschnitte enthalten Eier mit dem ersten Richtungskörper bis zu seinem Austritt, und die dünnen (obersten) Theile des Uterus (resp. die untersten des Oviducts A) liefern bei vorsichtiger Präparation alle Stadien der Copulation von Ei und Samenkörper.

VI. Die Furchung des Eies von A. megalocephala.

Es bleibt mir noch übrig, die Theilung der Eizelle und die Bildung der ersten Blastomeren zu schildern, wie ich diese Vorgänge an vorzüglich klaren und wohlgelungenen Präparaten beobachten konnte. Herr Prof. W. Flemming in Kiel hat die für diese Stadien von mir in Anwendung gebrachte Präparationsweise begutachtet und sehr probat gefunden. Ich nehme mir die Frei-

heit, diese Thatsache ausdrücklich hervorzuheben, weil es lediglich die Exactheit der Präparation gewesen ist, wodurch ich in den Stand gesetzt wurde, einige bisher noch zweifelhafte Punkte definitiv klarzustellen.

Das Ascaris-Ei ist wegen seiner Grösse ein ganz vortreffliches Object, um die Vorgänge, durch welche der Furchungsprocess eingeleitet wird und letzteren selbst mit Genauigkeit verfolgen zu können.

Betrachten wir zunächst den Fall, wo durch die Verschmelzung zweier Pronuclei ein wirklich einheitlicher Furchungskern entstanden ist. Dass ein solcher Fall überhaupt vorkomme, dies wird bekanntlich von v. Beneden in Bezug auf Ascaris megalocephala rundweg in Abrede gestellt, insofern der genannte Forscher sagt: "Chez l'ascaride du cheval il ne se produit pas un noyau unique aux dépens des deux pronucleus; il n'existe pas un Furchungskern dans le sens, que O. Hertwig a attaché à ce mot"¹). Dem gegenüber ist aber von Nussbaum, Carnoy und mir die Verschmelzung in vielen Fällen wirklich nachgewiesen worden, sodass die v. Beneden'sche These nur noch mit einer starken Einschränkung Gültigkeit beanspruchen darf. Es existirt thatsächlich in zahlreichen Eiern des Pferdespulwurmes ein einheitlicher Furchungskern und dessen Veränderungen wollen wir uns jetzt näher betrachten.

Der erste vorbereitende Schritt zur Ei-Theilung besteht bei A. megalocephala darin, dass sich das vielfach verzweigte, äusserst zarte Fadengerüst des Furchungskernes in einen einzigen Chromatinstrang von ansehnlicher Länge verwandelt, welcher in der Form eines Knäuels die Kernhöhlung fast ganz ausfüllt (Fig. 22, Taf. X). Wie es bei dieser Umwandlung im Speciellen zugeht, darüber kann man sich nur durch den Vergleich einer grossen Anzahl von Präparaten eine Meinung bilden. Eine directe Beobachtung ist selbstverständlich ansgeschlossen. Was ich gesehen habe, kann ich in folgender Schilderung restimiren. Die färbbare Substanz scheint von zwei polaren Bezirken her nach dem Aequator der Kernkugel binzufliessen und sich hier zu einem dicken Chromatinfaden zu sammeln, der in leichten Schlängelungen rings um den ganzen Kern herumläuft. Es ist als ob unzählige kleine Rinnsale und Bäche

¹⁾ v. Beneden, Recherches etc. p. 403.

zunächst grössere Flüsse bildeten, um zuletzt sammt und sonders in den äquatorialen Hauptstrom einzumünden. Während dies geschieht, bläht sich die Kernmembran stark auf, so dass die davon umschlosene Höhlung mindestens ein halb Mal grösser wird, als sie vorher war. Der dicke äquatoriale Faden verläuft anscheinend an der Innenwand des Kernes und beschreibt, ie mehr er an Länge zunimmt, immer steiler geschlängelte Windungen, die mehr und mehr zusammenrücken, so dass endlich der Augenblick eintritt, wo sie auf der Innenfläche der Kernmembran keinen Platz mehr haben. Ein weiteres Längenwachsthum des Fadens führt nun dazu, ihn von der Kernwand ab und in die Höhlung hineinzudrängen, die er alsbald mit seinen zahlreichen Krümmungen und Windungen ausfüllt (Fig. 22). Es ist dies das Stadium des sogenannten "dichten Knäuels". Bei Ascaris megalocephala besteht derselbe aus einem einzigen Chromatinfaden (Fig. 23), wie sich deutlichst zeigt, nachdem die Kernmembran geschwunden ist. Die letzten erkennbaren Elemente dieses Fadens sind kleine. stark lichtbrechende Kugeln, welche sich in Essigkarmin sehr intensiv färben. Balbiani und Pfitzner wiesen zuerst auf diese chromatischen Kügelchen der Kerngerüstfäden hin. Mit den besten optischen Hülfsmitteln nehmen wir gerade noch wahr, dass diese winzigen Elemente in ein nicht färbbares Substrat eingelagert sind. Möglicher Weise müssen die Kügelchen selbst als eine Verdichtung dieser achromatischen Substanz aufgefasst werden, wofür ein beachtenswerther Grund durch die Thatsache geliefert wird, dass sich Uebergänge von ganz intensiv gefärbten Kügelchen bis zu solchen constatiren lassen, deren Tingirbarkeit beinahe gleich Null ist. Ein ganz durchgreifender und wesentlicher Unterschied zwischen den beiden Substanzen. aus denen sich der Knäuelfaden des Kernes zusammensetzt, wird sich demnach wohl nicht behaupten lassen.

Nach Auflösung der Kernmembran liegt der Knäuelfaden frei im Innern der Dotterkugel des Eies. Ob er zu dieser Zeit noch eines weiteren Längenwachsthums fähig ist, dürfte sehr schwer zu entscheiden sein. Oft freilich ist er von ganz erstaunlicher Länge, so dass er mit seinen hin- und hergehenden Schleifenwindungen das ganze Eiprotoplasma durehsetzt. Die nächste Veränderung, die mit ihm vorgeht, besteht nun darin, dass er in zwei gleiche oder annähernd gleiche Hälften zerfällt, welche sich nach einiger 'Zeit nochmals theilen (Fig. 24), so dass der ursprünglich einheit-

liche Chromatinfaden nunmehr durch vier Fragmente (Fig. 25) repräsentirt wird. Jedes derselben nimmt schliesslich eine Vförmige Gestalt (Fig. 26) und eine solche Lage in Bezug auf die drei andern an, dass eine Stern-Figur entsteht, welche in einer durch den Mittelpunkt des Eies gehenden Ebene gelegen ist. Dies sieht man am besten in Fig. 30 und Fig. 31, wo die sternförmige Anordnung der Vförmigen Schleifen ziemlich perfect geworden ist. Letzteres geschieht nämlich nicht eher als im Beginn der sich wirklich vollziehenden Theilung der Dotterkugel. Bevor wir in die detaillirte Schilderung dieses Stadiums eintreten, wird es angemessen sein, erst noch den häufiger vorkommenden Fall zu betrachten, in welchem das Ei keinen einheitlichen Furchungskern, sondern zwei Halbkerne dieser Art enthält, deren Entstehungsweise im V. Abschnitt bereits geschildert wurde.

In diesem Falle bildet sich in jedem der beiden Kerne, welche nahe aneinander gertickt sind, ein continuirlicher Chromatinfaden aus (vergl. Fig. 27, 28 und 29), der genau ebenso in der äquatorialen Zone der Kernwandung seinen Ursprung nimmt, wie dies oben bereits für den Faden des einheit lichen Furchungskernes angegeben wurde. Später bricht jeder der beiden Fäden in zwei Fragmente (Fig. 25) auseinander und die weitere Gestaltung der mitotischen Verhältnisse ist ganz dieselbe, wie im erstbeschriebenen Falle. In Fig. 29 habe ich den Moment dargestellt, wo die Membran der beiden Kerne im Schwinden begriffen ist und die Chromatinfäden frei werden.

Zuweilen kommt es vor, dass diese Fäden in Fragmente von ungleicher Länge zerfallen. Die Schleifen des Muttersternes würden dadurch eine verschiedene Grösse erhalten und die ferneren Entwickelungsstadien des Eies kämen vielleicht in die Gefahr gestört zu werden. Aber die Natur scheint dieser Eventualität vorgebeugt zu haben, indem — wie es aussicht — in den kürzeren Fadenfragmenten eine Vermehrung der chromatischen Kügelchen (nach der Längsrichtung) eintritt, so dass nach Verlauf einer gewissen Zeit alle Schleifen thatsächlich gleich gross sind. Ursprünglich liegen diese vier Constituenten des Muttersternes in verschiedenen Ebenen und ziemlich ungeordnet beieinander. Auch sind die Scheitel der einzelnen Schlingen (Fig. 26) noch nicht um ein gemeinsames Centrum gruppirt. Dagegen sind schon zu dieser Zeit die Pole der achromatischen Theilungsspindel (Fig. 30) und die äusserst zier-

2

liche Strahlung im Protoplasma des Eies deutlichst wahrzunehmen. Ich finde die Beobachtung v. Beneden's, dass die Spindelfigur der ersten Furchungskugel aus zwei Kegeln bestehe, welche mit ihren Basen aneinander stossen (Fig. 31) vollkommen bestätigt, wie ich überhaupt der detaillirten Beschreibung, welche der belgische Forscher von der Furchung des Ascaris-Eies gegeben hat¹), nur wenig hinzufügen kann.

Jene Kegel repräsentiren sich als aus sehr feinen glänzenden Fäden bestehend, die mit ihren Enden an den chromatischen Schleifen angeheftet sind, während ihre Spitzen frei in das Protoplasma hineinragen und von mächtigen Strahlensystemen umgeben werden. Im Mittelpunkte jeder dieser Sonnen findet sich häufig (aber nicht immer!) ein scharf contourirtes helles Körperchen vor, welches v. Beneden "corpuscule polaire" nennt. In Fig. 30 und Fig. 31 (Taf. X) sind diese Befunde dargestellt. Bei einer gewissen Einstellung des Mikroskops sieht man an jedem der beiden Kegelenden auch noch ein kugelförmiges, scharf umschriebenes Gebilde (Fig. 31) auftauchen, welches v. Beneden für "une formation morphologique distincte" erachtet und als sphère attractive bezeichnet. Ich habe mich längere Zeit hindurch dieser Meinung gleichfalls hingegeben. Aber schliesslich bin ich zu der Ueberzeugung gelangt, dass man es bei diesen "Attractionskugeln" mit einer blossen Refractionserscheinung zu thun hat, welche durch die dicht zusammengedrängten Polstrahlen hervorgebracht wird. Zu wiederholten Malen und zu sehr verschiedenen Zeiten (bei trübem Himmel, bei hellster Mittagsbeleuchtung und auch bei Lampenlicht) habe ich mir jene problematischen Kugeln auf ihre Natur hin angesehen, aber nichts gefunden, was mich veranlassen könnte, sie für mehr als eine lediglich optische Erscheinung zu halten. Ueber den Ursprung der achromatischen Spindel-Figur habe ich noch keine eigenen Forschungen angestellt, aber es ist mir sehr wahrscheinlich, dass ihre Fäden (Fibrillen) aus einem Material bestehen, welches in ähnlicher Weise aus der umgewandelten Membran der Furchungshalbkerne hervorgeht, wie der achromatische Theil der ersten Richtungsfigur aus der Membran des Eikernes. Auch Prof. v. Beneden (vergl. Recherches, p. 333) neigt sich dieser (zunächst allerdings noch hypothetischen) Ansicht zu; nur dass

168

¹⁾ Recherches etc. p. 314-352.

er, wie dies bei seiner Auffassung nicht anders möglich ist, von Vorkernen spricht, wo ich von Furchungskernen rede.

Von einem der Pol-Enden der Theilungsfigur her betrachtet, sieht man die Scheitel der chromatischen Schleifen zuletzt in der Weise um einen Mittelpunkt angeordnet, dass ein typischer Mutterstern gebildet wird. Derselbe liegt stets in einer Ebene, welche mitten durch die Dotterkugel geht, und man spricht desshalb auch von einer "Aequatorialplatte" (Disque équatorial), um die relative Lage der chromatischen Elemente gleich mit zum Ausdruck zu bringen. Die Formirung dieser Aequatorialplatte bezeichnet zu gleicher Zeit den Eintritt des Stadiums der sogenannten Metakinese, welches dadurch eingeleitet wird, dass sich die 4 primären ehromatischen Fadenschleifen der Länge zu spalten beginnen, wodurch 8 secundäre oder Tochterschleifen entstehen. Die Spaltung geschieht auf dem Wege einer eigenthümlichen Theilung der chromatischen Kügelchen in den primären Fäden und kann oft schon zu einer Zeit beobachtet werden (Fig. 32), wo die sternförmige Anordnung zu einer Platte noch gar nicht stattgefunden hat. Die bereits deutlich unterscheidbaren secundären Schleifen eines und desselben primären Fadens sieht man oft mit ihren Enden noch zusammenhängen, wie dies gleichfalls aus Fig. 32 ersichtlich wird.

Bevor ich die Metakinese oder Umordnung der Tochterfäden etwas näher beleuchte, muss ich eine Bemerkung einfügen.

In dem Kapitel über die Befruchtung (Recherches, p. 403) und am Schlusse seiner Abhandlung überhaupt zählt Prof. v. Beneden die Hauptresultate seiner Forschungen in Betreff der Befruchtungserscheinungen auf, und er kommt zu dem Schlusse, dass man nicht mit O. Hertwig sagen könne, die Befruchtung bestehe in der Verschmelzung eines weiblichen und eines männlichen Zellkernes. Denn die Beobachtung des Eies von A. megalocephala zeige, dass in keinem Theilungsstadium desselben männliches und weibliches Chromatin zusammenfliesse. Wenn aber dennoch eine Verschmelzung stattfinden sollte, so könne diese nur in den Kernen der beiden ersten Blastomeren sich vollziehen. Indessen gebe es Gründe zu der Annahme, dass auch dann noch männliches und weibliches Chromatin von einander geschieden bleibe (Recherches, p. 404).

Zu dieser Auffassung ist v. Beneden gelangt, weil es ihm

nie geglückt ist, die Verschmelzung von Vorkernen im Ascaris-Ei zu beobachten und weil er die Natur derjenigen Kerne des nämlichen Eies, welche in der That nicht mit einander verschmelzen (weil sie schon männliche und weibliche Elemente in sich enthalten) gänzlich verkannt hat. Er hielt diese letzteren für Vorkerne, während sie diese Bezeichnung — wie ich im Vorhergehenden gezeigt habe — gar nicht verdienen.

Unter diesen Umständen erweisen sich die Befunde an dem sich zur Theilung anschickenden Ascaris-Ei gänzlich ungeeignet dazu, um die Hypothese vom cellulären Hermaphroditismus zu stützen. Es ist nicht wahr, dass die erste Furchungskugel bei Ascaris megalocephala 2 chromatische Schleifen männlicher und 2 ebensolche Gebilde weiblicher Provenienz enthält; vielmehr sind in diesen beiden Schleifenpaaren die chromatischen Bestandtheile von beiderlei Geschtechtsproducten bereits auf's Innigste mit einander vereinigt. Entweder fand die Verschmelzung unmittelbar nach Ausstossung des 2. Richtungskörpers statt, oder die unabbängig von einander entstandenen Pronuclei produciren, indem sie sich conjugiren, einen einheitlichen Furchungskern. In jedem Falle aber findet eine Verschmelzung in dem Sinne der Hertwig'schen Befruchtungslehre statt.

Das ist das Resultat, zu dem ich durch eingehende Untersuchungen, welche mich ein Jahr lang fast ganz ausschliesslich in Anspruch genommen haben, gelangt bin. Selbstredend liegt es mir ganz fern zu verkennen, dass ich höchstwahrscheinlich gar nicht darauf verfallen wäre, das Ei von Ascaris megalocephala zu beobachten, wenn nicht die ausgezeichnete Arbeit v. Beneden's in mir den Wunsch erweckt hätte, das darin Berichtete aus eigener Anschauung kennen zu lernen.

An einer einzigen Stelle seines Werkes (p. 404) kleidet Prof. v. Beneden die sonst ganz positiv ausgesprochene Behauptung (dass die beiden Kerne im legereifen Ascaris-Ei Pronuclei seien) in die Form eines bedingten Satzes ein, indem er sagt: "Si le pronucleus mâle et le pronucleus femelle méritent ces dénominations, qui impliquent leur sexualité, les noyaux cellulaires sont manifestement hermaphrodites." Damit ist indirect natürlich zugegeben, dass die Hypothese des cellulären Hermaphroditismus fallen muss, wenn auf die Frage, welche der erste Theil des obigen Satzes involvirt, mit einem unbedingten "Nein" geantwortet werden Neue Untersuchungen über die Copulation der Geschlechtsprodukte etc. 171

muss. Denn diejenigen Kerne, welche — nach Prof. v. Beneden's eigenem Zeugniss — Fadenschleifen liefern, ohne vorher in Conjugation zu treten, verdienen — meinen Untersuchungen zufolge die Bezeichnung "Vorkerne" nicht, weil sie nach der Formel $^{1}2mm + \frac{1}{2}wm$ (vergl. S. 159 dieser Abhandlung) bereits conjugirt sind.

Hiermit werden für mich alle diejenigen Schlussfolgerungen hinfällig, welche aus der Prämisse, dass jene beiden Kerne geschlechtlich differenter Natur seien, von Prof. v. Beneden gezogen worden sind.

Ich fahre nunmehr in der Schilderung des Furchungsprocesses fort, der sich mir nur in einigen wenigen Punkten anders darstellt, als v. Beneden ihn beschreibt. Die Differenzen erklären sich aber hinlänglich aus der Verschiedenheit der angewandten Conservirungsmethoden. Ich glaube, dass durch die meinige das Detail der karyokinetischen Vorgänge besser zur Anschauung gebracht wird, als auf dem Wege der monatelangen Alkoholbehandlung, welches Verfahrens sich v. Beneden bediente (vergl. Recherches, p. p. 281 und 282). Ich habe neuerdings meine Methode noch mehr vervollkommnet, so dass es mir jetzt möglich ist, die dickschaligen Ascaris-Eier (mit den Furchungsstadien) binnen 20 Minuten zu fixiren.

Der Vorgang der Metakinese vollzieht sich nach meinen Präparaten in der Weise, dass die beiden Tochtersterne (disques subéquatoriaux) allmählich nach entgegengesetzten Richtungen (Fig. 33, Taf. X) auseinanderweichen, aber so, dass die central gelegenen Scheitel der Schleifen rascher eine subäquatoriale Stellung gewinnen, als die Enden derselben. Man kann das mikroskopische Bild, welches die beiden sich trennenden Dyastern darbieten, am besten imitiren, wenn man die ausgespreizten, aber etwas nach einwärts gekrummten Finger beider Hände mit ihren Spitzen zusammenlegt, hierauf noch mehr einkrümmt und dann sie durch einen langsamen geraden Zug von einander trennt. Es entstehen auf solche Weise chromatische Figuren von Kronen- oder Korbform. Annähernd wenigstens stimmt dieser von Flemming herrührende Vergleich. Meistentheils bleiben die nach entgegensetzten Richtungen sich fortbewegenden Tochterschleifen eine kurze Zeit noch an ihren Endpunkten miteinander verbunden, wie dies auch aus Fig. 33 ersichtlich wird. Ja selbst dann noch, wenn sie (Fig. 34)

schon sehr beträchtlich auseinander gewichen sind, stellen zarte achromatische Fäden, in welche da und dort feinste Chromatinkügelchen eingebettet sind, einen deutlichen Zusammenhang zwischen ihnen her. Bei recht aufmerksamer Musterung solcher Ansichten erhält man durch ganz directe Anschauung den Beweis dafür geliefert, dass ein nicht färbbares Substrat vorhanden ist, welches in Verbindung mit einer für Farbstoffe empfänglichen Substanz die Fadenstructuren der Kerne ausbildet.

Schliesslich tritt aber doch eine endgültige Trennung zwischen den beiden Tochterstern-Figuren ein. Diese geht Hand in Hand mit der Einschnütrung der Dotterkugel, resp. der Bildung der ersten ringförmigen Furche, durch welche das Ei in zwei ganz gleiche Theilhälften zerlegt wird, die später wieder oberflächlich mit einander verschmelzen. Der erste Act des Furchungsdramas ist aber erst dann abgeschlossen, wenn die chromatischen Faden-Fragmente in den beiden Blastomeren die Form ruhender Kerne angenommen haben.

Ich kann mit aller Bestimmtheit versichern, dass erst wieder ein Knäuelstadium durchlaufen wird (Fig. 35), ehe die wirkliche Ruheform (Fig. 36) zur Ausbildung gelangt. Prof. v. Beneden stellt diese Thatsache in Abrede (Recherches, p. 345), indem er sagt; "Je n'ai pas réussi à trouver, au milieu des milliers d'oeufs en segmentation que j'ai observés, un seul oeuf montrant la cinquième phase de Flemming, c'est-à-dire le stade de pelotonnement des noyaux filles. Ce stade fait défaut dans les blastomères en voie de division de l'ascaride du cheval." Und einige Seiten weiter (p. 351) heisst es nicht minder positiv: "Tant dans l'oeuf que dans les blastomères, chez l'ascaride du cheval le stade de pelotonnement manque totalement dans la régénération des cellules filles."

Hieraus und aus den Abbildungen, welche v. Beneden auf Taf. XIX (siehe dortige Fig. 10 und Fig 11) von dem in Frage kommenden Stadium gegeben hat, geht klar hervor, dass es ihm mit seiner Methode nicht gelungen ist, das Knäuelstadium (stade de pelotonnement) zur Ansicht zu erhalten. Es existirt aber sicher. Herr Prof. W. Flemming, dem ich die entsprechenden Präparate einsandte, hat sich autoptisch von der Richtigkeit meiner Behauptung überzeugt. Diese Angelegenheit ist also zweifellos und vollständig klargestellt. Die fünfte Phase Flemming's fehlt keinesNeue Untersuchungen über die Copulation der Geschlechtsprodukte etc. 173

wegs in der Metakinese der Tochterkerne von A. megalocephala, sondern ist vielmehr dort in einer Schönheit und Deutlichkeit vorhanden, wie ich sie garnicht in meinen Zeichnungen wiedergeben kann. Auch in Bezug auf diesen Punkt gestatte ich mir, mich auf die autoritative Zeugenschaft des Kieler Zellenforschers zu berufen.

Zur Vervollständigung meiner Beschreibung der auseinanderweichenden Dyastern will ich noch anführen, dass kurz vor Eintritt des Knäuelstadiums (und manchmal auch schon früher) eine nochmalige Längstheilung der Tochterschleifen erfolgt. Von dieser Thatsache habe ich mich ebenfalls mit Bestimmtheit überzeugt, bin aber nicht in der Lage anzugeben, ob dieselbe in einer directen genetischen Beziehung zum Eintritt der Knäuel-Phase steht.

Die Form der ruhenden Tochterkerne und die Umordnung ihres Fadengerüstes habe ich in Fig. 36 zur Anschauung zu bringen versucht. Ich mache aber ausdrücklich darauf aufmerksam, dass meine Präparate viel besser sind, als meine Zeichnungen. Dies möge man bei einer Kritik der von mir gemachten Angaben beständig in Rechnung ziehen. Auch werden diejenigen, welche sich mit dem Ascaris-Ei durch eigene Anschauung vertraut machen, meine Aussage alsbald bestätigt finden.

In Fig. 40 habe ich eine Form der ruhenden Tochterkerne abgebildet, welche mir sehr bemerkenswerth erscheint. Man entdeckt hier bei aufmerksamem Zusehen ein achromatisches (oder nahezu achromatisches) Fadennetz, dessen einzelne Maschen eine rautenförmige Gestalt besitzen und sich über die ganze Kernmembran ausbreiten. In den Ecken der rautenförmigen Figuren liegen Chromatinkörnchen und so macht das ganze Gebilde den Eindruck, als ob es ein Product allerfeinster Filigran-Arbeit sei.

Die Mitose der Tochterkerne (Fig. 37) beginnt mit der Ausbildung eines ganz ähnlichen Fadenknäuels wie seiner Zeit derjenige war, den wir im Furchungskern des Eies (Fig. 22) auftreten sahen, oder wie er (vergl. Fig. 27 und Fig. 28) in den beiden Halbkernen anzutreffen ist, welche zusammen die Bedeutung eines einheitlichen Furchungskernes besitzen.

Die beiden Tochterkerne haben im Ruhezustande eine nahezu woide Gestalt. Ihr längerer Durchmesser läuft parallel mit der ersten Theilungsebene der Dotterkugel. Der Ort, wo sich der chromatische Faden in ihnen ausbildet, ist wiederum (vergl. Fig. 37 und Fig. 44) eine ganz bestimmte, rings um jeden Kern herumlaufende Zone, welche ebenfalls als äquatorial bezeichnet werden kann, da von zwei Polen her die chromatische Substanz dort zusammenströmt. Eine Pol- und eine Gegenpolseite im Sinne C. Rabl's¹) lässt sich also hier nicht unterscheiden, sondern es sind zwei gleichwerthige Polfelder (pf_1 und pf_2 in Fig. 44) vorhanden, die ihren Charakter bis zum Schwinden der Kernmembran consequent behaupten. Derselbe Fall liegt auch an den kugeligen Kernen der ersten Furchungskugel (Fig. 27 und Fig. 28) vor, von denen ich einen in der Polansicht (Fig. 43) dargestellt habe.

Bei den Tochterkernen sind mir Zweifel darüber entstanden. ob der dicke chromatische Faden, welcher aus dem Zusammenfluss der färbbaren Substanz (von den beiden Polfeldern her) entsteht. an der Innenwand der Kernmembran oder auf deren äusserer Oberfläche verläuft. Ich erhielt sehr oft Bilder, welche mir letzteres wahrscheinlich machten. Der Faden trat dann wie im Relief hervor, wenn sich der Tubus vom Object entfernte. Unterstützt wurden derartige Beobachtungsergebnisse durch die directe Wahrnehmung einer Abhebung des chromatischen Fadens von der Kernoberfläche (Fig. 41), so dass ich es jetzt mindestens unentschieden lassen muss, ob der lockere Knäuelfaden, wie er nach Aufgabe des Ruhestadiums in den Tochterkernen auftritt, diesseits oder jenseits der Kernmembran sich befindet. Die bereits angezogene Fig. 41 macht den ersten Theil der Alternative zwar sehr wahrscheinlich, aber dennoch bleibt die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass, bei der tippigen Entwickelung des Fadens im Innern der Kernmembran, letztere an irgend einer Stelle eine Ruptur erhalten hätte, so dass ein Hervortreten des Fadens an dieser Stelle erfolgen konnte. Hierüber bin ich durch meine bisherigen Untersuchungen noch nicht in's Reine gekommen.

Dagegen scheint es mir, dass ein anderer nicht unwichtiger Punkt durch meine Beobachtungen am Ascaris-Ei eine etwas schärfere Beleuchtung erfahren hat. Ich meine den, welcher das von W. Flemming aufgestellte Gesetz betrifft, dass die Tochterkerne in umgekehrter Reihenfolge die Stadien der Mutterkerne wiederholen sollen²).

1) C. Rabl, Ueber Zelltheilung. Morphol. Jahrbuch. X. Bd. 1885, p. 226.

2) W. Flemming, Beiträge zur Kenntniss der Zelle etc. III. Theil. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XX, 1882, p. 72. Neue Untersuchungen über die Copulation der Geschlechtsprodukte etc. 175

Das hierauf bezügliche "Repetitionsschema" ist zwar allgemein bekannt, es mag hier aber nochmals in deutliche Erinnerung gebracht werden:

Mutterkern.	Tochterkern.
(Ruheform)	(Ruheform)
1) Knäuel	5) Knäuel
2) Stern	4) Stern
3) Umordnung (Metakinese).	

Dass die 5. Phase dieses Schema's bei Ascaris megalocephala in typischer Klarheit vorhanden ist, habe ich (der gegentheiligen Behauptung v. Beneden's gegenüber) mit zweifelloser Sicherheit nachgewiesen. Und dass aus den betreffenden Tochterknäueln das Gerüst der ruhenden Kerne hervorgeht, diese Thatsache habe ich gleichfalls an meinem Object constatirt. , Aber dennoch meine ich, dass der zunächst voraufgegangene Mutterknäuel (Phase 1 im Schema) nicht mit derjenigen Knäuelform, welche aus der Kronenform der Tochtersterne entspringt (vergl. die Fig. 34 und 35 auf Taf. X), parallelisirt werden darf, also nicht mit Flemming's 5. Phase, sondern vielmehr mit dem Knäuel, der auf die Ruheform der Tochterkerne folgt, also mit derjenigen Phase, welche in meiner 37. Fig. zur Darstellung gebracht ist. Denn nur dieses Stadium scheint mir dem Mutterknäuel der 1. Phase gleichwerthig zu sein, weil aus ihm die 4 Fadenschleifen (resp. der Mutterstern) in Blastomer genau in derselben Weise hervorgehen, wie die homologen Chromatingebilde aus dem Knäuelfaden (Spirem) des einbeitlichen Furchungskernes (Fig. 22) zur Zeit der erstmaligen Theilung der Dotterkugel. In diesem Sinne würde ich die Parallelisirang auch in Betreff der ferneren Kerngenerationen und ihrer mitotischen Phasen für angezeigt halten, wobei dann freilich ein ganz anderes Gesetz als das von Flemming aufgestellte zur Abstraction gelangen müsste, nämlich dieses: dass ---wenn man die Ruhestadien als Ausgangspunkt betrachtet — die mitotische Formenfolge in den Tochterkernen ganz in derselben Weise sich vollzieht, wie in den Mutterkernen, dass sie also nicht umgekehrt verläuft, sondern im Sinne einer Recapitulation.

ļ

Es kommt ganz auf den Ausgangspunkt an, welchen man bei Beurtheilung dieser Erscheinungen wählt. Geht man von der Aequatorialplatte mit ihren längsgetheilten, sternförmig angeordbeten Chromatinschleifen aus, so ist Flemming vollständig im Rechte mit seinem Gesetz, denn dann folgen die entsprechenden Stadien progressiv und regressiv in ganz übereinstimmender Weise aufeinander. Es fragt sich nun aber, ob es nicht natürlicher sein würde, das Ruhestadium als Ausgangspunkt zu wählen, und die mitotischen Vorgänge in den einzelnen Zellgenerationen als rhythmisch wiederkehrende und in demselben Sinne sich abspielende Erscheinungen aufzufassen.

Ich selbst möchte mich mit Rabl für diese letztere Auffassung entscheiden, und zwar unter Hinweis auf das im Thier- und Pflanzenreiche ganz unverbrüchlich herrschende Gesetz, dass die Nachkommen stets die Entwickelungsstadien der Vorfahren in gleicher Reihenfolge und niemals im umgekehrten Sinne durchlaufen.

In den Figuren 38 und 39 habe ich noch zwei weitere Entwickelungsstadien dargestellt. Aus der ersten Abbildung wird ersichtlich, dass aus dem Knäuelfaden des Tochterkernes 4 Fadenschleifen hervorgehen und diese Erscheinung kehrt in allen Blastomeren, so weit ich sie habe verfolgen können, wieder. Die Schleifen spalten sich der Länge nach genau auf die nämliche Weise, wie die homologen Gebilde des Muttersternes und nehmen die Korb- und Kronenform nach Passirung des Aequatorialplattenstadiums ebenso an, wie dies in dem entsprechenden früheren Stadium (Fig. 33 und Fig. 34) der Fall gewesen ist. In Bezug auf die beiden Blastomeren ist zu bemerken, dass dasjenige davon, an welchem der zweite Richtungskörper angeheftet bleibt, stets die primäre Ektodermzelle darstellt, während das andere den meso- und entodermalen Elementen den Ursprung giebt¹).

Fig. 39 zeigt, dass auch in den weiteren Furchungsstadien die 5. Flemming's che Phase vorkommt und zwar in derselben typischen Klarheit, wie dies schon bei der ersten Theilung der Eizelle der Fall war.

In Fig. 42 bringen a und b die Folgen einer mangelbaften Präparationsweise (mittels Alkohol) zur Anschauung. Die Chromatinfäden und Kerne haben hier ein verkümmertes und annormales



¹⁾ Vergl. P. Hallez, Recherches sur l'embryogénie de quelques nématodes, Paris. 1885, p. 21 u. ff.

Neue Untersuchungen über die Copulation der Geschlechtsprodukte etc. 177

Aussehen. Die betreffenden Eier entstammten Ascaris-Weibchen, welche etwa ein Jahr lang in 50 %igem Alkohol gelegen hatten.

Fig. 42 c repräsentirt gleichfalls ein anormales Stadium, insofern das eine Blastomer einen sehr langen, das andere nur einen kurzen und dünnen Tochterkernfaden enthält.

Zum Schluss dieser Abhandlung sei es mir noch gestattet, eine kurze Betrachtung allgemeineren Inhalts anzustellen.

Die materielle Grundlage für das Leben des Zellorganismus bilden die beiden Substanzen, aus denen er sich constituirt: das Cytoplasma und das Chromatin. Versuche über die künstliche Theilung einzelliger Wesen (Infusorien) haben gelehrt¹), dass der Zellenleib nur dann lebens- und regenerationsfähig bleibt, wenn Kernsubstanz in die einzelnen Theilstücke mit übergeht. Sobald dies nicht der Fall ist, sterben sie nach einiger Zeit ab. Es gewinnt hiernach den Anschein, dass dem Chromatin ganz bestimmte physiologische Functionen zur Erfüllung obliegen, die nur in Verbindung mit denen, welche das Protoplasma der Zelle zu leisten hat, den Fortbestand des Lebens garantiren. Man muss es aber für sehr wahrscheinlich halten, dass eine Art von Arbeitstheilung zwischen diesen beiden Substanzen besteht, und zwar ergeben die Beobachtungen über die specielle Betheiligung der chromatischen Elemente an den Reife-, Befruchtungs- und Furchungserscheinungen des Ascaris-Eies, dass diese Processe in engster Beziehung zu den Structurveränderungen stehen müssen, welche das Mikroskop in periodischer Wiederkehr an diesen Elementen zu constatiren vermag. Es würde der chromatischen Substanz sonach die Aufgabe zufallen (so scheint es wenigstens) den Ablauf der Theilungsvorgänge des Eies zu regeln, und sozusagen ihren Rbythmus zu bestimmen, wenn dieser bildliche Ausdruck erlaubt ist; dem Protoplasma hingegen würden die Nahrungsaufnahme, die Excretion, die Bewegungserscheinungen der Zelle (Pseudopodienbildung) und damit auch die Initiative zur Einleitung neuer Anpassungsprocesse beizumessen sein. Insofern aber, wie wir gesehen haben, nur kernhaltiges Protoplasma die letzterwähnten

Archiv f. mikrosk, Anstomie. Bd. 30.

¹⁾ Vergl. M. Nussbaum, Ueber die Theilbarkeit der lebendigen Materie. Archiv f. mikr. Anatomie. Bd. XXVI, 1886.

physiologischen Thätigkeiten auszuüben vermag, kommt sicher auch dem Chromatin ein gewisser Antheil an denselben zu, wie auch die umgekehrte Voraussetzung zutreffen wird, dass das Protoplasma die karyokinetischen Erscheinungen zu heeinflussen im Stande ist. Dafür sprechen sogar eine ganze Anzahl neuerer Beobachtungen auf's Deutlichste.

Unter solchen Umständen ist es misslich, einem der beiden Bestandtheile des Zellenleibes ein physiologisches oder histogenetisches Primat zuschreiben zu wollen. Es ist vom Kern mehr als einmal gesagt worden, dass er der "wichtigste Theil" der Zelle sei. Aber dies ist eine wenig wissenschaftliche Art-und Weise die Sache anzusehen. Ein Kriterium für die Wichtigkeit eines oder des andern Zellbestandtheils würden wir nur dann besitzen, wenn wir den ganzen molecularen Mechanismus des cellulären Lebens zu durchschauen vermöchten. Dass damit bis jetzt aber kaum mehr als ein schwacher Anfang (wenn überhaupt ein solcher!) gemacht worden ist, wird Jeder, der in diesen Dingen arbeitet, sich selbst sagen können. Oder man müsste geneigt sein, die Gründe, mit denen A. Brass¹) seine Ansicht motivirt, dass das Keimbläschen "der hauptsächlichste Theil der Eizelle" sei, für ausschlaggebend halten, was sie aber keinesfalls sind.

Ich vermag jedoch auch die entgegengesetzte Ansicht nicht zu theilen, nach welcher das Protoplasma der Hauptbestandtheil des Zellorganismus sein soll. Das ist die Meinung von P. Hallez, der vor Kurzem in einer besonderen Broschüre schlankweg die Behauptung aufgestellt hat: "Le protoplasme cellulaire est la partie principale de la cellule"?). Nach diesem Forscher haben die Kerne nur eine secundäre Bedeutung für das Leben der Zelle. Wenn manche Biologen anderer Ansicht in Bezug auf diesen Punkt seien, sagt Hallez, so komme dies daher, weil die Kerne durch ihre ostensible Betheiligung an den karyokinetischen und Befruchtungserscheinungen die Aufmerksamkeit in weit höherem Maasse als der Zellenleib auf sich zögen. "En un mot — so heisst es am Ende der bezüglichen Betrachtung — le protoplasme semble être à la fois architecte et matériel de construction, posant lui-

¹⁾ A. Brass, Beiträge zur Zellphysiologie 1884, p. 27.

²⁾ P. Hallez, Pourquoi nous ressemblons à nos parents. Paris 1886, p. 23.

Neue Untersuchungen über die Copulation der Geschlechtsprodukte etc. 179

même les jalons autour desquels sa propre substance se distribue avec symmétrie."

Im Hinblick auf diese beiden sich einander gegenüberstehenden Ansichten scheint es mir nicht unangemessen, darau zu erinnern: dass der Forscher das nicht scheiden soll, was die Natur so untrennbar vereinigt hat. Wir sind vorläufig nicht in der Lage zu sagen, welcher von den beiden Haupttheilen der Zelle der hauptsächlichste Lebensträger ist; wir wissen nur, dass keiner ohne den anderen im Stande ist, die Aufgaben zu erfüllen, welche den Fortbestand des cellulären Lebens verbürgen. Dabei müssen wir zunächst verharren. In dem Punkte freilich, dass wir zur Zeit den Kernen eine gar zu exclusive Aufmerksamkeit zuwenden, mag Hallez ein wenig Recht haben. Indessen stehen wir dabei im Banne einer historischen Nothwendigkeit, insofern der Entwickelungsgang der Biologie die karyokinetischen Erscheinungen aus vielen Gründen in den Vordergrund des wissenschaftlichen Interesses gerückt hat. Es wird den späteren Generationen vorbehalten sein, diese Einseitigkeit, wenn es eine solche war, zu corrigiren und das Zellprotoplasma in sein verkanntes Recht einzusetzen.

Dass ich in vorstehender Abhandlung die einschlägige Litteratur nicht in grösserem Umfange berticksichtigt habe, erklärt sich aus den kleinstädtischen Verhältnissen meines Wohnortes. Dadurch wird mir die Benutzung von Instituts- und Universitätsbibliotheken nur in geringem Umfange möglich. Umsomehr bin ich aber Herrn Geheimrath Prof. Dr. R. Leuckart (Leipzig) und Herrn Prof. Dr. M. Nussbaum (Bonn) zu Dank verpflichtet, weil mich dieselben jetzt und schon früher in so liebenswürdiger Weise durch Litteraturzusendungen unterstützt haben. Z.

Digitized by Google

Erklärung der Abbildungen auf Tafel VIII-X.

Tafel VIII.

Fig. 1. Keulenförmiges Ovarial-Ei von A. megalocephala. Kbl. Keimbläschen.

Fig. 2. a, b und c führt das Keimbläschen in verschiedener Lage (in Rücksicht auf den Beobachter) vor, um die peripherische Stellung des Keimkörperchens zu zeigen.

> d, e und f veranschaulichen die Metamorphose des Keimbläschens und seines chromatischen Körpers.

- Fig. 3. Die parallel gestellten Halbspindeln des ersten Richtungskörpers mit ihren "globules chromatiques".
- Fig. 4. Ein Spermatozoon aus dem Vas deferens des Ascaris-Männchens.
- Fig. 5. Vier verschiedene Typen von Spermatozoen aus dem oberen Theile des weiblichen Geschlechtsschlauches.
- Fig. 6. Copulation des Samenkörperchens mit der Eizelle. sz Samenzelle; dh die abgehobene Dotterhaut. 1 rk erster Richtungskörper.
- Fig. 7. Das Spermatozoon ist eingedrungen und rückt nach dem Centrum des Eies vor.
- Fig. 8. Beginnende Auflösung der protoplasmatischen Theile des Samenkörpers. k glänzender Körper (corps refringent), g gehäuseartige Kappe des Spermatozoons (Membrane caudale v. Beneden's). mm männlicher Mitoblast (Nucleus chromatique, v. Beneden).
- Fig. 9, 10 und 11 stellen verschiedene Stadien des Eindringens von Spermatozoen dar.
- Fig. 12 und 13 veranschaulichen die Thatsache, dass bei Ascaris suilla das Spermatozoon an sehr verschiedenen Stellen in das Ei eindringt.
- Fig. 14. Krankes resp. anormales Ei von A. megalocephala, in welches mehrere Spermatozoen eindringen.
- Fig. 15. Eigenthümliche (drüsige) Zellen aus dem Epithel des männlichen Sexualschlauches.
- Fig. 16. Eine grössere mehrkernige Zelle derselben Art mit längeren Ausläufern (f); st cilienartiger Strang.
- Fig. 17. Vas deferens und Hodenschlauch eines Ascaris-Männchens in doppelter natürlicher Grösse. Die schraffirte Stelle bezeichnet die Hauptfundstätte der in Fig. 15 und 16 dargestellten Zellen.

Tafel IX.

- Fig. 1-4. Bildung des ersten Richtungskörpers im Ei von Ascaris megalocephala.
- Fig. 5. Ausstossung des ersten Richtungskörpers.



Neue Untersuchungen über die Copulation der Geschlechtsprodukte etc. 181

- Fig. 6--9. Verschiedene Stadien, welche die Bildungsweise des zweiten Bichtungskörpers und seine achromatische Spindelfigur zur Anschauung bringen.
- Fig. 10, 11 und 12 zeigen den zweiten Richtungskörper unmittelbar vor seinem Austritt und markiren den Ortswechsel der mitoblastischen Elemente des Spermatozoons.
- Fig. 13. Die Chromatinportionen männlicher und weiblicher Provenienz (mm und wm) stehen sich nach Ausstossung des zweiten Richtungskörpers gegenüber, und werden alsbald (1/2 mm mit 1/3 wm) in eine gemeinsame Kernhöhle eingeschlossen. Auf diese Weise entstehen zu gleicher Zeit zwei Furchungs-Halbkerne.
- Fig. 14 führt dieses Stadium vor.
- Fig. 15 zeigt die betreffeuden Halbkerne in ihrer vollständigen Ausbildung.
- Fig. 16. In dieser Figur ist die beginnende Pronucleusbildung veranschaulicht.
- Fig. 17. Die beiden Pronuclei haben sich noch vor ihrer definitiven Ausgestaltung conjugirt.
- Fig. 18. Die beiden Uteri eines mittelgrossen Weibchens von A. megalocephala. v Vagina.

Tafel X.

- Fig. 19. Anormale Bildung von 4 Vorkernen (2 männl. und 2 weibl.).
- Fig. 20. Die Pronuclei nach ihrer definitiven Ausbildung.
- Fig. 21. Dieselben zur Zeit der Conjugation.
- Fig. 22. Der chromatische Fadenknäuel im Innern der Höhlung des Furchungskernes.
- Fig. 23. Der einheitliche Chromatinfaden des Mutterknäuels.
- Fig. 24. Zerfall desselben in einzelne Fragmente.
- Fig. 25. Bildung der 4 chromatischen Schleifen.
- Fig. 26. Anordnung derselben um ein gemeinschaftliches Centrum (Mutterstern).
- Fig. 27, 28 und 29. Ausbildung des Fadenknäuels in den beiden Furchungs-Halbkernen.
- Fig. 30. Die Mitose der Dotterkugel im Anfangsstadium. pk Polarkörperchen.
- Fig 31. Dasselbe Stadium in mehr seitlicher (äquatorialer) Ansicht.
- Fig. 32. Spaltung der primären Fadenschleifen.
- Fig. 33. Fortschreitende Mitose (Korbfigur Flemming's).
- Fig. 34. Beginnende Theilung der Dotterkugel mit der Kronenfigur Flemming's.
- Fig. 35. Knäuelstadium der Tochterkerne (5. Phase des Flemming'schen Schemas).
- Fig. 36. Ruhende Tochterkerne.
- Fig. 37. Knäuelstadium der Tochterkerne.
- Fig. 38 und 39. Zwei aufeinanderfolgende Furchungsstadien, um die homologe Schleifenbildung in den Blastomeren zu zeigen.
- Fig. 40. Ruhestadium eines Tochterkernes mit rautenförmiger Felderung.

Dr. Otto Zacharias: Neue Untersuchungen etc.

- Fig. 41. Tochterkern mit einem Chromatinfaden ausserhalb der Kernmembran.
- Fig. 42. Die einzelnen Abbildungen (a, b und c) veranschaulichen die Wirkungen einer ungeeigneten Präparation der Eier.
- Fig. 43. Furchungshalbkern von der Polseite (pf) her gesehen.
- Fig. 44. Tochterkern mit äquatorialem Chromatinfaden und den 2 Polfeldern pf1 und pf2.

(Aus dem anatomischen Institut in Kiel.)

Untersuchungen über die Horngebilde der Säugethierhaut.

Von

Friedrich Reinke, Assistent am anatomischen Institut in Kiel.

I.

Ueber den Haarwechsel und die Unna'sche Lehre vom "Beethaar".

Hierzu Tafel XI.

Seitdem Henle¹) in einfacher Weise den Unterschied zwischen Haarknopf und Haarkolben dahin präcisirte, dass jener die Wurzel des gewaltsam von seiner Papille entfernten, dieser dagegen das Ende der auf natürlichem Wege zum Balge hinausgestossenen sei, sind mehrfach Versuche gemacht worden, das Kolbenhaar oder, wie man wohl besser sagt, die "Vollwurzel" nicht als einfach abgestorbenes Gebilde zu bezeichnen, sondern derselben ein eignes Wachsthum zu vindiciren. Götte²) war es, der diesem Gedanken zuerst Ausdruck verlieh, indem er zwei verschiedene Sorten Haare aufstellte, deren Entwickelung zwei ganz verschiedene Ausgangspunkte haben sollte. Das eine Haar, "Papillenhaar", wüchse von der im Grunde des Haarbalges stehenden Papille empor, das andre, dem er den Namen "Schalthaar" giebt, entstände weiter oben aus der äussern Wurzelscheide. Spätere Untersuchungen zeigten jedoch die Unhaltbarkeit dieser Lehre. Durch Reste der innern Wurzelscheide, sowie durch das höher hinauf im Schaft vorhandene Mark stellte sich das "Schalthaar" als ein von der Papille gelöstes Pa-

¹⁾ Allgemeine Anatomie, p. 303 und Handbuch der Eingeweidelehre des Menschen, p. 23.

²⁾ Archiv für mikroskopische Anatomie IV, p. 273, 1868. Archiv £ mikrosk Anatomie. Bd. 20. 13

pillenhaar heraus. Ueberraschender Weise nahm aber Unna¹) diese überwundene Idee in geschickt modificirter Weise wieder auf, indem er nachzuweisen suchte, dass das Papillenhaar, nach Abstossung von der Papille, im Haarbalg emporsteige, sich dann aber mit seinem besenartig aufgefiederten Ende an einer ganz bestimmten "präformirten" Stelle der äussern Wurzelscheide, unterhalb der Einmündung der Talgdrüsen, festsetze und von hier aus, durch Zuschuss der äusseren Wurzelscheide, als homogener Schaft, ohne Mark, ohne Cuticula fortwachse. Die präformirte Stelle unterhalb der Talgdrüsen nennt er "Haarbeet", das von hier aus wachsende Haar "Beethaar". Diese Transplantationstheorie fand eine getheilte Aufnahme. Während Schulin²) mehr oder minder mit Unna übereinstimmte, bezeichnete von Ebner⁸) das Beethaar" als eine "unglückliche Erfindung", doch liessen sich keine schlagende Gründe gegen dasselbe vorbringen. Waldeyer⁴) hält "vor der Hand die Stimmung der meisten Anatomen der Unna'schen Lehre für nicht günstig", will aber sein Urtheil vor weiteren Prüfungen nicht abgeben. Unna vertheidigte in einer zweiten Schrift⁵) seine Ansicht mit bestechender Gewandtheit und weiss sie hauptsächlich durch folgende Gründe zu stützen, die ich mir wörtlich anzuführen erlaube:

"Erstens ist der direkte allmähliche Uebergang der Stachelzellen in den Beethaarschaft an feinen Schnitten ebenso genau zu verfolgen, wie an der Nagelmatrix der Uebergang von Stachel- in Nagelzellen. Ich nehme desshalb einen wirklichen Zuschuss zum Haare auch erst dort an, wo das letztere in die mittlere produktive Balgregion eintritt. Wo sich das aufsteigende Haar noch aufgehellten Stachelzellen gegenüber befindet, finde ich keinen direkten Uebergang, was sich besonders schön an den Vibrissen beobachten lässt. Ich kann also für den Menschen nicht das von Schulin hauptsächlich vom Ochsen demonstrirte, continuirliche Wandern der Einstrahlung in den Haarknopf von der Papille bis zum Haarbeet zugeben, sehe übrigens zwischen Schulin's Auffassung und der meinen keinen prinzipiellen Unterschied."

¹⁾ Archiv f. mikr. Anatomie XII.

²⁾ Zeitschrift für Anatomie und Entwickelungsgeschichte Bd. II.

³⁾ Wiener akad. Sitzungsberichte mathem.-naturw. Klasse 1876.

⁴⁾ Atlas der menschlichen und thierischen Haare, p. 37.

⁵⁾ v. Ziemssen's Handbuch der speciellen Pathologie u. Therapie 1883.

Untersuchungen über die Horngebilde der Säugethierhaut. 185

"Zweitens wandert körniges Pigment ans den Gefässen des Bindegewebsstranges in den Epithelfortsatz und in das Haarbeet, soweit kann und muss dasselbe vom Lymphstrom verschleppt sein. Da dasselbe aber von hier aus auch hoch in das Beethaar gelangt, müssen beim Fortfall weiterer Lymphwege die Stachelzellen des Balges zu Haarzellen geworden sein."

"Viertens bildet eben das Haarbeet einen eigenen Haarschaft weit einfacherer Struktur, der sich auf das Schema des Papillenhaares in keiner Weise zurückführen lässt. Man hat sich freilich mit der Marklosigkeit dieser Haarschäfte immer einfach zu helfen gewusst, indem man annahm, die Papille bilde einmal Mark und bald darauf wieder keines, gleichsam ad libitum, doch muss ich solche Willkür durchaus ablehnen. Das Papillenhaar bildet immer Mark und die marklosen Haare sind keine Papillenhaare. Damit ist nicht ausgeschlossen, dass das Mark auch ganz umschriebenen Stellen im Papillenhaare fehlen kann, so an der Spitze und an den feinsten Lanugohärchen, an denen der Schaft noch nicht dick genug ist, um im Centrum überhaupt Mark zu bilden. Obige Aufstellung gilt jedoch für alle grösseren Körperhaare. Das Fehlen des Oberhäutchens am Beethaare konnte bisher deshalb übersehen werden, weil die Haarzellen selbst sich dachziegelförmig decken, tbrigens nicht anders wie am Papillenhaar auch."

"Fünftens ist die Zahl - worauf ich schon bei Aufstellung der Beethaare aufmerksam machte - an manchen Haarböden, besonders am Backenbart und Schnurrbart, bei üppigster Vegetation 30 gross, dass man sie unmöglich sämmtlich für Haare halten kann, die grade im Ausfallen begriffen sind, besonders da im Kopfhaar, wo der Haarausfall viel grösser ist, nicht entfernt soviel Beethaare vorkommen. Mähly, welcher den Wimperbestand geuner auf die Formen der Haarwurzel untersuchte, fand unter den 150 Cilien des obern Augenlides: 30 Papillenhaare, 15 Uebergangsformen und die enorme Anzahl von 105 Beethaaren, weshalb er das durchschnittliche Alter der Papillen zu 30, der Beethaare zu 105 Tagen berechnet, ein Resultat, welches mir sogar nicht allgemein gültig zu sein scheint. Ich fand an den Cilien junger Personen etwa nur den vierten bis fünften Theil aus Beethaaren bestehend, dagegen bei einer alten Person mehr als drei Viertel sämmtlicher Cilien. Hiernach möchte wohl Niemand die Bedeutung der Beethaare für unsern Haarbestand unterschätzen."

Man sieht, dass Un na seine Theorie durch mancherlei Gründe zu stützen weiss, ohne jedoch einen entscheidenden Beweis für die Richtigkeit derselben zu liefern.

Nach unsern jetzigen Kenntnissen ist das Wachsthum eines epithelialen Organs proportional der Zahl der Zelltheilungen, und ihr Vorhandensein oder Fehlen ist ein sicherer Beweis für Wachsen oder Nichtwachsen. Flemming¹) hatte schon mit seiner unten erwähnten Methode in der Keimschicht der Haut und den Matrizen des Haares massenhaft und, mehr vereinzelt, in der ganzen äussern Wurzelscheide in jeder Höhe des Haarbalgs, Mitosen nachweisen können.

Schon damals betonte er, dass es für die Unna'sche Lehre vom Beethaar von entscheidendem Interesse sein müsste, das Auftreten der Mitose im Haarbeet zu untersuchen, und Unna hat durch freundliche private Mittheilung anerkannt, dass eine Prüfung seiner Lehre auf diesem Wege wünschenswerth sei.

Auf diese Anregung unterzog ich mich der interessanten Aufgabe.

Hauptsächlich arbeitete ich mit der bekannten Flemmingschen Methode: Fixirung kleiner noch lebenswarmer Gewebestücke durch Chromosmiumessigsäure, Nachhärtung in Alkohol, Ueberfärbung der Schnitte mit Safranin oder Gentianaviolett, Entfärbung durch Alkohol der schwach mit Salzsäure angesäuert war und Montirung in Damarlack. Theilweise färbte ich auch mit der von Gran für Bacillenfärbung angegebenen Methode, wobei ich die Schnitte 12-24 Stunden in der Farblösung liegen liess, wobei die Resultate sicherer werden als bei der sonst üblichen kürzeren Zeit. Die Schnitte wurden einen Augenblick in Alkohol abgespült, 15 Minuten in eine ganz schwache Jodjodkaliumlösung gelegt, dann in absolutem Alkohol entfärbt. Doch wie mir scheinen will bietet diese Behandlung keine besonderen Vortheile. Sehr wichtig ist, dass die im Gemisch fixirten Gewebestücke sorgfältig ausgewaschen und nach der kurzen Nachhärtung in absolutem Alkohol schnell verbraucht werden. Zum bessern Eindringen des Gemisches bediente ich mich des von Flemming²) zu diesem Zweck construirten Schüttelapparates.

2) Archiv f. mikr. Anatomie 1887.

^{1) &}quot;Monatshefte für praktische Dermatologie" III. Bd., 1884, Nr. 5, p. 2.

Untersuchungen über die Horngebilde der Säugetbierhaut.

Als Objekt für meine Untersuchungen, die natürlich ein reiches Material erforderten, wählte ich Hautpartien verschiedener Thiere, in denen ich die in Frage kommenden Kolbenhaare besonders zahlreich zu finden hoffte. Zunächst wählte ich das Unnasche Objekt, die Cilien, und zwar vom Schwein, vom Rind und die einer Ziege, sodann die Schnauzhaare vom Meerschweinchen und Kaninchen und zwar sowohl von jungen wie von ausgewachsenen Thieren und zu verschiedenen Zeiten des Jahres¹).

Bei meinen Vorarbeiten hatte ich bemerkt, dass im Gegensatz zu den Spürhaaren der Katze und des Hundes, bei denen vom Meerschweinchen und Kaninchen sich häufig in der äussern Wurzelscheide Doppelhaare finden, gewöhnlich ein starkes und ein dünneres und kürzeres. Die genauere histologische Untersuchung zeigte, dass stets das feinere, kürzere ein junges Papillenhaar, das starke ein Haarkolben war, der mit seinem Kolben in einer Anschwellung der äussern Wurzelscheide sass. Also letzteres war ein "Beethaar". Gleich hier will ich bemerken, dass dies Kolbenhaar an Länge und Stärke öfters von dem Papillenhaar vollständig erreicht wurde, ein Beweis für das lange Verweilen derselben im Balg. Nachträglich sehe ich, dass schon Bonnet²) diese Thatsache kurz erwähnt hat.

Wegen der Grösse des Objekts hoffte ich hier auf besonders gute Resultate, und zog deshalb auch dieses in den Kreis meiner Untersuchung. Schliesslich benutzte ich die Schnauze eines Igels. Bei diesem Thier besteht die Eigenthümlichkeit, die Schöbl³) richtig gesehen aber falsch gedeutet hat, dass fast alle Haare der Schnauze die Beethaarform zeigen, und man ordentlich nach Papillenhaaren suchen muss, so dass ich gewöhnlich 3-6 Kolbenhaare mit schön ausgebildetem "Haarbeet" in jedem Schnitt fand.

Da die Mitosen schon bei 200 facher Vergrösserung bequem gefunden werden können, so benutzte ich nur in zweifelhaften Fällen homogene Immersion und stärkere Vergrösserungen. Als Kriterium für die richtige und gelungene Anwendung der Methode diente mir die Auffindung der Theilungen in den Haarmatrizen

- 2) Morpholog. Jahrbuch Bd. IV.
- 3) Archiv für mikroskop. Anatomie VII.

¹⁾ Einige der Präparate wurden von meinem Freunde, Herrn Dr. Bier bierselbet, angefertigt, der sie mir freundlichst zur Benutzung überliess.

und der gesammten äussern Wurzelscheide, oft auch in dem subcutan vordringenden neuern Epithelfortsatz.

Trotz sorgfältiger Durchsuchung meiner Präparate, fand ich übereinstimmend bei allen Thieren eine so geringe Anzahl Theilungen in der Anschwellung der äussern Wurzelscheide, die nach Unna die Matrix seines "Beethaars" bildet und die er als "Haarbeet" bezeichnet, dass ich das Resultat meiner Untersuchung leider als negativ bezeichnen muss. Denn selbst wenn man ein ausserordentlich langsames Wachsen des "Beethaars" annimmt, noch langsamer wie das des Nagels, so musste das Verhältniss zu den Kerntheilungen der sonstigen äussern Wurzelscheide doch so sein, dass im "Haarbeet" sich durchschnittlich mehr zeigten wie in andern Partien. Nun ist aber nach meinen Präparaten grade das Gegentheil der Fall. Bei etwa 60 Schnitten durch "Haarbeete" beim Kaninchen und Meerschweinchen fand ich auf etwa 100 Mitosen in der übrigen äussern Wurzelscheide 4 im Haarbeet. Bei Rind und Schwein ist das Verhältniss wie 20:1. Beim Igel noch bedeutend geringer.

Zum Vergleich erwähne ich, dass, wie auch Flemming¹) am Meerschweinchen constatirte, die Mitosen in den Matrizen des Papillenhaares so massenhaft auftreten, dass in etwa 100 Schnitten durch den Haarknopf sich 300-400 Theilungsfiguren finden. Sodann beim Igel, der nicht ganz so produktiv wie das Meerschweinchen zu sein scheint, kommen immerhin auf 50 Schnitte gegen 200 Mitosen.

Somit erscheint mir die Annahme als ob von dieser Stelle aus ein Zuschuss zum Kolbenhaar erfolge, mindestens sehr zweifelhaft zu sein.

Ich begnügte mich nun aber mit diesem Resultate noch nicht, sondern suchte der Wahrheit noch auf andern Wegen näher zu kommen.

Ranvier³) hatte die oben erwähnten Doppelhaare der Schnauze des Kaninchens rasirt, sowie die Haare an seinem eignen Handrücken abgeschnitten. Im ersten Falle bemerkte er, dass das eine Haar absolut stehen blieb, während das andere weiter wuchs. Im zweiten Fall blieben einige Haare ebenfalls stehen. Aus diesem

¹⁾ l. c.

²⁾ Trait. techn. d'Hist. p. 895.

Untersuchungen über die Horngebilde der Säugethierhaut.

Experiment zog Ranvier den Schluss, dass, da das nicht weiter wachsende Haar ein "Beethaar", diese Haarsorte nicht wüchse. Unna erklärt dies Experiment seinen Argumenten gegenüber für "bedeutungslos", besonders da im Einzelfall der Nachweis, dass das eine Haar wirklich ein "Beethaar" sei nicht erbracht wäre, auch ferner dasselbe schon gelockert hätte sein können. Zudem stellt er die Forderung, dass die Messungen längere Zeit hindurch fortgesetzt werden müssten, weil sein "Beethaar" offenbar sehr langsam wachse.

Ich habe nun durch zahlreiche Untersuchungen festgestellt, dass das eine der Doppelhaare in der Schnauze des Kaninchens stets ein Kolbenhaar ist, ferner habe ich mich überzeugt, dass das Kolbenhaar in den meisten Fällen durch •das durchbrechende Papillenhaar keineswegs gelockert wird, da eine ziemliche Kraft dazu gehört ersteres herauszureissen und dann demselben meistens ein Stück der äussern Scheide folgt. Da ferner das Kolbenhaar sehr lange Zeit hindurch neben dem Papillenhaar sitzen bleibt, oft so lange, bis dieses die gleiche Länge und Stärke erreicht hat, so scheint mir dieses Objekt ausgezeichnet zu sein, um daran beweiskräftige Messungen vorzunehmen.

Im Ganzen beobachtete 12 abgeschnittene Kolbenhaare, durch einen Zeitraum von 8-14 Tagen. Ich wählte dabei solche Exemplare, bei denen das Papillenhaar mit seiner Spitze eben erst zum Balge herausgekommen war. Während ich nun bei meinen Messungen, die von 3 zu 3 Tagen erfolgten, das Papillenhaar 3 mm bis 8 mm gewachsen fand, blieb das Kolbenhaar absolut stehen. Einige Mal glaubte ich schon ein Wachsen des Kolbenhaares constatiren zu können, allein es stellte sich dann jedesmal heraus, dass dasselbe gelockert, sich zum Herausfallen anschickte und der Schaft ein Endchen zum Balge herausgetreten war.

Freilich steht diese Methode der ersteren an Feinheit weit nach; aber wenn ich sie auch deshalb nur nebenbei benutzte, so ist das Experiment doch zu schlagend, um hier nicht Erwähnung zu finden.

Zu diesen beiden Resultaten, die mit der Lehre vom "Beethaar", d. h. dem Fortwachsen des Kolbenhaars im Widerspruch stehen, gesellt sich ein drittes, aber besonders wichtiges Argument, zu dessen näherer Erörterung ich auf die Begründung etwas genauer eingehen muss.

Zunächst eine kurze Bemerkung zu der Ansicht Unna's, dass der Pigmentgehalt des Kolbenhaares ein Beweis für sein Fortwachsen sei. Der Leser könnte vielleicht meinen, dass hier der Autor sich in einem Cirkel bewegt. Wenn das Wachsthum des Kolbenhaars sicher bewiesen wäre, so würde sein Raisonnement richtig sein, dann müssten freilich die Stachelzellen das Pigment zuerst enthalten und, bei ihrer Entwickelung zu Haarzellen, dieses mit in den Schaft des Haares geschleppt haben. Doch glaube ich nicht, dass es Unna so gemeint hat. Wie aus einer andern Stelle hervorgeht nimmt er nämlich an, dass das Pigment der Haarrinde des Papillenhaares nicht in den Zellen, sondern ausserhalb derselben existirt. Vielleicht will er hier sagen, dass es sich beim Kolbenhaar im Gegensatz zum Papillenhaar in den Zellen findet. Auf alle Fälle ist dies Argument wohl nicht stichhaltig, da Waldeyer¹) gezeigt hat, dass auch im untern Theil des Papillenhaars das Pigment in den Zellen selbst enthalten ist und erst durch die Metamorphose der Zellen zum Theil zwischen diese geräth.

Sodann sagt Unna, der Schaft des Kolbenhaares sei viel einfacher als der des Papillenhaares und lasse sich nicht auf das Schema des letzteren zurtickführen, es fehle ihm Mark und Cuticula. Nun kann man sich aber leicht überzeugen, wie auch Waldeyer l. c. hervorhebt, dass im Papillenhaar, im letzten Stadium seiner Existenz, das Mark sehr häufig eine kürzere oder längere Strecke nicht vorhanden ist.

Ferner fehlt dem "Beethaar" keineswegs die Cuticula, wie ich mich durch eingehende Untersuchung überzeugt habe. Schon v. Ebner²) war durch einfache Betrachtung des Haarkolbenschaftes zu der Ansicht gekommen, dass dieser grade so gut eine Cuticula habe, wie der Schaft des Papillenhaares; allein er versäumte den Nachweis, dass das Schuppenbild des Kolbenhaares eine wirkliche Cuticula sei. Ein taktischer Fehler, den Unna dadurch sich zu Nutze machte, dass er erklärte, das Bild der Cuticula würde durch die äusserste Lage der Rindenzellen, die sich ebenfalls dachziegelartig deckten, hervorgerufen und dadurch eine Cuticula vorgetäuscht.

Bei den Igelhaaren fiel es mir auf, dass das Profil und die

1) Atlas der menschlichen und thierischen Haare p. 19.

2) Sitzungsberichte der mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften LXXIV. Bd., III. Abth. 1876.

Untersuchungen über die Horngebilde der Säugethierhaut.

Oberfläche der Kolbenhaare genau ebenso mit regelmässigen Zacken und Schuppen sich repräsentirten, wie die hier oft mark- und pigmentlosen Papillenhaare. Einmal aufmerksam geworden, sah ich dann ganz wie von Ebner I. c. das beschreibt, an allen andern Kolbenhaaren, auch z. B. an menschlichen Kopf- und Barthaaren, sowie, allerdings nicht so leicht, an den Cilien das bekannte Bild der Cuticula.

Ich untersuchte diesen, für die behandelte Frage so einschneidenden Punkt genauer, indem ich ausgerissene Cilien und Barthaare, die sich unter'm Mikroskop durch das bekannte helle Wurzelende, ohne Mark, mit aufgefiederten Kolben und theilweise mit ausgerissenem "Haarbeet" als "Beethaare" erwiesen, mit concentrirter Schwefelsäure bei 30°-40° Erwärmung behandelte. Dann wurden sie in Wasser besehen. Selbst an den Stellen der Cilien. die vor dieser Behandlung nichts von Cuticula verriethen, sah man jetzt eine ganz ausserordentlich deutliche und regelmässige Schuppenzeichnung, nur das aller unterste Ende über dem Kolben, etwa wie von Ebner meint 1/2 mm lang, blieb meist ohne die charakteristische Zeichnung und waren hier nur einzelne oder wenn mehrere so doch unregelmässige Schüppchen zu sehen. Dies freie Ende, glaube ich, entspricht der Thatsache, dass die Cuticula eher von der Papille gelöst wird, wie die Rindensubstanz des Haares. Ferner zeigte sich, dass, während bei ganz oberflächlicher Einstellung die Cuticulazeichnung schön und deutlich zu sehen war, beim etwas tiefern Herabgehen mit der Schraube eine zweite Zeichnung darunter auftritt, die viel feiner und unregelmässiger wie die oberflächliche, auch ganz ungleichmässig über den Schaft verbreitet ist. Diese letztere halte ich bedingt durch einzelne vorspringende Zacken der ersten Rindenzellenschicht. Rollt man nun vorsichtig das Deckglas hin und her so gelingt es, wenn anders die Maceration den richtigen Grad erreicht hat, hie und da die Caticula ein ganzes Stück im Zusammenbang von der Haarrinde u lösen.

Dieser freigelegte Theil sieht dann im Ganzen, falls das Haar nicht zu stark macerirt war, so aus, wie die kurze, cuticulafreie Stelle am Kolben, also im Allgemeinen faserig, mitunter einige hervorspringende Schuppen erkennen lassend. Besonders deutlich werden aber diese Verhältnisse, wenn man die mit Schwefelsäure behandelten Haare noch mit einer sauren Lösung von Methylgrün

färbt. Dann zeigt sich der Fusstheil der Cuticulazellen nur schwach, der übrige Theil intensiv grün gefärbt, während die Rindenfaserzellen bedeutend matter erscheinen.

An allen von mir untersuchten "Beethaaren" konnte ich auf diese Weise eine wohl charakterisirte Cuticula nachweisen, die nicht mit der äussersten Zellenschicht der Haarrinde verwechselt werden kann. Ich bemerke noch, dass bei den Barthaaren die Cuticula sich vom "hellen Wurzelende" weit leichter zur Lösung bringen lässt, wie bei den Cilien, doch gelingt dies nach einigen Versuchen bei diesen auch.

Ich möchte nun nicht von vornherein leugnen, dass möglicher Weise hie und da alte Haare ohne Cuticula vorkommen, doch habe ich selbst eine derartige Beobachtung nicht gemacht. • An manchen Haaren, an denen ich ohne Weiteres keine Cuticula hatte entdecken können, zeigte sich diese sehr deutlich bei Behandlung mit Schwefelsäure und Färbung mit saurem Methylgrün.

Wenn nun aber die Kolbenhaare eine wohl ausgebildete Cuticula besitzen, diese aber bekanntlich von einer eignen Matrix aus wächst, so ist damit ein Fortwachsen des Kolbenhaares, nach Ablösung von der Papille, nicht vereinbar; man müsste dann mit Schöbl¹) auf den Einfall kommen, die Cuticula für eine unmittelbare Fortsetzung des Rete Malpighii zu halten.

Uebrigens ist es, wenn man nur Längsschnitte von menschlichen Kolbenhaaren vor Augen hat, leicht begreiflich, die Zacken der Cuticula für die einer äussersten Rindenschicht zu halten. Während nämlich beim Papillenhaar die pigmentlose Cuticula sich scharf von der dunkleren Rinde abhebt, geht beim hellen Ende des Kolbenhaars die Grenze so in einander über, dass man versucht sein könnte, die Zacken des Profils für eine äusserste Lage von Rindenzellen zu halten, was sie in der That nicht sind.

Die Lehre vom "Beethaar" in der Form wie Unna sie aufgestellt hat ist also nicht haltbar. Dies ergiebt sich aus dem Fehlen zahlreicher Mitosen im "Haarbeet", aus dem Nichtwachsen abgeschnittener Kolbenhaare und aus dem Nachweis der Cuticula am Schaft des Kolbenhaares.

Darum möchte ich aber doch nicht ganz auf den alten Standpunkt zurückkebren, von dem aus das Kolbenhaar einfach als ein

1) l. c.

Untersuchungen über die Horngebilde der Säugethierhaut.

ausfallendes, für den Organismus nutzloses Gebilde angesehen wurde. Unna's unzweifelhaftes Verdienst ist es, durch seine Untersuchungen die Wichtigkeit desselben nachgewiesen zu haben. Denn einmal ist es ganz sicher, dass das Kolbenhaar im innern Zusammenhang mit der äusseren Wurzelscheide steht, da beim Herausreissen desselben, insofern es nicht überhaupt gelockert war, fast immer ein gutes Stück der Scheide mit herausgerissen wird. Sodann ist die Zahl der Kolbenhaare in den von Unna erwähnten Hautbezirken so gross und ihre Fixirung an einer ganz bestimmten Stelle dauert so auffallend lange, dass es unnatürlich erscheint, es als einfach ausfallend zu bezeichnen.

Für den Organismus ist vielmehr der Nutzen des Kolbenhaars in vieler Hinsicht grade so gross, wie der des Papillenhaares. Es schützt, es wärmt, es schmückt in derselben Weise wie dieses. Ja ich habe mich an Präparaten mit vergoldeten Nervenendigungen überzeugt, dass der Nervenring grade oberhalb des aufgefiederten Kolbens sitzt, so dass auch der Schaft des Kolbenhaars als Angriffspunkt für die Tasteindrücke dienen kann.

Während der Periode des Haarwechsels, so lange als das neu entstehende Papillenhaar zu seinem Wachsthum braucht, um das alte Haar vollständig zu ersetzen, übernimmt dieses, in Gestalt des Kolbenhaars, die Funktionen des eigentlichen Haars, und diese Zeit kann z. B. bei den Cilien, besonders bei älteren Individuen, eine ausserordentlich lange sein. Es scheint mir daher die bisberige Darstellung der Lehrbücher, nur das Papillenhaar als Haarkatexochen zu beschreiben und das Kolbenhaar als Merkwürdigkeit nur so nebenbei abzubilden, den thatsächlichen Verhältnissen nicht völlig zu entsprechen. Ein ideales Bild des complicirten Organs würde ein solches sein, dass das Kolbenhaar in seiner spindelförmigen Anschwellung der äussern Wurzelscheide, in demselben Balg aber ein sich entwickelndes Papillenhaar zur Anschauung brächte.

Darf ich jetzt noch kurz auf das Verhältniss des Kolbenhaars zur änssern Wurzelscheide eingehen, so muss ich die Unna'sche Darstellung des "Haarbeets" insofern ganz richtig nennen, als das Kolbenhaar, nachdem es im Balg ein Ende weit, bis kurz unterhalb der Einmtindungsstelle der Talgdrüsen, emporgerückt ist, mit seinem aufgefiederten Ende fest in einer spindelförmigen Anschwellung der äussern Scheide sitzt, deren Zellen sich zwischen die

Friedrich Reinke:

auseinander gerückten Elemente des Kolbens schieben. v. Ebner¹) und Schulin¹) halten diese Anschwellung für eine Wirkung des arrector pili. Dem kann ich mich nicht unbedingt anschliessen. Freilich sieht man öfters eine mehr oder minder knopfförmige Ausbuchtung an der Insertionsstelle, die wohl durch die Wirkung des Muskels entstanden ist, und es kann, wenn grade das Papillenhaar das Kolbenhaar an die Seite der Scheide gedrängt hat, wo der Muskel inserirt, den Anschein gewinnen, als ob der Zug des Muskels besondern Einfluss hierauf ausgetibt hätte. Im Allgegemeinen ist aber die Anschwellung durchaus eine gleichförmige Spindel, wie das Unna bereits an den Vibrissen, die keinen Muskel haben, nachgewiesen hat. Dasselbe kann ich von den Schnauzhaaren des Igels anführen.

Auf der andern Seite muss ich aber die Präformation der Anschwellung in Abrede stellen. Die Bildung scheint mir von den mechanischen Verhältnissen der äussern Scheide abzuhängen. Unna beschreibt und bildet sein "Haarbeet" so ab, dass die Zellenrichtung eine zum Mittelpunkt der Spindel radiär gerichtete ist. Dies habe ich vielfach bestätigt gefunden, allein es scheint mir darin keinerlei Beweis für seine Ansicht zu liegen. Denn abgesehen davon, dass die Achsenrichtung der Zellen für die Wachsthumsrichtung in der Keimschicht gewöhnlich eine umgekehrte ist, müsste doch jeder nachgiebige Hohlcylinder, dessen Bildungselemente senkrecht zu seiner Oberfläche stehen, durch Eintreibung eines todten Körpers von der Form des Haarkolbens, so anschwellen, dass jene Elemente radiär zum Mittelpunkt des Kolbens sich stellten.

Allerdings scheinen mir die Verhältnisse beim Entstehen des "Haarbeets" etwas complicirter zu sein, wie dieses Schema vermuthen lassen könnte. Um ein volles Verständniss für die Bildung desselben zu gewinnen, muss man auf den Haarwechsel zurückgehen. Dieser Process leitet sich ein mit einer mehr oder minder hochgradigen Atrophie der Papille, die wie es scheint an der Spitze, dem Boden der Matrixzellen des Markes, zuerst ihren Anfang nimmt, wodurch die Bildung dieses Theiles zunächst sistirt wird. Sodann nimmt die Rindensubstanz eine mehr wie bisher hervortretende streifige Beschaffenheit an; der erste Anfang der

1) l. c.

Untersuchungen über die Horngebilde der Säugethierhaut.

Auffiederung. Beim Igel geht dies, während das Haar noch auf der Papille sitzt, soweit, dass die Rindenfasern etwas über der Papille eine bauchige Auftreibung bilden. Weiter unten komme ich noch einmal hierauf zurück. Sei es nun selbständig, sei es wie mir scheinen will, mit durch den Druck der auffasernden Rindenelemente veranlasst, reissen die beiden Schichten der innern Scheide, sowie die Cuticula sich nacheinander von der untersten Schicht ihrer Matrix los, deren Reste auf der Papille sitzen bleiben. Etwas später, nachdem die innere Scheide oft schon ein Stückchen in Balge emporgestiegen ist, löst sich auch die Rinde, die jetzt der sie bisher noch zusammenhaltenden Schichten ledig, spröde auffiedert, und beginnt langsam im Hohleylinder der äussern Wurzelscheide aufzusteigen. Das Wachsthum des Haars hört demnach auf mit dem Beginn der Atrophie der Papille sammt ihren ernährenden Blutgefässen, die Abstossung dagegen leitet sich dadurch ein, dass das Ende der Haarrinde sich bis auf eine Lage von Zellen in hornartige Fibrillen umwandelt, auf die ich im zweiten Abschnitt näher eingehe. Diese haben das Bestreben aufzufiedern und lösen dadurch die innere Scheide, sowie Cuticula und schliesslich sich selbst ab.

Man hat mehrfach über die treibenden Kräfte, die bei dem dann folgenden Emporsteigen des Haars wirksam sind, diskutirt. Während Stieda¹) meint, durch Kämmen, Bürsten und andere mechanische Zerrungen werde dieser Effekt hervorgebracht, eine Ansicht, die durch die von Unna beschriebenen Verhältnisse in Ovarialcysten und am Embryo nicht ganz bestätigt wird, nehmen Wertheim²) und Biesiadecki³) an, dass das Haar durch eine von unten nach oben fortschreitende Contraction des Haarbalges fortgeschoben würde. Neuerdings hat Stöhr⁴) die hie und da an menschlichen Haaren vorkommende Aufquellung der sogenannten homogenen Membran, die übrigens, wie Kölliker⁵), Haight⁶)

1) Reichert und Du Bois-Reymond's Archiv 1857, p. 526.

2) Sitzungsberichte der mathem.-naturw. Classe d. kais. Akad. d. Wissensch. Bd. L, Abth. I, Wien 1865.

3) Stricker's Handbuch.

4) Berichte der physikalisch-medicinischen Gesellschaft in Würzburg. Ed. XX, Nr. 1. Neue Folge.

5) Gewebelehre.

Ì

6) Wiener akad. Sitzungsberichte 1868.

und besonders Bonnet¹) gezeigt haben, diese Bezeichnung nicht verdient, für die Austreibung verantwortlich gemacht.

Nach meiner Meinung kommt Schulin l. c. dem Thatsäch-Freilich in etwas phantastischer Weise lichen am Nächsten. nimmt er an, dass "das Hear", ähnlich wie Unna es meint, "nach Ablösung von der Papille noch weiter wachse, und zwar durch Wucherung und Verhornung seitens einer bestimmten Strecke des Haarbalgs, welche wandert". Weiter fährt er dann fort: "Ein schiebendes Moment scheint mir hier, wie beim normalen Haarwachsthum nur in der Apposition des Keimlagers zu liegen, diese bewirkt ein absolutes in die Höherücken des Haares, wie es sonst auch geschieht, nur unterscheidet sich der hier apponirte Theil etwas von der gewöhnlichen Haarsubstanz: er entbehrt des Marks und gleicht mehr dem Gewebe des Nagels. Ganz verschieden davon ist aber das relative in die Höherticken des Haares, d. h. das seines untern Endes zur Hautoberfläche. Dieses geschieht durch das beschriebene Wandern der das Haarwachsthum besorgenden Strecke der äussern Wurzelscheide. Dieses Wandern, welches sich über die äussere Wurzelscheide, wie eine Welle über den Wasserspiegel, fortpflanzt, ist weder eine Folge nachweisbarer mechanischer Einflüsse, wie einer Contraction des Haarbalges, noch übt es einen Einfluss aus auf die Geschwindigkeit, mit der sich das Haar absolut in die Höhe bewegt, weil diese allein von der Wachsthumsintensität an dem Ort abhängt, wo sich das Keimlager befindet."

Aus meinen obigen Nachweisen geht hervor, dass an einem derartigen Wachsen des Kolbenhaars nicht festgehalten werden kann, und da durch die neuern Methoden gezeigt ist, dass in der ganzen äussern Wurzelscheide ein langsames aber durchaus gleichmässiges Wachsthum stattfindet, das nach der Mündung des Balges zu gerichtet ist, so ist jene "Welle" in's Reich der Phantasie zurückzuweisen. Nach meiner Meinung erklärt sich der Vorgang in besserer Weise folgendermaassen: Wie ja Flemming l. c. gezeigt hat, findet überall in der äussern Wurzelscheide eine gleichmässige aber nur langsame Zellvermehrung statt. Der Ueberschuss der Zellen rückt sehr allmählich von unten nach oben, um schliesslich im Haarbalgtrichter, wo bekanntlich eine beträchtliche Horn-

¹⁾ Morphol. Jahrbuch Bd. IV.

schicht sich findet, zu verhornen und abgestossen zu werden. Löst sich nun das Haar von der Papille, so wird es mit seinem aufgefiederten Ende von den Zellen der äussern Scheide eingekeilt und mit diesen durch die Riffelfortsätze auf's Engste verbunden. Mit den höher rückenden Zellen der Scheide wird auch das Haar emporgetragen, bis es an eine Stelle im Balg kommt, wo eine Stanung stattfindet. Diese Stelle liegt dicht unter der Einmündung der Talgdrüsen, wo sich constant eine Einschnürung der äussern Scheide findet, um welche der Nervenring verläuft¹).

Während der Schaft diesen Engpass ohne Weiteres passirt, ist für den aufgefiederten Kolben der Weg versperrt. Unterhalb dieser Stelle kommt es dann zu einer spindelförmigen Anschwellang, die genau dem Unna'schen "Haarbeet" entspricht. Der Druck, den in Folge der Stauung die Zellen aufeinander austiben, ist ihrer Produktivität nicht günstig, ja, wie ich beobachtet zu haben glaube, findet sogar zum Theil ein Absterben der Zellen in der nächsten Umgebung des Kolbens statt, während die prismatischen Randzellen vollkommen intakt bleiben und sogar ganz vereinzelte Theilungsfiguren zeigen.

Nach der auf diese Weise erfolgten Fixirung des Kolbenhaars tritt eine rückläufige Wachsthumsbewegung ein. Der Wurzelscheidencylinder ist hinter dem Kolbenhaar zusammengefallen und hat sich in einen soliden Epithelstrang umgewandelt. Doch blieb dieser stets im Zusammenhang mit dem Rest der Matrixzellen und der atrophischen Papille. Jetzt beginnt er gegen die Tiefe zu wuchern und treibt die sich wieder vergrössernde Papille vor sich her. Hier sicht man nun, wie auch Waldeyer²) hervorhebt, zahlreichere Mitosen, besonders in dem Epithel der Papille, indem die Neubildung des Haares sich einleitet.

Diese selbst ist eine der interessantesten Fragen des Haarwechsels. Mit unsern unzulänglichen Erkennungsmitteln lässt sich freilich eine Differenz dieser Epithelzellen, aus denen sich so verschiedenartige Theile, wie Mark, Rinde, Cuticula und innere Wurzelscheide entwickeln, nicht erkennen. Die Annahme aber, dass sie durchaus indifferent, d. h. für untereinander gleichartig seien, scheint mir nicht erwiesen zu sein. Es ist das grade so als

2) Atlas p. 38.

¹⁾ Bonnet, Morphol. Jahrb. p. 351 u. a. a. O.

ob man die Furchungszellen des Eies, aus denen mit so unwandelbarer Naturnothwendigkeit ganz heterogene Gewebe sich bilden, für vollkommen gleichartig halten wollte, weil man noch keine Differenzirung an ihnen erkennen kann. Man müsste sich denn über alle Erscheinungen der Vererbung einfach hinwegsetzen. Ich kann daher weder der Meinung Heitzmann's¹) beistimmen, der das neue Haar von den Residuen der innern Wurzelscheide entstehen lässt, noch vermag ich mich der Ansicht Unna's anzuschliessen, wonach der Rest der epithelialen Zellen jeden besondern Charakter verloren hätte, und die Entstehung des Ersatzhaares aus ganz indifferenten Zellen stattfände. Vielmehr glaube ich, dass Matrixzellen jeder Art, sowohl für das Mark, als für die Rinde, die Cuticula und die innere Wurzelscheide zurückbleiben und aus jeder besondern Art wieder das ihrem Charakter entsprechende Gebilde sich entwickelt.

Damit ist dann ja nicht ausgeschlossen, dass zugleich gewisse Druckverhältnisse die Zahl der Zellenlagen in den einzelnen Partien und ihre Formen beherrschen.

Nach vollständiger Entwickelung des neuen Haares treibt dies entweder das Kolbenhaar, nebst den eingekeilten, wohl meistens abgestorbenen Zellen der spindelförmigen Anschwellung zum Balge heraus, oder wo das nicht gelingt, bahnt es sich neben diesem einen Weg an die Oberfläche. Damit ist dann der Haarwechsel beendet.

II.

Ueber Differenzirungen verhornter Zellen. Vorstufen der Hornsubstanz.

Namentlich auf zwei verschiedenen Wegen ist es in neuerer Zeit gelungen zu zeigen, dass alle verhornte Zellen keineswegs in gleicher Weise gebaut und aus gleichartigem Material zusammengesetzt sind. Einmal ist es die Verdauungsmethode der wir diese Erkenntniss verdanken, sodann aber sind es gewisse Färbungen, die uns belehren, dass die Hornsubstanz allerlei interessante Modificationen eingehen kann.

Mit der zuerst genannten Methode arbeiteten besonders Waldeyer²) und Unna. Den schönen Untersuchungen des ersteren

¹⁾ Microscopical Morphology, New-York 1883, p. 571.

²⁾ Henle's Festgabe p. 149.

verdanken wir unsre Kenntniss des fibrillären Baues der Rindenzellen des Haares. Waldeyer wies nach, dass der Leib dieser Zellen sich in feinste Fibrillen differenzirt, die durch die Riffelfortsätze von Zelle zu Zelle zusammenhängen, während zwischen denselben eine interfibrilläre Kittsubstanz erhalten bleibt.

Auf der andern Seite gelang es Unna¹) bei "gentigend langer" Einwirkung des verdauenden Ferments auf die Zellen des stratum eorneum der Haut den ganzen Zellinhalt zu verdauen, sodass nur eine feine Hülse übrig blieb. Bei kürzerer Einwirkung zeigten sich in den angeschnittenen Hornzellen noch Reste des Zellleibes, "schleierartig zwischen der Hornmembran und dem Kernreste ausgespannt." Zu ähnlichen Resultaten kam auch Waldeyer I. c. bei der Untersuchung der Zellen der innern Wurzelscheide.

Während durch diese Untersuchungen Differenzirungen innerhalb der Zellen selbst nachgewiesen wurden, haben verschiedene Färbungsmethoden gezeigt, dass gewisse Schichten verhornter Zellen specifische Färbungsvermögen haben.

Besonders die verhornten Zellen der innern Wurzelscheide zeigen ganz charakteristische Reactionen. Unna²) gelang es mit Jodmethylanilin und Jodviolett die innere Wurzelscheide sowie seine "basale Hornschicht" der Oberhaut isolirt zu färben. In beiden Theilen "stossen die Zellen mit farblosen Rändern aneinander."

Drei andre Farbenreactionen verdanken wir Flemming. Mit seiner bekannten Methode⁸) zur Darstellung der Kerntheilungsfiguren erhielt er neben elastischen Fasern (bräunlichroth) die verhornte innere Wurzelscheide der Haare (lichtroth) gefärbt. Ferner fand er im Jodgrün⁴) ein vorzügliches Färbemittel für diese Hornzellen, und schliesslich gelang es ihm durch Doppelfärbung³) von Pikrokarmin und Hämatoxylin an Kalibichromikumpräparaten der innern Wurzelscheide eine brillant lichtblaue Färbung zu geben.

Von der Flemming'schen Methode ausgehend habe ich mit Safranin und Gentiana an den verschiedensten Horngeweben Färbungsversuche angestellt und bin zu dem Resultat gekommen, dass

Archiv f. mikrosk, Anatomie. Bd, 30,

i.

¹⁾ Ziemssen's Handbuch Bd. XIV, p. 32.

²⁾ Archiv für mikrosk. Anatomie Bd. XII, p. 72.

³⁾ Zeitschrift für mikr. Technik Bd. I, 1884, p. 349.

⁴⁾ Monatshefte f. pr. Dermatologie II. Bd., Nr. 6.

die verhornten Zellen im Grossen und Ganzen eine besondere Neigung haben sich mit Anilinfarbstoffen zu färben, ähnlich wie Holz und Kork der Pflanzen. Haarmark, Haarrinde, Cuticula, innere Wurzelscheide, stratum corneum der Haut, die verhornten Partien der Zunge, Nagel, Cornea, Federn und Hornschwamm (Euspongia), sie alle färben sich ganz oder theilweise prachtvoll intensiv mit Safranin und Gentiana. Alle diese Gewebe wurden in regressiver Weise gefärbt, und zwar so, dass sie mehrere Tage in concentrirter alkoholischer Lösung liegen blieben, dann ganz kurz in Alkohol, der nur schwach mit Salzsäure angesäuert war, entfärbt wurden. Die Färbung gelingt sowohl an Präparaten, die im Flemming'schen Gemisch, als auch an solchen, die in Kalibichromikum oder Alkohol gehärtet sind.

Ich vermag zwar nicht sicher zu entscheiden, ob dies merkwürdige Elektivvermögen der Hornsubstanzen für Anilinfarben in der morphologischen oder chemischen Beschaffenheit der verhornten Zellen begründet ist. Allein nach neuern Untersuchungen scheint mir das Letztere sehr wahrscheinlich zu sein (cf. Pfeffer über Anilinfarbenaufnahme, aus dem botanischen Institut in Tübingen). Von grösserm Interesse für die histologische Untersuchung scheint mir der Umstand zu sein, dass bei diesen Färbungen gewisse Differenzirungen auftreten, die bisher weniger berücksichtigt worden sind.

Um mit der Haarrinde zu beginnen, so fangen die Zellen derselben an, sich intensiv zu färben nachdem sie schon einige Zeit vollständige Spindelform angenommen haben, die eigentliche Matrix bleibt ganz farblos, abgesehen von den Kernen. Etwas über der Höhe der beginnenden Verhornung der Huxley'schen Schicht hört aber schon die Färbung wieder auf und zwar so, dass die dem Mark anliegenden Zellen noch etwas länger gefärbt bleiben wie die äusseren. Der eigentliche Haarschaft ist vollkommen farblos. An ganz dünnen Schnitten überzeugt man sich leicht bei starker Vergrösserung, dass sich nicht der ganze Zellenleib gefärbt hat, sondern nur die von Waldeyer auf andre Weise dargestellten Fibrillen, während die Zwischensubstanz weiss bleibt. Diese Färbung ist also sehr brauchbar zur Demonstration dieser Fibrillen. Eigenthümlich dabei ist, dass einzelne sehr lange Fibrillen, die 2. 3 und mehr Zellen durchlaufen, bis in die ungefärbte Matrix herunter gehen, wodurch es den Anschein gewinnt,

als ob die Haarrinde mit feinsten Fäserchen in ihrer Matrix wurzelte. Hier ist also die tingible Substanz offenbar ein Ueberzung des lebenden Zellleibes zur vollständig verhornten Zelle. Ganz ähnlich verhält sich die Cuticula des Haares und dokumentirt sich auch dadurch als zum Haar gehörig. Auch ihre Zellen färben sich constant in der bei der Haarrinde markirten Höhe, während sie später vollständig farblos bleiben. Anders verhält sich das Mark, das sich ja auch durch seinen Gehalt an Keratohyalin vor den beiden eben erwähnten Haarpartien auszeichnet. Hier beginnt die Färbung bald darauf nachdem das Keratohyalin verschwunden ist und bleibt durch das ganze Haar bestehen. Dort wo die Zellen anfangen einzutrocknen und die Luft eintritt, die ohne Weiteres schwer zu beseitigen ist, verdeckt diese die Färbung. Zufälliger Weise fand ich bei Gelegenheit anderer Arbeiten, dass bei Haaren, die in den Leib von Kaninchen und Meerschweinchen gebracht waren, die Luft vollständig resorbirt wurde. Dies gelingt bekanntlich auch durch Eindringen von Flüssigkeit, namentlich ätherischer Oele, doch nicht so gut. Hier sieht man dann sehr schön, dass die eingetrockneten Markzellen durch das ganze Haar hindurch färbbar bleiben.

Ist das Haar im Begriff sich abzulösen, so gestalten sich die Verhältnisse etwas anders. Dieser Vorgang wird bei Anwendung der hier besprochenen Tinktionen zuerst dadurch bemerkbar, dass sich ausser den der Papille ansitzenden runden Zellen, die auch später persistiren, alle spindelförmigen Zellen intensiv färben.

Wie schon im ersten Theil erwähnt scheint durch die Sprödigkeit der Zellen, die durch diese Verhornung bedingt wird, die Auffaserung und Ablösung des Haarschaftes sich einzuleiten. Dieser selbst färbt sich in diesem Stadium nicht mehr. Nach der Bildung des Haarkolbens bleibt dieser allein, sowohl während der Aufröckung im Balg, als auch später, wenn er in der Wurzelscheidenanschwellung fixirt ist, tingibel. Er bleibt also auf der Uebergangsstufe der Verhornung stehen, bis zu seinem schliesslichen Ausfall.

Die Zellen der innern Wurzelscheide, sowie die des stratum corneum haben einen vom Haar ganz verschiedenen Verhornungstypus. Un na zog aus seinen durch Verdauung erhaltenen Resultaten, an den Zellen der Hornschicht der Haut, den Schluss, dass nur eine feine Membran wirklich aus Hornsubstanz bestehe, während der eigentliche Zellleib nicht verhornt sei. Diese Membranen sollen ohne Kittsubstanz durch ganz verkürzte, verhornte Biffelfortsätze mit einander in Verbindung stehen. Schon früher waren Kölliker und andere, auf Grund des eigenthümlichen Verhaltens der Zellen starken Säuren und schwacher Kalilauge gegenüber, zu ähnlichen Resultaten gelangt.

Bei meiner Färbung zeigt sich das Innere der Zelle an ganz dünnen Schnitten intensiv tingibel, während die äussere Membran vollkommen farblos bleibt. Die Grenzen sind ausserordentlich seharf. Setzt man zu einem solchen Präparat schwache Natronlauge, so sieht man in demselben Moment, wo die Farbe zerstört wird, wie der gefärbte innere Theil aufquillt und die farblose Membran vor sich hertreibt. Darnach besteht der farblose Streifen zwischen je zwei gefärbten Partien aus den beiden Hornmembranen plus den stark verkürzten Riffelfortsätzen und den zwischen diesen befindlichen feinsten Lücken, stellt also den unverdaulichen Theil des stratum corneum dar. Diese Färbung geht ganz gleichmässig durch die ganze Hornschicht und nur bei energischerer Entfärbung wird die mittlere Schicht des stratums zuerst farblos.

Aehnlich verhalten sich die Zellen der innern Wurzelscheide, auch ihr Inneres färbt sich soweit die Schicht verhornt ist intensiv und lässt eine allerdings schmalere äussere Zone farbloser Substanz erkennen.

Fragt man sich nach der Ursache dieser Verschiedenheit der verhornten Zellen, so ist die Antwort nur nach Vermuthung zu geben. Stratum corneum, innere Wurzelscheide und Mark des Haars stimmen in den beiden Punkten überein, dass sie alle drei keratohyalinhaltige tiefe Zellen besitzen und sich selbst in ihren ältesten Schichten intensiv färben. Es liegt nahe anzunehmen, dass die Verbindung des Keratohyalins mit dem Plasma der Zelle eine Substanz hervorbringt, die nur schwach verhornt und tingibel ist. Damit stimmt die Thatsache, dass der äussere Rand der Zellen des stratum granulosum, der zur Hornmembran wird, niemals Keratohyalin enthält. Möglicherweise könnte aber auch im stratum corneum die Verhornung des Innern der Zelle deshalb unvollkommen bleiben, weil die Hornmembran diese wie eine Keratinkapsel einschliesst, die die zur weiteren Verhornung nöthigen Ernährungssäfte abschliesst. Sehr wahrscheinlich scheint es mir zu sein, dass auch im stratum corneum, der innern Wurzelscheide und

Untersuchungen über die Horngebilde der Säugethierhaut. 203

im Haarmark, wie es sicher in der Rindensubstanz und der Cuticula der Fall ist, die tingible Substanz des Zellleibes eine Vorstufe der eigentlichen Verhornung darstellt. Allein es erhält sich nur dort diese Uebergangsstufe, wo vorher eine Keratohyalinbildung stattgefunden hat. In diesem Sinne möchte ich diese tingible Hornsubstanz im Gegensatz zum reifen Keratin als "Prokeratin" bezeichnen, womit aber nicht gesagt sein soll, dass die Substanzen an den genannten Orten nicht noch untereinander verschieden sind, ebenso wie das Keratin ja ein Gemenge mehrerer Stoffe darstellt, cf. Hoppe-Seyler: Chemische Analyse p. 311.

Während demnach stratum corneum, innere Wurzelscheide und Haarmark eine Gruppe der Horngewebe bilden, sind auf der andern Seite Haarrinde und Cuticula als zusammengehörig anzuseben. Sie besitzen wie es scheint kein Keratohyalin, ihre Hornsubstanz geht bald vom tingibeln Prokeratin zum Keratin über und die Verhornung muss als vollständige angesehen werden.

Der Nagel endlich bildet für sich eine dritte Abtheilung. Während am reifen Nagel kein Keratohyalin zu erkennen ist, scheint sich nach neuern sehr interessanten Mittheilungen von Zander¹) die Waldeyer'sche Ansicht zu bestätigen, dass am embryonalen Nagel eine Körnchenbildung stattfindet, die vielleicht eine Modification des bis jetzt bekannten Keratohyalins bildet. Merkwürdig ist, dass der reife Nagel, der doch vollständig verhornt, soweit ich sehe ganz und gar tingibel ist, und sich auch dadurch von der Rindensubstanz des Haars wesentlich unterscheidet. Aus diesem Grunde lässt sich leider auch an diesem Gebilde durch die von mir angewandte Methode der Verhornungsprocess nicht weiter verfolgen.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XI.

Fig. 1. Uebersichtsbild des Haares. Grösseres Haar aus der Schnauze des Meerschweinchens. a Papillenhaar. b Kolbenhaar (Unna's "Beethaar"). Die untern Theile der Rindensubstanz, das verhornte Mark und die verhornte innere Wurzelscheide (Henle'sche und

¹⁾ Archiv für Anat. u. Physiol. 1886, Anat. Abthl.

204 Fr. Reinke: Untersuchungen über die Horngebilde der Säugethierhaut.

Huxley'sche Schicht), sowie der Kolben des Kolbenhaars und das stratum corneum haben sich mit Anilinfarben tingirt (Prokeratin). c Anschwellung der äussern Wurzelscheide (Unna's "Haarbeet") in der der Kolben sitzt. d Einschnürung der äussern Wurzelscheide um die der Nervenring verläuft. e Talgdrüsen.

- Fig. 2. Feiner Schnitt durch den Haarknopf, etwas schief. Die Markzellen nur theilweise getroffen. Man sieht wie die Bindensubstanzfibrillen in der Matrix wurzeln. Einzelne Kerntheilungen. Starke Vergrösserung.
- Fig. 3. Gefärbte Rindenfibrillen aus dem untern Theil des Haarschafts, die Form der Zellen gut erkennbar. Starke Vergrösserung.
- Fig. 4. Feines Kaninchenhaar, die Luft des Markes resorbirt, die eingetrockneten Markzellen intensiv gefärbt.
- Fig. 5. Kaninchenhaar im Querschnitt mit dreizeiligem Mark. Die drei Säulendurchschnitte des Marks sind intensiv gefärbt.
- Fig. 6. Stück aus dem stratum corneum der menschlichen Fingerbeere. Feiner Schnitt. Das Innere der Zellen ist intensiv gefärbt, die farblosen Membranen bilden ein bienenwabenartiges Horngerüst. Safraninfärbung.

Alle Präparate wurden gewonnen durch Behandlung des frischen Gewebes mit Chromosmiumessigsäure und Färbung mit Safranin oder Gentiana nach Flemming'scher Methode.



Dr. Julius Arnold: Ueber Theilungsvorgänge an den Wanderzellen etc. 205

Ueber Theilungsvorgänge an den Wanderzellen, ihre progressiven und regressiven Metamorphosen.

Von

Professor Dr. Julius Arnold in Heidelberg.

Hierzu Tafel XII-XVI.

Einleitung.

Ueber das Vorkommen von Theilungsvorgängen bei "beweglichen" und "sich bewegenden" Zellen, sowie über die Typen, nach welchen sie sich vollziehen, stehen uns nur vereinzelte Beobachtungen zu Gebote. Es gilt dies nicht nur bezüglich der Beobachtungen am "lebenden" und "überlebenden" Objecte, sondern auch betreffs derjenigen am conservirten Präparate.

An dem ersteren sind bei den jetzt üblichen Methoden sehr häufig die Kerne selbst, sowie ihre Structur nur unvollständig oder gar nicht wahrnehmbar, so dass der geringe Erfolg der auf Beantwortung dieser Fragen gerichteten Bestrebungen, so auffallend er auch auf den ersten Blick erscheinen mag, eine sehr einfache Erklärung findet. Auch die Dürftigkeit unserer Kenntnisse über die Theilung des Zellleibes wird verständlich, wenn man berticksichtigt, dass derartige Untersuchungen fast ausnahmslos an den farblosen Elementen des Blutes und der Lymphe angestellt wurden, während wir doch über das Vorkommen in Theilung begriffener weisser Blutzellen und Lymphkörper innerhalb und ausserhalb der Blutbahn unter normalen und pathologischen Bedingungen sehr mangelbaft unterrichtet sind. Dass man nur bei der Beobachtung einer grösseren Zahl solcher Zellen den Befund von Theilungen erwarten durfte, darüber hat man sich vielleicht nicht immer die erforderliche Rechenschaft abgelegt.

Unter dem Eindruck solcher Erwägungen stehend war ich zunächst bestrebt, eine an Zellen sehr reiche Lymphe auf das Vorkommen von Theilungen zu untersuchen. Man gewinnt eine solche sehr leicht, wenn am Oberschenkel eines Frosches durch eine elastische Ligatur der Abfluss der Lymphe beschränkt, die Circulation des Blutes aber nicht wesentlich behindert wird. Nach jeder Abzapfung wird die Lymphe zellreicher und dementsprechend getrübt. Auch im Humor aqueus wird nach jeder Punction der Gehalt an Zellen gesteigert.

An solchen Objecten habe ich wiederholt Theilungen wahrgenommen; aus später zu erörternden Gründen schienen mir aber derartige Beobachtungen nicht einwurfsfrei; überdies ist man auch bei ihnen bezüglich der Häufigkeit ihres Vorkommens noch zu sehr vom Zufall abhängig; als zum Studium von Theilungsvorgängen sehr geeignet hat sich eine solche an Zellen reiche Lymphe nicht bewährt.

Ueber Theilungsvorgänge an mobilen in das Gewebe ausgewanderten Zellen liegen meines Wissens nur vereinzelte Beobachtungen vor, während man voraussetzen sollte, dass das Mesenterium und die Froschzunge, welche einer mehrtägigen Beobachtung unter Anwendung der stärksten Vergrösserung zugängig sind, ein für solche Forschungen brauchbares Arbeitsfeld abgeben müssten. — Wenn auch ein Theil der Zellen nach der Oberfläche, ein anderer nach den Lymphgefässen abgeführt wird, eine beträchtliche Zahl von Zellen bleibt im Gewebe zurtick, von welchen allerdings nicht wenige zerfallen, während man von anderen eine fortschreitende Umwandlung erwarten könnte.

Wie mich eingehende und zu verschiedenen Zeiten angestellte Untersuchungen belehrten, ergaben sich am Mesenterium und der Froschzunge andere, wie es schien, untiberwindliche Schwierig-Wanderzellen, welche man stundenlang auf ihren Bahnen keiten. verfolgt hat, werden durch die an ihnen sich abspielenden Contractionsvorgänge oder ihre Lagerung im Gewebe undeutlich und entziehen sich einer weiteren oder wenigstens einer ununterbrochenen Beobachtung. Sehr häufig wird ihre gegenseitige Abgrenzung unklar, weil sie sich der Art aneinanderlegen, dass sie zu einem Gebilde zu verschmelzen scheinen, um früher oder später sich wieder zu trennen. An Zellen, welche über-, unter- und nebeneinander wegwandern und dabei bald an dieser, bald an jener Stelle längeren Halt machen, ist eine sichere Orientirung über Theilungsvorgänge nicht möglich. Man trifft im Gewebe nicht selten Zellen, welche durch zuweilen sehr lange und dünne Fäden

usammenhängen. Ueber ihre Entstehung, sowie ihr weiteres Verbalten ist es sehr schwer sich Gewissheit zu verschaffen, weil die Füden so fein werden können, dass sie nicht mehr wahrzunehmen sind. Diese Formen alle als in Theilung begriffene Zellen aufzufassen ist nicht zulässig; manchmal nähern sie und vereinigen sich wieder und stellen mehrkernige Gebilde dar, über deren weiteres Geschick in jedem einzelnen Fall Aufschluss zu erhalten aussichtslos ist.

Andererseits will ich nicht unterlassen hervorzuheben, dass ich wiederholt eine Zerreissung solcher Fäden und schliesslich eine definitive Trennung solcher Zellen nachweisen konnte. Die Zahl der Beobachtungen ist aber im Verhältniss zu derjenigen der Versuche keine so grosse, dass ich mich für berechtigt hielt auf eine gesetzmässige Erscheinung zu schliessen.

Die Wahrnehmung der Theilungsvorgänge an den in den Gewebsspalten entbaltenen Wanderzellen wird ferner durch die an der Oberfläche der betreffenden Organe mit der Zeit in grosser Menge sich sammelnden Zellen erschwert. Diese selbst sind aber - das Vorkommen von Theilungen an ihnen vorausgesetzt -wegen ihrer dichten Lagerung und lebhaften Ortsveränderung nicht zu solchen Untersuchungen geeignet; überdies machen sich an ihnen bald Erscheinungen bemerkbar, welche auf einen beginnenden Zerfall schliessen lassen.

Um die nach der Oberfläche ausgewanderten Zellen mehr vereinzelt zur Beobachtung zu bekommen, ihnen gleichzeitig ausgiebige Stützpunkte zum Haften und Gelegenheit zur Ansiedelung, kurz in dieser Hinsicht ähnliche Verhältnisse wie im Gewebe zu schaffen, legte ich auf das Mesenterium kleine und feine Schnittchen von Hollundermark, aus welchen durch Humor aqueus oder physiologische Kochsalzlösung die Luft zuvor verdrängt worden war. Wie später ausführlicher beschrieben werden soll, wandern die Zellen schon nach wenigen Stunden in die Maschen ein und lassen sich auf den Septen sowie auf den Wänden nieder. Diese Versuchsanordnung und die bei derselben gewonnenen Resultate haben sich für das Studium der Einwanderung der Zellen und die Beurtheilung der weiteren, fort- und rückschreitenden Metamorphosen derselben in der That als sehr werthvoll ergeben; auch das Vorkommen von Theilungsvorgängen liess sich an den in die Maschen eingewanderten Zellen feststellen. Allein abgesehen davon, dass

die Versuchsanordnung eine etwas complicirte ist und eine gewisse Erfahrung in der Herstellung derartiger Objecte voraussetzt, ergaben sich andere nicht zu beseitigende Schwierigkeiten. Die Zahl der Zellen, welche sich auf den Septen und Wänden der Plättchen ansiedeln, wird bald eine so grosse, dass ihre gegenseitige Abgrenzung undeutlich wird; bei denjenigen Zellen aber, welche mobil sind, erschweren die ausgiebigen und zu den verschiedensten Zeiten sich vollziehenden Ortsveränderungen das Studium der Theilungsvorgänge. Dazu kommt, dass nach drei bis vier Tagen Kreislaufsstörungen und Zerfallserscheinungen an den Zellen auftreten, somit eine über längere Zeit fortgesetzte Beobachtung der allenfalls sich einstellenden fortschreitenden Umwandlungen gleichfalls nicht zu erwarten war. Um zu diesen Zielen zu gelangen, sah ich mich also genöthigt, eine weitere Versuchsreihe zu unternehmen.

Die bei den eben geschilderten Versuchen über Einwanderung und Ansiedelung der Zellen in den Maschenräumen des Hollundermarkes gewonnenen Erfahrungen wiesen auf eine Aenderung der Versuchsanordnung in der Richtung hin, dass namentlich für die weitere Umwandlung der Zellen günstige Bedingungen geschaffen und damit über längere Fristen sich erstreckende Beobachtungen ermöglicht würden. Zu diesem Behufe legte ich 0,05-0,25 mm dicke Hollunderplättchen in die Rücken-Lymphsäcke von Fröschen ein. Verfährt man bei dieser Operation nach den Grundsätzen der antiseptischen Methode, so kann man die Plättchen nach beliebigen Fristen - Tagen, Wochen und Monaten - herausnehmen, sowie ihre vollständige Einheilung abwarten. Unterlässt man diese Vorsicht, so kommt es schon nach kurzer Zeit zur Bacterienentwicklung; die Zellen zerfallen und es werden die Plättchen in Form von kleineren und grösseren Partikelchen unter Absonderung einer eiterähnlichen Flüssigkeit abgestossen. Die Hollunderplättchen dürfen auch nicht zu dick sein, weil die Haut über ihnen sonst leicht necrotisch wird.

Diese Methode bietet die Möglichkeit, die in den Maschen des Hollunders enthaltenen Zellen in den verschiedensten Phasen der Einwanderung und der weiteren Umwandlung und zwar, wenn man die Plättchen in eine Glaskammer bringt, in überlebendem Zustande vier bis fünf Tage lang unmittelbar unter dem Mikroskope zu beobachten. Selbstverständlich muss man auch bei dem Ein-

schluss der Plättchen in die Kammer mit der grössten Vorsicht verfahren. Alle Instrumente und Apparate sind zuvor hohen Temperaturen auszusetzen; es treten sonst schon nach 12--24 Stunden erst spärliche, dann zahlreiche Bacterien auf. Als Zusatzfüssigkeit bewährte sich am meisten frisch abgelassener Humor aqueus. - Für das Studium der verschiedenen Zellformen und deren fortund rückschreitenden Umwandlungen erwies sich diese Versuchsanordnung als sehr brauchbar, weniger aber für dasjenige der Theilungsvorgänge, namentlich wegen zu dichter Anfüllung der Maschenräume des Hollunders mit Zellen. Allerdings wandert ein grosser Theil der Zellen unter solchen Verhältnissen wieder aus den Alveolen aus und zwar nicht nur die kleineren, sondern auch die grösseren Formen und man hat dann an diesen, sowie an denjenigen, welche in den Maschen zurückbleiben, in Folge ihrer mehr isolirten Anordnung Gelegenheit Theilungsvorgänge wahrzunehmen.

Als ein zu diesem Zweck noch geeigneteres Object haben sich die durchscheinenden Häutchen ergeben, welche schon nach 24 Stunden die Hollunderplättchen einhällen und von diesen nach zwei Tagen als zusammenhängende Membranen sich ablösen lassen. Man hängt dieselben an dem Deckgläschen einer Glaskammer, welche durch Vaselin verschlossen wird, so auf, dass diejenige Fläche, welche dem Hollunderplättchen auflag, dem Beobachter zugewendet ist. Ein Zusatz von Flüssigkeit ist gewöhnlich nicht erforderlich, weil die Membranen genügend Feuchtigkeit enthalten. Diese Häutchen führen in rundlichen, länglichen und verzweigten Räumen zahlreiche Zellen von der verschiedensten Form und Grösse, deren Gestaltsveränderungen und Bewegungen sich ganz gut verfolgen lassen. Besonders günstig für die Beobachtung der Einzelheiten sind diejenigen Zellen, welche aus den Membranen in die umgebende Flüssigkeitsschichte kriechen.

Beztiglich des Werthes und der Vorztige der geschilderten Methoden will ich an dieser Stelle nur betonen, dass man an Objecten, welche nach diesen hergestellt sind, Gelegenheit hat, eine grosse Zahl von lebenden und überlebenden Zellen unter den denkbar günstigsten Verhältnissen zu beobachten; insbesondere gilt dies für die in den Häutchen eingeschlossenen Zellen. Dadurch, dass man einerseits die Plättchen beliebig lange, beziehungsweise bis zu ihrer vollständigen Einheilung in dem Lymphsack belassen, andererseits jeder Zeit den Versuch unterbrechen und die in dem

Plättchen, sowie die in ihrer häutigen Umhüllung eingeschlossenen Zellen der Beobachtung im tiberlebenden Zustande unterwerfen kann, ist die Möglichkeit geboten, nicht nur die im Gefolge der vor- und rückschreitenden Metamorphose zu Stande kommenden Formen zu untersuchen, sondern auch die Zellen in der Periode der grössten Wachsthumsenergie und der voraussichtlich am häufigsten sich vollziehenden Theilung unmittelbar unter dem Mikroskope zu beobachten.

Ein weiterer Vorzug der Methode ist aber der, dass man die dem Mesenterium oder dem Lymphsack entnommenen Plättchen jeder Zeit nach vorausgegangener Beobachtung im überlebenden Zustande oder ohne eine solche mit beliebigen Conservirungsund Fixirungsfittssigkeiten behandeln kann. Wenn es auf eine rasche Fixirung der Bilder ankommt, muss selbstverständlich auf eine Beobachtung am überlebenden Object verzichtet werden, vielmehr sind die Plättchen möglichst rasch in die Fixirungsflüssigkeit einzulegen. Um Beimengung von Blut zu vermeiden ist es erforderlich, beim Einlegen der Plättchen eine Verletzung der durch den Lymphsack ziehenden Gefässe zu vermeiden und vor der Herausnahme die Herzspitze abzuschneiden. Die mit Fixirungsflüssigkeiten behandelten Plättchen legt man später in Alkohol, dessen Concentration von 25-100% innerhalb 2×24 Stunden gesteigert wird, dann durchtränkt man dieselben nach vorausgegangener kurzer Aetherbehandlung mit Celloidin und fertigt von ihnen, nachdem sie in Alkohol die erforderliche Consistenz angenommen haben, beliebig feine Schnitte in den erforderlichen Richtungen. - Durch die Anwendung der geschilderten Methoden ist die Möglichkeit geboten, die verschiedenen progressiven und regressiven Umwandlungen der Wanderzellen und die bei diesen sich vollziehenden Aenderungen der Form und Structur unter Anwendung der jetzt bei derartigen Untersuchungen gebräuchlichen Conservirungs- und Fixirungs-, sowie Färbungsmittel einem gründlichen Studium zu unterziehen und damit eine empfindliche Lücke in unseren biologischen Kenntnissen auszufüllen, auf welche oben bereits hingewiesen wurde. Erwähnen will ich noch, dass diese Plättchenmethode auch bei Blutuntersuchungen vorzügliche Dienste leistet.

Achnliche Versuche sind schon öfters angestellt worden. Mehrere Autoren haben poröse Körper — Stücke von Kork (Rind-

fleisch)¹), Hollundermark (Heidenhain²), Ranvier)⁸), Schwämme (Hamilton⁴), Marchand)⁵), und getrocknete Lungen (Zielonko⁶), Senftleben)⁷) ---, Andere haben Leberstücke (Tillmanns)⁸), Fäden und Haare (Weiss)⁹), Glasplättchen (Rusticky)¹⁰) und Glaskammern (Ziegler)¹¹)¹²) verwendet, um die Metamorphosen der Wanderzellen zu studiren. Von den genannten Autoren sind, soviel mir bekannt, nur von Ranvier systematisch dnrchgeführte Beobachtungen am lebenden Object angestellt worden. - Derselbe verfuhr dabei in der Weise, dass er grössere Hollundermarkstücke für 24 Stunden in den Lymphsack einlegte, von diesen feine Schnitte anfertigte und an solchen das Verhalten der Wanderzellen, namentlich ihre amöboiden Bewegungen verfolgte. Diesem Zweck entspricht die von Ranvier eingehaltene Methode vollständig; dagegen ist eine über mehrere Tage, Wochen und Monate sich erstreckende Beobachtungsreihe nicht ausführbar, weil grössere Hollundermarkstücke sehr bald abgestossen werden und überdies

1) Rindfleisch, vgl. Ziegler: experimentelle Untersuchungen über die Herkunft der Tuberkelelemente. Würzburg 1875.

2) Heidenhain, Ueber die Verfettung fremder Körper in der Bauchhöhle. Breslau. Diss. 1872.

3) Ranvier, traité technique d'histologie. Paris 1877.

4) Hamilton, On sponge-grafting; Edinburgh Medical Journal, 1881.

5) Marchand, Emil, Ueber die Bildungsweise der Riesenzellen um Fremdkörper und den Einfluss des Jodoforms hierauf. Virchow's Archiv Bd. 93. 1883.

6) Zielonko, Ueber die Entstehung und Proliferation von Endothelien und Epithelien. Centralblatt für die medicinischen Wissenschaften 1873. Nr. 56.

7) Senftleben, Ueber den Verschluss der Blutgefässe nach der Unterbindung. Virchow's Archiv Bd 77. 1879.

8) Tillmanns, Experimentelle und anatomische Untersuchungen über Wunden der Leber und Nieren. Virchow's Archiv Bd. 78. 1879.

9) Weiss, Ueber die Bildung und Bedeutung der Riesenzellen und über epithelähnliche Zellen, welche um Fremdkörper im Organismus sich bilden. Virchow's Archiv Bd. 68, 1876.

10) Rusticky, Untersuchungen über Knochenresorption und Riesenzellen. Virchow's Archiv Bd. 59. 1874.

11) Ziegler, Experimentelle Untersuchungen über die Herkunft der Tuberkelelemente etc. Würzburg 1875.

12) Ziegler, Untersuchungen über pathologische Bindegewebs- und Gefässneubildungen. Würzburg 1876.

die Zellen, wie Ranvier ganz richtig angibt, in den von der Oberfläche entfernteren Maschenreihen rasch absterben. Eine unmittelbare Wahrnehmung der Vorgänge der Einwanderung, wie sie bei den Mesenterialversuchen ausgeführt werden kann, ist gleichfalls nicht möglich.

Die Anwendung von Hollundermarkstückchen verdient bei solchen Versuchen nach meinen Erfahrungen den Vorzug, weil von Hollundermark dünnere und doch fester zusammenhängende Plättchen sich anfertigen lassen als von Schwämmen und Lungenstückchen. Die Ziegler'schen Glaskammern erwiesen sich als nicht anwendbar; wenigstens ist es mir nicht gelungen, sie auf das Mesenterium aufzulegen, ohne dass sofort Störungen des Kreislaufes sich einstellten; ferner ist es sehr schwierig sie in feuchten Kammern unterzubringen und einer Untersuchung mit Immersionssystemen zu unterziehen. Dazu kommt, dass die in ihnen befindlichen Zellen in den Lymphsäcken der Frösche bald absterben; die Ernährungsbedingungen sind offenbar zu ungünstige. Endlich ist auch die Anwendung von Conservirungsflüssigkeiten auf die in den Glaskammern eingeschlossenen Gebilde sehr schwierig, weil diese nur sehr allmählich vom Rand her einwirken. Die Vorzüge der von Ziegler getroffenen Versuchsanordnung - der Abschluss nach den Flächen hin - sind bei der Wahl von Hollunderplättchen gleichfalls erreichbar, wenn man deren mehrere aufeinander schichtet und den Satz in den Lymphsack einbringt. Verfährt man bei dieser Procedur einigermassen vorsichtig, so verschieben sich die Plättchen nicht, die Zwischenräume füllen sich mit Lymphe, welche gerinnt und so eine innige Verbindung der Plättchen bewerkstelligt. Aber auch an den einfachen Plättchen wird bei der Mehrzahl der Versuche durch die Bildung eines dieselben nach allen Richtungen umhüllenden häutchenartigen Gerinnsels eine Grenzschichte von oft beträchtlicher Dicke geschaffen, durch welche hindurch, wie später noch zu erörtern sein wird, eine Einwanderung von Zellen stattfindet, während eine continuirliche Gewebsentwicklung für sehr lange Zeit von den Plättchen durch sie ferngehalten wird. Für die Ansiedelung der Wanderzellen, deren Ernährung und weitere Entwicklung sind die Verhältnisse in den Maschen des Hollundermarkes günstiger als in den Ziegler'schen Glaskammern; die bei zahlreichen Versuchen in den Lymphsäcken

erfolgte definitive Einheilung der Plättchen darf in diesem Sinne als beweisend angeführt werden.

Bei den meisten der früher citirten Arbeiten handelte es sich ausschliesslich oder vorwiegend darum festzustellen, ob und in wie weit die Wanderzellen an der Bildung von Riesenzellen und Bindegewebe betheiligt seien; das Studium der Kerntheilungsvorgänge war Nebensache. So erklärt es sich, dass die Mehrzahl der genannten Autoren keine Veranlassung fanden, die bei solchen Beobachtungen üblichen Fixirungs- und Conservirungsflüssigkeiten in Anwendung zu bringen. Dass damit ein Vorwurf nicht ausgesprochen werden soll, ist selbstverständlich. Dagegen sind neuerdings Wanderzellen bei Gelegenheit der Untersuchung anderer nach diesen Methoden behandelter Gewebe mehrfach auf ihre Kernstructur und weiteren Umwandlungen geprüft worden, aber unter Verhältnissen, unter welchen eine fortschreitende Entwicklung nicht zu erwarten war und überhaupt die Bedingungen zu derartigen Studien als die denkbar ungünstigsten bezeichnet werden müssen, weil die Wanderzellen in andere Gewebe infiltrirt und mit anderen Zellarten in bunter Reihe durchmengt als ein brauchbares Object nicht angesehen werden dürfen.

Von Conservirungs- und Fixirungsfüssigkeiten kamen in erster Reihe die von Flemming¹) angegebenen schwachen und starken Gemische von Chrom-, Osmium- und Essigsäure, ferner Chromameisensäure nach der Angabe von Rabl²) und reine Chromsäurelösungen (und zwar $0,1^{0}/_{0}$ für 6 Stunden, $0,25^{0}/_{0}$ für 18 Stunden), in Anwendung. Die so behandelten Präparate wurden kurz in Wasser abgespült, dann in eine Mischung von Alkohol und Wasser (1:3) eingelegt; je nach Ablauf von seehs Stunden wechselte ich die Flüssigkeit, unter gleichzeitiger Erhöhung des Alkoholgehaltes (p. aeq. und 3:1); schliesslich kamen die Plättehen in absoluten Alkohol, Aether und Celloidin zu liegen, wie oben bereits erwähnt wurde. — An allen Objecten, welche der Einwirkung von Chromsäure oder der oben genannten Chromgemenge und zwar genau nach der Vorschrift der genannten Autoren ausgesetzt worden waren, sind die Kerne, insbesondere ihre fadigen Structuren sehr deutlich. Auf der anderen

¹⁾ Flemming, Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung 1882 und Zeitschrift für wissenschaftliche Mikroskopie Bd. I. 1884.

²⁾ R a b l, Ueber Zelltheilung. Morphologische Jahrbücher Bd. X.

Seite haben sie den Nachtheil, dass sie den Leib der Zelle mangelhaft conserviren. Die peripheren Protoplasmaschichten sind in Form einer Membran abgehoben, in fadenförmige Ausläufer ausgezogen oder aber zerfallen, so dass der Contour der Zellen wie angenagt erscheint; am besten ist der Zellleib noch bei den schwachen Flemm in g'schen Gemischen erhalten; dagegen ist das starke Chromosmiumessigsäuregemenge, so gute Dienste es bei der Auffindung der Mitosen leistet, in allen Fällen zu vermeiden, in denen es auf den Nachweis der Structur der Kerne sei es in ruhendem Zustand, sei es in dem der mitotischen oder amitotischen Theilung ankommt. Aus Befunden an solchen Präparaten auf das Vorkommen oder das Nichtvorkommen amitotischer Kerntheilungsvorgänge z. B. in den Lymphdrüsen zu schliessen, ist nicht zulässig. -- Sehr brauchbar ist gleichfalls die Brass'sche Flüssigkeit; doch giebt sie in Bezug auf die Erhaltung des Zellleibes auch keine besseren Besultate als das schwache Flemming'sche Gemisch; noch weniger hat sich die Pikrinsäure (Loewit)¹) bewährt. – Daes mir gerade bei den Wanderzellen sehr wichtig schien, das Verhalten des Zellleibes an Präparaten, an welchen dieser gut erhalten ist, zu prüfen, so machte ich zunächst noch mit Sublimatlösungen und zwar der Hayem'schen Flüssigkeit Versuche. Die Erhaltung des Zellleibes ist an solchen Objecten eine ganz vorzügliche, wie schon daraus hervorgeht, dass die Zellen entsprechend den verschiedenen Phasen der amöboiden Bewegungen, in welchen sie abgetödtet wurden. die mannichfaltigste Gestalt darboten; der beste Beweis für die günstige Wirkung dieses Reagens auf die Conserviung des Zellprotoplasmas. Die Kerne sind etwas kleiner wie bei den Chromgemengen, ihre Structur lässt sich aber nichtsdestoweniger deutlich erkennen, insbesondere auch die Fäden derselben. Ganz ähnliche Resultate ergaben sich bei der Anwendung des Alkohols in concentrirter Form. Die Kerne sind meistens etwas geschrumpft, die Fäden in ihm schwerer aber deutlich zu erkennen. Etwas bessere Resultate erhielt ich in dieser Hinsicht, wenn ich den Alkohol in steigender Concentration in der oben angegebenen Weise einwirken liess, die Kerne sind dann grösser und ihre Structur ist leichter wahrnehmbar. Der grosse Werth der Alkoholmethoden ist in der trefflichen Conservirung des Zellleibes



¹⁾ Loewit, Ueber Neubildung und Zerfall weisser Blutkörper, Sitzungsberichte d. Akademie d. Wissenschaften in Wien Bd. 92. Abth. III. 1885.

zu suchen. Natürlich war ich darauf bedacht eine Methode zu finden, welche die Vorzüge der Chromgemenge und Alkoholgemische in sich vereinigt. Leider bin ich nicht im Stande über einen positiven Erfolg zu berichten. Man darf sich desshalb bei solchen Untersuchungen nicht mit der ausschliesslichen Anwendung einer der genannten Methoden begntigen, wie das jetzt vielfach gebräuchlich ist; insbesondere sollte man aber der schon von Flemming betonten Thatsache mehr eingedenk sein, dass die verschiedenen Gewebe auch der Einwirkung der Reagentien gegenüber nicht gleich sich verhalten. Die Wanderzellen, weissen Blutkörper und Lymphkörper, die lymphatischen Gewebe und das Granulationsgewebe sind in dieser Hinsicht die besten Beispiele. So unentbehrlich zum Studium derselben die Cbromgemenge sind, so wenig darf man sich mit der ausschliesslichen Anwendung derselben begnügen. Wenn in so vielen neueren Arbeiten ausdrücklich in der Einleitung bemerkt wird, dass nur das Flemming'sche Gemisch zur Conservirung der Objecte verwendet wurde, so schliesst das nicht wie beabsichtigt eine Empfehlung ein, sondern zeigt von vornherein auf Lücken in der Beobachtung und nicht genügende Erfahrung in diesen Fragen.

Als Tinctionsmittel haben sich Safranin einerseits und Hämatoxylin sehr bewährt; dem letzteren Eosin zuzusetzen ist dann sehr zweckmässig, wenn es auf ein Studium des Zellleibes ankommt. Bei einem Zusatz von Säure zu dem Alkohohl, in welchen die Safraninpräparate sofort, die Hämatoxylinpräparate nach Auswaschen in Wasser gebracht werden, erhält man eine sehr distincte Färbung der Fäden und Körnchen im Kern. Diese Methode ausschliesslich anzuwenden ist aber desshalb nicht zulässig, weil eine wie ich glaube sehr bemerkenswerthe Erscheinung - eine mehr oder weniger diffuse Färbung der Kerne - wie sie insbesondere an Hämatoxylinpräparaten auch nach sehr langem Auswaschen in Wasser kenntlich ist, weniger deutlich wird. Man wird eben auch in dieser Beziehung nicht mit der Anwendung einer Methode sich begnügen dürfen. Sehr brauchbar ist die Gramm'sche Methode und die Bizozzero'sche Modification dieser, wenn es sich um das Aufsuchen von Mitosen handelt; sie leistet in dieser Hinsicht nach meinen Erfahrungen mehr wie das starke Flemming'sche Gemisch; dagegen kann ich sie für das Studium der Structur der ruhenden und amitotisch sich theilenden Kerne nicht empfehlen. Wenn es darauf ankommt, z. B. in Lymphdrüsen nachzuweisen,

Archiv f. mikrosk, Austomic. Bd. 30.

ob neben mitotischen (indirecten) amitotische (directe) Kerntheilungsvorgänge sich abspielen, müssen die ersterwähnten Tinctionsmethoden noch zu Rathe gezogen werden.

Beschreibung der Versuche und Darstellung der Versuchsresultate.

Geschicke der Wanderzellen in den auf dem Mesenterium liegenden Plättchen.

Beobachtungen am lebenden Objecte.

Bei dieser Versuchsreihe habe ich mich der von Thoma¹) beschriebenen, mit Irrigationsvorrichtung versehenen Objectträger bedient. Die Technik der Vorlagerung des Mesenteriums ist ja allgemein bekannt; es sei deshalb nur bemerkt, dass bei derartigen Versuchen, wenn ihre Dauer über mehrere Tage sich erstrecken soll, auch der geringste Blutverlust vermieden werden muss, weil sonst früher oder später den Erfolg gefährdende Störungen des Kreislaufes eintreten. Hat man den Darm durch feine Nadeln fixirt, so bläst man Luft zwischen Mesenterium und Objectträger ein. Dasselbe erhebt sich dann in Form einer Blase, auf welche feine Hollunderplättchen so aufgelegt werden, dass sie mit dem einen Rand den Darm berühren, mit dem anderen bis zur Mitte des Mesenteriums reichen. Es ist zweckmässig, nicht die ganze Fläche mit dem Plättchen zu decken, damit von dem gegen die Mesenterialwurzel gerichteten Rande her eine Einwanderung zwischen der oberen Fläche des Hollunderplättchens und dem aufgelegten Deckglas sich vollziehen kann. Ein in dieser Weise hergerichtetes Präparat ist der Untersuchung mit den stärksten Vergrösserungen zugängig.

Schon nach wenigen Stunden pflegen vom Rande her, sowie durch die Poren und Lücken des Plättchens Zellen in die an der oberen und unteren Fläche desselben gelegenen Maschenräume einzuwandern, über die Scheidewände wegzukriechen und in den Alveolarräumen in die Höhe zu steigen, beziehungsweise sich in die Tiefe zu begeben. Ob eine Einwanderung durch die Scheidewände



¹⁾ Thoma, Beitrag zur mikroskopischen Technik. Virchow's Archiv Bd. 65. 1875.

an Stellen, an denen keine präformirten oder arteficiellen Communicationen bestehen, stattfindet, ist mir zweifelhaft; wenigstens war ich nicht im Stande einen solchen Vorgang nachzuweisen. Diese Locomotionen werden unter den lebhaftesten Gestaltsveränderungen vollzogen und es kommen dementsprechend die verschiedensten Formen vor, welche aber als allgemein bekannt einer Beschreibung nicht bedürfen. Die Grösse der einwandernden Zellen ist wechselnd. Im Allgemeinen überwiegen die kleineren, dazwischen kommen aber häufig grössere vor. Gerade an diesen nimmt man zuweilen eigenthumliche Gestaltsveränderungen der Art wahr, dass dieselben, nachdem sie sich mit dem einen Ende an einem Septum festgelegt haben, das andere weit in den Maschenraum vorschieben und sich in lange und schmale Bänder umwandeln, welche vereinzelt oder in grösserer Zahl den Alveolarraum überspannen, manchmal sich aber wieder ablösen und weiter wandern; auch verästigte Formen sicht man entstehen und wieder vergehen. An anderen gleichfalls länglichen Zellen trifft man in ziemlich gleichen Abständen Einschnürungen, als ob sie aus kugligen Abschnitten sich zusammensetzten.

An den grösseren, namentlich den in die Länge gezogenen Zellen habe ich wiederholt Theilungen beobachtet, indem sie sich an einer, zwei oder mehreren Stellen unter Ausführung lebhafter Bewegungen abschnürten, nachdem die Theilungsglieder zuvor die verschiedenartigsten winkligen Stellungen zu einander angenommen batten. Ich will nicht unterlassen, auf einige Täuschungen hinzuweisen. Die Zellen, namentlich die länglichen reihen sich manchmal, indem sie seitlich vorbeiwandern, der Länge nach aneinander und täuschen auf diese Weise eine lange Zelle und bei der Trennung die Theilung einer solchen vor. Auch die kleineren Zellen legen sich vorübergehend aneinander an, um sich dann wieder zu Eine dauernde Verschmelzung zweier oder mehrerer trennen. Zellen habe ich am lebenden Object, so sehr meine Aufmerksamkeit auf diesen Gegenstand gerichtet war, niemals nachweisen können. Ein wichtiges Kriterium, ob eine grössere runde oder längliche oder irgendwie geformte Zelle als ein einheitliches Gebilde aufzufassen ist, ergibt sich in dem Vollzug der amöboiden Bewegungen. Es mögen zwei bei einander liegende Zellen noch so innig mit einander verbunden erscheinen, sobald sie amöboide Bewegungen ansführen. documentirt sich ihre Selbständigkeit auch

dann, wenn sie durch Fäden zusammenzuhängen scheinen. Niemals wird zwischen solchen Zellen ein durch Protoplasmaströme vermittelter Austausch und eine dadurch bedingte Zusammengehörigkeit und Abhängigkeit der Formveränderungen zu Tage treten. Die Theilungen, welche ich in den ersten 24 Stunden wahrgenommen habe, waren nicht sehr zahlreich. Dieses Verhältniss, die lebhaften Ortsveränderungen, sowie die vorhin angeführten Täuschungen lassen dieses Object innerhalb der ersten 24 Stunden nicht als ein geeignetes erscheinen. Ueberdies sind die Kerne an solchen Zellen sehr schwierig zu beobachten; bald sind sie sichtbar, bald entziehen sie sich der Beobachtung und zwar nicht nur an verschiedenen Zellen, sondern auch an derselben Zelle.

Schon nach Ablauf von 24 Stunden sind die Septensysteme mit rundlichen, gegenseitig sich abplattenden oder mehr länglichen Zellen in ein- oder mehrfacher Reihe besetzt. Bei ununterbrochener Beobachtung kann man nachweisen, in welcher Weise dieser Zellenbelag zu Stande kommt. Die Zellen siedeln sich auf den Septen an und gehen zunächst in den ruhenden Zustand tiber; allerdings werden sie zuweilen früher oder später wieder mobil und wandern nach einer andern Stelle.

Nach 12 Stunden hat sich bereits auf vielen Scheidewänden eine einfache Reihe kugliger glänzender Zellen gebildet. Zwischen diesen Zellen wandern neue, die ersteren verdrängend, ein, bis eine Reihe dicht gelagerter, sich gegenseitig abplattender Zellen entstanden ist; darauf folgt in derselben Weise die Bildung einer zweiten oder selbst dritten Reihe. Sehr bald erfahren die Zellen eine Aenderung in der Lichtbrechung und Form; sie werden vieleckig, platt, cylindrisch oder keulenförmig, verlieren ihren Glanz und werden matt; die Kerne sind gewöhlich nicht nachweisbar. Gleichzeitig verwischen sich die gegenseitigen Begrenzungen, so dass die Septen auf den ersten Blick mit einer mehr einheitlichen Protoplasmamasse belegt erscheinen.

In ganz ähnlicher Weise vollzicht sich die Ansiedelung der Zellen auf den Wänden der Maschenräume; zunächst lassen sich auch hier nur einzelne, dann mehrere Zellen nieder; zwischen diese schieben sich immer wieder neue ein und endlich hat sich ein vollständiger Belag gegenseitig sich abplattender Zellen gebildet, an welchen dieselben Umwandlungen in Bezug auf Form und Lichtbrechung sich einstellen. Bemerken will ich noch, dass solche Belage von Zellen nicht nur an der dem Mesenterium, sondem auch an der dem Deckglas zugewendeten Fläche der Hollunderplättchen sich bilden; auch hier kommt es nicht selten vor, dass einzelne Zellen wieder auswandern, andere wieder zuwandern.

Die wandständigen Zellen sind manchmal durch bald schmälere, bald dickere Protoplasmabrücken verbunden, an welchen ich öfters Durchschnürungen beobachtet habe. Ob dieser Vorgang im Sinne einer Zelltheilung zu deuten sei, mag fraglich erscheinen; denn man kann sich auch vorstellen, dass solche Stränge durch Verschmelzung der Protoplasmafortsätze zweier Zellen entstehen; allerdings habe ich derartige Vorgänge am lebenden Object niemals wahrgenommen.

Am zweiten Tag nimmt die Zahl der grösseren Zellen zu, diejenige der kleineren ab und zwar, wie die directe Beobachtung lehrt, nicht nur wegen der vermehrten Ansiedelung der ersteren, sondern auch wegen der Umwandlung der kleineren Zellen in grössere. — Auch in dieser Periode ist das Object für das Studium der Theilungsvorgänge nicht besonders geeignet; die Zellen liegen zu dicht, die Abgrenzung ist an den ruhenden und wandernden Zellen zu unbestimmt.

Am dritten Tage wird die Zahl der grossen Zellen eine noch beträchtlichere. Da und dort trifft man auf den Scheidewänden Protoplasmaklumpen, welche andere Zellen um das Mehrfache an Grösse übertreffen und gleichfalls contractil sind. Ob sie einheitliehe Gebilde oder zusammenlagernde Zellen sind, lässt sich am lebenden Präparate nicht immer entscheiden; bei manchem derselben muss aus dem Verhalten der amöboiden Bewegungen auf ihren einheitlichen Charakter geschlossen werden. Von den Protoplasmamassen der letzteren Art habe ich einige Mal Zellen sich ablösen sehen, welche weiter wanderten. Auch die anderen grösseren Zellformen werden, nachdem sie viele Stunden an einer Stelle festgelegen hatten, zuweilen wieder mobil.

Länger wie über drei bis vier Tage die Dauer dieser Versuche auszudehnen ist mir nicht gelungen. Es treten nach dieser Zeit Stockungen des Kreislaufes, welche von Blutungen gefolgt werden, auf oder aber es häufen sich zwischen Deckglas und Hollunderplättchen solche Mengen von Zellen an, dass eine weitere Beobachtung unmöglich ist. Ausserdem machen sich Zerfallserscheinungen an den ausgewanderten Zellen bemerkbar. An den wandernden Zellen bilden sich kuglige Erhebungen, sie nehmen eine mehr rundliche Form an, das Protoplasma wird eigenthümlich körnig und erscheint weniger dicht gefügt. Nicht selten lösen sich grössere und kleinere Stückchen ab, welche bald noch weiter zerfallen. Bei anderen Zellen kommt es unter Vacuolenbildung zur Auflösung des Zellleibes. Die Kerne werden zuerst deutlicher: später treten eigenthümlich glänzende Körner in ihnen auf; oder aber der ganze Kern wird zunächst glänzend, dann zieht sich die glänzende Substanz nach drei oder vier oft symmetrischen Stellen der Kernmembran zurück, noch verbunden durch nach der Peripherie des Kernes sich verbreiternde Stränge. Schliesslich erscheinen sie als kuglige, dreieckige oder sichelförmige Verdickungen der Kernmembran, die endlich mit dieser verschwinden. Der ganze Vorgang hat mich sehr an die Zerfallserscheinungen der rothen Blutkörper des Frosches erinnert, wie sie schon vor allerdings sehr langer Zeit von Lange¹) und mir²) nach Beobachtungen am lebenden Object beschrieben worden sind.

Befunde an den conservirten Plättchen.

Die bei der eben beschriebenen Versuchsanordnung am lebenden Object sich ergebenden Befunde lassen sicht leicht controliren, wenn man die Plättchen nach 12, 24, 36, 48, 60 und 72 Stunden in Chromosmiumessigsäure oder Chromameisensäure einlegt und nach den oben mitgetheilten Vorschriften behandelt. Waren die Plättchen sehr dünn, so ist es nicht nöthig Schnitte von ihnen anzufertigen; man erhält dann an solchen Objecten ein naturgetreues Bild über die Lagerung der Zellen zu den Septen und den Wandungen der Maschen an der oberen wie unteren Fläche der Plättchen und zwar in ihrer ganzen Ausdehnung. Ja man kann dieselben Stellen, welche man während des Lebens beobachtet hat, am conservirten Präparate sehr leicht wieder finden, wenn sie in irgend einer Weise gezeichnet wurden. Für manche Zwecke ist es ferner sehr zu empfehlen, das Plättchen in seiner Lagerung auf



¹⁾ Lange, Ueber die Entstehung der blutkörperchenhaltigen Zellen und die Metamorphosen des Blutes im Lymphsack des Frosches. Virchow's Archiv Bd. 65. 1875.

²⁾ J. Arnold, Ueber Diapedesis; eine experimentelle Studie. II. Abtheilung. Virchow's Archiv Bd. 58. 1873.

dem Darm zu belassen, die ganze Darmschlinge möglichst vorsichtig abzuschneiden und in die Conservirungsflüssigkeit zu übertragen; später entfernt man das Darmstückchen und erhält auf diese Weise ein aus dem Hollunderplättchen und Mesenterium bestehendes Object, welches einer Untersuchung mit stärkeren Vergrösserungen noch zugängig ist und die Möglichkeit bietet, das Verhalten des Mesenteriums am Rand des Plättchens und an dessen unterer Fläche zu prüfen.

Die Plättchen, welche 12-24 Stunden auf dem Mesenterium gelegen waren, enthalten im Inneren der Maschenräume zahlreiche rundliche und vielgestaltige Zellen von etwas wechselnder Grösse. Dieselben schliessen vielfach gewundene, knäuelförmig aufgerollte, gelappte, sowie mehrere durch Fäden zusammenhängende oder vollständig getrennte Kerne ein. Die meisten Kerne erscheinen dunkel gefärbt, doch wechselt die Intensität der Färbung; ja zuweilen ist die Tinction der Kernsubstanz nur eine schwache, so dass die in dieser eingebetteten dunklen Körnchen und Fädchen deutlich hervortreten; bei intensiver Durchleuchtung lassen sich auch in den dunkleren Kernen solche Fäden nachweisen. Der Gehalt der Kerne an Körnchen und Fäden, sowie die Anordnung dieser ist, wie später ausgeführt werden soll, eine sehr verschiedene. An den Septen und auf den Wänden der Maschen trifft man rundliche oder längliche Zellen von derselben Beschaffenheit, zwischen ihnen vereinzelte grössere Zellen mit helleren aber immerhin sehr chromatinreichen Kernen. Degenerationserscheinungen an den Zellen fehlen oder sind nur vereinzelt nachweisbar.

Sind die Plättchen zweimal 24 Stunden auf dem Mesenterium belassen worden, so zeigen sich die Septen und Alveolenwände mit mehrfachen Reihen von Zellen dicht besetzt, deren Kerne grösser, etwas heller gefärbt und weniger reich an Körnchen und Fädchen sind; dazwischen liegen aber immer bald mehr, bald weniger Zellen, welche kleiner erscheinen und dunkle vielgestaltige Kerne enthalten. Ausserdem trifft man da und dort in die Länge gezogene und verzweigte Zellen mit einem oder mehreren Kernen, sowie vereinzelte vielkernige Zellen, welche runde, längliche, verzweigte und vielfach verschlungene dunkle Kerne enthalten, sowie Haufen von zusammengesinterten Zellen. Es werden diese verschiedenen Zellformen später ausführlicher beschrieben werden müssen; hier ist es nur meine Aufgabe, auf deren Vorkommen in den Plättchen in so früher Zeit und die Uebereinstimmung des Befundes am lebenden und conservirten Objecte hinzuweisen. — Auch für die Degenerationserscheinungen, welche an Zellen und Kernen getroffen werden, gilt dies. Es finden sich auffallend dunkle Körnchen in den Kernen, eigenthümliche intensiv sich färbende, durch Stränge verbundene Verdickungen der Kernmembran, wie sie oben beschrieben wurden. Andere Kerne werden lichter und färben sich nicht, ihre Contouren werden unscharf und siud mehrfach unterbrochen, bis sie endlich der Wahrnchmung sich entziehen. Desgleichen sind die Zerfallserscheinungen am Zellleib als solche nicht zu verkennen.

Es erübrigen noch einige Bemerkungen bezüglich des Verhaltens des Endothels, welches bald an dem Mesenterium, bald an der unteren Fläche der Plättchen haften bleibt. An vielen Endothelzellen nimmt man Degenerationserscheinungen wahr. Andere stellen sich als grosse vielstrahlige Körper dar, deren Ausläufer unter einander anastomosiren; an einzelnen derselben haben sich Kerntheilungsvorgänge nach dem Typus der Fragmentirung vollzogen; Mitosen konnte ich nicht sicher nachweisen, zweifle aber nicht an dem Vorkommen derselben, namentlich unter anderen Verhältnissen. (Herr Dr. Schottländer wird nächstens über den Befund einfacher und mehrfacher Mitosen an dem Endothel der hinteren Hornhautfläche ausführlichen Bericht erstatten.) Ein continuirliches Hereinwachsen der Endothelzellen vom Rande her in die an der oberen Fläche der Plättchen gelegenen Alveolarräume oder Gefässentwicklung habe ich auch an den conservirten Präparaten nicht wahrnehmen können, sowie ja auch die Beobachtung am lebenden Object ergab, dass die Zellen an diese Stellen nur mittelst Wanderung gelangen. Ob diese Wanderzellen ausschliesslich als ausgewanderte weisse Blutkörper und Lymphkörper oder auch als Abkömmlinge der Endothelien zu betrachten sind, soll weiter unten erörtert werden. Was die Abkunft der Zellen anbelangt, welche in den an der unteren Fläche der Plättchen befindlichen Räumen sich abgelagert haben, so lehrt die directe Beobachtung, dass auch die Mehrzahl dieser eingewandert ist; doch kann ein directes Hereinwachsen der Endothelzellen oder fixen Bindegewebskörper für die untere Fläche der Plättchen nicht mit derselben Sicherheit ausgeschlossen werden, wie für die obere.

Verhalten der Wanderzellen an den in die Lymphsäcke eingeführten Plättchen.

Beobachtungen am überlebenden Object.

Wie zu erwarten sind die Befunde an-Plättchen, welche nach 1, 2 und 3 Tagen den Lymphsäcken entnommen wurden, im Wesentlichen dieselben, wie bei den Plättchen, welche entsprechend lang auf dem Mesenterium gelagert hatten; nur schienen mir an den ersteren die progressiven Umwandlungen raschere Fortschritte gemacht zu haben, als an den letzteren.

An dem ersten Tage trifft man auf den Sopten und Alveolarwänden, sowie in den Räumen der letzteren contractile Zellen mit vielgestaltigen Kernen. Schon mit dem Beginn des zweiten Tages sind die Wände mit grösseren Zellen besetzt, deren Kerne theils polymorph, theils mehr bläschenförmig und rund oder länglich sind. Diese auf den Septen lagernden grösseren Zellen werden zuweilen wieder mobil; gleichzeitig nimmt der frühere bläschenförmige Kern eine längliche gewundene oder verzweigte Form an.

Ein principieller Unterschied zwischen den Zellen mit randen bläschenförmigen und denjenigen mit polymorphen Kernen besteht demnach nicht. Im Inneren der runden Kerne erkennt man glänzende Körnchen und Fädchen und zwar in sehr wechselnder Menge und Anordnung. Bald finden sich nur wenige Körner und Fäden, welche eine mehr oder weniger ausgesprochene radiäre Aufstellung darbieten; bald sind diese Gebilde zahlreicher und mehr gerüstartig verbunden. Die übrige Kernsubstanz ist mehr matt. Die polymorphen Kerne der mobilen Zellen haben gewöhnlich einen starken Glanz; eine Structur kann in demselben manchmal überhaupt nicht wahrgenommen werden; ist dies möglich, so erscheinen die Körnchen und Fäden weniger zahlreich; oft trifft man nur einen oder zwei lange Fäden, welche fast, die ganze Länge der Kerne in Anspruch nehmen und an den Enden in zwei glänzende Körner auslaufen, von denen wieder feine Fädchen abgeben. Ich glaube an denselben Kernen bald eine mehr matte Lichtbrechung, bald einen starken Glanz der Substanz und eine Abhängigkeit dieses wechselnden Verhaltens von den Formveränderungen der Zelle und des Kernes beobachtet zu haben, sowie überhaupt diese Vorgänge auf die Wahrnehmbarkeit und ganze Erscheinung der Kerne von grossem Einfluss sind. Wiederholt ist mir aufge-

Dr. Julius Arnold:

fallen, dass in der gleichen Zelle je nach den Formveränderungen derselben der Kern bald deutlich, bald undeutlich ist oder ganz verschwindet. Dabei erfahren die Kerne innerhalb der Zelle sehr bemerkenswerthe Ortsveränderungen. Bei den in die Länge gezogenen Zellen liegt der Kern gewöhnlich im hinteren Abschnitt; wird sie verästigt, so reicht der Kern mit Ausbuchtungen in die Fortsätze hinein. Ausserdem führt aber der Kern von deu Bewegungen des Protoplasmas unabhängige Formveränderungen aus, indem er sich in die Länge zieht, ein Ende oder beide Enden aufrollt und Drehungen um die Längsachse ausführt oder da und dort Ausläufer aussendet. Die Beobachtung dieser Gestaltsveränderungen ist an und für sich eine sehr schwierige; insbesondere aber ist es in vielen Fällen ganz unmöglich zu entscheiden, inwiefern dieselben von den Protoplasmabewegungen des Zellleibes unabhängig sind oder nicht. Das Gleiche gilt bezüglich der Lageveränderung und Verschiebung der Kernfäden, welche zur Wahrnehmung kommen.

Ausser den bisher beschriebenen Zellformen kommen in den ersten Tagen grössere grobgranulirte Zellen vor, welche, wie ich an dieser Stelle schon bemerken will, in hohem Grade eosinophil sind. Sie besitzen runde oder am Rand mehrfach eingebuchtete, gewöhnlich helle Kerne, welche ziemlich zahlreiche Körner und Fädchen führen.

Endlich habe ich noch der sehr eigenthümlichen Gestalten zu gedenken, wie sie gleichfalls schon in den ersten Tagen zu treffen sind: in die Länge gezogene spindelförmige Zellen oder solche welche zu langen Fäden ausgezogen sind, sowie vielfach verästigte Gebilde mit zahlreichen oft verzweigten Ausläufern. Die länglichen Zellen enthalten bald nur einen, bald mehrere aneinandergereihte oder kettenartig zusammenhängende Kerne. Ausserdem kommen grosse vielkernige und vielgestaltige contractile Protoplasmaklumpen vor neben Haufen von zusammengesinterten Zellen.

Mit jedem Tage nimmt die Zahl der mobilen vielgestaltige Kerne führenden Zellen und die der grösseren Zellformen zu. Vom vierten bis zum zehnten Tage (Taf. XIII, Fig. 11) sind auf den Septen und Alveolarwänden rundliche abgeplattete und längliche ein- und mehrkernige Zellen gelegen; die Alveolarräume werden von länglichen spindel- und fadenförmigen Gebilden überspannt. Dazwischen finden sich da und dort enorm grosse runde

und verästigte Zellen mit mehreren Kernen oder Kerngebilden von höchst complicirter Architectur. Sind rothe Blutkörperchen in den Plättchen enthalten, wie dies zuweilen vorkommt, so führen diese grosse Zellen, zuweilen Bruchstücke solcher; auch Einschlüsse von anderen Zellen trifft man an (Taf. XIV, Fig. 14). — In den die Plättchen umhüllenden Membranen sind die Zellen meistens in die Länge gezogen und befinden sich im Zustande lebhafter Formverinderung und Wanderung.

Die Plättchen, welche 4-10 Tage in den Lymphsäcken verweilt haben, geben, wie schon früher erwähnt wurde, das für die Beobachtung der Theilungsvorgänge günstigste Object ab. Die dieselben umhüllenden Membranen sind in dieser Zeit schon so fest. dass man sie ganz leicht von den Plättchen ablösen kann, während sie früher leicht einreissen, später aber zu fest haften. Warum die Wahrnehmung der Theilungsvorgänge an den Plättchen selbst auch in dieser Periode schwierig ist und wesshalb gerade diese Membranen und die aus ihnen hervortretenden Zellen dazu sich eignen, ist oben erklärt worden. An den letzteren lässt sich nicht nur bald diese, bald jene Phase der Theilung in allen ihren Einzelbeiten verfolgen, sondern man hat auch Gelegenheit sämmtlichen Stadien dieses Vorganges in ihrer Aufeinanderfolge nachzugehen; zu diesem Behuf ist allerdings eine manchmal stundenlange ununterbrochene Beobachtung erforderlich, welche um so anstrengender und ermüdender ist, als sie natürlich nicht in jedem Falle zum Ziele führt. Die Schwierigkeit solcher Beobachtungen wird leicht verständlich, wenn man überlegt, dass wir, was zunächst die Theilung der Kerne der Wanderzellen anbelangt, bestimmte Anzeichen der bevorstehenden Theilung nicht besitzen. Ich will in dieser Hinsicht nur erwähnen, dass bei Kernen, welche knäuelförmig gewunden, gelappt, eingebuchtet und glänzend sind, eher ein solcher Vorgang erwartet werden darf; doch kommen Theilungen auch an helleren Kernen vor, namentlich wenn sie etwas reicher an Körnchen und Fäden sind. Sehr häufig verharren aber die Kerne sehr lange in diesem Zustande, ehe sie sich trennen oder aber es bleibt eine Theilung überhaupt, wenigstens für die nächste Zeit aus. Da die Kerne die den verschiedensten Phasen der Theilung entsprechenden Formen bald kürzer, bald länger beibehalten können, ist es unmöglich aus diesen auf den weiteren Vollzug des Vorganges zu schliessen. Leichter gelangt man zu

einem Resultat beztiglich der Theilung des Zellleibes, namentlich wenn man Zellen wählt, bei welchen die Kerne mehr oder weniger getrennt und in verschiedenen, insbesondere entgegengesetzten Abschnitten der Zellen vertheilt sind.

Es wäre unmöglich und, wie ich glaube, auch zwecklos, alle die verschiedenen Formen, welche bei der Theilung der Kerne und Zellen zu Stande kommen, zu beschreiben (Taf. XII—XIV). Es mögen einige Bespiele genügen, welche in Fig. 1—10 abgebildet sind; gleichzeitig finden sich die Fristen, innerhalb welcher die einzelnen Veränderungen sich vollzogen haben, vermerkt. Es ist durch diese Angaben nicht beabsichtigt, massgebende Thatsachen darüber zu registriren, in welcher Zeit die einzelnen Vorgänge sich vollziehen. Eine solche Verwerthung derselben würde schon desshalb unzulässig sein, weil, wie oben bemerkt, die Kerne oft lange Zeit in demselben Stadium der Theilung verharren; ähnliches gilt auch in manchen Fällen bezüglich der Abschnürung des Zellleibes; überdies folgen die einzelnen Phasen der Theilung bald sehr schnell, bald langsam aufeinander.

Bei der in Fig. 1 (Taf. XII) abgebildeten Zelle ist der Kern an beiden Enden ziemlich tief eingefurcht, in der Mitte eingeschnürt. Schon 5 Minuten später hatte sich eine Trennung des Kerns vollzogen. Die beiden Hälften sind mit den spitz zulaufenden Enden gegeneinander gerichtet. Der Trennungsstelle des Kerns entsprechend findet sich eine Einschnürung; nach 30 Minnten sind die beiden Hälften der Zelle nur noch durch einen Faden verbunden, welcher nach weiteren zwei Minuten verschwindet.

In ganz ähnlicher Weise vollzog sich die Theilung des sehr in die Länge gezogenen Kerns und der Zelle, welche in Fig. 2 (Taf. XII) dargestellt sind. In beiden Fällen wurde der Kern später unsichtbar, während bei der in Fig. 3 (Taf. XII) abgebildeten Theilung der Kern niemals vollständig der Wahrnehmung sich entzog. Bei manchen Zellen war zuerst kein Kern wahrnehmbar, dann kam er zum Vorschein, um im weiteren Verlauf der Theilung wieder undeutlich zu werden. In den Fig. 4, 5 und 6 (Taf. XII u. XIII) sind Beispiele von mehrfachen Theilungen und die manchmal eigenthümlichen Stellungen der Theilungsstücke abgebildet.

Die Kerne der sich theilenden Zellen sind sehr häufig glänzend und nur vereinzelte Körnchen und Fädchen in ihnen zu er-

kennen; in manchen Fällen ist die Fadenstructur deutlicher. Bei allen bisher erwähnten Formen waren während der Theilung ziemlich lebhafte amöboide Bewegungen vorhanden. Dasselbe gilt von der grobgranulirten Zelle (Fig. 7, Taf. XIII) in den beiden ersten Phasen und nach der Trennung; in den Zwischenstadien erschienen dagegen die beiden Hälften der Zelle mehr abgerundet, während eine andere Zelle, welche gleichfalls zu den granulirten gehörte (Fig. 8, Taf. XIII) gegen den Schluss der Theilung deutlicher amöboid wurde. Fig. 9, Taf. XIII und Fig. 12, Taf. XIV zeigen Zellen mit mehr plumpen Ausläufern und sehr langsamen Bewegungen in den verschiedenen Stadien der Theilung. In Fig. 10, Taf. XIII ist eine Theilung bei einer ruhenden Zelle abgebildet. Dieselbe ist im ersten Stadium in der Mitte eingeschnürt, später sind die beiden Hälften durch eine schmälere und längere Brücke verbanden, endlich erfolgte die Trennung, ohne dass in irgend einem Stadium deutliche amöboide Bewegungen vorhanden gewesen sind. Die beiden Kerne waren schwach glänzend, liessen aber deutliche Fadenstructur erkennen.

Zunächst mögen noch einige Mittheilungen über Beobachtungen an Riesenzellen (Fig. 12, 13, 14, Taf. XIV) folgen. wurde oben bereits darauf hingewiesen, dass dieselben contractil sind. Man nimmt feinere und dickere Fortsätze an ihnen wahr, von denen die ersteren keine Kerne führen, während sie in den letzteren nicht selten nachzuweisen sind. Solche kernhaltigen Fortsätze können sich unter Ausführung bald lebhafter, bald träger Bewegungen abschnüren (Fig. 12, Taf. XIV). Dabei erfahren die Riesenzellen eine diesem Vorgang entsprechende Verkleinerung. - Eine wie ich glaube sehr interessante Beobachtung ist in Fig. 14, Taf. XIV dargestellt; es handelt sich um eine mehrkernige grosse Zelle, welche einen rothen Blutkörper in ihrem Inneren beherbergte. Derselbe war entsprechend der Form der Zelle hewächtlich in die Länge gezogen und erfuhr bei der später sich vollziehenden Theilung der Zelle eine Zerkleinerung in rundliche Auch grosse Gebilde, in welche kleinere vollkommen Kugeln. entwickelte Zellen eingeschlossen waren, habe ich beobachtet und bei einer derselben den Austritt einer solchen wahrgenommen.

Was die Degenerationserscheinungen anbelangt, so stimmten sie vollständig mit denjenigen überein, welche von den Zellen, die in den mesenterialen Plättchen enthalten waren, berichtet wurden.

Ich will deshalb nur hervorheben, dass auch hier häufig von den Zellen kernlose Protoplasmastückchen sich abschnürten und weiter wanderten, später aber zu Grunde giengen.

Beobachtungen am conservirten Präparate.

Von den Zellformen, welche in den Plättchen gefunden werden, wenn sie innerhalb der drei ersten Tage den Lymphsäcken entnommen worden sind, will ich zunächst der granulirten gedenken (Fig. 15, Taf. XIV). In der lichten Substanz des Zellleibes sind ziemlich grosse glänzende Körner eingebettet, welche mit Eosin sich intensiv färben. Ihre Kerne sind einfach oder mehrfach, bläschenförmig und hell; besitzen aber manchmal einen eigenthümlichen Glanz, dessen Intensität entsprechend die Kernsubstanz sich diffus färbt. In denselben Zellen kommen helle sehwach und dunklere stärker tingirte Kerne vor. In allen Fällen sind in die Kernsubstanz intensiv gefärbte Fäden und Körnchen eingebettet, deren Zahl wechselt, aber nicht selten zu einem dichten Gerüstwerk sich gestaltet (Fig. 15, Taf. XIV). Manchmal glaubte ich eine gewisse Gesetzmässigkeit in der Anordnung dieses erkennen zu können; doch war es mir nicht möglich darüber Gewissheit zu erreichen.

Die zweite Art von Zellen ist meistens etwas kleiner, zuweilen erreichen sie aber dieselbe Grösse wie die granulirten. Die Gestalt der Zellen wechselt sehr, bald sind sie mehr rundlich oder eckig, bald in die Länge gezogen, mehr oder weniger verästigt (Fig. 16, 17, 18 und 19, Taf. XIV). Das Zellprotoplasma ist fein granulirt, die Körnchen sind aber oft so fein und liegen so dicht, dass der Zellleib ein mehr homogenes Ansehen hat. Zum Theil mag diese Differenz in dem Verhalten von dem angewandten Conservirungsmittel abhängig sein; gewiss spielt der Zustand, in welchem das Protoplasma bei diesen contractilen Formen im Moment der Abtödtung sich befindet, eine Rolle. Es wurde oben erwähnt, dass an den in Sublimat conservirten Präparaten die Zellen eine den amöboiden Bewegungen entsprechende vielgestaltige Form darbieten; an denselben hat das Protoplasma sehr häufig diese glänzende Beschaffenheit. Die Kerne sind bei diesen Zellen seltener bläschenförmig und rund, häufiger vielgestaltig, an den Rändern mehrfach eingekerbt oder vollständig gelappt, spiralig oder selbst knäuelförmig gewunden, mit knospenförmigen Ausläufern

Digitized by Google

versehen oder verzweigt; auch ringförmige, mehrfach eingeschnürte and kettenartig aneinander gereihte Kerne kommen vor (Fig. 20, Taf. XIV). Die Kerne sind häufiger einfach als mehrfach; wenn diese Angabe mit der allgemein verbreiteten Annahme, die Kerne dieser Zellen seien vielkernig, nicht übereinstimmt, so ist dieser Widerspruch nur ein scheinbarer. Untersucht man die Zellen in lebendem Zustande, so erscheinen sie in der That sehr häufig vielkernig, weil man die Verbindungen zwischen ihnen oder bei stark gewundenen Formen ihr gegenseitiges Lagerungsverhältniss und ihre Zusammengehörigkeit nicht zu erkennen vermag; dasselbe gilt betreffs der Einwirkung einer ganzen Reihe von Reagentien. Dass Zellen mit vollständig getrennten Kernen vorkommen, steht andrerseits fest. - Die Lichtbrechung und Structur sind bei den Kernen dieser zweiten Zellform sehr wechselnd. Sehr häufig zeigen sich die Kerne so stark und gleichmässig gefärbt, dass man nur bei sehr intensiver Durchleuchtung Fäden in ihnen nachweisen kann; andere Male ist diese diffuse Färbung eine weniger intensive oder schwache; selten mangelt eine solche vollständig. Die Vertheilung der sich färbenden Substanz ist nicht immer eine gleiche, die Kernmembran und ihre Umgebung sind am meisten, das Centrum dagegen heller tingirt. Fast immer lassen sich im Innern der Kerne intensiv gefärbte Fäden und Körner nachweisen, welche im Allgemeinen dieselbe Anordnung darbieten, wie bei der erst beschriebenen Zellform. Sehr auffallend ist das Verhalten mancher diffus gefärbten Kerne, welche gegen die Zellsubstanz sehr wenig sich abgrenzen; merkwürdiger Weise färbt sich in solchen Fällen das Zellprotoplasma etwas mit. Ich vermuthete zunächst, dass Degenerationserscheinungen vorliegen; die sehr stark verästigte Form solcher Zellen lässt eine solche Annahme nicht sehr plausibel erscheinen; vielleicht handelt es sich um den Ausdruck von Contractionszuständen.

Die dritte Form von Zellen (Fig. 20, Taf. XIV und Fig. 21, Taf. XV), welche innerhalb der drei ersten Tage in den Maschenräumen der Plättchen vorkommt, ist ausgezeichnet durch ihre beträchtlichere Grösse, lichteres Protoplasma und hellere grössere bläschenförmige Kerne. Die Grösse derselben schwankt beträchtlich. Ihre Gestalt kanm eine rundliche, eckige oder mehr längliche sein; häufig sind sie mehr platt und an den Rändern mit Fortsätzen versehen. In dem lichten Protoplasma finden sich feine Granula. Die bald einfachen,

bald mehrfachen Kerne zeigen zuweilen Einkerbungen oder wirkliche Lappung und Schlängelung; die Substanz der Kerne ist nur ausnahmsweise intensiver und diffus gefärbt; eine schwache Tinction dieser Art ist bald vorhanden, bald fehlt sie vollständig; auch die Kernmembran pflegt sich weniger stark zu färben als bei der vorigen Form. Die Fadenstructur der Kerne ist meistens sehr deutlich und ausgebildet.

Die spindelförmigen, fadigen, verzweigten Zellen (Fig. 28, Taf. X-V), welche man schon in den ersten Tagen findet, besitzen gewühnlich ein helles feinkörniges Protoplasma, ovale, längliche, stäbchenförmige oder verzweigte Kerne, welche bald schwächer, bald intensiver diffus gefärbt sind oder aber eine solche Tinction vollständig vermissen lassen; niemals werden in ihrem Inneren Fädchen und Körner in bald grösserer, bald geringerer Zahl vermisst.

Ein höchst merkwürdiges Verhalten zeigen bezüglich Gestalt und Structur die grossen vielkernigen Zellen (Fig. 22, 23, 24, 25, 26, 27, Taf. XV), welche man schon in diesen Tagen in den Plättchen findet. Zunächst bieten sie einen beträchtlichen Wechsel bezüglich der Grösse dar; desgleichen ist ihre Form eine sehr verschiedene. Dieselben erscheinen rund oder länglich, besitzen eine mehr abgerundete Oberfläche oder sind mit Ausläufern versehen und verzweigt. Das Protoplasma ist gewöhnlich hell und feinkörnig, anderemal grob granulirt; in manchen Fällen färbt sich das Protoplasma ziemlich dunkel. Noch grösserem Wechsel sind diese vielkernigen Zellen betreffs der Zahl, Form, Lagerung und Structur der Kerne unterworfen. Die Form der Kerne kann eine rundliche, längliche, geschlängelte und verzweigte sein. In manchen Zellen hat man es überhaupt nicht mit mehreren Kernen, sondern mit einer sehr compliciten Kernfigur zu thun, welche sich aus kettenartig aneinandergereihten oder vielfach verschlungenen Kernabschnitten zusammensetzt; ob wirkliche netzförmige Verbindungen zwischen diesen bestehen oder ob es sich nur um verzweigte Kerne handelt, war ich nicht im Stande, mit Sicherheit zu ermitteln. Die Kerne liegen bald in der Mitte oder sie sind ther die ganze Zelle mehr gleichmässig vertheilt; manchmal bleibt das Centrum frei und die Kerne bilden einen an der Peripherie gelegenen Kranz. Auch die Lichtbrechung der Kerne und das Verhalten gegen Farbstoffe sind sehr verschieden; bald erscheinen dieselben mehr oder weniger intensiv diffus gefärbt bald vollkommen hell; ja man trifft nicht selten in derselben Zelle helle und dunkle Kerne. Fäden und Körnchen sind fast immer vorhanden; in den dunklen Kernen sind sie allerdings sehr schwer nachzuweisen.

Ich darf die Beschreibung dieser verschiedenen Zellarten nicht abschliessen, ohne erwähnt zu haben, dass zwischen allen Uebergänge zu treffen sind; zweifelhaft ist mir dies nur bezüglich der ersten grobgranulirten Form. Dagegen findet man Zwischenformen zwischen den kleineren lebhaft sich bewegenden mit polymorphen Kernen versehenen Zellen und den grösseren mehr platten Zellen mit hellen Kernen; wie das ja nach dem Befund am lebenden Ohject nicht anders zu erwarten war. Auch bei den grössen vielkernigen Zellen, so abweichend die einzelnen nach Gestalt und Structur des Protoplasmas und der Kerne auf den ersten Blick erscheinen mögen, fehlt es nicht an Uebergängen, desgleichen zwischen diesen einerseits und den kleineren Zellen andererseits. Es darf in dieser Hinsicht auf die citirten Figuren (Taf. XIV und XV) verwiesen werden.

Bezüglich des Vorkommens der oben beschriebenen Formen in späteren Tagen will ich noch erwähnen, dass schon vom fünften Tage an die beiden erst beschriebenen Arten an Zahl ab, die anderen aber zunehmen. Insbesondere gilt dies für die platten Zellen einerseits, die spindelförmigen fadigen und verästigten andererseits. Mit den ersteren trifft man die Alveolen vollständig wie mit einem Epithel austapeziert, während die letzteren die Flächen der Plättchen vollständig umspinnen, aber auch noch mehr oder weniger weit in die Alveolarräume sich hineinerstrecken. — Was die Riesenzellen anbelangt, so sind sie vom vierten bis zwölften Tage am hänfigsten; man trifft solche aber auch noch nach vierzig und sechzig Tagen.

Es wird noch zu erörtern sein, ob an den conservirten Präparaten beztiglich der Theilungsvorgänge Befunde sich ergeben haben, welche mit den am lebenden und überlebenden Objecte angestellten Beobachtungen in Uebereinstimmung sich bringen lassen. Beztiglich der Theilungsvorgänge an den kleineren Zellformen muss ausgesagt werden, dass man am conservirten Präparate alle die Phasen wiederfindet, welche am lebenden Objecte sich feststellen liessen. Es darf in dieser Hinsicht auf die Fig. 18, 19 u. 20 (Taf. XIV) verwiesen werden. Es erstreckt sich diese Ueberein-

Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. 30.

stimmung namentlich auf die Formen der sich theilenden Kerne und Zellen. Beztiglich der Structur der Kerne hat sich im Allgemeinen ergeben, dass die Zahl der Fäden gewöhnlich eine grössere ist, als man nach der Wahrnehmung am lebenden Object erwarten sollte; auch betreffs der fadenförmigen Verbindungen der Kerne und schliesslichen Trennung derselben erhält man an den conservirten Präparaten besseren Aufschluss als an den lebenden Zellen, an welchen nicht nur die feinen Fäden, sondern auch die einzelnen durch diese verbundenen Kernabschnitte schwer zu sehen sind. Da aber an solchen conservirten Präparaten nur mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit auf Theilungsvorgänge aus der Form der Kerne und Zellen geschlossen werden darf, ist die in dieser Hinsicht entscheidende Beobachtung am lebenden Object um so bedeutungsvoller.

Nachdem oben der Nachweis geführt wurde, dass an lebenden Riesenzellen Abschnürungsvorgänge vorkommen, werden die entsprechenden Erscheinungen an den conservirten Präparaten wohl in diesem Sinne aufgefasst werden dürfen.

Ein sehr interessanter Befund, auf den ich noch hinzuweisen habe, ist der von mitotischen Figuren, nicht in den drei ersten Tagen, dagegen vom vierten Tage an. Ihre Zahl war in allen Fällen eine geringe, in sehr vielen Plättchen konnte ich trotz Anwendung der zur Auffindung derselben geeigneten Methoden und Hülfsmittel, welche oben erwähnt wurden, keine solche nachweisen. Die Zellen, welche solche mitotische Kernfiguren enthielten, waren immer rund und keine Andeutung von Fortsätzen an ihnen vorhanden, ihr Protoplasma auffallend blass. Was die Kernfiguren selbst anbelangt, so habe ich die meisten Stadien an ihnen gefunden, nur nach dem Stadium der äquatorialen Umordnung und der achromatischen Spindel habe ich sowohl an Chromosmiumessigsäure- sowie an Chromameisensäurepräparaten vergeblich gesucht. Dagegen fand ich einigemal mehrfache namentlich vierfache Theilungen nach dem Typus der Mitose, eine derselben in einer Gruppe von degenerirten Zellen, an ihrem Zellleib selbst unverkennbare Spuren des Zerfalls darbietend. (Fig. 30b', Tafel XVI.) Die Verwerthung dieses Befundes muss ich mir für später vorbehalten.

Es ist früher der Zerfallserscheinungen gedacht worden, welche an dem lebenden Object sich nachweisen lassen. Auch an Prä-

paraten, welche in Chromosmiumessigsäure, Chromameisensäure und Alkohol conservirt worden waren, habe ich diese Degenerationserscheinungen einer eingehenden Prüfung unterzogen. Man hat dazu ansgiebige Gelegenheit bei denjenigen Versuchen, in denen es, wie oben erwähnt wurde, in Folge von Bacterienentwicklung zu einem Absterben der in den Plättchen enthaltenen Zellen kommt. Aber auch bei denjenigen Experimenten, welche mit der Einheilung der Plättchen abschlossen, finden sich an Zellen, welche in den Maschenräumen der Sten und 4ten Reihe gelegen sind, Degenerationserscheinungen.

Die Formen dieser sind sehr verschiedene (Fig. 30, Tafel XVI). In den einen Zellen blassen die Kerne ab, die Körnchen und Fädchen verschwinden und die Substanz derselben nimmt ein mehr gleichartiges lichtes Aussehen an. Die Kernmembran wird dünner und an einzelnen Stellen unterbrochen, wie angenagt, bis sie endlich verschwindet. Es sind dies die Erscheinungen, wie sie bei der anämischen Necrose unter pathologischen Verhältnissen häufig genug sieh einstellen.

Bei anderen Zellen erscheinen die Kerne im Gegentheil sehr dunkel; auch bei der stärksten Durchleuchtung kann man in ihnen weder Körner noch Fäden nachweisen. Diese dunklen Kugeln sind auffallend klein. Sehr häufig trifft man an ihnen eine helle Stelle in der Mitte oder deren mehrere symmetrisch über dieselben vertheilt (Fig 30 e, f, k, l, q, y). In dem ersten Fall nehmen die Kugeln die Gestalt von dunklen Ringen an; in dem letzteren entsteht das Bild von rundlichen und eckigen, der Kernmembran aufliegenden, durch Bälkchen vereinigten Figuren; wenn die letzteren verschwinden, erscheint die Kernmembran an sich entsprechenden Stellen aufgetrieben (Fig. 30 g, v, w, x, e', l', m', n', o').

Sowohl die ringförmigen als die kugeligen Verdickungen werden immer kleiner und endlich so wie der ganze Kern unsichtbar. Manchmal erfölgt von einer oder mehreren Seiten eine Einspaltung der an der Stelle des Kerns gelegenen Kugel; es zerfällt diese in mehrere kleinere kuglige oder etwas eckige Gebilde von bald gleicher bald verschiedener Grösse; auch sie werden immer kleiner und entziehen sich endlich der Wahrnehmung (Fig. 30 r, s, t, u). An manchen dieser Kugeln habe ich eine lichte schr feine Streifung wahrgenommen, welche um so deutlicher und angedehnter zum Vorschein kam, je weiter sich die gefärbte Sub-

Dr. Julius Arnold:

stanz gegen den Kerncontour zurückzog. Die ganze Zeichnung erinnert sehr an diejenige bei der achromatischen Spindel und bot eine gewisse Regelmässigkeit dar (Fig. 30. 39. v, x, o, m', n', Taf. XVI). Waren an dem Kerncontour z. B. drei knglige dreieckige oder halbmondförmige intensiv gefärbte Gebilde gelegen, so zogen nach diesen lichte Fäden von der Mitte gegen die Peripherie in divergirender Richtung; bei der Anwesenheit von vier solchen entsprach diesen die Anordnung der streifigen Figur.

Ob der Kern nun einfach verschwindet oder erst die zuletzt beschriebenen Veränderungen eingeht, in allen Fällen zeigt der Zellleib charakteristische Veränderungen (Fig. 30 Taf. XVI). Der Contour der Zelle wird undeutlich, unregelmässig, durch Körner unterbrochen oder sieht wie angenagt aus; die Substanz selbst ist eigenthümlich körnig und macht den Eindruck einer lockern Fügung oder eines beginnenden körnigen Zerfalls. Bei Tinction mit Eosin nimmt der Zellkörper oft eine intensivere Färbung an. Der Umfang des Zellkörpers erscheint ausnahmslos reducirt.

Auch an den Riesenzellen kann man häufig Degenerationserscheinungen wahrnehmen (Fig. 30. 39. Taf, XVI) und zwar vollziehen sich dieselben gleichfalls in verschiedener Weise. Manchmal werden die Kerne, nachdem Körner und Fäden verschwunden sind, heller; die Kernmembran wird gleichfalls undeutlich und entzieht sich endlich der Wahrnehmung. Andere Mal werden die Körner dunkler und gehen die zuletzt beschriebenen Veränderungen ein. Waren complicirtere Kernfiguren vorhanden, so nehmen diese zunächst in ihren einzelnen Abschnitten gleichmässig oder verschieden an Dicke ab, so dass oft die eigenthümlichsten Formen zu Stande kommen und die Kerne aus verschmälerten da und dort wie angenagten Bälkchen sich zusammensetzten. - Einer Form muss ich an dieser Stelle noch gedeuken, von welcher es mir allerdings zweifelhaft ist, ob sie als ein Degenenerationsproduct aufgefasst werden darf. Man trifft zuweilen grosse Gebilde von kugliger oder verästigter Form, welche auf den ersten Blick als dunkle gleichartige Körper sich darstellen, an denen man aber bei genauerer Untersuchung zahlreiche symmetrisch angeordnete hellere rundliche oder eckige Stellen wahrnimmt. Einige Mal glaubte ich in den einzelnen Abschnitten der Kernfigar deutliche Körnchen und Fädchen gesehen zu haben, andere Mal war ich ausser Stande. einen solchen Nachweis zu führen. Während das Protoplasma der

234 ·

Riesenzellen, welche degeneriren, dieselben Zerfallserscheinungen darbietet, wie die kleineren Zellen, habe ich solche Anzeichen der Degeneration an diesen Gebilden vermisst.

Endlich muss ich noch die Degenerationserscheinungen erwähnen, welche an den Gebilden, die Zellen einschliessen, vorkommen. Der Kern der Mutterzelle ist sehr häufig degenerirt blass oder in eine glänzende Masse umgewandelt; aber auch an den Kernen der eingeschlossenen Zellen kommen solche Zerfallserscheinungen vor.

Um mich über das Verhalten der Zellen zu verschiedenen Zeiten in den einzelnen Maschensystemen der Hollunderplättchen je nach der Entfernung der Räume von der Oberfläche, sowie von der Beziehung des Lymphthrombus einerseits zu dieser, andererseits zu der Innenfläche des Lymphsackes zu unterrichten, war es erforderlich Durchschnitte anzufertigen. An solchen musste es sich auch feststellen lassen, ob und wann eine von der Innenwand der Lymphsäcke ausgehende und den Lymphthrombus continuirlich durchsetzende Gewebs- und Gefässentwicklung nachweisbar ist. Ein Zerlegen der Plättchen in Serienschnitte ist zu diesem Zweck allerdings nicht zu umgehen.

Nach 24 Stunden sind die Plättchen gewöhnlich nach allen Richtungen von einem hyalinen, aus geronnener Lymphe bestehenden Thrombus eingehüllt, welcher bald nur eine dünne, bald eine sehr mächtige, die Oberfläche der Plättchen von der Innenfläche der Lymphsäcke trennende, Schichte abgibt; dieselbe ist nach aussen und den Seiten meistens dicker als nach innen. Zwischen Lymphsack und Thrombus finden sich schon nach dieser Frist zahlreiche Zellen angehäuft. Auch der Thrombus enthält vielgestaltige Zellen in rundlichen länglichen Lücken und verzweigten hellen mehr spaltförmigen Räumen. In der äussersten Maschenreihe der Plättchen finden sich gleichfalls solche Zellen theils im Lumen derselben, theils deren Wandung aufsitzend.

In den folgenden Tagen (Fig. 31 und 32, Taf. XVI) nimmt die Zahl der Zellen im Thrombus und in den Maschenräumen der inssersten Reihe dank einer ausgiebigen Einwanderung in den Thrombus und von da in die Maschen zu. Die Zellen im Thrombus sind meistens vielgestaltig, desgleichen ihre dunklen Kerne; dagegen erscheinen die Zellen in den Maschen, namentlich die den Wandungen aufsitzenden, schon etwas grösser. Es wurde früher schon einmal die Frage aufgeworfen, ob und wie die Zellen von der äussersten in die folgenden Maschenreihen eindringen. An solchen Schnitten trifft man häufig ausser in den äussersten Räumen auch noch in den beiden folgenden Systemen solche Zellen allerdings in einer nach innen abnehmenden Häufigkeit. Ob diese Einwanderung durch Poren oder durch die Wände selbst oder vermittelst der grösseren Gänge sich vollzieht, ist nicht mit Bestimmtheit zu sagen. Bei dünneren Plättchen sind oft sämmtliche Maschenräume mit Zellen ausgefüllt; allerdings kann bei solchen nicht ausgeschlossen werden, dass die meisten Räume vom Schnitt getroffen waren.

Gegen Ende der ersten und den Anfang der zweiten Woche wird die Durchsetzung der Thromben mit Lücken und Zellen eine ausgedehntere. Zwischen den kleineren vielgestaltigen Zellen mit dunklen Kernen treten grössere mit hellen Kernen versehene Gebilde auf, welche theils in den Lücken und Spalten, theils auf den diese begrenzenden hellen Balken liegen. Dieselben sind zerstreut in den oberflächlichen wie tieferen Schichten; ein continuirlieher Zusammenhang mit den an der Oberfläche befindlichen Zellen hat nicht statt; auch eine Gefässentwicklung habe ich niemals in dieser Zeit beobachtet. In den Maschenräumen trifft man auf den Wänden vorwiegend grosse Zellen mit hellen Kernen, im Inneren der Räume kleinere zum Theil degenerirte Formen.

Die Durchsetzung des Thrombus mit Zellen wird gegen Ende der zweiten und Anfang der dritten Woche noch viel hochgradiger. Die zwischen den Zellen gelegenen Bezirke hyaliner Substanz werden immer kleiner, die Zahl der grossen Zellen nimmt zu, die der kleineren ab. Dagegen scheint keine stärkere Zunahme der Zellen in den Maschenräumen mehr stattznfinden, deren Wände oft mit einem continuirlichen Ueberzug platter Zellen versehen sind. Die Innenräume enthalten bei den dickeren Plättchen degenerirte Zellen oder sind leer; bei den dünneren dagegen können sie vollständig mit gegenseitig sich abplattenden Zellen gefüllt sein.

Nach drei und vier Wochen ist der Thrombus zum grössten Theil durch rundliche, platte und spindelförmige Zellen ersetzt; da und dort erkennt man auch jetzt noch Reste einer hyalinen Substanz. Dieselbe Gewebsmasse füllt auch die Räume der äussersten Maschen aus; in der zweiten Reihe finden sich vorwiegend wandständige platte Zellen, in den folgenden, wenn sie überhaupt

noch Zellen enthalten, sehr häufig, namentlich an den im Inneren der Räume gelegenen Degenerationserscheinungen. Nur an dünnen Plättchen, welche höchstens aus fünf Reihen von Maschenräumen bestanden, habe ich eine vollständige Erfüllung sämmtlicher Räume oder mindestens einer grossen Mehrzahl derselben mit Zellenmassen beobschtet. In dieser Zeit trifft man in den äussern Lagen der Gewebsmassen, welche an Stelle des Thrombus getreten sind, Gefässe; sie erreichen aber fast niemals die Oberfläche der Plättchen. In solchem Zustande habe ich die Plättchen noch nach zwei (Fig. 33, Taf. XVI), drei und dreieinhalb Monaten gefunden, eingehüllt in ein lichtes Gewebe, sehr häufig der Haut des Lymphsackes nicht platt aufliegend, sondern wellig verlaufend oder aufgerollt. An einem Plättchen, welches 113 Tage in dem Lymphsack verweilt war, zeigten sich die peripheren Reihen der Maschen mit grossen, zum Theil sehr in die Länge gezogenen Zellen gefüllt; auch die folgenden Maschensysteme enthielten Zellen, allein sie boten mehr oder weniger weit gediehene Zerfallserscheinungen. Anzeichen von Eiterung waren nicht vorhanden, die Wunde zeigte sich vollständig vernarbt und die Plättchen erschienen in ein hyalines Gewebe eingehüllt.

Riesenzellen kommen an solchen Durchschnitten selten im Thrombus, häufig zwischen diesem und der Oberfläche der Plättchen, sowie in der äussersten, spärlicher in der zweiten Maschenreihe vor. Von dem zweiten Tage an bis zu der dritten Woche nehmen sie an Häufigkeit zu, dann wieder ab. Doch fehlen sie auch an Plättchen, die 3-4 Monate im Lymphsack gelegen hatten, nicht vollständig.

Was das Vorkommen von Mitosen anbelangt, so habe ich einige Mal solche im Thrombus, häufiger allerdings zwischen diesem und den Plättchen gefunden. In den ersten Tagen war ich nicht im Stande welche nachzuweisen, dagegen vom dritten Tage an, verhältnissmässig am häufigsten und zahlreichsten am Ende der ersten und in der zweiten Woche. Dass die Zahl der Mitosen im Allgemeinen eine sehr geringe ist und dass auch an Zellen, welche Mitosen enthalten, Degenerationserscheinungen beobachtet wurden, habe ich früher bereits erwähnt.

Zusammenstellung der Befunde in den Plättchen, geordnet nach der Dauer der Versuche.

I. Tag.

Experiment 1 a. Die Maschenräume enthalten in den Lumina zahlreiche Zellen mit polymorphen Kernen; ebensolche finden sich auf den Wänden und den Septen; da und dort namentlich entsprechend den Septawinkeln werden längliche, keulenförmige, spindelige und verästigte Zellen getroffen.

Experiment 1 b. Auch hier sind die mit dunklen polymorphen Kernen ausgestatteten Zellen der Zahl nach vorwiegend; dazwischen kommen Zellen mit grösseren bläschenförmigen Kernen, sowie spindelförmige, verästigte und vereinzelte vielkernige Zellen vor. An der Peripherie ein dicker Lymphthrombus.

Experiment 4 a. In den äusseren Alveolenreihen, sowie im Thrombus werden zahlreiche Zellen mit polymorphen, sowie eiuzelne Zellen mit bläschenförmigen Kernen getroffen.

II. Tag.

Experiment 15 a. Zwischen zahlreichen Zellen mit polymorphen Kernen finden sich grössere Zellen mit bläschenförmigen Kernen, sowie fadenförmige und verästigte Gebilde und spärliche Riesenzellen.

Experiment 22 a. Im Wesentlichen derselbe Befund; die Umwandlung ist etwas weiter vorgeschritten.

III. Tag.

Experiment 4 b. An der äusseren Seite des dicken Thrombus sind massenhafte Wanderzellen von der verschiedensten Grösse und Form angesammelt. Der Thrombus selbst ist von rundlichen und länglichen, zum Theil verzweigten Lücken durchsetzt, welche Wanderzellen enthalten. Auch in der ersten Alveolarreihe findet sich eine Anhäufung von Wanderzellen mit theils polymorphen, theils bläschenförmigen Kernen; Riesenzellen und längliche Zellen sind spärlich.

Experiment 18 a. Die Zellen mit polymorphen Kernen sind weniger zahlreich; dagegen haben die Zellen mit bläschenförmigen Kernen, die spindeligen und verästigten Zellen, sowie Riesenzellen zugenommen.

Experiment 22 b. An der änsseren Seite des Thrombus liegen grössere und kleinere Zellen, sowie Ricsenzellen; dieser selbst ist von länglichen und verästigten Zellen durchsetzt; an seiner inneren Seite, sowie in der angrenzenden Alveolenreihe finden sich Zellen mit polymorphen und solche mit bläschenförmigen Kernen und Riesenzellen.

Experiment 25 a. Der Thrombus ist weniger dick, die Zellen mit hellen Kernen etwas zahlreicher, die Riesenzellen etwas spärlicher, sonst im Wesentlichen derselbe Befund.

IV. Tag.

Experiment 15 b. Die Septen und Alveolenwände zeigen sich sehr ausgiebig und regelmässig mit Zellen besetzt, welche zum Theil kleiner sind und polymorphe Kerne besitzen, zum Theil grösser erscheinen und bläschenförmige Kerne enthalten. Die kleineren Räume sind vollständig mit solchen Zellen erfüllt. In den grösseren Räumen zeigen die central gelegenen Zellen Degenerationserscheinungen.

Experiment 20 a. Im Wesentlichen derselbe Befund.

V. Tag.

Experiment 7 a, b und c. In den Maschen sehr zahlreiche Zellen mit hellen grossen Kernen, spärliche fadige und verästigte Zellen und Riesenzellen.

Experiment 18 b. Ein dicker Thrombus umgibt nach allen Seiten die Plättchen. Die Maschenräume enthalten grosse epithelioide Zellen und Ricsenzellen; an der Oberfläche finden sich spindelförmige und verästigte Zellen.

Experiment 18 c. Geschichtete Plättchen, welche nach aussen von Thrombusmasse umgeben werden; diese ist aber auch zwischen den Plättchen gelegen. Die äusseren Thromben von Canälen durchzogen, aber ohne Gefässe, nur mit Wanderzellen gefüllt. Die Alveolen enthalten Zellen mit hellen Kernen, sowie Riesenzellen.

Experiment 4 c. Der an den Flächen gelegene Thrombus ist etwas dünner, der den Seiten anliegende dagegen sehr dick. An der änsseren und inneren Fläche der Thromben starke Ansammlung verschiedener Zellen. In einem die ganze Dicke des Plättchens durchsetzenden Canal grosse Zellen.

Experiment 20 b. Derselbe Befund.

Dr. Julius Arnold:

VI. Tag.

Experiment 14 a. Die Maschenräume sind mit grossen, helle Kerne einschliessenden Zellen besetzt, dazwischen finden sich Zellen mit polymorphen Kernen, sowie verästigte Zellen und Riesenzellen.

Experiment 13 b. Geschichtete Plättchen von dickeren .Thrombenmassen umhtillt, durch dünnere von einander getrennt; in allen Räumen Zellen, die einen mit polymorphen, die anderen mit bläschenförmigen Kernen; einzelne Riesenzellen in den Maschen, welche an den intermediären Thrombus angrenzen.

VII. Tag.

Experiment 4 d. Das Plättchen ist nach allen Richtungen von einem dicken Blutthrombus umgeben, an dessen äusseren Seite sich ein Lymphthrombus gebildet hat. Von den äusseren Maschenreihen sind einzelne mit Blut, andere mit grossen epithelioiden Zellen und Riesenzellen gefüllt; dazwischen Zellen mit polymorphen Kernen.

Experiment 18 d. Ziemlich zahlreiche Zellen mit hellen grossen, spärliche Zellen mit polymorphen Kernen, verästigte Zellen und Riesenzellen; Degenerationserscheinungen.

Experiment 8 a, b, c und d. An der Peripherie der Plättchen ein mächtiger Lymphthrombus; an seiner äusseren Seite Zellen der verschiedensten Form; ebensolche in grosser Zahl im Thrombus selbst, sowie an seiner inneren Seite; an den Wandungen epithelioide Zellen; Riesenzellen nicht sehr zahlreich.

Experiment 25 b. In dem ziemlich dicken Lymphthrombus die verschiedensten Zellarten; in den Alveolen vorwiegend epithelioide Zellen und Riesenzellen.

VIII. Tag.

Experiment 13 c. Geschichtete Plättchen von Thrombenmassen umgeben und durch dieselben getrennt; diese sind vielfach zerklüftet und mit epithelioiden, sowie mit polymorphe Kerne enthaltenden Zellen gefüllt. Derselbe Befund in den Alveolarräumen, welche ausserdem noch Riesenzellen einschliessen.

Experiment 15 c. Auf den Wänden der Alveolen liegen grosse epithelioide Zellen, in den Räumen ebensolche, dazwischen vereinzelte Zellen mit polymorphen Kernen.

Experiment 1 c. Mehrere Alveolarsysteme sind mit Zellen

gefüllt; die in den innersten gelegenen Zellen zeigen Degenerationserscheinungen, die in den äussersten dagegen sind epithelioid.

IX. Tag.

Experiment 9 a. Mächtiger Lymphthrombus; in den äussersten Alveolenreihen epithelioide Zellen.

XI. Tag.

Experiment 25 b. In dem Lymphthrombus verhältnissmässig spärliche Zellen; die Alveolen mit epithelioiden Zellen und Riesenzellen erfüllt.

XIII. Tag.

Experiment 5 a. Ein dicker die Plättchen nach allen Seiten umhtillender Lymphthrombus; derselbe aussen und innen, in der Mitte weniger von Zellen durchsetzt. In den Alveolen epithelioide Zellen, spärliche Zellen mit polymorphen Kernen; in den centralen Alveolen Degenerationserscheinungen.

Experiment 25 c. Vorwiegend epithelioide Zellen und Riesenzellen in den Alveolen; nur wenige Zellen mit polymorphen Kernen; spärliche degenerirte Zellen.

XIV. Tag.

Experiment 3 a. Degenerationserscheinungen an den Zellen in dem Lymphthrombus, sowie an den in den Maschenräumen gelegenen Zellen, welche zum Theil schon epithelioide Umwandlung zeigen.

XVII. Tag.

Experiment 5 b. Ein die Plättchen nach allen Richtungen abschliessender Blutthrombus; in der äusseren Maschenreihe Riesenzellen und epithelioide Zellen.

Experiment 10. Geschichtete Plättchen; in den sie umgebenden und zwischen ihnen gelegenen Lymphthromben spärliche Zellen mit grossen bläschenförmigen Kernen.

Experiment 3 b. Der Lymphthrombus ist von zum Theil degenerirten Zellen durchsetzt; in den Maschen epithelioide Zellen, von denen einzelne gleichfalls degenerirt sind.

XXIII. Tag.

Experiment 6 a. Das Plättchen nach der einen Seite von einem dicken Blutthrombus, nach der anderen von einem Lymphthrombus umgeben. Der letztere enthält in seinen äusseren Lagen spindelförmige Zellen, dazwischen Reste hyaliner Substanz; an der inneren Seite ist noch mehr hyaline Substanz erhalten. In der äusseren Maschenreihe finden sich überall epithelioide Zellen, welche stellenweise eine mehr längliche Form angenommen haben und mehr senkrecht zu den Alveolenwänden stehen.

XXV. Tag.

Experiment 5 c. Nach allen Richtungen ist das Plättchen von einem ziemlich starken Lymphthrombus umgeben, in ihm spärliche Zellen; die Maschenräume mit epithelioiden Zellen erfüllt; in den inneren Maschen Degenerationserscheinungen an den Zellen.

XXVI. Tag.

Experiment 5 b. Der Lymphthrombus in seinen äusseren Schichten stark von spindelförmigen Zellen durchsetzt; zwischen ihnen noch Reste hyaliner Substanz. Die Alveolen sind fast ganz mit Zellen erfüllt, die theils mehr platt, theils mehr länglich sind; an den am meisten nach innen gelegenen Degeneration.

XXVII. Tag.

Experiment 12. In dem dicken Lymphthrombus, welcher nach allen Seiten hin das Plättchen einhtillt, grosse epithelioide Zellen und solche mit polymorphen Kernen. Die Maschenräume enthalten gleichfalls epithelioide Zellen und Riesenzellen.

XXXII. Tag.

Experiment 6 b. An der äusseren Seite des Thrombus weite Gefässe, welche aber nur in die äussersten Schichten desselben eindringen; die inneren Schichten sind gefässlos, dagegen von allen Zellarten durchsetzt, da und dort noch Reste hyaliner Substanz; in den Maschenräumen epithelioide Zellen und Riesenzellen, stellenweise Degeneration.

XXXV. Tag.

Experiment 6 c. Der Befund ein ähnlicher wie bei Experiment 6 b; auch hier finden sich nur in den äusseren Schichten des Thrombus Gefässe.

Experiment 6 d. Die Seitentheile der Plättchen sind von einem dicken Blutthrombus umgeben, welcher noch keine Spur einer Durchwachsung zeigt; wie an den Flächen so auch an diesen Stellen epithelioide Zellen und Riesenzellen in den Maschen, von

denen die ersteren sehr häufig eine mehr längliche Form und senkrechte Stellung zur Wand des Raumes angenommen haben.

XLIII. Tag.

Experiment 23. Geschichtete Plättchen von einem lichten Gewebe umgeben, welches spindelförmige und epithelioide Zellen enthält; ebensolches Verhalten zeigt der zwischen den Plättchen gelegene Thrombus; in diesem sowie in dem äusseren finden sich Gefässe; in den Maschenräumen epithelioide Zellen und Riesenzellen, stellenweise Degeneration.

LVIII. Tag.

Experiment 21. Geschichtete Plättchen nach allen Richtungen von ziemlich breiten Schichten eines Lymphthrombus umgeben, in welchem sich ausser epithelioiden und spindelförmigen Zellen Gefässe finden; in den Maschenräumen hohe zum Theil cylindrische Zellen und Riesenzellen, stellenweise Degeneration.

LIX. Tag.

Experiment 14 c. Die Plättchen von dicken Gewebsschichten umgeben, welche vorwiegend aus spindelförmigen Zellen bestehen; die Alveolen enthalten grosse keulenförmige und cylindrische Zellen; stellenweise Degenerationserscheinungen.

CXIII. Tag.

Experiment 14 d. Die Plättchen in dasselbe Gewebe eingehüllt wie bei Experiment 14 c; in diesem finden sich Gefässe, welche aber nicht die Plättchen erreichen, die Maschen mit epithelioiden Zellen und Riesenzellen gefüllt; die Zellen, welche in den innersten Räumen liegen, sind ansgedehnt degenerirt.

Verwerthung der Versuchsresultate.

Die Kern- und Zelltheilungsprocesse.

Form und Structur der Wanderzellen, sowie die amitotischen Theilungsvorgänge an ihnen.

Ueber die verschiedenen Gestalten, welche die weissen Blutkörper, Lymphkörper und andere verwandte Zellarten in ruhendem Zustande und bei ihren amöboiden Bewegungen annehmen, liegen zahlreiche Mittheilungen vor. Durch die Arbeiten von Frommann¹), Heitzmann²) und Flemming³) sind wir ferner mit den Einzelheiten der Structur des Zellleibes bekannt geworden. Ehrlich⁴), Westphal⁵), Schwarze⁶) und Einhorn⁷) haben die Granula des Protoplasmas und deren Verhalten gegen Farbstoffe zum Gegenstand eingehender Studien gemacht, unter gleichzeitiger Berücksichtigung der wechselnden Grösse und Gestalt von Kern und Zellleib bestimmte Formen unterschieden und auf deren Herkunft aus Knochenmark, Milz und Lymphdrüsen geschlossen. — Dass den Kernen dieser Kategorie von Zellen eine complicirtere Structur zukomme, als man bis jetzt allgemein angenommen hat, darauf haben schon vor längerer Zeit Frommann⁸), Heitzmann⁹) und unter Anderen auch ich¹⁰) hingewiesen. Später habe ich¹¹⁻¹³) an den weissen Blutkörpern, sowie an den Zellen des Knochenmarkes, der Milz und Lymphdrüsen — bei denjenigen der beiden zuletzt genannten Organe allerdings vorwiegend unter pa-

1) Frommann, Untersuchungen über die normale und pathologische Anatomie des Rückenmarks, Jena 1867, und Zur Lehre von der Structur der Zellen; Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften. Bd. XIV. 1880.

2) Heitzmann, Untersuchungen über das Protoplasma. Sitzungsberichte der k. Akademie der Wissenschaften in Wien; math. naturw. Cl. Bd. 67. 1873.

3) Flemming, Zellsubstanz etc. 1882.

4) Ehrlich, Methodologische Beiträge zur Physiologie und Pathologie der verschiedenen Formen der Leukocyten. Zeitschrift für klinische Medicin Bd. l. 1880.

5) Westphal, Ueber Mastzellen. Berliner Dissertation 1880.

6) Schwarze, Ueber eosinophile Zellen. Berliner Dissertation 1880.

7) Einhorn, Ueber das Verhalten der Lymphocyten zu den weissen Blutkörpern. Berliner Dissertation 1884.

8) Frommann, Untersuchungen über die normale und pathologische Anatomie des Rückenmarks. Jena 1867.

9) Heitzmann, Untersuchungen über das Protoplasma. Sitzungsberichte der k. Akademie der Wissenschaften in Wien Bd. 67, 1873.

10) J. Arnold, Ueber feinere Structur der Zellen unter normalen und pathologischen Bedingungen. Virchow's Archiv Bd. 77, 1879.

11) J. Arnold, Beobachtungen über Kerne und Kerntheilungen in den Zellen des Knochenmarkes. Virchow's Archiv Bd. 93, 1883.

12) J. Arnold, Ueber Kern- und Zelltheilung bei acuter Hyperplasie der Lymphdrüsen und Milz. Virchow's Archiv Bd. 95, 1884.

13) J. Arnold, Weitere Beobachtungen über die Theilungsvorgänge an den Knochenmarkzellen. Virchow's Archiv Bd. 97, 1884.

thologischen Verhältnissen — die Structur der Kerne geprüft und auf die Beziehung dieser zu den Kerntheilungsvorgängen aufmerksam gemacht. Auch von Loewit¹) sind sehr eingehende derartige Untersuchungen an solchen Zellen angestellt worden. Derselbe kam gleich mir zu dem Resultat, dass Veränderungen der Structur der Kerne vor und während der Theilung dieser Zellen vorhanden sind. Betreffs der Einzelheiten weichen Loewit's und meine Angaben, wie später noch auszuführen sein wird, von einander ab. In den Arbeiten von Rabl²), Lavdowsky⁵), Carnoy⁴) und Denys⁵) finden sich gleichfalls auf diesen Gegenstand bezügliche Mittheilungen.

Die oben berichteten Thatsachen liefern weitere Belege dafür, dass in den Kernen der Wanderzellen manchmal schon in lebendem, häufiger noch in conservirtem Zustande eine complicirte Struktur der Kerne zu erkennen ist. Allerdings ergeben sich in dieser Beziehung an den verschiedenen Zellarten, sowie an den einzelnen Individuen derselben Zellart bemerkenswerthe Abwei-- Die grobgranulirten Zellen (Fig. 7, 8 und 11, chungen. Taf. XIII und Fig. 15, Taf. XIV) enthalten in ihren meistens hellen Kernen grössere und kleinere, rundliche und eckige Anhäufungen chromatischer Substanz, sowie derartige Fäden bald spärlicher, bald zahlreicher; auch die Kernmembran hat den Charakter einer chromatischen. Die übrige Kernsubstanz färbt sich bei manchen dieser Zellen, gewöhnlich aber nur in geringem Grade. Dieselbe Structur zeigen die bläschenförmigen Kerne der Zellen, deren Protoplasma feingekörnt oder homogen ist, mögen die Zellkörper etwas grösser oder kleiner, die Kerne rund, gelappt oder länglich sein.

Eine Sonderstellung nehmen die Wanderzellen ein, deren Kerne vielgestaltig oder zu mehreren vorhanden sind und im leben-

1) Loewit, Ueber Neubildung und Zerfall weisser Blutkörperchen. Sitzungsberichte der k. Akademie der Wissenschaften in Wien Bd. 92. Abth. III, 1885.

2) Rabl, Ueber Zelltheilung. Morphologische Jahrbücher Bd. X. 1885.

3) Lavdowsky, Mikroskopische Untersuchungen einiger Lebensvorginge des Blutes. Virchow's Archiv Bd. 96, 1884.

4) Carnoy, Biologie cellulaire. 1884.

5) Denys, La cytodierèse des cellules géantes et des petites cellules incolorès de la moèlle des os. La cellule 1886. den Zustande einen starken Glanz besitzen (Fig. 1, 2, 3 und 5, Taf. XII und Fig. 11, Taf. XIII). Fädchen und Körnchen fehlen auch hier nicht, sie scheinen aber spärlicher zu sein. An gefärbten Präparaten zeigen solche Kerne eine gleichmässige Tinction; ist diese nicht zu intensiv, so kann man im Inneren noch dunklere fadenförmige und körnige Anhäufungen chromatischer Substanz nachweisen (Fig. 16, 17, 18, 19, Taf. XIV).

Sehr interessant sind die Bewegungen, welche die Fäden und Körnchen im Inneren des Kerns ausführen, indem sie sich gegeneinander verschieben und ihre gegenseitige Lage ändern, zeitweise verschwinden und dann wieder auftauchen. Derartige Bewegungen des Kerninneren habe ich aber nur an den grösseren bläschenförmigen Kernen mit Sicherheit wahrnehmen können. Ueber ähnliche Beobachtungen an den Kernen der verschiedensten Gewebe berichten Stricker¹), Unger²), Peremeschko³), Schleicher⁴), Prudden⁵), Flemming⁶), Kupffer⁷), Frommann⁸) u. A. Noch bemerkenswerther scheint mir die Thatsache, dass Bewegungen nicht nur einzelner Bestandtheile, sondern des ganzen Kerns vorkommen. Dieselben sind an den Zellen mit glänzenden und polymorphen Kernen häufiger zu beobachten und schienen mir an diesen besonders lebhaft zu sein. Der Kern ist manchmal in die Länge gezogen, biegt sich dann an dem einen oder anderen Ende oder

¹⁾ Stricker, Beobachtungen über die Entstehung des Zellkernes. Sitzungeberichte der Wiener Akademie der Wissenschaften Bd. 76, Abth. III, 1877.

²⁾ Unger, Ueber amöboide Kernbewegungen. Wiener medicinische Jahrbücher 1878.

³⁾ Peremeschko, Ueber die Theilung der thierischen Zellen. Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. XVI, 1879.

⁴⁾ Schleicher, Notiz über den Knorpelkern. Centralblatt für die medicinischen Wissenschaften Nr. 18, 1879.

⁵⁾ Prudden, Beobachtungen am lebenden Knorpel. Virchow's Archiv Bd. 75, 1879.

⁶⁾ Flemming, Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung 1882.

⁷⁾ Kupffer, Ueber Differenzirung des Protoplasma an den Zellen thierischer Gewebe. Schriften des naturwissenschaftlichen Vereins für Schleswig-Holstein 1875.

⁸⁾ Frommann, Untersuchungen über Structur, Lebenserscheinungen und Reactionen etc. Jena 1884.

an beiden Enden um, rollt sich zuweilen knäuelförmig auf oder geht spiralige Drehungen ein. Manchmal kehrt er wieder zu seiner länglichen Form zurtick oder nimmt selbst eine rundliche Gestalt an, um vielleicht nach einiger Zeit ähnliche oder andere Gestaltsveränderungen einzugehen. Nicht immer nimmt aber der ganze Kern an diesen Theil; sondern es werden da und dort buckelförmige, seltener mehr längliche oder verzweigte Ausläufer ausgetrieben; auch diese sind nicht immer bleibend, sondern verschwinden und treten an anderen Stellen wieder auf, nachdem der Kern zeitweise eine runde Form angenommen hatte. Was ähnliche Beobachtungen Anderer (Frommann, Stricker, Unger, Peremeschko, Flemming, Ranvier und Lavdowsky) anbelangt, so will ich nur erwähnen, dass Stricker an den Blutkörpern von Fröschen und Tritonen, sowie an den Kernen von Flimmerepithelien Bewegungen des Stromas und der Hülle gesehen hat. Der Kern sei bald kugelig, bald elliptisch, bald wieder unregelmässig geformt, sein inneres Gerüste vollends zeige ununterbrochene Bewegungen. Die Contouren der Kernhülle sollen ab und zu in gewissen Ebenen unterbrochen sein und das Innengerüste continuirlich in den Zellleib übergehen. Stricker betrachtet den Kern als einen abgekapselten Theil des Zellleibes, der aber gelegentlich wieder seine Fesseln los wird, indem die Kapsel einreisst oder in zwei oder auch in mehrere Stücke gespalten wird. Unger hat an den Kernen verschiedener Zellen theils Bewegungen des Gerüstes allein, theils auch Bewegungen und Formveränderungen der Hülle, ferner das Auftreten und Wiederschwinden von Fortsätzen der letzteren, sowie das Auftreten und sich Wiederschliessen von Lücken wahrgenommen. Peremeschko sah bei den Kernen der Epithelien am Tritonenschwanz die Fäden der Netze sich verlängern und verkürzen, verdicken, verdünnen, sowie sich beugen und strecken, während der Kern dabei schwache Locomotionen ausführte. Man vergleiche ferner die bekannten Beobachtungen Ranvier's, Klein's und Flemming's, welche sich auf die buckelförmigen Auftreibungen der Kerncontouren beziehen. Lavdowsky anterscheidet ruhende und kinetische Kerne; die letzteren trennt er in zwei Formen: solche, welche eine amöboide Bewegung darbieten and zu gleicher Zeit hier und da in directer Theilung begriffen sind und andere, welche Karyokinesis zeigen. Dass die von Ranvier und Flemming beschriebenen Formveränderungen des Kerns

Archiv f. mikrosk, Anatomie. Bd. 30.

zu der einfachen Theilung in Beziehung stehen, stellt Lavdowsky deshalb in Abrede, weil er Kerne mit mehreren Buckeln und Einschnürungen gesehen hat, welche zu den früheren runden und ovalen Formen zurückkehrten.

In wie weit ist man berechtigt, aus den berichteten Erscheinungen auf eine Eigenbewegung des Kerns zu schliessen? Es liegt ja die Vermuthung nahe genug, dass die geschilderten Ortsveränderungen der chromatischen Substanz und Formveränderungen der Kerne von den amöboiden Bewegungen des Zellleibes abhängig oder ausschliesslich durch diese bedingt seien. Für die an den Körnchen und Fäden geschilderten Vorkommnisse ist eine solche Annahme schon aus dem Grunde nicht sehr wahrscheinlich, weil bei ruhenden und langsam sich bewegenden Zellen sehr lebhafte Bewegungen im Kern wahrgenommen werden. Etwas schwieriger ist die Beurtheilung der Formveränderungen des ganzen Kerns in dieser Hinsicht. Zunächst wird ja für diese ein bestimmender Einfluss der amöboiden Bewegung des Zelleibes in Erwägung zu ziehen sein und in der That fallen die Verlängerungen des Kerns häufig mit einer Streckung des Zellleibes zeitlich zusammen (Fig. 1, 3, Taf. XII). Dagegen scheint es mir sehr schwierig die Aufrollung der Kernenden, die Knäuelung der Kernbänder, sowie dessen spiralige Drehung in Abhängigkeit von den amöboiden Bewegungen des Zellleibes zu bringen; auch bezüglich der buckligen Auftreibungen und sprossenförmigen Ausläufer ist mir eine solche sehr fraglich. Für diese Vorgänge will mir die Vorstellung, dass es sich um active Bewegungen des Kerns handle, sachgemässer erscheinen. Ob, wie Lavdowsky und Peremeschko meinen, die Formveränderungen des Kerns ausschliesslich von den Kräften, die in ihm selbst walten, abhängen, für die Beantwortung dieser Frage dürfte genügendes Material nicht vorliegen.

Noch auf eine sehr bemerkenswerthe Erscheinung — auf das zeitweise Verschwinden des Kerns — ist oben hingewiesen worden, welche auch von Stricker, Flemming, Frommann u. A. beobachtet wurde (Fig. 1, 2, Taf. XII und Fig. 6, Taf. XIII). Der Schlüsse, welche Stricker aus diesem Verhalten abgeleitet hat, ist oben bereits Erwähnung geschehen. Flemming, welcher zwar die Richtigkeit der Beobachtungen Stricker's anerkennt, betont, dass trotzdem die Kerne immer da sind und nur durch ihre passive Zerrung und Dehnung im Körper der kriecbenden Zelle zeitweise

Digitized by Google

in unsichtbaren Zustand gebracht werden, während Frommann dieses Phänomen zu der Bildung und Rückbildung der Kerne in Beziehung bringt. - Dass bei dem Verschwinden des Kerns die Contraction des Protoplasmas eine grosse Rolle spielt, dünkt auch mir wahrscheinlich. Berücksichtigt man, dass durch diese der Kern die verschiedenste Lageveränderung erfahren kann und dass bei der Contraction das Protoplasma selbst, wie oben bemerkt wurde, oft bis zur Unkenntlichkeit verblasst, so wird dieses Verschwinden der Kerne weniger räthselhaft. - Möglicherweise spielt bei demselben noch ein anderer Vorgang eine Rolle. Wie oben erwähnt wurde, kommen an ganz gut fixirten Objecten sehr häufig Kerne vor, welche durch eigenthümlich verwaschene Contouren gegen die gleichfalls etwas gefärbte aber gut erhaltene Zellsubstanz sich absetzen und meistens intensiv und diffus tingirt sind. Von mehreren Beobachtern, so z. B. von Obstrazow, wird eines solchen Verbaltens der Kerne der Leukocyten gedacht. Dass es sich um Degenerationsvorgänge handle, ist in Anbetracht des Verhaltens des Zellprotoplasmas und der Anzeichen von Theilungserscheinungen nicht wohl anzunehmen. Vielleicht sind diese diffusen Kerne der Ausdruck eines eigenthümlichen Contractionszustandes des Kerns allein oder dieses und des Zellprotoplasmas zugleich; die Contractilitätsvorgänge an dem letzteren sind für sich nicht ausreichend um diesen Zustand der Kerne zu erklären. Dieser müsste dann bäufiger getroffen werden.

Die Erörterung dieser Verhältnisse musste wegen ihrer grossen Bedeutung für die Auffassung der biologischen Eigenschaften des Kerns und der an ihm sich vollziehenden Theilungsvorgänge eine ausführlichere sein.

Die verschiedenen Structuren der Kerne sind oben beschrieben worden; es wird jetzt unsere Aufgabe sein zu prüfen, ob und in wie weit eine Beziehung derselben zu den Theilungsprocessen nachweisbar ist.

Was zunächst die Zellen mit hellen, mehr bläschenförmigen Kernen anbelangt, so bieten dieselben, wie oben erwähnt wurde, einen bald grösseren, bald kleineren Gehalt an chromatischen Körnern und Fäden dar; ausserdem ist aber die übrige Kernsubstanz fast immer in geringerem Grade diffus gefärbt. Bei Zellen, an denen aus den nachher anzuführenden Erscheinungen auf Theilangsvorgänge geschlossen werden darf, ergibt sich insofern keine

Dr. Julius Arnold:

Beständigkeit beztiglich des Gehaltes an chromatischen Fäden und Körnern, sowie diffuser Färbung der übrigen Kernsubstanz als eine Vermehrung der ersteren, sowie eine Zunahme der letzteren zwar häufig vorhanden ist, zuweilen aber fehlt. Wenn auch aus diesem Verhalten noch nicht auf eine Verschiedenheit bezüglich der Anordnung der chromatischen Substanz bei der Theilung geschlossen werden darf, weil die Rückbildung der Kerne vor vollendeter Trennung derselben begonnen haben kann, so ist doch andererseits die Möglichkeit einer solchen Differenz nicht von der Hand zu weisen. Eine solche macht sich auch an den getrennten Kernen bemerkbar, welche bald reicher, bald ärmer an chromatischer Substanz sind.

Bei den Zellen mit glänzenden vielgestaltigen Kernen ist die auffallendste Erscheinung eben diese eigenthümliche Lichtbrechung am lebenden und die intensive diffuse Färbung am conservirten Object (Fig. 1-5, Taf. XII, Fig. 6, Taf. XIII, Fig. 16-19, Taf. XIV). Der Gehalt an chromatischen Körnern und Fäden, welcher namentlich an dem ersteren geringer sich darstellt, ist, wie die Beobachtung an dem letzteren lehrt, wenn nicht grösser, so doch der gleiche, wie bei der erst beschriebenen Zellform. Wegen der Lichtbrechung der übrigen Kernsubstanz ist es aber schwierig, beziehungsweise unmöglich die chromatischen Körner und Fäden am lebenden Objecte zu sehen. Auch an conservirten und gefärbten Präparaten ist der Nachweis dieser schwierig wegen der dunklen Tinction der Kernsubstanz. Behandelt man dieselben aber nachträglich mit Säuren, so wird, wie es scheint, ein Theil des diffusen Farbstoffes ausgezogen und es kommen dann mehr Körner und Fäden zum Vorschein. Wenn somit einerseits der Glanz und die dunklere Färbbarkeit dieser Kerne auf den grösseren Gehalt an tingibler Substanz zu beziehen sein wird, so mögen andererseits noch sonstige Verhältnisse und zwar in erster Linie die Gestaltsveränderungen, wie sie an den lebenden Kernen beobachtet wurden, zu berücksichtigen sein. Erwägt man, welchen Einfluss die Contraction des Zellprotoplasmas auf dessen Lichtbrechung im lebenden und conservirten Zustande ausübt, so wird man keinen Anstand nehmen, das in Rede stehende Verhalten der Kerne zu den Formveränderungen derselben in Beziehung zu bringen; ob aber dasselbe sich ausschliesslich auf die Contractionszustände der Kerne, wie Denys meint, sich zurück-

führen lässt, scheint mir schon aus dem Grunde zweifelhaft, weil auch an ruhenden Kernen eine solche diffuse Tinction getroffen wird.

Die Wanderzellen mit ihren dunklen vielgestaltigen Kernen sind vielfach als degenerirte Formen angesprochen worden. Dass diese so wie andere Wanderzellen degeneriren können, ist nicht zu bezweifeln. Ich habe bei früheren Gelegenheiten schon mchrfach diese Frage erörtert und werde später auf dieselbe zurückkommen. Es ist mir auch verständlich, wie man zu einer solchen Anschauung gelangt, wenn die Wanderzellen unter Verhältnissen zur Beobachtung kommen, bei welchen von vorneherein der unter Degeneration sich vollziehende Abschluss ihrer Existenz erwartet werden darf, so z. B. bei der Abfuhr derselben nach der Oberfläche, wie sie unter normalen und pathologischen Bedingungen so häufig erfolgt oder bei der Ablagerung der Wanderzellen in Geweben, welche selbst eine Rückbildung eingehen oder für die Erhaltung der Wanderzellen ungünstige Bedingungen darbieten. Loewit (l. c.) ist bei seinen Untersuchungen zu dem Resultat gelangt, dass unter den weissen Blutkörpern diejenigen mit polymorphen Kernen im kreisenden Blut überwiegen; ob es eben deshalb oder trotzdem gerechtfertigt ist, den Schluss zu ziehen, dass sie degenerative Formen seien, kann hier nicht weiter erörtert werden. Das Resultat dieser Ueberlegungen wäre somit, dass, wie die Wanderzellen überhaupt, so auch die Zellen mit polymorphen Kernen unter verschiedenen Bedingungen degeneriren können und wirklich degeneriren - für die pathologischen Anatomen wenigstens keine nene Thatsache -. Die Frage ist aber die, ob diese in Rede stehende Form, sie möge vorkommen wo und wann sie wolle, ausnahmslos auf Degeneration schliessen lasse und einem solchen Vorgang ihre Entstehung verdanke. Berücksichtigt man, dass die Bewegungen des Protoplasmas nicht nur, sondern auch der Kerne besonders lebhaft bei dieser sind und dass der Glanz sowohl als auch die eigenartige Gestalt der letzteren zu diesen activen Bewegungen des Kerns vermuthlich in Beziehung stehen, so wird die Antwort nicht zweifelhaft sein. Dazu kommt, dass am lebenden Object die Umwandlung der hellen bläschenförmigen Kerne in glänzende polymorphe und umgekehrt die der letzteren in erstere wahrzunehmen ist. Viel berechtigter will mir in Anbetracht dessen die schon früher von mir vertretene Vorstellung dünken, dass diese polymorphen Kerne im Zustande der Vorbereitung zur Theilung sich

befänden, in welchem sie bald nur kurze, bald längere Zeit verharren. Dass sie manchmal eine solche gar nicht eingehen, weil sie sich wieder zurückbilden oder zuvor degeneriren, ergibt sich aus den obigen Erörterungen. Als entscheidend wird man die am lebenden Object festgestellten Theilungsvorgänge an diesen Zellen anerkennen müssen.

Soviel über die Structurverhältnisse der Kerne der verschiedenen Arten von Wanderzellen vor, während und nach der Theilung. Was den Akt der Theilung selbst und die dabei zu Tage tretenden Formen anbelangt, so ist der buckelförmigen Auftreibungen, der knospen- und sprossenförmigen, sowie verzweigten Ausläufer der Kerne bereits mehrfach gedacht worden, ebenso der Aufrollung der Kernenden, der Knäuelung und spiraligen Drehung, sowie der Verlängerung der ganzen Kerne. An solchen Kernabschnitten und Kernen treten Abfurchungen und Einschnürungen auf; diesen entsprechend rücken die einzelnen Theile weiter von einander ab und stehen dann durch erst breitere, später schmälere Bänder und Fäden unter einander in Verbindung (Fig. 1-3, Taf. XII). Zuweilen beginnen diese Einschnürungen an dem einen oder an beiden Enden des Kerns und setzen sich in der Richtung der Längsachse desselben fort, so dass es zu einer mehr oder weniger vollständigen Längstheilung des Kerns kommen kann. Die mittelst dieser Vorgänge entstehenden Kernfiguren haben oft sehr complicirte Formen, wie die oben mitgetheilten Befunde lehren. Ihre Bildungsweise ist eine so verschiedene, dass man sie weder auf eine Knospung, noch auf eine Sprossung allein zurückführen kann. Das Wesentliche scheint mir eine unter activer Betheiligung der Kernsubstanz erfolgende Zunahme und daran sich anschliessende Zerschnürung dieser in zwei und mehr Theile. Ob sprossen- oder knospen- oder buckelförmige Ausläufer entstehen oder ob der Kern in der Länge auswächst oder an den Enden sich aufrollt oder im Ganzen sich aufknäuelt, das mag hauptsächlich von der Richtung seiner activen Bewegung abhängen. Die abgeschnürten Theile können längere Zeit in Zusammenhang bleiben oder es erfolgt früher oder später eine Trennung derselben. Dass man bald eine complicirte Kernfigur, bald mehrere isolirte Kerne in einer Zelle vorfindet, wird damit leicht verständlich (Fig. 1-5, Taf. XII und Fig. 6, Taf. XIII).

Die Theilungsvorgänge am Zellleib weichen insofern von einander ab, als sie bald unter sehr lebhaften Gestaltsveränderungen

Digitized by Google

der Zelle, bald unter sehr langsamen sich abspielen, zuweilen solche überhaupt nicht nachweisbar sind. In den beiden letzten Fällen entsteht entsprechend den Kernabschnitten, seien diese getrennt oder noch durch Fäden verbunden, eine Einschnürung, welche sich später zu einer erst breiteren, später schmäleren Brücke auszieht, bis endlich die vollständige Trennung erfolgt, nachdem eine solche der Kernverbindungen, insofern welche überhaupt noch vorhanden waren, vorausgegangen ist. In dem ersten Fall vollziehen sich diese Erscheinungen unter sehr lebhafter Bewegung des Zellkörpers, welcher bald nach dieser, bald nach jener Richtung einfache oder verzweigte, schmale oder breite Ausläufer aussendet. Bezuglich der Einzelheiten dieser Vorgänge darf auf die oben mitgetheilten und durch Abbildungen erläuterten Darstellungen verwiesen werden (Fig. 1-5, Taf. XII und 6-8, Taf. XIII). Dass die amöboiden Bewegungen auf die Lagerung der Kerne im Zellleib von Einfluss sind, dünkt mir sehr wahrscheinlich; ob eine Abhängigkeit zwischen den Bewegungen des Kerns und Zellleibes besteht, welcher Art diese sei, welche Rolle dabei den activen Eigenschaften beider Gebilde zufalle, darüber auch nur eine Vermuthung auszusprechen, wäre verfrüht.

Was die Mittheilungen Anderer über Structurverhältnisse der Kerne der Wanderzellen bei der Theilung und über diesen Vorgang selbst anbetrifft, so sind mir solche, wie bereits bemerkt wurde, nicht bekannt; dagegen wird auf meine früheren Beobachtungen über derartige Processe an den kleineren Zellen des Knochenmarkes, der Lymphdrüsen, der Milz und weissen Blutkörper, sowie auf die diesen Gegenstand betreffenden Angaben Loewit's und Lavdowsky's hinzuweisen sein. An verschiedenen Stellen habe ich auf die Zunahme der chromatischen Fäden in den genannten Zellen und auf das Verhalten derselben bei den Theilungsvorgängen bingewiesen. Die Aehnlichkeit dieser Befunde mit den von Loewit geschilderten ergibt sich aus den Figuren 1-4 (Virchow's Archiv Bd. 95) und Figur 1 (Virchow's Archiv Bd. 91). Wenn Loewit die in anderen Abbildungen dargestellten Kernfiguren auf eine Verbackung und Verklumpung zurückführt, so liegt dieser Auffassung ein Missverständniss zu Grunde. Wie von mir vielfach hervorgehoben wurde, bestehen diese Kernfiguren aus aufgerollten und verschlungenen Bändern, an denen sich bei starker Durchleuchtung ausser einer chromatischen Kernmembran und diffus gefärbter Kernsubstanz chromatische Fäden nachweisen lassen. Es haben diese Verhältnisse ja soeben eine ausführliche Besprechung erfahren; ich darf mich deshalb wohl mit diesen kurzen Bemerkungen an dieser Stelle begnügen; es sollte durch dieselben nur angedeutet werden, dass die Uebereinstimmung unserer Befunde vielleicht grösser ist, als dies nach der Darstellung Loewit's und dessen Aeusserung: er habe zuerst bei der amitotischen Kerntheilung eine Zunahme der chromatischen Substanz nachgewiesen, erscheinen möchte. - Lavdowsky unterscheidet ruhende und kinetische Kerne; von beiden nimmt er an, dass sie nach dem Typus der directen Theilung sich vermehren können. Er schildert diese unter Bezugnahme auf Ranvier's und Klein's Mittheilungen mit folgenden Worten: "Bei der Theilung schnüren sich von der Substanz des Kerns ein oder mehrere Stückchen ab, bleiben einige Zeit in der Zelle frei; alsdann wird mit einem oder mit zwei solcher Stückchen auch ein Theil des Zellenleibes abgeschnürt. Bei den Leukocyten findet noch ein abweichender Typus dieser Theilung statt." Lavdowsky bezeichnet denselben als gewaltsame Theilung; bei derselben werden die Kerne amöboiden Bewegungen des Protoplasmas entsprechend in die Länge gezogen. "Betrachtet man die Kerne genau, so sieht man jene klaren Körperchen (die Kernkörperchen) sich an den beiden Enden der Kerne gruppiren und zwar so, dass mit jedem Körperchen eines Kernendes ein sich verdünnender Faden der entgegengestellten Körperchenreihe im Zusammenhang steht." "Während die beschriebenen Veränderungen des Kerns fortdauern, kann die Zelle auch sehr mannigfaltige Form annehmen. Die Kerne folgen aber zum Theil der Richtung des Protoplasmas nach und in den Pseudopodien, sogar an den Enden derselben, erscheint sie theils verkürzt, theils intact. Wird die Zelle noch mehr ausgestreckt, sowie die Kerne sich mehr und mehr verlängern, so beginnen sie sich abzuschnüren, oder sie zerreissen wie die Zelle selbst. Im ersteren Falle bekommt man die vielkernige homogene Zelle, in dem zweiten zwei neue Zellen; aber wie die Kerne, so stellen auch die neuen Zellen gleichsam gewaltsam entstandene Gebilde dar." - Durch diese Beschreibung Lavdowsky's ist die Vorstellung erweckt worden, als ob es sich bei diesen Vorgängen nicht nur um eine Theilung im Sinne der Vermehrung, sondern um einen Zerfall handle. Solche Zelltheilungen, welche mit sehr starken amöboiden Bewe-

gungen des Zellleibes und einer beträchtlichen Verlängerung seiner Theilungsabschnitte und deren Ausläufer verbunden sind, kommen namentlich am Rand des Tropfens, in welchem das Objest suspendirt ist, vor. Dass es sich um Zerfallserscheinungen handle, dagegen spricht die schon von Lavdowsky angeführte Beobachtung, der zufolge die Zellenausläufer nach vollzogener Theilung des Kerns sich wieder vereinigen können und das Gebilde dann als vielkerniges erscheint. Auch die Thatsache, dass der Zelltheilung gewöhnlich eine Kerntheilung vorausgeht und dass nur kernhaltige Theile der Zelle in dieser Form abgeschnürt werden, während bei den Zerfallserscheinungen die abgetrennten Partikelchen, wie erwähnt, gewöhnlich kernlos sind, spricht nicht für eine solche Deutung. Vielmehr möchte ich vermuthen, dass bei diesen Erscheinungen die Adhäsion an das Glas oder die Oberflächenverbältnisse des Tropfens, in welchem das Object suspendirt ist, eine Rolle spielen. Wie dem auch sei, auf die oben beschriebenen Theilungsvorgänge ist eine solche Auslegung als Zerfallserscheinung nicht anwendbar. Die bei denselben beobachteten activen Formveränderungen des Kerns, sowie Gestalts- und Ortsveränderungen des Zellleibes sind in dieser Hinsicht zu berücksichtigen. Vielleicht noch bedeutungsvoller ist die Thatsache, dass die Theilungsproducte sehr lebhafte Bewegungen nicht nur ausführen, sondern sich wieder theilen. Schliesslich will ich noch hervorheben, dass nicht nur am Rand der Objecte, sondern auch im Inneren der Häutchen und Maschenräume Theilungsvorgänge wahrgenommen worden sind und alle diese Vorgänge im Wesentlichen in derselben Weise und unter denselben Verhältnissen sich vollziehen: es müssen Stützpunkte für die Ansiedelung der Zellen und eine Oberflächenadhäsion möglich sein. Der Erfolg bei den oben geschilderten Versuchen ist zum Theil auf die Erfüllung dieser Bedingungen zurückzuführen.

Die wichtigsten auf die Theilung der Wanderzellen sich beziehenden Ergebnisse sind folgende:

Wie die Beobachtung an dem lebenden und conservirten Objecte lehrt, können sich die Wanderzellen nach dem Typus der Fragmentirung theilen.

Durch active Bewegungen vermittelte Formveränderungen des Kerns und wahrscheinlich der Zelle spielen dabei eine Rolle.

Vor, während und nach der Theilung ist der Gehalt an chromatischen Fäden schr bäufig vermehrt. Die diffuse Färbung namentlich der polymorphen Kerne entspricht sowohl dem Contractionszustand der Kerne als auch der Gehaltszunahme an diffuser tingibler Subtsanz.

Aus einer diffusen Färbung der Kerne darf nicht ohne Weiteres auf eine Degeneration geschlossen werden, insbesondere nicht in dem Sinne, dass die betreffende Form einer Degeneration ihre Entstehung verdanke.

Die zeitliche Aufeinanderfolge der einzelnen Theilungsabschnitte ist bei der Fragmentirung sehr häufig keine gesetzmässige; vielmehr können Kerne und Zellen in dem einen Stadium länger verharren. Das Vorkommen mehrkerniger, sowie durch Protoplasmastränge verbundener Zellen wird dadurch verständlich.

Ueber Form, Structur, Entstehung und Theilung der vielkernigen Zellen in den Hollunderplättehen.

Nach den Mittheilungen von B. Heidenhain (l. c.) durfte der Befund vielkerniger Zellen in den Hollunderplättchen erwartet werden. Dass dieser zuerst derartige Beobachtungen angestellt und zu ähnlichen Versuchen, wie sie von Rustizky, Zielonko, Ziegler, Weiss, Senftleben, Hamilton, Marchand u. A. ausgeführt worden sind, die Anregung gegeben hat, wurde oben bereits erwähnt. Ueberraschend war aber die grosse Zahl dieser vielkernigen Zellen, sowie deren Vielartigkeit in Bezug auf Grösse und Form einerseits, Architectur und Structur der Kerne andererseits. Zum Studium dieser Verhältnisse empfiehlt sich dieses Object um so mehr, als man sich dasselbe jeder Zeit beschaffen, in überlebendem Zustande beobachten und mit verschiedenen Reagentien behandeln kann.

Von den Abweichungen in Bezug auf Grösse und Gestalt abgesehen, betreffs welcher auf die oben mitgetheilten ausführlichen Beschreibungen und die zahlreichen Abbildungen (Fig. 12-14, Taf. XIV und Fig. 23-27, Taf. XV) verwiesen werden darf,

kann man zwei Formen dieser vielkernigen Zellen unterscheiden, solche mit getrennten Kernen und solche mit complicirten Kernfguren; ausserdem kommen noch derartige Gebilde vor, welche neben Kernfiguren getrennte Kerne enthalten. Die Kernfiguren bestehen bald aus kettenförmig aneinander gereihten Kernen, bald zeigen diese einen verzweigten Typus oder erscheinen als vielfach durchschlungene und aufgerollte Bänder (Fig. 12-14, Taf. XIV und Fig. 23-27, Taf. XV). In dem letzteren Falle ist es oft schwierig, ja sehr häufig unmöglich über die gegenseitige Lagerung und Zusammengehörigkeit der Kernabschnitte sich zu unterrichten. So war ich z. B. nicht im Stande, mit Sicherheit zu ermitteln, ob wie bei den Riesenzellen des Knochenmarkes zwischen den einzelnen Bestandtheilen der Kernfiguren netzförmige Verbindungen vorkommen oder nicht. Dass zwischen den geschilderten Formen principielle Verschiedenheiten wahrscheinlich nicht bestehen, geht schon aus dem Befunde getrennter Kerne neben complicirten Kernfiguren in derselben Zelle hervor.

Auch die Lagerung der Kerne ist eine sehr wechselnde (Fig. 12-14, Taf. XIV und Fig. 23-27, Taf. XV). Dieselben können central liegen, gleichmässig über den Zellkörper vertheilt oder randständig aufgestellt sein. Die letztere Anordnung hat man bekanntlich für Tuberkelriesenzellen als charakteristisch angesehen; dass und weshalb eine solche Annahme nicht gerechtfertigt ist, habe ich¹) schon früher erörtert.

Noch in einer anderen Hinsicht zeigen die vielkernigen Zellen in den Hollunderplättchen eine bemerkenswerthe Verschiedenheit; ich meine die Structur der Kerne und Kernfiguren. Die Kerne sind bald hell von vereinzelten oder zahlreichen chromatischen Körnchen und Fädchen durchsetzt, bald glänzend und enthalten scheinbar wenige Fäden; am gefärbten Präparate sind die letzteren tief tingirt. Auch hinsichtlich dieser Verschiedenheiten wird es sich nicht um principielle handeln, weil in derselben Zelle helle und dunkle Kerne vorkommen.

Die Entstehungsweise der ketten- und kranzförmig aneinander gereihten Kerne, sowie der verästigten Kernfiguren kann kaum eine andere sein als diejenige nach dem Typus der Fragmentirung.

¹⁾ J. Arnold, Ueber Kerntheilung und vielkernige Zellen. Virchow's Archiv Bd. 98, 1884.

Dass bei diesen die Zunahme der chromatischen Substanz sehr wechselt, diese Erfahrung ist schon an den kleineren Formen der Wanderzellen gemacht worden; sowie ja überhaupt die Uebereinstimmung in der Architectur und Structur zwischen diesen und den grossen vielkernigen Zellen nicht zu verkennen ist.

Betreffs der Beurtheilung des weiteren Geschickes der Riesenzellen ist die am lebenden Object beobachtete Abschnürung von Zellen besonders bedeutungsvoll (Fig. 12, 13 und 14, Taf. XIV). Indem ich bezüglich der Einzelheiten auf die obige Darstellung verweise, will ich hier nur hervorheben, dass sich die Abschnürung in doppelter Weise vollziehen kann. Bald zeigt die Riesenzelle kolbige, kernhaltige Ausläufer, welche, nachdem sie zuvor wiederholt eingezogen und wieder ausgesendet worden waren, endlich später oder früher abgeschnürt werden. Bald erfolgt die Abtrennung bei schwacher oder vollständig mangelnder Bewegung des Körpers der Riesenzelle in der Art einer vom Rande sich vollziehenden Ablösung. Dass bei vielen Riesenzellen eine fortschreitende Entwicklung überhaupt nicht stattfindet, wird später noch zu besprechen sein.

Diese Erörterungen über die in den Hollunderplättchen vorkommenden vielkernigen Zellen darf ich nicht abschliessen, ohne auf die Uebereinstimmung derselben mit den von mir^{1 u. 2}) im Knochenmark beschriebenen Riesenzellen betreffs Architectur und Structur hingewiesen zu haben. — Man trifft im Knochenmark gleichfalls zwei Formen: solche mit getrennten Kernen neben anderen, welche sehr complicirte Kernfiguren — ringförmige, verästigte, knäuelartig aufgerollte und netzförmig verbundene Kernbänder — enthalten, somit dieselben Arten wie in den Plättchen mit Ausnahme der letzteren, welche ich nicht mit Bestimmtheit nachzuweisen vermochte. Hinsichtlich der Structur verhalten sich die Riesenzellen im Knochenmark gleich denjenigen in den Plättchen; denn auch bei ihnen sind die Kerne und Kernfiguren bald chromatinarm, bald chromatinreich. Bei beiden Formen kommt eine randständige und endogene Abschnürung von Zellen vor. Dass

1) J. Arnold, Beobachtungen über Kerne und Kerntheilungen in den Zellen des Knochenmarkes. Virchow's Archiv Bd. 93, 1883.

2) J. Arnold, Weitere Beobachtungen über die Theilungsvorgänge an den Knochenmarkzellen etc. Virchow's Archiv Bd. 97, 1884.

degenerativo Erscheinungen an ihnen sich abspielen können, habe ich gleichfalls nicht unterlassen zu erwähnen.

Diese Mittheilungen hatten sich mannigfacher Kritik, aber wenig sachlicher Controle zu erfreuen. Ich bedaure dies lediglich aus dem Grunde, weil nach meiner Ueberzeugung von der Untersuchung dieser Zellformen interessante Aufschlüsse über die Vorgänge der Zell- und Kerntheilung überhaupt, die verschiedenen Typen derselben und deren gegenseitige Beziehung insbesondere zu erwarten sind. - Loewit (l. c.) bestätigt das Vorkommen dieser verschiedenen Formen der Riesenzellen im Knochenmark. Betreffs der Genese der vielkernigen Zellen hebt er hervor, dass solche im Inneren von Gefässen und durch Aufnahme von anderen Zellen entstehen können. Vorstellungen, welche betreffs der Entstehung der Riesenzellen überhaupt schon mehrfach geltend gemacht worden sind. Für eine dritte Form erkennt Loewit (l. c.) die Möglichkeit an, dass sie durch wiederholte innerhalb einer Zelle sich vollziehende Kernabschnürung bei ausbleibender Theilung des Zellleibes entstehen könne. Um zu erklären, wie bei den beiden erst erwähnten Formen so complicirte Kernfiguren zu Stande kommen, unterstellt Loewit die Möglichkeit, dass Kerne und Kernabschnitte von Zellen, welche sich zusammengelagert haben oder in einander eingewandert sind, verschmelzen können. Ueber das weitere Geschick dieser Zellen äussert sich Loewit wörtlich folgendermaassen: "Ich kann mich daher schon aus dem bis jetzt geschilderten Verhalten eines grossen Theils der an den genannten Localitäten vorkommenden Riesenzellen nicht der Anschauung von Arnold anschliessen, dass dieselben zur Neubildung weisser Blutkörper (?) in näherer Beziehung stehen; es ist mir vielmehr wahrscheinlich, dass regenerative Vorgänge, insofern es sich um Neubildung der gleichen oder einer nahe verwandten Zellart handelt, an den beschriebenen Formen der Riesenzellen überhaupt nicht vorkommen, dass dieselben vielmehr zu den degenerativen Vorgängen in einer näheren Beziehung stehen." Dass degenerative Vorgänge an den Riesenzellen des Knochenmarkes sich abspielen können, habe ich in den citirten Arbeiten mehrfach betont. Sollte Loewit durch die obige Fassung der Ansicht Ausdruck geben wollen, dass dies bei den Riesenzellen im Knochenmark der regelmässige Abschluss sei, so würde ich allerdings einer solchen nicht beipflichten können.

Dr. Julius Arnold:

Die Bedeutung der Arbeit Werner's¹) darf in dem Nachweis von Abschnttrungsvorgängen an dem Zellleib dieser Gebilde gefunden werden. Auch ich habe in den Hollunderplättchen ganz ähnliche Bilder gesehen (Fig. 24 c, Taf. XV). Geelmuyden²) betont, dass das Bemerkenswertheste an den Myeloplaxen ihr sehr complicirt gebauter Kern sei. Derselbe bestehe aus kleinen Kägelchen und Bändern, welche durch feine Fädchen verbunden sind und die verschiedenartigsten Figuren darstellen.

Sehr eingehend hat sich Denys³) mit den Riesenzellen des Knochenmarkes beschäftigt. Die complicirte Architectur der Kerne und Kernfiguren wird bestätigt; dagegen erkennt Denys eine Zunahme des geformten und diffusen Chromatins nicht an. Die dunkle Färbung der Kerne, welche er gleichfalls beobachtet hat, wird auf eine durch Retraction der Kerne bedingte Annäherung der Schlingen des Nucleinfadens zurückgeführt. Die Entstehung der complicirten Kernfiguren erklärt Denys durch Verschmelzung der buckelförmigen Hervortreibung der Kerne. Die Möglichkeit einer Einwanderung von Kernen und deren Verschmelzung weist Denys zurück. Derselbe hat an den Riesenzellen randständige Abschnürung und endogene Zellbildung beobachtet. Bezüglich der Ansicht, dass die dunkle Färbung der Kerne lediglich auf eine Annäherung der chromatischen Fäden zu beziehen sei, will ich nur bemerken, dass oben bereits erörtert wurde, in wie weit der eigenthümliche Glanz der lebenden Kerne und deren intensive Färbung am conservirten Objecte auf die von der Activität der Kerne abhängigen Veränderungen der Dichtigkeit der Kernsubstanz zurückzuführen sei. Das Resultat dieser Erwägungen war, dass die Lichtbrechungsverhältnisse der Kerne durch diese Vorgänge sehr wahrscheinlich beeinflusst werden, von einer Zunahme der chromatischen Substanz aber schon deswegen nicht abzusehen sei, weil auch diejenigen Kerne, an welchen Contractionserscheinungen nicht nachweisbar sind, eine grössere Zahl von chromatischen Fäden und

1) Werner, Ueber Theilungsvorgänge in den Riesenzellen des Knochenmarks. Virchow's Archiv Bd. 106, 1887.

2) Geelmuyden, Das Verhalten des Knochenmarks in Krankheiten etc. Virchow's Archiv Bd. 105, 1886.

3) Denys, La cytodiérèse des cellules géantes etc. Extrait de la Revue "La Cellule" Bd. II, 1886.



eine dunklere diffuse Färbung darbieten als andere. Die Möglichkeit, dass die netzförmigen Kerne durch Verschmelzen der Ausläufer eines Kernes entstehen, hatte auch ich erörtert und ich erkenne gerne an, dass diese Vorstellung am einfachsten diesen höchst merkwürdigen Befund erklärte; die ringförmigen Kerne scheinen ja direct auf ein solches Vorkommen der Verwachsung der Kernenden hinzuweisen; aber zwingend sind derartige Beob-Am lebenden Objecte habe ich solche Verachtungen nicht. schmelzungsvorgänge nicht feststellen können, so sehr ich darauf bedacht war. Ich wiederhole aber, dass damit die Möglichkeit der Verschmelzung der einzelnen Abschnitte desselben Kerns nicht in Abrede gestellt werden soll; dagegen ist es mir sehr fraglich, ob eine Verschmelzung zwischen Kernen ursprünglich getrennter Zellen zu einer Kernfigur, wie Loewit meint, angenommen werden darf. Es setzt dies voraus, dass die Zellen zunächst untereinander mit ihrem Protoplasma verschmelzen und dann deren Kerne. An verschiedenen Stellen wurde oben darauf hingewiesen, dass man am lebenden Objecte sehr häufig wahrnehmen kann, wie Zellen sich aneinander legen und dabei ihre gegenseitige Abgrenzung immer undeutlicher wird, bis sie endlich verschwindet. In den meisten Fällen konnte ich aber bei fortgesetzter Beobachtung nachweisen, dass sie sich wieder trennten. Eine Aufnahme von Zellpartikeln und ganzen Zellen findet ja zweifellos statt. Ob aber zwischen den Kernen solcher invaginirten Zellen und denjenigen der Mutterzelle Verschmelzungen sich vollziehen können, will mir ebenso fraglich dünken als die Verwachsung der Kerne ursprünglich getrennter Zellen überhaupt. Die Entstehung der complicirten Kernfigur einer Zelle auf solche Vorgänge zurückzuführen, dafür fehlt zur Zeit jeder thatsächliche Anhaltspunkt. - Auf der anderen Seite will ich nicht unterlassen, darauf aufmerksam zu machen, dass zwischen den Kernen der Mutterzelle und den Kernen der Zellen, welche in dieser eingeschlossen sind, Verbindungen getroffen werden. Ob es sich dabei um verzögerte endogene Zelltheilungen handelt, ob diese Kerne als Nebenkerne aufzufassen sind, auf die Erörterung dieser Fragen einzugehen, muss ich mir an dieser Stelle versagen.

Man hat gegen die von mir beschriebenen complicirten Kernfiguren die schon vielfach missbrauchte Einwendung gemacht, dass sie durch Reagentienwirkung erzeugte Artefacte seien. Ich hatte

Dr. Julius Arnold:

gehofft einer solchen Deutung durch den Hinweis vorbeugen zu können, dass die verschiedensten und insbesondere die bei solchen Untersuchungen gebräuchlichen Conservirungsmittel in Anwendung gekommen sind. Nachdem durch die angeführten Mittheilungen das Vorkommen solcher zusammengesetzten Kerngebilde bestätigt ist, finden sich vielleicht noch Andere bereit, diese zum Gegenstand einer eingehenden Untersuchung zu machen.

Auf die Möglichkeit der Verwechslung solcher Riesenzellen, namentlich derjenigen, welche complicirte Kernfiguren einschliessen mit zusammengesinterten Zellen, will ich nicht unterlassen aufmerksam zu machen. Zuweilen hat man am lebenden Objecte Gelegenheit zu beobachten, wie Wanderzellen zu grösseren Haufen sich vereinigen; manchmal liegen sie so dicht beisammen, dass ihre gegenseitigen Begrenzungen undeutlich werden. Ich hatte zunächst vermuthet, dass es sich um Confluenzerscheinungen und durch diese vermittelte Riesenzellenbildung handle. Bei längerer Beobachtung kann man aber diese Zellen eine nach der anderen wieder weiter wandern sehen. Wie das Conglomerat von Zellen sich gebildet hat, so löst es sich auch wieder auf. Am conservirten Objecte erscheinen diese Anhäufungen von Zellen als unregelmässig gestaltete Gebilde, welche meistens ihre Zusammensetzung aus vielen Zellen deutlich erkennen lassen. Doch kommt es vor, dass namentlich in der Mitte die Abgrenzungen undeutlich werden. Unter solchen Verhältnissen können diese zusammengesinterten Zellen leicht für Riesenzellen gehalten werden, da auch an diesen vom Rande aus gegen die Mitte verlaufende Einfurchungen des Protoplasmas, welche den einzelnen Abschnitten der Kernfiguren entsprechen, vorkommen.

Die in den obigen Zeilen über Architectur, Structur, Entstehung und Theilung der vielkernigen Zellen mitgetheilten Erfahrungen lassen sich in folgenden Sätzen zusammenfassen:

Aus grösseren und kleineren Wanderzellen können nach dem Typus der Fragmentirung vielkernige Zellen entstehen, wenn eine Theilung des Zellleibes zunächst ausbleibt.

Bei dicsen Vorgängen kommt es zuweilen zu der Bildung schr complicirter Kernfiguren, manchmal zu einer einfachen Abschnürung der Kerne.

Eine Zunahme der chromatischen Substanz wird zwar häufig, aber nicht immer beobachtet.

Von den Riesenzellen können sich, wie die Wahrnehmung am lebenden Objecte lehrt, theils mittelst Bildung von Fortsätzen, theils randständigkernhaltige Zellen abschnüren.

Das Vorkommen mitotischer Kerntheilungsfiguren in den Plättchen.

Es wurde oben über den Befund mitotischer Kerntheilungsfiguren sowohl in den Plättchen, sowie in dem dieselben umhüllenden Lymphthrombus und zwar namentlich in der Zeit vom vierten bis zum zwölften Tage berichtet. Meistens waren es Zweitheilungen, selten mehrfache Theilungen nach diesem Typus. So ziemlich alle Stadien der Mitose gelang es aufzufinden, dagegen war es mir nicht möglich, von der Anwesenheit einer achromatischen Spindel mich zu überzeugen, woraus keineswegs auf das Nichtvorhandensein derselben geschlossen werden soll. Da sich bemerkenswerthe Abweichungen von dem Typus der Mitose nicht herausgestellt haben, glaube ich auf eine ausführliche Beschreibung dieser Figuren verzichten zu sollen, obgleich es jetzt üblich ist immer wieder dieselben Bilder zu schildern.

Der Befund von Mitosen in den Plättchen ist deshalb so bedentungsvoll, weil er den Schluss nahe legt, dass die Wanderzellen sich nicht nur nach dem Typus der amitotischen, soudern auch nach demjenigen der mitotischen Theilung vermehren können. Durch den Hinweis, dass solche Kernfiguren erst am vierten Tag auftreten, also zu einer Zeit, in welcher vielleicht der Theilung der Wanderzellen bereits die Bedeutung eines von specifischer Leistung (etwa einer Bildung von Fibroblasten) begleiteten Vorganges zukommt, wird diese Vorstellung nur an Interesse gewinnen können. — Zunächst wird aber zu prüfen sein, ob an verwandten Zellarten das Vorkommen mitotischer Kerntheilungen festgestellt ist.

An den farblosen Zellen des Blutes sind Mitosen vielfach beobachtet und auf Theilungsvorgänge an den weissen Blutkörpern bezogen worden (Peremeschko, Flemming, Lavdowsky, Bizozzero und ich). Gegen diese Auffassung hat Loewit den Einwand erhoben, dass es sich in diesen Gebilden um irgend

Archiv f. mikrosk, Anatomic. Bd. 30.

welche Vorstufen der rothen Blutkörper handeln könne und deshalb derartige Befunde für das Vorkommen mitotischer Theilung an den weissen Blutkörpern nicht beweisend seien. Wenn auch dieser Einwurf nicht begründet sein mag, so wird es doch auch der Zeit nicht möglich sein, ihn zu widerlegen. Ausserdem wird bei der Verwerthung derartiger Vorkommnisse zu berticksichtigen sein, dass von den Gefässwänden aus, deren Endothelien unter den verschiedensten Verhältnissen mitotisch sich theilen, solche mitotische Figuren enthaltende Zellen dem Blut zugeführt werden können. Kultschizky¹) leitet aus dem Befund von karyokinetischen Figuren im Inneren der Gefässe am Netz neugeborener Hunde den Schluss ab, dass die weissen Blutkörper nach dem Typus der Karyokinese sich vermehren und folgert daraus weiter, dass die Zellen der Wirbelthiere überhaupt nur nach diesem Vorgang sich theilen. Dass diese Beobachtung weder in der einen noch in der anderen Hinsicht als beweisend angesehen werden darf, ergibt sich aus den obigen Erörterungen.

Noch weniger eindeutig wie die Befunde am Blut sind in dieser Hinsicht diejenigen am Knochenmark. Dass in diesem mitotische Theilungen jeder Zeit in grosser Zahl vorkommen, das ist durch die Untersuchungen Flemming's, von mir, Loewit's Werner's, Deny's, Geelmuyden's u. A. festgestellt; ja es darf dieses Object als ein zum Studium dieses Theilungsmodus besonders geeignetes bezeichnet werden. Ob aber die mitotischen Kernfiguren weissen Blutkörpern oder Uebergangsformen zu rothen oder fixen Bindegewebszellen oder sonstigen Knochenmarkzellen angehören, darüber liegen entscheidende Beobachtungen nicht vor.

Besonders grosse Erwartungen betreffs der Lösung der Frage, ob weisse Blutkörper oder diesen verwandte Lymphocyten karyokinetisch sich theilen können, hat man an den Nachweis der Mitosen in den Lymphdrüsen geknüpft, wie er zuerst von mir²) für

Digitized by Google

¹⁾ Kultschizky, Karyokinesis in farblosen Blutkörpern. Centralblatt für die medicinischen Wissenschaften 1887, Nr. 6.

²⁾ J. Arnold, Beiträge zur Anatomie des miliaren Tuberkels über Lymphdrüsentuberculose. Virchow's Archiv Bd. 87, 1882 und Ueber Kernund Zelltheilung bei acuter Hyperplasie der Lymphdrüsen und Milz. Virchow's Archiv Bd. 95, 1884.

pathologische, später von Flemming¹) für normale Verhältnisse geführt worden ist. Flemming erörtert die Frage ob diese Mitosen den Lymphzellen oder den fixen Bindegewebskörpern angehören und gelangt zu dem Schluss, dass es sich um die ersteren handle, deren Töchter allmählich in die Lymphbahn gelangen. Der Ansicht Flemming's ist grosser Beifall zu Theil geworden, andererseits ist auch der Widerspruch nicht ausgeblieben. Zunächst hat Loewit sich dagegen ausgesprochen, dass das Vorkommen mitotischer Kernfiguren in den Lymphdrüsen in dem Sinne der karyokinetischen Vermehrung der weissen Blutkörper ausgelegt werde. Die Ausführungen Loewit's lauten wörtlich: "Flemming fasste sämmtliche in diesen Organen enthaltene Zellen als zusammengehörig und als das Bildungsmaterial für weisse Blutzellen auf. Durch das von Flemming befolgte Entfärbungsverfahren wird eine solche Annahme allerdings nahe gelegt. Entfärbt man nämlich mit Hülfe des sauren Alkohols, in der von Flemming angegebenen Weise, so wird aus den feinen chromatischen Stützstrahlen der Farbstoff vollständig extrahirt und bleibt nur in den chromatischen Klumpen zurück, die dann, wie aus den Abbildungen Flemming's ersichtlich ist, als Kernkörperchen imponiren, da bei der Kleinheit der Zellen die Stützstrahlen sich in Form eines entfärbten Netzwerkes darstellen, das Flemming als die chromatische Gerütstsubstanz des ruhenden Kerns auffasst. Diese Zellen werden in ihrer Gesammtheit von Flemming als das Ruhestadium der in mitotischer Theilung begriffenen Zellen angesehen. Entfärbt man jedoch in etwas geringerem Grade, wie ich das in der Regel that, so treten ebenso wie bei der von mir angegehenen Methode die morphotischen Differenzen der beiden von mir beschriebenen Zellarten schärfer hervor". Loewit kommt somit zu dem Schluss, dass in den Lymphdrüsen neben der Mitose noch ein anderer Theilungsvorgang vorkomme: eine Ansicht, welche ich schon früher in meinen Arbeiten vielfach vertreten hatte. Denn auch ich wies darauf hin, dass an den Zellen der Lymphdrüsen namentlich unter pathologischen Verhältnissen ausser der Mitose oder indirecten Kerntheilung die Fragmentirung getroffen werde. Ob frei-

¹⁾ Flemming, Studien über Regeneration der Gewebe. Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. XXIV, 1884 und Schlussbemerkungen über die Zellvermehrung in den lymphoiden Drüsen, daselbst.

lich die Theilungsproducte dieses Vorganges ausschliesslich als Leukoblasten aufzufassen sind, wie Loewit meint, das scheint mir mindestens ebenso fraglich als die Berechtigung der Behauptung, dass die Lymphocyten nur nach dem Typus der Mitose sich vermehren. Erwähnen muss ich noch, dass Baumgarten neuestens versucht hat, den Beweis für die Abkunft der Mitosen in den Lymphdrüsen von den fixen Gewebszellen zu führen. Bei objectiver Erwägung aller zu berücksichtigenden Verhältnisse gelangt man zu dem Ergebniss: die weissen Blutkörper und Lymphkörper, sowie die entsprechenden Zellformen des Knochenmarkes, der Milz und Lymphdrüsen können sich wahrscheinlich nach dem Typus der Mitose vermehren, aber stringente Beweise liegen nicht vor; jedenfalls ist aber die Möglichkeit, dass diese Zellarten auch noch nach einem anderen Typus - dem der Fragmentirung sich zu theilen vermögen, nicht auszuschliessen. Durch die neueren Untersuchungen ist in dieser letzteren Hinsicht ein Aufschluss nicht erreicht worden, weil bei denselben Methoden zur Anwendung kamen, welche zur Auffindung der Mitosen, nicht aber anderer Theilungsfiguren geeignet sind.

Bei diesem Stand der Angelegenheit wäre es nun von Bedeutung, wenn auf Grund der Befunde in den Plättchen der Beweis zu führen wäre, dass die Wanderzellen nach dem Typus der Mitose sich theilen können und es scheint mir wohl der Mühe werth, die oben mitgetheilten Beobachtungen daraufhin zu prüfen. Leider ergeben sich aber sofort die Bedenken, ob nicht die mitotischen Figuren als verschleppte, in der Theilung begriffene rothe Blutkörper beziehungsweise verwandte Zellformen oder auf demselben Wege dahin gelangte Endothelien oder wandernde Theilungsproducte dieser angesehen werden müssen. Gegenüber dem erst erwähnten Einwand lässt sich allerdings geltend machen, dass dieselben auch in solchen Plättchen gefunden werden, in welche rothe Blutkörper nicht hineingelangt sind und dass Hämatoblasten, wie Loewit behauptet, nicht wanderungsfähig sind, sowie dass sie zu Zeiten wahrgenommen werden, in welchen ein mehr oder weniger weit gediehener Zerfall, aber nicht eine Neubildung solcher Zellarten erwartet werden darf. Aehnliche Gründe lassen sich auch gegen den zweiten Einwand in's Feld führen; es mag als sehr unwahrscheinlich angesehen werden, dass verschleppte Endothelien sich durch Mitose vermehren. Schwieriger wird die Abweisung der Möglichkeit sein, dass Endothelien oder fixe Bindegewebszellen, welche mobil geworden sind, unter solchen Verhältnissen nach diesem Typus sich theilen.

Mit Rücksicht auf die eben erörterten Verhältnisse wird man vielleicht sagen dürfen: es ist als wahrscheinlich anzuerkennen, dass die Wanderzellen nach dem Typus der Mitose sich vermehren können; aber eindeutige Thatsachen liegen nicht vor. Jedenfalls muss aber mit Rücksicht auf die beschränkte Zahl der Mitosen die Annahme zurückgewiesen werden, dass die Wanderzellen nur mitotisch sich theilen können. Der Befund von zahlreichen Fragmentirungen am lebenden Objecte und conservirten Präparate darf in dieser Hinsicht als entscheidend angesehen werden. Wollte man gegen die Beobachtung am ersteren einwenden, dass mitotische Vorgänge an lebenden Wanderzellen nicht mit Sicherheit wahrzunehmen und dass die vermeintlichen Fragmentirungen verkannte Mitosen seien; der Nachweis zahlreicher solcher Fragmentirungen an conservirten Präparaten muss als entscheidend zugegeben werden. Andererseits beweist die Beobachtung am lebenden Objecte, dass der Fragmentirung des Kerns eine Theilung des Zellleibes folgen kann.

Sollte durch spätere Untersuchungen zweifellos festgestellt werden, dass die Wanderzellen nach dem Typus der Mitose sich theilen können, so wird man dennoch in den Rückschlüssen auf das Vorkommen solcher bei den weissen Blutzellen, Lymphkörpern und den Zellen des Knochenmarkes, der Milz und Lymphdrüsen, sowie umgekehrt die grösste Vorsicht walten lassen müssen. Ob alle Wanderzellen ohne Weiteres als ausgewanderte weisse Blutoder Lymphkörper angesehen werden dürfen, muss als fraglich bezeichnet werden; ferner ist es sehr zweifelhaft, dass die weissen Blutkörper für sich, sowie diese einerseits, die Zellen der genannten Organe andererseits in morphologischer und biologischer Hinsicht identisch sind. Aber selbst wenn dem so wäre, so müsste man bei solchen Erwägungen immer noch die Möglichkeit in Rechnung bringen, dass diese Zellarten nach ihrem Uebertritt in Blut und Lymphe, beziehungsweise in die Gewebe ihre auf die Theilung bezäglichen Eigenschaften ändern. Die Vorstellung, dass diese Zellen unter den einen Verhältnissen, so z. B. bei der Bildung transitorischer Gewebe nach dem Typus der Fragmentirung, unter den anderen, wenn ihnen eine höhere Leistung zugemuthet wird,

z. B. bei der Entstehung bleibender Gewebe, nach demjenigen der Mitose sich vermehren, ist gewiss werth, auf ihre Berechtiguug geprüft zu werden.

Ob bei der Bildung der vielkernigen Zellen der Vorgang der Mitose eine Rolle spielt, in die Erörterung dieser Frage einzutreten, liegt um so mehr Veranlassung vor, als mehrfache Theilungen, allerdings sehr vereinzelt, auch in den Plättchen vorkommen. Es sind in dieser Hinsicht zwei Vorgänge denkbar: einmal, dass ein Kern nach dem Typus der Mitose wiederholt in zwei Theile sich abspaltet oder aber dass eine gleichzeitige Theilung in mehrere Kerne erfolgt. Während ich bei den von mir untersuchten Objecten niemals Befunde erhalten habe, welche auf die erst erwähute Entstehungsart der vielkernigen Zellen hinwiesen, machte ich schon in meiner ersten diesen Gegenstand betreffenden Arbeit¹) auf das Vorkommen mehrstrahliger Kernplatten und der dazu gehörigen Spindelfiguren aufmerksam, nachdem zuvor schon E b e r t h²) fadige Verbindungen zwischen jungen Kernen beschrieben hatte. Ich glaubte und glaube noch damit zuerst den Beweis geliefert zu haben, dass eine gleichzeitige mehrfache Theilung nach dem Typus der Mitose vorkommt. Auf meine Veranlassung und unter meiner Leitung hat Martin³) diese mehrfachen Theilungen noch eingehender untersucht und meine Angaben vervollständigt. Dann hat Waldstein⁴), damals Assistent am biesigen pathologischen Institut, mehrfache Kerntheilungen im menschlichen Knochenmark beschrieben; Befunde, welche von mir bestätigt wurden bei Gelegenheit einer sehr ausführlichen Erörterung⁵) der Bedeutung dieser Vorgänge der mehrfachen Mitose für die Entstehung der mehrkernigen Zellen. - Zu dieser historischen Darstellung war ich genöthigt, weil man ge-

1) J. Arnold, Beobachtungen über Kerntheilung in den Zellen der Geschwülste. Virchow's Archiv Bd. 78, 1879 (Taf. VI, Fig. 35 u. 36).

2) Eberth, Ueber Kern- und Zelltheilung. Virchow's Archiv Bd. 67, 1876.

3) Martin, Zur Kenntniss der indirecten Kerntheilung. Virchow's Archiv Bd. 86, 1881.

4) Waldstein, Ein Fall von progressiver Anämie etc. Virchow's Archiv Bd. 91, 1883.

5) J. Arnold, Ueber Kerntheilung und vielkernige Zellen. Virchow's Archiv Bd. 98, 1881.

glaubt hat, zwischen den Beobachtungen Martin's und den meinigen Widersprüche finden und demselben den Nachweis der mehrfachen Theilung nach dem Typus der Mitose zumuthen zu sollen. - Später sind mehrfache Kerntheilungen dieser Art auch von Anderen in Geschwülsten und sonstigen pathologischen Objecten, sowie im Knochenmark beobachtet worden (Pinto da Gama¹), Mayzel²), Podwysocki³), Denys⁴), Cornil⁵), Siegenbeck van Heukelem⁶), Tizzoni e Pog^{*}gi⁷). Trotz dieser allmählich ziemlich zahlreichen Beobachtungen darf dieser Typus der mehrtachen Kerntheilung dennoch als allgemein anerkannt nicht bezeichnet werden. Neuerdings hat Aoyama⁸) in einer Arbeit, welche allerdings recht wenig Sachkenntniss verräth, die von Flemming früher ausgesprochene, von diesem selbst aber aufgegebene Vermuthung reproducirt, dass die von mir beschriebenen Kernfiguren nichts anderes seien als misshandelte einfache Mitosen.

Wenn Siegenbeck van Heukelem hervorhebt, dass auf diese Weise mehrkernige Zellen entstehen können, so bin ich bereit dem beizupflichten; damit ist aber ein Novum nicht zu Tage gefördert, wie aus meiner zuletzt citirten Arbeit hervorgeht, in welcher ich die Beziehung der mehrfachen Mitose zu der Bildung.

1) Pinto da Gama, Untersuchungen über intraoculare Tumoren. Wiesbaden 1886.

2) Mayzel, Festschrift für Hoyer 1884. Wie ich aus den Angaben Waldeyer's (Karyokinese, Archiv für Anatomie 1887) ersche, hat Mayzel bei einer Axololt-Larve die mitotische Theilung einer Bindegewebszelle in vier Stücke in vivo beobachtet. Ich bedaure genauere Mittheilungen über diese, sowie andere in dieser Schrift niedergelegten Beobachtungen nicht machen zu können, obgleich ich durch die Liebenswürdigkeit des Verfassers, dem wir schon so vielfache Aufschlüsse über Kern- und Zelltheilung verdanken, in den Besitz der polnisch geschriebenen Schrift gelangt bin.

3) Podwysocki, Experimentelle Untersuchungen über die Regeneration der Drüsengewebe. Ziegler's Beiträge zur pathologischen Anatomie.
4) Denys (l. c.).

5) C_{0} c_{1} c_{2} c_{3} c_{3} c

5) Cornil, Sur un procédé de division indirecte des cellules par trois ^{*} dans les tumeurs. Compt. rend. d. l'acad. des sciences Bd. CIII, 1887.

6) Siegenbeck van Heukelem, Sarcome und plastische Entzündung. Virchow's Archiv Bd. 107, 1887.

7) Tizzoni e Poggi, sulla histogenesi del cancro dei testicoli; Rivista clinica di Bologna; 1886.

8) A o y a m a, Pathologische Mittheilungen. Virchow's Archiv Bd. 105, 1886.

Dr. Julius Arnold:

mebrkerniger Zellen ausführlich erörtert babe. Dass aber nur auf diesem Wege mehrkernige Zellen zu Stande kommen, das war in Anbetracht meiner früheren Mittheilungen schon sehr wenig wahrscheinlich und darf auf Grund der oben mitgetheilten Beobachtungen, denen zufolge nur vereinzelte mehrfache mitotische Theilungen, aber sehr zahlreiche vielkernige Riesenzellen in den Plättchen angetroffen werden, auf das Bestimmteste in Abrede gestellt werden. Das Verhalten der Kerne und Kernfiguren in den vielkernigen Zellen weist in nicht misszuverstehender Weise auf die Möglichkeit der Entstehung derselben nach dem Typus der Fragmentirung hin.

Mayzel (l. c.) gibt gleichfalls an, dass er bei der Bildung der Riesenzellen in dem sich regenerirenden Cornealepithel Mitosen vermisst habe. — Podwysocki meint, dass die mehrfache Mitose mit der Bildung mehrkerniger Zellen abschliesse und eine Theilung des Zellleibes nicht nachfolge. Dass diese Ansicht nicht haltbar ist, ergibt sich schon aus der Thatsache, dass man den achromatischen Spindelfiguren entsprechend bald seichte, bald tiefe Einschnütungen des Zellleibes genau wie bei der einfachen Mitose trifft. Man vergleiche in dieser Beziehung die Abbildungen Martin's (l. c. Taf. IV, Fig. 7—10). Es wurde oben angeführt, dass Mayzel die mitotische Theilung einer Bindegewebszelle in vier Abschnitte in vivo beobachtet hat; damit scheint mir ein weiterer sehr wichtiger Beleg dafür beigebracht zu sein, dass eine Zelle nach diesem Typus in mehr als zwei Theile zerlegt werden kann.

Bezüglich des Vorkommens der Mitose an Wanderzellen und verwandten Zellarten, sowie deren Bedeutung für die Entstehung von Riesenzellen ergeben sich folgende Erfahrungen:

Dass die Wanderzellen nach dem Typus der Mitose sich theilen können, ist zwar sehr wahrscheinlich aber nicht sicher erwiesen; dagegen steht fest, dass sie sehr häufig nach dem Typus der Fragmentirung sich vermehren.

Der Befund von Mitosen im Blute, in der Lymphe und in den lymphatischen Organen kann nicht als zwingender Beweisdaftrangesehen werden, dass die Lymphocyten gewöhnlich nach diesem Typus sich theilen noch weniger aber dafür, dass sie ausschliesslich nach demselben sich vermehren. Rückschlüsse von diesen Zellen auf Wanderzellen und umgekehrt sind nicht ohne weiters zulässig, weil diese Zellarten

nicht gleichwerthig sind und möglicher Weise unter verschiedenen Verhältnissen ihre auf die Theilung gerichteten Eigenschaften ändern.

Vielkernige Zellen entstehen in den Plättchen gewöhnlich nach dem Typus der Fragmentirung, viel seltener nach demjenigen der Segmentirung (Mitose).

Mitotische und amitotische Theilung, Segmentirung und Fragmentirung.

Die Wahrnehmung, dass an den grossen und kleinen Zellen des Knochenmarkes, der Lymphdrüsen, der Milz, sowie der Geschwülste ausser und neben mitotischen Theilungen Fragmentirungen vorkommen und dass diese bald mit, bald ohne Complication in der Architectur und Structur der Kerne sich vollziehen, ist für mich die Veranlassung gewesen, eine der indirecten Segmentirung entsprechende Form der Fragmentirung aufzustellen. Der Unterschied zwischen der indirecten Segmentirung und der indirecten Fragmentirung war aber, wie ich glaubte, dadurch gegeben, dass zwar bei beiden eine Zunahme der chromatischen Substanz, bei der letzteren aber eine einfache Kernzerschnürung erfolge, während bei der ersteren namentlich im Stadium der äquatorialen Umordnung höchst complicirte und charakteristische Vorgänge sich abspielen.

Diese Ausführungen sind vielfach missverstanden worden. Man hat, sehr häufig ohne Controluntersuchungen, namentlich an den in dieser Hinsicht so interessanten Riesenzellen des Knochenmarkes anzustellen, behauptet, dass ich es nur mit misshandelten Mitosen zu thun gehabt habe. Manche Autoren sind selbst zu dem Schluss gelangt, dass ich das Vorkommen der Mitosen insbesondere unter pathologischen Bedingungen leugne; wenigstens wird mancher unbefangene Leser aus den betreffenden Arbeiten einen derartigen Eindruck erhalten. Mit Rücksicht darauf bin ich genöthigt, meine Stellung in dieser Frage zu präcisiren und meinen Antheil an der Lösung derselben zu erörtern, so wenig das letztere meiner Neigung entspricht.

Nachdem schon von Eberth¹) und Mayzel²) auf das Vor-

1) Eberth, l. c. 1876.

2) Mayzel, Ueber eigenthümliche Vorgänge bei der Theilung der

kommen mitotischer Kerntheilungen unter pathologischen Bedingungen hingewiesen worden war, machte ich¹) meine Fachgenossen auf die Häufigkeit solcher Kerntheilungsfiguren in den verschiedenen Geschwülsten, Sarcomen und Carcinomen insbesondere, aufmerksam. Diese Arbeit schloss ich mit der Bemerkung: "Dass bei pathologischen Neubildungen reichliche Gelegenheit zu derartigen Stadien geboten ist. Möchte die darin enthaltene Aufforderung Beachtung finden, damit in der Geschichte dieser Frage auch von Seite der pathologischen Anatomen Bestrebungen und Erfolge zu verzeichnen sind." - Ich wies auf die Uebereinstimmung der Befunde mit denjenigen an anderen Objecten der Hauptsache nach und dem damaligen Stand unserer Kenntnisse entsprechend hin. Wie bereits erwähnt, habe ich schon damals (1879) das Vorkommen mehrfacher Theilungen nach dem Typus der Mitose festgestellt. - In den Beiträgen zur Anatomie des miliaren Tuberkels²⁻⁴) beschrieb ich mitotische Theilungen der Epithelien

Kerne in den Epithelzellen. Centralblatt für die medicinischen Wissenschaften 1875. Mayzel, Beiträge zu der Lehre von den Theilungsvorgängen des Zellkerns. Daselbst Nr. 11 u. 44, 1877.

1) J. Arnold, Ueber Kerntheilungen in den Zellen der Geschwülste. Virchow's Archiv Bd. 78, 1879.

2) J. Arnold, Beiträge zur Anatomie des miliaren Tuberkels, II. Ucber Nierentuberculose. Virchow's Archiv Bd. 83, 1881, p. 292.

3) J. Arnold, Beiträge zur Anatomie des miliaren Tuberkels, III. Ueber Tuberculose der Lymphdrüsen und Milz. Virchow's Archiv Bd. 87, 1882, p. 132. Der betreffende Passus lautet: "Nur auf die Thatsache möchte ich bei dieser Gelegenheit hinweisen, dass man in Lymphdrüsen, in welchen insbesondere mehr chronisch-hyperplastische Processe sich vollziehen, nicht selten, namentlich an etwas grösseren Zellen Kernfiguren zu beobachten Gelegenheit hat, welche den verschiedenen Phasen der indirecten Kerntheilung (Sterne, Knäuele, Spindeln) entsprechen etc."

4) J. Arnold, Beiträge zur Anatomie des miliaren Tuberkels; Ueber die disseminirte Miliartuberculose der Lunge, Virchow's Archiv Bd. 88, 1882 p. 424 heisst es: "Wenn ich trotzdem geneigt bin die beschriebenen grossen Zellen, welche bei den disseminirten Herden innerhalb der Alveolen sich anhäufen, als Abkömmlinge der Alveolarepithelien anzuerkennen, so bestimmt mich dazu nicht nur der Befund von mehrkernigen Zellen, sondern auch der von indirecten Kerntheilungsfiguren, sowohl an den Zellen, welche frei innerhalb der Alveolen liegen, als auch an dem wandständigen Epithel. Insbesondere aus dem letzteren Vorkommniss darf wohl der Schluss abgeleitet

in den Harnkanälchen, der Alveolarepithelien der Lungen und erwähnte das Vorkommen derselben bei chronischer Hyperplasie der Lymphdrüsen, sowie bei acuter Hyperplasie dieser sowohl als der Milz¹). Auch auf das Vorkommen einfacher und mehrfacher Mitosen im Knochenmark²u.³) ist an mehrfachen Stellen hingewiesen worden. Endlich habe ich noch des Befundes mitotischer Theilungen in den Epithelien der Lungenalveolen und Trachea bei eutzündlichen Zuständen gedacht⁴). Eine ausführliche Beschreibung der unter solchen Verhältnissen vorkommenden Mitosen habe ich allerdings nicht gegeben, weil ich eine solche in Anbetracht ihrer Uebereinstimmung mit den bekannten Formen für überflüssig hielt. Die grosse Mehrzahl der Beobachter, welche neuerdings z. B. über Hyperplasie der Lymphdrüsen und Milz Untersuchungen angestellt haben, thun meiner diesbezüglichen Angaben mit keiner Silbe Erwähnung; neuerdings hat Aoyama (l. c.) meine sämmtlichen auf

werden, dass die Alveolarepithelien unter solchen Verhältnissen sich theilen und vermehren können und dass diese Vorgänge bei der Anfüllung der Alveolen mit Zellen eine Rolle spielen."

1) J. Arnold, Ueber Kern- und Zelltheilungen bei acuter Hyperplasie der Lymphdrüsen und Milz. Virchow's Archiv Bd. 95, 1884, p. 61: "Es ist bereits früher erwähnt worden, dass bei der acuten Hyperplasie der Lymphdrüsen und Milz die Vorgänge der indirecten Fragmentirung die vorherrschenden seien. An dieser Stelle will ich hervorheben, dass diejenigen der indirecten Segmentirung (Mitose) seltener sind als ich nach den Befunden bei chronischer Hyperplasie der Lymphdrüsen und des Knochenmarkes erwartet hatte etc."

2) J. Arnold, Beobachtungen über Kerne und Kerntheilungen in den Zellen des Knochenmarkes. Virchows's Archiv Bd. 93, 1883.

3) J. Arnold, Weitere Beobachtungen über die Theilungsvorgänge an den Knochenmarkzellen und weissen Blutkörpern. Virchow's Archiv Bd. 97, 1884.

4) J. Arnold, Untersuchungen über Staubinhalation und Staubmetastage. Leipzig 1885, p. 74 und 108. An der letzteren Stelle heisst es: "Die Zahl solcher Figuren (in der Trachealschleimhaut) war an einzelnen Stellen eine ziemlich grosse; sie sind häufiger in den tieferen Schichten entsprechend den Ersatzzellen, kommen aber auch in den höheren Lagen der Epithelschichte vor. Ob diese Vorgänge nur der Regeneration dienen, ist schwer zu sagen; der Befund von indirecten Kerntheilungsfiguren in Zellen, welche im Schleimbelag eingebettet sind, weist auf die Möglichkeit hin, dass solche Theilungsvorgänge auch zur Desquamation in Beziehung stehen."

i

den Nachweis von Mitosen gerichteten Bestrebungen als "Versuch" stigmatisirt.

Zu den Mittheilungen über Fragmentirung war durch die Befunde an den grossen Zellen des Knochenmarkes der Anstoss gegeben worden. Bei der Untersuchung derselben hatte sich herausgestellt, dass insbesondere die Architectur, zum Theil auch die Structur der Kerne eine sehr bemerkenswerthe Complication darbieten und dass durch Abschnürung von den Kernfiguren neue Kerne entstehen können. Die Beobachtung, dass an den kleineren Zellen des Knochenmarkes, sowie der Lymphdrüsen und der Milz ähnliche Verhältnisse vorkommen, war die Veranlassung auch diese einer eingehenden Prüfung in dieser Hinsicht zu unterziehen. Bei der Beurtheilung dieser Mittheilungen sind die verschiedenartigsten "Missverständnisse" zu Tage getreten. Wie schon oben bemerkt, waren Manche, von der falschen Voraussetzung ausgehend, dass ich das Vorkommen von Mitosen läugnen wolle, bestrebt den Nachweis zu führen, dass diese Formen lediglich misshandelte, diesem Theilungstypus zugehörige Kernfiguren seien. Die Frage, ob ausser der Karyomitose noch ein anderer Theilungsvorgang unter solchen Verhältnissen an den Zellen sich vollziehen könne, kam dabei überhaupt nicht zur Erörterung, zum Theil allerdings deshalb, weil ausschliesslich zum Nachweis der Mitosen geeignete Untersuchungsmethoden in Anwendung gebracht worden waren. Die in den vorhergehenden Abschnitten berichteten Thatsachen sind weitere Belege dafür, dass ausser und neben den mitotischen Kerntheilungsvorgänge existiren, welche als eine Zerschnürung bald einfacher, bald der Architectur und Structur nach complicirter Kerne sich darstellten. Auf die Uebereinstimmung der complicirteren Formen mit den grossen Zellen des Knochenmarkes ist mehrfach hingewiesen worden. Dafür dass in diesen Fällen der Kerntheilung eine Abspaltung des Zellleibes nachfolgen kann, dürfen die obigen Mittheilungen als beweisend angesehen werden.

Der Vorschlag, die Bezeichnungen — directe und indirecte Kerntheilung — durch Fragmentirung und Segmentirung zu ersetzen, war mir durch die Wahrnehmung aufgedrungen worden, dass bei der vermeintlich einfachen Zerschnürung gleichfalls Complicationen der Architectur und Structur vorkommen, während diese doch durch die gesetzmässige Anordnung der chromatischen Fäden, insbesondere durch die Eigenartigkeit dieser im Stadium der

äquatorialen Umordnung, wie sie bei der Mitose in so typischer Weise sich vollzieht, unterschieden ist. - Je weiter wir in der Erkenntniss der Kerntheilungsvorgänge vorschreiten, desto mehr scheint es sich herauszustellen, dass wir aus der Zunahme der chromatischen Substanz allein, sowie aus den bei der Theilung vorkommenden activen Bewegungen des Kerns oder seiner Bestandtheile eine wirklich systematisch durchführbare Unterscheidung und treffende Bezeichnung nicht ableiten können. Die oben beschriebenen activen Bewegungen des Kerns, wie sie auch bei der Fragmentirung festgestellt werden konnten, liefern dafür weitere Belege. Die Bezeichnung mitotisch und kinetisch werden als unterscheidende von dem Augenblick an unbrauchbar, in welchem nachgewiesen wird, dass sowohl bei der Segmentirung, als auch bei der Fragmentirung eine Zunahme der chromatischen Substanz und eine Bewegung der Kernbestandtheile stattfindet.

Die Unterscheidung einer divisio per fila und granula, welche Kollmann vorgeschlagen und Loewit (l. c.) acceptirt hat, ist aus demselben Grunde nicht durchführbar; denn in beiden Fällen finden sich Fäden und Körner. Die wesentlichste Differenz zwischen den beiden Vorgängen ist der Mangel der äquatorialen Umordnung der chromatischen Gebilde und der damit wahrscheinlich zusammenhängenden Gesetzmässigkeit in dem Vorgange der Kernzerschnürung. Die Bezeichnung der Segmentirung und Fragmentirung hat meines Erachtens den Vorzug, dass sie mehr auf die Verhältnisse der äusseren Gestalt, als diejenigen der inneren Structur der sich theilenden Kerne Rücksicht nimmt und dadurch selbst dann noch als anwendbar sich erweisen wird, wenn auch für die letztere durch fortgesetzte Untersuchungen noch grössere Complicationen der Structur sich ergeben werden.

Damit ist aber eine andere Seite der Frage, welche noch einer kurzen Erörterung bedarf, berührt, ob zwischen Fragmentirung und Segmentirung überhaupt die principiellen Differenzen bestehen, wie man im Allgemeinen anzunehmen pflegt. Schon in der ersten Arbeit, in welcher ich auf Grund der Beobachtungen an den grossen Zellen des Knochenmarkes zwischen je zwei Arten der Fragmentirung und Segmentirung unterschieden habe, wurde von mir auf die Möglichkeit, dass nur graduelle Abweichungen vorliegen könnten, aufmerksam gemacht¹). "Die eben geschilderten

1) Virchow's Archiv Bd. 93, p. 35.

ł

Arten der Theilung sind in ihren typischen Repräsentanten charakteristisch genug. Auf der anderen Seite darf ich nicht unterlassen zu erwähnen, dass es Formen giebt, deren Einreihung in das obige Schema zweifelhaft erscheinen kann" und weiter unten auf derselben Seite: "dass auch zwischen den complicirten Kernfiguren, welche einem dieser beiden Vorgänge ihre Entstehung verdanken, eine Verwechslung möglich ist, habe ich oben bereits angeführt. Mit Rücksicht auf diese Erfahrung liegt der Gedanke nahe, dass die Vorgänge doch nicht so heterogener Art seien, wie man bei der Berücksichtigung nur der typischen Formen anzunehmen geneigt sein dürfte". Weiter unten: "Dazu kommt, dass diese Vorgänge sich offenbar nicht ausschliessen, vielmehr derselbe Kern erst nach dem Typus der indirecten Fragmentirung sich vermehren und die Abschnürungsproducte durch indirecte Segmentirung (Mitose) sich weiter theilen können"; dieselbe Seite letzte Zeile: "Es hat keinen Zweck die verschiedenen Fälle, die in dieser Hinsicht zu berücksichtigen waren, weiter auszuführen, weil sie sich von selbst ergeben. Ich bin in eine Erörterung dieser Verhältnisse nur eingetreten, um anzudeuten, dass möglicher Weise die Unterschiede zwischen den aufgestellten Typen weniger tiefgreifend sind, als man dies bei alleiniger Untersuchung der ausgesprochensten Formen erwarten sollte."

Diese Citate gentigen wohl, um zu zeigen, dass ich schon bei der Aufstellung der verschiedenen Formen darauf bedacht war, auf die Beziehung zwischen denselben aufmerksam zu machen. Der Erfolg war allerdings ein anderer als ich erwartet hatte. Diese Ausführungen mussten als Beweis dafür dienen, dass ich es nur mit "misshandelten Mitosen" zu thun gehabt habe. Neuerdings haben Loewit, Carnoy und Denys betreffs der Zusammengehörigkeit der verschiedenen Theilungsformen ähnliche Ansichten ausgesprochen. Am Bestimmtesten lautet die Aussage Waldeyer's¹), welcher unter Bezugnahme auf die Arbeiten Sattler's, Pfitzner's und Zacharias' folgendermaassen sich äussert: "Ich möchte nach eben diesen Befunden jetzt die Schranke zwischen einer directen und indirecten Kerntheilung ganz fallen lassen. Es gibt nur eine Art der Kerntheilung und zwar, wenn wir von dem Kernkörperchen absehen, nach dem Remak'schen Schema, wobei der Kern,

¹⁾ Waldeyer, Ueber Karyokinese. Archiv für Anatomie 1887, p. 22.

wie später die Zelle in einer bestimmten Ebene, der Theilungsebene, in zwei meist gleiche Hälften durchgeschnürt wird. Wir haben nur jetzt, Dank den verbesserten technischen Verfahrungsweisen, kennen gelernt, dass dabei gewisse Bestandtheile des Kerns, die sogenannten Kerngerüste, besondere Umformungen erleiden, sich besonders gruppiren und auf ihre Art in zwei Hälften zerlegen; alles dies aber stets innerhalb des Rahmens der sich in alter Weise theilenden Gesammtfigur". - Wie aus dem Mitgetheilten hervorgeht, habe ich von jeher mit der Möglichkeit gerechnet, dass Uebergänge zwischen Mitose und Fragmentirung vorkommen und dass die Differenzen zwischen diesen beiden Theilungsvorgängen doch nicht von so principieller Bedeutung sind, wie man auf Grund unserer bisherigen Erfahrungen im Allgemeinen anzunehmen pflegt; auf der anderen Seite bleiben meines Erachtens einige wichtige Unterschiede vorerst bestehen. Bei der Fragmentirung fehlt die typische Anordnung der chromatischen Fäden im Stadium der äquatorialen Umordnung; auch das Verhalten der (chromatischen) Kernmembran ist bei der Fragmentirung ein anderes; ihre Contourirung bleibt meistens eine scharfe; möglicher Weise steht damit im Zusammenhang, dass die achromatische Figur bei der Fragmentirung gewöhnlich vermisst wird.

Degenerationserscheinungen an den Wanderzeilen und grossen vielkernigen Zellen.

Die Zerfallserscheinungen, welche an den Wanderzellen unter solchen Verhältnissen getroffen werden und oben beschrieben wurden, sind, wie ich glaube, nicht gleichwerthig. Ich will in dieser Beziehung zunächst hervorheben, dass dieselben zuweilen erst bei der Betrachtung des überlebenden Objectes sich einstellen, während andere bereits vorhanden sind, auch wenn man die Plättchen ohne Verzug einer Prüfung unterzieht. In dem letzteren Falle dart um so mehr angenommen werden, dass sie bereits innerhalb der Lymphsäcke sich eingestellt hatten, als sie unter Verhältnissen getroffen wurden, bei welchen degenerative Vorgänge überhaupt erwartet werden durften.

Was die erst erwähnten Formen anbelangt, welche erst am überlebenden Object auftreten und mit Rücksicht darauf vielleicht zweckmässig als arteficielle bezeichnet werden, so verräth sich deren Entstehung, wie schon Kühne, Engelmann, Thoma, Lavdowsky u. A. erwähnen, durch trägere Bewegungen; die Ausläufer werden kürzer und plumper und schliesslich erscheint die Zelle mit kolbigen oder rundlichen Auswüchsen besetzt. mer vollzieht sich eine sehr wesentliche Veränderung an dem Protoplasma, welches wie grobgranulirt aussieht und lockerer gefügt Zunächst machen sich Zerfallserscheinungen an der erscheint. Oberfläche bemerkbar, indem sich grössere und kleinere Protoplasmapartikelchen ablösen, von welchen die ersteren manchmal noch Bewegungen ausführen, um dann noch weiter zu zerfallen und endlich zu verschwinden. Nicht selten treten während des Zerfalls Vacuolen im Zellleib auf. Kerne oder Kernfragmente habe ich in solchen sich ablösenden Abschnitten niemals wahrgenommen; auch nicht wenn ich solche Präparate conservirte und dann einer abermaligen Untersuchung unterwarf. Der Kern wird zunächst deutlicher, ebenso die Kernfäden in ihm; später wird die Abgrenzung des Kerns immer undeutlicher und verschwindet endlich Manchmal erfolgt dieser Untergang der Kernwandschichte ganz. nicht an allen Stellen gleichzeitig; dieselbe erscheint dann wie angenagt. Auch eigenthümliche Umordnungen der chromatischen Fäden kommen vor, welche zu rundlichen und eckigen, grösseren und kleineren glänzenden Gebilden umgestaltet werden.

Die Beschreibung dieser "arteficiellen" Veränderungen ist deshalb etwas ausgeführt worden, weil entsprechende Metamorphosen an dem überlebenden Object, sofort nachdem es den Lymphsäcken entnommen wurde, sowie an gut conservirten Präparaten getroffen werden (Fig. 30, Taf. XVI). Bemerken will ich noch, dass man solche Untersuchungen nicht nur an Chromosmiumessigsäure- und Chromameisensäurepräparaten anstellen darf, sondern dass man seine Beobachtungen an Alkoholpräparaten controliren Nach meinen Erfahrungen zeigt das Protoplasma an den muss. ersteren immer stärkere Veränderungen als an den letzteren; nicht selten ist die periphere Schichte des Zellprotoplasmas wie eine Membran von der übrigen Zelle abgehoben; Veränderungen, welche ich am überlebenden Objecte niemals wahrnahm. Ich habe die Wirkung der Chromgemische wiederholt auf diese Eigenschaft in der Weise geprüft, dass ich die Objecte zuerst in überlebendem Zustande durchmusterte und dann in diese einlegte. Bei solchen

Versuchen kann man sich leicht davon überzeugen, dass diese Gemenge das Protoplasma der Wanderzellen mangelhaft conserviren.

Die innerhalb der Lymphsäcke eingetretene Degeneration des Zellleibes macht sich am überlebenden und conservirten Objecte durch eine lockere Fügung des Zellprotoplasmas und eine Unregelmässigkeit der Zellcontouren bemerkbar, welche vielfach unterbrochen erscheinen. An Eosinpräparaten färbt sich der Zellleib zuweilen ziemlich intensiv; die eigenthümliche Granulirung desselben, sowie die grösseren und kleineren Vacuolen treten dann sehr deutlich hervor. Im weiteren Verlauf nimmt der Zellleib immer mehr an Umfang ab, bis schliesslich nur Reste von Protoplasma der Oberfläche anhaften (Fig. 30, Taf. XVI).

Sehr wechselnd sind die bei der Degeneration eintretenden Metamorphosen am Kern. Manchmal wird dieser einfach heller, die Fädchen und Körner in demselben kleiner, die Kernmembran dünner, bis endlich der Kern ganz verschwindet (Fig. 30, Taf. XVI); oder aber der Kern zeigt an manchen Stellen eine lichte Unterbrechung seiner Contouren und sieht wie angenagt aus; der Abschluss ist derselbe wie im vorigen Falle. Immer vollziehen sich diese Umwandlungen unter mehr oder weniger beträchtlicher Volumenabnahme des Kerns; nur wenn secundäre Imbibition und Quellung an ihm sich einstellen, erscheint er als eine vergrösserte helle lichte Blase.

Ausserdem kommen aber unter solchen Verhältnissen eigenthümliche Umwandlungen der chromatischen Substanz vor. Dieselbe zieht sich nach verschiedenen Stellen des Kerngerüstes zurück und stellt so im Kerninneren gelegene rundliche und eckige, grössere und kleinere stark glänzende und intensiv sich färbende Gebilde dar, die im weiteren Verlauf der Degeneration kleiner werden und schwinden, während auch an der Kernmembran Auflösungserscheinungen sich bemerkbar machen. Eine solche Anhäufung chromatischer Substanz kann sich auch an der Kernmembran vollziehen. Es entstehen kuglige dreieckige oder halbmondförmige symmetrische gelegene Verdickungen, welche dann durch dunkle Bälkchen verbunden sein können. Auch in diesem Falle wird eine Volumenabnahme des Kerns niemals vermisst.

Zuweilen trifft man höchst complicirte Kernfiguren, welche mit den bei Theilungsvorgängen auftretenden eine weit gehende Uebereinstimmung zeigen, aber zweifellose Degenerationserschei-Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. 30. 19

ì

279

nungen darbieten. Die Contouren der oft intensiv gefärbten Kernfiguren sind vielfach unterbrochen wie angenagt, einzelne Abschnitte derselben verschmälert oder das ganze Gebilde erscheint eigenthtimlich geschrumpft. Fadenstructuren können in ihnen auch, wenn sie heller gefärbt sind, nicht nachgewiesen werden. Am Zellleib erkennt man deutliche Zerfallserscheinungen.

Auch einfache und mehrfache Mitosen werden im Zustand der Degeneration getroffen.

Die Kerndegeneration vollzieht sich also unter wesentlich verschiedenen Erscheinungen. Die erst beschriebene Form ist charakterisirt durch eine fortschreitende Aufhellung des Kerns; es entspricht dieselbe derjenigen Erscheinung, welche mau als einfache Necrose zu bezeichnen pflegt.

In dem zweiten Fall kommt es zu einer eigenthümlichen Umordnung der chromatischen Substanz, wie sie an den Epithelieu schon vor längerer Zeit von Pincus, Klein, Unna und ueuerdings von Pfitzner¹) u. A. beschrieben worden und an den Drüsenzellen bei Secretionsvorgängen als sehr häufige Vorkommnisse bekannt sind. Bezüglich der lymphoiden Zellen hat Neumann²) schon auf solche Erscheinungen aufmerksam gemacht; sehr eingehend sind sie von Loewit³) darauf hin untersucht worden. Neuestens haben Pfitzner, Kraus⁴), Cornil⁵), Siegenbeck van Heukelem⁶) u. v. A. diesen Erscheinungen ihre Aufmerksamkeit zugewendet.

Was endlich die complicitteren Formen anbelangt, so sind sie den soeben erwähnten insofern nicht gleichwerthig, als es sich nicht um Erscheinungen handelt, welche einer Degeneration ihre Entstehung verdanken, sondern um Kerntheilungsfiguren, welche nicht fortschreitend sich entwickelt haben, sondern der Degeneration verfallen sind. Dass solche Vorgänge vorkommen, d. h. Kerne

3) Loewit, l. c.

4) Kraus, Ueber die in abgestorbenen Geweben spontan entstehenden Veränderungen. Archiv für experimentelle Pathologie Bd. XLVI, 1886.

- 5) Cornil, l. c.
- 6) Siegenbeck von Heukelem, l. c.

¹⁾ Pfitzner, Zur pathologischen Anatomie des Zellkerns. Virchow's Archiv Bd. 103, 1885.

²⁾ Neumann, Neue Beiträge zur Kenntniss der Blutbildung. Archiv der Heilkunde Bd. LV.

zur Theilung angeregt werden und dann vor vollzogener Theilung zu Grunde gehen können, scheint mir zweifellos. Der Befund von einfachen und mehrfachen Mitosen, welche degeneriren, sowie der von Flemming¹) geführte Nachweis, dass bei Follikelschwund verzerrte karyokinetische Figuren vorkommen, dürfen in diesem Sinne als beweisend betrachtet werden. Ich habe oben erörtert, warum die nach dem Typus der Fragmentirung sich theilenden Kerne nicht als Degenerationserscheinungen gedeutet werden dürfen und dass das Vorkommen von Degenerationen an ihnen nicht in dem Sinne ausgelegt werden kann, als ob der Vorgang der Theilung nach dem Typus der Fragmentirung ein degenerativer und die dabei entstehenden Formen Degenerationserscheinungen seien. Es durfte diese Auffassung als irrige schon deshalb zurttekgewiesen werden, weil der Beweis zu erbringen war, dass in solchen Fällen auf die Kerntheilung eine Zelltheilung folgen kann. - Berücksichtigt man andererseits, dass in den verschiedenen Stadien der Kerntheilung eine Degeneration einzutreten vermag, so erklärt sich das Vorkommen derartiger compliciter zerfallender Kernfiguren viel einfacher. Die Deutung derselben als degenerirte Kerntheilungsfiguren scheint mir viel sachgemässer als die Vorstellung, dass die Entstehung dieser Gebilde mit ihrer complicirten Architectur auf eine Degeneration bezogen werden müsse.

Vom morphologischen Standpunkte aus dürfte es sich empfehlen verschiedene Arten der Kerndegeneration zu unterscheiden:

1) Einfacher Kernschwund, ohne Umordnung der chromatischen Substanz.

2) Nucleäre Degeneration, Kernschwund mit Umordnung der chromatischen Substanz.

3) Degenerirte Kerntheilungsfiguren, abortive Kerntheilung.

STATE OF LEVILLE

Dass es in manchen Fällen schwierig sein mag, namentlich die beiden letzten Formen zu unterscheiden, ist nicht in Abrede zu stellen. Ob z. B. die Kerne, welche aus symmetrisch aufgestellten und durch Fäden verbundenen kugeligen oder eckigen Gebilden bestehen, der zweiten oder dritten Art beizuzählen sind, mag zweifelhaft erscheinen. Höchst auffallend war es mir, dass bei

1) Flemming, Ueber die Bildung von Richtungsfiguren in Säugethiereiern beim Untergang Graaf'scher Follikel. Archiv für Anatomie 1885. solchen Kernen ganz feine lichte Streifen wahrzunehmen sind, welche zwischen den an der Kernmembran gelegenen Gebilden verlaufen (Fig. 30 x, l', m', n', Taf. XVI).

Wenn somit die Degenerationsvorgänge insbesondere am Kern in verschiedener Weise ablaufen können, so gibt es andererseits Anzeichen derselben, welche niemals vermisst werden; ich meine die Volumenabnahme von Zelle und Kern und die Zerfallserscheinungen am Protoplasma, welche bisher vielleicht zu wenig berücksichtigt wurden, sowie endlich die fortschreitende Abnahme der chromatischen Substanz des Kerns, sei es mit, sei es ohne Umordnung derselben und das Verschwinden der chromatischen Fäden insbesondere.

Es wurde oben nachgewiesen, dass Zellen, welche mehrere oder viele Kerne enthalten, früher oder später noch Theilungserscheinungen an ihrem Leibe darbieten können, während solche hei anderen Zellen ausbleiben (abortive Zelltheilung). Man hat auch diese vielkernigen Zellen sämmtlich als der Degeneration bestimmt betrachtet. Dass dies nicht zulässig ist, ergibt sich aus dem Gesagten. Andererseits ist nicht zu bezweifeln, dass Degenerationserscheinungen an solchen Kernen und Zellen häufig genug vorkommen. Dieses Verhalten ist wohl die Veranlassung zu einer solchen Annahme geworden.

Schliesslich muss noch der Degenerationen Erwähnung geschehen, welche an Zellen, die andere Zellen einschliessen, vorkommen. Auch bei ihnen werden eigenthümliche Veränderungen des Kerns, beziehungsweise der Kerne, welche gewöhnlich an die Peripherie gedrängt sind, getroffen; ebenso kann das Protoplasma der Mutterzelle Anzeichen eines Zerfalls zeigen. Die eingeschlossenen Zellen sind dabei sehr häufig nicht, zuweilen aber gleichfalls degenerirt.

Progressive Metamorphosen der Wanderzellen.

Geschichtliches.

Die Lösung der Frage, ob und in wie weit die Wanderzellen, beziehungsweise die weissen Blutkörper einer fortschreitenden Umwandlung fähig sind oder degenerativ zu Grunde gehen, ist auf verschiedenen Wegen angestrebt worden.

Eine hervorragende Rolle hat dieselbe bei der Beurtheilung

derjenigen Vorgänge gespielt, welche bei der sogenannten Organisation des Thrombus sich vollziehen. Virchow¹), C. O. Weber, Billroth, Kocher und Rindfleisch hatten auf die Möglichkeit hingewiesen, dass die durch den Akt der Gerinnung in den Thrombus eingeschlossenen weissen Blutkörper durch weitere Umwandlung zu der Organisation beitragen könnten. - Aus dem Befunde zinnoberhaltiger Zellen in Thromben von Gefässen, deren Aussenseite mit Zinnober bestrichen worden war, zogen Recklinghausen und Bubnoff den Schluss, dass contractile Zellen den Zinnober in sich aufnehmen und durch die Venenwand in das Innere der Vene selbst bis zum Centrum des Thrombus hinein transportiren und dass diese in ausgiebiger Weise an der Organisation des Thrombus sich betheiligen können. Thiersch hat gegen diese Schlussfolgerung den Einwand erhoben, dass der Zinnober, auch ohne an Wanderzellen gebunden zu sein, den Ort verändere, indem er durch plasmatische in dem Netz intercellulärer Gänge circulirende Ströme mitgenommen, nach innen geführt und an in loco befindliche Zellen abgegeben werde. Thiersch spricht die Hauptrolle bei der Organisation des Thrombus den Endothelzellen der Gefässwand zu und ihm stimmen Waldeyer, Tschausoff, Ranvier, Durante, Leboucq, Auerbach, Riedel, Czerny, Baumgarten²), Raab³), Senn⁴), Heucking⁵) u. A. im Wesentlichen zu. Czernay⁶) und Mayer⁷) nehmen eine vermittelnde Stellung ein. Der erstere schreibt den Endothelien die Hauptrolle bei der Organisation zu, ohne die Möglichkeit der Betheiligung der weissen Blutkörper zu leugnen. Mayer ist der

1) Bezüglich der Literaturnachweise vergleiche man Baumgarten, Die sogenannte Organisation des Thrombus und Recklinghausen. Handbuch der allgemeinen Pathologie.

2) Baumgarten, l. c. 1877.

3) Raab, Entwicklung der Narbe im Blutgefäss etc. Archiv für klinische Chirurgie Bd. 23, 1879.

4) Senn, Experiment. reseaches on cicatrication in bloodvessels after ligatur. Centralblatt f. Chirurgie 1885.

5) Heucking, Ueber die Organisation des Thrombus. Dorpater Dissertation 1886.

6) Czernay, Ueber den Verschluss der Gefässe bei der Acupressur. Centralblatt für die medicinischen Wissenschaften 1868, Nr. 50.

7) Mayer, l. c.

ł

And Links

3

Dr. Julius Arnold:

Ansicht, dass diese die wichtigeren Factoren seien. Besonders eingehend haben sich mit dieser Frage Baumgarten!), Senftleben²), sowie neuerdings Burdach³) beschäftigt und die Lösung insbesondere auf experimentellem Wege angestrebt. Baumgarten war bei seinen Untersuchungen zu dem Resultate gelangt, dass bei der sog. Organisation des Thrombus die Wucherung des Gefässendothels in hervorragender Weise betheiligt sei, ausserdem aber die sog. Vascularisation der Thromben durch eine von der Unterbindungsstelle her und durch seitliche Rissstellen in das Gefässlumen eindringende entzündliche Wucherung der Gefässwand und des umliegenden Gewebes zu Stande komme. Eine von diesen Vorgängen unabhängige Organisation stellt Baumgarten in Abrede. Die Thrombusbestandtheile seien weder direct noch unter Beihülfe anderer Elemente im Stande in ein wirkliches Gewebe überzugehen. Dass mit dem Granulationsgewebe weisse Blutkörper in das Lumen des Gefässes eindringen können, gibt Baumgarten zu; derselbe erkennt aber nicht an, dass damit deren active Rolle bei der Gewebsbildung im unterbundenen Gefäss erwiesen sei. Um eine Betheiligung der Wanderzellen bei der Organisation des Thrombus festzustellen, wurden von Senftleben abgetödtete ligirte Gefässstücke in die Bauchhöhle versenkt. Er kam zu dem Resultat, dass der bindegewebige Verschluss zweifellos ohne jede Betheiligung der Gefässendothelien allein durch Vermittlung der Wanderzellen, welche hauptsächlich an der Unterbindungsstelle, zum geringen Theil an anderen Stellen der Gefässwand hindurch treten, zu Stande kommon. Die Wanderzellen sollon sich zu epithelioden Zellen, zu Riesenzellen, Spindelzellen und in letzter Linie zu Bindegewebe umwandeln können. Bei der Wiederholung der Senftleben'schen Versuche kam Baumgarten zu anderen Ergebnissen. Er traf im Lumen der zwischen den Ligaturen befindlichen Gefässabschnitten weder freie Wanderzellen noch Gewebe. dagegen in denjenigen Abschnitten, welche ausserhalb der Ligaturen gelegen waren, dieselben Bilder wie Senftleben. Baum-



¹⁾ Baumgarten, Zur Lehre von der sog. Organisation des Thrombus. Virchow's Archiv Bd. 78, 1879.

²⁾ Senftleben, Ueber den Verschluss der Blutgefässe nach der Unterbindung. Virchow's Archiv Bd. 77, 1879.

³⁾ Burdach, Ueber den Senftleben'schen Versuch etc. Virchow's Archiv Bd. 100, 1885.

garten erkennt deshalb die Versuche Senftleben's nicht als beweisend an und stellt den Satz auf: es liege nicht ein einziger stringenter Beweis dafür vor, dass ein emigrirter Leukocyt sich in eine bleibende Bindegewebszelle umwandeln könne. Durch die Einwände veranlasst, welche Cohnheim (allgemeine Pathologie) gegen die Beweiskraft der zuletzt angeführten Versuche Baumgarten's geltend gemacht hatte, unternahm Burdach eine Wiederholung derselben und fand, dass es in den ligirten Abschnitten der Gefässe nur dann zu einer Gewebsentwicklung komme, wenn von den Enden oder durch die Rissstelle herein eine continuirliche Gewebsbildung möglich sei. In der neuesten Zeit hat man auch den Befund von Mitosen (Pick)¹) bei der Endarteriitis obliterans per ligaturam verwerthet, um die Betheiligung der Endothelien und fixen Gewebselemente zu illustriren.

Ganz ähnlich ist der Stand der Frage bezüglich der Heilung der Gefässwunden (Schultz²), Pfitzer⁸) und Zahn⁴).

Unterwirft man die mitgetheilten Versuchsresultate einer vorurtheilsfreien Prtifung, so gelangt man zunächst zu dem Ergebniss, dass eine Vermehrung der Endothelien, sowie anderer fixer Gewebselemente bei der Organisation des Thrombus stattfindet. Beztiglich der Verwerthung des Befundes von Mitosen in dieser Hinsicht wird man allerdings sehr vorsichtig sein müssen, weil das Vorkommen mitotischer Theilungen an Wanderzellen zwar nicht bewiesen, aber auch nicht widerlegt ist, somit auf eine Theilung fixer Gewebselemente nur dann geschlossen werden darf, wenn die mitotischen Kernfiguren als diesen zugehörig nachgewiesen werden könnten, was unter solchen Verhältnissen meistens seine grosse Schwierigkeit haben wird. — Die Betheiligung der weissen Blutkörper, welche bei der Gerinnung in den Thrombus eingeschlossen wurden, ist zwar nicht sehr wahrscheinlich, viel eher ihre Degenera-

1) Pick, Ueber die Rolle der Endothelien bei der Endarteriitis post ligaturam. Zeitschrift für Heilkunde Bd. 6, 1886.

2) Schultz, Vernarbung von Arterien nach Unterbindungen und Verwundungen. Deutsche Zeitschrift für Chirurgie Bd. 9, 1878.

3) Pfitzer, Ueber den Vernarbungsvorgang an durch Schnitt verletzten Blutgefässen. Virchow's Archiv Bd. 77, 1877.

4) Zahn, Untersuchungen über die Vernarbung von Querrissen der Arterienintima und -media nach Umschnürung. Virchow's Archiv Bd. 96, 1886.

285

tion zu erwarten; dagegen muss eine Einwanderung (Recklinghausen und Rubnoff) durch die lebende Gefässwand hindurch mindestens als möglich anerkannt werden. Die Befunde Thiersch's weisen zwar auf die Thatsache hin, dass auch ohne Vermittlung von Wanderzellen ein Transport der Zinnoberkörnchen nach dem Innern der Gefässe stattfinden kann; schliessen aber das Vorkommen einer Einwanderung von Zellen dahin nicht aus. Die Versuche an abgetödteten Gefässen beweisen nichts in dieser Hinsicht, weil die Bedingungen für die Einwanderung und Durchwanderung an der lebenden Gefässwand ganz andere sein müssen. Aus der Beobachtung, dass an den gehärteten Arterienstücken eine solche nicht vorkommt und die Gewebsbildung nur auf präexistenten oder künstlich erzeugten Wegen in's Gefässlumen continuirlich sich vorschiebt, darf auf das Verhalten der weissen Blutkörper unter anderen Bedingungen nicht geschlossen werden.

Um Beweise für die Möglichkeit der fortschreitenden Metamorphose der Wanderzellen zu finden, hat man noch andere Wege eingeschlagen. Die Erfahrung, dass weisse Blutkörper in die Maschen von Schwämmen und Kork einzuwandern und sich dort anzusiedeln vermögen, ist für Ziegler (l. c.) die Veranlassung geworden, Glaskammern zu construiren, dieselben in das Unterhautzellgewebe einzuschieben und die unter solchen Verhältnissen sich vollziehenden Umwandlungen der in dieselben eingewanderten Zellen unter Ausschluss der Betheiligung der fixen Gewebselemente zu verfolgen.

Wie Ziegler berichtet, kommen in den ersten 8 Tagen nur sehr geringe Veränderungen an den eingewanderden Zellen, selten Riesenzellenbildung vor. In der Zeit vom 11. bis 25. Tag beobachtete er sehr zahlreiche Riesenzellen, epithelioide Zellen und reticulirtes Gewebe, am Rande der Plättchen Gefässentwicklung mit Riesenzellenbildung. Eine weitere Umwandlung im Bindegewebe vollzieht sich nach Ziegler nur in denjenige Plättchen, bei welchen diese Gefässentwicklung vom Rande her gegen die Mitte der Kammern sich fortsetzt; die erstere scheine somit von der letzteren abhängig zu sein.

Diese Mittheilungen haben sehr grossen Beifall gefunden, insbesondere ist Cohnheim der Beweisfthrung Ziegler's in allen Hinsichten gefolgt; aber auch an Widerspruch hat es nicht gefehlt (Ewetzky, Weiss, Boettcher, Baumgarten,

ł

Digitized by Google

Marchand u. A.). Die wesentlichsten Einwürfe, welche gegen die Beweiskraft der Ziegler'schen Versuche erhoben wurden, sind die der Täuschung durch eingeschwemmte oder continuirlich hereingewachsene Zellen anderer Art. Die Abhängigkeit der Umwandlung in Bindegewebe von der Gefässentwicklung zeige bestimmt auf ein derartiges continuirliches Verhältniss hin. Die Versuche von Senftleben und Tillmauns, welche Leber- und Lungenstücke in die Bauchhöhle versenkten und die Umwandlung der in die Spalten und Hohlräume derselben eingewanderten Zellen im Bindegewebe verfolgten, wurden noch weniger als beweiskräftig anerkannt.

Die Resultate derjenigen Versuche, bei welchen Hornhäute in Lymphräume verlagert wurden, sind gleichfalls nicht eindeutig. Senftleben schliesst aus dem Befunde von Riesenzellen in denselben auf deren Abkunft aus Wanderzellen, während Marchand nur am Rande, wenn Gefässentwicklung von dieser Seiter her sich bemerkbar machte, Riesenzellen finden konnte. Ob dieses Versuchsobject, bei welchem nach Verlagerung in die Lymphsäcke eine sehr starke, der Einwanderung von Zellen gewiss nicht förderliche Quellung sich einstellt, als ein gut gewähltes zu betrachten ist, mag allerdings zweifelhaft erscheinen.

Wie die Geschichte dieser Frage lehrt, haben uns die besprochenen Versuche keine entscheidenden Aufschlüsse darüber gebracht, ob die weissen Blutkörper oder richtiger gesagt die Wanderzellen nach ihrer Einwanderung in die Gewebe zerfallen oder erhalten bleiben und einer fortschreitenden Umwandlung fähig sind; noch fraglicher ist es, ob sie eine Rolle bei der Entwicklung des Granulationsgewebes und Bindegewebes, sowie der Gefässe spielen.

Dass eine progressive Metamorphose unmöglich sei, darf andererseits aus diesen Versuchen deshalb nicht gefolgert werden, weil bei vielen derselben für die Einwanderung und Ansiedelung, sowie die Ernährung und damit für die weitere Entwicklung ungünstige Verhältnisse geschaffen waren.

Verwerthung der Befunde in den Plättchen.

Bei der Verwerthung der oben berichteten Versuche für die Entscheidung der Frage, ob die Wanderzellen nach ihrer Auswan-

derung, insofern sie nicht wieder in die Lymph- oder Blutbahn übertreten, ausnahmslos zu Grunde gehen oder wenigstens zum Theil einer Erhaltung und fortschreitenden Entwicklung fähig sind, verdienen die Mesenterialversuche in erster Reihe eine Berticksichtigung, weil es bei denselben möglich war, die Einwanderung und Ansiedelung der Zellen, sowie deren weiteres Verhalten in den ersten drei bis vier Tagen unmittelbar unter dem Microscope zu Es konnte nachgewiesen werden, dass sie vom Rande verfolgen. her, sowie durch die Poren und Lücken der Plättchen in die Maschenräume einwandern, auf diesen sich ansiedeln, eine mehr platte Form und matte Lichtbrechung annehmen und schon nach 24-48 Stunden einen continuirlichen ein- oder mehrzeiligen Zellenbelag auf den Wänden und Septen bilden. Ausserdem fanden sich aber namentlich an der Oberfläche der Plättchen keulen- und spindelförmige, sowie fadenartig in die Länge gezogene Zellen und, wie die Controluntersuchung an dem conservirten Präparate ergab, an verschiedenen Stellen, ausser zusammengesinterten, wirkliche vielkernige Zellen, wenn auch in vereinzelter Zahl. Dass es sich bei der Entstchung dieser Zellformen um eine continuirliche Gewebsentwicklung handle, eine solche Annahme liess sich mit Bestimmtheit zurückweisen, weil bei der directen Beobachtung es sich gezeigt hatte, dass sie nur durch Wanderung dahin gelangt waren und sie sich auch an Stellen fanden, nach welchen sie nur mittelst einer solchen gelangt sein konnten. Ferner izt hinzuzufügen, dass die Zellen, nachdem sie Stunden ja selbst Tage lang angesiedelt waren, wieder mobil werden und nach anderen Stellen weiter wandern. Die Kerne der angesiedelten Zellen sind sehr häufig bläschenförmig, zuweilen aber auch gelappt oder vielgestaltig, diejenigen der wandernden Formen gewöhnlich polymorph. Wenn auch diese Plättchen als ein zum Studium der Theilungsvorgänge geeignetes Object nicht bezeichnet werden dürfen, so muss doch auf der anderen Seite hervorgehoben werden, dass es gelungen ist, Theilungen an den in ihnen enthaltenen Zellen nachzuweisen.

Durch die Resultate dieser am Mesenterium angestellten Versuche ist meines Erachtens der Beweis geliefert, dass Wanderzellen unter günstigen Verhältnissen sich ansiedeln und gewisse Umwandlungen bezugs ihrer Form und Structur eingehen können. Einige Bemerkungen über die Abkunft dieser Zellen werden aber um so mehr erforderlich sein, als man vielfach Wanderzellen und

ausgewanderte weisse Blutkörper oder Lymphkörper für identisch zu halten pflegt und die Möglichkeit der Abstammung solcher Wanderzellen von mobil gewordenen fixen Zellen beziehungsweise deren Theilungsproducten ausser Acht lässt, während doch mannigfache Anhaltspunkte dafür vorliegen, dass solche Umwandlungen vorkommen (Recklinghausen, Klebs, Stricker, Boettcher, Armauer. Hansen u. A.). In Anbetracht dessen wird man streng genommen nur diejenigen Wanderzellen als ausgewanderte weisse Blutkörper ansprechen dürfen, welche man von ihrem Austritt aus den Blutgefässen an auf ihren Bahnen verfolgt hat. Diesen Nachweis habe ich mehrfach geführt; wiederholt habe ich Zellen von ibrem Austritt aus den Blutgefässen an bis zu ihrer Ansiedelung in den Maschen der Plättchen beobachtet. Solche Wahrnehmungen in grösserer Zahl auszuführen, ist aus nahe liegenden Gründen unmöglich. Dass alle Wanderzellen ausgewanderte weisse Blutkörper seien, ist demnach bei derartigen Versuchen nicht zu beweisen; vielmehr muss als möglich, vielleicht selbst als wahrscheinlich zugegeben werden, dass ein Theil der Wanderzellen mobil gewordene fixe Zellen oder Abkömmlinge solcher seien. Die oben mitgetheilte Thatsache, dass in den Plättchen ansässig gewordene Zellen wieder mobil werden, verdient in dieser Hinsicht Berticksichtigung. Dagegen durfte bei den Mesenterialversuchen ein continuirliches Hereinwachsen fixer Zellen oder ein Eingeschwemmtwerden solcher ausgeschlossen werden, weil die directe Beobachtung ergab, dass sie durch Wanderung in die Maschen gelangt waren und der Anordnung des Versuches nach die nach oben gelegenen Maschensysteme nur auf diese Weise erreicht haben konnten.

Wie berichtet war es leider nicht möglich die Dauer dieser Versuche länger als über vier Tage auszudehnen, weil zu starke Veränderungen am Mesenterium und Degenerationserscheinungen an den in den Plättchen enthaltenen Zellen sich einstellten. Die Continuität der Beobachtung liess sich aber in der Weise erreichen, dass bei der zweiten Versuchsreihe die Plättchen vom ersten Tage an einer Untersuchung im überlebenden und conservirten Zustande unterzogen wurden. Ich verkenne nicht, dass die Beweiskraft der zweiten Versuchsreihe derjenigen der ersten nicht gleichwerthig ist. Man wird, da bei derselben die Einwanderung nicht direct beobachtet ist, einwenden können, dass die Zellen hineingeschwemmt wurden oder hineingewachsen seien. In dieser Hinsicht wird allerdings zu berücksichtigen sein, dass schon nach 24-36 Stunden die Wandungen der Maschen in derselben Weise, ja noch ausgiebiger wie bei den Mesenterialversuchen mit angesiedelten Zellen besetzt waren, welche das gleiche Verhalten bezuglich der Form, Ortsveränderung, sowie der Theilung und andererseits dieselbe Anordnung auf den Septen und Wänden der Maschen darboten und nicht den Eindruck machten, als wären sie dahin geschwemmt worden oder hincin gewachsen. Ueberdies ist in Erwägung zu ziehen, dass schon nach 24-36 Stunden bei der Mehrzahl der Versuche durch nach allen Richtungen umhüllende Lymphthromben Grenzschichten sich gebildet hatten, mittelst welcher für längere, durch Untersuchung auf Durchschnitten festzustellende Zeit ein continuirlich von den Wandungen der Lymphsäcke fortgesetztes Wachsthum den Plättchen ferngehalten wurde, deren Maschenräume von den Zellen nur mittelst der Wanderung durch die Thromben zu erreichen waren. Eine besondere Beachtung verdient in dieser Hinsicht das Verhalten der Zellen in den einander zugewendeten Maschensystemen geschichteter Plättchen. Es sind dies alles keine zwingenden Beweise; andererseits wären die Einwürfe, dass alle die Zellen oder deren Mehrzahl, welche nach 24-36 Stunden auf den Wänden der Maschen sich angesiedelt haben, hereingeschwemmt oder hereingewachsen seien, als gezwungene zu charakterisiren. der eine mit Rücksicht auf die Zahl der Zellen, der andere in Anbetracht der Zeit, in welcher sich dies vollzogen hat, beide unter Hinweis auf die Lagerung der Zellen, die Umhüllung der Plättchen und die Uebereinstimmung der Befunde mit denjenigen bei den Mesenterialversuchen.

Am Ende des zweiten Abschnittes (S.238) wurde eine Zusammenstellung der je nach der Dauer der Versuche in den Plättchen sich ergebenden Befunde mitgetheilt. Aus dieser Uebersicht geht hervor, dass schon nach 24 Stunden die Maschenräume der Plättchen mit Zellen erfüllt sind, welche zum Theil lebhafte Bewegungen ausführen, vielfach Ortsveränderungen und Theilungen eingehen, zum Theil aber auf den Septen und Wänden der Maschenräume sich angesiedelt haben. Während die ersteren gewöhnlich polymorphe Kerne enthalten, sind diejenigen der letzteren mehr bläschenförmig; das Protoplasma ist bei jenen mehr glänzend, bei diesen mehr matt. Nach dieser Zeit nimmt die Zahl der Zellen und zwar sowohl der wandständigen, sowie der im Lumen der Maschenräume befindlichen zu und es bilden sich auf den Septen und Wänden continuirliche Belage von Zellen, welche in einfacher oder mehrfacher Reihe übereinander gelagert sein können, sich gegenseitig stark abplatten und zuweilen selbst eine mehr längliche Gestalt annehmen, während die im Lumen enthaltenen amöboid bleiben. An den Oberfächen der Plättchen trifft man keulen- und spindelförmige, fadenartig ausgezogene und verästigte Zellen. Ferner kommen schon vereinzelte vielkernige Zellen vor. In den folgenden Tagen werden die abgeplatteten wandständigen Zellen, ebenso die vielkernigen und an der Oberfiäche die spindelförmigen und verästigten Zellen noch zahlreicher. Macht man Durchschnitte durch die Plättchen, so findet man sie nach allen Richtungen von hyalinen Lymphthromben eingehüllt, welche von Wanderzellen enthaltenden Lücken und Spalten durchsetzt sind; die äussersten Maschenreihen sind mit grösseren Zellen und Riesenzellen erfüllt (Fig. 31 u 32 Tafel XVI). Dieselben Verhältnisse ergeben sich an Durchschnitten geschichteter Plättchen. Schon am fünften und sechsten Tage enthalten die Maschenräume grosse abgeplattete Zellen mit hellen Kernen und vielkernige Zellen, während die die Plättchen umhüllenden Thromben in ihren Lücken ausschliesslich Wanderzellen führen und eine von den Lymphsäcken continuirlich fortgesetzte Gewebsentwicklung nicht nachzuweisen ist.

Besonders hervorheben will ich noch den Befund bei dem einen Versuch (Experiment 4 d. VII. Tag.), bei welchem das Plättchen nach allen Richtungen von einem dicken Blutthrombus und nach aussen von diesem noch von einem Lymphtrombus umgeben war. Von den äusseren Maschenreihen enthielten einzelne Blut, andere grosse platte Zellen und Riesenzellen, dazwischen Zellen mit polymorphen Kernen. Hinzufügen mnss ich noch, dass wie bei zahlreichen Versuchen so auch bei diesem die Endothelschichte an der Aussenseite des Thrombus nachgewiesen werden konnte. Damit wird der Einwand widerlegt, dass die Bildung der in der äussersten Maschenreihe gelegenen Zellen von dem an der Oberfläche der Plättchen haftengebliebenen Endothelbelag, an dessen äusserer Seite der Thrombus entstanden sei, ihren Ausgangspunkt genommen habe.

Die Bedeutung dieser Befunde darf meines Erachtens darin erkannt werden, dass zu einer Zeit, in welcher und unter Verhältnissen, bei welchen ein continuirlich fortgesetztes Wachsthum ausgeschlossen werden kann, epithelioide Zellen und Riesenzellen in ŧ

den Maschen der Hollunderplättchen getroffen wurden. Es weichen in dieser Hinsicht die Resultate meiner Versuche von denjenigen Z i e g l e r's wesentlich ab, welcher innerhalb der ersten zehn Tage an den in den Glaskammern eingeschlossenen Zellen nur schr geringe Veränderungen und selten Riesenzellen in denselben wahrgenommen hat. Es erklärt sich diese Differenz, wie ich glaube, sehr einfach, wenn man berücksichtigt, dass bei meinen Versuchen die Gelegenheit zur Einwanderung, Ansiedelung und Ernährung viel günstigere waren. Tillmanns hat schon nach 24 Stunden spindelförmige Zellen in den Leberstücken beobachtet, allerdings im Anschluss an eine sehr ausgiebige Gefässentwicklung. Ich möchte deshalb hervorheben, dass bei keinem meiner Versuche zu dieser Zeit weder in der Umgebung der Plättchen noch in der Thrombusmasse eine Neubildung von Gefässen erfolgt war.

Vom siebenten bis vierzehnten Tage vollzieht sich an den in den Maschenräumen gelegenen Zellen die Umwandlung zu einem epithelähnlichen Belag (Figur 26 u. 27, Tafel XV), während die im Lumen enthaltenen Zellen schon in dieser Zeit häufig Degenerationserscheinungen darbieten; bei kleineren Maschenräumen kommt es allerdings zuweilen vor, dass sie nicht nur wandständig mit Zellen besetzt, sondern vollständig mit Zellen erfüllt sind, welche sich gegenseitig abplatten und eine eigenthumliche spindelförmige Gestalt dabei annehmen. Auch Riesenzellen werden in den Maschen. sowie an der Oberfläche der Plättchen in dieser Zeit zahlreich angetroffen, ebenso spindelförmige und vielfach verästigte Zellen. (Figur 28 u. 29 Tafel XV). Dass man auch in dieser Periode noch amöboide Bewegungen und Theilungsvorgänge an den Zellen wahrnehmen kann, geht aus den in dem zweiten und dritten Abschnitt mitgetheilten Beobachtungen hervor. Sehr wesentliche Veränderungen vollziehen sich an den Lymphthromben, weniger an den Blutgerinnseln. Die Strassen und Kanäle in denselben sind viel zahlreicher, die zwischen ihnen gelegenen Massen hyaliner Substanz spärlicher geworden (Figur 32 Tafel XVI). Namentlich aussen und innen erscheint der Thrombus schon etwas zerklüftet, während die mittleren Abschnitte noch geringe Veränderungen zeigen. In der ersten Zeit enthalten die Spalten und Lücken fast nur Zellen mit polymorphen Kernen, später finden sich grössere Zellen mit hellen Kernen, welche zum Theil mehr wandständig gelegen sind. Die Zahl dieser Zellen ist in den inneren, an die Plätt-

Digitized by Google

chen angrenzenden, Schichten oft grösser als in den mittleren. Gefässe habe ich auch in dieser Zeit weder an der Oberfläche der Plättchen noch in den inneren Schichten des Thrombus gefunden.

Im Wesentlichen dieselben Befunde ergeben sich in der dritten Woche; nur sind die Degenerationserscheinungen namentlich an den im Lumen befindlichen Zellen ausgebreiteter; diese sowie die Zellen mit polymorphen Kernen überhaupt werden immer seltener; anch an den Riesenzellen trifft man da und dort Anzeichen einer Degeneration.

In der vierten Woche, zuweilen auch später, zeigen sich die Lymphtromben in ihrer äusseren Schichte von spindelförmigen Zellen durchsetzt, welche mit dem dieselben umgebenden Gewebe continuirlich zusammenzuhängen scheinen, von diesem wenigstens nicht mehr unterschieden werden können; gleichzeitig treten auch Gefässe in den äusseren Schichten des Thrombus auf: unverkennbare Zeichen einer continuirlichen Gewebsentwicklung, welche von der Wand des Lymphsackes her in den Thrombus eindringt. Damit hört für die äusseren Schichten desselben die Möglichkeit der Unterscheidung zwischen hereingewachsenen Gewebstheilen und den Abkömmlingen der Wanderzellen auf, während es an den inneren Schichten und an der Oberfläche der Plättchen oft noch längere Zeit möglich ist, diese beiden Formen auseinander zu halten, weil die continuirliche Gewebsentwicklung die Oberfläche der Plättchen sehr spät erreicht. Die Maschen der Hollunderplättchen zeigen sich dann mit epithelioiden, länglichen und keulenförmigen Zellen, sowie Riesenzellen erfüllt, die angrenzenden Schichten des Thrombus von Zellen durchsetzt. Dann folgt eine mehr oder weniger breite zellenärmere Thrombusschichte und schliesslich nach aussen der von Gewebe durchwachsene Theil des Thrombus (Figur 33 Tafel XVI).

Nach 58, 59 und 113 Tagen war der Befund in den Maschen der Plättchen im Wesentlichen derselbe; auch jetzt zeigten sie sich noch von grossen und vielkernigen Zellen erfüllt, an denen stellenweise Anzeichen einer Degeneration sich bemerkbar machten. An den in den Maschenräumen gelegenen Zellen konnten selbst nach sehr langer Zeit weitere progressive Umwandlungen nicht nachgewiesen werden. Niemals habe ich zwischen ihnen Fibrillen oder sonstige auf die Anbildung einer Intercellularsubstanz deutende Erscheinungen wahrgenommen. Dass dieses Verhalten der Zellen sehr wahrscheinlich aus den Bedingungen sich erklärt, unter denen sich dieselben in den Maschenräumen der Plättchen befanden, wird später noch ausgefährt werden. Jedenfalls darf man aus diesen Befunden nicht folgern, dass die epithelioiden Zellen und Riesenzellen einer weiteren Umwandlung nicht fähig seien. Die Umhüllung der Plättchen wurde durch eine streifige Gewebsmasse gebildet, in welcher zahlreiche Spindelzellen und spärliche Gefässe eingebettet waren.

Ziegler beobachtete an den in die Glaskammern eingewanderten Zellen ausgedehnte Degeneration schon vom zwanzigsten Tag an; in späterer Zeit nahm er nur dann, wenn gleichzeitig eine Gefässentwicklung vom Rande her sich vorschob, eine Gewebsbildung wahr.

Von den auf die Möglichkeit einer progressiven Umwandlung der Wanderzellen sich beziehenden Befunden sind folgende wohl die bedeutungsvollsten:

Wie die Versuche am Mesenterium lehren, können Zellen, welche nur mittelst Wanderung in die Maschen der Hollunderplättchen gelangt sind, zu einem continuirlichen Zellbelag der Septen und Wände dieser sich gestalten, indem die eingewanderten Zellen sich ansiedeln, eine mehr platte Form annehmen, ihr Protoplasma matt und ihr Kern bläschenförmig wird.

Dasselbe Verhalten zeigen die Zellen in den Maschenräumen der Plättchen, welche 24-36 Stunden in den Lymphsäcken gelegen hatten; mit Rücksicht darauf, so wie ihre grosse Zahl und die frühe Zeit, in der sie die Maschenräume erfüllen, ist es unwahrscheinlich, dass diese Zellen eingeschwemmt oder hereingewachsen sind; überdies wird schon sehr frühzeitig durch geronnene Lymphe eine Grenzschichte gebildet, durch welche die Zellen innerhalb der 2 ersten Wochen die Plättchen nur mittelst Wanderung erreichen können.

Die in den Maschen enthaltenen Zellen gestalten sich zu epithelioiden Zellen und Riesenzellen um, ehe die von den Wandungen der Lymphsäcke ausgehende Gewebs- und Gefässentwicklung die änsserste Lage des Lymphthrombus durchsetzt hat. Die epithelioiden Zellen und die Riesenzellen vermögen sehr lange•als solche sich zu erhalten, ohne dass die oben erwähnte

Gefäss- und Gewebsentwicklung die Oberfläche der Plättchen erreicht.

Ueber die Betheiligung der epithelioiden Zellen und Riesenzellen an der Bindegewebsbildung hat sich ein Aufschluss deshalb nicht ergeben, weil im Thrombus später die an Ort und Stelle entstandenen epithelioiden Zellen von den hereingewachsenen Gewebselementen nicht mehr zu unterscheiden waren und andererseits an den in den Maschenräumen enthaltenen Zellen eine Anbildung von Zwischensubstanz selbst nach sehr langer Zeit nicht beobachtet wurde.

Epithelioide Zellen und Riesenzellen.

E pithelioide Zellen. In den vorstehenden Zeilen ist der Nachweis geführt worden, dass die in die mesenterialen Plättchen eingewanderten Zellen nach ihrer Ansiedelung auf den Septen und Wänden eine mehr platte und eckige Form annehmen, sowie dass ihr Protoplasma mehr matt und ihre Kerne mehr bläschenförmig werden. In den Plättchen, welche den Lymphsäcken entnommen waren, fanden sich schon nach wenigen Tagen auf den Wänden continuirliche Belage von Zellen, welche ein mattes feingranulirtes Protoplasma und grosse runde bläschenförmige Kerne besassen. Die Berechtigung, diese Zellen als epithelioide anzusprechen, wird kaum einer weiteren Erörterung bedürfen (Figur 21, Tafel XV).

Die Umwandlung der Wanderzellen in epithelioide Zellen ist von Ziegler, Senftleben, Tillmannsu. A. beschrieben worden. Marchand macht gegen diese Angaben den Einwurf, dass zwischen epithelioiden Zellen und Wanderzellen ein stricter Unterschied bestehe, welcher durch keine Zwischenstufe ausgeglichen werde. In jeder Zeit könne man beide Zellarten auseinanderhalten und zwar am sichersten unter Berücksichtigung der Form, Grösse und Structur der Kerne. Die Kerne der lymphoiden Zellen seien rund, klein, solid und entbehren der Kernkörperchen, diejenigen der epithelioiden Zellen meistens oval, gross bläschenförmig und enthielten mehrere Kernkörperchen. Selbst Cohnheim, welcher Ziegler's Ansichten bezüglich der Umwandlung der farblosen Blutkörper in vollem Umfang beigetreten ist, weist darauf hin, dass es noch unaufgeklärt sei, wie die Kerne der epi-

Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. 30.

thelioiden Zellen aus denjenigen der lymphoiden entstanden sein sollen.

Bei der Erörterung dieser Frage muss zunächst berücksichtigt werden, dass die Vorstellung, als wären alle Wanderzellen ihrer Abkunft nach gleichwerthig und zeigten gleiche Formen und Structur, irrig ist. Es wurde oben bereits betont, dass keine Berechtigung vorliegt, sie alle als ausgewanderte weisse Blutkörper zu betrachten. Ferner geht aus den in den vorhergehenden Abschnitten berichteten Thatsachen zur Gentige hervor, welch' grosse Verschiedenheiten die Wanderzellen in Bezug auf Grösse, Form und Structur des Zellleibes sowie des Kernes darbieten können. Wenn Marchand hervorhebt, dass die Kerne der Wanderzellen klein und solid seien, sowie der eigentlichen Kernkörperchen entbehren, so trifft das nur für einen Theil der Wanderzellen und selbst für diese nicht vollständig zu. Vermuthlich meint Marchand die Wanderzellen mit den polymorphen glänzenden und intensiv sich färbenden Kernen. Es wurde oben nachgewiesen, dass sie der Kernkörperchen niemals entbehren, dagegen mehr oder weniger chromatische Fäden enthalten. Was aber die vermeintliche Solidität (!) des Kernes und dessen Glanz anbelangt, so hat sich herausgestellt, dass diese Erscheinungen mit den am Kern sich abspielenden und auf dessen Activität zu beziehenden Vorgängen im Zusammenhang stehen. Es konnte am lebenden Object nachgewiesen werden, wie Zellen mit bläschenförmigen Kernen, wenn sie in amöboiden Zustand übergehen, nicht nur die Form und Lichtbrechung ihres Zellleibes ändern, sondern dass auch die Kerne kleiner, glänzender und compacter erscheinen und die in ihnen gelegenen Körnchen und Fädchen undeutlicher werden. Andererseits wurde sehr häufig beobachtet, dass, wenn Wanderzellen mit polymorphen Kernen sich ansiedeln, diese eine mehr bläschenförmige Beschaffenheit annehmen und Körnchen und Fädchen in ihnen zum Vorschein kommen. Die polymorphe Form der Kerne und deren Glanz ist der Ausdruck der auf Form-, Ortsveränderung und Theilung gerichteten Activität, die bläschenförmige Beschaffenheit derjenige der Ruhe. Siedeln sich die Zellen dauernd oder für längere Zeit an, so mögen sich allerdings noch weitere Umwandlungen in ihnen vollziehen derart, dass die Kerne grösser und lichter werden, das Protoplasma noch matter und feiner granulirt erscheint; aber die principiellen morphologischen Differenzen zwi-

296

schen Wanderzellen und epithelioiden Zellen, wie man dies jetzt im Allgemeinen anzunehmen geneigt ist, bestehen nicht: das scheint mir das bedeutungsvolle Ergebniss, der bei der Beobachtung am lebenden und tiberlebenden Object festgestellten Thatsachen.

Einen nicht zu unterschätzenden Einfluss auf die Umwandlung der Wanderzellen in epithelioide Zellen mögen allerdings äussere Verhältnisse ausüben. Wenn man wahrnimmt, wie die Zellen bei ihrer Ansiedelung auf den Wänden ihre Form verändern, sowie mehr platt und durchscheinend werden, so kann man sich dem Eindruck nicht entziehen, dass der gegebene Stützpunkt und die Möglichkeit an einer Fläche sich nicht nur festzusetzen; sondern auch auszubreiten bei der Umwandlung, welche die Zellen eingehen, eine Rolle spielen. Andererseits wird durch die fortgesetzte Zuwanderung der Zellen und deren Ansiedelung eine Abplattung nach den Seiten bedingt. Bezüglich des Einflusses der Oberflächenbeschaffenheit der Räume, in welche die Zellen einwandern, scheint mir auch der Befund sehr bemerkenswerth, dass die an der Oberfläche der Plättchen namentlich auf den Scheidewänden sich festsetzenden Zellen eine mehr längliche, fadenförmige und verästigte Gestalt darboten und schliesslich wie ein Netz die Eingänge zu den Räumen überspannten, so wie dass die in den Lumina der Alveolarräume enthaltenen Zellen besonders häufig and früh degenerirten.

Riesenzellen. Es ist in den früheren Abschnitten der Nachweis geführt worden, dass die in den Plättchen enthaltenen Riesenzellen vorwiegend nach dem Typus der Fragmentirung entstehen. Das Verhalten der Kernfiguren, die gegenseitigen Beziehungen der einzelnen Abschnitte derselben sowie ihre Stucturverhältnisse dürfen als beweisend in dieser Hinsicht angeführt werden (Figur 22, 23 u. 25. Tafel XV). Im Wesentlichen stimmen diese vielkernigen Zellen mit den entsprechenden Formen überein, wie sie im Knochenmarke, in hyperplastischen Lymphdrüsen und in Geschwülsten früher von mir beschrieben wurden.

Dass vielkernige Zellen auch nach dem Typus der mehrfachen Segmentirung (Mitose) sich bilden können, darauf wurde oben bereits aufmerksam gemacht und auf derartige Beobachtungen in Geschwülsten, im Knochenmark und an einfach hyperplastischen Lymphdrüsen hingewiesen. Auch in den Plättchen wurden mehrfache Mitosen gefunden; ihre Bedeutung für das Zustandekommen vielkerniger Zellen musste aber schon mit Rücksicht auf ihre Seltenheit im Vergleich zu der grossen Zahl der Riesenzellen fraglich gelassen werdeu.

Es sind aber bezüglich der Genese der Riesenzellen noch einige andere Möglichkeiten in Betracht zu ziehen und zwar zunächst diejenige der Entstehung durch Confluenz mehrerer Zellen, wie sie insbesondere für Tuberkelriesenzellen und verwandte Formen von Langhans, Lang, Thoma, Gaule, mir u. v. A.¹) angenommen worden ist. Man stellte sich vor, dass die Protoplasmaleiber mehrerer Zellen nebst Kernen zu einem einheitlichen Gebilde zusammenfliessen und glaubte darauf bezügliche Zeichnungen an den Riesenzellen nachweisen zu können. An den Plättchen haben sich für eine derartige Entstehung der Riesenzellen Anhaltspunkte nicht ergeben. Am lebenden oder überlebenden Objecte wurde zwar wiederholt beobachtet, dass Zellen sich zusammen legen. Bei der Untersuchung am conservirten Präparate erscheinen aber solche Gebilde nicht als einheitliche, sondern als zusammengesinterte Zellen.

Ziegler (l. c.) hat sich nach seinen Befunden die Vorstellung gemacht, dass zunächst der Kern einer Zelle sich vergrössere, später aber eine Protoplasmazunahme in der Art erfolge, dass die wachsende Zelle die Nachbarzellen oder Theile derselben in sich aufnehme. Der Kern der aufgenommenen Zelle soll dabei zu Grunde gehen, während das Protoplasma dem der grösseren Zelle einverleibt werde und dessen körnige Beschaffenheit annehme; später solle dann eine wiederholte Theilung des Kernes erfolgen. Ich glaubte dieser unter ähnlichen Verhältnissen angestellten Beobachtungen Erwähnung thun zu sollen, und will gleich hinzufügen, dass es mir nicht gelungen ist, derartige Vorgänge der Assimilation wahrzunehmen.

Wie schon früher erwähnt wurde, nimmt Loewit (l. c.) an, dass Riesenzellen durch Aufnahme anderer Zellen und Verschmelzung der Kerne dieser entstehen können. Wenn ich es auch als zweifellos betrachte, dass eine Invagination von Zellen vorkommt: eine derartige Verschmelzung ihrer Bestandtheile muss vorerst als sehr fraglich bezeichnet werden. Die Bildung von Ricsenzellen, wie sie innerhalb präexistenter Kanäle — Blutgefässe, Lymphgefässe

¹⁾ Bezüglich der Literaturnachweise vergleiche man Marchand (l. c.) und Arnold (Virchow's Archiv Bd. 93).

und Drüsenkanäle — durch Proliferation von Endothelien und Epithelien und secundäre Veränderung dieser sich vollziehen kann, kommt für unser Versuchsobject nicht in Betracht.

In einer Mittheilung über Kerntheilung und vielkernige Zellen¹) hatte ich die Möglichkeit in Erwägung gezogen, dass der Typus der Segmentirung (Mitose) der fortschreitenden Entwicklung, derjenige der Fragmentirung der regressiven Metamorphose diene. Es wurde schon damals eine solche Annahme zurückgewiesen, weil, wie die Erfahrungen an den ein- und vielkernigen Zellen der Geschwülste, der Lymphdrüsen und des Knochenmarkes lehrten, einerseits die nach dem Typus der Fragmentirung entstandenen Formen einer progressiven Entwicklung fähig sind, andererseits die mitotischen Figuren degeneriren können. Die bei den oben geschilderten Versuchen angestellten Wahrnehmungen sind geeignet, uns in der Auffassung, dass beide Typen der progressiven Metamorphose dienen und die Theilungsproducte beider Formen degeneriren können, zu bestärken.

Histogenetische Fragen.

Den ausgewanderten weissen Blutkörpern und den Wanderzellen überhaupt ist eine histogenetische Omnipotenz, nur vergleichbar derjenigen der Eizelle, zugemuthet worden. Es gibt kein Gewebe, es mag seiner Structur nach noch so complicirt sein, seiner specifischen Leistung nach noch so hoch stehen, bei dessen Regeneration die Wanderzellen einer Mitwirkung nicht beschuldigt sind. Dem Gesetze gegenüber, dass die Regeneration höher organisirter Gewebe immer an präexistente Gebilde derselben Art sich anschliesse. baben die ersterwähnten Anschauungen keinen Stand gehalten und wenig Anklang gefunden. Es liegt keine Veranlassung vor, diese Fragen ihrem ganzen Umfange nach in Erwägung ziehen; vielmehr will ich nur in eine kurze Erörterung darüber eintreten, welche Rolle die Wanderzellen bei der Entwicklung des Granulationsgewebes, der Zellen desselben sowie dessen Gefässe und bei der sog. Organisation des Thrombus spielen. Dies sind ja die Vorgänge, bei denen, wie die Geschichte dieser Frage uns lehrte, den Wanderzellen eine histogenetische Rolle zugetraut worden ist.

Granulationsgewebe. Während die Abstammung der Zellen des Granulationsgewebes früher, den damaligen Anschauun-

1) J. Arnold, Virchow's Archiv Bd. 98, 1881.

gen über Gewebsneubildung entsprechend, ausschliesslich auf die Theilungsvorgänge an den präexistenten fixen Gewebselementen zurückgeführt wurde, hat die Entdeckung der Wanderungsvorgänge der Lymphzellen und der Auswanderungsvorgänge der weissen Blutkörper eine Umgestaltung unserer Anschauungen, wie nicht anders zu erwarten war, zur Folge gehabt. Aus dem am lebenden Objecte zu führenden Nachweis, dass die Wanderzellen im Gewebe sich anhäufen können, haben die Einen gefolgert, ein Theil der Zellen des Granulationsgewebes seien Wanderzellen. Die Anderen sind aber zu dem Schluss gelangt, dass die fixen und präexistenten Zellen bei der Genese der Zellen des Granulationsgewebes gar nicht oder in untergeordneter Weise betheiligt seien, vielmehr die Hauptrolle dabei den Wanderzellen, beziehungsweise den weissen Blutkörpern zufalle. Es ist nicht möglich, au dieser Stelle auf eine Geschichte dieser Frage einzugehen; ich muss mich begnügen auf die Ansichten Ziegler's und Cohnheim's als der gewichtigsten Vertreter dieser Auffassung Bezug zu nehmen. Ziegler ist bei seinen Versuchen zu dem Resultat gekommen, dass die fixen Bindegewebszellen bei der in den Glaskammern zu Stande kommenden Bindegewebsneubildung unbetheiligt seien, dass vielmehr den ausgewanderten farblosen Blutkörpern diese Leistung zugeschrieben werden müsse. Ziegler glaubt allerdings nicht, dass sie als solche gewebsbildende Eigenschaften besitzen, sondern dass denselben erst nach der Vereinigung in ein- oder mehrkernige Protoplasmamassen eine solche zukomme. Damit stehe im Zusammenhang, dass die späteren fixen Bindegewebszellen nicht einfach als fix gewordene Wanderzellen anzusehen seien, sondern als neugebildete Elemente, welche mit den Wanderzellen nur insofern zusammenhängen, als jene hierzu das Material lieferten. Diese Erfahrungen werden von Ziegler für die Bindegewebsneubildung überhaupt verallgemeinert. Cohnheim, Senftleben, Tillmanns u. A. haben sich diesen Ausführungen in vollem Umfange angeschlossen. - Wie schon oben angedeutet, sind gegen diese Auffassung mehrfache Einwände erhoben worden. Man hat, wie ich bereits ausführte, mit Recht geltend gemacht, dass ausgewanderte weisse Blutkörper und Wanderzellen deswegen nicht identificirt werden dürfen, weil letztere auch fixen Gewebselementen möglicherweise ihren Ursprung verdanken; ferner ist betont worden, dass durch derartige Versuche die Möglichkeit einer Betheiligung der fizen Gewebselemente an der Zusammensetzung des Granulationsgewebes nicht ausgeschlossen werde.

In seinen Untersuchungen über die Histogenese der tuberculösen Processe hat Baumgarten neustens den Beweis zu führen versucht, dass bei der Bildung des die Tuberkel zusammensetzenden Gewebes die fixen Gewebselemente ausschliesslich oder doch vorwiegend betheiligt seien, die Wanderzellen dagegen eine untergeordnete Rolle spielen. Es durfen hier nur diejenigen Mittheilungen Baumgarten's, welche die Neubildungsvorgänge auf bindegewebigem Boden betreffen, in Betracht gezogen werden. Die erste Erscheinung mache sich an den fixen Gewebszellen bemerkbar, indem diese zur karyokinetischen Theilung angeregt werden. Die karvokinetischen Figuren seien zuerst spärlich, aber schon am 7. bis 8. Tage ziemlich zahlreich; dabei soll sich sehr häufig eine Umwandlung der platten Zellen in rundliche, kubische oder polygonale Körper vollziehen. Schon am 9. Tage finde man zahlreiche neugebildete protoplasmareiche epithelioide Zellkörper - die Brut der der karyokinetischen Theilung unterlegenen fixen Gewebszellen. Die Mitosen können jetzt nicht nur die präexistenten, sondern auch die neugebildeten epithelioiden Gewebszellen betreffen. Wanderzellen werden nach Baumgarten um diese Zeit fast niemals getroffen, höchstens am Rande der Herde an den Berührungsstellen mit Capillaren und Venen. Reichlichere leucocytäre Elemente treten erst in dem Stadium scharfer Abgrenzung der Tuberkel auf.

Darüber dass in den Tuberkelknötchen mitotische Kerntheilungen in bald grösserer bald kleinerer Zahl vorkommen, kann ein Zweifel nicht bestehen; ich selbst habe schon vor Baumgarten auf das Vorkommen mitotischer Kerntheilungsfiguren in scrophulösen Lymphdrüsen aufmerksam gemacht und will an dieser Stelle hinzufügen, dass sie im Granulationsgewebe überhaupt keine seltenen Befunde sind. Ob aber aus diesem auf die vorwiegende oder ausschliessliche Betheilung der fixen Gewebselemente bei der Entstehung des Granulationsgewebes gefolgert werden darf, das ist mir immer fraglich erschienen.

Meines Erachtens würde das nur zulässig sein, wenn der Nachweis zu führen wäre, dass die mitotischen Kernfiguren nur den fixen Gewebszellen angehören oder aber dass nur diese nach dem karyokinetischen Typus sich theilen können. Für beide Vor-

aussetzungen ist Baumgarten bestrebt Belege beizubringen. In der ersteren Hinsicht wird betont, dass in den ersten Tagen überhaupt auf Theilung gerichtete Veränderungen nur an den fixen Zellen vorhanden seien. Zugegeben dass dem so wäre, so wird schon in den folgenden Tagen, wenn die platten Zellen in rundliche und polygonale Protoplasmakörper umgewandelt werden, eine solche Unterscheidung zwischen fixen Zellen und deren Abkömmlingen einerseits, umgewandelten Wanderzellen andererseits nicht möglich sein und zwar um so weniger, wenn man Chromsäure oder Pikrinsäurelösungen anwendet, bei deren Einwirkung. wie oben nachgewiesen wurde, die Körper sehr vieler Zellen aufquellen und ein ganz verändertes Aussehen annehmen. Ich halte es unter solchen Verhältnissen für unmöglich, Abkömmlinge der fixen Gewebselemente von in Umwandlung begriffenen Wanderzellen zu unterscheiden. Dass Wanderzellen derartige Metamorphosen, wie sie oben ausführlich beschrieben wurden, eingehen können, zieht Baumgarten gar nicht in Betracht; vielmehr hat er bei seiner ganzen Ueberlegung nur denjenigen Zustand der Wanderzellen berticksichtigt, in welchem sie durch ihre polymorphen Kerne charakterisirt sein sollen; derselbe wird als ein degenerativer gedeutet. Andererseits wird auch die Möglichkeit nicht genügend in Erwägung gezogen, dass von fixen Gewebselementen Wanderzellen ihren Ursprung nehmen können. Es haben diese Verhältnisse oben eine ausführliche Behandlung erfahren; unsere Erfahrungen über die Histogenese des Tuberkels sind besonders geeignet, die Bedeutung derselben zu illustriren.

Baumgarten hat, wie mir scheint, die Schwierigkeit einer derartigen Beweisführung selbst nicht verkannt. Wenigstens hat er versucht, Belege dafür beizubringen, dass die Wanderzellen nicht nach dem Typus der Mitose sich theilen. Am bemerkenswerthesten sind in dieser Hinsicht die auf Lymphdrüsen sich beziehenden Mittheilungen, welche oben betreffs ihrer Beweiskraft geprüft worden sind. Baumgarten ist der Ansicht, dass die zahlreichen Mitosen, wie sie an Lymphdrüsen unter normalen und pathologischen Verhältnissen vorkommen, nicht den Lymphzellen, sondern den spärlichen fixen Elementen angehören. Dass die Schwierigkeit eines solchen Nachweises eine ganz enorme sein muss, beweisen zur Genüge die widersprechenden Angaben Flemmings und anderer. Der Befund von Mitosen in den Plättchen

Digitized by Google

und den sie umhüllenden Lymphthromben war für uns die Veranlassung auch diese Frage zu erörtern. Das Resultat unserer Betrachtungen war, dass eine mitotische Theilung der Wanderzellen und verwandten Zellarten zwar nicht erwiesen, aber auch nicht widerlegt ist.

Solche Erfahrungen mahnen meines Erachtens zu der grössten Vorsicht in der Verwerthung des Befundes von Mitosen für die Beantwortung derartiger Fragen. Es gilt dies auch noch in einer anderen Hinsicht. Man hat die Beobachtung von Mitosen bei entzündlichen Vorgängen in dem Sinne gedeutet, dass die nach diesem Theilungstypus aus fixen Gewebselementen hervorgegangenen Zellformen der Regeneration dienen, während die Wanderzellen die Eiterung vermitteln oder mindestens degenerativ zu Grunde gehen. Der Befund von Mitosen in Granulationsgeschwülsten und anderen pathologischen Neubildungen zeigen, wie mir dünkt, klar genug darauf hin, dass diese Vorgänge auch bei der Proliferation vorkommen und dass eine solche einseitige Auffassung den Thatsachen widerspricht. Andererseits muss ich, wie schon öfter, so auch an dieser Stelle betonen, dass in eitrigen Secreten und eitrigen Belagen gar nicht selten mitotische Kerntheilungsfguren getroffen werden. Wer auf dem Standpunkt steht, dass nur fixe Gewebselemente nach dem Typus der Mitose sich theilen können, kommt zu dem Schluss, dass der Eiter nicht nur Wanderzellen enthält, sondern dass auch andere Gewebsbestandtheile bei gemengt sein können; eine Vorstellung, welche ich auch ohne die obige Voraussetzung für zutreffend halte.

Um Missverständnissen vorzubeugen, muss ich hervorheben, dass ich weit davon entfernt bin, die Betheiligung der fixen Gewebselemente bei der entzündlichen Proliferation und pathologischen Neubildung überhaupt, bei der Entstehung des Granulationsgewebes insbesondere zu unterschätzen oder gar zu leugnen. Im Gegentheil, ich bin überzeugt, dass die Theilungsvorgänge derselben eine sehr grosse Rolle spielen, ja es ist mir sehr wahrscheinlich, dass diese eine bedeutungsvollere sein kann, als man bei ausschliesslicher Berücksichtigung des Vorkommens von Mitosen erwarten sollte, weil möglicher Weise der Vorgang der Fragmentirung, welcher bei den neueren Untersuchungen einer Beachtung gewöhnlich sich nicht zu erfreuen hat, auch noch in Rechnung zu bringen ist. — Auf der andern Seite muss aber in

303

Betracht gezogen werden, dass von den Zellen das Granulationsgewebes eine kleine oder grössere Zahl umgewandelte Wanderzellen sein können. Dass diese in grössere, rundliche, spindelförmige und verästigte Zellenformen übergeführt zu werden und sehr lange als solche sich zu erhalten vermögen, diese Thatsache geht aus den oben geschilderten Beobachtungen zweifellos hervor und darf bei unser Anschauungen über die Zusammensetzung des Granulationsgewebes nicht unberticksichtigt bleiben. Die Annahme, dass die Wanderzellen überhaupt einer derartigen Metamorphose nicht fähig seien, vielmehr sehr bald sämmtlich zu Grunde gehen, widerspricht den Thatsachen; aus der Beobachtung, dass cinzelne Wanderzellen degeneriren oder unter gewissen Verhältnissen ein ausgiebiger Untergang erfolgt, darf nicht geschlossen werden, dass sie auch unter anderen Bedingungen nicht fortschreitend sich zu entwickeln vermögen. Wie der Eiter, so muss auch das Granulationsgewebe, von den Gefässen abgesehen, seiner Genese nach als ein complicirtes Gebilde betrachtet werden, indem nicht nur fixe Gewebselemente und die Abkömmlinge dieses, sondern auch Wanderzellen und ihre Umwandlungsproducte an seinem Aufbau betheiligt sind.

Gefässe. Die Entstehung der Gefässe in den Granulationen hat man theils auf die Bildung intercellulärer Gänge, theils auf diejenige von Sprossen zurückgeführt. Schon vor längerer Zeit habe ich ausführliche Mittheilungen über den Typus der Sprossenbildung, allerdings nach Beobachtungen an anderen Objecten gemacht und auf das Verhalten der Gefässwand hingewiesen¹). In seiner ersten Publication spricht Zicgler sich dahin aus, dass er die Riesenzellen für Gefässanlagen halte, die nur auf eine Gelegenheit warten, um mit einem Gefäss in Verbindung zu treten und sofort sich alsdann auch in vollendete Gefässe umzuwandeln-Diese Ansicht wird in der zweiten Mittheilung dahin modificirt, dass in Granulationen die Gefässneubildung im Allgemeinen auf dem Wege der Sprossenbildung geschehe. Die ursprünglich soliden Sprossen werden durch Aushöhlung in Gefässe übergeführt. Sie seien nicht als protoplasmatische Ablagerung aus dem Blute aufzufassen, sondern als Zellfortsätze zunächst der die Gefässwand constituirenden Zellen, wahrscheinlich aber auch von ausserhalb der-

Digitized by Google

¹⁾ J. Arnold, experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung der Blutkapillaren; drei Mittheilungen, Virchow's Archiv Bd. 53 u. 54.

Gefässwand gelegenen Elementen. Letztere sind Abkömmlinge farbloser Blutkörperchen und durch Verschmelzung mehrerer entstanden. Sie bilden verschieden gestaltete Ausläufer, welche unter einander sowohl als mit Gefässen oder deren Sprossen in Verbindang treten. Sehr wahrscheinlich wird ein Theil dieser Fortsätze später zu Gefässröhren umgestaltet und entstehen also die Gefässe intracellulär.

An der Oberfläche der Plättehen findet man sehr häufig und frühzeitig, wie berichtet worden ist, spindelförmige, fadenartig in die Länge gezogene, verzweigte und unter einander durch Ausläufer verbundene Zellen, welche der Form nach mit den von Ziegler beschriebenen übereinstimmen. Eine Umwandlung zu Gefässen ist aber weder an ihnen noch an den Riesenzellen erfolgt; vielmehr ist es niemals an der Oberfläche der Plättchen zu einer Gefässentwickelung gekommen. In allen Fällen, in welchen später in dem die Plättchen umhüllenden Gewebe Gefässe, welche aber nie diese selbst erreichten, getroffen wurden, konnte deren Zusammenhang mit denjenigen der Wandungen des Lymphsackes nachgewiesen werden. Meine früheren Erfahrungen, dass Gefässe nur im Anschluss an präexistente gebildet werden, haben dadurch in vollem Umfange eine Bestätigung erfahren. Eine Betheiligung der Wanderzellen darf mit Rücksicht auf die Resultate der oben mitgetheilten Versuche nicht nur als nicht erwiesen, sondern auch als sehr unwahrscheinlich bezeichnet werden.

Organisation des Thrombus. Bei einer vorurtheilsfreien Prüfung der auf diesen Vorgang sich beziehenden Mittheilungen hatte sich ergeben, dass bei demselben eine Vermehrung der Endothelien, sowie der fixen Gewebselemente zweifellos eine hervorragende Rolle spiele, das Vorkommen einer Einwanderung von Zellen aber durch die Gefässwand hindurch und einer weiteren Umwandlung derselben nicht auszuschliessen sei. Insbesondere wurde hervorgehoben, dass aus den Versuchen an abgetödteten Gefässen nichts gefolgert werden dürfe. Ich komme an dieser Stelle noch einmal auf diese Verhältnisse zu sprechen, um darauf hinzuweisen, dass bei der geschilderten Versuchs anordnung ausgiebige Gelegenheit geboten ist, die Vorgänge der Zellwanderung durch Lymphtromben in den verschiedenen Stadien zu verfolgen. Wie mehrfach erwähnt wurde, sind die Plättchen schon nach 24-36 Stunden nach allen Richtungen von mächtigen Lymphtrom-

305

ben eingehüllt, in welchen sich zu dieser Zeit rundliche, längliche und eigenthümlich verzweigte Lücken finden, welche mit Wanderzellen gefüllt sind. Eine mehr oder weniger ausgiebige Einwanderung und eine dieser entsprechende Kanalisirung kommt unter solchen Verhältnissen vor; allerdings mag es fraglich erscheinen in wie weit man die in den Lymphthromben angestellten Erfahrungen auf die Bluttbromben übertragen darf. Mit der geschilderten Einwanderung sind aber die an den Lymphthromben sich vollziehenden Metamorphosen keineswegs abgeschlossen, vielmehr kommt es im weiteren Verlauf einer vermehrten Ansammlung der Wanderzellen entsprechend zu einer eigenthümlichen Zerklüftung des Thrombus; die zwischen den Zellen gelegenen hyalinen Massen werden immer spärlicher; die Zellen selbst nehmen die Form und Structur grösserer mit bläschenförmigen Kernen ausgestatteter Zellen an und lagern sich mehr wandständig, während andere degeneriren. Dies sind die Veränderungen, welche unabhängig von einem contiuuirlichen Wachsthum und einer continuirlichen Gefässentwicklung und ehe diese von den Wandungen der Lymphsäcke her in den Lymphtrombus vorrücken, sich vollziehen können. Später war es allerdings in den äusseren Schichten des Thrombus nicht mehr möglich, die hereingewachsenen von den eingewanderten Zellen zu unterscheiden, während in den inneren, die Plättchen begrenzenden Schichten noch nach 4 und 5 Wochen Reste des hyalinen Thrombus und die in ihm gelegenen umgewandelten Wanderzellen nachweisbar waren. Die von aussen hereinwachsenden Gefässe hatten in manchen Fällen die Plättchen noch nach 6 Wochen nicht erreicht. Wie schon angedeutet bin ich weit davon entfernt, diese Erfahrungen auf die Organisation der Blutthromben beim Warmblüter zu übertragen. Andererseits scheinen mir dieselben auch für diesen Vorgang mindestens insoweit Beachtung zu verdienen, als wir durch sie darauf hingewiesen werden, dass die Möglichkeit der Einwanderung von der lebenden Gefässwand aus und die Metamorphose der eingewanderten Zellen im Thrombus mehr berticksichtigt werden muss, als man nach den Versuchen an abgetödteten Gefässen anzunehmen geneigt scheint. Jedenfalls sind aber die geschilderten Befunde von grossem Interesse für die Beurtheilung der an Oberflächenexsudaten sich vollziehenden Umwandlungen und der Rolle, welche die Wanderzellen dabei spielen können, indem sie dieselben durchsetzen, zerklüften und vielleicht zum Verschwinden

bringen, mindestens aber das später erfolgende Hereinwachsen von Zellen vorbereiten und begünstigen. Ob unter den an die Stelle des Exsudates tretenden Zellen umgewandelte Wanderzellen sind, wie viele von diesen erhalten werden oder zu Grunde gehen, darüber auch nur eine Vermuthung auszusprechen, wird unzulässig sein, so lange wir nicht im Stande sind, die Abkömmlinge der fizen Gewebszellen von den übrigen Wanderzellen zu unterscheiden. Dass und warum der Befund von Mitosen, wie sie unter solchen Verhältnissen in den Lymphthromben und Exsudaten getroffen werden, nicht verwerthbar in dieser Richtung ist, wurde oben ausführlich erörtert.

Erklärung der Abbildungen.

Sämmtliche Figuren sind, wenn keine anderen Angaben gemacht werden, bei Zeiss 1/12 h. I. Oc. 3 gezeichnet; Fig. 1—10 nach Beobachtungen am lebenden, beziehungsweise überlebenden Objecte, die anderen Figuren nach conservirten Präparaten.

Tafel XII.

- Fig. 1. Wanderzelle aus einem Hollunderplättchen, welches 10 Tage im Lymphsack eines Frosches gelegen hatte. Zu Anfang der Beobachtung war der Kern in seiner Mitte etwas eingeschnürt, an den Enden eingefurcht; schon nach 5 Minuten hatte sich die Theilung des Kerns vollzogen; nach weiteren 10 Minuten fanden sich zwei getrennte eigenthümlich gestaltete Kerne. Die folgenden Abbildungen veranschaulichen die fortschreitende Theilung des Zellleibes.
- Fig. 2. Die Wanderzelle (Hollunderplättchen aus dem Lymphsack nach 7 Tagen entfernt) ist sehr in die Länge gezogen, desgleichen der Kern; nach 5 Minuten hat sich dessen Theilung, nach 40 Minuten diejenige des Zellleibes vollzogen.
- Fig. 3. Wanderzelle (10. Versuchstag). Die Vorgänge der Theilung sind ähnliche wie bei Fig. 2. Der Verbindungsfaden zeigt bei der einen Abbildung eine eigenthümliche spiralige Drehung; gleichzeitig erfolgte eine Annäherung der Theilungshälften, deren Abstand früher ein grösserer gewesen war; im weiteren Verlauf der Theilung wird dieser kürzer und dicker; 50 Minuten nach Beginn der Beobachtung ist die Trennung vollzogen.
- Fig. 4. Wanderzelle (8. Versuchstag). Dieselbe enthält zwei deutliche an den Enden gelegene Kerne, in denen Fäden kenntlich sind. Ehe es zur Trennung des Zellleibes kommt, erfolgt noch einmal eine Kern-

theilung. Die Theilungsstücke zeigen eine eigenthümliche Lagerung zu einander.

Fig. 5. Wanderzelle (6. Versuchstag). Im oberen Theil der Zelle ein vielfach gewundener Kern, welcher vor erfolgender Theilung der Zelle abgespalten wird. Dadurch entstehen 3 durch Fäden zusammenhängende und Kerne einschliessende Gebilde; zwischen den beiden nach unten gelegenen erfolgt später eine Theilung.

Tafel XIII.

- Fig. 6. Wanderzelle (6. Versuchstag). Drei durch feine Ausläufer zusammenhängende Zellabschnitte (a, b u. c), von welchen jeder einen hellen, mehr bläschenförmigen und Fäden enthaltenden Kern einschliesst. Nachdem zuerst c abgeschnürt ist, erscheinen a und b durch einen Faden verbunden, welcher später wieder breiter und kürzer wird.
- Fig. 7. Wanderzelle (10. Versuchstag). In der grobgranulirten und stark in die Länge gezogenen Zelle finden sich zwei helle bläschenförmige und fädenführende Kerne. Der zuerst stark verdünnte Verbindungsfaden erscheint später spiralig gewunden, wird dann wieder dicker und kürzer; eine Stunde nach Beginn der Beobachtung ist die Theilung vollendet.
- Fig. 8. Wanderzelle (7. Versuchstag). In derselben sind keine Kerne nachweisbar. Die Theilung vollzieht sich unter sehr trägen Bewegungen innerhalb 1 Stunde und 25 Minuten.
- Fig. 9. Wanderzelle. Dieselbe hat mehr dicke kolbige Ausläufer und theilt sich gleichfalls unter Ausführung mehr träger Bewegungen nach 40 Minuten.
- Fig. 10. Zelle (7. Versuchstag). Dieselbe ist in der Mitte eingeschnürt und enthält in jeder Hälfte einen runden bläschenförmigen Kern, in welchem Fäden kenntlich sind; die Verbindung zwischen den beiden Hälften wird immer schmäler. Nach einer Stunde kommt es zur vollständigen Theilung, ohne dass bemerkenswerthe Formveränderungen am Zellleib nachweisbar geworden wären.
- Fig. 11 zeigt verschiedene Zellformen nach der Beobachtung am überlebenden Objecte, vom 4. (a, b, c, d u. e), 6. (f, g, h, i, k u. l) und 8. (m, n, o, p u. q) Versuchstage.
- Fig. 12. Theilung einer vielkernigen Zelle. Dieselbe enthält in den Fortsätzen und in dem Zellleib Kerne. Die Theilung erfolgt unter Ausführung mässig lebhafter Bewegungen und entsprechender Volumensverkleinerung des Gebildes.
- Fig. 13. Eine grosse vielkernige Zelle zeigt randständige Abschnürung kernhaltiger Zellen; auch in diesem Falle erfolgte den Abschnürungen entsprechende Volumensverkleinerung.

308 .

Tafel XIV.

- Fig. 14. Eine grosse Zelle enthält ausser mehreren Kernen einen enorm in die Länge gezogenen rothen Blutkörper. Von der Zelle schnüren sich Zellen ab, welche lebhafte Bewegungen ausführen; ausserdem kommt es zu einer Zerkleinerung des rothen Blutkörpers.
- Fig. 15. Grobgranulirte Wanderzellen mit theils helleren, theils dunkleren Kernen (2. Versuchstag. Spirituspräparat).
- Fig. 16. Verschiedene Formen kleinerer Wanderzellen (6. Versuchstag. Chromosmiumessigsäure). Die Kerne einfach oder mehrfach, verästigt oder kettenförmig aneinandergereiht, hell oder dunkel gefärbt.
- Fig. 17. Etwas grössere Zellen mit complicirteren theils helleren (a, d u. f), theils dunkleren (b, c u. e) Kernfiguren (2. Versuchstag. Chromosmiumessigsäure).
- Fig. 18. Grössere Wanderzellen mit complicirteren Kernfiguren (2. Versuchstag. Conservirung in Spiritus von steigender Concentration). Viele Kerne (c, d, e u. i) sind in der Mitte zu dünnen, oft kaum noch nachweisbaren Fäden ausgezogen. Die einen Kerne erscheinen heller, die anderen dunkler; in den meisten erkennt man Fädchen und Körner.
- Fig. 19. Verschiedene Wanderzellen (7. Versuchstag. Sublimatlösung). Die meisten Kerne erscheinen dunkel; die Kernabschnitte (b, c u. e) sind zuweilen nur noch durch feine Fäden verbunden. Der Zellleib ist meistens mit zahlreichen Ausläufern besetzt.
- Fig. 20. Grössere Zellen (3. Versuchstag. Chromosmiumessigsäure). Die zum Theil hellen bläschenförmigen (b, c u. d), zum Theil dunklen (a u. e) Kerne sind kettenförmig aneinander gereiht oder erscheinen als sehr stark geschlängelte (e) Kernbänder.

Tafel XV.

- Fig. 21. Grosse Zellen (6. Versuchstag. Chromosmiumessigsäure). (Vergr. Zeiss ¹/₁₂ h. I. Ocul. 4.) Dieselben enthalten grosse runde, ellipsoide und geschlängelte (d) Kerne, welche theils schwach, theils stärker (e) diffus gefärbt sind und alle deutliche Fäden enthalten.
- Fig. 22. Vielkernige Zellen (7. Versuchstag. Chromosmiumessigsäure). Die Zelle a enthält kettenförmige dunkle, die Zelle b ebensolche helle Kerne, die Zelle c getrennte Kerne mit Fäden.
- Fig. 23. Grosse Zellen (3. Versuchstag. Chromosmiumessigsäure). Die Kerne der meisten Zellen sind intensiv gefärbt, entweder vielfach geschlängelt (a u. b) oder geknäuelt (e u. f) oder verästigt (c u. d), vielleicht netzförmig (g). Der Zellleib ist bei allen gut erhalten, bei manchen verästigt (c, d, e u. f). Die beiden Riesenzellen (h u. i) enthalten einfachere Kernfiguren; die Abschnitte derselben sind theils heller, theils dunkler; in derselben Zelle finden sich in dieser Hin-

310 Dr. Julius Arnold: Ueber Theilungsvorgänge an den Wanderzellen etc.

sicht Verschiedenheiten. In den meisten Kernen ist Fadenstructur nachzuweisen.

- Fig. 24. Zellen mit complicirten Kernfiguren (3. Versuchstag. Chromosmiumessigsäure); die eine Kernfigur (c) zeigt deutlich eine Einschnürung, ebenso der Zellleib.
- Fig. 25. Zellen (8. Versuchstag. Chromosmiumessigsäure) mit verzweigten (a, b u. c) und netzförmigen (d) Kernen; in der einen Zelle (e) sind die Kerne getrennt und enthalten Fäden.
- Fig. 26. Maschen und Septen (a u. b) von Hollunderplättchen gefüllt und grossen vielkernigen epithelioiden Zellen (7. Versuchstag. Chromosmiumessigsäure).
- Fig. 27. Eine Masche mit epithelioiden Zellen besetzt (9. Versuchstag. Chromosmiumessigsäure).
- Fig. 28. Fadenförmige, spindelförmige und verästigte Zellen; die Kerne theils hell, theils dunkel, in den einen Fäden kenntlich, in den anderen nicht (2. Versuchstag. Chromosmiumessigsäure).
- Fig. 29. Maschen eines Hollundermarkplättchens von länglichen Zellen überspannt und mit vielkernigen Zellen besetzt (3. Versuchstag. Chromosmiumessigsäure).

Tafel XVI.

- Fig. 30. Verschiedene Degenerationsformen am conservirten Präparate (9. Versuchstag. Härtung in Spiritus; steigende Concentration).
- Fig. 31. Hollunderplättchen nebst umhüllendem Lymphthrombus. Durchschnitt (3. Versuchstag. Spiritushärtung; steigende Concentration; Vergr. Zeiss DD Oc. 3). Im Lymphthrombus sieht man zahlreiche helle rundliche Lücken und längliche, sowie verzweigte Strassen. Dieselben enthalten stellenweise Wanderzellen. Die angrenzenden Maschen des Plättchens sind mit grösseren und kleineren, ein- und mehrkernigen Zellen gefüllt.
- Fig. 32. Geschichtete Hollundermarkplättchen nebst intermediärem Thrombus auf dem Durchschnitt (5. Versuchstag. Chromsäurehärtung. Vergr. wie bei 31). Der zwischen zwei Plättchen gelegene Lymphthrombus ist vielfach zerklüftet und enthält in seinen Spalten grössere und kleine Zellen; auch die Maschen sind zum Theil mit grösseren Zellen gefüllt.
- Fig. 33. Durchschnitt durch ein geschichtetes Plättohen, welches 58 Tage im Lymphsack gelegen und vollständig angeheilt war (Conservirung in Alkohol; Vergrösserung wie bei Fig. 31). Die Maschen sind mit grossen länglichen und eckigen Zellen gefüllt; in den mittleren Maschen Degenerationserscheinungen. Die nach oben gelegenen Maschenreihen grenzten an ein benachbartes Plättchen. welches dieselben Verhältnisse darbot.

K. Zaluskowski: Bemerkungen über den Bau der Bindehaut. 311

(Aus dem anatomischen Institut zu Berlin.)

Bemerkungen über den Bau der Bindehaut.

Von

K. Zaluskowski.

Der alte Streit über die Existenz tubulöser Drüsen in der normalen menschlichen Conjunctiva scheint zu Gunsten Henle's entschieden. Die neuesten Arbeiten von Baumgarten und Pröbsting. sowie die Ausgaben der Lehrbücher von Schwalbe und Schmidt-Rimpler stellen ihre Existenz als unzweifelhaft hin. Sogar die Hauptgegner Henle's, Stieda und Sattler, gaben zu, dass in der normalen Conjunctiva ausser den vielfach anastomosirenden Rinnen und Furchen auch hier und da "grübchenartige Vertiefungen", blindendigende Ausstülpungen", "isolirte kurze Rinnen" etc. anzutreffen seien, welche Namen offenbar auf die Henle'schen Drüsen passen. Die Zeichnung, welche Stieda giebt, entspricht genau dem Längsschnitte einer Hen le'schen Drüse. Während aber Stieda zulässt, dass seine Vertiefungen und Grübchen mit einem besonderen Epithel ausgekleidet seien, legt Sattler Gewicht darauf, dass zwischen dem Epithel der Papillen und dem der Einsenkungen kein grosser Unterschied besteht. Baumgarten nimmt eine vermittelnde Stellung ein - mit Hülfe der Flächenschnittmethode findet er runde Querschnitte, die er als zu Drüsen gehörig deutet, ferner ovale und spaltförmige Querschnitte, die er als morphologische Zwischenstufen zwischen wirklichen Drüsen und den Componenten des anastomosirenden Rinnensystem's Stieda's betrachtet. Pröbsting behauptet die Existenz schlauchförmiger Drüsen neben den Rinnen.

Wenn man also nur die Form der fraglichen Bildungen betrachtet, so stimmen beinahe alle Autoren darin überein, dass der-Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. 30. 21 gleichen Bildungen existiren — die Form einer grübchenartigen Vertiefung, einer kolbenartigen Einsenkung, einer blinddarmförmigen Einstülpung oder sackförmiger Ausbuchtung entspricht der Form einer tubulösen Drüse, oder einer Tasche. Als wichtigere Frage erscheint, ob diese Gebilde als Drüsen zu bezeichnen sind, d. h. ob ihnen alle Eigenschaften einer Drüse zuzusprechen seien. So giebt Mandelstamm ihre Existenz zu, spricht ihnen aber den Drüsencharakter ab, weil sie keine besondere Umhüllungsmembran und keinen gut ausgebildeten Ausführungsgang hätten.

Nur wenige Autoren gehen auf die Function der genannten Gebilde ein - Ciaccio nennt sie ohne Weiteres "Schleimdrüsen", Waldeyer findet es wahrscheinlich, dass sie als schleimabsondernde Organe fungiren, da öfter in ihnen Schleimmassen anzutreffen seien - Reich sieht in ihnen feinkörnige Massen, Rachlmann endlich findet Becherzellen in der Cylinderzellenschicht der Drüsenwand -- hält sie jedoch für pathologische Gebilde. Berlin und Iwanow, hielten die Einstülpungen für pathologisch und für ein Characteristicum des trachomatösen Processes, nannten sie sogar Trachomdrüsen. Widerlegt wurde diese Ansicht durch Jacobson jun.; auch Wedl und Bock treten gegen eine solche Auffassung auf - Schmidt-Rimpler jedoch behält in seinem Lehrbuche die Bezeichnung "Trachomdrüse bei, wenn er auch zugiebt, dass sie keine specifischen Entzündungsprodukte des Trachoms sind, sondern nur normal vorkommende Einbuchtungen, welche durch die Wucherung ihrer Umgebung vergrössert erscheinen.

Bei meinen Untersuchungen habe ich mich nicht der Methode der Flächenschnitte bedient — die Zeichnungen, welche Baumgarten von Flächenschnitten gegeben hat, konnten mich dazu nicht ermuthigen. Ich habe die Schnitte senkrecht zur Fläche der Conjunctiva geführt und, um die Lageverhältnisse nicht zu ändern, habe ich die Schnitte durch das ganze Auge gelegt. Es gelang mir eine grosse Menge von Schnitten auf diese Weise zu erhalten, die nun in der entsprechenden Reihenfolge untersucht wurden. Dadurch war es möglich gemacht, eine und dieselbe Einstülpung durch mehrere Schnitte hindurch zu verfolgen und sowohl ihre Form, als auch Ausdehnung und Verlaufsrichtung zu beobachten. Was die letztere anbelangt, so habe ich gefunden, dass nur eine geringe Zahl von diesen Schläuchen senkrecht in die Tiefe verläuft; die meisten sind umgebogen, manche gleich unter dem Epithel scharf umgeknickt, so dass ihre Längsachse parallel der Oberfläche der Conjunctiva liegt. Dieser Verlauf erklärte mir die Mannigfaltigkeit der Bilder in Baumgarten's Zeichnungen. — Der Flächenschnitt trifft nämlich nur selten rechtwinkelig zur Längsachse des Schlauches, so dass der Querschnitt einen Kreis giebt; in den meisten Fällen, wo der Schnitt die blinddarmförmige Einbuchtung in einer schiefen, oder Längsachse getroffen hat, bekommt man eine ovale, wohl auch eine spaltförmige Figur. Und diese Figuren, obgleich vielleicht und sogar wahrscheinlich zu den fraglichen Taschen gehörig, erklärt Baumgarten alle für Querschnitte von Rinnen, oder Spalten. Da ferner, wie Sattler richtig bemerkt, nicht alle Einstülpungen in gleiche Tiefe reichen, und der Flächenschnitt wohl auch nicht vollkommen parallel der Conjunctival-Oberfläche geführt werden kann, so glaubte ich den Flächenschnitten nicht dieselbe Zuversicht entgegenbringen zu dürfen, wie Baumgarten es gethan hat.

Ich habe nun keine morphologischen Zwischenstufen zwischen den eigentlichen blinddarmförmigen Schläuchen und den Furchen gefunden; auch scheint mir eine Verwechselung, wie sie Stieda bei senkrechten Schnitten angenommen hat, ausgeschlossen, wenn man das Bild durch mehrere auf einander folgende Schnitte verfolgt. Die Rinnen und Furchen mögen von wechselnder Tiefe and Ausdehnung sein; immer geben sie ein anderes Bild, als ein ächter Tubulus. Die Form der fraglichen Drüsen stimmt, so weit ich sehe, im Allgemeinen mit den bisherigen Beschreibungen überein; es sind kolbenartige Gebilde mit einem deutlichen, verengten Ausführungsgange, manche auch blinddarmförmig, gewöhnlich am distalen Ende etwas gekrümmt, oder auch gleich unter dem Epithel scharf umgebogen und parallel der Oberfläche verlaufend. Ihr längster Durchmesser ist drei bis viermal länger, als der kleinste quere Durchmesser. Nur selten habe ich dichotomisch verzweigte Schläuche gefunden; manchmal finden sich auch mehrere an einer Stelle zusammen und bilden einen Knäuel, indem sie nach verschiedenen Richtungen umgebogen sind. Doch gelingt es gewöhnlich jeden einzelnen Schlauch in seinem Verlaufe zu verfolgen, da sie von verschiedener Grösse sind und selten zwei Schläuche neben einander gefunden werden, deren Durchschnitte gleiche Dimensionen zeigen. Eine bestimmte Localisation der Einstülpungen, wie sie Baumgarten angiebt, habe ich nicht constatiren können; in wechselnder Anzahl habe ich sie in sämmtlichen Schnitten gefunden

und zwar zahlreicher in der Conjunctiva des oberen Lides, als in der des unteren. Am dichtesten beisammen fand ich sie im Orbitaltheile und in der Fornixgegend — jedoch fanden sich mehrere auch im Tarsaltheile und eine fand ich sogar in der Conjunctiva bulbi ziemlich weit vom Fornix. Ich halte jedoch das letztere für eine Ausnahme, obgleich Purtscher derartige Gebilde in der Conjunctiva bulbi beschreibt und sie mit den von Berlin, Iwanow u. A. erwähnten identificirt.

Wenn ich auch nicht zugeben kann, dass diese Aussackungen vollkommen gleichwerthig mit den Rinnen und Furchen sind und dass Uebergänge von der einen Form zu der anderen existiren, so muss ich doch Baumgarten darin zustimmen, dass dieselben in einem gewissen Verhältnisse zu den Furchen stehen. Bei denjenigen Individuen nämlich, bei welchen ich zahlreiche und tiefe Furchen gefunden habe, fand ich keine, oder nur sehr spärliche Tubuli, während bei einem Individuum, bei welchem ich zahlreiche und gut ausgebildete Tubuli gefunden habe, die Oberfläche der Conjunctiva verhältnissmässig glatt und eben war. Ich kann also die Ansicht Baumgarten's bestätigen, dass beiderlei Bildungen einander substituiren können. Nach diesen Befunden kann ich nicht zustimmen, wenn Schwalbe die schlauchförmigen Einstülpungen in ein ganz anderes Verhältniss zu den Furchen bringt; er behauptet nämlich, dass dieselben hauptsächlich nur da zu finden wären, wo das Rinnensystem gut ausgebildet sei. Auch bringt sie Schwalbe in Zusammenhang mit der lymphatischen Infiltration und den sg. Lymphfollikeln, indem er meint, dass nur in Gegenwart der letzteren die Schläuche zahlreich und von grösseren Dimensionen seien. Fehlen dagegen die Haufen von Lymphzellen, so seien auch die Schläuche spärlich und klein, so dass sie gar uicht den Namen "Drüsen" verdienten. Ich wüsste nicht, warum man eine kleine tubulöse Einsenkung, nicht ebensogut "Drüse" nennen sollte, wie eine grosse, wenn man die letzteren überhaupt als Drüsen anerkennt, woran doch kaum gezweifelt den Zusammenhang werden kann — und was mit den sogenannten Lymphfollikeln anbelangt, so habe ich bei zwei lymphatische Infiltration, Individuen eine starke zahlreiche und dichte Haufen von Lymphzellen und gut entwickeltes Furchensystem gefunden, aber durchaus keine Tubuli. Auch bei einem Kaninchenauge fand ich zahlreiche sogenannte Lymph-

Digitized by Google

follikel, aber keine Einstülpungen. Von zwei neugeborenen Kindern, deren Bindehäute ich untersucht habe, fand ich bei beiden Furchen — entgegen der Behauptung Rachlmann's — jedoch nur schwach entwickelt; bei einem derselben fand ich im Orbitaltheile einige schlauchförmige Einsenkungen, welche dieselben Eigenschaften zeigten, wie die bei Erwachsenen. In der Conjunctiva des Schweins fand ich wenige Furchen und nur spärliche Taschen, von denen einige dichotomisch verzweigt waren. Ueberall habe ich die Einstülpungen von einer doppelten Zellenschicht ausgekleidet gefunden; die innere Schicht besteht aus niedrigen Cylinderzellen, welche im Ausführungsgange abgeflacht sind, die äussere Schicht sus kleinen, rundlichen Zellen - also dieselbe Auskleidung, wie sie bereits Reich und Berlin beschrieben haben. Die von Reich erwähnte dünne Gewebsschicht, auf welcher das Epithel der Tasche aufsitzt, habe ich nur in wenigen Fällen, wo die Färbung besonders günstig war, constatiren können. Eben dieses charakteristische Epithel lässt die Durchschnitte der Schläuche nicht mit denjenigen der Furchen verwechseln, da das Epithel der letzteren, wie bereits Sattler bemerkt, sich nicht wesentlich von dem Epithel der Conjunctival-Oberfläche unterscheidet. Auch hat dies mich veranlasst die tubulösen Einsenkungen als besondere Gebilde anzusehen, nicht etwa blos als verkümmerte, verkürzte Rinnen mit allen möglichen Zwischenstufen bis zu einer vollkommenen Furche, wie sie Baumgarten darstellt. Sind nun diese vielbesprochenen Gebilde Drüsen oder nicht? Ihre Form spricht nicht dagegen, da sie einen deutlichen Ausführungsgang und ein eigenes Epithel besitzen; namentlich aber muss ich sie deshalb als ächte Drüsen bezeichnen, weil ich sie als schleimabsondernde Organe anerkennen darf.

Constant nämlich habe ich in ihnen Becherzellen gefunden, in manchen sogar recht zahlreich. Hier und da fand sich auch eine Becherzelle im Epithel der Oberfläche. Bei den Präparaten, bei welchen die Drüsen fehlten, waren die Becherzellen im Epithel zerstreut, hauptsächlich jedoch auf dem Grunde der Furchen, die bei diesen Präparaten, wie schon oben angedeutet, besonders gut entwickelt waren. Bei Kindern fand ich ebenfalls einzelne Becherzellen im Epithel. Beim Kaninchen waren sie im Epithel zahlreich vorhanden — noch zahlreicher beim Schwein, wo sie auch die Drüsen ausfüllten.

Das Epithel der Conjunctiva des Menschen

wechselt je nach der Region - beim Erwachsenen habe ich an der inneren Lidkante das Epithel verdickt gefunden, bestehend aus mehreren Schichten Pflasterepithel, unter dem sich eine Schicht cubischer Zellen befand - eine Art von Uebergangsform zwischen Cylinder- und Pflasterepithel - und endlich unter diesen beiden einige (zwei bis drei) Schichten Cylinderepithel, dessen Zellen jedoch nicht so schlank sind, wie etwa die des Cylinderepithels Der Tarsaltheil besitzt geschichtetes am fornix conjunctivae. Pflasterepithel, dessen oberste Lage gegen den Orbitaltheil bereits die Uebergangsform zeigt und im Orbitaltheil und am Fornix als Cylinderepithel auftritt. An der Conj. bulbi habe ich überall nur geschichtetes Pflasterepithel gefunden, während Wolfring auch dort die oberste Schicht als Cylinderzellen beschreibt. Dieselben Verhältnisse, wie beim Erwachsenen, habe ich auch bei neugeborenen Kindern gefunden, so dass ich auf die von Wolfring angeführte Abflachung des Epithels durch den Lidschlag nicht viel Gewicht legen kann.

Viel heftiger, als um die tubulösen Drüsen, manchmal sogar leidenschaftlich, wurde der Streit geführt um die Lymphfollikel der Conjunctiva, oder die Henle'schen Trachomdrüsen.

Was ihre Existenz in der Bindehaut eines ausgewachsenen Menschen anbelangt, so wurde auch hier wohl mehr um den Namen, als um den Gegenstand selbst gestritten.

Wenn man die von v. Recklinghausen beschriebenen Follikel als Typus nimmt und den Namen "Lymphfollikel" nur gebraucht, wenn dieser Typus in allen Einzelnheiten wiedergefunden wird, so passt der Name nicht auf die fraglichen Gebilde der Conjunctiva.

Und diesen Grundsatz haben offenbar die Antoren befolgt, welche keine Lymphfollikel gefunden haben. So sieht Walde yer keine "gut ausgebildeten Lymphfollikel": Jacobson will den beim Trachom vorkommenden Gebilden den Namen "Lymphfollikel" nicht einräumen, Baumgarten findet nicht scharf umschriebene Heerde lymphadenoider Substanz, ebenso wenig Schwalbe, Alt findet keine ausgesprochenen Lymphfollikel. Auch die an-

Digitized by Google

Bemerkungen über den Bau der Bindehaut.

deren Autoren, welche die Existenz der Lymphfollikel läugnen, wie Sattler, Reich, Morano, suchten wohl vergeblich nach dem Typus v. Recklinghausen's. Mir scheint wenigstens die Annahme Stöhr's und Pröbsting's, dass die Follikel wegen ihrer geringen Grösse und Zahl sich so oft der Beobachtung entzogen haben, unwahrscheinlich. Andererseits kann ich nicht Raehlmann zustimmen, der bei Baumgarten eine Täuschung voraussetzt der Art. dass durch den Flächenschnitt nur die Wellenberge der gewellten infiltrirten Zone getroffen wurden, die dann den Eindruck mehr oder minder scharf umschriebener Heerde machten. Baumgarten sagt ja ausdrücklich, dass die Nachbarschaft der Heerde ebenfalls lymphatisch infiltrirt sei.

In den Bindehäuten von sechs Individuen, welche ich untersucht habe, habe ich ohne Ausnahme eine mehr oder minder starke lymphatische Infiltration gefunden, die an manchen Stellen zu dichten Anhäufungen von Lymphzellen sich steigerte, ohne jedoch diesen Anhäufungen eine irgend wie regelmässige Form zu geben, oder scharf von der Umgebung abzugrenzen oder sie mit einer besonderen Umhüllungsmembran zu versehen.

Manche von ihnen erschienen zwar bei schwacher Vergrösserung rund oder oval — bei stärkerer Vergrösserung konnte ich jedoch durchaus keine bestimmte Abgrenzung gegen die Nachbarschaft entdecken. Doch diese, scheinbar regelmässig gebauten Haufen von Lymphzellen kann ich als Ausnahmen bezeichnen; in der grössten Mehrzahl präsentirten sie sich als nach der Mitte zu stärker gefärbte, nach den Seiten ganz allmählich in die Farbe der Nachbarschaft übergehende Stellen, an denen man mit stärkerer Vergrösserung in der Mitte etwas dichter gedrängte Lymphzellen erkennen konnte. Die Bilder, welche ich bekommen habe, stimmen so ziemlich überein mit denjenigen, welche Baumgarten in seinem Flächenschnitte darstellt.

Bei neugeborenen Kindern habe ich, übereinstimmend mit allen bisherigen Angaben, keine lymphatische Infiltration und demnach auch keine Anhäufungen von Lymphzellen gefunden.

Wenn ich nun diese Haufen von Lymphzellen in der menschlichen Conjunctiva nicht Lymphfollikel nennen kann, so muss ich docht den Gebilden, welche ich in der Conjunctiva der Thiere gefunden habe, diesen Namen beilegen. Beim Kaninchen und beim Schwein (beide Thiere waren ausgewachsen), namentlich aber beim

K. Zaluskowski:

letzteren habe ich vollkommen ausgebildete Lymphfollikel gefunden, welche scharf abgegrenzt, mit einer Umhtillungsmembran versehen und häufig von Lymphspalten umgeben waren, so dass manche Follikel gleichsam an der Innenwand des Lymphkanals aufgehängt erschienen. Ich habe sie hauptsächlich im Tarsaltheile gefunden und zwar nicht unmittelbar unter dem Epithel, sondern durch eine Gewebsschicht von demselben getrennt. Ihre Durchschnitte erscheinen von verschiedener Grösse, bald kreisförmig, bald oval, was sich durch die eiförmige Gestalt der Follikel erklärt. Die Zeichnung, welche Schmid von den Lymphfollikeln des Schweins gegeben hat, fand ich vollkommen übereinstimmend mit meinen mikroskopischen Bildern, bis auf den Umstand, dass Schmid behauptet, die Lymphfollikel lägen hart unter dem Epithel, welches über ihnen emporgehoben sei.

Ich habe Schmid's Methode zum Sichtbarmachen der Follikel nicht benutzt, trotzdem sie von Stöhr so warm empfohlen wird, weil ich von der mikroskopischen Untersuchung doch nicht würde Abstand genommen haben, und für dieselbe lieber intacte Präparate benutze. Auch kann ich mir nicht denken, dass man bei gewissenhafter Untersuchung Gebilde, wie Lymphfollikel, mögen sie auch noch so klein sein, übersehen kann.

Schwierig ist die Frage zu beantworten, ob die beschriebenen Haufen von Lymphzellen, eventuell die Lymphfollikel den physiologischen oder den pathologischen Bildungen zuzuzählen sind. Die neueren Autoren neigen im Allgemeinen zu der Ansicht, dass dieselben, wenn auch nur in gewisser Anzahl und Grösse, als physiologische Gebilde zu betrachten seien, während von den älteren sich namentlich Wolfring, Blumberg, Jacobson für den pathologischen Charakter derselben aussprechen. Für den Charakter als physiologische Gebilde spricht der Umstand, dass sie beim Menschen häufig, bei Thieren constant gefunden wurden in einer anscheinend ganz gesunden Conjunctiva. Sie wurden aber constant nicht gefunden bei Kindern und jungen Thieren, auch kann es nicht nachgewiesen werden, dass an der Conjunctiva, in welcher Anhäufungen von Lymphzellen gefunden wurden, nicht während des Lebens ein Leiden bestanden hat, das vielleicht nicht einmal von dem Individuum selbst bemerkt wurde. Und die Individuen, deren Bindehäute meistens, oder fast ausschliesslich zur mikroskopisch-anatomischen Untersuchung kommen, waren gewöhn-

318

lich während des Lebens viel dem Staube und Winde ausgesetzt, oder es waren in Zuchthäusern internirte Verbrecher, wo Conjunctivalleiden ungemein häufig sind. Bei Thieren wirken alle die schädlichen Einflüsse auf die Conjunctiva noch viel mehr ein, wie bei den Menschen; und eben das Schwein, in dessen Bindehaut so gut ausgebildete Follikel sich finden, ist diesen schädlichen Einflüssen in hohem Maasse ausgesetzt.

Schmid wollte zwar durch ein Experiment zeigen, dass äussere Schädlichkeiten keinen Einfluss üben auf die Bildung der Follikel; er trieb aber den Versuch so weit, dass die ganze Entwickelung des Thieres dadurch gehemmt wurde und das Thier an dem Versuche starb. Unter diesen Umständen kann man die Resultate des Versuchs nicht als beweiskräftig anerkennen.

Aber schon der Umstand, dass bei jungen Individuen die Conjunctiva von Lymphfollikeln und lymphatischer Infiltration frei ist, spricht genug gegen die Auffassung der Lymphzellenhaufen als physiologischer Gebilde.

Rachlmann gentigt dieser Umstand, um die Lymphfollikel der Thiere als pathologische Bildungen zu bezeichnen.

Pröbsting erklärt die Becherzellen für physiologisch, weil er sie "bei Foeten und neugeborenen Kindern" gefunden — und trotzdem diese Begründung auf die Lymphfollikel nicht passt, bezeichnet er sie doch als physiologische Gebilde.

Ich bin zu der Ansicht gelangt, dass die lymphatische Infiltration und die stellenweise stärkere Anhäufung von Lymphzellen wohl sehr verbreitet ist, dass der Antrieb zu ihrer Entstehung jedoch nicht vom Organismus selbst ausgeht, sondern von äusseren Einflüssen, dass sie nicht etwas Normales, zum Wesen der Conjunctiva nothwendig Gehöriges, sondern etwas immerhin zufällig Erworbenes darstellen, dass sie also nicht physiologische, sondern pathologische Gebilde sind. Ich halte es für wahrscheinlich, dass diese Anhäufungen von Lymphzellen Prädilectionsstellen sind für weitere Erkrankungen, dass eine mit ihnen behaftete Conjunctiva günstigeren Boden abgiebt für die trachomatöse Entzündung. Und wenn auch unter dem Einflusse der Erkrankung die unregelmässigen Haufen von Lymphzellen sich zu Follikeln oder follikelartigen Gebilden abschliessen können, so halte ich es für verfehlt, daraus auf die normalen Zustände schliessen zu wollen, und mit Nothwendigkeit die Lymphfollikel als normale Gebilde in der gesunden

K. Zaluskowski:

Conjunctiva vorauszusetzen, wie es Goldzieher gethan hat. Ich muss gestehen, dass eine solche durch Rückschlüsse von pathologischen auf physiologische Zustände gewonnene Gewissheit für mich weniger Werth hat, als ein negativer Befund bei einer Untersuchung, welcher für Goldzieher kein Beweis ist.

Von allen Autoren, deren Arbeiten ich bei Gelegenheit meiner Untersuchungen über die Conjunctiva des Menschen eingesehen habe, finde ich nur bei zweien eine Erwähnung der granulirten Plasmazellen. Als der erste beschreibt sie Waldeyer. Er findet sie in den tiefen Lagen der Cutis und im subcutanen Gewebe der Augenlider zerstreut, besonders aber reichlich zwischen den Muskelfasern des glatten Müller'schen Muskels. Sie seien von unregelmässig cubischer Gestalt, manchmal mit Fortsätzen versehen, mit dunkelen Granulationen erfüllt und zum Theil braungelbes Pigment und Fetttröpfchen führend.

Stöhr erwähnt derselben Zellen bei Beschreibung der Gegend des Papillarkörpers und behauptet, dass dieselben sich zahlreich im Gewebe der tunica propria dieser Gegend finden, weiss jedoch über ihre Eigenschaften nichts weiter anzugeben, als dass sie keine Leucocyten sind.

Ich habe nun diesen Zellen besondere Aufmerksamkeit zugewandt und kann im Allgemeinen behaupten, dass sie bei Kindern zahlreicher zu finden sind, als bei Erwachsenen, und dass sie bei Thieren nicht immer dieselbe Gestalt haben, wie beim Menschen. Auch habe ich gefunden, dass die Grösse der einzelnen Zellen im umgekehrten Verhältnisse steht zu ihrer Anzahl bei dem betreffenden Individuum.

Bei dem einen Kinde habe ich dieselben ziemlich häufig im Conjunctival-Gewebe getroffen — sehr zahlreich habe ich sie im Gewebe des Fornix gefunden; sie waren meistens mit Fortsätzen versehen und enthielten fast ohne Ausnahme Pigment. Auch in den hinteren Partien des Auges waren sie in dem die Sclera umgebenden Gewebe sehr zahlreich, ebenso zwischen den glatten Muskelfasern, dagegen sehr spärlich und nur vereinzelt zwischen den gestreiften Muskelfasern. In dem subcutanen Gewebe der Augenlider waren sie etwas weniger zahlreich, als in der Gegend des Müller'schen Muskels.

Bei einem anderen Kinde fand ich sie im Allgemeinen weniger zahlreich, dafür jedoch grösser; sonst waren die Verhältnisse ebenso wie beim ersten.

Beim Erwachsenen fand ich sie im Gewebe des Fornix vereinzelt und ebenso spärlich in den hinteren Partien.

Am zahlreichsten, aber auch hier nicht in sehr grosser Anzahl, fanden sie sich zwischen den Fasern des Müller'schen Muskels, dagegen gar nicht im subcutanen Gewebe. Sie waren von verschiedener, meist bedeutender Grösse und nur ausnahmsweise mit Pigment oder Fortsätzen verschen, sie enthielten jede einen Kern, der mit Hämatoxylin sich färben lässt, während der Protoplasmakörper mit Carmin tingirt wird. Etwas weiter nach dem inneren Augenwinkel zu fand ich auch einige im Conjunctivalgewebe des Tarsal- und Orbitaltheils, welche besonders gross und mit sehr deutlichen Granulationen versehen waren.

Dieselben Verhältnisse fand ich bei noch zwei anderen Individuen — die Zellen gross und gut entwickelt, jedoch in geringer Anzahl; bei einem derselben waren sie sogar recht spärlich. Dagegen waren die Protoplasmazellen recht zahlreich bei zwei Individuen, bei denen ich sie auch in ziemlich grosser Anzahl im Conjunctival-Gewebe gesehen habe, gemischt mit Lymphzellen; sie waren aber bedeutend kleiner wie die zuerst erwähnten, und die Mehrzahl derselben besass Fortsätze.

Beim Kaninchen waren sie unregelmässig cubisch gestaltet, manche stark in die Länge gezogen und mit Fortsätzen versehen. Alle führten dunkelbraunes Pigment, einige besassen doppelte Kerne. Sie waren ziemlich zahlreich in den hinteren Fornixpartien, weniger zahlreich, aber gut entwickelt und von mehr runder Gestalt im Conjunctival-Gewebe des Orbitaltheils. In ziemlich grosser Anzahl fand ich sie im subcutanen Gewebe des oberen Theils des Augenlides — spärlicher nach der Lidkante zu. Im Verhältniss zu ihrer grossen Zahl waren sie bedeutend grösser, wie beim Menschen.

Beim Schwein waren sie im Allgemeinen spärlicher wie beim Kaninchen. Diejenigen, welche ich in den hinteren Fornixpartien traf, waren mit langen Fortsätzen versehen, und manche von ihnen sehr lang ausgezogen. Im subcutanen Gewebe habe ich sie nur vereinzelt gefunden.

Ich beschränke mich darauf, die Resultate meiner mikroskopischen Untersuchung anzugeben. Was die Natur und Bestimmung dieser Zellen anbelangt, so kann ich nur die Worte Stöhr's wiederholen, dass ich darüber keine näheren Aufschlüsse zu geben im Stande bin. Vielleicht stehen sie in irgend einem Verhältnisse zu den glatten Muskelfasern, da sie sich am zahlreichsten zwischen diesen und in deren Umgebung finden.

Litteratur.

- 1. L. Stieda: Ueber den Bau der Augenlidbindehaut des Menschen. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. III. 1867.
- Wolfring: Ein Beitrag zur Histologie des Trachoms. Arch. f. Ophthalm. Bd. XIV. Abth. 3. 1886.
- 3. Blumberg: Ueber das Trachom. Arch. f. Ophthalm. Bd. XV. 1869.
- 4. G. V. Ciaccio: Ueber den Bau der Bindehaut. Moleschott's Untersuchungen. Bd. XI.
- 5. Schmid: Lymphfollikel der Bindehaut des Auges. Wien 1871.
- 6. Waldeyer: Mikroskop. Anatomie des Auges. Graefe und Sacmisch: Handbuch der ges. Augenheilkunde. Bd. I. Abth. 2.
- 7. Morano: Del linfoma della congiuntiva oculare. Ref. von Schmidt-Rimpler in Nagel's Jahresberichten. Bd. V. 1874.
- 8. M. Reich: Zur Histologie der Conjunctiva des Menschen. Arch. f. Ophthalm. Bd. XXI. Abth. 1.
- 9. H. Sattler: Beitrag zur Kenntniss der normalen Bindehaut des Menschen. Arch. f. Ophthalm. Bd. XXIII. Abth. 4.
- N. Purtscher: Untersuchungen über Lidkrebs. Arch. f. Augenheilkunde. Bd. X. 1881.
- 11. E. Berlin: Beiträge zur pathologischen Anatomie der Conjunctiva. Klin. Monatsblätter f. Augenheilkunde. 1878.
- J. Jacobson jun. Ueber Epithelwucherung und Follikelbildung etc. Arch. f. Ophthalm. Bd. XXV. Abth. 2. 1879.
- 13. A. Alt: Compendium der norm. und path. Histologie des Auges. Wicsbaden 1880.
- 14. P. Baumgarten: Ueber die tubulösen Drüsen und Lymphfollikel etc. Arch. f. Ophthalm. Bd. XXVI. Abth. 1. 1880.

Bemerkungen über den Bau der Bindehaut.

- 15. E. Maudelstamm: Ein Fall von Ectropium sarcomatosum. Arch. f. Ophthalm. Bd. XXVII. Abth. 3. 1881.
 - ", Der trachomatöse Process. Arch. f. Ophthalm. Bd. XXIX. Abth. 1. 1883.
- 16. Goldzieher: Lymphadenitis conjunctivae. Centralblatt f. Augenheilkunde. 1882.
- E. Raehlmann: Pathologisch-anatomische Untersuchungen. Arch. f. Ophthalm. Bd. XXIX. Abth. 2. 1883.
- 18. G. Schwalbe: Lehrbuch der Anatomie der Sinnesorgane. Erlangen 1885.
- Ph. Stöhr: Ueber den Bau der Conj. palpebr. Sitzungsberichte der physik. med. Gesellschaft zu Würzburg. 1885.
- 20. Wedl und Bock: Pathologische Anatomie des Auges. Wien 1886.
- 21. Schmidt-Rimpler: Augenheilkunde. Braunschweig 1886.
- A. Pröbsting: Ein Beitrag zur feineren Anatomie des Lides und der Conjunctiva des Menschen und Affen. Erlangen 1886.

Die grüne Drüse des Flusskrebses.

Von

Professor Dr. Carl Grobben in Wien.

Im 4. Hefte des XXIX. Bandes des Archivs für mikroskopische Anatomie ist eine Publication betitelt: "Ueber die grüne Drüse des Flusskrebses" von Bernhard Rawitz erschienen. In derselben werden meine im Jahre 1881 erschienenen Untersuchungen über das genannte Organ (C. Grobben, die Antennendrüse der Crustaceen, Arbeiten aus dem zoolog. Institute der Universität Wien, t III. pag. 8 u. ff) bezüglich fast aller Angaben bestritten, sowie, abgesehen von anderen Unrichtigkeiten, einer meiner Angaben eine Deutung unterlegt, welche derselben nicht zukommt. Aus diesen Gründen sehe ich mich veranlasst, in Kürze auf die bezeichneten Punkte der Publication von Rawitz zu erwiedern.

Meinen Angaben gegenüber wird von B. Rawitz

1) behauptet: "Die grüne Drüse vom Flusskrebs besteht nicht aus einem vielfach gewundenen Schlauche, sondern aus zwei Schläuchen, die erst kurz vor ihrer Einmündung in die Blase sich mit einander verbinden. Und zwar bilden die grüne und die weisse Substanz den einen — langen, die gelbbraune und ein kleiner Theil der weissen den zweiten — kurzen Schlauch; niemals aber hat eine unmittelbare Communication zwischen der grünen und gelbbraunen Substanz statt";

2) die Berechtigung, den gelbbraunen Endtheil der grünen Drüse als "Endsäckchen" zu bezeichnen, bestritten, und wiederholt hervorgehoben, dass diese Bezeichnung meinerseits "der Phylogenie zu Liebe" gewählt wurde;

3) angegeben, dass die Färbung des gelbbraunen Theiles nicht durch Einlagerung gelbbraun gefärbter Körper im Zellleibe, sondern "durch die Anwesenheit strohgelb gefärbter Kerne" bedingt sei;

4) hervorgehoben, "dass eine Cuticula an den Zellen in der grünen Substanz nicht einmal nur angedeutet vorhanden ist";

5) die Angabe gemacht, dass ein strangförmiger Zerfall des Protoplasmas der Epithelzellen in der weisslichen Abtheilung des Kanales nicht vorkommt;

6) eine reichliche Vascularisation des Endsäckchens bestritten.

Diesen vorstehenden Resultaten gegenüber muss ich auf Grund neuer Controluntersuchungen alle meine früher gemachten Angaben als vollkommen richtig aufrecht erhalten; und zwar:

1) Der Kanal der grünen Drüse zeigt nahe dem Uebergange in die Harnblase keine Theilung. Das Endsäckchen geht, wie übereinstimmend Schnitte und Präparationen lehren, in den grünen Theil der Drüse über und dieser in der weissen, am Ende zur Harnblase sich erweiternden Kanalabschnitt.

2) Der gelbbraune Endabschnitt der grünen Drüse ist ein Säckchen mit gefalteter Wand, und die Bezeichnung "Endsäckchen" daher vollkommen berechtigt. Der Vorwurf, welcher in der wiederholten Bemerkung zu suchen ist, dass ich "der Phylogenie zu Liebe" diese Bezeichnung gewählt hätte, ist mir unverständlich.

3) Die gelbbraune Färbung des Endsäckchens rührt nicht von einer gelben Färbung der Kerne, sondern von gelbbraun gefärbten Inhaltskörpern im Leibe der Säckchen-Epithelzellen her. Gelbgefärbte Kerne konnte ich niemals beobachten. 4) Die Zellen der grünen Drüsenabtheilung besitzen gegen das Lumen des Drüsenrohres hin eine dicke sog. Stäbchencuticula.

5) Die strangförmige Anordnung des Protoplasmas ist auch in den Zellen der weissen Kanalabtheilung und sogar sehr deutlich ausgebildet.

6) Das Endsäckchen ist reichlich mit Blutkanälen versorgt.

Hat es sich somit herausgestellt, dass die von meinen Angaben differirenden Ergebnisse, zu denen B. Rawitz gelangte, sämmtlich unrichtig sind, so muss ich weiter auch Verwahrung dagegen einlegen, dass B. Rawitz meinen Angaben Deutungen unterschiebt, welche nicht darin zu finden sind. So schreibt Rawitz: "Als besonders beweisend gilt der strangförmige Zerfall oder die strangartige Anordnung der "Protoplasmakörperchen", die nach Grobben's Meinung eine Folge des lebhaften Stromes ist, also auf rein mechanischen Ursachen beruhen soll. Auf diesen letzteren Punkt will ich überhaupt nicht eingehen, da er sich selber widerlegt. Der strangartige Zerfall der Epithelien der grünen Substanz - ist meiner Ansicht nach zwar bewirkt durch die angewandten Reagentien, aber doch begründet in einer inneren Structur des Protoplasma. Würde ich denselben an den Epithelien aller drei Substanzen gefunden haben, so würde ich nicht einen Moment zögern, ihn als Artefact zu betrachten" u. s. f.

Abgesehen davon, dass sich der von Rawitz unter Anführungszeichen citirte Ausdruck "Protoplasmakörperchen" in meiner Arbeit nicht findet, sondern der Terminus "Protoplasmakörnchen", so ist mir vollkommen unergründlich, wie Rawitz aus meiner Stelle herauslesen kann, dass ich die strangförmige Anordnung des Protoplasmas als Artefact betrachte. Ganz unverständlich jedoch bleibt die Bemerkung, dass meine Ansicht, die erwähnte strangförmige Anordnung beruhe auf rein mechanischen Ursachen, sich selber widerlege.

B. Rawitz citirt ferner eine Stelle meiner Abhandlung, welche sich auf die Quellungsfähigkeit der Zellen und das Herausrücken der Kerne bezieht, als Angabe betreffend die Zellen der grünen Substanz, wogegen ich dieselbe von den Zellen der weissen Kanalabtheilung mache, da ich die angeführte Erscheinung auch nur an den letzteren beobachtet habe. Ich muss hier ein Uebersehen von Seiten Rawitz' annehmen, da gleich auf der folgenden Seite sich die Angabe findet, dass dieses Hervorquellen des Kernes "n ur an den Zellen der grünen, niemals an denen der weissen und gelbbraunen Substanz sich findet '(im stricten Gegensatze zu Grobben's Angabe)". Dem gegentiber habe ich gerade an dem grünen Drüsenabschnitte das Herausrücken der Kerne nicht beobachtet, während diese Beobachtung an den Zellen der weissen Kanalabtheilung sehr leicht zu machen ist. Nirgends in meiner Arbeit findet sich jedoch die Angabe, dass ein solches Heraustreten der Kerne an den Epithelzellen des Endsäckchens von mir beobachtet wäre, wie die eben angeführte Stelle von Rawitz annehmen liesse.

Ich beschränke mich, auf diese Punkte der Rawitz'schen Publication hingewiesen zu haben, und sehe hier vollkommen von verschiedenen kritischen Bemerkungen, welche Rawitz bezüglich einiger Punkte meiner Arbeit macht, ab, über deren Berechtigung eine Einsicht in meine Arbeit urtheilen möge.

326



Ueber die Beziehungen der quergestreiften Muskeln zum Papillärkörper der Lippenhaut.

Von

Dr. med. W. Podwyssozki (jun.),

/ Privat-Docenten d. Allg. Pathologie an d. militär.-medicin. Akademie zu St. Petersburg.

Hierzu Tafel XVII.

Vorliegende Mittheilung hat den Zweck, einige Lücken in unseren Kenntnissen über die histologischen Verhältnisse der quergestreiften Muskeln der Haut im Allgemeinen und speciell der Lippenhaut auszufüllen. Gleichzeitig dürften die mitzutheilenden Thatsachen von Interesse und nicht unwichtig für die noch immer streitige Frage über das Verhalten der Muskelfasern zu den Sehnenfasern sein.

Alles, was gegenwärtig über die Hautmuskeln in der histologischen Literatur vorliegt, bezieht sich eigentlich auf die glatte Muskulatur; die quergestreiften bleiben, meines Wissens, soviel wie gar nicht berticksichtigt. "Willkürliche quergestreifte Muskelfasern gelangen nur im Gesicht, am Bart und an der Nase von der Tiefe in die Haut hinein und endigen in der Lederhaut bald unter schiefem Winkel, bald senkrecht zwischen den Haaren und Talgdrüsen gelegen." Diese von Biesiadecki¹) noch im Jahre 1871 gemachte Beschreibung entspricht auch heutzutage, wenn wir von Aeby's mehr topographischen Angaben absehen, unseren Kenntnissen über die Verhältnisse der quergestreiften Muskeln zu der Haut. Die feineren histologischen Beziehungen sowie die Art der Befestigung der Muskeln bleiben unbekannt.

In den entsprechenden Capiteln der gegenwärtig ziemlich umfangreichen Literatur über die Anatomie und Histologie der Hant wird auch heute noch einfach erwähnt, dass an man-

¹⁾ Stricker's Handbuch d. Gewebelehre. Bd. I, p. 599. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. 30. 22

chen Stellen der Haut des Gesichts sich quergestreifte Muskelfasern aus der Tiefe bis zum Corium erstrecken, an welchem sie sich durch Bindegewebe inseriren. Was die Mundmuskulatur speciell betrifft, so drücken sich einzelne Autoren, auf Grund ihrer mikroskopischen Untersuchung in der Weise aus, das einige Muskeln wie zygomaticus, risorius, rectus labii sup. et inf.¹) (Aeby) und quadratus sup. et inferior theils in der Haut, theils in der Schleimhaut an verschiedenen Stellen der Lippe endigen (Aeby²), W. Krause)³). Allein die Art und Weise dieser Endigung, sowie das Verhalten einzelner Muskelfasern im Papillarkörper ist zur Zeit nicht näher bekannt.

Dank der fixirenden Wirkungen der sogenannten starken Flemming'schen Flüssigkeit (Chromosmiumsäure-Gemisch), gelang es mir, einige feinere Verhältnisse der quergestreiften Muskeln zu der papillaren Schicht der Haut an gewissen Stellen der Mundspalte des Kaninchens festzustellen, nämlich an den an die äusseren resp. behaarten Theile angrenzenden Bezirken der Schleimhaut des Lippenrandes, vorzugsweise aber an den beiden polsterartigen, parallel dem Lippenrande sich erstreckenden Erhabenheiten der Schleimhaut, welche zu beiden Seiten der Oberlippe liegen. An den behaarten Theilen des Lippenrandes sind die betreffenden Verhältnisse nicht mehr so scharf ausgeprägt. Weniger deutlich ist die mitzutheilende Art der Endigung der Muskeln am Lippenrande des Meerschweinchens ausgeprägt. Bei anderen Thieren, wie Ratte, Maus, Katze, Hund, sowie beim Menschen, konnte ich an der Mundmuskulatur einen so engen Zusammenhang der Muskeln mit dem Epithel wie beim Kaninchen nicht verfolgen.

An einer Reihe von in concentrirter wässriger Safranin-Lösung und nachfolgend in schwacher alcoholischer Picrinsäure-Lösung gefärbten und nach dem bekannten Hermann-Flemming'schen Verfahren behandelten sagittalen Schnitten kleiner Stückchen des Lippenrandes, welche vorher gut in starker Chromosmiumessig-

¹⁾ Oder musc. labii proprius nach W. Krause, oder compressor labii nach Klein.

²⁾ Chr. Aeby, Die Muskulatur der menschlichen Mundspalte (Arch. f. mikr. Anatomie Bd. XVI, 1879, p. 659-662).

³⁾ W. Krause, Allg. und mikrosk. Anatomie. Nächtrag. 1881, p. 68.

säure-Gemische fixirt, ausgewaschen und in Alcohol gehärtet worden waren, fällt bei mikroskopischer Untersuchung folgendes, deutlich ausgeprägtes Bild in die Augen:

Von der Tiefe des Unterhautgewebes erheben sich zur Schleimhaut-Oberfläche mehr oder minder parallel mit einander verlaufende einzelne Bündel quergestreifter Muskelfasern. Entweder nahe an der Grenze der epithelialen Schleimhaut-Schicht, oder etwas von derselben entfernt, beginnt ein Zerfall der Bündel in feinere bis zu einzelnen Muskelfasern, welche sich entweder in Bündelchen von mehreren primitiven Muskel-Fibrillen oder aber in einzelne primitive Fibrillen zerlegen. Infolge eines solchen allmählich fortschreitenden Zerfalls bildet sich aus jedem ursprünglichen dickeren Muskel-Bündel ein mehr oder minder breit ausgedehntes pinselartiges Gebilde; die Elemente dieses Pinsels bestehen aus einzelnen Muskelfibrillen (vergl. Fig. 1 und Fig. 5). Die Querstreifung der letzteren ist vollkommen deutlich schon mit einer Vergrösserung von ¹/250</sup> zu unterscheiden.

Die in der beschriebenen Weise entstandenen feineren Fibrillenbündelchen und einzelnen Muskelfibrillen nehmen, an der Grenze der epithelialen Schleimschicht angelangt, verschiedene Richtungen ein, aber immer richten sie sich zu ihrem Endziel, zum Epithel. Durch Kreuzung der durch die erwähnte Zerspaltung entstandenen zahlreichen Glieder eines jeden dickeren Muskelfasern-Bündels mit ähnlichen Gliedern aus den benachbarten Muskel-Bündeln, entsteht an der Grenze des Papillarkörpers ein ganzes System von zahlreichen Muskelfibrillen-Bündelchen und von einzelnen Muskel-Fibrillen (Fig. 1). Während einzelne dieser Fibrillen mehr in senkrechter Richtung direct zum Epithel verlaufen, nehmen andere eine grössere Ablenkung von der ursprünglichen Richtung des Stammbündels, um erst nach einem mehr schrägen Verlauf durch die Grenztheile des Unterzellhautgewebes zum Epithel zu gelangen. Hier gehen die Fibrillen-Bündel sowie die einzelnen Fibrillen in homogene, glänzende, feine sehnenartige Fasern über, vermittelst welcher sie sich im Stratum mucosum befestigen. Die erwähnten Netze verdanken ihre Enstehung mehr der Durchkreuzung der ebenerwähnten sehnenartigen Fortsätze, als der Kreuzung der Muskelfibrillen selhst.

An manchen Stellen findet man eine sehr eigenthümliche Beziehung der Muskelfibrillen-Bündelchen und der pri-

329

mitiven Muskelfibrillen zu den in's Unterzellhautgewebe hineinragenden epithelialen interpapillären Wülsten (Fig. 1, 2, 5, 6). Fast jeder dieser Wülste besitzt ein ihm entsprechendes Muskel-Bündel, dessen aus dem Zerfall gebildete Glieder vorzugsweise ihm angehören resp. den Wulst umfassen und in dessen Substanz endigen (vergl. Fig. 2, 5, 6). Ich sage vorzugsweise, da einzelne Fibrillen auch zu den nachbarlichen Wülsten gelangen, was die Ursache der schon geschilderten Netzbildung unter dem Stratum mucosum ist.

Wenn man ferner das Verhalten der Muskelfasern und Muskelfibrillen zu dem Epithel untersucht, so findet man einen noch engeren Zusammenhang des Muskelsystems mit dem epithelialen. An manchen Stellen nämlich unterscheidet man sehr klar ein Eindringen von einzelnen Muskelfibrill-Bündelchen, mit deutlicher Querstreifung, in die Papillen hinein und sogar in die entfernteste Spitze derselben. Dieses Verhalten ist schon ganz deutlich mit einer schwachen Vergrösserung (60-80) wahrzunehmen (vgl. Fig. 1). Mit starken Systemen verfolgt man natürlich deutlichere Bilder (vergl. Fig. 3, 4, 6).

Die Anordnung der Muskelfibrillen-Bündel und deren weiterer Zerfall im Bereiche der Papille bleibt überall dieselbe: sie halten sich immer an der Oberfläche der Papillen resp. haften an den Grenzflächen der interpapillaren epithelialen Wülste.

Sehr schöne und belehrende Bilder des Verhaltens der Muskeln in den Papillen bekommt man an denjenigen Papillen, welche in ihrem grösseren Durchmesser durchgeschnitten sind und eine Capillarschlinge enthalten (Fig. 6). Am nächsten kommt das Muskelgewebe der Gefässschlinge an der Basis der Papille, wo die beiden (auf dem Schnitte) gegentberliegenden interpapillären Wülste sich einander nähern und den engeren Theil oder den Hals der Papille bilden. An einigen Papillen ist der Hals so schmal, dass die emporsteigenden Muskelfibrillen der Gefässschlinge (Capillare) eng anliegen und sie umringen. Es ist kein seltener Befund, dass am Papillenhalse die Muskelbündelchen einander überkreuzen (vgl. Fig. 3 und 4).

Wie endigen nun die Muskeln am Epithel? Diese Frage kann nur zum Theil und zwar durch die Untersuchung der entsprechenden Stellen mit den stärksten Linsen beantwortet werden. Wenn man mit einem $1/18} - 1/20$ Oelimmersions-Systeme von

Zeiss verschiedene Stellen der Präparate durchmustert, so unterscheidet man Folgendes: Die feinsten sehnenartigen Fibrillen, welche Fortsätze der primitiven Muskelfibrillen sind, kommen in innigste Verbindung mit dem Epithel des Stratrum mucosum. --Das ist sicher! - Es handelt sich nicht bloss um eine Berührung einzelner Fibrillen mit dem epithelialen Gewebe, sondern vielleicht um ein Eindringen derselben in dessen Substanz, nämlich in die intercellulären Spalten. Was dies Verhalten zu den intercellulären Spalten anlangt, so kann ich mich leider nicht bestimmter darüber äussern, da hier selbst die stärksten Vergrösserungen im Stich liessen. Es ist aber sicher, dass wir es hier nicht mit einer einfachen Berthrung, einem einfachen Nebeneinanderliegen zu thun haben, sondern mit einer viel complicirteren Verbindung. An manchen Stellen macht es den Eindruck, als ob die Sehnenfäserchen mit der Basilar-Membran des Stratum mucosum zusammenflössen (vergleiche Fig. 2-6). Diese letztere scheint keine structurlose Membran zu sein, sondern stellt vielleicht ein engmaschiges fibrilläres Netz dar ¹). Die sehnenartigen Fäserchen der Muskelfibrillen dürften mit den Fibrillen dieses netzartigen Saumes sich vereinigen.

Die Präparate, nach welchen die oben stehende Beschreibung gemacht ist, geben gute Gelegenheit, eine wichtige und noch immer offene Frage aus der Histologie des Muskelsystems zu beantworten; ich meine den Uebergang der Muskelsubstanz in die Sehnensubstanz.

Die Anschauungen der Autoren spalten sich betreffs dieses Gegenstandes, wie bekannt, in zwei Hauptrichtungen. Nach

¹⁾ Die fibrilläre Structur der Membrana propria der Drüsen-Alveolen wurde von mir im Jahre 1882 für die Bauchspeicheldrüse genau nachgewiesen (Beiträgez. Kenntniss d. feineren Baues der Bauchspeicheldrüse. Arch. f. mikroskopische Anatomie Bd. XXI, p. 768. Die entsprechende Zeichnung ist in der entsprechenden russischen Arbeit gegeben). — Auf Grund vieler histologischer Angaben bin ich geneigt anzunehmen, dass überall, wo eine Membrana basilaris, welche das epitheliale Gewebe von dem Bindegewebe abgrenzt, vorhanden ist (Haut, Darm, Drüsen-Alveolen u. s. w.), dieselbe keine structurlose Membran, sondern ein engpfadiger, fibrillärer, netzartiger Saum ist.

der einen, welche hauptsächlich durch Fick ¹), Wagener²), Golgi³), theilweise auch durch Kölliker⁴) vertreten ist, besteht zwischen Muskel- und Schnenfibrillen eine Continuität, ein unmittelbarer Uebergang. Nach Wagener und besonders nach Golgi bilden nicht blos die dickeren Schnenfasern eine direkte Fortsetzung der Muskelfasern, sondern es gilt dies auch für die primitiven Schnenund Muskelfibrillen "una non interrotta continuazione delle fibrille di cui appare constituita la fibra muscolare primitiva nelle fibrille dalla cui unione sono constituiti i dendinetti primitivi" (Golgi pag. 9). Golgi führt, mit vollem Rechte, seinen Befund des unmittelbaren anatomischen Ueberganges (per continuitatem) der Muskelfasern in die Schnenfasern als neuen Beweis der engen embryonalen Verwandtschaftzwischen den Muskeln und dem Bindegewebe an.

Nach der zweiten Richtung, an welche die Mehrzahl der Autoren sich hält (Häckel⁵), Herzig⁶), Biesiadecki⁷), Weismann⁸), Rollet⁹), Ranvier¹⁰), W. Krause¹¹), H. Frey¹²), Toldt¹³) und andere) besteht zwischen den Muskel- und Sehnenfasern nur eine Contiguität, aber kein unmittelbarer Zusammenhang, und ob-

1) A. Fick, Ueber die Anheftung d. Muskelfasern an die Sehnen (Arch. f. Anatomie, Physiologie und wiss. Medicin, 1856, p. 425).

2) G. R. Wagener, Ueber die Muskelfasern der Evertebraten (Reichert's Archiv 1863, p. 224). — Ueber einige Erscheinungen an den Muskeln lebendiger Corethra plumicornis-Larven (Arch. f. mikr. Anat. Bd. X, 1874, p. 297).

3) C. Golgi, Contribuzione alla istologia dei muscoli volontari. Milano 1880. — Annotazioni interno all' istologia normale e patologica dei muscoli volontari. Con 2 Tavolo. (Sep.-Abdr. aus d. Arch. p. le scienze mediche Vol. II. Nr. 11, 1881, p. 8—11.)

4) A. Kölliker, Handb. d. Gewebelehre. Leipzig 1852, p. 172.

5) Häckel, Canstatt's Jahresbericht 1857.

6) Herzig, Wiener Sitzungsberichte Bd. XXX, 1858, p. 73.

7) A. Biesiadecki und Herzig, Ibidem Bd. XXXIII, 1858, p. 148.

8) Weismann, Zeitschrift f. rat. Medicin Bd. XII, 1861, p. 126.

9) Rollet, Wiener Sitzungsber. Bd. XXI, 1856.

10) L. Ranvier, Traité technique d'Histologie. 1878, p. 503. – Leçons d'Anatomie génér. s. l. systeme Musculaire 1880, p. 245.

11) W. Krause, Allgem. und mikroskop. Anatomie 1876, p. 82.

12) H. Frey, Handb. d. Histologie 1876, 5. Auflage.

13) C. Toldt, Gewebelehre 1877, p. 183.

wohl die eine an der anderen fest angeheftet ist, so sind beide nur durch eine Kittsubstanz, welche man lösen kann, verlöthet.

Meine Präparate sprechen ganz entschieden für die erste Meinung; sie bieten einen evidenten Beweis des unmittelbaren Ueberganges der Muskelfasern in die Schnenfasern und, was noch wichtiger ist, der directen Continuität zwischen den primitiven Muskel- und Schnenfibrillen. Die früher beschriebene pinselartige Zerspaltung eines Muskelfasers in Muskelfibrillen-Bündelchen und ferner in einzelne Muskelfibrillen, welche in Schnenfibrillen unmittelbar übergehen, giebt die beste Gelegenheit in situ zu sehen, ohne Anwendung irgend welcher dissociirenden Mittel, dass wirklich die Schnenfasern in ihren feinsten Gliedern resp. Fibrillen eine directe Fortsetzung der Muskelfasern und Muskelfibrillen darstellen (vergleiche Fig. 2-6).

An manchen primitiven Muskelfibrillen unterscheidet man das allmähliche Verschwinden der Querstreifung und den Uebergang der quergestreiften Fibrille in ein homogenes, glänzendes, nicht gestreiftes Sehnen-Fäserchen. Dieser Uebergang erinnert sehr an die von Wagener¹) beschriebenen und gezeichneten Verhältnisse. Mit den stärksten Linsen ist es unmöglich irgend welche Vereinigungslinie hier zu finden, die auf eine Kittsubstanz zu beziehen wäre.

Ì

Eins möchte ich Betreffs dieser Frage noch bemerken. Das genannte Volumen nämlich der aus einer Muskelfaser stammenden Sehnenfäserchen ist immer kleiner als das Volumen der Muskelfibrillen der entsprechenden Muskelfaser. Dieser Umstand, welcher schon aus dem einfachen Vergleiche der gesammten Sehnenfäserchen einer Muskelfaser mit der Muskelfaser selbst evident ist, bekommt eine vollkommene Bestätigung bei der genauen Betrachtung der Uebergangsstelle eines Muskelfibrillen-Bündelchens in die entsprechenden Sehnenfibrillen (vergl. Fig. 5). Sehr oft sieht man eine einzelne Muskelfibrille in eine einzige Sehnenfibrille übergehen; es ist aber nicht selten, dass ein ganzes Muskelfibrillen-Bündelchen, aus 4-5 primitiven Fibrillen bestehend, nur in 2-3 Sehnenfibrillen übergeht. In den Muskelfibrillen-Bündelchen sind es die peripheren Schichten desselben, welche, wie es scheint, in die Sehnenfasern

¹⁾ G. R. Wagener, Archiv f. mikroskop. Anatomie Bd. X, 1874, p. 297.

ubergehen. Das Verhalten des Sarcolemma's lässt sich nicht deutlich erkennen.

An der Stelle des pinselartigen Zerfalls einer Muskelfaser in Muskelfibrillen-Bündelchen, sowie in einzelne primitive Fibrillen findet immer eine mehr oder minder grosse Anhäufung von Muskelkernen Statt, ein Befund, welcher, nach den ähnlichen Ermittelungen von Froriep¹) bei den Muskeln der Amphibien und Säugethiere, als allgemeine Erscheinung an der Uebergangsstelle der Muskelfasern in die Sehnenfasern angenommen werden kann. An vielen Stellen findet man bisweilen Muskelkerne an dem Uebergange feiner Muskelfibrillen-Bündelchen in Sehnenfasern und zwar auch im Bereiche der Papillen, wenn dort Muskel-Bündelchen hineindringen (vergl. Fig. 3-4).

Wenn wir jetzt nach der physiologischen Bedeutung der beschriebenen Beziehungen der quergestreiften, willkürlichen Muskeln zum Papillenkörper fragen wollten, so ist sie zuerst wahrscheinlich mit der Mimik der Lippen verbunden, welche bekanntlich beim Kaninchen so stark ausgebildet und so vollkommen ist. Ganz so wie mit Zügen kann das Thier mit der beschriebenen Muskeln den epithelialen Belag der Lippen und zwar die kleinsten Bezirke derselben beherrschen, ein Umstand welcher für die mimischen Funktionen augenscheinlich von der grössten Wichtigkeit ist. Ausser einer solchen psycho-physiologischen Rolle der erwähnten Muskelbefestigung dürfen wir noch eine andere, rein physiologische annehmen. Durch die Befestigung einzelner Muskelfasern an den interpapillären epithelialen Wülsten, sowie durch das Eindringen der einzelnen Muskelfibrillen-Bündelchen in die Papillen. binein kann während der Thätigkeit der Muskeln eine indirecte vasomotorische Wirkung auf die Capillaren der Papillen ausgeübt werden, indem durch die relative Verschiebung der interpapillären epithelialen Wülste eine kleinere oder grössere Blutfüllung der in den Papill verlaufenden Capillaren hervorgerufen wird. Was für einen Zweck eine solche indirecte vasomotorische Wirkung der quergestreiften Muskeln haben könnte, bleibt freilich zur Zeit unbekannt.

¹⁾ A. Froriep, Ueber das Sarcolemm und die Muskelkerne (Arch. f. Anatomie und Physiologie. 'Anat. Abth. 1878, p. 425-427).

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XVII.

Alle Figuren sind nach Präparaten gezeichnet, welche aus den erwähnten polsterartigen Erhabenheiten der Schleimhaut beim Kaninchen genommen sind. Färbung bei Fig. 1 und Fig. 5 mit Safranin; bei Fig. 2, 3, 4, 6 mit Safranin und nachfolgend mit schwacher alkoholischer Pikrinsäurelösung.

- Fig. 1. Beziehungen der quergestreiften Muskelfasern, Muskelfibrillenbündelchen und Muskelfibrillen zum Papillarkörper. Netzartige Kreuzung der Glieder der nachbarlichen Muskelfasern an der Grenze des Stratum mucosum und des Bindegewebes. Eindringen einzelner Muskelfibrillenbündelchen in die Papillen. (Hartnak Obj. 5, Ocul. 2.)
- Fig. 2. Umfassung eines interpapillären epithelialen Wulstes mit Muskelfibrillenbündelchen; Uebergang einzelner Muskelfibrillen in die Membrana basilaris des Epithels. (Zeiss Oel-Imm. System ¹/₁₈, Ocul. 2.)
- Fig. 3 und 4. Eindringen vieler Muskelfibrillenbündelchen in eine Papille. Absonderung einzelner Muskelfibrillen von dem Bündelchen im Bereiche der Papillen und Uebergang dieser Fibrillen zum Epithel. Scheinbares Zusammenfliessen einzelner Sehnenfibrillen mit der Membrana basilaris des Stratum mucosum. (Fig. 3 gezeichnet mit Zeiss Oel-Imm. System ¹/₁₈, Ocul. 2; Fig. 4 mit Oel-Imm. System Zeiss ¹/₁₈, Ocul. 3.)
- Fig. 5. Pinselartiger Zerfall einer Muskelfaser in einzelne Muskelfibrillenbündelchen und fernerer Zerfall dieser letzteren in einzelne Muskelfibrillen. Unmittelbarer Uebergang der Muskelfibrillen in Sehnenfibrillen. (Zeiss Oel-Imm. System ¹/₁₈, Ocul. 2.)
- Fig. 6. Umfassung eines interpapillären Wulstes mit den Zerfallsgliedern einer Muskelfaser. Eindringen eines Muskelfibrillenbündelchens in eine Papille unmittelbar neben einem Capillargefässe. (Zeiss Oel-Imm. System ¹/₁₈, Ocul. 2.)

Ueber die Entwicklung der Samenkörperchen bei den Beutelthieren.

Von

Dr. Carl M. Fürst in Lund.

Hierzu Tafel XVIII-XX.

Durch Professor Dr. Wilhelm Leche in Stockholm erhielt ich nebst Hoden verschiedener anderer Thiere auch solche von Metachirus quica und Phascogale albipes. Ich habe schon in einer früheren Abhandlung¹) einiges über diesen Gegenstand mitgetheilt. Ich wollte aber dieses seltene und besonders günstige Material fernerhin auch dazu benützen, um die gesammten Entwickelungsverhältnisse derselben zu studiren.

Vor allem ist es mein Streben gewesen, möglichst vollständige Entwickelungsreihen zu erhalten. Die Lage der Zellen zu einander von der Peripherie zum Centrum hat natürlich eine grosse Bedeutung zur Bestimmung, welche Zellen älter oder jünger seien. Um aber die Herleitung sicher zu bestimmen, musste man eine Entwickelungsreihe haben und musste Theilungsfiguren und Uebergangsformen vorlegen können. — Wie vortheilbaft mein Material für diesen Zweck war, wird das Folgende zeigen.

Die Hoden, die mir zur Verfügung standen, entnahm ich den in toto in Alkohol conservirten Thieren.

Bei beiden Thieren liegen die Samenkanälchen fast frei, mit sehr wenig interstitiellem Bindegewebe. Sie bilden grosse, beinahe eckig gebogene Schleifen. Ich nahm so grosse Stücke wie möglich und färbte dieselben in sogenanntem Grenacher'schen Hämatoxylin. Das Präparat wurde dann entweder nach Paraffin-

¹⁾ Carl M. Fürst, Bidrag till Kännedomen om sädeskropparnes by quad och utweckling. Nord. Med. Arkiv Bd. XIX, No. 1.

Ueber die Entwicklung der Samenkörperchen bei den Beutelthieren. 337

einbettung in Canadabalsam untersucht oder einfach in Glycerin zerzupft. In letzterem Falle bemtihte ich mich, grosse zusammenhängende Stücke der Fläche des Samenkanälchens zu erhalten und ging beim Einlegen in Glycerin ganz systematisch zu Werke. Ich theilte nämlich das Samenkanälchen und legte ein Stück nach dem andern in Ordnung auf nummerirte Objectgläser, wo sie zerzupft wurden. Dadurch bekam ich auch hier gewissermaassen Serien.

Die Paraffinpräparate waren Serienschnitte nach der Bandmethode von Jung-Thomas' Mikrotom in der Dicke von 10 μ hergestellt und zwar gehörte je eine Reihe einem einzigen grösseren Stücke eines Samenkanälchens an. Ich hielt ein solches Verfabren für unumgänglich, um den Zusammenhang zwischen den einzelnen Entwicklungsformen zu zeigen und ich habe deshalb Serien von mehr als 500 Schnitten angefertigt. Dass die Combination beider Verfahren bei Beantwortung der in Rede stehenden Frage die Deutung vieler schwerverständlicher Punkte wesentlich erleichtert, habe ich auch am Hoden anderer Säugethiere erfahren, die ich seiner Zeit zum Zwecke des Vorstudiums untersuchte.

Metachirus quica.

Bei Beobachtung der Querschnitte fällt es sogleich in's Auge wie verschieden dieselben sind, je nachdem sie aus verschiedenen Samenkanälchen oder in bestimmten Abständen aus demselben Samenkanälchen genommen wurden. Die vier Querschnitte, welche ich abgebildet habe, sind vier ganz verschiedene Typen. In Serien sieht man aber allmähliche Uebergänge zwischen diesen Bildern. Trotz der Verschiedenheiten kann man an jedem Querschnitte, woher er auch sei, drei Zonen unterscheiden; die entsprechenden Zonen selbst aber sind an den verschiedenen Querschnitten wieder deutlich verschieden. Es ist indessen nicht so schwer, wenn man etwas orientirt ist, zu erkennen, in welcher Entwicklungsreihe sie auf einander folgen. Wenn grosse Stückchen des Samenkanälchens zwischen den Querschnitten, von welchen meine Figuren genommen sind, gelegen haben, so ist es natürlich, dass der Zusammenhang noch besser und deutlicher auf den Schnittserien selbst hervortritt.

Zellbildungen mit Fortsätzen gegen das Centrum

des (Samenkanälchens, die v. Ebner'schen¹) Spermatoblasten oder Merkel'schen²) Stützzellen entsprechen, kommen hier nicht vor, sondern die Zellen liegen in concentrischen Ringen oder Zonen.

Von den mannigfachen, verschiedenen Zellformen und Zellbildungen, die sich an den vier Querschnitten befinden, ist nur e in e Art von Zellen gemeinsam und das sind die Zellen mit den grossen Kernen und den grossen Kernkörperchen, welche in der peripherischen Zone liegen. Sie sind an ihren Kernen leicht erkennbar und diese Kerne zeigen sich identisch mit den Kernen der v. Ebner'schen³) Spermatoblasten, Merkel's⁴) Stützzellen, v. la Valette St. George'schen⁵) Spermatogonien, Swaën et Masquelin's⁶) cellules folliculaires, Biondi's⁷) Stammzellen etc.

Hier, sowie bei Phascogale sieht man sogleich viel deutlicher als bei anderen Thieren, wie constant (ich schliesse natürlicher Weise die oben genannten grossen Zellen aus und will von ihnen weiter unten sprechen) immer in derselben Zone nur eine bestimmte Entwicklungsform vorkommt und wie Zonen mit bestimmten Entwicklungsformen sich immer zusammen vorfinden. Niemals trifft man z. B. eine Samenmutterzelle (MZ), wie man sie in Fig. 1 sieht, zusammen mit einem Samenkörperchen aus Fig. 4; keine Samenstammzelle (StZ₁₁) aus Fig. 1 mit einer Samentochterzelle (TZ) oder einem Samenkörperchen im Stadium aus Fig. 3 u. s. w.

Die Entwicklung geht von der Peripherie aus gegen das Centrum zu, von der Wand des Samenkanälchens zu seinem Lumen.

¹⁾ v. Ebner, V., Untersuchungen über den Bau der Samenkanälchen und die Entwicklung der Spermatozoiden bei den Säugethieren und beim Menschen. In Rollett's Untersuch. Graz 1871.

²⁾ Merkel, F., Die Stützzellen des menschlichen Hodens. Müller's Archiv 1871.

³⁾ l. c.

⁴⁾ l. c.

⁵⁾ v. La Valette St. George, Die Spermatogenese bei den Säugethieren und dem Menschen. Arch. f. mikr. Anatomie 1878 u. a. A.

⁶⁾ A. Swaën et H. Masquelin, Etude sur la Spermatogénèse. Archives de Biologie 1883.

⁷⁾ D. Biondi, Die Entwicklung der Spermatozoiden. Archiv f. mikr. Anatomie Bd. XXV, 1885.

Ueber die Entwicklung der Samenkörperchen bei den Beutelthieren. 339

In den hier abgebildeten Querschnitten sind auch die Zellen in der centralen Zone weiter vorgeschritten als die, welche peripher liegen. Die nächsten Entwicklungsformen aber liegen nicht in demselben Querschnitte.

Wenn man die Entwicklungsformen auf meinen Abbildungen verfolgen will, muss man mit Fig. 2 St Z. in dem äussersten Theile der peripheren Zone, dann zu demselben Theile der peripheren Zone in Fig. 3 St Z_1 , vorschreiten. Hierauf würde dieselbe Zone in Fig. 4 St Z_1 , folgen und dann derselbe 'Theil in Fig. 1 MZ; nun käme man zur pheripheren Zone in Fig. 2 M Z, dann zum centralen Theile der peripheren Zone in Fig. 3 M Z, davon zu der mittleren Zone in Fig. 4 M Z, und dann zu der scharf begrenzten mittleren Zone in Fig. 1 M Z; hierauf zu der mittleren Zone in Fig. 2 T Z, die hier mehr peripher liegt, davon zu der mehr centralen mittleren Zone in Fig. 3 T Z, nun zu der centralen Zone in Fig. 4 S K₁, zu derselben in Fig. 3 S K und endlich finden wir in Fig. 4 S K die Samenkörperchen auf dem Wege den Kanal zu verlassen.

Wenn das Samenkanälchen cylindrisch ist, liegen also die Entwicklungsformen in einem Kegel, dessen Höhe der Längsrichtung des Kanälchens gleich gerichtet ist, man kann sie von der Basis zur Spitze verfolgen. Die Entwicklung selbst aber erfolgt natürlicherweise nur in einer Ebene. In einem Querschnitte von der Peripherie dieses Querschnittes aus gegen das Centrum.

Die Membrana propria sieht man in den Figuren nur wie eine dunklere Linie.

In Fig. 3 treten die Grenzen zwischen den drei Zonen sehr scharf herver. In den peripheren Zonen sieht man zweierlei verschiedene Zellen. Eine bestimmte Ordnung aber unter diesen kann man hier nicht bemerken. In Fig. 6 ist diese periphere Zone der Fläche nach ausgebreitet und man sieht hier die vorerwähnten Zellen, die ich Randzellen nenne, mit ihren grossen Kernen. Die Kerne haben öfters ein grosses Kernkörperchen und mitunter mehrere kleinere Kernkörperchen und ein nicht selten sehr deutliches und schönes Kerngerüst. Die Zellen sind von der Fläche aus gesehen im Allgemeinen sechseckig mit gewöhnlich scharf markirten Zellgrenzen. In Querschnitten dagegen ist eine solche Begrenzung unmöglich wahrzunehmen. In der peripheren Zone sind,

Dr. Carl M. Fürst:

wie schon gesagt, noch einige andere Zellformen und auf dem Flächenpräparate in Fig. 6 haben diese äusserst zahlreichen kleineren Zellen ihren Platz in den Zellgrenzen der Randzellen. Auf den Stellen, wo diese kleineren Zellen liegen, sind die scharfen Grenzen zwischen den Randzellen verwischt oder verschoben. Diese kleineren Zellen, Fig. 8, bestehen aus einer körnigen Zellsubstanz und einem runden Kerne mit einer eigentbümlichen Kernfigur. Ich werde später etwas ausführlicher diese Zellen bei Phascogale besprechen.

In Fig. 2 ist auch die periphere Zone wohl begrenzt. Die Randzellen, RZ, sind ganz ähnlich wie in Fig. 1. Die meisten übrigen Zellen haben ihre Kerne in Knäuelform (MZ). Ausserdem finden sich Zellkerne, StZ, die dicht an der Peripherie liegen und die ein grösseres und oft mehrere kleine Kernkörperchen und ein schwaches Kerngerüst haben. (Siehe StZ in Fig. 41 Phascogale). Sie sind also im Ruhestadium. Diese Zellen nenne ich die Samenstammzellen. Was diese Zellen sowohl, als ihre Zelltheilung und Entwicklung in der peripheren Zone betrifft, so übergehe ich dieselben vorläufig und werde eine Beschreibung bei Phascogale liefern, wo ich die Formen besser verfolgen konnte.

In Fig. 3 gehören zur peripheren Zone eigentlich die grossen Randzellen, R Z, und die kleineren Zellen, St Z, von welchen ich eine isolirt in Fig. 7 abgebildet habe. Diese Zellen liegen dicht an der Membrana propria und sind peripher ausgebreitet. Der Kern ist klein und zeigt einen dichten Knäuel, während bei anderen Kernen das Kerngertist zu sehen ist. Diese Zellen sind Tochterzellen der oben erwähnten Samenstammzellen. Dicht an der peripheren Zone und theils zu dieser gehörend, liegt eine Anzahl von ein wenig grösseren Zellen, M Z, die ich Samenmutterzellen nenne, von welchen einige etwas mehr central als die übrigen sich zeigen. Diese Zellen, Fig. 9, besitzen wenig Zellsubstanz und führen einen grossen Kern, der ein schönes Gittergerüst, ähnlich, wie es Flemming¹) von Salamandra abgebildet hat, zeigt.

In Fig. 4 ist die periphere Zone beinahe unverändert. Die kleinen Zellen sind hier etwas grösser und die Kerne tragen ein Gittergerttst. Die Samenmutterzellen, MZ, sind hier weiter nach

¹⁾ Walther Flemming, Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung. Leipzig 1882.

Ueber die Entwicklung der Samenkörperchen bei den Beutelthieren. 341

dem Centrum gedrängt und sind im Begriffe eine neue Zone zu bilden. Ihre Zellsubstanz ist vermehrt und sie sind von den Seiten etwas zusammengedrückt worden. Eine gut begrenzte mittlere Zone bilden sie doch zuerst in Fig. 1. Der dichte Kranz, den diese grossen stark gefärbten Zellen hier bilden, fällt auf den ersten Blick in's Auge. Die Zellen sind radiär oval; ihre Formen im übrigen wechselnd. Die reichliche Zellsubstanz, die vieles Hämatoxylin aufnimmt und schwer entfärbt wird, ist für diese Zellen sehr bezeichnend. Man findet hier Ketne mit, Knäuelform, deren Chromatinfäden ziemlich dick sind (Fig. 10).

Die grossen Randzellen sind demnach in allen vier Figuren unverändert und auch ihre grossen Kerne zeigen keine Veränderungen. Kernfiguren habe ich nie beobachten können, sondern die Zellen scheinen in einem beständigen Ruhestadium zu sein. In diesen Samenkanälchen, in welchen die Bildung der Samenkörperchen so lebhaft stattfindet und die Zellformen immer wechseln, stechen diese Zellen durch ihre immer zunehmenden Kerne von den übrigen ab. Deutlich ist es, dass sie keinen directen Antheil an der fortlaufenden Entwicklung nehmen, wogegen die übrigen kleineren Zellen mit der Entwicklung auf das engste verknüpft sind.

Bei Metachirus habe ich vor der Theilung der Samenstammzellen in ihre Tochterzellen keine karyokinetischen Kernfiguren geschen, wie bei Phascogale, und will ich, wie gesagt, dort über diese sprechen.

Bei den kleinen Zellen trifft man, wie in Fig. 3 oder Fig. 7, Kerne in Knäuelform, die indessen schnell in ein Gittergerüst übergehen. Dieses Gittergerüst haben die Kerne eine Zeit lang (siehe Fig. 4 und 5), aber nun vergrössern sie sich. Einige bleiben als Samenstammzellen in der Zone zurück, die übrigen aber zeigen diese eigenthümlichen Kernformen von Fig. 1 und 6 auf (eine Form von diesen Zellen ist in Fig. 8 abgebildet) und wahrscheinlich nach vollzogener Theilung werden sie Samenmutterzellen. Bei diesen Zellen zeigen die Kerne eine Knäuelform und darauf das Gittergerüst. Während sich nun die Zellsubstanz beständig vermehrt, verlassen die Samenmutterzellen die periphere Zone, um schliesslich (Fig. 1) eine mittlere neue Zone zu bilden. Bald theilen sich die Samenmutterzellen. Die Theilungsfiguren sind aber sehr sparsam zu finden; ich war so glücklich an einigen Querschnitten einige wenige karvokinetische Figuren zu Gesicht zu bekommen. Trotz der wenigen Figuren, die ich sah, konnte ich dennoch eine Entwicklungsreihe zwischen den grossen Samennutterzellen in Fig. 1 und den kleineren Samentochterzellen in Fig. 2 zusammenstellen. In den Samenmutterzellen tritt zuerst die obengenannte Knäuelform (Fig. 10) auf. In Fig. 11 wird eine Sternform abgebildet die Schleifen sind, wie Flemming sagt, bezüglich Salamandra schwer zu zählen. In Fig. 12, die ich als eine weiter vorgeschrittene Sternform auffasse, glaubte ich, wie auch bei Fig. 11, vier, höchstens, fünf Påare von Schleifen zählen zu können. Es ist mir nicht gelungen reine metakinetische Figuren zu sehen, wohl aber die nächsten Uebergangsstadien zur Tochtersternform. Fig. 13 und Fig. 14 zeigt eine spätere Tochtersternform, in der die Schleifen mehr radiär stehen. Die Zellsubstanz ist hier im Begriffe sich abzuschnüren. In Fig. 15 ist schon die Knäuelform passirt und das Gittergerüst aufgetreten. Die Samentochterzellen in Fig. 2 sind weiter vorgeschritten und zeigen keine Kernfiguren.

In der zweiten oder mittleren Zone der Fig. 2 ist eine grosse Anzahl von kleinen Samentochterzellen FZ vorhanden. Sie halten sich wie gebunden an die periphere Zone. In Fig. 2 speciell scheinen sie etwas zu reichlich vorhanden zu sein, welches Verhältniss seinen Grund darin hat, dass der Schnitt schief durch den Kanal geht. Trotzdem sieht man sie im Allgemeinen häufig in doppelten Reihen liegen.

Die Samentochterzellen sind wohl begrenzt; ihre Kerne jedoch schwer zu analysiren. Ein centrales Kernkörperchen tritt durch seine stärkere Farbe hervor. Es ist aber nicht scharf begrenzt. Der ganze Kern ist diffus gefärbt und Chromatinkörperchen, Körner oder ein Kerngerüst sind jetzt nicht zu beobachten.

Der Kern beginnt indessen seine runden Formen zu verlassen und oval zu werden. An dem einen Pole entwickelt sich die klardurchsichtige Kappe und an dem anderen, entgegengesetzten Pole entsteht eine sackförmige Bildung (Fig. 16 und 17), deren Inhalt dem übrigen Kerne vollständig ähnlich ist. Die Kappe liegt wie gewöhnlich dicht am Kerne und ist im Anfang mehr ausgebreitet. Gleichzeitig aber mit der Verlängerung des Kernes wird die Kappe zusammengezogen und erhöhet und sie gehört dann dem einen Pole an. Der Kern schiebt einen Theil seines gefärbten Inhaltes in die Mitte der Kappe herein. Die Chromatinanhäufung, die in der Mitte des Kernes lag, verlängert sich in den in der Kappe einUeber die Entwicklung der Samenkörperchen bei den Beutelthieren. 343

geschobenen Theil (Fig. 16). Diese Chromatinanhäufung hat eine diffuse Färbung; dennoch tritt ihre stärkere Farbe gegen die Umgebung hervor. Dieser Theil schiebt sich immer mehr und mehr in die Kappe hinein und werden zuletzt die gefärbten Bestandtheile von der Spitze der Einschiebung zurückgezogen (Fig. 17).

Auch die sackförmige Bildung an dem entgegengesetzten Pole ist zusammen mit den angrenzenden Theilen des Kernes stärker gefärbt.

Die diffuse Farbe im Ganzen hört bald auf. Der Kern verlängert sich bedeutend und vergrössert sich in allen Dimensionen. Das Chromatin sammelt sich in kleinen begrenzten Körnchen, die in dem ganzen Kerne zerstreut sind. Schon früh zeigen die Chromatin-Körnchen ein Streben, sich gegen die beiden Pole hin anzuhäufen. Die sackförmige Bildung an dem der Kappe entgegengesetzten Pole wird, nachdem sich von ihrem Ende Stückchen gelöst und in die Zellsubstanz hinausbegeben haben (siehe näheres bei Phascogale) bedeutend zusammengezogen und nur eine kleine trichterförmige Bildung bleibt zuletzt zurück.

Wenn nun diese chromatinhaltigen Stückchen oder die Polkörperchen abgestossen sind, so nenne ich den zurückgebliebenen Kerntheil der Samentochterzelle das Samenkörperchen.

Der engere Theil des Trichters sitzt am Kerne, der breitere nach aussen und ist ganz plan. Der ganze Anhang wird im Anfang stärker, später schwächer und schwächer von Hämatoxylin gefärbt.

Diese Zellform trifft man in Samenkanälchen zwischen Fig. 3 und 4. Während der Entwicklung von Fig. 2 zu Fig. 3 haben die Samentochterzellen ihre nahe Verbindung mit der peripheren Zone verloren und hängen jetzt inniger mit der centralen Zone zusammen. Dass dieses Verhältniss keine Zufälligkeit und nicht abhängig von der Schnittlegung sei, davon kann man sich leicht überzeugen, indem man immer dieselben Verhältnisse antrifft: nämlich dass die Samentochterzellen in Querschnitten des Stadiums Fig. 3 central geordnet sind.

In Fig. 4 sind sie in der Entwickelung weiter gekommen und liegen jetzt in der centralen Zone, welche Lage sie behalten, bis sie fertiggebildet sind. Die Samenkörperchen gehen indessen noch viele Veränderungen ein; vgl. Fig 18.

Nachdem der in die Kappe eingezogene Kerntheil sein Maxi-Archiv f. mikrosk. Anstomie. Bd. 30. 23 mum in Fig. 18 erreicht hat, wird er wieder kleiner und die Kappe beginnt allmählich sich zu verkleinern und später platt zu werden.

Der grosse ovale Kern verändert sich ebenfalls. Die Chromatinkörnchen beginnen sich an beiden Polen zu sammeln und gleichzeitig werden die Schwanzpole mit ihrem kleinen Anhange gegen die Kappe zu gezogen. Es scheint, dass die Chromatinkörnchen und das diesen zunächst liegende Chromatin sich zusammenzieht. (Fig. 19 und 20). Indessen ist, bevor diese Differenzirung und Zusammenziehung eintritt, wenn der Kern am grössten war, eine Kernmenbran gebildet worden und wenn nun die Einziehung stattfindet steht diese festere Parachromatinhülle (Pfitzner)¹) deutlich in ihrem oberen Theile da, trotzdem der übrige Kerninhalt die Kernmembran auszuspannen bestrebt sein muss.

Am Schwanzpole wird die Kernmembran eingestülpt dadurch, dass sie zusammen mit ihrem Anhang in die Richtung gegen die Kappe gezogen wird. Während gleichzeitig die Chromatinkörnchen sich sammeln, nimmt die übrige unfärbbare Kernsubstanz den Raum zwischen dem zusammengezogenen Theile und der Kernmembran ein.

Ich will hier nicht unterlassen darauf aufmerksam zu machen, wie ein Theil der Kernsubstanz mehr als der übrige sich chromatinhaltig zeigt, und während das Chromatin sich zusammenzieht, begrenzt sich nach aussen das nächstliegende Chromatin gegen die übrige Kernsubstanz Fig. 21, 22, und 23, um zuletzt sich an die untere Fläche des Kopfes zu legen.

Beim Hunde, Stiere, Schafbock, Meerschweinchen, Igel etc. glaube ich²) eine besondere Modification des Achromatin gefunden zu haben, die sich auch näher an das Chromatin anschliesst und die sich unter gewissen Verhältnissen bei nicht vollständig fertig gebildeten Samenkörperchen im Hoden oder Nebenhoden, etwas verschieden bei verschiedenen Thieren, mit Baele'schem Carmin färbt. An den Samenkörperchen dieser Thiere bildet das modificirte Achromatin einen Ring oder einen Becher um den Kopf. Wenn der Schwanz bei Metachirus und Phascogale von der unteren Fläche des Kopfes ausgeht und der Kopf von unten und oben abgeplattet ist, so entspricht das Achromatin, das sich hier an die untere

¹⁾ Wilh. Pfitzner, Zur morphologischen Bedeutung des Zellkerns. Morphol. Jahrbuch Bd. XI, 1885.

²⁾ l. c.

Ueber die Entwicklung der Samenkörperchen bei den Beutelthieren. 345

Fläche legt, demjenigen, welches den unteren Theil des Kopfes beim Stier, Schafbock etc. umfasst. Die Grenze nach oben für beide Thiergruppen ist die untere Grenze der gebliebenen oder abgefallenen Kappe.

Indessen schliessen sich die Chromatinkörnchen zusammen, ja sie schmelzen geradenwegs zusammen und legen sich nicht nur nahe aneinander. Man erhält zuerst Bilder, wie in Fig. 21, wo das Chromatin stundenglasförmig ist; bald aber wird das ganze Chromatin gegen die Kappe hingezogen. Die Kernspitze, die in die Kappe eingeschoben war, wird dünner und mehr und mehr heruntergezogen, wie man in Fig. 22 und 23 sieht. Das Chromatin ist am Schwanzpole zugespitzt. Der hintere Anhang kann nicht länger beobachtet werden, wohl aber unter glücklichen Verhältnissen ein äusserst feiner Faden, der jetzt immerhin mit dem Chromatin an diesem Pole zusammenhängt.

Ich habe jetzt den Uebergang von den Samentochterzellen TZ_1 in der mittleren Zone der Fig. 3 zu den Samenkörperchen SK_1 in der centralen Zone Fig. 4 beschrieben und will nunmehr mit der Entwicklung des Samenkörperchens in den centralen Zonen der Fig. 1, 2 und 3 fortfahren.

In Fig. 24 hat sich das Chromatin zu einer Platte unter der Kappe zusammengezogen. Die Kappe selbst wird ganz platt. In Fig. 25 sieht man den Kopf von oben und zeigt dieser die Form der Cbromatinplatte. Diese wird jetzt eingezogen, wie Fig. 28 zeigt, und so entstehen die ersten Andeutungen der späteren Schenkel in dem Kopfe des fertigen Samenkörperchens. Der eine Schenkel wird zuerst, wie es scheint, durch eine Zusammenziehung gebildet, der andere wächst allmählich heran. In Fig. 27 sieht man den erstgenannten Schenkel, der andere, der durch seine stärkere Farbe kenntlich ist, steht im Begriffe gebildet zu werden. Die stärkere Farbe rührt von der Verkürzung her, in welcher man ihn sieht. In Fig. 27 ist dasselbe Stadium von der Seite zu sehen. Fig. 30 zeigt ein neues Entwicklungsstadium. Hier ist die Chromatinansammlung concav geworden und die Schenkel drehen sich medianwärts gegen einander. In Fig. 27 und 31 sieht man, wie der eine Schenkel zuerst heruntergezogen ist, indess der andere böher steht.

Die Mittelpartie des Kopfes ist anfangs zugespitzt, wie in Fig. 31 und 32, wird aber, wenn die Form des Kopfes fertig gebildet ist, abgerundet (Fig. 33 und 34) und die Drehung der Schenkel wird hier auch ganz vollständig.

Der Kopf steht jetzt senkrecht gegen den Schwanz. Wenn aber das Samenkörperchen aus dem Hoden ausgetreten ist, dann bildet der Kopf mit dem Schwanze einen sehr spitzen Winkel, so dass beide Theile nahezu in einer geraden Linie mit den Schenkeln nach unten zu liegen. Fig. 35.

Während der Entwicklung des Kopfes aus dem Chromatin kann man beobachten, wie von dem Schwanzpole ein feiner Faden ausgeht. In der letzten Zeit der Entwicklung, z. B. Fig. 27, 29 und 31, sieht man den gefärbten Faden (Axenfaden) deutlicher, der, so wie ieh glaube von vorliegender Zellsubstanz früher verdeckt ist. Das Chromatin ist, wie die Zeichnungen zeigen, während der ganzen Entwicklung des Kopfes von Achromatin umgeben und der Chromatinfaden, der immer mit dem Kopfe zusammenhängt und aus demselben heraustritt, ist auch von Kernsubstanz umhtillt. Wenn das Chromatin vollständig unter der Kappe zusammengezogen ist, und der Schwanz in seiner vollen Länge ausgewachsen ist, wird der obere Theil des Schwanzes und der untere Theil des Kopfes von der übrigen Kernsubstanz eingeschlossen. Die Zellsubstanz ist mittlerweile abgestossen worden, wortber ich bei Phascogale näher sprechen will.

Zuerst ist der grösste Theil dieser umschliessenden Substanz schwach diffus gefärbt, später aber wird er wieder eine klare ungefärbte Masse mit einigen gefärbten Körnern.

An dem oberen abgegrenzten Schwanztheile oder dem künftigen Verbindungsstücke schliesst sich Achromatin näher und näher um den Chromatinfaden. Wie gewöhnlich geht die Achromatinhülle von aussen in die Parachromatin- oder Kernmembransubstanz über. Das Achromatin wird also von aussen nach innen hin verdichtet; das festere Parachromatin umschliesst zu Anfang wenigstens Achromatin oder mit anderen Worten eine weichere Substanz.

Zu den Bildern 33 und 34 ist das Verbindungsstück noch nicht fertig. In dem Entwicklungsstadium der Fig. 33 habe ich dunklere Querlinien, Falten oder Brüche, die keine bestimmten Richtungen, weder quer noch in einer Spirale zeigen und auch nicht quer über den ganzen Cylinder gehen, beobachtet. In Fig. 34 sieht man eine deutliche spiralförmige Anordnung. Das erste Bild Fig. 33 ist aus einem Präparate in einem früheren Stadium als Ueber die Entwicklung der Samenkörperchen bei den Beutelthieren. 347

der Querschnitte von Fig. 3 und das zweite Bild, Fig. 34, stammt von dem Stadium der Fig. 3.

Ich bin der Ansicht, dass die verschiedene Consistenz der änsseren Hülle und des Inhaltes des Verbindungsstückes ihren Entstehungsgrund gerade hierin haben. Ich will auch sogleich hier darstellen, wie ich denke, dass diese so viel beschriebene Spirale entsteht.

In Fig. 3 sieht man, wie die Samenkörperchen alle nach derselben Richtung gedreht sind. Wenn nun die Schwänze in das Centrum hineingelangt sind und eine festere Consistenz angenommen haben, dann legen sie sich in die Längsachse des Samenkanälchens; weil sie zu lang sind um radiär liegen zu können; so wie sie heraus stehen, drehen sie sich in Spiralen. Dabei hängen die Köpfe noch fest und werden nicht mitgedreht. Dadurch wird der Schwanz um seine eigene Achse gedreht. Da nun an dem Kopfe eine festere Substanz haftet und diese festere Substanz wie eine Hülle sich um die weicheren Theile des Verbindungsstückes fortsetzt, so mussten die Drehungen an dieser Hülle sichtbar bleiben und treten auch an der Parachromatinhülle oder dem Rohre wie eine Spiralfalte hervor, die bei allen Samenkörperchen in derselben Richtung geht. Das Achromatin geht indessen fortwährend, so wie das Innere des Verbindungsstückes in ein festeres Parachromatin über und es scheint nun natürlich zu sein, dass die Verdichtung gerade in den Spiralfalten zuerst stärker sichtbar wird. Wenn die zwischen den Falten liegenden Hüllestückchen nicht so früh gleich stark verdichtet werden, so ist schon eine spiralförmige Verdichtung, das ist ein Spiralfaden, in der Hülle gebildet. Wird aber der Uebergang zum Parachromatin fortgesetzt, bis das Samenkörperchen fertig ist, dann geht auch der Theil des Achromatin, der zwischen der Spiralverdichtung liegt, in dieselbe Consistenz tber. Aus dieser Ursache trifft man keine Spiralfäden bei vollständig fertiggebildeten Samenkörperchen und der Spiralfaden ist also, meiner Auffassung zufolge, nur eine vortibergehende Entwicklungsform, die darin begründet ist, dass die Achromatinumgebung des Schwanzes und besonders des Verbindungsstücks von aussen her allmählich sich zu Parachromatin verdichtet, während gleichzeitig die Samenkörperchen in dem Samenkanälchen sich drehen.

Alles was den Kopf und das Verbindungsstück umschliesst,

(in Fig. 31 oder 33) geht nicht in die Bildung des Samenkörperchens ein. Die Reste der Kernsubstanz werden abgestossen und enthalten die früher von dem Schwanzpole abgestossene Kernsubstanz und auch die unfärbbaren Kernreste, die für die Schwanzhülle nicht verwendet worden sind. Diese Reste enthalten sowohl Achromatin wie Chromatin und sie häufen sich in Klumpen an, wie man es in Fig. 3 (KB) sieht. Das Chromatin differenzirt sich auch in den Restklumpen und bildet sehr verschiedene bizarre Formen, von welchen man in Fig. 36 a, b, c einige Beispiele sehen kann. Ueber das Entstehen dieser Bildungen will ich bei Phascogale genauer berichten. Dort sind diese Verhältnisse leichter zu verfolgen.

Der Kopf des fertiggebildeten Samenkörperchens aus dem Hoden von Metachirus ist gabelförmig mit nach unten gewendeten Zinken. Diese Zinken (Schenkel) zusammen mit den lateralen Theilen des Mittelstücks des Kopfes sind um ihre eigene Achse nach der Medianlinie des Kopfes gedreht. Dadurch sieht man die mittlere Partie des Kopfes von der Breitseite, die Zinken aber zum grössten Theile von der Schmalseite. Diese Anordnung erklärt die stärkeren Farbentöne der Seitentheile und Schenkel. An dem concaven Rande des Mittelstücks des Kopfes sitzt der Schwanz in der Mitte der Fläche. Der Schwanz ist an seiner Anheftungsstelle zugespitzt. Das Verbindungsstück ist nach unten scharf abgegrenzt. Der Schwanz ist im Ganzen in der Ebene des Kopfes etwas abgeplattet.

Phascogale albipes.

Die Abbildungen der Querschnitte vom Phascogale-Hoden sind in derselben Vergrösserung wie die von Metachirus gezeichnet, damit die Grössenverhältnisse besser hervortreten. Die Durchmesser der verschiedenen Schnitte sind ungleich gross und sind hier wie bei Metachirus von dem Entwicklungsstadium des Inhalts abhängig und die Vergrösserung tritt mit der Ausbildung der Schwänze ein. Wenn die Samenkörperchen aus dem Samenkanälchen herausgetreten sind, wird wieder der Durchmesser verkleinert.

Eine Verschiedenheit, die ich später näher beschreiben will, zwischen Phascogale und Metachirus tritt sogleich in's Auge. Man vermisst nämlich bei Phascogale die Uebergangszellen (Samenmutterzellen) zwischen der peripheren und miltleren Zone, wie sie Ueber die Entwicklung der Samenkörperchen bei den Beutelthieren. 349

in Fig. 2, 3 und 4 von Metachirus zu sehen waren. Bei Phascogale wird die in Fig. 1 von Metachirus zusammengeschlossene mittlere Zone nur von einigen Samenmutterzellen repräsentirt, Fig. 37 MZ. Die während der Entwicklung der Samenkörperchen aus den Samentochterzellen abgestossenen Kernsubstanztheile und Zellsubstanzen sind hier sehr deutlich und leichter zu verfolgen.

Auch bei Phascogale muss man, wenn man die verschiedenen Formen der Entwicklungsreihe verfolgen will, von der Peripherie nach dem Centrum gehen und so wie bei Metachirus in conischer Form, also auf Querschnitten von einem zum anderen, bis dass man zum Centrum gelangt. Die Entwicklung in den Samenkanälchen geht in einem fortlaufenden Rhythmus oder in einer Welle. Sie fängt nämlich nicht auf einmal in dem ganzen Samenkanälchen, in der ganzen Peripherie an; denn dann würden alle Querschnitte dieselbe Form wenigstens in der Peripherie zeigen. Es ist gerade so, als ob in dem einen Ende des Samenkanälchens ein Impuls zur Entwicklung gegeben würde, der sich auf den nächstliegenden Querschnitt und von da immer weiter fortsetzt, um später noch einmal an der Ausgangsstelle zur Geltung zu kommen.

Hier wie bei Metachirus kommen längs der Peripherie die grossen Randzellen mit ihren bekannten grossen Kernen vor, die keine Spur einer Theilung zeigen. Hier kann ich mit noch grösserer Gewissheit sagen, dass sie an der fortlaufenden Entwicklung der Samenkörperchen nicht theilnehmen.

In Fig. 38 und 39 sieht man einige kleinere Zellkerne, StZ, im Ruhestadium mit stark gefärbtem Kernkörperchen und gefärbten Körnern. Von der Aussenfläche gesehen liegen sie an den Grenzen der Randzellen und sind nach unten zwischen dieselben geschoben, ohne dass aber die Grenzen der Randzellen verwischt worden wären. Fig. 42 gibt ein Bild einer solchen isolirten Zelle bei starker Vergrösserung. Der Ruhezustand der Zelle ist nur vorübergehend und im Stadium der Querschnitte Fig. 39 ist der Kern in die Knäuelform mit dünnen Schleifen getreten, wie Fig. 43 zeigt. Ich gebe hier einige Abbildungen von den wenigen karyokinetischen Figuren die ich gefunden habe. Fig. 44 ist eine Sternform und Fig. 45 eine metakinetische Form. Vollständige Serien von Theilungsfiguren habe ich bei diesen Zellen ebenso wenig wie bei den Samenmutterzellen gefunden. Eine Bestimmung über die Dauer der verschiedenen Formen kann hier nicht gegeben werden. Dass auch die Form der Kernfiguren, von welchen ich viele Abbildungen geliefert habe, etwas von der Präparationsflüssigkeit abhängig ist, das ist ganz natürlich. Die Hauptsache für mich war aber in diesem Fall Theilungsfiguren überhaupt zu finden, um dadurch den Ursprung verschiedener Zellen und ihre Entwicklungsreihen nachweisen zu können. In Fig. 46 liegt eine Zwischenform zwischen Sternform und Knäuelform vor. Sowohl in Fig. 45 wie in den beiden Tochterzellen Fig. 46 habe ich in der Zellsubstanz mit Hämatoxylin sehr schwach gefärbte Körperchen gesehen.

Wenn der karyokinetische Vorgang abgeschlossen ist, trennen sich die beiden Tochterzellen von einander. Es scheint, dass sie nicht Raum auf demselben Platz zwischen denselben Randzellen finden können, sondern es kommen die eine oder beide in einen anderen Zwischenraum, wie Fig. 5 von Metachirus zeigt, zu liegen.

Diese Zellen vergrössern sich immer mehr und mehr, sowohl der Kern wie die Zellsubstanz und drücken auf die Randzellen und können diese sogar zur Seite schieben, sodass ihre scharfen Grenzen verwischt werden. Wenn diese Zellen zu einer bestimmten Grösse gelangt sind, tritt eine Veränderung in dem Kerne ein. Einige Zellen treten aus dem Centrum in die mittlere Zone, andere bleiben zurück.

Ohne mich dartiber zu äussern, ob die Samenkörperchen dadurch, dass sie den Kanal verlassen, Raum schaffen und nun die Zellen der peripheren Zone gegen das Centrum rücken, um den Platz auszufüllen, oder ob das Kanälchen, wenn die Samenkörperchen reif geworden sind, sich contrahirt und so mechanisch die Zellen der peripheren Zone verschiebt, lasse ich unentschieden und will ich nur auf die Gleichzeitigkeit der diesem Phänomen zu Grunde liegenden Bilder aufmerksam machen.

Die Kerne der Zellen der peripheren Zone zeigen ganz eigenthümliche Bilder (siehe Fig. 37 und Fig. 6 von Metachirus). Die Chromatinfäden sind im Allgemeinen dünn und sind bald in einer halbmondförmigen, bald halbsphärischen, bald stundengfasförmigen Anordnung. Der übrige Theil des Kerns ist klar und chromatinfrei. Das Bild Fig. 6 von Metachirus gleicht der eigenthümlichen Sternform Flemming's¹) im Salamandrahoden. Im Allgemeinen

1) l. c.

350

sind sie sehr schwer zu deuten; viele scheinen mir ähnlich den Kernformen der Bilder 15-20 in der letzten Arbeit von Flemming¹). Sie sind auch aus dem Salamanderhoden und sind im Anfang der Metakinese und zeigen "Auftreten der Kernspindel und sehr verwickelte dichte Fädenlagen". — Wahrscheinlich sind also hier Theilungsfiguren.

Die Samenstammzellen haben sich also in je zwei Tochterzellen getheilt, welche ich auch Samenstammzellen nenne. Die eine Zelle von diesen Tochterzellen ist bei dieser Theilung in die mittlere Zone gerückt, die andere bleibt in der peripheren Zone zurück. Ihr Kern geht nach und nach in den Ruhezustand und wird eine neue Samenstammzelle, Fig. 38 St Z und 41 St Z. Bei den in die mittlere Zone eingetretenen Zellen, das sind die Samenmutterzellen, fängt die Kerntheilung sogleich an. Die Zellen vergrössern sich und färben sich im Ganzen stark, sodass die Knäuelform und auch die übrigen karyokinetischen Formen nicht so gut und genau zu analysiren sind. Ich habe dieselben Formen hier wie bei Metachirus gefunden.

Die grossen Samenmutterzellen treten bei Phascogale plötzlich auf und nicht allmählich wie bei Metachirus. Es gibt nämlich hier keinen oder nur einen sehr kurzen Ruhezustand der Samenmutterzellen. Der mittlere Kranz der Samenmutterzellen bei Metachirus wird dagegen erst fertig in demselben Querschnitte, wo neue Samenmutterzellen gebildet sind (Fig. 1) und man könnte also dieselben Formen in einem ganzen Rundgange auf meinen Querschnittsbildern verfolgen und dadurch tritt die Bildung der Samentochterzellen bei beiden Thieren gleichzeitig mit dem Auftreten bestimmter Entwicklungsstadien anderer Zellen auf, welche Zellformen nicht nur bei demselben Thiere, sondern auch bei beiden Thieren immer dieselben sind. Die Zeit der Dauer für die Entwicklungsformen zeigt sich also bei diesen Thieren genau abgegrenzt.

Eine Zusammenziehung der Samenkanälchen, eine Verkleinerung des Durchmessers, tritt, wie gesagt, gleichzeitig mit dem Auftreten der fertigen Samenkörperchen und dem Eintreten der Samenmutterzellen in die mittlere Zone auf und wenn die Ent-

¹⁾ Walther Flemming, Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle. Arch. f. mikr. Anatomie Bd. XXIX.

wicklung im Ganzen in einem fortlaufenden Rhythmus geht, dann muss auch die Zusammenziehung in einem fortlaufenden Rhythmus erfolgen. Ich kann auch bei Phascogale an den dicken Samenkanälchen mit blossem Auge dünnere und dickere Abtheilungen sehen und dadurch im Voraus ganz gut bestimmen, welches Entwicklungsstadium ich mit meinen Schnitten treffen werde.

So wie bei Metachirus theilen sich die Samenmutterzellen in Samentochterzellen oder in Zellen, die sich zu den Samenkörperchen umbilden. Diese Umbildung findet ungefähr wie bei Metachirus statt. Die Kerne zeigen zuerst ein diffus gefärbtes Innere. Es entwickelt sich eine Kappe und am entgegengesetzten Pole tritt die sackförmige Knopfbildung von der Kernsubstanz auf. Hier konnte ich sehr schön beobachten, wie von dem Pole chromatinhaltige Kernsubstanzstücke frei in der Zellsubstanz abgeschnürt waren. Fig. 47 illustrirt dieses Verhältniss ganz gut.

Wenn auch gleichzeitig stark gefärbte chromatinhaltige Substanz sich in die Kappe begibt, so muss hier eine polare Differenzirung stattfinden.

Der Kern wird hier nicht so sehr in die Länge ausgezogen, wie bei Metachirus. Indessen tritt auch hier eine Einziehung der Kernmembran nach der Kappe zu ein (Fig. 48), während die Chromatinkörnchen mit dem benachbarten Achromatin sich zusammenziehen. Das Chromatin sammelt sich zuerst an den beiden Polen und durch den Schwanzpol tritt ein feiner Faden aus, der auch hier durch die Zellsubstanz schwer zu sehen ist. Wie bei Metachirus dringt die Kernsubstanz in die Kappe ein (Figg. 47-51). Hat sich aber das Chromatin differenzirt und ist es platt geworden, dann wird auch der Zapfen in der Kappe dünner und die Kernsubstanz zieht sich zuletzt ganz nach unten (Figg. 51 und 52). Mit der Abplattung des Chromatins wird auch die Kappe platt und liegt dem Kopfe an (Fig. 52).

In den Figg. 49-52 sieht man jetzt drei verschiedene Contouren: nämlich den der Kappe, den der alten Kernmembran und den einer inneren Membran, die das Achromatin, das bei der Zusammenziehung des Chromatins sich differenzirt hat, begrenzt. Das Chromatin des Kopfes wird dünner, zieht sich in die Länge und biegt sich nach der Medianlinie des Kopfes ein (Figg. 53 und 56). Auch die Kappe zieht sich zusammen und wird bald abgestossen (Fig. 55). Sie hat dann ungefähr dieselbe Form (Fig. 54), wie

das Chromatin, doch ist sie etwas grösser. In ihrer Mitte ist eine Linie oder eine Einziehung, entsprechend der tieferen Mitte des Kopfes.

Das letztdifferenzirte Achromatin legt sich an die untere Fläche des Kopfes und entspricht so der erwähnten becherförmigen Achromatinhtille beim Stier etc. wie oben gesagt.

Während der Entwicklung von den Stadien in Fig. 40 (SK₁), bis zum Stadium der Fig. 37 (SK) wird die Zellsubstanz in grossen Klumpen gegen das Centrum des Samenkanälchens zu abgestossen und wird, wie Fig. 37 (ZSK) sehr schön zeigt, im Lumen des Samenkanälchen weiterbefördert. Nach diesem Ereignisse zeigt sich das Samenkörperchen ganz anders als früher (Fig. 55).

Aus dem langgestreckten Kopfe geht nach unten ein deutlich hervorstehender feiner Chromatinfaden aus. An der unteren Fläche des Kopfes liegt der gefärbte Faden weit umschlossen von einer Masse, die nicht einer Zellsubstanz gleicht, sondern klarer ist und grössere und kleinere gefärbte Körner enthält. Die Zellsubstanz ist abgestossen worden und Kernsubstanz ist es, welche noch immer in Verbindung mit dem nicht fertiggebildeten Samenkörperchen bleibt. Die Länge dieser umgebenden Kernsubstanz entspricht dem künftigen Verbindungsstück und an ihrem unteren Ende tritt der dichtere Schwanz, der mit dem dünneren Chromatinfaden zusammenhängt, heraus. Das Achromatin schliesst sich indessen um den Chromatinfaden, wie Fig. 57 zeigt. Damit um den Schwanz und das Verbindungsstück eine Hülle gebildet werde, wird nicht die ganze Kernsubstanz (Fig. 56) verbraucht, sondern die hierbei überflüssige auch Chromatin enthaltende Masse wird abgestossen und abgelöst, Fig. 38. Wenn aber die Samenkörperchen sich herausdrehen, bleiben diese Reste zurück und liegen dann peripher um das Samenkörperchen, wie in Fig. 39. Hier haben sich die Reste mehr und mehr zu kleinen klaren Kügelchen (Fig. 39 K R), die einen oder mehrere gefärbte Körperchen enthalten, gesammelt. Nach und nach häufen sich die Ktigelchen an und der gefärbte Inhalt, das Chromatin, sammelt sich in grossen Klumpen von verschieden eigenthümlichen Formen. Siehe Fig. 36 von Metachirus.

Während dieses Vorganges werden sie immer mehr und mehr ^{zusammengepresst} (Fig. 40 K R. Die Chromatinmassen vertheilen sich zuletzt und vermischen sich mit den ungefärbten Partien noch einmal und es drängen sich die Kernsubstanzreste als granulirte, diffus gefärbte Klumpen zwischen die Samenkörperchen. Auf dem Querschnitte in Fig. 40 (KR), sieht man diese Verhältnisse sehr gut.

Es fragt sich nun, woher diese Kernreste, dieses Chromatin, gekommen ist? Während der Entwicklung des Kopfes kann wohl Achromatin, aber kein Chromatin abgegeben werden und ich glaube, dass diese Kernreste nichts anderes als die zurückgebliebenen Polkörperchen von Fig. 47 sind. Diese Polkörperchen werden in die Zellsubstanz abgestossen und wenn das Hauptstück des Schwanzes gebildet und frei geworden ist, dann ist die Zellsubstanz abgelöst und weggeführt. Die zurückgebliebene Substanz, die das Verbindungsstück umschliesst, sieht ganz anders aus und gleicht vollständig einer Kernsubstanz mit ihrer klaren ungefärbten Hauptmasse und den gefärbten Körnern. Die Kernsubstanz scheint fester an die Samenkörperchen gebunden zu sein als die Zellsubstanz. Wahrscheinlich ist doch das Achromatin, das zum Samenkörperchen schon von früher her gehört, nur oberflächlich mit der Kernsubstanz der Polkörperchen verbunden; denn die Bildung der Parachromatinhülle erfolgt in der Mitte dieser Kernsubstanzmasse und ist das Signal zum Abstossen der tibrigen Kernsubstanz.

. Das vollständig fertiggebildete Samenkörperchen von Phascogale ist, insoweit ich weiss, das grösste bekannte Samenkörperchen von Säugethieren. Sein Kopf ist 13 μ , das Verbindungsstück 23 μ und der ganze Schwanz 250 μ .

Der Kopf (Fig. 58) ist länglich an einem Ende zugespitzt und am anderen Ende verbreitert. Die äusserste Spitze ist etwas schwächer gefärbt als ihr übriger Theil und die Seitentheile. Die Seitentheile sind, wie früher gesagt, eingebogen. Das Medianstück des Kopfes ist dünn und schwach gefärbt. Der Schwanz geht ungefähr vom Mittelpunkte der unteren Fläche aus. Das Medianstück des Kopfes von der Anheftung des Schwanzes bis zur Spitze ist durch seine stärkere Färbung nach unten begrenzt gegen das Stück von der Anheftungsstelle bis zur Basis, das sich nicht oder sehr wenig färbt. Am Basaltheile sieht man ein Querband, das sich etwas stärker färbt.

Der Schwanz ist platt; in der Mitte, wo der Achsenfaden liegt, dick, scharfrandig an den beiden Seiten. Der Theil end-

lich, womit das Verbindungsstück am Kopfe anhängt, ist zugespitzt.

Was nun die verschiedenen Arbeiten und Auffassungen anlangt, die sich mit der Frage tiber die Entwicklung der Samenkörperchen befassen, so will ich nur auf Waldeyer's ¹) Referat in den Verhandlungen der ersten Versammlung der Anatomischen Gesellschaft verweisen. Ich will indessen versuchen meine Stellung zu den verschiedenen von Waldeyer aufgestellten Gruppen zu zeigen.

In Bezug auf die Abstammung der Samenkörperchen gehöre ich, wie ich oben gezeigt habe, zu denjenigen Untersuchern, die zweierlei Zellenarten annehmen, von welchen die eine einen directen Antheil an der Entwicklung der Samenkörperchen nimmt, während die andere eine ernährende Bedeutung hat. Ich stütze meine Auffassung hauptsächlich auf eine Zusammenstellung aller meiner Querschnitte und auf die Flächenpräparate. In allen kommen die Randzellen mit ihren grossen, ständig ruhenden Kernen vor. Alle übrigen Zellformen habe ich als Glieder einer zusammenbängenden Entwicklungskette gefunden.

Wenn man bei Phascogale die grossen Samenkörperchen und die entsprechend kleinen Samenzellen sieht, muss man unwillkürhich daran denken, dass während der Entwicklung des Samenkörperchens demselben reichliche Nahrung zugeführt worden sein muss und bei dem Umstande, dass die Randzellen die ganze Fläche der membrana propria einnehmen, liegt es nahe anzunehmen, dass sie es sind, die den Stoffwechsel vermitteln.

Die Samenkanäle der in Rede stehenden beiden Beutelthiere (besonders Phascogale) sind ungewöhnlich weit; sie haben grosse Zellen und grosse Samenkörperchen und die Samenkörperthen liegen nicht in Gruppen, sondern in einem geschlossenen Ringe. Während ihrer Theilung und Entwicklung liegen auch die Samenzellen in concentrischen Ringen dicht aneinander und zwischengeschobene Zellsubstanzfortsätze von den Randzellen kommen hier nicht vor.

Die in der äusseren Zone zwischen den Randzellen liegenden

¹⁾ W. Waldeyer, Bau und Entwicklung der Samenfäden. Anatomischer Anzeiger. II. Jahrg. Nr. 12, 1887.

kleineren Zellen, die ich Samenstammzellen genannt habe, entsprechen durch ihre Lage und durch ihr Aussehen den v. 1a V alette St. George'schen Follikelzellen und scheinen mir auch identisch mit Sertoli's ') "cellule germinative", Brown's²) "sporecells" etc., und sind auch nach Krause⁸), Renson⁴) u. A. wirkliche Samenzellen. In ihrem Ruhezustande, Fig. 42, gleichen die Kerne denen der Randzellen; sie sind aber viel kleiner und ihre markante Grösse und Länge machen wenigstens auf einem Flächenpräparate ein Verkennen undenkbar. Ueber die Bedeutung dieser Zellen als Samenzellen hatte ich bislang noch nicht mit der Bestimmtheit wie jetzt mich auszusprechen gewagt, seit ich bei Phascogale karyokinetische Figuren, mithin einen sicheren Uebergang von diesen Zellen zu anderen ganz verschiedenen gefunden hatte. Bei Metachirus habe ich wohl entsprechende Zellformen, aber keine Zelltheilungsfiguren gesehen.

B r o w n⁵) sagt, dass "the parent cells" (die Tochterzelle der kurz vorhen erwähnten Zellen, z. B. Fig. 5 St Z oder Fig. 46) aus "the spore cells" (siehe oben) durch einen Knospungsprocess, nicht durch Mitose entstehen. Zufolge B r o w n wachsen die "spore cells" und theilen sich durch Knospung; nun bleibt eine Zelle als junge Sporenzelle zurtick, die andere (the parent cell) dagegen theilt sich auf karyokinetischem Wege in wachsende Zellen (growing cells). Ich babe, wie ich oben beschrieben habe, hier keine Knospung gefunden. Die Tochterzellen Fig. 5 St Z oder Fig. 46 sind beide gleich.

Was die Umwandlung der Samentochterzellen in die vollständig fertig gebildeten Samenkörperchen anlangt, so habe ich mich auf Seite Kölliker's⁶) gestellt.

Ich habe in meiner erwähnten früheren Arbeit zu zeigen ge-

4) Renson, De la spermatogénèse chez les mammifères. Arch. de Biologie 1882.

5) l. c.

6) A. Kölliker, Physiologische Studien über die Samenflüssigkeit. Zeitschrift f. wissensch. Zoologie Bd. VII, 1856 u. a. Arb.



¹⁾ E. Sertoli, Sulla struttura dei canalicoli seminiferi del testiculo studiata in rapporto allo sviluppo dei nemaspermi. Gaz. Medica Ital. Lomb. 1875.

²⁾ H. Brown, On Spermatogenesis in the rat Quaterly Journal of microscopical science h. S. Nr. XCVIII, 1885.

³⁾ W. Krause, Nachträge zur allgemeinen und mikroskopischen Anatomie. Hannover 1881.

sucht, dass bei Säugethieren die Entwicklung des Kopfes aus dem Chromatin, wie Flemming¹) bei Salamandra zuerst gezeigt hat, geschieht, dass aber der Kopf doch nicht lediglich aus Chromatin besteht. Die Kette von Entwicklungsformen, die ich hier vorgelegt habe, zeigen deutlich wie die Entwicklung des Samenkörperchens aus der Samentochterzelle vor sich geht.

In der vorigen Arbeit habe ich klar zu legen versucht, wie das Samenkörperchen aus einem Chromatingerüst (der eigentliche Kopf und der Axenfaden) besteht, das von einer Achromatinhülle umschlossen wird. Der Kopf trägt manchmal eine Kappe, ist aber diese nicht vorhanden, dann bleibt der obere Theil des Chromatins des Kopfes unbedeckt, der untere dagegen wird von einem (modificirten s. o.) achromatischen Becher umschlossen. Das Samenkörperchen wird also meiner Ansicht nach nur aus dem Kerne gebildet, wie Kölliker³) zuerst gesagt hat.

Biondi³) meint, dass das Samenkörperchen nur aus dem Chromatin gebildet wird; er giebt aber keine Abbildungen über die Entwicklung. Klein⁴) ist derselben Ansicht wie Flemming⁵), nämlich dass der Kopf aus Chromatin besteht. Es ist im Allgemeinen äusserst schwierig einen gefärbten Axenfaden in dem Hauptstück des Schwanzes zu sehen, viel leichter jedoch kann man ihn in dem Verbindungsstücke erkennen und dabei wahrnehmen, dass dieser gefärbte Axenfaden in den Axenfaden des Hauptstückes des Schwanzes sich fortsetzt.

Den Jensen'schen Spiralfaden habe ich auch konstatirt. Meine Auffassung darüber ist jedoch, wie oben gezeigt, von der Jensen's verschieden. Eine Faserung, die Ballowitz beschreibt, habe ich nicht sehen können. In Bezug auf die Verschiedenheit der Bestandtheile in dem Axenfaden und seiner Hülle giebt

5) l. c.

¹⁾ W. Flemming, Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihre Lebenserscheinungen. Arch. f. mikrosk. Anat. 1880.

²⁾ l. c.

^{3) 1.} c.

⁴⁾ E. Klein, Beiträge zur Kenntniss der Samenzellen und der Bildung der Samenfäden bei den Säugethieren. Centralblatt f. d. med. Wiss. 1880.

⁶⁾ O. Jensen, Structur der Samenfäden. Bergen 1879.

⁷⁾ E. Ballowitz, Zur Lehre von der Structur der Spermatozoen. Anat. Anzeiger 1886, Nr. 14.

Jensen mir eine Stütze durch seine letzte Arbeit, in der er sagf, dass der Spiralfaden von einer anderen chemischen Beschaffenheit sei als der Axenfaden.

Auch in Anbetracht der verschiedenen Ansichten über die Nebenkerne, oder wie man diese Körper nennen will, verweise ich auf Waldeyer's Referat.

v. la Valette St. George's²) und Platner's³) Nebenkerne, die aus den Spindelfäden während des karyokinetischen Vorganges gebildet werden, sind sicherlich dasselbe, was Flemming in seiner letzten Arbeit in den Abbildungen (Fig. 29-32) zeigt und welche, wie er sagt, "einzelne gröbere mattglänzende Körner von verschiedener Grösse theils zwischen den Fasern der Spindel, theils ausserhalb im Zellkörper" liegend sind. Auch Andere, wie Renson⁵) und Brown⁶), haben accessorische Körper bei den Entwicklungsstadien der Samenzellen gesehen. Meine Bilder von der Mitose der Samenstammzellen zeigen eben solche Körper wie sie Flemming beschreibt. Ihr weiteres Schicksal habe ich nicht verfolgen können.

Die Körperchen dagegen, die bei der polaren Differenzirung der Samentochterzellen abgestossen werden, habe ich auch, wie es am natürlichsten ist, Polkörperchen genannt und bekräftige Waldeyer's bei Renson gemachte Vermuthung und bestätige van Beneden's⁷) bestimmte Untersuchungen über die Bedeutung dieser Kernsubstanzkörperchen. Brown, der auch Kernreste bei der Ratte gesehen hat, sagt, dass sie, sobald der Schwanz aus der Zellsubstanz ausgetreten ist, abgestossen werden; er glaubt, dass sie möglicherweise vom "nucleus of the growing cells" stammen und fasst dieselben wie Waldeyer-Renson auf.

¹⁾ O. Jensen, Ueber die Structur der Samenkörper bei Säugethieren, Vögeln und Amphibien. Anat. Anzeiger 1886, Nr. 10.

²⁾ v. la Valette St. George, Spermatologische Beiträge. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. 27.

³⁾ Platner, Zur Bildung der Geschlechtsprodukte bei den Pulmonaten. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 26.

⁴⁾ I. c.

⁵⁾ l. c.

⁶⁾ l. c.

⁷⁾ E. v. Beneden et Julin, La spermatogénèse chez l'Ascaride megalocephale. Bulletin de l'Academie royale de Belgique Ser. III, T. 7, 1884.

Mit dem Abstossen der Polkörperchen fängt die eigentliche Bildung des Samenkörperchens aus dem Kerne, "die Reifung" an. Man sieht also hier eine Uebereinstimmung zwischen dem Reifwerden des Eies und des Samenkörperchens. Das Abstossen der Polkörperchen (in Fig. 47) entspricht dem Knospungsprocesse des Eikerns und gleich wie nach Abgabe der Polzellen die zurtickgebliebene Hälfte sich zum Eikerne umwandelt und das Ei dadurch reif wird, so sieht man auch hier nach Abgabe der Polkörperchen, also auch nach einem Knospungsprocesse, dass das Samenkörperchen aus dem zurtickgebliebenen Kern sich zu bilden anfängt: es reift. Hertwig vergleicht den Entwicklungszustand des Eies in der Bildung der Polzellen mit der Samenmutterzelle, die vielen Samenkörperchen den Ursprung giebt. Meiner Beobachtung gemäss erscheint es mir als gewiss, dass man in der Samentochterzelle, nämlich der Zelle, die den Ursprung für nur ein Samenkörperchen giebt, das Analogon suchen muss.

Mit dem Knospungsprocesse scheint mir die Entwicklung des Schwanzes im Zusammenhange zu stehen. Der Axenfaden wenigstens tritt durch denselben Pol aus, von dem die Polkörperchen ausgestossen wurden. Die Schwanzbildung wäre also gleichsam als eine Fortsetzung der polaren Differenzirung der Kernsubstanz aufzufassen.

Wenn ich in einem Schlusssatze meiner früheren Arbeit sagte, dass das Samenkörperchen einfach der veränderte Kern der Samentochterzelle sei und von dem ganzen Kern gebildet werde, so behaupte ich jetzt auf Grund meiner neueren hier vorgelegten Untersuchungen, dass das Samenkörperchen nur von einem nach einem Knospungsprocesse zurückgebliebenen Theil des Kernes gebildet wird.

Schliesslich will ich eine kurze Zusammenfassung meiner mitgetheilten Untersuchungen geben und zeigen, wie ich auf ihnen basirend glaube, dass die Entwicklung der Samenkörperchen bei den Beutelthieren geschieht.

Die Samenkanälchen enthalten zweierlei Hauptformen von Zellen: die Samenzellen und die Randzellen.

Die Randzellen haben für die Entwicklung der Samenkörperchen keine directe Bedeutung.

1) O. Hertwig, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere. I. Abth. Jena 1886.

Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. 30.

Die Samenzellen sind von drei verschiedenen Arten:

Die Samenstammzellen, die durch Mitose den Ursprung für neue Samenstammzellen und für die

Samenmutterzellen geben. Diese grosse Zellen theilen sich weiterhin auf karyokinetischem Wege und werden dadurch zu den

Samentochterzellen; dies sind kleinere Zellen, die, nachdem sie durch einen Knospungsprocess einige Polkörperchen abgegeben haben, sich in Samenkörperchen umbilden.

Die Samenstammzellen gehören immer, so wie die Randzellen, zu der peripheren Zone des Samenkanälchens.

Die Samenmutterzellen liegen anfangs in der peripheren Zone, treten aber später in die mittlere Zone hinein.

Die Samentochterzellen liegen in der mittleren Zone; während der Umbildung zu Samenkörperchen aber treten sie in die centrale Zone ein.

In den Samenkanälchen liegen die Samenzellen und Samenkörperchen kranzförmig angeordnet, so dass jede Zone oder jeder Kranz nur Zellen desselben Entwicklungsstadiums enthält.

Die Entwicklung geht von der Peripherie nach dem Centrum; doch sind die Serien in keinem Querschnitte vollständig zu treffen, sondern die Entwicklung geht in einer fortlaufenden Welle vor sich. In hinreichend langen Stücken von Samenkanälchen kann man also von der Peripherie des einen Endes bis zum Centrum des anderen Endes die Serie der Entwicklungsformen verfolgen. Sie liegen also in einer konischen Anordnung.

Bei dem Kerne der Samentochterzellen tritt bald nach der Bildung derselben eine Kappe auf. In dem Kerne entsteht nun eine polare Differenzirung. Die Polkörperchen werden hierauf von dem der Kappe entgegengesetzten Pole, oder dem Schwanzpole aus in die Zellsubstanz abgestossen, und nun fängt das Samenkörperchen zu reifen an. Der Kern verlängert und vergrössert sich und der diffuse gefärbte Inhalt wird klar mit zerstreuten aber scharf begrenzten Chromatinkörnern. Das Chromatin mit dem anliegenden Achromatin klumpt sich zusammen und wird nach der Kappe hin gezogen, wodurch die Kernmembran eingesttilpt wird, während unter einer fortgesetzten Differenzirung die Chromatinkörner vornehmlich sich am Kappen- und Schwanzpole sammeln.

Nachdem die Chromatinkörper zusammengeflossen sind, ent-

wickelt sich das Chromatin zu der für die specielle Art eigenthümlichen Form. Die Kappe wird platt und schliesslich abgestossen. Aus dem Schwanzpole heraus tritt indessen fortwährend Kernsubstanz in Form eines feinen Fadens, bestehend aus Chromatin, welches direct mit dem Chromatin des Kopfes zusammenhängt.

Die Zellsubstanz wird abgestossen und aus dem Samenkanälchen weggeführt. Das Abstossen der Zellsubstanz steht im Zusammenhange mit dem Hervortreten des Schwanzes.

Wenn die ganze Zellsubstanz abgestossen ist, dann bleibt nur Kernsubstanz zurtick, hängend an dem Verbindungsstücke. Das Achromatin schliesst sich nach und nach enger an den Axenfaden und die tiberflüssige und tibrige Kernsubstanz wird frei.

Die Samenkörperchen, die aus dem Samenkanälchen auszutreten anfangen, lassen diese Reste zurück, so dass sie peripher um die Samenkörperchen zu liegen kommen. Die Kernreste backen sich in grössere Haufen zusammen, und die Chromatinkanälchen sammeln sich zu grossen unregelmässigen Klumpen. Sind sie aus dem Samenkanälchen ausgetreten, dann vertheilt sich wieder das Chromatin und das Ganze ist diffus gefärbt.

Der Spiralfaden ist nur eine vorübergehende Entwicklungsform, welche auf Drehung der Schwänze in dem Lumen des Samenkanälchens und auf einer dadurch entstehenden Spiralfalte mit nachfolgender Spiralverdichtung in der das weitere Achromatin umgebenden Parachromatinhülle beruht.

Das Samenkörperchen wird also von einem Theile des Kerns der Samentochterzelle nach einer polaren Differenzirung gebildet, wobei Polkörperchen abgestossen werden.

Das Samenkörperchen besteht aus einem Chromatingerüst i. e. dem eigentlichen Kopf und dem Axenfaden — das auf der oberen Fläche des Kopfes unbedeckt ist, auf der unteren jedoch und in dem Schwanze ist es von einer Achromatin- oder Parachromatinhtille umgeben.

Ich habe die Terminologie von v. la Valette St. George, so wie sie Waldeyer in der Leipziger Versammlung vorgeschlagen hat, hier nicht aufgenommen, weil ich glaube, dass dadurch viele Missverständnisse entstehen können. So z. B. ist der bekannte physiologische Name "Spermatogonie" so fest mit dem anatomischen Bilde der Zelle, die v. la Valette St. George so genannt hat und die meiner und anderer Meinung nach gar keine Spermatogonie ist, vereint, dass hier das Wort eine Macht über den Gedanken erlangt hat, von der wir uns nicht gut befreien können und dass der Name "Spermatogonie" nicht ohne grosse Schwierigkeit auf ein ganz anderes anatomisches Bild überführt und dort festbehalten werden kann.

Erklärung der Abbiidungen auf Tafel XVIII-XX.

Die Zeichnungen sind nach den Präparaten mit Abbé's Zeichnungsapparat dem Contour nach entworfen.

Ich brauchte bei allen Querschnitten Obj. 6, Oc. I des Leitz'schen Mikroskops bei eingezogenem Tubus; für die Flächenpräparate Obj. 8, Oc. I. Die übrigen Bilder wurden bei einer ausgezeichneten Leitz'schen homog. Immersion $\frac{1}{16}$ gewöhnlich in Verbindung mit Oc. II, bei Fig. 58 jedoch mit Oc. III entworfen.

Die Bezeichnungen bedeuten:

StZ = Samenstammzelle im Ruhezustand.

 $St Z_1 = Samenstammzelle zweiter Generation (Tochterzellen der StZ).$ MZ = Samenmutterzelle.

 MZ_1 = Theilungsformen von St Z_1 zu Samenmutterzellen.

TZ = Samentochterzellen.

 $TZ_1 =$ Samentochterzelle, an der sich die Kappe entwickelt hat und an der die polare Differenzirung angefangen hat.

SK - Samenkörperchen unentwickelt.

SK₁ = Samenkörperchen entwickelt.

ZSR = Zellsubstanzreste, abgestossen und im Begriffe aus den Samenkanälchen auszutreten.

KR = Abgestossene und zurückgebliebene Kernsubstanz.

 $KR_1 = Kernsubstanzreste, die sich aus den Samenkanälchen zwischen die Samenkörperchen hinaus drängen.$

Figg. 1-36. Metachirus quica.

Tafel XVIII.

Fig. 1-4. Querschnitte der Samenkanälchen, die in der Entwicklung von Fig. 1 bis Fig. 4 einander folgen.

- Fig. 5. Die periphere Zone des Samenkanälchens vom Entwicklungsstadium der Fig. 4 der Fläche nach.
- Fig. 6. Die periphere Zone des Samenkanälchens vom Entwicklungsstadium der Fig. 1 der Fläche nach.

- Fig. 7. Isolirte Samenstammzelle StZ₁ vom Stadium der Fig. 3.
- Fig. 8. Zelle MZ₁ aus der peripheren Zone vom Stadium der Fig. 1.
- Fig. 9. Samenmutterzelle, MZ im Ruhezustand aus dem Entwicklungsstadium der Fig. 3.
- Fig. 10. Samenmutterzelle in Knäuelform aus einem Entwicklungsstadium zwischen den Figg. 1 und 2.
- Figg. 11-15. Karyokinetische Figuren aus einigen Entwicklungsstadien zwischen den Figg. 1 und 2. Theilung der Samenmutterzellen in die Samentochterzellen.
- Fig. 15. Samentochterzellen mit Kerngerüst.

Tafel XIX.

- Fig. 16. Samentochterzelle aus der mittleren Zone der Querschnitte wie Fig. 3. Diffus gefärbter Kern mit Kappe und der in sie eingeschobenen gefärbten Kernsubstanz. In dem anderen Ende ausgestossene Kernsubstanz-Polkörperchen.
- Fig. 17. Wie Fig. 16. Der in die Kappe eingetretene Theil ist nicht mehr gefärbt.
- Fig. 18. Samenkörperchen, bei dem die Polkörperchen mit Ausnahme eines trichterförmigen Restes am Schwanzpole abgestoesen und frei sind. Der Kern ist vergrössert und das Chromatin hat sich in Körner zertheilt. Der Kern ist stark in die Kappe eingezogen.
- Fig. 19. Samenkörperchen, bei dem die Chromatinkörnchen sich mit der nächstliegenden Kernsubstanz zusammenziehen. Die Kernmembran ist am Schwanzpole eingestülpt. Der in die Kappe eingezogene Theil hat sich mehr zurückgezogen.
- Fig. 20. Samenkörperchen bei dem die Zusammenbackung der Chromatinkörner weiter vorgeschritten ist und bei dem die Differenzirung gegen die Pole zu besser hervortritt.
- Fig. 21. Samenkörperchen, bei dem das Chromatin stundenglasförmig zusammengeflossen ist.
- Fig. 22 und 23. Samenkörperchen, bei dem das Chromatin sich mehr nach dem Kappenpole begeben hat.
- Fig. 24. Samenkörperchen, bei welchem die Kappe ganz abgeplattet und das Chromatin noch mehr zusammengezogen ist. Der Schwanz ist aus der Zellsubstanz hervorgetreten und die Zellsubstanz ist abgestossen.
- Fig. 25. Isolirter Kopf vom Samenkörperchen der Fig. 24 von oben gesehen.
- Fig. 26. Isolirte Kappe eines Samenkörpers vom Stadium der Fig. 24 a von der Seite b von oben gesehen.
- Fig. 27. Samenkörperchen, bei welchem das Chromatin zusammengezogen ist und bei dem sich die Schenkel zu bilden anfangen. Der Chromatinfaden ist jetzt sehr deutlich, sowie alle Zellensubstanz abgestossen ist.
- Fig. 28. Isolirter Kopf vom Samenkörperchen der Fig. 27 von oben gesehen.

Dr. Carl M. Fürst:

- Fig. 29-32. Samenkörperchen, welche sich noch weiter entwickelt haben. In Fig. 30 und 32 sind die Köpfe von oben gesehen.
- Fig. 33. Samenkörperchen, bei welchem der Kopf seine Form erhalten hat. Das Hauptstück des Schwanzes ist fertig gebildet. Um das Verbindungsstück ist Kernsubstanz und dicht an dem Axenfaden ist eine Achromatinhülle mit unregelmässigen Falten oder Brücken.
- Fig. 34. Samenkörperchen, bei dem man unter dem Chromatintheile des Kopfes eine Achromatinhülle sieht, die mit der Achromatinhülle des Verbindungsstücks zusammenhängt. In dieser Hülle sieht man eine Spiralfalte oder Spiralverdichtung.
- Fig. 35. Fertig gebildetes Samenkörperchen aus dem Nebenhoden, mit begrenztem, nach oben zugespitzten Verbindungsstück. Der Kopf steht in der Ebene des Schwanzes. a Stärker gefärbte Seitentheile des Kopfes, b die umgedrehten Schenkel, c schwächer gefärbte Medianpartie des Kopfes, e Anheftungspunkt des Verbindungsstückes, d das Verbindungsstück des Schwanzes, e der Axenfaden des Verbindungsstücks, f das Hauptstück des Schwanzes.
- Fig. 36. Abgestossene Kernsubstanzreste vom Querschnittsstadium der Fig. 3 (KR). Das Chromatin hat verschiedene bizarre Formen gebildet.

Figg. 37-58. Phascogale albipes.

Figg. 37-40. Halbe Querschnitte der Samenkanälchen, die in der Entwicklung von Fig. 37 bis Fig. 40 einander folgen.

Tafel XX.

- Fig. 40. Halber Querschnitt eines Samenkanälchens.
- Fig. 41. Die periphere Zone des Samenkanälchens im Entwicklungsstadium der Fig. 38 der Fläche nach.
- Fig. 42. Eine isolirte Samenstammzelle im Ruhezustand vom Stadium der Fig. 38.
- Figg. 43-46. Karyokinetische Figuren. Theilung der Samenstammzellen. Figg. 45 und 46 zeigen in der Zellsubstanz abgestossene Kernsubstanzkörperchen.
- Fig. 47. Samentochterzelle mit diffus gefärbtem Kerne mit einer Kappe und der in dieselbe eingeschobenen Kernsubstanz. Es existiren hier bereits Polkörperchen und sie werden von dem Schwanzpole aus in die Zellsubstanz abgestossen. In der Mitte des Kerns ist eine chromatinreichere Partie.
- Fig. 48. Samenkörperchen, bei dem die Chromatinkörner sich mit dem anliegenden Achromatin zusammengezogen und sich an den beiden Polen gesammelt haben. Die Kernmembran ist eingestülpt.
- Figg. 49-52. Samenkörperchen, bei denen das Chromatin zusammengeflossen ist, sich mehr und mehr zu einer Stundenglasform zusammengezogen hat, und sammt der Kappe abgeplattet worden ist.

364

- Fig. 53. Kopf des Samenkörperchens des Stadiums der Fig. 52 von oben gesehen.
- Fig. 54. Abgestossene Kappe von oben gesehen.
- Fig. 55. Samenkörperchen, das die Zellsubstanz verloren hat und bei welchem man sehr gut von dem Chromatintheile des Kopfes einen chromatischen Axenfaden ausgehen sieht. Das Verbindungsstück des Schwanzes und der untere Theil des Kopfes ist von Kernsubstanz umschlossen, in welcher man einige chromatinhaltige Körperchen sieht. Die Kappe wird eben abgestossen.
- Fig. 56. Kopf des Samenkörperchens des Stadiums der Fig. 55 von oben gesehen.
- Fig. 57. Samenkörperchen, bei welchem das Achromatin sich näher an den Axenfaden und den Kopf gezogen hat. Ein festerer oberer Theil der Achromatinhülle ist abgelöst. Das Verbindungsstück ist scharf begrenzt.
- Fig. 58. Fertig gebildetes Samenkörperchen aus dem Nebenhoden. Der Kopf steht in der Ebene des Schwanzes. e Lichter gefärbter Theil der Spitze des Kopfes. b Dunkler gefärbter Theil der Spitze und Seitentheile des Kopfes. c Schwächer gefärbte Medianpartie des oberen Theilcs des Kopfes. c₁ Anheftungspunkt der Spitze des Verbindungsstücks. d Schwächer gefärbte untere querbandähnliche Medianpartie des Kopfes. e Die ungefärbte oder äusserst schwach gefärbte Medianpartie des Kopfes. f Das Verbindungsstück des Schwanzes. g Der Axenfaden des Verbindungsstücks.

Enchytraeiden-Studien.

Von

Dr. W. Michaelsen in Hamburg.

Hierzu Tafel XXI.

In Betreff der systematischen Gliederung der Enchytraeiden-Familie liegen uns zwei verschiedene Ausarbeitungen vor; erstens die ältere, Claparède'sche Eintheilung in die Gattungen Enchytraeus Henle und Pachydrilus Clap.¹), denen später noch die Gattungen Anachaeta Vejdovský, Distichopus Leidy und Buchholzia aut. angefügt wurden, zweitens die jüngere, Eisen'sche Eintheilung in die drei Gattungen Mesenchytraeus, Archienchytraeus und Neoenchytraeus²).

Eisen gründet seine Eintheilung in erster Linie auf die Form des Gehirns, nachdem er vorher die Gattungen Enchytraeus und Pachydrilus wieder zusammengeschmolzen hat. Zur Begründung dieser Verschmelzung sagt er: "It is evendent, as Ratzel and others have shown, that the colour of the blood is hardly a character of sufficient value to permit us to found on it the distinction of genera", und fügt hinzu: "It may also be remembered that one of Claperèdes species, Pachydrilus lacteus has white blood, and that not all redblooded live in water". Der aus dieser Ueberlegung hergeleitete Schluss wäre berechtigt, wenn die Farbe des Bluts und der Aufenthalt im Wasser wirklich die einzigen Punkte wären, in denen sich die Pachydrilen von den übrigen Enchytraeiden unterscheiden. Das ist aber nicht der Fall. Durch noch andere, wesentliche Merkmale charakterisiren sich die rothblütigen Enchy-

¹⁾ Claparède, Recherches anatom. s. l. Annélides, Turbellariés, Opalines et Grégarines. Genf 1861.

²⁾ Eisen, On the Oligochaeta coll. dur. the swed. exped. to the arct. regions in the years 1870, 1875 a. 1876 in: Kongl. svensk. Vet.-Akad. Handling. XV. Bd. 1877; Stockholm 1877-79.

traeiden als durchaus natürliche Gruppe, welcher Gattungsrang sukommt. Sie haben S.förmig gebogene Borsten und entbehren der Speicheldrüsen. Ich constatire deshalb als erstes, dass die Gattung Pachydrilus Clap. aufrecht erhalten werden muss.

Um nicht ungerecht gegen Eisen zu sein, muss ich erwähnen, dass die Unvollständigkeit der Gattungsdiagnosen Claparède's sowie die Inconsequenz, die sich dieser Autor bei der Einordnung seiner Arten in die betreffenden Gattungen zu Schulden kommen liess, die Berechtigung der letzteren zweifelhaft erscheinen lassen musste, zumal einem Forscher, der nur conservirtes Material zu bearbeiten hatte und nicht durch eigene Untersuchungen das Zusammentreffen des von Claparède angegebenen Haupteharakters, der Blutfarbe, mit noch anderen wesentlichen Eigenthümlichkeiten erfahren konnte. Der Vorwurf der Inconsequenz bezieht sich auf die Stellung von Claparede's Pachydrilus lacteus, der ja in der Ueberlegung Eisen's eine wesentliche Rolle spielt. Dieser Enchytraeide gehört gar nicht in die Gattung Pachydrilus binein, wie aus Claparède's eigenen Angaben hervorgeht. Er besitzt farbloses Blut und "Les aiguilles sont parfaitement rectiligues, à l'exception de l'extrémité interne, qui est recourbée de manière à former un petit crochet (1), p. 17). Mit Pachydrilus proximus Czerniavsky⁸), Enchytraeus Möbii aut.⁴) und E. spiculus Leuckart⁵) zusammen bildet er eine Gruppe von Enchytraeen, die

³⁾ Czerniavsky, Materialia a. zoograph. pontic. comparat. Fasc. III. Vermes, in: Bullet. Soc. Imp. Natural. Moscou. 1880, Nr. 2.

⁴⁾ Michaelsen, Ueber Enchytr. Möbii u. and. Enchytr. Kiel 1886. 5) Frey und Leuckart, Beitr. z. Kenntn. d. wirbellosen Thiere. (Mein Vater sandte mir vor einiger Zeit von Cuxhaven drei lebende Exemplare eines ungefähr 10 mm langen, weisslichen Enchytraeiden, der zweifelsohne mit E. spiculus Leuck. identisch ist. Dieselben besitzen zarte, grade gestreckte, nur am innern Ende wenig gebogene Borsten, die zu 4-6 (an den vorderen Segmenten oft sogar zu 7 u. 8) in einem Bündel stehen. Das Gehirn ist hinten tief ausgeschnitten mit nach vorne convergirenden Seitenrändern, mehr lang als breit. Die Samentrichter sind breit, tonnenförmig, mit umgeschlagenem Rande. Ein reifes Ei übertrifft die andern bedeutend an Grösse und füllt fast die ganze Leibeshöhle im XII. Segment aus. Diese Würmer legen also wahrscheinlich nur je ein Ei in die Coccons, abweichend von den übrigen mir bekannten marinon Enchytraeiden (vergl. 4), p. 8 u. 9). Die Samentaschen bestehen aus einem einfachen, dünnwandigen, birnförmigen

den Pachydrilen nur ihres marinen Aufenthalts wegen zugeordnet werden könnten. Der Umstand, dass sie keine Rückenporen besitzen, ist nicht von Belang, denn auch vielen andern Enchytraeus-Arten fehlen dieselben, ohne dass darum deren Stellung zweifelhaft ist.

Es tritt nun die Frage an uns heran, ob das Eisen'sche System vollkommen zu verwerfen sei, oder ob es sich nicht etwa mit dem Claparede'schen combiniren lasse. Um hierüber entscheiden zu können, habe ich die Gattungen Eisen's einer eingehenden Revision unterzogen, wobei es mir sehr zu statten kam, dass ich eigene Untersuchungen an den meisten der von Eisen bearbeiteten Arten anstellen und sie mit den Enchytraeiden unserer Fauna vergleichen konnte. Ich benutze diese Gelegenheit, dem Herrn Gustav Eisen und dem Herrn Prof. Sven Loven, durch deren gütige Vermittlung mir diese Untersuchungen an dem werthvollen arctischen Enchytraeiden-Material ermöglicht wurden, meinen aufrichtigen Dank abzustatten. Ich kam zu folgendem Resultat. Das Haupteintheilungsprincip Eisen's, die mehr oder weniger weit vorgeschrittene Verschmelzung der beiden Gehirnhälften, führt bei allzu einseitiger Anwendung zur Aufstellung unnatürlicher Gattungen. Als solche muss ich die Gattungen Archienchytraeus und Neoenchytraeus bezeichnen, die nur durch die Gehirnform von einander abgegrenzt sind. Als Beweis für die Unzulänglichkeit dieses Eintheilungsprincips führe ich die beiden Arten der unten eingehend behandelten Gattung Buchholzia an, deren nahe Verwandtschaft mit einander jedem einleuchten muss, der sie vergleicht. Der Gehirnform nach müsste B. appendiculata Buchholz den Mesenchytraeen zugeordnet werden, während B. fallax aut. ein Archienchytraeus-Gehirn besitzt. Es wäre jedoch falsch, nun der Gehirnform eine Wesentlichkeit in jeder Beziehung abzusprechen. In zweiter Linie wird derselben bei manchen Enchytraeiden Gruppen eine gewisse Bedeutung beigemessen werden müssen. So besitzen die beiden bekannten Arten der durchaus natürlichen Gattung Anachaeta Vejd. ein fast gleiches Neoenchytraeus-Gehirn. Auch bei jenen Enchytraeen, die sich um den

Haupttheil und einem ziemlich kurzen, grade gestreckten, einfachen Ausführungsgang. Die Würmer wurden unterhalb Cuxhavens, ausserhalb des Deiches auf dem bei Fluthzeit von der See überschwemmten Vorlande gefunden.)

Digitized by Google

E. hegemon Vejd. gruppiren⁶), ausgezeichnet durch das constante Vorkommen von Rückenporen, durch die ungleiche Länge der Borsten eines Bündels und durch das Vorkommen von Seitentaschen am Receptaculum seminis, herrscht das Neoenchytraeus-Gehirn vor. (Nur E. lobifer Vejd. besitzt nach diesem Autor ein hinten ausgeschnittenes Gehirn; vgl. 7), Taf. IX, Fig. 3.) Ferner besitzen diejenigen Pachydrilen, deren Gehirnform wir kennen, mit Ausnahme des P. fossor Vejd. (7), Taf. XIII, Fig. 9) ein am Hinterrande tief ausgeschnittenes Gehirn. Ich könnte an dieser Stelle schliesslich noch eine vierte natürliche Enchytraeiden-Gruppe anführen, für die eine bestimmte Gehirnform charakteristisch ist; doch bedarf es vorher des Nachweises, dass dieselbe eben eine natürliche ist. Ich denke hierbei an die Gattung Mesenchytraeus Eisen, die insofern eine Sonderstellung in dem Eisen'schen System einnimmt, als sie nicht, wie die beiden andern, einzig auf die Gehimform gegründet ist. Ich lege in Folgendem die Ergebnisse meiner vergleichenden Untersuchungen an den Eisen'schen und an den deutschen Mesenchytraeen nieder. Ich werde daran eine Beschreibung der Gattung Buchholzia schliessen, um dann zur Aufstellung eines Enchytraeiden-Systems gehen zu können, wie es meiner Ansicht nach die Verwandtschaftsverhältnisse in dieser Familie am besten zum Ausdruck bringt.

Gattung Mesenchytraeus Eisen (²).

Enchytraeus (Mesenchytraeus) Vejd.⁸).

Pachydrilus (Mesenchytraeus) aut. (4).

Die Mesenchytraeen sind Enchytraeiden mit stark S förmig gebogenen Borsten (Fig. 1 a), ohne Rückenporen und Speicheldrüsen. Sie besitzen einen grossen, deutlich erkennbaren Kopfporus, und zwar liegt derselbe an der Spitze des Kopflappens oder nahe derselben, wie ich es von M. Beumeri beschrieben habe (⁴), p. 19 u.

⁶⁾ E. hegemon, E. galba, E. Leydigii, E. lobifer, E. Perrieri Vejd. u. E. tennis aut.

⁷⁾ Vejdovský, Beitr. z. vergl. Morphol. d. Anneliden. I. Monograph. d. Euchytraeiden. Prag 1879.

⁸⁾ Vejdovský, System. u. Morphol. d. Oligochaeten. Prag 1884.

9), Fig. 14). Hierdurch unterscheiden sie sich wesentlich von den Pachydrilen, bei denen der Kopfporus klein ist, und in der dorsalen Medianlinie zwischen Kopflappen und Kopfring liegt. Eisen hat leider keine Angaben über Kopfporen gemacht; doch habe ich durch Schnittserien sicher ausmachen können, dass M. primaevus und M. falciformis in dieser Beziehung genau mit M. Beumeri übereinstimmen. Von drei Exemplaren des M. mirabilis, die mir zur Verfügung standen, waren leider zweien die Kopfenden hinter dem Gürtel abgeschnitten, während das dritte eine leichte Ledirung am Kopflappen zeigte. Ich glaube allerdings bei diesem letzteren einen Kopfporus nahe dem Vorderrande des Kopflappens erkannt zu haben, kann aber nicht dafür einstehen, dass mich nicht ein Kunstprodukt getäuscht hat. Die Mesenchytraeen besitzen (nach den hiesigen Arten zu schliessen) farbloses Blut und einen Herzkörper, ähnlich demjenigen mancher Polychaeten, wie Terebellides Strömii und Pectinaria belgica (vergl. 9), p. 301 u. Fig. 10 u. 11). In der ventralen Medianlinie fest an die Innenseite der Gefässwand angelegt, zieht sich derselbe durch das ganze Rückengefäss hin. Er besteht aus verschieden grossen Zellen mit deutlichen Zellwänden und Zellkernen, und feiner Protoplasma-Granulation. Bei M. mirabilis (Fig. 3 b) und M. primaevus ist er dick, mit unregelmässigen, oft starken Anschwellungen, im Querschnitt vielzellig. Bei M. falciformis, M. Beumeri (Fig. 1 e) und M. flavidus ist er dünner, fast glatt, mit nur schwachen Anschwellungen und zeigt im Querschnitt nur wenige Zellen. Einen derartigen Herzkörper habe ich bei keinem andern Enchytraeiden gefunden. Derselbe muss wohl als Einwucherung des Darmepithels in das Rückengefäss, und deshalb als homolog gewissen Organen bei anderen Enchytraeiden, z. B. dem Darmdivertikel der Buchholzien, angesehen werden. Das Gehirn der Mesenchvtraeen (vergl. Fig. 1 c u. 2 b) ist hinten grade abgestutzt oder doch nur schwach concav. Vorne ist es mehr oder weniger tief ausgeschnitten, und der Ganglienzellenbelag zicht sich auf den vorderen, in die Commissuren übergehenden Aesten weit nach vorne, bis zu der Stelle, wo sich die Kopfnerven abzweigen. Zwei Muskelpaare sind am Gehirn befestigt, das eine an der Oberseite (Fig. 1 c u. 2 b; om),



⁹⁾ Michaelsen, Ueber Chylusgefässsysteme b. Enchytraeiden; im Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXVIII. Bonn 1886.

das andre an der Unterseite (Fig. 1 c u. 2 b; um). An den Hinterecken, dieselben zwischen sich lassend, gehen sie vom Gehirn ab, schräg nach hinten, fast parallel mit einander. Eine höchst charakteristische Ausbildung zeigen auch die Segmentalorgane (vergl. Fig. 1 d, 2 c u. 3 a). Sie bestehen aus einem winzigen, trichterförmigen Anteseptale und einem mächtigen, auffallend unregelmässigen, meist mit lappen- oder kopfförmigen Auswucherungen versehenen Postseptale. Ein verhältnissmässig weiter Flimmerkanal durchzieht das Anteseptale in grader Linie; im Postseptale aber verläuft er so vielfach gewunden und eng verschlungen, dass bier die umhüllende Zellsubstanz fast auf das Minimum reducirt ist. Die unregelmässigen Auswucherungen der Segmentalorgane haben fast das Aussehen bruchsackartiger Austreibungen des Flimmerkanals. An den Abbildungen Eisen's lässt sich dieser charakteristische Verlauf des Flimmerkanals nicht erkennen; doch weichen seine Arten auch hierin nicht von den deutschen ab. Aus Fig. 3 a, der genauen Wiedergabe eines Flächenschnitts durch einen Segmentalorganlappen von M. mirabilis, kann man ersehen, dass Eisen (2), Fig. 25) den Flimmerkanal viel zu weitläufig gezeichnet hat, so dass jene eigenthümlichen Structurverhältnisse nicht zum Ausdruck gekommen sind. Dasselbe gilt von den Abbildungen der Segmentalorgane von M. primaevus und M. falciformis (2), Fig. 24 u. 26). Eigenthümlichkeiten zeigen schliesslich auch die Geschlechtsorgane der Mesenchytraeen. Die Samenkanäle sind kurz, höchstens acht Mal so lang wie die Samentrichter. Die Spermatozoen und Eier fallen vor erlangter Reife in die Leibesböhle. Sie flottiren dann aber nicht frei in derselben umher. Zu ibrer Aufnahme bilden die Dissepimente XI/XII (für die Spermatozoen) und XII/XIII (für die Eier) mehr oder weniger tiefe, schlauch- oder sackförmige Einstülpungen nach hinten, Spermatozoen- resp. Eiersäcke. M. Beumeri besitzt zwei Spermatozoensäcke, die sich rechts und links vom Darm bis an die Hinterwand des XII. Segments erstrecken. Bei M. mirabilis fand ich nur einen, der sich aber, die nachfolgenden Dissepimente durchbrechend, bis in das XXVI. Segment erstreckt. Innerhalb der Segmente ist er aufgeschwollen; die Dissepimente verursachen enge Zusammenschnürungen an demselben. Ein medianer Eiersack erstreckt sich unterhalb des Darmes bei M. flavidus bis in das XVII., bei M. Beumeri und M. falciformis bis in das XIX., bei M. mirabilis gar

bis in das XXIX. Segment. Die Länge der Säcke kann übrigens bei verschiedenen Individuen einer Art verschieden sein. Ich habe die Extreme meiner Notizen angegeben. Bei M. mirabilis zeigt auch der Eiersack Anschwellungen und Einschnürungen. Bei M. Beumeri und M. flavidus ist er überall gleichmässig dick. Als Eileiter fungiren zwei symmetrische, trichterförmige Einstülpungen des Dissepiments XII/XIII, die in den ventralen Borstenlinien vor den Borstenbündeln des XIII. Segments durch quere Schlitze nach aussen münden. Wie wohl bei allen Enchytraeiden mit Ausnahme der Gattung Anachaeta Vejd. verwachsen und communiciren die Samenleiter bei den Mesenchytraeen mit dem Darm. Bestimmt nachweisen konnte ich es für M. falciformis, M. Beumeri und M. flavidus.

Aus diesem allen erhellt wohl zur Gentige, dass die Gattung Mesenchytraeus Eisen eine natürliche ist. Ich constatire daher als zweites, dass auch sie in das System aufgenommen werden muss. Wenngleich der Name Mesenchytraeus nur im Gegensatz zu den Namen Archienchytraeus und Neoenchytraeus gewählt worden ist, so werde ich ihn doch beibehalten ohne ihm die letzteren gegentüberzustellen, da sich die Gattung Mesenchytraeus des Eisenschen Systems genau mit dieser Gattung meiner Definition deckt.

Ich habe im deutschen Gebiete zwei Arten gefunden, M. Beumeri und M. flavidus.

Mesenchytraeus Beumeri aut. (4).

Pachydrilus (Mesenchytraeus) Beumeri aut. (4).

Eine genaue Beschreibung dieses Wurmes gab ich andrenorts (⁴), p. 44-46). Ich beschränke mich deshalb darauf, das dort angegebene durch Abbildungen (Fig. 1) zu erläutern.

Als Fundorte kann ich angeben die Elbstrandstimpfe unterhalb Flottbecks bei Hamburg, die Borstler Beck an der Buxtehuder Chaussee hinter Harburg und das Eppendorfer Moor bei Hamburg. Er lebt vorzugsweise unter Moos und Rinde schwarz-modriger Baumstümpfe.

Mesenchytraeus flavidus nov. spec.

ist ein ungefähr 12 mm langer, ziemlich trockenhäutiger Wurm von gelblicher Färbung. Seine Borsten sind wie die von M. Beumeri (Fig. 1 a) und stehen bis zu 5 in einem Bündel. Die Lymph-

Enchytraeiden-Studien.

körper habe ich nur an conservirten Exemplaren beobachten können. Sie sind klein und scheinen unregelmässig, länglich oval zu sein. Der Kopfporus liegt an der Spitze des Kopflappens. Das Gehirn (Fig. 2 b) ist hinten schwach concav, vorne tief ausgeschnitten, mit parallelen Seitenrändern, etwas länger als breit. Die Segmentalorgane (Fig. 2 c) sind unregelmässig geformt, mit den oben angeführten, für die Mesenchytraeen charakteristischen Eigenschaften. Das Blut ist farblos; das Rückengefäss entspringt im XIII. Segment. Die Samenleiter (Fig. 2 d) bestehen aus einem tonnenförmigen Samentrichter mit umgeschlagenem Rande, und einem kurzen Samenkanal, der höchstens 5 mal so lang ist wie der Samentrichter. Der Samenkanal führt in den breiten Pol eines birnförmigen Penis ein und mündet durch dessen spitzen Pol nach aussen aus. Die Mündung ist mit kleinen, lappenförmigen Prostata-Drüsen besetzt. Die Eileiter sind eng, ziemlich kurz. Die Samentaschen (Fig. 2 a) besitzen einen einfachen, an der Mündung mit schwach zwiebelförmiger Anschwellung versehenen Ausführungsgang und einen einfachen, birnförmigen Haupttheil, der an der Spitze mit dem Darm communicirt. Der Gürtel nimmt wie bei M. Beumeri die letzte Hälfte des XI. und das ganze XII. und XIII. Segment in Anspruch.

M. flavidus lebt in gelbmodrigen Baumstümpfen im Borstler Jäger bei Hamburg und unter Moos in Wäldern bei Witten a. d. Ruhr in Westphalen.

Gattung Buchholzia aut. (9).

Die eigenthümliche Erscheinung, dass bei der altbekannten, zuerst von Buchholz¹⁰) als Enchytraeus appendiculatus beschriebenen Art eine Verschiebung der Geschlechtstheile stattgefunden hat, veranlasste mich durch ihr Zusammentreffen mit anderen wesentlichen Eigenthümlichkeiten, diesen Enchytraeiden aus der Gattung Enchytraeus auszuscheiden und eine eigene Gattung, der ich den Namen Buchholzia gab, für ihn aufzustellen. Die Untersuchungen an einer neuerdings von mir aufgefundenen Art, die der B. appendiculata so nahe steht, dass sie nicht durch Gattungsgrenzen von ihr geschieden werden darf, zwingen mich jedoch, die auf diese Eigenthümlichkeit der Geschlechtsorgane bezüglichen Bestimmungen wie-

10) Buchholz, "Beitr. z. Anat. d. Gatt. Enchytraeus"; in: "Schrift. d. ökonom. physikal. Gesellsch. z. Königsberg. 1862". der aus der Gattungsdiagnose zu entfernen. Die neue Art (ich nenne sie B. fallax) zeigt nämlich die für die Enchytraeiden normale Vertheilung der Geschlechtsorgane. Auch abgesehen von den in Rede stebenden Bestimmungen der früher gegebenen Diagnose muss die Gattung Buchholzia aufrecht erhalten werden.

Die Buchholzien gehören zu der Abtheilung der Enchytraeiden mit S-förmig gebogenen Borsten. Sie besitzen keine Rückenporen, wohl aber einen Kopfporus, und zwar zwischen Kopflappen und Kopfring. Die Lymphkörper sind bei beiden bekannten Arten in zweierlei Form vorhanden (Fig. 4 b), kleine, wasserhelle, navicellenähnliche, ohne erkennbaren Kern und grössere, fein granulirte, plattovale mit deutlichem Kern. Sie sind die einzigen der mit S.förmigen Borsten versehenen Enchytraeiden, die Speicheldrüsen besitzen. Dieselben sind auffallend reducirt, stummelförmig oder höchstens wenig gelappt, und münden nicht dicht hinter dem Schlundkopf, sondern weiter nach hinten, im IV. Segment, seitlich in den Oesophagus ein. Das Blut ist farblos. Das Rückengefäss entspringt im VII. Segment, auf einem durch Wucherung des Darmepithels entstandenen Darmdivertikel aus dem Darmblutsinus. Die Samenleiter sind lang. Die Eileiter (nach der Beobachtung an B. fallax auf die ganze Gattung zu schliessen) sind wie ich sie bei den übrigen Enchytraeiden gefunden habe. Die Samentaschen communiciren mit dem Darm.

Buchholzia appendiculata Buchholz.

Enchytraeus appendieulatus Buchh. (10).

Enchytraeus (Mesenchytraeus) appendiculatus Vejd. (⁷) u. ⁸). Enchytraeus (Mesenchytraeus?) appendiculatus aut. (⁴). Buchholzia appendiculata aut. (⁹).

Die genaue Beschreibung, die die oben angegebenen Autoren von diesem interessanten Wurm gegeben haben, macht eine Wiederholung derselben an dieser Stelle unnöthig.

Ich fand diese Art in Blumentöpfen und in Gartenerde auf Borgfelde bei Hamburg.

Buchholzia fallax nov. spec.

ist ein schlanker, ungefähr 10 mm langer Wurm von weisser, schwach in's Bräunliche spielender Farbe. Die Borsten (Fig. 4 a) sind stark S-förmig gebogen und stehen zu 4 oder 5, selten zu 6

Enchytraeiden-Studien.

in einem Bündel. Die Borsten eines Bündels sind verschieden lang und so geordnet, dass sich ein ventrales Bündel und das entsprechende, darüber stehende laterale die längeren Borsten zukehren. Kopfporus wie oben angegeben. Lymphkörper wie in Fig. 4 b gezeichnet. Die Speicheldrüsen sind noch mehr reducirt als die von B. appendiculata, stummelförmig, uugefähr 6 mal so lang wie breit. Der Darmdivertikel (Fig. 4 c) unterscheidet sich nur in Unwesentlichkeiten von dem der B. appendiculata (vergl.), p. 299 u. 300 u. Fig. 7, 8 u. 9). Ich lasse eine Beschreibung desselben folgen. Der sehr enge Oesophagus ist bei seinem Uebergange in den weiten Magendarm etwas in den letzteren hineingedrückt, so dass an der Dorsalseite eine wenig tiefe, breite Tasche entsteht. Aus dem Grunde dieser Tasche entspringen (wie ich gesehen zu haben glaube mehr als 2) dünne, wenig verzweigte, blindgeschlossene Schläuche, die zu einem abgerundeten Convolut zusammengefasst werden. Die Dicke der Schläuche ist nicht so gleichmässig wie bei B. appendiculata, auch liegen sie nicht so fest zusammengepresst wie bei jenem Wurm. Die Membran des Darmblutsinus geht auf den Darmdivertikel über, umfasst ihn und setzt sich nach vorne direct in die Wandung des Rückengefässes fort. Der Darmdivertikel liegt bei B. fallax dem Oesophagus fest auf und umfasst ihn sogar zur Hälfte. Eine mediane Längseinschnürung wie bei B. appendiculata fehlt vollkommen. Das Gehirn unseres Wurmes ist vorne und hinten ausgeschnitten, mit nach vorne convergirenden Seitenrändern, viel länger als breit (Fig. 4 d). Die Segmentalorgane bestehen aus einem kleinen, stummelförmigen Anteseptale und einem platten, unregelmässig ovalen Postseptale mit ziemlich kurzem Ausführungsgang. Die Geschlechtsorgane zeigen die für die Enchytraeiden normale Lage. Die Samentrichter sind unregelmässig cylindrisch, excentrisch durchbohrt, ungefähr 3mal so lang wie breit und mit umgeschlagenem Rande. Die Samenkanäle sind lang, regelmässig zusammengelegt, ungefähr so, wie Schiffstaue zusammengelegt werden. Die Eileiter sind wie die der übrigen Enchytraeiden. Die Samentaschen sind höchst zierlich (Fig. 4 e). Der Ausführungsgang ist einfach, ziemlich lang mit zwei birnförmigen Drüsen an der Mündung. Der Haupttheil ist umgekehrt birnförmig (der breite Pol ist der Mündung zugewendet) und communicirt an der Spitze mit dem Darm. Durch Einsenkung und darauf folgende Ueberwucherung entsteht am Grunde 25

Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. 80.

375

in der Wandung des Haupttheils ein ringförmiger Kanal, der mit dem eigentlichen Lumen des Haupttheils nur durch enge Spalten in Verbindung steht. Dieser Kanal ist für die Aufnahme des Samens bestimmt; er ist homolog den Nebentaschen der Samentaschen des E. hegemon und andrer Enchytraeiden. In dem eigentlichen Lumen des Haupttheils habe ich nie Sperma gefunden.

Erwähnen will ich noch, dass ich bei einem Thiere einen Verbindungsgang zwischen zwei aufeinander folgenden Segmentalorganen gefunden habe, eine Abnormität, wie Vejdovský sie von einer Anachaeta bohemica beschreibt (8). Das Anteseptale des zweiten Segmentalorgans war stark verlängert und ging nach vorne in das Postseptale des ersten hinein. Der das Verbindungsstück durchziehende Kanal zeigte lebhafte Flimmerung. Noch eine andre, ziemlich häufig auftretende Abnormität will ich beschreiben. Ich fand bei einigen Thieren im VI., bei einem andern im VII. und VIII., bei wieder andern im IX. Segment in der ventralen Medianlinie warzenförmige Hypodermiswucherungen, die sowohl im optischen Längsschnitt wie an Querschnitten ganz das Aussehen undurchbohrter Penisse hatten; sogar eine centrale grubenförmige Einsenkung der Cuticula war erkennbar. Die Unpaarigkeit spricht freilich gegen die Annahme, dass diese Wucherungen rudimentäre Penisse seien; sollte es sich aber nachweisen lassen, dass diese Annahme doch Berechtigung hätte, so würde sich eine interessante Beziehung zwischen der abweichenden Lage der Geschlechtsorgane von B. appendiculata und diesen bis jetzt noch räthselhaften Organen ergeben.

B. fallax lebt in fetter, düngerhaltiger Erde auf Steinwärder bei Hamburg.

System der Enchytraeiden.

Borsten S-förmig gebogen.

Ĺ.

Kopfporus gross, an der Spitze des Kopflappens oder nahe derselben. Speicheldrüsen sind nicht vorhanden. Blut farblos; Rückengefäss mit Herzkörper. Samenleiter kurz, höchstens 8 mal so lang wie der Samentrichter.

Gatt. Mesenchytraeus Eisen. Kopfporus klein, zwischen Kopfring und Kopflappen. Samenleiter lang.



Ohne Speicheldrüsen. Blut gelb bis roth gefärbt. Rückengefäss ohne Herzkörper.

Gatt. Pachydrilus Claparède.

Kurze Speicheldrüsen münden in den Oesophagus. Blut farblos. Das Rückengefäss entspringt auf einem Darmdivertikel im VII. Segment.

Gatt. Buchholzia Michaelsen.

Borsten grade, mit nur leichter Krümmung am innern Ende.

Kopfporus klein, zwischen Kopfring und Kopflappen. Blut farblos. Rückengefäss ohne Herzkörper. Speicheldrüsen meist stark entwickelt. Samenleiter lang.

Gatt. Enchytraeus Henle.

Borsten abortirt.

Kopfporus gross, an der Spitze des Kopflappens. Blut farblos. Rückengefäss ohne Herzkörper. Eine unpaarige Speicheldrüse liegt auf dem Darm. Samenleiter lang, mehr oder weniger regelmässig schraubenförmig gewunden. Samentaschen gross, frei in die Leibeshöhle hineinragend, nicht mit dem Darm verwachsen. Gatt. An ach act a Vejdovský.

Es sei mir gestattet, dieser systematischen Zusammenstellung noch einige erläuternde Worte hinzuzufügen. Aus den Ergebnissen der obigen Erörterungen folgerte sich diese Combination der beiden gegebenen Systeme direkt. Sie weicht von der älteren Combination Vejdovský's (8) in erheblichem Maasse ab. Vejdovský stellt die Gattung Pachydrilus neben die Gattung Enchytraeus und theilt dann die letztere nach dem Eisen'schen Eintheilungsprinzip in die drei Untergattungen Mesenchytraeus, Archienchytraeus und Neoenchytraeus. (Er lässt jedoch den einzelnen Arten den Namen der Hauptgattung Enchytraeus.) Gegen diese Combination spricht die Thatsache, dass die eigentlichen Mesenchytraeen (damals nur die 3 Eisen'schen Arten) als Enchytraeiden ohne Speicheldrüsen und mit S-förmig gebogenen Borsten gar nicht in die Gattung Enchytraeus eingeordnet werden dürfen. Sie stehen den Pachydrilen viel näher. Da nun auch die vierte Art, die Veidovský in diese Untergattung gestellt hat, Enchytraeus (Buchholzia aut.) appendiculatus Buchh. meiner Ansicht nach aus der Gattung Enchytraeus auszuscheiden ist, so muss die Vejdovsk ý'sche Untergattung der Enchytraeus-Arten mit hinten grade abgestutztem Gehirn ganz fallen. Ich hätte jetzt allerdings die

٠

Gattung Enchytraeus meines Systems immer noch in die Untergattungen Archienchytraeus und Neoenchytraeus spalten können, doch glaube ich nicht, dass dadurch eine natürliche Gruppirung entstanden wäre. Die Gattung Enchytraeus ist vorläufig eine Sammelgattung geblieben. Ich habe die Arten dieser Gattung noch nicht durchgearbeitet und es fehlt mir in Folge dessen noch an der nöthigen Uebersicht, um schon jetzt angeben zu können, durch welche Eintheilungsprinzipien sich am besten eine Zerlegung in natürliche Gruppen bewerkstelligen lässt. Ich glaube aber durch die Abänderungen, die ich an dem System vorgenommen habe, einen Schritt auf dem richtigen Wege gethan zu haben, auf dem Wege, der uns zu einer endgültigen, natürlichen Systematisirung der interessanten Enchytraeiden-Familie führt.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXI.

- Fig. 1. Mesenchytraeus Beumeri aut.
 - a) Borstenbündel.
 - b) Lymphkörper.
 - c) Gehirn, von oben gesehen.
 - c = Commissur, kn = Kopfnerv, om = oberes, um = unteres Gehirnmuskelpaar.
 - d) Segmentalorgan.
 - e) Querschnitt durch das Rückengefäss mit dem Herzkörper.
 - f) Samentasche.
- Fig. 2. Mesenchytraeus flavidus aut.
 - a) Samentasche.
 - b) Gehirn (Buchstabenbezeichnung wie bei Fig. 1 c).
 - c) Segmentalorgan.
 - d) Samenleiter.
- Fig. 3. Mesenchytraeus mirabilis Eisen.
 - a) Flächenschnitt durch einen Segmentalorgan-Lappen.
 - b) Querschnitt durch das Rückengefäss mit dem Herzkörper.
- Fig. 4. Buchholzia fallax aut.
 - a) Borstenbündel.
 - b) Lymphkörper.
 - c) Querschnitt durch den Oesophagus mit dem Darmdivertikel im VII. Segment (entspr. ⁹), Fig. 8).
 - d) Gehirn (Buchstabenbezeichnung wie bei Fig 1 c).
 - e) Samentasche.



0. S. Jensen: Untersuchungen üb. d. Samenkörper d. Säugethiere etc. 379

Untersuchungen über die Samenkörper der Säugethiere, Vögel und Amphibien.

Von

O. S. Jensen,

Stipendiat der Zoologie an der Universität Kristiania.

I. Säugethiere.

Hierzu Tafel XXII, XXIII und XXIV.

In letzterer Zeit haben mehrere Forscher die Structur des Schwanzes der Samenkörper von Säugethieren studirt, ohne indess zu einem übereinstimmenden Resultate zu gelangen. Die Structur des Schwanzes soll daher Gegenstand der meisten hier mitgetheilten Untersuchungen sein; hierzu füge ich einige Beobachtungen über die Structur des Kopfes.

Was die Aufmerksamkeit der Forscher besonders in Anspruch genommen hat, ist die Frage nach dem Vorhandensein einer neben dem Schwanz verlaufenden Flossenmembran oder eines Spiralsaumes oder eines Spiralfadens, der sich um einen Achsenfaden herumwindet. Dass ein Axenfaden existirt, wie Eimer (8) und dann ich (13) behauptet haben, dürfte wohl nun nach den Untersuchungen A. v. Brunns und anderer Forscher als eine abgemachte Sache betrachtet werden. Was aber die erwähnte Membran, den Spiralsaum oder Spiralfaden betrifft, so gehen die Meinungen in der That sehr aus einander. Die Arbeiten, welche hierbei in Betracht kommen, sind im Literaturverzeichnisse am Schluss dieser Abhandlung angeführt. Eine historische Darstellung werde ich hier nicht liefern; folgende kurzen Bemerkungen dürften zur Genüge darthun, worin die Differenzen bestehen.

Während nämlich Gibbes (12, 14) eine mit einem Randfaden versehene Membran annimmt, die, wie die Flossenmembran der Samenkörper der Urodelen, auf der einen Seite des Schwanzes herabläuft, nehmen Andere einen Spiralsaum (Krause 15, 16, 23) Leydig 19)¹) oder einen Spiralfaden (Jensen 13, 20, 28, Brown 24, Fürst 29) an. Einige finden, dass sich das von ihnen beobachtete Gebilde längs des ganzen Schwanzes oder um denselben herum erstreckt (Gibbes, Jensen, Krause), Andere, dass sich dasselbe auf das Verbindungsstück beschränkt (Brown, Platner 26, Fürst). Bald soll es sich bloss an dem noch nicht reifen (Fürst), bald auch an den völlig fertigen Samenkörpern (Gibbes, Jensen, Krause, Brown) finden. Endlich wird überhaupt das Vorhandensein sowohl einer einseitigen Membran als eines Spiralsaumes oder eines Spiralfadens in Abrede gestellt (Retzius 17)^s), oder: ein Spiralfaden ist möglicherweise bei den noch nicht völlig reifen Samenkörpern (und speciell am Verbindungsstück derselben) vorhanden, das Gegentheil indessen wahrscheinlicher (A. v. Brunn 21).

Dies fordert zu weiteren Untersuchungen auf. Das hier in Rede stehende Structurverhältniss gehört ja auch seiner Feinheit wegen zu denjenigen, die nur mittelst einer grösseren Anzahl übereinstimmender Beobachtungen in's Reine gebracht werden können.

Hinsichtlich der Methoden, die ich angewandt habe, verweise ich auf die Darstellung der Structur der Samenkörper selbst. Ein paar Worte über die so häufig benutzte Osmiumsäure dürften doch vielleicht hier am Platze sein. Ich habe bei meinen Untersuchungen über die Structur des Schwanzes dieses Reagens öfter versucht, und erwies sich dasselbe, was die Samenkörper der Ratte angebt, die ich namentlich zum Gegenstand meiner Untersuchungen gemacht, nur wenig vortheilhaft. Zur Untersuchung des quergestreiften Aussehens des Verbindungsstückes fand ich es sogar sehr unzweckmässig, sowohl in schwächeren als stärkeren Lösungen $(0,1^{0}/_{0}-1,0^{0}/_{0})$; Farbstoffe (worunter auch Säurefuchsin, siehe

1) Sonderbarer Weise wird von mehreren Autoren Gibbes' Membran fälschlich als "Spiralsaum" bezeichnet, wie denn auch der Membran der Samenkörper der Urodelen noch immer dieser Name beigelegt wird, während doch schon längst constatirt, dass dieselbe einseitig ist. Dass Gibbes selbst die Membran für eine einseitige hält, zeigt sofort ein Blick auf seine Abbildungen (12, Taf. XXIV; siehe seine Figuren von den Samenkörpern der Salamandra maoulata, namentlich Fig. 1 und 2 und vergl. seine Fig. 5 b).

2) Siehe auch Romiti's Artikel (22), ref. von W. Krause in Virchow's Jahresbericht für 1885. Der Aufsatz selbst ist mir nicht zur Hand gekommen.

Digitized by Google

Untersuchungen über die Samenkörper der Säugethiere etc.

Krause 23) änderten nichts an der Sache. In Wirklichkeit sieht man diese so wichtige "Querstreifung" viel deutlicher an ganz frischen Präparaten.

Mit Abbé's Beleuchtungsapparat und starken Oelimmersionen – ich benutzte hom. Imm. $1/18}$, Zeiss — sieht man die hier beschriebenen Structurverhältnisse bei gutem Tageslicht. Ich kann jedoch nicht umhin, die Anwendung künstlichen Lichtes, natürlich mit gehöriger Vorsicht und Controlle, anzuempfehlen; denn die überaus feinen, fadenförmigen Gebilde, aus denen der Schwanz zusammengesetzt ist, treten doch bei Benutzung künstlichen Lichtes viel schärfer hervor; was die Bewegungen der Samenkörper anbetrifft, so lassen sich denn auch die Schläge des dünnen, hinteren Theils des Schwanzes viel deutlicher bei künstlichem als bei natürlichem Licht beobachten und verfolgen.

Wie mir's scheint, hat man ohne zwingende Gründe Schweiger-Seidel's allgemein adoptirte Terminologie verlassen, und die von Czermak und Retzius aufgestellte angenommen. Da diese letztere indessen unstreitig einen Vortheil darbietet, insofern als Schweigger-Seidel's "Mittelstück" und die folgenden Theile des Fadens im Gegensatz zum Kopf als näher zusammengehörig bezeichnet werden, so will ich mich derselben bedienen. Für die Säugethiere sowie die Vögel behalte ich Retzius' Terminologie unverändert bei.

1. Die Samenkörper der Ratte (Mus decumanus, Pall.).

a) Der Schwanz.

Am Verbindungsstücke der Samenkörper, welche den Hoden entnommen und sich in dem der fertigen Form unmittelbar vorangehenden Stadium befinden, bemerkt man oft an ganz frischen Zerzupfungspräparaten in 0,6 proc. Kochsalzlösung, aber auch ohne irgendwelche Zusatzflüssigkeit, eine ähnliche regelmässige Querstreifung wie die, welche Leydig (19) und A. v. Brunn (21) an den Samenkörpern der Maus beobachtet haben; siehe Taf. XXII, Fig. 1; V das Verbindungsstück mit den Streifen (die eine schräge Stellung haben). Die zahlreichen, stark lichtbrechenden, prominirenden Streifen, die sich in der ganzen Länge des Verbindungsstückes finden, sind durch kurze Zwischenräume von einander ge-

381

,

trennt; am binteren Theil des Verbindungsstückes wird der Abstand der Streifen von einander gewöhnlich nach und nach etwas grösser.

Nicht immer sind diese Querstreifen deutlich. Erstens liegen sie bei vielen Samenkörpern im vorderen Theil des Verbindungsstückes so dicht an einander, dass sie kaum zu unterscheiden sind, oder die einzelnen Streifen hier gar nicht entdeckt werden können. Zweitens habe ich unter den zahlreichen untersuchten Individuen nicht selten solche getroffen, wo sich überhaupt eine deutliche Querstreifung bei nur wenigen Samenkörpern zeigte; bei den allermeisten waren die Streifen am ganzen Verbindungsstück viel schwieriger als sonst zu beobachten, obgleich sich die Samenkörper in demselben (noch nicht reifen) Stadium befanden, und die Hoden in beiden Fällen gesund und voll waren. Dieser Umstand könnte verhängnissvoll werden. Denn ohne gründliche Untersuchung würde man die Querstreifen ganz überschen und glauben, dass sie sich nicht vorfänden, oder vielleicht annehmen, dass sämmtliche Streifen des Verbindungsstückes sehr dicht an einander lägen, so dass desswegen eine Unterscheidung derselben unmöglich sei. Die eine sowie die andere Annahme ist unrichtig. Bei recht scharfer Beobachtung habe ich mich mehrmals von dem Vorhandensein der Querstreifen überzeugt; sie liegen nicht dichter beisammen, sondern der Unterschied in der Lichtbrechung, wodurch sie sonst deutlich hervortreten, ist viel geringer, so dass das Verbindungsstück homogen oder fast homogen zu sein scheint. Solche Individuen hat vielleicht Eimer vor sich gehabt, wenn er (8, p. 97) sagt, dass bei der Ratte kaum Andeutungen einer Querstreifung zu beobachten seien.

Sehr allgemein treten jedoch die Querstreifen gerade bei den Samenkörpern der Ratte besonders distinct hervor; man sieht sie mit hom. Imm. und Abbé's Beleuchtungsapparat sehr deutlich schon bei 300 maliger Vergrösserung. Und wenn sie auch in gewissen Fällen an frischen Samenkörpern kaum oder nicht zum Vorschein kommen, so ist doch das der quergestreiften Zeichnung zu Grunde liegende Structurverhältniss jedenfalls constant.

Sehen wir denn nach, welches dieses Structurverhältniss ist, oder in welcher Weise die Querstreifen zu deuten sind.

Sehr häufig sind sämmtliche Streifen schräg gestellt (vergl. eine ähnliche Beobachtung von Leydig 19, p. 113); oft ist diese schräge Stellung sehr ausgeprägt (Fig. 1). Betrachtet man nun

Untersuchungen über die Samenkörper der Säugethiere etc. 383

die Streifen zuerst bei höherer Einstellung auf der oberen Seite des horizontal liegenden Verbindungsstückes und schraubt dann den Tubus herab, so sieht man sie oft deutlich auch auf der unteren Seite desselben und nimmt wahr, dass alle Streifen hier constant die entgegengesetzte Richtung der oberen haben und mit denselben alterniren. Schon durch diese Beobachtung, die mit gutem Licht und guten Immersionssystemen nicht schwierig ist, überzeugt man sich bald davon, dass die vielen Streifen nicht in sich geschlossene Ringe, sondern Windungen eines einzigen langen Streifens sind, der in zahlreichen Spiraltouren den übrigen Theil des Verbindungsstückes umgiebt (Fig. 2, V, die hintere Partie des Verbindungsstückes; man sicht die Windungen; die unteren Streifen, oder richtiger die unteren Theile der Windungen, die in der Figur nur angedeutet sind, treten bei tieferer Einstellung ganz distinct hervor).

Oft bemerkt man an irgend einer Stelle in der langen Reihe von Windungen, dass eine oder ein Paar derselben mehr ausgezogen sind als die tibrigen; desto leichter erkennt man, selbst bei mehr flüchtiger Beobachtung, die Spiralform (Fig. 3, bei *). Dies ist häufig der Fall, wenn die Samenkörper nach kurzem Hinliegen in einer Kochsalzlösung von $0,6 \, 0_0'$ eine leichte Alteration erlitten haben. Ich habe indessen solche Fälle auch unmittelbar nach Zusatz von $0,6 \, 0_0'$ Kochsalzlösung an Samenkörpern, die tibrigens ein völlig intactes Aussehen hatten, angetroffen; wahrscheinlich können sie auch bei den ganz frischen Elementen vorkommen.

Merkwürdiger Weise haben die Windungen eine verschiedene Richtung, indem sie bei einigen Samenkörpern von rechts nach links, bei anderen von links nach rechts herablaufen. Meine Untersuchungen, die ich an Zerzupfungspräparaten angestellt habe, genügen nicht, um dartiber entscheiden zu können, welcher der beiden Fälle der häufigere ist: durch gelegentliche Beobachtungen habe ich gefunden, dass bei ziemlich vielen Samenkörpern die Windungen von rechts nach links verliefen; dies ist demnach unter allen Umständen nicht selten.

Indem ich mich einer Beobachtung von Schweigger-Seidel (5, p. 317) über die Einwirkung verdünnten Glycerins auf die Samenkörper des Finken erinnerte, setzte ich nun den frischen Samenkörpern der Ratte dieses Reagens zu. Ich verwendete eine Mischung von 1 Theil Glyc. pur. und 5 Theilen Aqua destillata.

Digitized by Google

Der Spiralstreifen löste sich bei sehr vielen Samenkörpern in Form eines feinen Fadens, des Spiralfadens, von dem übrigen Theil des Verbindungsstückes ab, welcher von dem geradlinigen Centralfaden, oder besser dem Achsenfaden (A. v. Brunn), gebildet ist. Derselbe Effect tritt sogleich bloss durch Zusatz von Aqua destillata ein (Fig. 4, ein Theil des Verbindungsstückes). Die Ablösung findet bei allen Samenkörpern und auf langen Strecken statt. Nach Verlauf einiger Minuten sieht man sie noch besser. Oesen sind nicht häufig. Auch in solchen individuellen Fällen, wo das Verbindungsstück in frischem Zustand bei den meisten Samenkörpern homogen oder fast homogen zu sein schien, löste sich der Spiralfaden ab, und war ganz deutlich zu erkennen. Aqua destillata ist in der That ein ausgezeichnetes Mittel, wenn es sich darum handelt, eine Ablösung hervorzubringen. Nach einer Reihe von erfolglosen Versuchen mit mehr complicirten Methoden kann ich sagen, dass wohl schwierig ein besseres Mittel zu finden sein möchte.

Durch Essigsäure von $1^{0}/_{0}$ wird der Spiralfaden ebenfalls abgelöst; dieses Reagens wirkt zwar zugleich zersetzend auf denselben ein; er zerfällt in kleinere Partien und verschwindet; an Samenkörpern, die von der Säure weniger angegriffen sind, sieht man ihn doch noch immer als einen zusammenhängenden Faden, dessen Ablösung sich oft sehr schön zeigt. Durch Färbung mit Fuchsin tritt er deutlicher hervor.

Endlich löst sich auch der Spiralfaden ab, wenn Präparate, mit 0,6 proc. Kochsalzlösung verdünnt, in der feuchten Kammer eingeschlossen gehalten werden, siehe Fig. 5; die Querstreifung ist, wie man sieht, nur theilweise erhalten; auf längeren Strecken ist sie durch Maceration verschwunden; hier hat sich der Spiralfaden ausgestreckt und bildet grosse Windungen. Schon nach 1-2 stündigem Liegenlassen in Kochsalzlösung habe ich bei einzelnen Samenkörpern den Spiralfaden abgelöst gesehen; nach längerem Hinliegen wird die Ablösung allgemeiner. — Allerdings treten bei dieser Methode täuschende Alterationsbilder auf: Es sieht aus, als ob der Spiralfaden mitten in seinem Verlauf, und ohne dass dessen Zusammenhang unterbrochen wird, sich in einen dickeren Strang verwandelt hätte, der auf kürzeren oder längeren Strecken den Achsenfaden in Form von mehr oder weniger langgestreckten Windungen umgiebt. Diese sonderbaren Bilder haben mir viel

Digitized by Google

Untersuchungen über die Samenkörper der Säugethiere etc.

Mühe und Kopfzerbrechen verursacht, bis ich endlich ermittelte, dass sie in folgender Weise entstehen. Lässt man die Samenkörper einige Zeit in 0,6% Kochsalzlösung liegen, so wird der Spiralfadenbeleg sehr häufig derart angegriffen, dass derselbe den Achsenfaden nicht mehr gleichmässig umgiebt, sondern streckenweise eine mehr laterale Lage, theils auf der einen und theils auf der anderen Seite des Achsenfadens, einnimmt. Immer noch habe ich die Querstreifen unterscheiden können; dann verschwinden sie aber, indem sich der Spiralfadenbeleg in eine homogene Masse umwandelt; siehe Fig. 6, wo nur noch einige wenige Querstreifen übrig sind. Schliesslich - früher oder später - wird der Spiralfadenbeleg völlig vom Achsenfaden getrennt und zeigt sich nun in Gestalt eines dickeren, den Achsenfaden spiralförmig umgebenden Stranges, dessen Windungen von der ursprünglichen Richtung des Spiralfadens herrühren, die sich in diesen Spiraltouren noch kundgiebt.

Der wahre Spiralfaden nun, der sich in einer der oben genannten Weisen ablösen lässt, ist, wenn nicht Essigsäure benutzt wird, homogen, mit reinen und scharfen Contouren und schwach lichtbrechend. Er verdient seinem Aussehen zufolge nur den Namen eines Fadens, der in frischem Zustand dicht am Achsenfaden anliegt. Ich sagte, dass der abgelöste Spiralfaden schwach lichtbrechend ist. Die Querstreifen der frischen Samenkörper sind dagegen stark lichtbrechend, weil der Spiralfaden auf dem Achsenfaden liegt: Der Glanz der Querstreifen rührt von diesen beiden Fäden zugleich her. Nur an den Seiten des Verbindungsstückes, wo die Streifen prominiren, sind dieselben blass, da der Spiralfaden hier allein erscheint. Die Streifen sind hier daher auch weniger deutlich, und ich kann nicht umhin die Richtigkeit der von A. v. Brunn (21) gemachten Beobachtung, dass bei den Samenkörpern der Maus die "Ringe" oder Streifen scharfkantig hervorragen, etwas in Zweifel zu ziehen.

Der scharf contourirte Achsenfaden zeigt sich sehr schön isolirt, wenn die mit Kochsalz von $0.6 \, {}^0/_0$ verdünnten Präparate einige Zeit in der feuchten Kammer liegen bleiben, wodurch sich der Spiralfaden auflöst und verschwindet, während sich der Achsenfaden erhält (Fig. 7, der vordere Theil des Achsenfadens; Sf ein Rest des Spiralfadens). In einem viel früheren Stadium, wo die Samenzellen rund sind, ist der Achsenfaden überaus dünn und wird

385

später dicker; in dem Stadium, womit wir uns hier beschäftigen, hat er an Dicke beträchtlich zugenommen. Er ist dicker und stärker lichtbrechend als der Spiralfaden.

Ferner unterscheiden sich die beiden Fäden in folgenden Punkten von einander:

1) Der Spiralfaden löst sich durch Maceration in 0,6 proc. Kochsalzlösung leichter auf als der Achsenfaden, der ein vollkommen unverändertes Aussehen haben kann, nachdem der Spiralfaden schon verschwunden ist.

2) Der Spiralfaden löst sich in Essigsäure von $1^{0}/_{0}$ ebenfalls viel leichter auf als der Achsenfaden (vergl. eine ähnliche Beobachtung von A. v. Brunn (21) über die Samenkörper der Maus). In einigen Fällen nimmt er ein Aussehen an, als ob er feinkörnig geworden wäre. Gewöhnlich bleiben nur kleine Partikeln von demselben übrig, und er verschwindet vollständig, während der Achsenfaden erhakten bleibt.

3) Der Spiralfaden färbt sich stark, wie Brown (24) bemerkt hat, durch Goldchlorid (von $1^{\circ}/_{\circ}$). Der Achsenfaden dagegen ist, meinen Beobachtungen zufolge, ganz ungefärbt; man kann sich hievon leicht überzeugen, wenn — wie es an Goldchloridpräparaten nicht selten der Fall ist — die Windungen des Spiralfadens stellenweise etwas ausgezogen sind, wodurch der Achsenfaden deutlich zum Vorschein kommt; auch habe ich den Achsenfaden streckenweise völlig isolirt gesehen.

Nach vorn endet der Achsenfaden mit einem weiteren Knöpfchen, das viel stärker lichtbrechend ist als der übrige Achsenfaden (Kn, Fig. 7, 1, 3 und 5). Grade hinter diesem Knöpfchen beginnt der Spiralfaden. Das Knöpfchen, das somit bei den Samenkörpern der Ratte und mehrerer anderer Säugethiere — der Vögel dagegen nicht — für sich allein auch das vorderste Ende des ganzen Schwanzes bildet, findet sich bei den ganz frischen Elementen; dasselbe ist etwas stärker lichtbrechend — beim Herabschrauben des Tubus dunkler — als die Querstreifen. Durch Goldchlorid wird es ebenso wenig gefärbt wie der Achsenfaden selbst.

Mit diesem kleinen vordersten Stück hängt nun der Schwanz nicht unmittelbar mit dem Kopf zusammen; zwischen letzterem und dem Knöpfchen findet sich in frischem Zustand constant ein sehr kleiner Zwischenraum, der einem ähnlichen, aber grösseren Zwischenraum bei den Samenkörpern des Pferdes und des Schafes

entspricht, und ohne Zweifel wie dieser von einer durchsichtigen verbindenden Substanz eingenommen ist.

Bei der weiteren Ausbildung der Samenkörper behält das Knöpfchen die gleiche Grösse, während der eigentliche Achsenfaden, namentlich in seiner vorderen Partie, kurz hinter dem Knöpfchen, fortwährend an Dicke zunimmt, so dass er bedeutend dicker als dasselbe wird, während er früher dünner war. Von der vorderen dickeren Partie an verschmälert sich dann der Achsenfaden allmählich gegen das Knöpfchen hin. In dieser Partie zeigt sich. der Mittellinie. des Achsenfadens entlang, ein kurzer, nach vorn und nach hinten schmäler werdender Längsstreifen, der bei höherer Einstellung dunkel, bei tieferer ganz hell erscheint (Fig. 8; man sieht den Achsenfaden mit dem hellen Streifen s, umgeben von dem Spiralfaden, der theilweise alterirt (abgelöst) ist, was jedoch hier ohne Bedeutung ist; der Längsstreifen hat ganz dasselbe Aussehen wie bei den frischen Samenkörpern, wo er durch die Querstreifen hindurchscheint). Bei vielen Samenkörpern entdeckt man ferner, dass sich dieser Streifen nach hinten in der ganzen Länge des Verbindungsstückes als eine ganz feine Linie im Achsenfaden fortsetzt, welche - bei tieferer Einstellung - dasselbe helle Aussehen wie der Streifen zeigt (Fig. 9; der vordere Theil des Verbindungsstückes in stark vergrössertem Maassstabe gezeichnet). Der Streifen und die Linie persistiren während der ganzen folgenden Entwickelung; an den fertigen Elementen aus Epididymis oder Vasa deferentia treten sie besonders distinct hervor, so dass ich sie sogar während der Bewegung der Samenkörper deutlich beobachten konnte. Von welcher Seite nun auch der Samenkörper gesehen wird, so erscheint dieser Streifen, nebst seiner linienförmigen Fortsetzung, längs der Mitte des Achsenfadens, was namentlich in Betreff der Linie leicht zu erkennen ist. Dieselben liegen offenbar im Innern des Achsenfadens und rühren von einem schmalen, mit einer durchsichtigen Substanz erfüllten Lumen dieses Fadens her, welch' letzterer also röhrenförmig ist. Noch viel deutlicher sieht man dieses Lumen mittelst Zusatz von 1% Essigsäure, wodurch der Achsenfaden augenblicklich etwas dicker wird; sein Lumen wird weiter und ist sehr in die Augen fallend, überall von den scharf abgegrenzten, durch die Einwirkung der Essigsäure etwas dünner und stärker lichtbrechend gewordenen Wänden des Achsenfadens umgeben; siehe Fig. 10, mittlere Partie des Verbindungs-

387

stückes; Af der Achsenfaden mit seinem Lumen; Sf der Spiralfaden, der abgelöst ist und ein körniges Ausschen angenommen hat; Fig. 11, der vorderste Theil des Achsenfadens; Fig. 12, der hinterste Theil des Achsenfadens (nebst einem Theil des Hauptstückes H).

Noch habe ich in Betreff des Achsenfadens einen merkwärdigen und sehr wichtigen Vorgang zu besprechen, der durch Einwirkung von 1 proc. Essigsäure leicht eintritt. Nachdem der Achsenfaden die erwähnte Veränderung erlitten hat, zeigt sich nämlich sehr häufig eine veritable Längsspaltung dieses röhrenförmigen Gebildes in zwei gleich dicke Hälften, entweder nur auf kürzeren Strecken des Verbindungsstückes oder in der ganzen Länge desselben. Die Spaltung vollzieht sich in einer, bei der in Fig. 1 oder 17 angegebenen Lage des Samenkörpers, senkrechten Ebene (oder, da der Kopf hier in der Flächenansicht erscheint, in einer Ebene, die senkrecht zu derjenigen der Kopfscheibe steht). Im Voraus ist der Spiralfaden an den Stellen, wo die Spaltung vor sich geht, verschwunden. Die beiden Hälften, die von der Wand des Achsenfadens gebildet sind - die im Lumen des Achsenfadens enthaltene Substanz sieht man jedenfalls nicht - und sich dem Auge als zwei stark lichtbrechende Fäden zeigen, sind durch einen Zwischenraum von einander getrennt, der bei partiellen Spaltungen in der Regel ziemlich schmal ist (vergl. Fig. 13, wo der Achsenfaden auf einer Strecke bei x entblösst und gespalten ist; siehe übrigens rücksichtlich dieser Figur p. 390). Bei einer totalen Spaltung ist der Zwischenraum dagegen oft sehr weit; siehe Taf. XXIII, Fig. 30, wo ein schöner Fall totaler Spaltung dargestellt ist, sammt Fig. 31, ein kleiner Theil der Fig. 30 in vergrössertem Maassstabe; die beiden Hälften (I und II) hängen nur vorne durch das Knöpfchen des Achsenfadens (Kn) und hinten zu Anfang des Hauptstückes (H) zusammen: kurz hinter dem vorderen Ende kreuzen sie sich zufällig und gehen dann wieder sehr weit aus einander. Diese beiden Hälften, in die sich der Achsenfaden spaltet, sind von ganz unveränderter Dicke (jede derselben genau halb so dick als der Achsenfaden) und sehen im Uebrigen einander vollkommen ähnlich, mögen sie nun nahe zusammen liegen oder weit von einander entfernt sein; sie sind überall, sowohl an ihrer äusseren als ihrer inneren Seite scharf contourirt und vollständig getrennt; denn es ist nicht nur unmöglich irgendwelche Verbindung der-

Digitized by Google

selben zu entdecken, sondern ich habe auch grosse Zellenmassen zwischen denselben schwimmen sehen.

Der Spaltungsprocess beschränkt sich indessen nicht bloss auf die Trennung des Achsenfadens in zwei Hälften, sondern derselbe kann noch viel weiter gehen, indem sich jede dieser Hälften der Länge nach wieder in eine Anzahl von mehr oder weniger feinen Fasern spaltet; einige derselben sind überaus fein, so dass sie mittelst der stärksten homogenen Immersionssysteme kaum verfolgt werden konnten. Bald ist nur die eine der zwei Hälften, bald sind beide gleichzeitig in dieser Weise gespalten. In Taf. XXIII, Fig. 32 z. B., welche einen Samenkörper darstellt, wo die beiden Hälften der ganzen Länge des Verbindungsstückes nach getrennt sind, sieht man die eine derselben in 4 Fasern, a-d, gespalten; a ist die gröbste und bildet die Hauptpartie dieser Hälfte; von den anderen, viel feineren Fasern hat sich b der ganzen Länge nach, c und d, die ausserordentlich fein waren, auf grösseren Strecken abgelöst; d bildet eine Schlinge. In Fig. 33 sind beide Hälften in mehrere feinere Fasern gespalten; drei derselben, a, b und c, sind gröber; b und c haben sich bei b^* , c^* und c^{**} abermals in zwei gleich feine Fäserchen gespalten. Ausserdem sind noch andere sehr feine Fäserchen (zwischen a und b) abgelöst. Diese Spaltung in feinere Fasern ist häufig wahrzunehmen. Viel allgemeiner jedoch tritt dieselbe ein, wenn die mit Essigsäure von 1% behandelten Samenkörper einem Druck ausgesetzt, wodurch die Fasern auseinander gesprengt werden. Verkittet man mittelst Paraffin und drückt dann, durch Klopfen auf das Deckglas, abwechselnd dasselbe auf das Präparat herab, so erhält man die mannigfaltigsten Bilder. Erstens spaltet sich der Achsenfaden fast aller Samenkörper nicht bloss in zwei Hälften, sondern diese theilen sich wiederum in feinere Fasern. Und diese Fasern liegen nun, in Folge des wiederholten und ungleich vertheilten Druckes, in den verschiedensten bogenförmigen oder schlingenförmigen Stellungen. Ich verweise nur auf Taf. XXIV, Fig. 39; das vordere und das hintere Ende des Verbindungsstückes (Kn und h E) sind hier zufälliger Weise nahe an einander gekommen, und zwischen denselben bilden die Fasern des Achsenfadens einen wahren Wirrwar. Stets haben die Fasern hiebei einen so gleichmässig gebogenen oder geschlungenen Verlauf, dass man sie als sehr elastisch ansehen muss. In welcher Stellung nun auch die Fasern lagen, so

waren sie doch immer vorne durch das Knöpfchen des Achsenfadens und hinten am vordersten Ende des Hauptstückes mit einander verbunden. Die Verbindung mittelst des kleinen Knöpfchens ist offenbar eine sehr feste. Selbst wenn die beiden Hälften des Achsenfadens oder die Fasern dieser Hälften derart umgebogen waren, dass sie längs den Seiten des Kopfes lagen, so blieb die Verbindung doch hier noch erhalten. Durch genauere Untersuchungen entdeckte ich, dass das Knöpfchen bei den Samenkörpern der Ratte eigentlich aus zwei Partien, und zwar aus einer grösseren vorderen und einer kleineren hinteren besteht, die durch einen kleinen Zwischenraum von einander getrennt sind; beide sind gleich stark glänzend und offenbar von sehr fester Beschaffenheit (Taf. XXIV, Fig. 40 a, b, die beiden Abschnitte des Knöpfchens). Diese beiden Abschnitte fand ich dann auch bei den ganz frischen Samenkörpern wieder. An einem Präparat, das einen Tag lang in 1 proc. Essigsäure gelegen, kam mir ferner ein Fall vor, wo sich beide Partien abermals in zwei neben einander liegende Theile getrennt zu haben schienen (Fig. 41). Man darf jedoch kaum annehmen, dass jede Partie in der That wieder aus zwei besonderen Theilen bestehe. In diesem Fall würde die starke Verbindung mittelst des Knöpfchens weniger leicht zu erklären sein. Die Sache ist dagegen in der Weise aufzufassen, dass die beiden Abschnitte des Knöpfchens ringförmig sind und nur bei mittlerer Einstellung den Eindruck machen, als ob jede derselben aus zwei separaten Seitentheilen gebildet sei. In frischem Zustand haben sie einen kleineren Diameter und lassen dann keine Ringform erkennen. Ihre centrale Partie ist jedoch wohl unter allen Umständen von einer anderen Beschaffenheit als die peripherische.

In Betreff des oben geschilderten Spaltungsprocesses des Achsenfadens bemerke ich nun weiter, dass ein solcher auch bei der Selbstmaceration nicht selten eintritt. Namentlich spaltet sich hiebei der Achsenfaden öfters in seine zwei Hälften, obwohl dies nicht so leicht, und gewöhnlich auch nicht auf so langen Strecken vor sich geht, wie bei Anwendung von Essigsäure (Fig. 13, bei xdie Spaltung des Achsenfadens). Bisweilen löst sich nur eine sehr feine Faser von der einen der beiden Hälften ab, noch ehe sich diese von der anderen getrennt hat. Bald war dieses Fäserchen überaus dünn, bald ein wenig dicker, aber verhältnissmässig doch sehr dünn. Ein hübsches Beispiel von der Spaltung des Achsenfadens fand ich einmal ganz zufällig bei der Untersuchung eines gefrorenen Ratten-Hodens¹); das Verbindungsstück eines Samenkörpers war abgebrochen und an dem abgebrochenen Ende, wo der Spiralfaden verschwunden, hatte sich der Achsenfaden in mehrere auseinander gespreizte Fädchen aufgefasert (Fig. 42).

Aus diesen Spaltungsbildern lässt sich mit Recht der Schluss ziehen, dass der mit Lumen versehene Achsenfaden, der übrigens ganz homogen aussieht, in Wirklichkeit aus mehreren, neben einander liegenden, feineren Fasern zusammengesetzt ist. Die näheren Verhältnisse dieser Structur fasse ich in folgender Weise auf. Die fbrilläre Zusammensetzung kommt der Wand des Achsenfadens zu. Die letztere besteht erstens aus zwei Hälften, die mittelst einer leicht löslichen Kittsubstanz verbunden sind (Fig. 43, gedachter Querschnitt des Achsenfadens; a, a die beiden Hälften, die längs den Linien *, * zusammengekittet sind). Denn nicht allein spaltet sich der Achsenfaden leicht der Länge nach in zwei gleich grosse Theile, sondern diese Hälften müssen auch sehr wohl gegen einander abgegrenzt sein; im entgegengesetzten Falle müsste man ja erwarten, dass sie, bei der Spaltung des Achsenfadens in zwei, öfters durch feinere, von der einen zur anderen Hälfte gehende Fasern zusammenhingen. Dies erinnere ich mich aber nicht beobachtet zu haben; wenigstens muss ein solcher Fall sehr selten sein. ---Jede der beiden Hälften kann man sich weiterhin als aus mehreren grösseren Theilen bestehend denken, welche die ganze Dicke der Wand des Achsenfadens einnehmen und ebenfalls mittelst Kittsubstanz verbunden sind (siehe Fig. 43, wo die radiären Linien in jeder Hälfte die Verbindungsstellen dieser Theile bezeichnen sollen). Nicht so selten fand ich nämlich, dass der Achsenfaden in mehrere gröbere Fasern gespalten war, welche ebenso dick als die Wand des Achsenfadens waren. Auch diese Theile sind ohne Zweifel gut gegen einander abgegrenzt; sie trennen sich indessen nicht so leicht wie die Hälften in toto; ich habe die Verbindungslinien derselben deshalb feiner gezeichnet. Gewöhnlich sind jedoch die Theile oder Fasern, in welche sich jede Hälfte spaltet, viel dünner als die Wand des Achsenfadens, übrigens von verschiedener Fein-

¹⁾ Die Ratte war in der Nacht getödtet worden und wurde am folgenden Tag untersucht. (Mittlerweile waren die Hoden in der Winterkälte gefroren.)

Archiv f. mikrosk, Anatomie. Bd. 30.

heit, oft so fein, dass sie kaum zu erkennen sind. Ich muss demzufolge annehmen, dass die einzelnen Abtheilungen jeder Hälfte wiederum aus einer Anzahl durch Kittsubstanz verbundener Fäserchen bestehen, welche wahrscheinlich alle von ganz ausserordentlicher Feinheit sind; denn dass einige Fäserchen dicker als andere erscheinen, rührt gewiss nur daher, dass der Spaltungsprocess keineswegs gleichmässig vor sich gelft; in einigen Fällen ist derselbe weniger weit fortgeschritten als in andern, so dass mehrere der sehr feinen Fasern noch mit einander verbunden sind, und machen dann dieselben den Eindruck einer einzigen dickeren Faser; es ist denn auch eine der gewöhnlichsten Erscheinungen, dass sich eine solche verhältnissmässig grobe Faser streckenweise in zwei oder mehrere dünnere Fasern spaltet. Ob ich wirklich die allerfeinsten Fibrillen des Achsenfadens beobachtet habe, ist zweifelhaft. Vielleicht repräsentirten die dünnsten von mir observirten doch Bündel von noch feineren Fibrillen.

Bereits früher (13) habe ich dieser feinfaserigen Structur der Samenkörper Erwähnung gethan, beging aber damals einen Fehler, den ich nun berichtigen muss. Den wirklichen Spiralfaden sab ich bei den Samenkörpern der Ratte nicht, was mir jetzt leicht verständlich ist, denn wahrscheinlich habe ich solche Individuen vor mir gehabt, an deren Samenkörpern die Querstreifen oder Windungen wegen des geringen Unterschiedes in der Lichtbrechung nicht oder nur schwierig zu bemerken waren (siehe p. 382). Auch gelang es mir nicht das Lumen des Achsenfadens zu beobachten. Dagegen entdeckte ich dessen Spaltung in zwei fadenähnliche Hälften, sowie die Ablösung sehr feiner Fasern, und war nun der Meinung, dass der ganze Schwanz nur aus diesen zwei Fäden bestehe, die wiederum aus zahlreichen Fibrillen zusammengesetzt wären. Da ich von dem wirklichen Spiralfaden nichts wahrnahm, so fasste ich den einen der genannten Fäden als einen solchen Wenn nämlich die Spaltung auf kürzeren Strecken vor sich auf. geht (und solche Fälle waren es, die mir zu Gesichte kamen), haben die beiden fadenähnlichen Hälften häufig einen derartigen Verlauf, dass der eine bogenförmig neben dem anderen liegt, der geradlinig ist, Fig. 44 bei x (Copie von Fig. 16 in "Die Structur der Samenfäden," hier nur theilweise wiedergegeben); vergl. die neue Fig. 13, Taf. XXII, ein Theil eines Samenkörpers, wo beide Hälften eine ähnliche Lage hatten. Obgleich ich nun nicht ent-

Digitized by Google

decken konnte, dass sich der eine Faden um den anderen herumwand, so glaubte ich doch, als ich dieselben zum ersten Mal beobachtete, annehmen zu müssen, dass der bogenförmige Faden ein theilweise abgelöster Spiralfaden sei; den anderen geraden Faden hielt ich für den Achsenfaden. Den oben erwähnten hellen Längsstreifen in der vordersten Partie des Achsenfadens deutete ich als eine Ritze oder Spalte, die auf einer kurzen Strecke die beiden Fäden von einander trennte; der durchscheinende Streifen sieht auch, ohne die sorgfältigste Untersuchung, ganz wie eine kleine, durch das Verbindungsstück gehende Spalte aus.

Nachdem ich dies bereits niedergeschrieben, kommt mir eine vorläufige Mittheilung von Ballowitz (30) zu Gesicht, welche gerade die fibrilläre Zusammensetzung des Achsenfadens behandelt. Die früheren, von mir gemachten, bisher alleinstehenden Beobachtungen über diese Structur werden hier genau durchgegangen, bestätigt und zugleich berichtigt, indem Ballowitz erkennt, dass die fibrilläre Zusammensetzung lediglich dem Achsenfaden zukommt, und dass sich die eine der beiden fadenähnlichen Hälften, in die sich der Achsenfaden spaltet, nicht um die andere herumwindet, sondern dass beide neben einander liegen.

In Bezug auf einen anderen Punkt dagegen hat dieser Forscher nicht den gleichen Erfolg gehabt. Der Achsenfaden ist nach Ballowitz nicht röhrenförmig, sondern besteht einfach aus zwei neben einander liegenden und durch Kittsubstanz verbundenen Fäden, von denen jeder aus Fibrillen zusammengesetzt ist, so dass sie also zwei Bündel von solchen darstellen; indem die beiden Fibrillenbündel (d. h. die beiden Hälften des röhrenförmigen Achsenfadens) im vorderen Theil des Achsenfadens ein wenig von einander abrücken, wird der bier befindliche, helle Längsstreifen hervorgerufen.

Gegen diese Anschauung sprechen nun meine erneuerten, direkten Beobachtungen ganz entschieden. Das durch den ganzen Achsenfaden gehende Lumen tritt, wie bereits erwähnt, an Essigsäurepräparaten besonders schön zu Tage, aber auch an frischen Präparaten ist es ganz unzweifelhaft vorhanden. — Ballowitz's Auffassung von dem Verhältniss der beiden Fäden am vordersten Ende des Achsenfadens (dem sogenannten "Halsstück") soll später

gelegentlich der Besprechung der Samenkörper des Schafes Berücksichtigung finden. - Uebrigens kann ich auch mit Rücksicht auf Ballowitz's Untersuchungen nicht umhin einen Zweifel darüber auszusprechen, dass er die wirklichen Elementarfibrillen gesehen hat. Er berichtet, dass er einmal eine Zerspaltung des Achsenfadens in 7 feinste Fibrillen - die grösste Anzahl, deren er erwähnt - gesehen hat. Von diesen 7 konnten nun jedenfalls nar einige eigentliche Elementarfibrillen sein. Denn ich habe selbst einmal eine Spaltung des Achsenfadens in 9 Fasern gesehen, und von diesen waren drei viel dicker als die anderen, so dass dieschen ohne Zweifel wiederum aus mehreren feineren Fasern bestanden. die sich noch nicht von einander getrennt hatten. Die übrigen Fasern waren freilich sehr fein, aber auch diese waren doch von ungleicher Dicke; eine der dickeren hatte sich abermals auf einer kurzen Strecke in zwei Fasern gespalten; es lagen also auch hier nicht lediglich Elementarfibrillen vor.

Auf Ballowitz' höchst interessante Mittheilungen über die Structur des Achsenfadens kann ich für jetzt nicht näher eingehen. Wir werden bei späteren Gelegenheiten wieder darauf zurückkommen. Seine Untersuchungen über dieses höchst schwierige Thema sind sehr extensiv; offenbar sind sie auch tief eingehend; welch' scharfe Beobachtung z. B. bei Untersuchung des kleinen Endstückes! welch' bewundernswerthe Ausdauer!

Im Vorhergehenden habe ich die Structur des Verbindungsstückes der noch nicht ganz entwickelten Samenkörper geschildert und fahre nun weiter fort.

Bei der vollständigen Ausbildung der Samenkörper werden die Windungen des Spiralfadens noch zahlreicher und rücken in Folge dessen dichter zusammen (Taf. XXII, Fig. 14). Allmählich schliessen sich auf diese Weise die Windungen sehr nahe an einander und können nur bei sehr gutem Licht und den stärksten Immersionssystemen entdeckt werden, Fig. 15, V der hinterste Theil des Verbindungsstückes. Die Windungen scheinen nun immer eine ganz tranversale Stellung zu haben, was ja ganz natürlich ist. Schliesslich liegen sie so dicht zusammen, dass sie nicht mehr von einander zu unterscheiden sind: das Verbindungsstück sieht in frischem Zustand völlig homogen aus (Fig. 16)¹). Dieser Process vollzieht sich nun nicht am ganzen Verbindungsstück gleichzeitig. Zuerst nimmt der vordere Theil des Verbindungsstückes ein homogenes Aussehen an (Fig. 17); sehr allgemein scheinen die Windungen hier bereits von Anfang an auf kürzerer oder längerer Strecke sehr dicht an einander zu liegen, so dass das Verbindungsstück fast oder ganz homogen aussieht. Im folgenden Theil des Verbindungsstückes sind sie allerdings näher zusammengerückt, können aber doch von einander unterschieden werden und zwar um so deutlicher, je weiter sie nach hinten liegen. Darauf kommt dann das homogene Aussehen immer weiter nach hinten zur Geltung, bis das ganze Verbindungsstück schliesslich homogen erscheint. Das letztere trifft man bei vielen Samenkörpern schon in den Hoden, und in Epididymis und Vas deferens ist dies bei allen Samenkörpern der Fall.

Aus Platner's Mittheilungen (26) ersehe ich, dass auch bei den Lungenschnecken die Windungen der den Achsenfaden umschliessenden Spiralfäden — es gieht bei den Lungenschnecken zwei solche — mit der Reife der Samenkörper an Zahl zunehmen und sich dichter an einander legen, so dass ihre Grenzen bei Helix nahezu verschwinden; bei Succinea bleiben sie bestehen. Merkwürdiger Weise schreitet dieser Process auch hier von vorne nach hinten vor.

In seiner Beschreibung der Samenkörper der Maus erklärt A. v. Brunn (21) das homogen gewordene Aussehen des Verbindungsstückes bei den Säugethieren dadurch, dass die Querstreifen oder Windungen mit einander verschmelzen, und der Achseufaden somit von einer wirklich homogenen Masse eingehüllt ist. Von einer Vermehrung der Anzahl der Querstreifen und dem dichteren Zusammenliegen derselben erwähnt er gar nichts. Hat man sich erst einmal davon überzeugt, und zieht man zugleich die starke Lichtbrechung der Windungen mit in Betracht, so wird man wohl nicht so leicht eine Verschmelzung annehmen. Infolge ihres starken Reflexes würden die dicht an einander liegenden Windungen für's Auge ganz zusammenfliessen, auch wenn sie nicht mit einander

¹⁾ Bei genauer Beobachtung findet man bloss, dass das hinterste Ende desselben stärker lichtbrechend ist, Fig. 16, S; vergl. Fig. 15, S; näheres bierüber siehe p. 411.

verschmolzen wären. In den Hoden der Ratte findet in Wirklichkeit auch eine Verschmelzung kaum statt, wovon man sich durch Zusatz von Aqua destillata leicht überzeugen kann. Dadurch löst sich der Spiralfaden fast aller Samenkörper, welche schon ein homogenes Aussehen angenommen haben, sogleich ab; man kann den Spiralfaden und dessen Windungen sehr deutlich erkennen. Bei den Samenkörpern in Epididymis und Vas deferens wollte eine Ablösung durchaus nicht gelingen. Soll man denn hier eine Verschmelzung supponiren? Meiner Meinung nach ist diese Annahme nur wenig wahrscheinlich. Sie ist nicht nothwendig, um das homogene Aussehen des Verbindungsstückes zu erklären. Zweitens habe ich bei einzelnen Samenkörpern aus Epididymis und Vas deferens die Windungen, die sehr nahe an einander lagen, mittelst 1 proc. Goldchlorids auf kürzeren Strecken deutlich unterscheiden können¹), was auch nach Behandlung mit Sublimat von $2-3^{0}/_{0}$ der Fall war²). Drittens steht vielleicht das Nichtablösen eines Spiralfadens mit einer eigenthümlichen chemischen Veränderung, die die völlig fertigen Samenkörper durchgemacht haben, in Verbindung. Setzt man nämlich den aus Epididymis oder Vas deferens entnommenen Samenkörpern 2-3proc. Kalilauge zu, so erhält sich der Spiralfaden oder der von diesem um den Achsenfaden gebildete Beleg; derselbe wird nur viel schwächer lichtbrechend; noch blasser wird der Achsenfaden, der sich jedoch ebenfalls erhält. Bei den noch nicht völlig entwickelten Samenkörpern aus Testes dagegen verschwindet in 2-3 proc. Kalilange das Verbindungsstück (sowie der ganze übrige Schwanz) sogleich und vollständig. Von grösserem Interesse ist für uns das Verhalten der Samenkörper in Essigsäure, Aqua destillata oder 0,6 proc. Kochsalzlösung. Ich liess Samenmasse aus Epididymis und Vas deferens 3 Wochen lang in reichlicher Menge Essigsäure von 1% liegen; es zeigte sich keine Spur von Zersetzung der den Achsenfaden umgebenden Hülle. Der Spiralfaden der noch nicht ganz

Digitized by Google

¹⁾ Brown (24) bildet sogar einen der Epididymis entnommenen und mit Goldchlorid behandelten Samenkörper ab, wo sich die Windungen in der ganzen Länge des Verbindungsstückes zeigen. Ein solcher Fall ist mir jedoch nicht vorgekommen.

²⁾ Andere Reagentien, deren ich mich versuchsweise bediente (Chromsäure 0.50_0 , Chromosmium-Essigsäure nach Fol's Vorschrift, u. m. a.) waren ohne Erfolg.

reifen Samenkörper aus dem Hoden dagegen wird durch 1 proc. Essigsäure sofort angegriffen und beginnt sich aufzulösen. In einer Kochsalzlösung von 0,6 % war der Spiralfaden einzelner unreifer Samenkörper bisweilen schon nach 4-5 Stunden streckenweise verzehrt; nach Verlauf von 24 Stunden bemerkt man allgemein Spuren von Auflösung, während die Samenkörper aus Epididymis und Vas deferens nach 3-4 wöchentlichem Liegenlassen in dieser Flüssigkeit noch immer einen homogenen, vollständig erhaltenen Beleg um den Achsenfaden hatten (das Verbindungsstück hatte sich nur ein wenig erweitert, was von einer schwachen Anschwellung des Achsenfadens herzurühren schien); in Aqua destillata wird der Spiralfaden der noch nicht völlig entwickelten Samenkörper noch schneller angegriffen, während Präparate aus Epididymis oder Vas deferens allenfalls mehrere Tage lang in der feuchten Kammer eingeschlossen werden können, ohne dass irgendwelche Spuren von Zersetzung zu bemerken sind.

Dieselbe Veränderung nun, der zufolge die Samenkörper im fertigen Zustand so schwierig angegriffen oder zersetzt werden, ist vielleicht auch die Ursache, dass sich der Spiralfaden auch nicht ablöst, obgleich er noch immer als Faden existirt.

Ì

Durch diese veränderte Beschaffenheit unterscheiden sich die fertigen Samenkörper, besonders bei Anwendung von Essigsäure, sehr auffallend von den noch nicht entwickelten. Doch ist dies keine ausschliesslich den Samenkörpern der Epididymis und Vasa deferentia zukommende Eigenthümlichkeit. Auch in den Hoden findet man unter der grossen Masse Samenkörper, welche soweit entwickelt sind, dass deren Verbindungsstück homogen aussieht, einige wenige, die dieselbe Resistenz wie die Samenkörper aus Epididymis und Vasa deferentia zeigen, und bei denen eine Ablösung des Spiralfadens nicht mehr vor sich geht.

Der früher (p. 386) erwähnte kleine Zwischenraum zwischen dem Knöpfchen des Achsenfadens und dem Kopf erhält sich bei den fertigen Samenkörpern. Das Knöpfchen erkennt man am besten mittelst Säurefuchsin, wodurch es sich sehr stark färbt, während das übrige Verbindungsstück keine oder nur eine sehr schwache Farbe zeigt, die wohl nur von dem gefärbten und durchscheinenden Achsenfaden herrührt. Umgekehrt ist das Knöpfchen und der ganze Achsenfaden an Goldchloridpräparaten völlig ungefärbt, während der den Achsenfaden umgebende Beleg sehr stark

O. S. Jensen:

tingirt wird, wodurch das Verbindungsstück ein dunkel gefärbtes Aussehen annimmt; auch auf diese Weise ist das Knöpfchen leicht zu entdecken, indem es gegen das übrige dunkle Verbindungsstück scharf contrastirt.

Ich gehe nunmehr zur Structur des Hauptstückes des Schwanzes über.

In frischem Zustand waren Querstreifen oder Windungen weder an den unreifen noch an den fertigen Samenkörpern zu bemerken; das Hauptstück hatte ein ganz homogenes Aussehen. Dasselbe war der Fall bei Anwendung mehrerer Reagentien, von denen jedoch Sublimat eine Ausnahme machte. An den mit Sublimat von $2-3^{0/0}$ behandelten Präparaten nahm ich bisweilen eine Reihe distincter, prominirender, stark lichtbrechender Querstreifen wahr, welche denen des Verbindungsstückes ganz ähnlich waren (Taf. XXII, Fig. 18, H der vordere Theil des Hauptstückes). Bei sorgfältiger Durchmusterung der Präparate wird es nicht ermangeln, mehrere Samenkörper anzutreffen, deren Hauptstück ein solches Aussehen darbietet. Ein Mal sah ich auf einer kurzen Strecke die Streifen ausserordentlich schön (Fig. 19); in den meisten Fällen waren, wie in Fig. 18, dieselben näher an einander situirt, oder sie lagen noch dichter als in letzterer Figur beisammen. Am öftesten zeigten sie sich an der vorderen Partie des Hauptstückes; ich habe dieselben indessen auch weiter nach hinten in der grössten Länge des Hauptstückes gesehen. Oft sind sie deutlich schräg gestellt, und bin ich nach genauer Untersuchung der Streifen zu dem sicheren Resultate gelangt, dass dieselben auch am Hauptstück von einem einzigen langen, den Achsenfaden spiralförmig umgebenden Streifen gebildet sind. Der Achsenfaden, der sich, wie A. v. Brunn (21) erwiesen, durch den ganzen Schwanz fortsetzt, wurde oft blossgelegt gesehen, wenn das Hauptslück abgebrochen war (Fig. 20, das Ende eines abgebrochenen Hauptstückes; Af der Achsenfaden). In einzelnen, freilich äusserst seltenen Fällen hatte sich einer der Streifen in Form eines distincten Fadens abgelöst. In Anbetracht der vollständigen Aehnlichkeit mit den Windungen am Verbindungsstück möchte ich übrigens der Beobachtung einer Ablösung nur geringe Bedeutung beilegen.

Die Streifen oder Windungen des Hauptstückes sind wenigstens ebenso deutlich und häufig an den Samenkörpern aus Epi-

didymis und Vas deferens wahrzunehmen, wie an den noch nicht entwickelten Samenkörpern des Hodens; ich meinestheils habe dieselben namentlich an den ersteren gesehen. Wegen unzureichender Beobachtungen kann ich mich übrigens bierüber nicht näher auslassen.

Immerbin ist eine Unterscheidung der Streifen am Hauptstück zu den Ausnahmen zu zählen, was, meiner Meinung nach, nur dadurch zu erklären ist, dass die Windungen an diesem Theil des Schwanzes der reifen Samenkörper, sowohl als derjenigen in den späteren Entwickelungsstadien, in der Regel so dicht an einander liegen, dass sie für's Auge zu einer scheinbar homogenen Masse zusammenfliessen. Gleichsam nur zufälliger Weise sind sie hier bisweilen durch grössere Zwischenräume von einander getrennt, so dass die einzelnen Streifen erkannt werden können. Hierzu kommt wohl noch eine, durch die Einwirkung von Sublimat hervorgerufene Aenderung hinsichtlich der Lichtbrechung, wodurch die Querstreifen glänzender werden und somit deutlicher hervortreten; auch am Verbindungsstück werden die Streifen durch Sublimat stärker lichtbrechend als in frischem Zustand.

In der That beobachtete ich auch alle Uebergänge von Fällen, wo die Streifen weiter aus einander, bis zu solchen, wo sie sehr dicht an einander lagen und kaum zu unterscheiden waren; hätten sie bloss ein ganz klein wenig dichter zusammen gelegen, so würde das Hauptstück sein gewöhnliches homogenes Aussehen gehabt haben.

Oben (p. 396 u. f.) habe ich darauf aufmerksam gemacht, dass das Verbindungsstück einer chemischen Veränderung unterworfen wird, indem die Samenkörper zur völligen Reife gelangen. Eine ähnliche Veränderung habe ich in Betreff des Hauptstückes, freilich nur mit Hülfe von 2-3 proc. Kalilauge, nachweisen können. Bei den noch nicht entwickelten Samenkörpern aus Testes verschwindet mittelst Kalilauge sogleich der ganze Schwanz. Bei den fertigen Samenkörpern aus Epididymis und Vas deferens ist derselbe resistenter geworden; der Spiralfadenbeleg des Hauptstückes nimmt ein ähnliches, schwach lichtbrechendes Aussehen an wie der des Verbindungsstückes, und der Achsenfaden wird überaus blass; aber übrigens erhalten sich beide durch längere Zeit.

In 1 proc. Essigsäure und in 0,6 proc. Kochsalzlösung zeigte das Hauptstück der unreifen und der fertigen Samenkörper dieselbe Resistenz. Mit dem Verbindungsstück verhält es sich anders, und hier tritt ein beträchtlicher Unterschied zwischen dem Spiralfadenbeleg des Verbindungsstückes und dem des Hauptstückes zu Tage. Während dieser Beleg am Verbindungsstück der noch nicht fertigen Samenkörper aus Testes in 1 proc. Essigsäure sogleich versehrt wurde, und in 0,6 proc. Kochsalzlösung nach Verlauf von 24 Stunden (oder bei einzelnen Samenkörpern sogar nach nur 4-5 Stunden) sich aufzulösen begann, erhielt er sich am Hauptstück, selbst nach dreiwöchentlichem Liegenlassen in 1 proc. Essigsäure oder in 0,6 proc. Kochsalzlösung, ganz unversehrt. (Etwas ähnliches sieht man an Präparaten in Aqua destillata.) An Samenkörpern aus Epididymis und Vas deferens, wo der Spiralfadenbeleg auch am Verbindungsstück sehr resistent geworden ist, liess sich freilich ein derartiger Unterschied nicht wahrnehmen; der Spiralfadenbeleg derselben war, nachdem die Samenkörper drei Wochen lang in Essigsäure oder in Kochsalzlösung gelegen, sowohl bezüglich des Verbindungsstückes als des Hauptstückes noch völlig unversehrt. Ein Unterschied ist jedoch hier in anderer Weise leicht nachzuweisen. Wie schon Brown (24) bemerkt, und ich bestätigen kann, so bleibt bei der Behandlung mit Goldchlorid (1%) das Hauptstück in toto und also auch dessen Spiralfaden ganz ungefärbt; der Spiralfaden des Verbindungsstückes dagegen färbt sich sehr stark. An meinen Präparaten in 2-3 proc. Kalilauge war ferner der Spiralfadenbeleg des Hauptstückes, nach Zusatz von einer nicht zu starken Fuchsinlösung, gar nicht oder doch kaum merklich gefärbt, während der Spiralfadenbeleg des Verbindungsstückes eine verhältnissmässig starke Farbe zeigte; der Unterschied war sehr augenfällig.

Der Spiralfaden des Verbindungsstückes und der des Hauptstückes gehen auch nicht direct in einander über. An der Grenze dieser beiden Abschnitte des Schwanzes bemerkt man an ganz frischen, dem Hoden entnommenen Samenkörpern, eine kleine, constant vorkommende Partie, die nur vom Achsenfaden eingenommen ist. Dass hier der Achsenfaden isolirt auftritt, sieht man am deutlichsten, wenn die Windungen des Verbindungsstückes dichter an einander gerückt sind, und das Hauptstück homogen erscheint, oder wenn sowohl das Verbindungsstück als das Hauptstück ein homogenes Aussehen hat (Fig. 15 u. 16, z die bloss aus dem Achsenfaden bestehende Zwischenpartie). Liegen die Windungen

Digitized by Google

weiter von einander, so kann diese Partie einem der zwischen jenen befindlichen Zwischenräume dermassen ähnlich sehen, dass man sie von einem solchen nicht zu unterscheiden vermag. Gewöhnlich ist sie jedoch etwas grösser als die Zwischenräume und kann dadurch von denselben unterschieden werden (Fig. 17 bei *s*). Diese Partie erhält sich bei den Samenkörpern des Hodens schr lange, nimmt aber doch an Grösse ab; bei den Samenkörpern der Epididymis und Vas deferens ist sie ganz verschwunden, so dass der Spiralfadenbeleg des Verbindungsstückes und derjenige des Hauptstückes bei den frischen Samenkörpern continuirlich in einander überzugehen scheinen.

Der Schwanz schliesst mit einem kleinen, dünneren und blasseren Endstück ab (Fig. 1, E). Oft bildet dasselbe mit dem Hanptstück einen stumpfen Winkel, Fig 1*, der hinterste Theil des Hauptstückes mit dem Endstück E. (Nach Retzius 17, Taf. X, Fig. 17 und 18 kann ein ähnlicher Fall bei den Samenkörpern des Menschen vorkommen.) Vielleicht rührt dies nur von einer leichten Alteration her.

Rücksichtlich der Art und Weise, in welcher der Schwanz und die spiralgewundenen Gebilde desselben entstehen, hat A. v. Brunn (21) interessante Beobachtungen gemacht, denen zufolge sich die Querstreifen oder "Ringe" am Verbindungsstück durch Verschmelzung der Körnchen des Cytoplasmas in transversaler Richtung bilden sollen; bei Essigsäurebehandlung zeigen sie noch die Reaction von Cytoplasmagranulationen. Ich glaube gern, dass es sich damit so verhält. Fürst's Ansicht (29), dass der Spiralfaden eine Kernbildung sei, kann ich jedenfalls nicht theilen¹).

1) Nach Fürst, welcher der Ansicht ist, dass der Samenkörper ausschliesslich aus dem Kern entsteht, sollen sich, während der Spermatogenese, grosse Cytoplasmaklumpen von den jungen Samenkörpern ablösen; dann sollen, wenn ich ihn recht verstehe, diese Cytoplasmamassen der verschiedenen in der Entwicklung begriffenen Samenkörper eine genaue Verbindung eingehen und so die v. Ebner'schen "Spermatoblasten" bilden. Fürst schliesst sich hiermit, wie er selbst bemerkt, zunächst der Anschauung Biondi's u. A. an; doch geht nach Fürst der achromatische Theil des Kernes der Samenzelle in die Bildung der Spermatoblasten nicht ein (derselbe soll zu einer den Achsenfaden umgebenden Hülle — Spiralfaden? — werden). — Ich halte an meiner früheren Vermuthung fest, dass die sogenannten Spermatoblasten bei den

b) Der Kopf.

Zunächst werde ich den Kopf beschreiben, wie sich uns derselbe an den frischen Samenkörpern aus Vasa deferentia zeigt.

Der Kopf hat bekanntlich eine eigenthümliche hakenförmig gekrümmte Gestalt (Fig. 21, 22). Die grössere Partie (Ks) von der Hakenkrümmung an bis zum hintersten Ende des Kopfes ist stark abgeplattet und bildet eine Scheibe; in Fig. 21 und 22 sieht man dieselbe von der Fläche aus. Die eine Kante (a) dieser Scheibe, von der convexen Seite der Hakenkrümmung an bis zum hintersten Kopfende, will ich die untere Kante, die entgegengesetzte Kante (b), von der concaven Seite der Hakenkrümmung an bis zur Insertionsstelle des Schwanzes, die obere Kante nennen¹). Zwischen diesen beiden, vom hintersten Ende des Kopfes bis zur Insertionsstelle des Schwanzes, findet sich die aufsteigende Kante. - Was den vorderen, hakenförmig gebogenen Theil des Kopfes betrifft, so krümmt sich derselbe zugleich etwas nach der einen Seite hin, wie dies in Fig. 23 (ein Kopf von der unteren Kante gesehen) und in Fig. 24 (ein Kopf von der unteren Kante und halb von der Seite gesehen) dargestellt ist.

Ferner nimmt man in frischem Zustand am Kopf folgende Details wahr: Längs der aufsteigenden Kante ist der Kopf sehr stark lichtbrechend. An dessen hinterem Theil bemerkt man eine zu der aufsteigenden Kante parallele oder fast parallele, feine, dunkle Linie (kr), welche über die Kopfscheibe hin und zwar in ihrer ganzen Breite verläuft; da, wo diese Linie an der oberen Kante der Kopfscheibe endet, findet sich ein ganz kleiner Absatz. Um dies zu beobachten, sind sehr starke Vergrösserungen erforderlich; namentlich ist die Linie überaus fein; zuerst richte man daher die Aufmerksamkeit auf den Absatz; hat man diesen gefunden, so kann man überzeugt sein, dass auch die Linie vorhanden ist. Linie und Absatz sieht man nun an vielen Samenkörpern, an an-

Säugethieren ganz anderen Ursprungs sind, dass sie nämlich, wie die Spermatoblasten bei Raja, von den Follikelzellen gebildet werden, sowie ich es in meiner Arbeit über die Spermatogenese (20) ausgesprochen habe.

1) Ich denke dabei an die Beilform der Scheibe bei mehreren Nagern; auch bei der Ratte kann die Scheibe mit einem schmalen Beilblatt verglichen werden.



deren sucht man sie vergebens, und die Ursache liegt nicht bloss darin, dass sich dieselben, ihrer Feinheit wegen, der Aufmerksamkeit entziehen, sondern in vielen Fällen kommen sie wirklich nicht vor, was ich unten näher erklären werde. — Der äusserste Theil des Kopfes (hs) ist völlig durchsichtig. Ich nenne denselben die Hakenspitze, zum Unterschied von dem übrigen, dunkleren Theil des Kopfes oder dem eigentlichen Kopf. Die Hakenspitze erscheint von zwei Linien begrenzt, einer vorderen, sehr feinen und einer hinteren (hst), die viel dicker und stärker lichtbrechend ist und eine Strecke längs der concaven Seite der Hakenkrümmung verfolgt werden kann. An dem äussersten, freien Ende der Hakenspitze sind diese beiden Linien mit einander vereint.

In Wirklichkeit bildet die Hakenspitze eine spitz auslaufende Röhre. Ich konnte mich davon überzeugen, indem dieselbe einmal zufällig quer abgebrochen war (Fig. 25, das nach oben gekehrte Ende der abgebrochenen Hakenspitze in stark vergrössertem Maassstab). Die Wand der Röhre besteht aus einer sehr feinen, durchsichtigen Membran; an der hinteren Seite derselben findet sich ein der Länge nach verlaufendes, stark lichtbrechendes, stäbchenförmiges Gebilde, das in der Figur im Querschnitt erscheint (*hst*). Dieses Stäbchen ist es, das sich bei der Seitenansicht als die hintere dickere Linie zeigt (*hst*, Fig. 21); dasselbe erstreckt sich, wie man sieht, bis zum vorderen Ende der Kopfscheibe und soll im Folgenden als Hakenstäbchen bezeichnet werden; die seitlichen Theile der durchsichtigen Röhrenwand bemerkt man bei dieser Ansicht nicht; nur der oberste Theil der Röhre ist in Form der oben genannten vorderen feinen Linie sichtbar.

Betrachten wir nunmehr die frischen, noch nicht völlig entwickelten Samenkörper, so erkennen wir, dass sich die Röhre viel weiter erstreckt und den eigentlichen Kopf ganz bis an die schräge Linie umhüllt; diese Linie ist nichts anderes als der hintere Rand dieser Hülle; siehe Fig. 26; längs der convexen Seite der Hakenkrümmung und der ganzen unteren Kante des Kopfes ist die Hülle durch einen hellen Zwischenraum vom Kopf getrennt. Längs der oberen Kante des Kopfes und der concaven Seite der Hakenkrümmung dagegen liegt die Hülle mit dem Hakenstäbchen dem Kopf überall dicht an und kann von diesem nicht unterschieden werden; man bemerkt hier nur, dass der Hinterrand der Hülle einen Absatz bildet, den kleinen Absatz nämlich am Ende der

schrägen Linie, dessen ich oben erwähnt habe. - In einem etwas früheren Entwickelungsstadium des Kopfes (der Schwanz befand sich bereits im Stadium Fig. 1 oder 17) findet sich aber, freilich nur längs der concaven Seite der Hakenkrümmung, ein Zwischenraum zwischen Kopf und Hülle; siehe Fig. 27; C ist eine grosse Cytoplasma-Ansammlung, die constant den Raum zwischen der hakenförmig gebogenen Partie und der oberen Kante des Kopfes (oder richtiger der den Kopf umgebenden Hülle) einnimmt; liegt der Kopf auf der Kante, so zeigt dieselbe eine ovale Form (Fig. 28); hst das Hakenstäbchen, das, nebst der Hülle, an der concaven Seite der Hakenkrümmung vom Kopfe getrennt ist. Die erwähnte Ansammlung, die eine Anzahl kleiner, stark lichtbrechender Körner enthält, und übrigens ein ganz homogenes, blasses Aussehen hat, besteht aus dem unveränderten Cytoplasma, welches sehr lange am Kopf sitzen bleibt. Dieselbe reicht genau so weit nach hinten wie die Hülle selbst; der von der Hülle gebildete Absatz kommt deswegen nicht zum Vorschein; aber oft reisst bei der Präparation die Cytoplasma-Ansammlung ab, und der Absatz tritt dann wie in Fig. 26 hervor¹). Eine derartige Ansammlung sieht man übrigens auch in dem in Fig. 26 abgebildeten Stadium; in dieser Figur habe ich nur, der Deutlichkeit wegen, einen Kopf gezeichnet, an dem sie fehlte (abgerissen?).

Behufs weiterer Untersuchung wurden mehrere Reagentien in Anwendung gebracht und gelang es mir schliesslich in einzelnen Fällen durch ein ziemlich stark einwirkendes Mittel, nämlich 2—3procentige Kalilauge, die Hülle längs der ganzen oberen Kante des Kopfes bis zum Absatz zu isoliren (Tab. XXIII, Fig. 34, der Kopf eines Samenkörpers aus Vasa deferentia, ziemlich stark eingeschrumpft; ka die Hülle).

Ich führe nur noch an, dass die den Kopf umgebende Hülle sich mehr oder weniger weit nach hinten erstreckt, vergl. Fig. 1 und 35. An dem in Fig. 35 abgebildeten Kopf verlängert sich die Hülle längs der unteren Kante desselben und deckt diese bis zum hintersten Kopfende; es ist dies sehr gewöhnlich; jedoch

¹⁾ Sehr gewöhnlich zieht sich auch durch Alteration in 0,6 proc. Kochsalzlösung die Cytoplasma-Ansammlung in einen Klumpen um die hakenförmig gebogene Partie des Kopfes zusammen und lässt so einen Theil der Hülle mit dem Absatz frei (Fig. 29).

kommen auch Fälle vor, wo sich die Hülle in toto so weit nach hinten erstreckt, dass sie den Kopf vollständig umschliesst, und in solchen Fällen sieht man natürlich nichts von der schrägen Linie oder dem Absatz.

Diese Hülle ist, wie jeder einsehen wird, nichts anderes als die Kopfkappe, die, mit einem stäbchenförmigen Körper versehen, für sich den äussersten Theil des Kopfes oder die Hakenspitze bildet. Von den Verfassern, welche die Kappe besprechen, bildet Helman (11) einen noch nicht ganz reifen Samenkörper der Ratte ab, wo die Kappe angedeutet ist. Fürst (29) giebt eine kurze Beschreibung derselben. Keine Details, sagt er, konnten am Kopf unterschieden werden, weder an frischen noch an mit Fuchsin gefärbten Präparaten, - ein Satz, mit dem ich keineswegs einverstanden sein kann. Namentlich mittelst Retzius's Ueberosmiumsäuregoldchlorid-Methode¹) gelangt er zu dem Schlusse, dass die Hakenspitze der fertigen Samenkörper von der Kappe gebildet ist; durch dieses Mittel färbt sich nämlich nach Fürst der ganze Kopf mit Ausnahme einer Spitze (d. h. der Hakenspitze), die durchaus ungefärbt und stark lichtbrechend sein soll. Bei der Untersuchung frischer Präparate sieht man indessen, dass die Hakenspitze nur längs ihrer hinteren Seite, wegen des hier befindlichen Hakenstäbchens stark lichtbrechend und übrigens ganz hell und durchsichtig ist²); ferner ergiebt sich, dass die Kappe sich viel weiter nach hinten erstreckt. - An den noch nicht völlig entwickelten Samenkörpern findet Fürst die Kappe durch Behandlung mit der Müller'schen Flüssigkeit und Hämatoxylin und liefert eine vollständigere Abbildung derselben in gleichem Stadium wie meine Fig. 27.

Was das Hakenstäbchen anbetrifft, so steht dieses bisher unbekannte Gebilde mit der Kappe immer in genauer Verbindung. Die Verbindung mit dem eigentlichen Kopf ist eine mehr lose; bei den noch nicht entwickelten Samenkörpern ist, wie oben erwähnt, das Hakenstäbchen sogar in frischem Zustand durch einen

405

¹⁾ Ueber diese Methode siehe Fürst 29, p. 26.

²⁾ Dies war auch der Fall, wenn die frischen Samenkörper direct, ohne vorherigen Zusatz von Osmiumsäure, mit Goldchlorid gefärbt wurden. Das Hakenstäbchen zeigte keine Farbe. Der eigentliche Kopf war nur theilweise gefärbt (siehe unten).

O. S. Jensen:

Zwischenraum vom eigentlichen Kopf getrennt, und bei den fertigen Samenkörpern löst sich dasselbe durch Einwirkung von Reagentien vom Kopfe ab, während dessen Verbindung mit der Kappe bestehen bleibt. Werden die fertigen (aus Epididymis entnommenen) Samenkörper, nach vorausgegangener Behandlung mit 1proz. Chromsäure, mit Fuchsin tingirt, so färbt sich das ganze Hakenstäbchen stark, während die helle Hakenspitze und wohl auch die übrige Kappe nebst dem ganzen eigentlichen Kopf völlig ungefärbt ist. Noch deutlicher zeigte sich dieser Unterschied, als ich Chromsäurepräparate aus Vasa deferentia mittelst Methylviolett (wässerige Lösung) färbte. Die Färbung der frischen Samenkörper aus Vasa deferentia ergab dasselbe Bild; man muss sich aber vor Ueberfärbung hüten. — Das Hakenstäbchen ist demzufolge ein eigenes Gebilde, das wohl zunächst zur Kappe gehört. Bis auf weiteres rechne ich es zu dieser hin.

Der von der Kappe umgebene eigentliche Kopf erstreckt sich nach vorn bis zur Hakenspitze, ist indessen hier bei den fertigen Samenkörpern sehr schwierig zu entdecken; bei denselben scheint es, als ob der vorderste Theil des eigentlichen Kopfes allmählich in die helle Hakenspitze übergehe. In mehreren Fällen gelang es mir jedoch, dessen Abgrenzung der Hakenspitze gegenüber wahrzunehmen¹). Viel schärfer aber zeigt sich die Grenze durch Behandlung mit Reagentien z. B. Eisenperchlorid und besonders durch Färbung mit Goldchlorid (Fig. 36, Eisenperchlorid; Fig. 38, Goldchlorid; * die Grenze zwischen dem eigentlichen Kopf und der Hakenspitze).

An dem eigenlichen Kopf lassen sich mit Hülfe von gewissen Reagentien eine besondere äussere Schicht und ein Inhalt von einander unterscheiden. Was die äussere Schicht anbetrifft, so besteht dieselbe wiederum aus zwei Partien, einer vorderen und einer hinteren.

Setzt man frischen Präparaten aus Vasa deferentia eine wässerige Lösung von Säurefuchsin zu, so färbt sich anfangs nur der Inhalt, während die Aussenschicht, die wie ein ziemlich breiter Saum erscheint, ungefärbt ist (Fig. 37); alsbald verschwindet dieser Unterschied, indem auch die Wand gefärbt wird. Die Farbe der

¹⁾ Siehe Fig. 21 und Fig. 22 bei *; der an die Hakenspitze angrenzende Theil des eigentlichen Kopfes ist übrigens in diesen Figuren beim Lithographiren allzu distinct ausgefallen.

inneren Partie ist ganz schwach, und ist daher der Unterschied zwischen derselben und der Wand nicht leicht zu erkennen; in einigen Fällen habe ich denselben jedoch bei Wegnahme der Blendung deutlich genug sehen können. Durch Einwirkung von 2--3proz. Kalilauge wird bei den fertigen Samenkörpern die Wandschicht viel stärker lichtbrechend als der Inhalt, wobei jedoch der Kopf zugleich stark alterirt wird, so dass dieses Reagens nicht zu empfehlen ist. Längs der aufsteigenden Kante zeichnet sich übrigens die Wand schon in frischem Zustand durch eine starke Lichtbrechung aus und fällt dadurch sofort in die Augen. Sonst ist ein Unterschied in der Lichtbrechung zwischen Wand und Inhalt an frischen Samenkörpern nicht zu bemerken.

Goldchlorid¹) erzeugte characteristische Bilder. Die Sonderung von Wandschicht und Inhalt war an gut gelungenen Goldchloridpräparaten aus Vasa deferentia scharf ausgeprägt und konnte bis zum äussersten Ende des eigentlichen Kopfes verfolgt werden. Durch Behandlung mit Goldchlorid ist es die Wand, welche sich färbt und dunkelroth wird. Der Inhalt scheint zwar ebenfalls gefärbt, dessen Farbe ist jedoch weit schwächer und rührt wahrscheinlich lediglich daher, dass derselbe durch die stark gefärbte Wand hindurch gesehen wird. Liegt der Kopf auf der Kante, so tritt es deutlicher zu Tage, dass dem Inhalt wahrscheinlich alle eigene Farbe abgeht; man erkennt alsdann auf jeder Seite die dunkle, distinct contourirte Wandschicht und dazwischen den Inhalt, der so gut wie ganz ungefärbt erscheint.

An Goldchloridpräparaten bemerken wir nun die Eigenthümlichkeit, dass sich nicht die ganze äussere Schicht färbt; an der hinteren Partie des Kopfes ist sowohl Wand als Inhalt völlig ungefärbt. Die scharfe Grenze zwischen dem gefärbten und ungefärbten Theil beginnt an der oberen Kante des Kopfes, verläuft von hier in schräger Richtung nach hinten über die Seiten des Kopfes hin bis zur unteren Kante (Fig. 38; g die Farbengrenze); an der unteren Kante verlängert sich der gefärbte Theil noch etwas nach hinten zu in Form eines schmalen Fortsatzes in ähnlicher Weise wie die Kappe. (An dem abgebildeten Kopf endigt er

Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. 30.

27

¹⁾ $1^{0}/_{0}$ Goldlösung mit etwas Ameisensäure versetzt; dann Reduction am Sonnenlicht in Essigeäure von $2^{0}/_{0}$; auch andere Methoden wurden versucht; die genannte zeigte sich indessen ganz zweckmässig.

gerade am hinteren Rand der Kappe; die Grenze des gefärbten Theiles liegt übrigens weiter vorne als der hintere Kappenrand und verläuft in mehr schräger Richtung als dieser).

Vielleicht sind diese beiden Theile nichts anderes als die umgebildeten Kernhemisphären der Samenzelle (Merkel u. a.), welche an Goldchloridpräparaten noch bei den fertigen Samenkörpern von einander unterschieden werden können. Es scheint mir nur in diesem Falle sonderbar, dass die hintere Grenze des gefärbten Theiles nicht mit dem Hinterrand der Kopfkappe zusammenfällt; nie hat sie einen geschlängelten Verlauf, wie dies A. v. Brunn (9) für die Grenze beider Kernhemisphären angiebt.

Die Differentiirung in eine äussere Schicht und Inhalt hat, wie es scheint, Grohe (4), besonders aber Miescher (10) beobachtet. Grohe lässt irrthümlich den "contractilen" Inhalt sich als einen axialen Streifen (Achsenfaden?) in den Schwanz fortsetzen. Eines Unterschiedes zwischen einem vorderen und hinteren Theil der Wandschicht wird nicht erwähnt. Dagegen findet Miescher beim Stier (und noch deutlicher bei mehreren Fischen: Lachs, Karpfen, Hecht) ein besonderes Gebilde im Innern des Kopfes und entdeckt den Mikroporus. Leider hat man seinen ausgezeichneten Untersuchungen nur wenig Aufmerksamkeit geschenkt. Es ist doch gar nicht schwierig, den Saum, welchen Miescher als eine Wand (Httlle, Kapsel) deutet, sowie den Mikroporus an den Samenkörpern des Stieres zu sehen. Bei der Ratte war ein Mikroporus nicht zu entdecken (dagegen beim Hengst; siehe unten; ferner beim Schwein und Kaninchen).

Zu weiteren Untersuchungen ist der stark abgeplattete Kopf der Samenkörper der Ratte nicht geeignet. Ich hoffe indessen, dass auch das Angeführte von einigem Interesse sein wird. Jeder Beitrag ist hier von Bedeutung.

2. Pferd.

Dass ein um einen Achsenfaden gelegter Spiralfaden am Verbindungsstück der Samenkörper des Pferdes vorhanden ist, habe ich schon längst nachgewiesen (13).

Die mühsamen Untersuchungen habe ich nun wieder aufgenommen, namentlich um das Verhalten des Spiralfadens beim Uebergang der noch nicht reifen Samenkörper zum fertigen Stadium näher zu beleuchten.

Das Verbindungsstück solcher Samenkörper, die ihrer völligen Ausbildung nahe sind, zeigte sich in $3^{1/2}-4$ Spiraltouren gewunden (Tab. XXIV, Fig. 45) — eine geringere Anzahl ist mir bei den vorliegenden Untersuchungen nicht vorgekommen. Am öftesten sind die Windungen wenig hervortretend und sehen nur wie eine Reihe von Unebenheiten aus. In solchen Fällen, wo sie stärker hervortreten, wie in Fig. 45, bedarf es jedoch einer sehr scharfen Beobachtung und recht guten Lichtes, um entscheiden zu können, ob man es hier in der That mit Windungen oder mit einfachen seitlichen Schlängelungen zu thun hat. Bei wiederholten Untersuchungen war nun die gewundene Form mit solcher Deutlichkeit zu erkennen, dass ich keinen Augenblick daran zweifeln konnte.

Den Spiralfaden, von dem die Windungen herrühren, habe ich in vielen Fällen mehr oder weniger vom Achsenfaden abgelöst geschen; siehe Fig. 46 (nachdem die Ablösung begonnen) und Fig. 47 (der Spiralfaden ist durch einen weiteren Zwischenraum vom Achsenfaden getrennt). Man braucht nur dem frischen Präparat Aqua destillata zuzusetzen, um sogleich solche Bilder wie Fig. 47 hervorzubringen. Da der Spiralfaden indessen sehr fein ist, kann man mit einer starken Fuchsinlösung färben; einige meiner Präparate hatte ich im Voraus nach Aqua destillata Osmiumsäure von 1°_{0} zugesetzt; die Tinction der Osmiumpräparate mittelst Säurefuchsin (vgl. Krause 23) erwies sich nicht als zweckmässig; es gelang mir mit Hülfe dieses Mittels keine oder wenigstens keine intensivere Färbung des Spiralfadens zu erzielen.

Bei frischen Samenkörpern liegt der Spiralfaden immer dicht am Achsenfaden, welcher Umstand in Verbindung mit der Feinheit und Lichtbrechung der Fäden zur Folge hat, dass dieselben für das Auge in einander überfliessen. Beide Fäden machen den Eindruck eines einzigen, welcher den Windungen des einen Fadens wegen, ein spiralförmiges oder scheinbar geschlängeltes Aussehen bekommt.

Der Spiralfaden ist, wie bei den Samenkörpern der Ratte, schwächer lichtbrechend und, wie mich dünkt, auch etwas dünner als der Achsenfaden. Bleiben die Samenkörper einige Zeit in Kochsalzlösung von 0,6% liegen, so schwillt der Spiralfaden an und wird dadurch sogar dicker als der Achsenfaden; einen solchen Fall stellt Fig. 3 in meiner "Structur der Samenfäden" dar; gleichzeitig löst sich der Spiralfaden vom Achsenfaden ab und zieht sich

Digitized by Google

zusammen. Der Spiralfaden ist alsdann sehr deutlich zu sehen. Bei stärkerem Grad von Fäulniss wird derselbe verzehrt, während sich der Achsenfaden unverändert erhält.

Der geradlinige Achsenfaden endigt auch beim Pferd nach vorn mit einem viel stärker lichtbrechenden, wohl abgesetzten Knöpfchen, das das vorderste Ende des Schwanzes bildet; dasselbe ist einfach, besteht also nicht, wie bei der Ratte, aus zwei auf einander folgenden Abschnitten. Fig. 48 u. a. Fig.; Kn das Knöpfchen.

Während der weiteren Entwickelung verbleibt nun der Achsenfaden immer dünner als dieses Knöpfchen. Sonst zeigen die Samenkörper des Pferdes die grösste Uebereinstimmung mit denen der Ratte. Die zahlreicher werdenden Windungen legen sich näher an einander, und das Verbindungsstück bietet nun ein ganz ähnliches quergestreiftes Aussehen dar, wie bei den Samenkörpern der Ratte (Fig. 49). Theils sind diese Streifen schräg gestellt, theils scheinen sie eine transversale Stellung zu haben; da die Streifen sehr klein und kurz sind, so kann natürlich die schräge Stellung nur mit Schwierigkeit beobachtet werden; öfters habe ich doch dieselbe ganz deutlich erkannt.

Fig. 50 und 51 stellen einen sehr häufig vorkommenden Fall dar. Einige der Windungen liegen nahe an einander; andere sind durch Alteration ausgezogen; die Spiralform, die in den Querstreifen versteckt liegt, kommt dadurch zum Vorschein. Aehnliche langgezogene Windungen habe ich bereits früher bei den Samenkörpern der Ratte erwähnt.

Die dicht an einander liegenden Windungen nebst dem Knöpfchen des Achsenfadens haben übrigens eine täuschende Aehnlichkeit mit einer Reihe Glieder. Das Knöpfchen ist ein wenig stärker lichtbrechend, oder bei tieferer Einstellung dunkler, als die Querstreifen; sonst sieht es einem derselben ähnlich, so dass es leicht damit verwechselt werden könnte.

Ich muss nun auch darauf aufmerksam machen, dass man nicht selten hinter den Windungen, am Ende des Verbindungsstückes, ein breites, transversal situirtes, ziemlich dickes, scheibenförmiges Gebilde von gleich starker Lichtbrechung, wie das Knöpfchen wahrnimmt, Fig. 52, S die Scheibe; vor dieser erblickt man 2 Querstreifen-ähnliche Windungen, darauf ein Paar grössere Windungen; am vordersten Theil des Verbindungsstückes waren

die Querstreifen oder Windungen nicht deutlich zu beobachten. (Die Figur stellt einen etwas alterierten Samenkörper dar; leider besitze ich keine andere Abbildung und bitte daher den Leser, sich das Verbindungsstück seiner ganzen Länge nach mit regelmässigen, jenen zwei dicht vor der Scheibe liegenden ähnlichen Querstreifen versehen zu denken; die Scheibe sieht ganz ebenso aus wie bei den frischen Samenkörpern). Während sich der Spiralfaden bei Selbstmaceration auflöst und verschwindet, erhält sich das genannte Gebilde unverändert; man sieht dann auch deutlich, dass dasselbe scheibenförmig ist (Fig. 53, S). Ich betrachte es also als ein besonderes, bisher unbekanntes Stück, das von dem Querstreifen wohl zu unterscheiden ist. Es persistiert während der folgenden Entwickelung; bei den am meisten entwickelten Samenkörpern des Hodens fand ich dasselbe wieder; es war indessen bei diesen kleiner und konnte nur dadurch, dass das hinterste Ende des Verbindungsstückes stärker lichtbrechend war, erkannt werden. - Eine ähnliche Scheibe babe ich bei den noch nicht entwickelten Samenkörpern der Ratte, wo der Achsenfaden wie in Fig. 53 entblösst war, bei sehr genauer Untersuchung aber auch bei den fast fertigen Samenkörpern gefunden, Taf. XXII, Fig. 15 und 16; S die Scheibe, die dicker und stärker lichtbrechend als die Querstreifen ist. - Manchmal war ich nicht im Stande, diese Scheibe zu entdecken, und es ist somit nicht sicher, ob sie constant vorkommt. Beim Pferd konnte ich ihre Entstehung verfolgen; sie wird von der Cytoplasma-Ansammlung gebildet, welche am hinteren Ende des Verbindungsstückes oft so lange sitzen bleibt, und zeigt sich als eine Verdichtung der hintersten Partie derselben.

Was die Windungen anbetrifft, so werden dieselben, indem sie fortwährend an Zahl zunehmen und näher an einander rücken, immer schwieriger von einander zu unterscheiden. Schliesslich zeigt das Verbindungsstück ein ganz homogenes Aussehen, was schon in Testes, vor allem aber in Epididymis und Vas deferens der Fall ist (Fig. 54, 55). An einzelnen Samenkörpern habe ich jedoch noch in Vasa deferentia die Querstreifen, die sehr nahe zusammen lagen, entdecken können; dieselben müssen bei tieferer Einstellung, wodurch sie dunkel erscheinen, beobachtet werden; bei höherer Einstellung macht der Reflex der glänzenden Querstreifen eine Unterscheidung derselben von einander unmöglich; lägen die Streifen auch nur ein ganz klein wenig näher zusammen, so würde man sie auch bei tieferer Einstellung nicht von einander unterscheiden können. Eine Verschmelzung der Windungen anzunehmen (A. v. Brunn, 21), halte sich auch in Bezug auf die Samenkörper des Pferdes nicht für nothwendig.

Gleichzeitig mit diesem Prozess legen sich die Windungen auch nach vorn dicht an das Knöpfchen des Achsenfadens an, so dass dieses mit dem Spiralfadenbeleg scheinbar in eins übergeht.

Zwischen dem Verbindungsstück und dem Hauptstück der Samenkörper aus Testes findet sich, in ganz ähnlicher Weise wie bei der Ratte, eine kleine nur aus dem Achsenfaden bestehende Partie. In Epididymis ist dieselbe verschwunden oder war doch wenigstens so unbedeutend geworden, dass sie nicht mit hinlänglicher Sicherheit zu entdecken war.

In 1 proc. Osmiumsäure und Fuchsin färbt sich das Hauptstück entschieden schwächer als das Verbindungsstück. In Betreff der Structur des Hauptstückes habe ich übrigens keine Beobachtungen mitzutheilen. Querstreifen oder Windungen konnte ich nicht entdecken.

Dem Hauptstück schliesst sich ein dünneres Endstück an, das verhältnissmässig länger als bei den Samenkörpern der Ratte ist (Fig. 54 und 55, E). Dasselbe war in Osmiumssäure und Fuchsin noch schwächer gefärbt als das Hauptstück, wenn es überhaupt irgend eine Farbe hatte.

Am Kopf der Samenkörper, dem Schwanz gegenüber, erkennt man ganz deutlich einen Mikroporus (siehe die Figuren). Der Schwanz setzt sich aber nicht durch diese Oeffnung in das Innere des Kopfes fort. Zwischen dem Schwanz, speciell dem Knöpfchen des Achsenfadens, und dem Mikroporus ist in frischem Zustand sowohl bei dem noch nicht entwickelten als bei den fertigen Samenkörpern constant ein kleiner, sehr deutlicher Zwischenraum vorhanden, welcher von einer ganz klaren, durchsichtigen Substanz eingenommen ist, wodurch die Verbindung des Schwanzes mit dem Kopf vermittelt wird ¹).

Was Gibbes' Abbildungen von den Samenkörpern des Pferdes (12, Taf. XXIV, Fig. 4) betrifft, so zeigen dieselben nur eine sehr

¹⁾ Siehe p. 414. Anmerkung.

entfernte Aehnlichkeit mit der Wirklichkeit. Den Achsenfaden hat er gar nicht beobachtet; von den Windungen hat er allerdings etwas gesehen; das was er gesehen, hat er jedoch in ganz unrichtiger Weise als einen wellenförmigen feinen Faden aufgefasst, der, wie der Randfaden der Samenkörper der Urodelen, längs der einen Seite des Schwanzes heruntergehen soll.

3. Schaf.

Die Samenkörper des Schafes stimmen binsichtlich der Structar des Schwanzes mit denen des Pferdes derart überein, dass eine eingehendere Beschreibung nicht von nöthen ist. Ich bemerke nur folgendes. Die früher von mir in "Die Structur der Samenfäden" gelieferte Fig. 8 stellt einen ähnlichen Fall dar wie Fig. 51 der Samenkörper des Pferdes in vorliegender Abhandlung; nur lagen beim Schaf die Windungen im vorderen Theil des Verbindungsstückes so nahe zusammen, dass sie hier nicht deutlich von einander unterschieden werden konnten, weshalb ich dieselben in der Figur nicht dargestellt habe. Uebrigens haben gewöhnlich die Windungen auch bei den Samenkörpern des Schafes das Aussehen von nahe an einander liegenden Querstreifen in der ganzen Länge des Verbindungsstückes. An Fig. 10 (l. c.), woselbst der Achsenfaden auf eine längere Strecke blossgelegt erscheint, erblickt man am vorderen Ende desselben das Knöpfchen, das, wie beim Pferd. einfach ist und immer weiter als der Achsenfaden bleibt. - In Betreff der in Fig. 11 und 12 (l. c.) dargestellten Formen bin ich jetzt zu einer anderen Anschauung gekommen. In beiden Fällen ist es nur der Achsenfaden, den ich beobachtet und abgebildet habe; Fig. 12 zeigt denselben, wie bei der Ratte, im Bereich des Verbindungsstückes in zwei gleich dicke, fadenähnliche Hälften gespalten, die vorne mittelst des Knöpfchens verbunden sind. Schon Ballowitz (30) hat diese Figur ganz richtig gedeutet.

In Fig. 56 (hier) habe ich einen Samenkörper aus Epididymis des Schafes in frischem Zustand abgebildet. Das Verbindungsstück hat das den fertigen Samenkörpern zukommende, homogene Aussehen. Zwischen Schwanz und Kopf sieht man, wie an den Samenkörpern des Pferdes, eine deutliche von einer ganz klaren Substanz eingenommene Zwischenpartie, die constant vorkommt und auch bei den noch nicht entwickelten Samenkörpern der Ho-

Digitized by Google

den vorhanden ist. An jeder Seite ist dieselbe von einer feinen dunklen Linie begrenzt, die sich vom Umkreis des vorderen Schwanzendes (d. h. des Knöpfchens des Achsenfadens) in gerader Richtung bis an den Kopf erstreckt, und die ich nur als den optischen Durchschnitt einer feinen Membran auffassen kann (siehe Fig. 56)¹). Den Mikroporus konnte ich nur andeutungsweise beobachten und kann somit nichts darüber angeben, wie sich die Membran zu diesem verhält (vielleicht befestigt sie sich an der Peripherie des Mikroporus).

Die feinen Linien hat schon Schweigger-Seidel beobachtet (5, Taf. XIX, E; cfr. H, 1, J, 1, 2 und die Figuren von Grohe (4), namentlich Fig. 3 b und 7 c); sie machen einen Theil seiner "Grenzschicht" aus; unwahrscheinlich ist es wohl auch nicht, dass die Membran sich weiter am Kopf und Schwanz fortsetzt. — Spätere Forscher haben die Linien übersehen oder dieselben in anderer Weise gedeutet.

In letzterer Zeit hat Ballowitz (30) über die kleine Partie zwischen Kopf und Schwanz Untersuchungen mitgetheilt, die näher besprochen zu werden verdienen.

Nach diesem Forscher sollen sich die zwei Fäden oder fadenähnliche Hälften, aus denen der Achsenfaden zusammengesetzt ist, durch diesen Zwischenraum fortsetzen und das sogenannte "Halsstück" bilden; dieselben sollen hierbei etwas divergiren und jeder mit einer dunklen, rauhen, knöpfchenförmigen Verdickung endigen, womit sie sich am Kopf befestigen. Ballowitz verweist auch auf eine meiner früheren Figuren von den Samenkörpern des Schafes (13, Fig. 11), wo die beschriebene Gabelung des Halsstückes "schon ganz zutreffend abgebildet wird".

Die genannten Verdickungen sind nun nichts anderes als das schon längst von mir beobachtete Knöpfchen, womit der Achsenfaden nach vorn endigt. Wenn Ballowitz annimmt, dass dasselbe aus zwei neben einander liegenden Knöpfchen bestehe, so hat er vermuthlich ähnliche Bilder wie Fig. 41 (hier) von den Samenkörpern der Ratte vor sich gehabt; nur hat man sich hierbei das eine Paar knöpfchenähnlicher Theile weg oder mit dem anderen

¹⁾ Vielleicht oder vielmehr wahrscheinlich wird man ähnliche Liuien bei den Samenkörpern des Pferdes finden; es fehlt mir jetzt die Gelegenheit Untersuchungen darüber anzustellen.

verschmolzen zu denken, so dass nur ein Paar "Knöpfchen" vorhanden sind. Diese letzteren sind nun meiner Meinung nach nicht als zwei getrennte Theile aufzufassen, und verweise ich in dieser Beziehung darauf, was ich früher (pag. 390) angeführt habe. Das knöpfchenförmige Ende des Achsenfadens ist also weiter gewesen, so dass es das Aussehen hatte, als bestehe es aus zwei besonderen, neben einander liegenden Knöpfchen. Vielleicht ist dies nur einer Alteration zuzuschreiben, vielleicht können auch derartige Fälle in frischem Zustand vorkommen. Dabei ist auch die unmittelbar hinter dem Knöpfchen liegende Partie des dünnen Achsenfadens trichterförmig erweitert gewesen; das Lumen des Achsenfadens, welches sich sonst nicht zeigt ist hier zum Vorschein gekommen, und die Seitentheile dieser Partie sind dann als zwei divergirende Fäden erschienen; ja - und diese Annahme ist vielleicht die richtigere - die beiden Seitenhälften des Achsenfadens sind hier gänzlich von einander getrennt gewesen (cfr. Fig. 57, der vorderste Theil des Schwanzes von einem Samenkörper des Schweines). Diese kleine Partie hinter den beiden scheinbaren Knöpfchen bildet nicht das "Halsstück"; letzteres liegt vor den vermeintlichen Knöpfchen, zwischen denselben und dem Kopf, und wird nicht vom Achsenfaden, sondern, wie vorerwähnt, von einer klaren, durch dunklere Linien eingefassten Substanz eingenommen. Ballowitz hat - ich kann mich dieses Gedankens nicht erwehren - die hinter dem Knöpfchen liegende Partie mit dem davorliegenden "Halsstück" oder dem obbenannten Zwischenraum verwechselt. Und die Ursache dieser Verwechselung liegt sicherlich darin, dass Ballowitz seine Aufmerksamkeit allzu sehr auf Samenkörper mit abgefallenem Kopf gerichtet und somit nicht bemerkt hat, dass die hinter dem Knöpfchen liegende Partie keineswegs der Partie zwischen dem Schwanz und Kopf der intacten Samenkörper entspricht. Hierzu kommt. dass es wirklich den Eindruck macht, als ob sich zwei feine Fäden - die freilich nicht divergiren und auch nicht mit knöpfchenförmigen Verdickungen endigen - im Raume zwischen Kopf und Schwanz fänden, nämlich die erwähnten dunklen Linien, welche diese Zwischenpartie seitlich begrenzen. Diese Linien hat wahrscheinlich Ballowitz gesehen, dieselben als Fäden gedeutet und mit den beiden Seitenhälften des Achsenfadens hinter dem Knöpfchen zusammengeworfen. - Was die erwähnte Figur in "Die Structur

415

der Samenfäden" betrifft, so besteht die vorderste kleine, "gegabelte" Partie, wenigstens zu einem wesentlichen Theil, lediglich aus dem erweiterten Knopfstück. Bei Betrachtung dieser Figur erblickt man sogleich, dass der Achsenfaden mit seinem gabeligen Ende nicht ganz bis zum hinteren Rand des Kopfes reicht, sondern, wie es immer der Fall ist, durch einen Zwischenraum von demselben getrennt ist. - Beim Schwein glaubte ich früher selbst zwei feine Fäden im Zwischenraum zwischen Schwanz und Kopf gesehen zu haben (13, p. 28). "Diese Fäden", sagte ich an der betreffenden Stelle, "lagen neben einander und divergirten ein wenig in ihrem ganz kurzen Verlauf bis an den Kopf". Nach meinen früheren Notizen kann ich hier hinzuftigen, dass jeder derselben an Samenkörpern, deren Kopf abgefallen war, mit einer dunklen und stark lichtbrechenden, knöpfchenähulichen Verdickung - ganz so wie es Ballowitz angiebt - endigte (Fig. 57, eine meiner alten genauen, aber früher nicht publicirten Figuren, wo sich dieses Verhalten sehr schön zeigt). Dass diese Verdickungen den Seitentheilen vom Knopfsttick des Achsenfadens bei der Ratte entsprechen, ist hinlänglich sicher, und dass die zwei Fäden von der zunächst dahinter liegenden Partie des Achsenfadens gebildet sind, ist auch unzweifelhaft. Wenn ich nun glaubte, dass diese Fäden die Partie zwischen Kopf und Schwanz einnähmen, so lag die Ursache davon wohl in folgenden Umständen. Wie einige meiner alten Figuren vermuthen lassen, so ist diese Partie bei den Samenkörpern des Schweines nicht immer deutlich; in gewissen Fällen kann der Schwanz gerade an den Kopf stossen, so dass ein Zwischenraum nicht vorhanden ist oder vielleicht richtiger: ein solcher kommt zwar vor, ist aber so klein, dass er sich der Beobachtung entzieht. Da ich denselben nicht entdeckte, so verfiel ich in den nämlichen Irrthum, wie nun Ballowitz, indem ich den hinter dem Knöpfchen liegenden Theil mit der Partie, die sich sonst zwischen dem Knöpfchen und dem Kopf findet, verwechselte.

4. Mensch.

Da die kleinen Samenkörper des Menschen ein für die Untersuchung nur wenig günstiges Object darbieten, musste es sehr befremden, dass Gibbes (14) gerade bei diesen das von ihm erwähnte Gebilde vollständig beobachtet habe. Die ziemlich rohe

Figur dreier Samenkörper, die seinen Befund illustrirt, zeigt sowohl einen längs des ganzen Schwanzes verlaufenden, wellenförmigen Faden als auch die noch feinere durchsichtige Membran, an deren freiem Rand dieser Faden situirt sein soll. Die Membran hat er doch wohl kaum direct beobachtet. Ich habe weder Membran noch Randfaden zu entdecken vermocht und behaupte, dass keins von beiden in der That existirt. Die Samenkörper des Menschen stimmen, soweit meine Beobachtungen reichen, hinsichtlich ihrer Structur mit denjenigen der oben genannten Säugethiere vollkommen überein. Ohne Schwierigkeit entdeckt man, dass das Verbindungsstück einen feinen, geradlinigen Achsenfaden enthält, der auch hier mit einem viel stärker lichtbrechenden Knöpfchen endigt (Fig. 58, Af der Achsenfaden, isoliert, Kn das Knöpfchen). Der Achsenfaden widersteht in hohem Grad der Zersetzung durch Fäulniss, während der ihn umgebende Theil, wie der Spiralfaden der Samenkörper der Ratte, des Pferdes und auch des Schafes, leicht angegriffen wird. Nachdem dieser Theil ganz verschwunden, findet man den übrig bleibenden Achsenfaden mit ganz reinen und scharfen Contouren. Dass die den Achsenfaden umgebende Partie, welche sich so leicht auflöst, von einem Spiralfaden gebildet ist, davon habe ich mich allerdings nicht direct überzeugen können, indem ich nicht einen Spiralfaden abgelöst gesehen habe; da indessen diese Partie, ebenso wie bei den Samenkörpern der anderen Säugethiere, eine dichte Querstreifung zeigte, und da ferner auch in mehreren Fällen, wo die Streifen weiter von einander lagen, eine spiralähnliche Form zum Vorschein kam, so ist das Vorhandensein eines Spiralfadens im höchsten Grade wahrscheinlich.

Einen solchen in langgestreckte Windungen gelegten Spiralsaum, wie ihn Krause (16, 23) abbildet, und welcher am Hauptstück herabläuft, habe ich nicht gefunden. Das Hauptstück hatte ein ganz homogenes Aussehen. Kommt ein Spiralfaden am Hauptstück vor, was höchst wahrscheinlich ist, so kann ich nur annehmen, dass derselbe den Achsenfaden mit sehr dicht an einander liegenden Windungen umgiebt, so dass dieselben für das Auge zu einem scheinbar homogenen Beleg zusammenfliessen.

Indem ich biermit diese Darstellung der Structur der Samenkörper der Säugethiere abschliesse, möchte ich noch der interessanten Bilder Eimer's (8) Erwähnung thun, denen zufolge das Verbindungsstück aus einem Centralfaden (dem Achsenfaden) und einem diesen umgebenden Protoplasmamantel, der häufig einen gegliederten Bau zeigt d. h. in eine Reihe annähernd kubischer Portionen abgetheilt ist, gebildet sein soll. Wenn ich von den Samenkörpern der Fledermäuse absehe, so kann ich jetzt keinen Zweifel hegen, dass diese "Glieder" in der That nichts anderes sind als die dicht an einander liegenden Windungen, sammt dem Knöpfchen, welches das vorderste "Glied" In Eimer's Figuren von der Gliederung der repräsentirt¹). Samenkörper des Ochsen und Hermelins erkennt man ohne Weiteres eine solche Streifung, wie bei der Ratte, dem Pferde oder Schafe (8, Taf. V, Fig. 6, 8). In anderen Figuren hat Eimer die Glieder als grössere quadratische Stücke abgebildet. Ich bin tberzeugt, dass dieses abweichende Aussehen der Eimer'schen Abbildungen, die übrigens etwas schematisch sind, lediglich von der verschiedenen Einstellung, bei der die Windungen beobachtet sind, herrührt. Die ersteren Figuren sind bei tieferer, die letzteren bei höherer Einstellung, wobei die Windungen stark lichtbrechend erscheinen, gezeichnet worden. Aber dieser starke Glanz, der vom Achsenfaden und Spiralfaden zugleich herrührt, bewirkt, dass die Windungen grösser erscheinen. Die Glieder in Eimer's Fig. 6 würden beispielsweise bei höherer Einstellung ungefähr so dick wie in seiner Fig. 5, A sein; wenn sie etwas weiter von

¹⁾ Eimer's Gliederung habe ich einmal früher (13) bei ein paar Säugethieren erwähnt. "Ich habe diese Gliederung", schrieb ich damals, "an entwickelten Samenfäden des Pferdes und des Schweines beobachtet. An weniger entwickelten Samenfäden fand sich keine" (l. c. p. 30). Diese Worte sind mir selber aufgefallen; ich habe daher meine alten Notizen, denen die Beschreibungen der Abhandlung entnommen, nachgesehen und dort gefunden, dass es die Samenkörper aus Testes sind, an denen die Gliederung beobachtet wurde; der obige Ausdruck "entwickelt" bezieht sich lediglich auf Samenkörper, die im Uebrigen ihre fertige Form erreicht haben, nicht auf die völlig reifen Samenkörper der Vasa deferentia. Meine Untersuchungen in Betreff der Gliederung waren damals, wie ich ausdrücklich bemerkte, noch nicht vollständig und führten auch nicht zum richtigen Resultate. Nur in einer Note machte ich darauf aufmerksam, dass in einem Falle, bei den Samenkörpern des Schafes, die nach einander folgenden Windungen des Spiralfadens einer Reihe Glieder täuschend ähnlich sahen.

einander lägen, so würden sie sich ungefähr wie in seiner Fig. 11, B zeigen; wären dieselben ein wenig grösser, oder wäre, mit anderen Worten, der Spiralfaden etwas gröber, so würden sie ein ähnliches Aussehen wie die seiner Fig. 7 A darbieten.

In Betreff der Glieder des stark abgeplatteten Verbindungsstückes der Samenkörper der Fledermäuse darf ich mich zur Zeit, ohne Autopsie, nicht aussprechen. Nach Eimer soll das Verbindungsstück nicht allein bei den Fledermäusen, sondern auch bei anderen Säugethieren abgeplattet sein, was durch Fürst's Beschreibungen und Figuren (29) bestätigt wird. Diese Abplattung muss doch bei den von mir untersuchten Thieren jedenfalls sehr unbedeutend sein. An den Samenkörpern des Pferdes, die ich speciell in dieser Beziehung auf's neue untersucht habe, war gar keine Abplattung wahrzunehmen¹).

¹⁾ Eimer vermuthet, dass schon Dujardin (1), 1837, die Glieder geschen hat, und diese Vermuthung ist wohl auch richtig; freilich scheinen seine Figuren von den Samenkörpern der Maus dem wirklichen Verhältniss nicht zu entsprechen (vergl. die neueren und naturgetreueren Figuren Leydig's, 19, und A. v. Brunn's, 21). Dann hat Kölliker (3) nach einander folgende Stückchen, theils am Verbindungsstück, theils auch am Hauptstück der Samenkörper des Ochsen beobachtet; die Samenkörper waren zum Theil degenerirt, und die Abtheilung in Stückchen bietet einige Unregelmässigkeiten dar, bezieht sich aber doch wohl auf Spiralwindungen (nach Kölliker soll die Abtheilung in Stückchen selbst ein Degenerationsphänomen sein — eine Angabe, die neulich von Barfurth (27), welcher die Arbeiten Eimer's u. A. nicht berücksichtigt, wiederholt ist). Schweigger-Seidel (5) machte eine åhnliche Beobachtung am Verbindungsstück der Samenkörper des Schafes, die indessen ebenfalls deutliche Zeichen von Degeneration zeigten. Eimer (8) hat das Verdienst, zuerst nachgewiesen zu haben, dass die Gliederung des Verbindungsstückes den frischen Samenkörpern zukommt. Später bildet Renson (18) die Gliederung des Verbindungsstückes von Samenkörpern des Kaninchens ab. Schliesslich beschreibt A. v. Brunn (21) die Querstreifung des Verbindungsstückes bei der Maus, ohne jedoch deren wahre Bedeutung n erkennen; er neigt zu einer ähnlichen Ansicht wie Eimer hin. Er findet dass die Querstreifung einem Entwickelungsstadium angehört und vermuthet mit Recht in Betreff eines Theiles der Eimer'schen Abbildungen, dass dieselben nur Entwickelungsformen darstellen. Ohne Zweifel ist es ein allzu starker und nicht richtiger Ausdruck, wenn Eimer sagt, dass "das Auftreten der Gliederung durchaus nicht durch die Oertlichkeit des Geschlechtsapparats, welcher das Object entnommen worden, bedingt wäre" (Eimer 8, p. 99).

Literaturverzeichniss.

1) Dujardin, Sur les Zoospermes des Mammifères et sur ceux du Cochon d'Inde en particulier (Annales des Sciences Naturelles, 2^{ème} série, tome VIII, 1837).

2) Czermak, Ueber die Spermatozoiden von Salamandra atra (Uebersicht der Arbeiten der Schlesischen Gesellsch. f. vaterländische Cultur im Jahre 1848).

3) A. Kölliker, Physiologische Studien über die Samenflüssigkeit (Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. VII, 1856).

4) Grohe, Ueber die Bewegung der Samenkörper (Virchow's Archiv, Bd. XXXII, 1865).

5) Schweigger-Seidel, Ueber die Samenkörperchen und ihre Entwicklung (Archiv f. mikroskopische Anatomie, Bd. I, 1865).

6) V. v. Ebner, Untersuchungen über den Bau der Samenkanälchen und die Entwicklung der Spermatozoiden bei den Säugethieren und beim Menschen (Rollet's Untersuchungen aus dem Institute für Physiologie und Histologie, Graz 1871).

7) Fr. Merkel, Erstes Entwickelungsstadium der Spermatozoiden (Untersuchungen aus dem anatomischen Institut zu Rostock, 1874).

8) Eimer, Untersuchungen über den Bau und die Bewegung der Samenfäden (Verhandl. d. physikal.-medicin. Gesellsch. in Würzburg. N. F. Bd. VI, 1874).

9) A. v. Brunn, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Samenkörper (Archiv f. mikroskopische Anatomie, Bd. XII, 1876).

10) Miescher, Die Spermatozoen einiger Wirbelthiere (Verhandl. der naturforschenden Gesellsch. in Basel, Bd. VI, 1878).

11) Helman, Ueber die Entwickelung der Spermatozoen der Wirbelthiere. Inaug.-Diss. Dorpat, 1879.

12) H. Gibbes, On the Structure of the Vertebrate Spermatozoon (Quarterly Journ. of Micr. Science, N. S., Vol. XIX, 1879).

13) O. S. Jensen, Die Structur der Samenfäden. Bergen 1879.. (Bei Friedländer zu haben.)

14) H. Gibbes, On the Structure of the Spermatozoon (Quarterly Journ. of Micr. Science, N. S., Vol. XX, 1880).

15) W. Krause, Zum Spiralsaum der Samenfäden. — Heneage Gibbes, On human spermatozoa (Biol. Centralblatt, I. Jahrg., Nr. 1, 15. April 1881).

16) Derselbe, Nachträge zum ersten Bande des Handbuches der menschl. Anatomie von C. F. T. Krause (3. Aufl.), 1881.

17) Retzius, Zur Kenntniss der Spermatozoen (Biologische Untersuchungen, 1881).

18) Renson, De la spermatogenèse chez les Mammifères (Archives de Biologie, Tome III, 1882).

19) Leydig, Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere. Bonn 1883, p. 113 und 153.

20) O. S. Jensen, Récherches sur la Spermatogénèse (Archives de Biologie, Tome IV, 1883), p. 73 u. 74, Anm.

21) A. v. Brunn, Beiträge zur Kenntniss der Samenkörper und ihrer Entwicklung bei Säugethieren und Vögeln (Archiv f. mikroskopische Anatomie, Bd. XXIII, 1884).

22) G. Romiti, Notizie anatomiche IX. Sulla struttura dei Nemaspermi nell' uomo. Estratto dal Bollet. della Soc. tra i cultori delle scienze mediche in Siena. 1884. Ann. II. — Referat von W. Krause im Jahresbericht über die Leistungen und Fortschritte in der gesammten Medicin für 1885.

23) W. Krause, Der Spiralsaum der Samenfäden (Internationale Monateschrift f. Anatomie u. Histologie, Bd. II, 1885).

24) H. H. Brown, On Spermatogenesis in the Rat (Quarterly Journal of Micr. Science, N. S., Vol. XXV, 1885).

25) Platner, Die Struktur und Bewegung der Samenfäden bei den einheimischen Lungenschnecken. Inaug.-Diss. Göttingen 1885. Nachtrag.

26) Derselbe, Ueber die Spermatogenese bei den Pulmonaten (Archiv f. mikroskopische Anatomie, Bd. XXV, 1885, p. 579).

27) Barfurth, Biologische Untersuchungen über die Bachforelle (Archiv f. mikroskopische Anatomie, Bd. XXVII, 1886).

28) O. S. Jensen, Ueber die Struktur der Samenkörper bei Säugethieren, Vögeln und Amphibien (Anatomischer Anzeiger, I. Jahrg., 1886).

29) C. M. Fürst, Bidrag till kännedomen om sädeskropparnas struktur och utveckling (Nordiskt medicinskt Arkiv, Bd. XIX, 1887).

30) Ballowitz, Zur Lehre von der Struktur der Spermatozoën (Anatomischer Anzeiger, I. Jahrg., 1886).

31) v. la Valette St. George, Spermatologische Beiträge. Vierte Mittheilung (Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. XXVIII, 1887, p. 10).

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXII-XXIV.

Bedeutung der Buchstaben.

Af Achsenfaden. E Endstück. H Hauptstück. hs Hakenspitze. hst Hakenstäbchen. ka Kopfkappe. Kn Knöpfchen des Achsenfadens. Ks Kopfscheibe. S scheibenförmiges Gebilde am hinteren Ende des Verbindungsstückes. Sf Spiralfaden. V Verbindungsstück. z bloss vom Achsenfaden eingenommene Partie zwischen Verbindungsstück und Hauptstück.

O. S. Jensen: -

Wo nichts anderes bemerkt, sind die Samenkörper frisch in Kochsalzlösung von $0,60'_0$ beobachtet.

Tafel XXII.

Ratte (Mus decumanus, Pall.).

Fig. 1-17. Noch nicht ganz reife Samenkörper aus den Hoden.

- Fig. 1. Samenkörper mit schräg gestellten Streifen am Verbindungsstück (V).
- Fig. 1*. Hinterster Theil des Schwanzes mit winkelförmig gebogenem Endstück (E). Alterirt (?).
- Fig. 2. Hinterster Theil des Verbindungsstückes (V) nebst einem Theil des Hauptstückes (H). Stark vergrösserte Zeichnung.
- Fig. 3. Vorderer Theil des Verbindungsstückes nach kurzem Verweilen in 0,6% Kochsalzlösung; bei * ausgezogene Windungen.
- Fig. 4. Ein Theil des Verbindungsstückes mit abgelöstem Spiralfaden. Aqua destillata.
- Fig. 5. Ein Theil des Verbindungsstückes; die Querstreifen nur auf kürzeren Strecken erhalten; der theilweise abgelöste Spiralfaden hat sich ausgestreckt und bildet grosse Windungen. Maceration in Kochsalzlösung von 0,6%.
- Fig. 6. Ein Theil des Verbindungsstückes. Macerationsbild (siehe p. 384 u. f.). Kochsalzlösung von 0,6%.
- Fig. 7. Vorderer Theil des Achsenfadens mit einem kleinen Rest vom Spiralfaden (Sf). Maceration in Kochsalzlösung von 0,6%.
- Fig. 8. Kopf und ein Theil des Verbindungsstückes, letzteres etwas alterirt (der Spiralfaden theilweise abgelöst); s heller Längsstreifen (Lumen) im Achsenfaden. Kochsalzlösung von 0,6%.
- Fig. 9. Vorderster Theil des Verbindungsstückes.
- Fig. 10. Mittlerer Theil des Verbindungsstückes. Essigsäure von 1%.
- Fig. 11. Vorderster Theil des Achsenfadens. Essigsäure von $1^{0}/_{0}$.
- Fig. 12. Hinterster Theil des Achsenfadens (Af) nebst einem Theil des Hauptstückes (H). Essigsäure von $1^{0}/_{0}$.
- Fig. 13. Ein Theil des Verbindungsstückes (V) und des Hauptstückes (H); der Achsenfaden auf einer Strecke bei x entblösst und der Länge nach in zwei Hälften gespalten. Selbstmaceration.
- Fig. 14. Hinterer Theil des Verbindungsstückes mit zahlreicheren und näher an einander gerückten Windungen (vergl. Fig. 2).
- Figg. 15 u. 16 illustriren zwei spätere Zustände, wo die Windungen am Verbindungsstück (V) noch zahlreicher und dichter zusammengerückt (Fig. 15), bis sie schliesslich eine homogene Masse zu bilden scheinen (Fig. 16).
- Fig. 17. Samenkörper, wo die zahlreicheren und dichter an einander gelegenen Windungen am vorderen Theil des Verbindungsstückes (V) einen scheinbar homogenen Beleg bilden.



Untersuchungen über die Samenkörper der Säugethiere etc.

- Figg. 18 u. 19 zeigen die Querstreifen am Hauptstück (H). Epididymis. Sublimat von 2-3%.
- Fig. 20. Ende eines abgebrochenen Hauptstückes mit entblösstem Achsenfaden (Af). Epididymis. Sublimat von 2-3%.
- Figg. 21 u. 22. Samenkörper aus Vasa deferentia. Kopf in Flächenansicht; a die untere, b die obere Kante des Kopfes; kr hinterer Rand der Kopfkappe. * (in Fig. 22) Grenze zwischen dem eigentlichen Kopf und der Hakenspitze; siehe p. 406, Anmerkung. s durchscheinender, heller Längsstreifen (Lumen) im Achsenfaden.
- Fig. 23. Kopf, von der unteren (convexen) Kante gesehen. Vasa deferentia.
- Fig. 24. Kopf, von der unteren (convexen) Kante und halb von der Fläche gesehen. Vasa deferentia.
- Fig. 25. Nach oben gerichtetes Ende einer abgebrochenen Hakenspitze, in stark vergrössertem Maassstabe. Vasa deferentia (?).
- Fig. 26. Kopf eines noch nicht ganz reifen Samenkörpers. Testes.
- Fig. 27. Kopf in einem ein wenig früheren Stadium, mit anhängender Cytoplasma-Ansammlung (C).
- Fig. 28. Kopf in demselben Stadium wie Fig. 27, von der unteren (convexen) Kante gesehen. C die Cytoplasma-Ansammlung.
- Fig. 29. Kopf in demselben Stadium wie Fig. 26, mit anhängender Cytoplasma-Ansammlung (C), die durch Alteration in Kochsalzlösung von 0,6% aus ihrer Lage gebracht und einen Klumpen um den hakenförmig gebogenen Theil des Kopfes bildet.

Tafel XXIII.

Ratte (Mus decumanus, Pall.).

- Fig. 30. Spaltung des Achsenfadens in zwei Hälften (I, II) auf der ganzen Strecke des Verbindungsstückes. Noch nicht ganz reifer Samenkörper aus den Hoden. Essigsäure von 1%.
- Fig. 31. Ein Theil der vorigen Figur in vergrössertem Maasstabe.
- Fig. 32 u. 33. Noch nicht ganz reife Samenkörper, deren Achsenfaden sich im Bereich des Verbindungsstückes in mehrere feinere Fasern gespalten hat. Essigsäure von 1%. Fig. 32: Spaltung des Achsenfadens in zwei Hälften, von denen die eine wiederum in mehr oder weniger feine Fasern gespalten ist. a der Haupttheil dieser Hälfte;
 b, c, d abgespaltene, viel feinere Fasern; c und d überaus fein; d bildet eine Schlinge. Fig. 33: Spaltung des Achsenfadens in drei dickere (a, b, c) und mehrere dünnere Fasern; b und c haben sich bei b*, c* und c** abermals in zwei gleich dünne Fasern getrennt.
- Fig. 34. Ausgebildeter Kopf nach Zusatz von $2-30_0$ Kalilauge. Vasa deferentia.
- Fig. 35. Kopf, noch nicht ganz entwickelt. Testes.
- Fig. 36. Ausgebildeter Kopf; * Grenze zwischen dem eigentlichen Kopf und der Hakenspitze. Epididymis. Eisenperchloridtinctur.

Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. 30.

 $\mathbf{28}$

O. S. Jensen:

- Fig. 37. Ausgebildeter Kopf; Differentiirung in Wandschicht und Inhalt. Vasa deferentia. Frisch in Kochsalzlösung von 0,6% und Färbung mittelst wässerigen Säurefuchsins.
- Fig. 38. Ausgebildeter Kopf; Differentiirung der Wandschicht in eine vordere und hintere Partie; g die schräg verlaufende Grenze zwischen denselben. Vasa deferentia. Goldchlorid von 1%.

Tafel XXIV.

- Fig. 39-44. Noch nicht ganz reife Samenkörper der Ratte (Mus decumanus, Pall.).
- Fig. 39. Durch abwechselnden Druck auf das Deckgläschen hervorgerufene Spaltung des Achsenfadens in einen Wirrwarr von gebogenen und geschlungenen, mehr oder weniger feinen Fasern; h E hinteres Ende des Verbindungsstückes. Am Kopf sieht man die abgelöste Kopfkappe (ka). Essigsäure von 1 %.
- Fig. 40 zeigt das Knöpfchen des Achsenfadens, aus zwei Abschnitten, a und b, bestehend. Essigsäure von 1 ⁰/₀.
- Fig. 41. Scheinbare Zusammensetzung jeder dieser Abschnitte aus zwei besonderen Theilen. Aus einem Präparat, das einen Tag in 1% Essigsäure gelegen.
- Fig. 42. Spaltung des Achsenfadens in feinere Fasern am Ende eines abgebrochenen Verbindungsstückes. Aus einem gefrorenen Hoden, mehrere Stunden nach dem Tode des Thieres¹).
- Fig. 43. Gedachter Querschnitt des Achsenfadens. a, a die beiden Hälften dieses Fadens, welcho längs der Linien *, * mittelst Kittsubstauz verbunden sind und von denen jede wiederum aus mehreren, längs der radiären Linien in jeder Hälfte zusammengekitteten, grösseren Theilen besteht; 1 Lumen des Achsenfadens.
- Fig. 44. Copie von Fig. 16 in "Structur der Samenfäden, 1879"; nur ein Theil des Verbindungsstückes ist hier wiedergegeben; bei x Spaltung des Achsenfadens in seine zwei Hälften. Selbstmaceration.

Fig. 45-55. Pferd.

- Fig. 45. Noch nicht entwickelter Samenkörper aus den Hoden, mit spiralgewundenem Verbindungsstück (V). Das Hauptstück (H) nur theilweise abgebildet.
- Fig. 46. Ein do., nach kurzem Hinliegen in 0,6% Kochsalzlösung; die Ablösung des Spiralfadens am Verbindungsstück begonnen.
- Fig. 47. Ein do.; der Spiralfaden hat sich durch einen weiteren Zwischenraum vom Achsenfaden getrennt. Aqua destillata.

¹⁾ Die Ratte war in der Nacht getödtet worden und wurde am folgenden Tag untersucht. (Mittlerweile waren die Hoden in der Winterkälte gefroren).

Untersuchungen über die Samenkörper der Säugethiere etc. 425

- Fig. 48. Ein do., dessen Spiralfaden am Verbindungsstück durch Maceration in Kochsalzlösung von 0,6 % overschwunden ist.
- Fig. 49. Weiter entwickelter Samenkörper aus den Hoden; die Windungen am Verbindungestück zahlreicher und näher an einander gelegen.
- Figg. 50 u. 51 Gleichfalls weiter entwickelte Samenkörper; die Windungen des Spiralfadens durch Alteration in 0,6 % Kochsalzlösung zum Theil ausgezogen und etwas weiter geworden.
- Fig. 52. Aehnliches Stadium; man sieht das eigenthümliche scheibenförmige Gebilde (S) am Ende des Verbindungsstückes. In Betreff der Windungen ist übrigens auch hier eine Alteration eingetreten; am vorderen Theil des Verbindungsstückes waren die Windungen nicht deutlich zu beobachten. Der Kopf zeigt sich von der Kante. Kochsalzlösung von 0,6 %.
- Fig. 53. Ein Samenkörper aus den Hoden, wo der Spiralfaden des Verbindungsstückes durch Maceration in Kochsalzlösung von 0,6% verschwunden, während sich das scheibenförmige Gebilde (S) erhalten hat.
- Fig. 54. Fast völlig ausgebildeter Samenkörper aus den Hoden.
- Fig. 55. Samenkörper aus Epididymis.
- Fig. 56. Samenkörper des Schafes. Epididymis.
- Fig. 57. Samenkörper des Schweines: Vorderster Theil des Verbindungsstückes, bei niedriger Einstellung gesehen. Vasa deferentia. Jodserum.
- Fig. 58. Samenkörper des Menschen. Vorderer Theil des Schwanzes mit im Bereich des Verbindungsstückes entblösstem Achsenfaden (Af). Testes. Maceration in Kochsalzlösung von 0,6%.
- Fig. 59. Ein junger Samenkörper des Menschen, wo der Achsenfaden des Verbindungsstückes (Af) vom noch nicht umgebildeten Cytoplasma umhüllt ist und durch dieses hindurchscheint. Jodserum.

Spermatologische Beiträge.

Von

v. la Valette St. George.

Fünfte Mittheilung.

Hierzu Tafel XXV.

Ueber die Bildung der Spermatocysten bei den Lepidopteren.

Wie ich mir bereits in der letzten Mittheilung¹) hervorzuheben gestattete, habe ich schon vor langen Jahren und seitdem wiederholt nachgewiesen, dass bei den Insekten "die Cystenhaut durch eine Aneinanderlagerung einzelner Zellen zu Stande komme". Als Untersuchungsobjecte dienten mir Tenebrio molitor, Ranatra linearis und zuletzt Phratora vitellinae sowie insbesondere Ilybius fenestratus, der mir über die erste Entwickelung der Spermatocysten sehr instructive Bilder lieferte, welche die Theilung der Spermatogonie, von 0,015 mm Grösse, in Spermatocyten und Cystenzellen mit den Cystenkernen zeigten a. a. O. Taf. IV, Fig. 50-53. Auch im vorigen Sommer und Herbste gewann ich eine Anzahl darauf bezüglicher Präparate, über welche ich hier kurz referiren möchte.

Sie sind den Raupen von Cossus ligniperda, Pieris napi, Sphinx ligustri, Phragmatobia fuliginosa, Mamestra persicariae und Gastropacha rubi entnommen.

Die paarigen Hoden des Weiden-Holzbohrers fand ich 4 mm lang, 2,5 mm breit, in vier Fächer getheilt.

Es gelang mir, ganz junge Spermatocysten herauszupräpariren, welche die Entwickelung der Cystenhaut sehr schön zur Anschauung brachten.

¹⁾ v. la Valette St. George, Spermatologische Beiträge. Vierte Mittheilung. Archiv f. mikroskop. Anatomie Bd. 28, 1886, p. 2 u. f.

Ich habe sie auf Taf. XXV, Fig. 1 abgebildet.

Die kleinste, Fig. 1 a, scheint eben durch Theilung der Spermatogonie hervorgegangen. Sie enthielt zwei Zellen. Die eine derselben war gross und zeigte einen körnigen Kern mit grossem, runden Körnkörperchen, die andere lag ihr seitlich an und liess einen ovalen, glänzenden, glatten Kern erkennen.

Ein offenbar darauf folgendes Stadium, Fig. 1 b, wurde durch eine Spermatocyste mit zwei Spermatocyten und einer Cystenzelle mit Kern repräsentirt. Weiterhin fand ich eine grössere Spermatocyste mit drei Spermatocyten und zwei Cystenkernen. Fig. 1 c.

In diesen Bildern wird man eine überraschende Aehnlichkeit finden mit dem von mir früher über diesen Gegenstand Dargestellten.

Nachdem ich bereits in meiner zweiten Mitteilung über die Genese der Samenkörper die Entstehung der Spermatocysten genau beschrieben hatte, gab ich in der darauf folgenden genaue Abbildungen von jungen Spermatocysten, ihren Cystenzellen, welche die Cystenhaut zusammensetzen und deren Kernen.

Weder Gilson¹) hat diese Angaben beachtet, noch scheint es Wielowieyski²) für nöthig gehalten zu haben, sich über dieses Thema etwas näher zu informiren; er würde wohl sonst gefunden haben, dass seine vermeintliche Entdeckung schon vor langer Zeit bekannt war, wie manches Andere, von dem seine Arbeit handelt.

Auf meine letzte Bearbeitung dieses Gegenstandes habe ich bereits eingangs dieser Mittheilung verwiesen. Vergleicht man die an jenem Orte gegebenen Abbildungen über die Entwickelung der Spermatocysten von Il y bius fenestratus Taf. IV. Fig. 50-53, so wird die grosse Aehnlichkeit derselben mit den eben beschriebenen Objecten gewiss nicht zu verkennen sein.

Beide Präparate zeigen in gleicher Weise das erste Theilungsstadium der Spermatogonie, aus welchem die erste Spermatocyte mit grossem, körnigem Kerne hervorgeht nebst der ersten Cystenzelle, durch ihren grossen, platten, fast die ganze Zelle ausfüllenden Kern characterisirt.

1) G. Gilson, Étude comparée de la spermatogénèse chez les arthropodes. La cellule. Tome I.

2) H. de Wielowieyski, Observations sur la spermatogénèse des Arthropodes p. 8.

Bei etwas älteren Spermatocysten, deren wandständige Spermatocyten sich rasch vermehrt haben, kann es vorkommen, dass die Cystenhaut sehr dünn wird und ihre Kerne, durch den Cysteninhalt verdeckt, sich der Beobachtung entziehen. Fig. 1 c.

Im weiteren Wachsthum der Spermatocyste erscheint die Cystenhaut oft recht dick, mit feinkörnigem Inhalt und zahlreichen Cystenkernen versehen. Fig. 2.

Auch aus dem viertheiligen, 2 mm langen und 1 mm breiten Hoden der Raupe des Rübenweisslings erhielt ich instructive Bilder von Spermatocysten. Fig. 3 stellt eine junge Spermatocyste dar mit wenig Spermatocyten und zwei Cystenzellen; Fig. 4 lässt noch sehr schön die Zusammensetzung der Cystenhaut aus einzelnen Cystenzellen erkennen.

Ein ähnliches Bild giebt Fig. 5; doch scheinen hier die einzelnen Zellen, welche die Cystenhaut zusammensetzen, bereits mit einander verwachsen. Die Körnchen der dicken Cystenhaut liessen eine lebhafte Molecularbewegung erkennen.

Sehr geeignet zum Studium der Spermatogenese fand ich den Ligusterschwärmer. Der Hoden seiner Raupe war 4 mm lang, 3 mm breit und besass einen centralen Ausführungsgang.

Cystenhaut und Cystenkerne traten sehr schön hervor. Fig. 6 und 7.

Der 1,5 mm grosse, runde, braunrothe Hoden des Zinnober-Bärenspinners, dessen Raupe ich noch Ende Oktober zergliederte, liess die Structur der Spermatocysten sehr gut erkennem.

Es gelang mir sogar, zusammenhängende Stücke von denselben abzutrennen. Fig. 8.

Spermatocysten, von oben gesehen, zeigten noch recht deutlich die Abgrenzungslinien der die Cystenhaut zusammensetzenden, einzelnen Zellen mit ihren Kernen, deren Kernkernc aus unregelmässigen Klümpchen bestanden. Fig. 9.

Die Raupe der Flohkrauteule besass einen 2 mm langen, 1 mm breiten Hoden mit vier Abtheilungen. Die Spermatocysten enthielten vielfach kleine, fettartig glänzende Tröpfchen zwischen den Spermatocyten. Fig. 10.

Die schönsten Präparate erhielt ich von der Raupe des Brombeerspinners. Fig. 11.

Alle von mir untersuchten Schmetterlingsraupen hatten in

Spermatologische Beiträge.

ihren älteren Spermatocysten das Besondere und von den Käfern Verschiedene, dass die Vermehrung der Spermatocyten sich als eine von der Peripherie der Cyste ausgehende erwies, demnach der optische Durchschnitt im Innern der Spermatocyste einen Hohlraum zeigte, was übrigens bereits bekannt ist und hier nur constatirt werden soll.

Neu hingegen war mir die Beobachtung, dass die Spermatocysten der von mir untersuchten Lepidopteren gar häufig kürzere oder längere, breitere oder schmälere Fortsätze zeigten.

Meist reissen diese bei der Präparation ab; unter recht sorgsamer Behandlung gelingt es jedoch nicht selten, sie recht schön zur Anschauung zu bringen.

Dergleichen breitere Fortsätze, welche unmittelbar von der Cystenhaut auszugehen schienen und gerade, wie diese, feine Körnchen mit Molecularbewegung zeigten, habe ich auf Fig. 8 und 10 abgebildet.

Bei Gastropacha rubi fand ich lange, dünne, mit Kernen versehene Fortsätze, welche mit breiter Basis, deutlich abgesetzt, von der Follikelhaut ihren Ursprung nahmen und mit benachbarten Spermatocysten in Zusammenhang traten. Fig. 11.

Die Bedeutung dieser Anhänge ist offenbar die, unter den einzelnen Spermatocysten eine Verbindung herzustellen.

Ob diese Fäden, ebenso wie die Zellen der Cystenhaut, aus einer Abspaltung der Spermatogonie hervorgehen, habe ich nicht ermitteln können.

Vielleicht ersetzen sie die Follikelhaut und dienen, wie jene, dazu, die einzelnen Spermatocysten gegen einander zu fixiren.

Die physiologische Bedeutung der Cystenhaut scheint mir leicht ersichtlich.

Sie soll zunächst ihren Inhalt: eine gewisse Summe von Spermatocyten, räumlich abgrenzen und gleichzeitig der Reife entgegen führen.

Es können durch diese Einrichtung Spermatocysten die verschiedenen Stadien der Entwickelung ihres Inhalts ungestört nebeneinander durchlaufen, während auf der andern Seite für die ganze Dauer der Brunstperiode stets eine grössere Zahl von reifen Spermatosomen zur Befruchtung der Eier in Vorrath gehalten wird.

Auf das Vorkommen ähnlicher Verhältnisse in anderen Klassen

des Thierreiches hat jüngst Waldeyer in einer meisterhaften, ebenso gründlichen wie geistvollen, dabei durchaus objectiv gehaltenen Zusammenfassung der über die Spermatogenese gewonnenen Untersuchungsresultate hingewiesen ¹).

Offenbar dienen die "Deckzelle" der Schwämme, der "Cytophor" der Würmer, und Mollusken, die "Cystenzelle" der Plagiostomen, wie die "Fusszelle" der Säugethiere, welche alle am letzten Ende aus der Spermatogonie hervorgehen, demselben Zwecke: der Befestigung der Spermatogemme und sind in demselben Sinne aufzufassen, wie die Cystenzellen der I:secten.

Sie bilden einen integrirenden Theil der Spermatogemmen — als eine solche ist auch der Inhalt der Spermatocyste aufzufassen — und dürfen nicht für etwas neben derselben bestehendes gehalten werden. Die Spermatocyten bleiben meinen Erfahrungen nach seit ihrer ersten Abspaltung von der Spermatogonie bis zu ihrer vollständigen Entwickelung zu Spermatosomen in Vereinigung mit diesen Vorrichtungen, welche ihren Zusammenhalt bewirken und, wie ich gern zugeben will, vielleicht auch eine nutritive Bedeutung besitzen.

An eine spätere Einwanderung der Samenzellen in die Stützzelle — in neuester Zeit "Kopulation" genannt — glaube ich nimmermehr, wie ich mich auch bereits vor Jahren dagegen ausgesprochen habe -- und muss diese Ehe für durchaus illegitim halten, als ein Phantasiegebilde ihrer, wenn auch im Uebrigen um die Spermatogenese sehr verdienter Autoren.

Damit fällt dann der Merkel'sche Begriff der Stützzelle fort, wenn diese auch selbst, als zu Recht bestehend, bleiben muss.

Es geht damit, wie mit den "Spermatoblasten", welche Bezeichnung jetzt bald in diesem, bald in jenem Sinne gebraucht wird — vor Allem aber die frühere Bedeutung, welche ihnen v. Ebner beigelegt hatte, verlieren musste. Diese lag ja doch wesentlich darin, dass jener Forscher die von ihm an meisterhaften Präparaten beschriebenen "Spermatoblasten" durch endogene Kernbildung die Samenkörper in sich entwickeln liess.

Diese Auffassung hat denn auch Hensen²) wiedergegeben,

1) Waldeyer, Ueber Bau und Entwicklung der Samenfäden. Anatomischer Anzeiger. II. Jahrg. Nr. 12, 1887, p. 345.

2) Hensen, Physiologie der Zeugung in Hermann, Handbuch der Physiologie. Bd. VII, 1881, p. 77 u. f.

Spermatologische Beiträge.

ohne meine, von ganz anderen Gesichtspunkten ausgehende Darstellung der Spermatogenese zu beachten; er meint nur "ich stimme nicht ganz mit v. Ebner überein", während ich doch mit aller Bestimmtheit nachgewiesen hatte¹), dass die Spermatoblasten gar keine einheitlichen Gebilde, sondern Aggregate von Zellen darstellen und bei der Entstehung der Samenkörper von endogener Kernbildung keine Rede sein könne.

Ein gleiches gilt von Hensen's Angaben über die Samenentwickelung bei den Plagiostomen, wo er in einer Epithelzelle (Spermatoblast) die Samenkörper als Bündel entstehen lässt. Dass ihm meine, die Spermatogenese der Plagiostomen behandelnde Abhandlung²) unbekannt geblieben, will ich ihm gern nachsehen, dass es ihm jedoch nicht aufgefallen ist, wie Semper³) in seiner klassischen Arbeit die Spermatoblastzellen erst in jenen Epithelzellen durch Abschnürung von einem Mutterkern entstehen lässt, demnach unter dieser Bezeichnung etwas ganz anderes versteht, als v. Ebner, ist zu verwundern.

Ob Hensen jetzt noch, wo das "omnis nucleus e nucleo" so nahe liegt, der v. Ebner'schen Theorie huldigt, weiss ich nicht; man sollte es aber glauben, wenn er mir gewissermaassen vorwirft, durch die Einführung von Bezeichnungen für die verschiedenen Entwicklungsstufen der Samenbildungszellen v. Ebner's Prioritätsansprüchen zu nahe getreten zu sein⁴), da diese sich doch nur auf das einzige von mir aus guten Gründen vermiedene Wort "Spermatoblast" beziehen können. Im anderen Falle wäre doch jene Behauptung rein aus der Luft gegriffen und wird an v. Ebner selbst gewiss nicht einmal eine Stütze finden.

Weiss der gechrte Kieler Physiologe vielleicht bessere Ausdrücke an die Stelle der von mir gebrauchten, die er für unpraktisch hält, zu setzen? Selbst dem verdienten Nestor unserer

1) v. la Valette St. George, Die Spermatogenese bei den Säugethieren und dem Menschen 1878.

2) v. la Valette St. George, Dissertatio de spermatosomatum evolutione in Plagiostomis. 1878.

3) Semper, Das Unogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für das der übrigen Wirbelthiere. Arbeiten aus dem zoologischzootomischen Institut in Würzburg. 1875, p. 195.

4) Hensen, Anatomischer Anzeiger. 1887, p. 370.

Histologen, dem Begründer der Lehre von der Natur und Bedeutung der Samenkörper, von Kölliker, möchte dies schwer fallen.

Nicht etwa zu meinem Privatvergnügen habe ich die betreffenden Namen erfunden, auch Niemanden ihre Anwendung vorgeschrieben; sie dienten mir zunächst dazu, ganz bestimmte Begriffe und nicht — vielleicht für Hensen — "unsichere Gegenstände" in kurzen und correcten Bezeichnungen wiederzugeben.

Die Bitte Merkel's¹) um "eine möglichst indifferente Nomenklatur"; wie "runde Hodenzellen" und "lange" oder ramificirte "Hodenzellen" klingt doch etwas zu bescheiden, da bekanntlich ein und dieselbe Hodenzelle aus der runden in die lange, oder ramificirte Gestalt übergehen kann.

Dass die von mir eingeführte Terminologie weder unberechtigt, noch unpraktisch ist, beweisen übrigens die Stimmen solcher Histologen, welche sich in eingehendster und fruchtbringendster Weise mit der Spermatogenese beschäftigt haben.

Um nur ein einziges Beispiel dafür anzuführen citire ich die Worte Jensens²) gegenüber den Bedenken Hensens:

"Quant à moi je ne tiens pas à conserver ce terme "spermatoblaste" qui a été employé dans des sens fort différents par von Ebner et d'autres auteurs. J'aime mieux me rallier à la terminologie de de la Valette St. George."

Ich sehe mich demnach, leeren Einwänden gegenüber, durchaus nicht veranlasst, von meiner Terminologie, welche eine grosse Zahl von Anhängern bereits gefunden hat, durch Semper und Voigt zweckmässig erweitert und noch in neuester Zeit von Bolles Lee⁸) in einer trefflichen Arbeit über die Spermatogenese bei dem Nemertinen als berechtigt anerkannt, wenn auch aus anderen Gründen nicht angewandt worden ist, abzuweichen und unterscheide mit diesen Autoren folgende Entwicklungsstadien in der Spermatogenese: Genoblasti, Genoblasten, Geschlechtszellen, cellules sexuales vor der Differenzirung und beim männlichen Geschlechte:

¹⁾ Merkel, Anatomischer Anzeiger. II. Jahrg., Nr. 12, 1887, p. 371.

²⁾ O. S. Jensen, Recherches sur la Spermatogénèse. Archives de Biologie p. p. M. M. Ed. Van Beneden et Ch. Van Bambecke. Tome IV. 1883, p. 2.

³⁾ A. Bolles Lee, Recueil Zoologique Suisse. 1887, p. 409.

Spermatologische Beiträge.

1) Spermatogoniae, Spermatogonien, Stammsamenzellen, cellules de souche.

2) Spermatocyta, Spermatocyten, Samenvermehrungszellen, cellules prolifératives.

3) Spermatides, Spermatiden, Samenausbildungszellen, cellules transformatrices.

4) Spermatosomata, Spermatosomen, Samenkörper, corps spermatiques.

Im Anschluss an frühere Mittheilungen hoffe ich in dieser eine weitere Stütze geliefert zu haben für das von mir formulirte Gesetz der Spermatogenese und darf wohl die Resultate der letzten Untersuchungen in nachstehenden Worten zusammenfassen: (1)

Die Stammsamenzelle oder Spermatogonie producirt durch Theilung einen Zellhaufen, Spermatogemme, welcher bei den Insecten, wie bei den Amphibien durch Aneinanderlagerung der peripherischen Zellen eine besondere Hülle erhält und zum Samenschlauch, der Spermatocyste wird, als deren Inhalt die, die Spermatogemme zusammensetzenden "Samen-Vermehrungszellen", Spermatocyten sich vervielfältigten durch fortgesetzte Theilung, aus welcher die "Samen-Ausbildungszellen", Spermatiden und schliesslich die Samenkörper oder Spermatosomen hervorgehen.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXV.

Untersuchungsmedium: Dahliaserum.

Maassstab für Fig. 1: 1 = 0,00175; die übrigen Figuren sind auf die Hälfte reducirt.

Fig. 1. Cossus ligniperda.

Fig. 1. a Uebergangsstadium der Spermatogonie zur Spermatocyste. Von der Spermatogonie hat sich eben die erste Cystenzelle mit ihrem Cystenkern abgezweigt.

> b Junge Spermatocyste mit zwei Spermatocyten und einer Cystenzelle mit Cystenkern.

c Spermatocyste mit drei Spermatocyten und zwei Cystenkernen.

434 v. la Valette St. George: Spermatologische Beiträge.

d Spermatocyste mit wandständigen Spermatocyten. Cystenkerne sind nicht sichtbar.

Fig. 2. Weiter entwickelte Spermatocyste mit vielen Spermatocyten und mehreren Cystenkernen. Von derselben Raupe.

Fig. 3-5. Pieris napi.

- Fig. 3. Junge Spermatocyste mit zwei Cystenzellen.
- Fig. 4. Spermatocyste, deren Cystenzellen deutlich von einander abgegrenzt sind.
- Fig. 5. Spermatocyste mit mehreren, anscheinend verschmolzenen Cystenzellen. Fig. 6 und 7. Sphinx Ligustri.
- Fig. 6. Junge, Fig. 7 ältere Spermatocyste mit dicker Cystenhaut und mehreren Cystenkernen.

Fig. 8 und 9. Phragmatobia fuliginosa.

- Fig. 8. Theil einer Spermatocyste mit Spermatocyten, einem Cystenkern und Cystenhaut, welche sich in einen Zipfel fortsetzt.
- Fig. 9. Ganze Spermatocyste, von oben gesehen. Die Cystenhaut lässt ihre Zusammensetzung aus Cystenzellen deutlich erkennen.

Fig. 10. Mamestra persicariae.

Fig. 10. Spermatocyste mit dicker Cystenhaut und davon ausgehendem breiten Fortsatz.

Fig. 11. Gastropacha rubi.

Fig. 11. Spermatocysten mit Fortsätzen der Cystenhaut und durch einen derselben mit einander verbunden.

Dr. P. Schiefferdecker: Beiträge zur Kenntniss des Baus etc. 435

Beiträge zur Kenntniss des Baus der Nervenfasern.

Von

Dr. P. Schiefferdecker.

Hierzu Tafel XXVI.

Untersuchungen über den Faserverlauf im centralen Nervensystem und die zur Demonstration desselben benutzten Färbungsmethoden führten mich zum Studium des Baus der Nervenfaser selbst. Dieser ist so oft schon Gegenstand der Untersuchungen so vieler und namhafter Forscher gewesen, dass die Literatur eine bedeutende ist, obwohl der Gegenstand selbst noch immer ein in mancher Hinsicht nicht genau bekannter genannt werden kann. Betreffs der Allgemeinheit der Literatur will ich hier auf die Arbeiten von Key und Retzius (5) und von Kuhnt'(4) verweisen, sowie auf die von Boveri (1) und nur einige Literaturangaben selbst machen, da, wo sie besonders wünschenswerth erscheinen.

In letzter Zeit sind es besonders Kupffer und seine Schüler gewesen, die sich mit dem Bau der Nervenfaser beschäftigten und die Arbeit von Boveri, enthält wohl die umfassende Zusammenstellung der Ansichten dieser Forscher.

Die Resultate meiner Untersuchungen stehen nun mit denen dieser Arbeiten zum überwiegenden Theile im Widerspruch, ebenso wie auch mit manchen anderen der gangbareren Anschauungen.

Ein wichtiges Hülfsmittel bei allen schwierigeren Untersuchungen ist, wie bekannt, die Vergleichung. Diese können wir bei der vorliegenden Untersuchung in ziemlich ausgedehnter Weise anwenden, da wir nicht nur die Nerven verschiedener Thiere, sondern auch bei demselben Thiere diejenigen der centralen und peripherischen Theile hierzu benutzen können. Endlich ist auch der Vergleich zwischen den Fasern junger und alter Thiere von Nutzen.

Betrachten wir nacheinander die einzelnen Bestandtheile der Nervenfaser.

1) Markscheide.

Die Markscheide zeigt bei peripheren Nerven bekanntlich zwei eigenthümliche Arten von Unterbrechungen: die Lantermann'schen Einkerbungen und die Ranvier'schen Schnürringe. Beide sind sicher normaler Weise auch im Leben vorhanden, wie jetzt wohl die grosse Mehrzahl der Forscher anerkennt. Bei den centralen Fasern wurde bisher das Fehlen derselben angenommen und Boveri gründete mit hierauf seine neue Eintheilung der Nervenfasern in segmentirte und nicht segmentirte. Diese Anschauung ist durchaus unrichtig, denn es ist mir gelungen, sowohl die Schnürringe, wie die Lantermann'schen Einkerbungen im Rückenmarke ganz in derselben Weise aufzufinden, wie sie bei den peripheren Fasern sich zeigen¹). Behandelt man ein Stück Rückenmark mit Silber, so ist es nicht schwer sich von dem Vorkommen der Ranvier'schen Kreuze zu überzeugen, man findet dieselben in den durchtretenden Wurzeln und sonst in allen Theilen. Behandelt man ein Rückenmark mit Osmiumsäure, so findet man die Lantermann'schen Einkerbungen namentlich schön, wenn man ein solches Rückenmark mit verdünnter Kalilauge behandelt. Nach der Einwirkung dieser isoliren sich die einzelnen Nervenfasern leichter und auch die Einkerbungen selbst werden deutlicher, da die Spalten zwischen den Segmenten grösser werden. Ich habe zu diesen Untersuchungen benutzt: Frosch, Kalb, Rind und Schwein. Namentlich die mächtigen Fasern des Rindes ergaben oft prächtige Bilder. Die Silberkreuze treten ausserordentlich klar hervor, wenn man das versilberte Mark mit Chloroform behandelt. Man sieht dann deutlich, dass die queren Streifen, in denen das Silber sich niederschlägt, die Querbalken der Kreuze, der optische Durchschnitt von etwa kreisförmigen Scheiben sind, durch deren Mitte der Axen-

¹⁾ Auch Hans Schultze (12, p. 278) hat, wie ich bei dem Durchsehen der Literatur fand, schon 1878 beide Arten der Unterbrechung im Tractus olfactorius von Gadus aufgefunden. Er behauptet aber gleichzeitig auch hier die Fasern von einer Schwann'schen Scheide umgeben gesehen zu haben. Diese letztere kommt nun aber nach den Erfahrungen der Forscher und auch nach meinen eigenen nur den peripheren Nerven zu, so dass ich zunächst diese Angabe als zweifelhaft betrachten möchte. Eine Nachuntersuchung habe ich nicht anstellen können.

cylinder hindurchgeht. Diese Scheiben zeigen eine scharfe Begrenzung und in ihrer Masse liegen die Silberkörnchen resp. die Scheibe zeigt sich mitunter auch diffus gelb gefärbt. Taf. XXVI. Fig. 1 und 2 stellen derartige Bilder aus dem Rückenmarke des Rindes dar. Fig. 1 zeigt genau den optischen Durchschnitt. Man bemerkt daher hier in der Mitte der Scheibe den scharf conturirten durchtretenden Axencylinder, auf dem sich körniger Silberniederschlag befindet, der, wie man an den Seitenconturen erkennt, aussen dem Axencylinder aufliegt. Diese Silberconturlinie geht durch die Scheibe unverändert hindurch. Diese selbst ist in diesem Falle nicht ganz von Silber gefärbt, ihre peripheren Partien bleiben frei, erscheinen hell und zeigen eine deutliche Begrenzung. Fig. 2 giebt eine Darstellung von einer solchen Scheibe, die man schief von der Fläche sieht, in der Mitte der abgerissene Stumpf des durchtretenden braun gefärbten Axencylinders. Diese Scheibe ist bis zum Rande durch das Silber gefärbt.

Da die Fasern des Rückenmarks keine Schwann'sche Scheide besitzen, so können weder die Ranvier'schen Schnürringe noch die Lantermann'schen Einkerbungen zu dieser in irgend welcher Beziehung stehen. Wie sich die Schwann'sche Scheide an den Stellen der Schnürringe verhält, zeigt Fig 3. Das Präparat war eine Faser des N. ischiadic. des Frosches. Der Nerv war mit lgelstacheln auf eine Korkscheibe ausgespannt in einer Mischung von Arg. nitr. 1% und Osmium 1% zu gleichen Theilen gehärtet (nach der Angabe von Boveri), dann in Wasser ausgewaschen und in sehr verdünnte Kalilauge (etwa 2-3 Tropfen concentrirte Lösung auf 15 ccm Wasser) für 24 Stunden gelegt, dann in Glycerin zerzupft. Man erkennt leicht die Einschnütrungsstelle und an dieser, dass das etwas geschrumpfte Mark sich von der sonst dicht anliegenden Schwann'schen Scheide ein wenig zurückgezogen hat, so dass diese als eine feine Membran deutlich beiderseits über die Einschnürungsstelle hinlaufend zu erkennen ist. In der Mitte dieser Stelle liegt der inneren Seite der Schwann'schen Scheide jederseits (die Zeichnung ist genau im optischen Durchschnitte gemacht) eine Hälfte jener oben schon beschriebenen, durch Silber dunkel gefärbten Scheibe an, und zwischen diesen beiden Stücken geht in der Mitte der hell gefärbte Axencylinder hindurch. Es liegt also an jeder Einschnttrungsstelle zwischen den beiden Enden der Markscheide eine aus einer andersartigen Substanz bestehende,

wohlbegrenzte Scheibe, welche den Raum zwischen den Enden der Markscheide ausfüllt und an Fasern, welche mit Schwann'scher Scheide versehen sind, sich an die innere Seite dieser anlegt. Wie wir später noch sehen werden, zeigt die Schwann'sche Scheide an dieser Stelle keine Unterbrechung. Da dieselbe im centralen Nervensystem fehlt, so geht sie also an den peripheren Fasern als etwas zufällig hinzugekommenes an der marklosen, schmäleren Stelle der Markscheide vorüber. Thut sie das, so ist es zunächst auffallend, dass sie überhaupt an dieser Stelle eine Einschnürung besitzt. Betrachtet man die Nervenfasern junger Thiere, so z. B. solche von neugeborenen Kätzchen, so sieht man, dass die Einschnürungsstellen bei diesen eigentlich nicht existiren. Man sieht wohl deutlich die Stelle der Markunterbrechung und die zwischen den Markenden liegende Zwischensubstanz, aber man bemerkt entweder gar keine oder nur eine sehr geringe und dann scharfe und kurze Einschnürung, eine Art Einkerbung. Dieselbe Erscheinung trifft man bei denjenigen Nerven älterer Thiere, die eine sehr dünne Markscheide haben. Der Grund dafür ist bei beiden der gleiche, nämlich eben die geringe Entwicklung des Marks. Ursprünglich ist die Nervenfaser von gleichmässiger Dicke im ganzen Verlauf und die Schwann'sche Scheide begleitet sie als ein ebenso gleichmässig weites Rohr. Nimmt das Mark im Laufe der Entwicklung an Masse zu, so bleiben diejenigen Stellen, an denen die Zwischensubstanz-Scheiben sich befinden, schmäler, da diese an Dicke jedenfalls weniger zunehmen als die Markscheiden, vielleicht nur bis zu einem bestimmten Alter überhaupt zunehmen, und früher constant bleiben als die Markscheiden. Dem entsprechend muss der Durchmesser der Schwann'schen Scheide überall da zunehmen, wo Mark liegt, eng bleiben an den Stellen der Zwischensubstanz. Der Name Schnürring ist demgemäss falsch, denn es findet keine Schnürung an diesen Stellen statt, und ich würde vorschlagen, statt dessen die Zwischenscheibe oder die Markunterbrechung als das wesentliche hervorzuheben und danach den Namen zu wählen. Da die Markunterbrechung aber auch den Lantermann'schen Einkerbungen zukommt, so würde sich der Name der "Zwischenscheibe" vielleicht mehr empfehlen.

Unvollständige Unterbrechungen des Marks an dieser Stelle, wie sie in der Literatur mehrfach erwähnt werden, habe ich niemals finden können. Immer war das Mark in ganzer Ausdehnung

Beiträge zur Kenntniss des Baus der Nervenfasern.

unterbrochen. Die Enden der beiden Markstücke erscheinen auch bei Fasern mit dicker Markscheide immer ganz gleichmässig quer abgestutzt.

Behandelt man Nervenfasern nach der oben angegebenen Boveri'schen Methode mit Silber-Osmium, so färben sich die Zwischenscheiben durch Silber. Legt man solche Fasern weiterhin in verdünnte Kalilauge (wie vorhin beschrieben), so quillt die Zwischenscheibe etwas, wird heller und die Silberfärbung breitet sich gleich einer bräunlichen Flüssigkeit nach beiden Seiten hin aus, die umliegenden Theile diffus durchtränkend. Die Fig. 3 ist nach einer Faser entworfen, bei der jene Aufhellung und Quellung gerade genügend eingetreten war, um den Axencylinder deutlich zu erkennen. Die Quellung und allmähliche Zerstörung der Zwischenscheibe durch verdünnte Kalilauge tritt zu einer Zeit ein, da die Schwann'sche Scheide durchaus gut erhalten ist, und die Markscheide wird bei dieser Verdünnung, wie es scheint, zunächst wenigstens nicht angegriffen, dagegen wird der Axencylinder gleichfalls zerstört.

An Nervenfasern, welche mit Silber-Osmium behandelt sind, schlägt sich das Silber sehr gewöhnlich nicht nur in den Zwischenscheiben nieder, sondern ebenso auch in den Lantermann'schen Einkerbungen. Das Silber dringt in diese mehr oder weniger tief ein, und so entsteht dann entweder nur ein schmaler Ring aussen, oder ein breiterer, mehr trichterförmig aussehender, oder ein Doppelring, in welchem Falle der äussere grösser ist als der innere. Fig. 4 und 5 zeigen solche Nervenfasern aus dem Ischiadicus einer etwa 3 Wochen alten Ratte. Jede besitzt in der Mitte eine Zwischenscheibe, an der eine leichte Einkerbung wahrzunehmen ist. Die Schwann'sche Scheide liegt, wie normal, so nahe der Markscheide an, dass sie nicht als eine besondere Contur zu erkennen ist. Die deutlich vortretende Scheide ist die Fibrillenscheide. Man sieht leicht, dass, wie bekannt, die Segmente verschieden gross sind bei verschiedenen Fasern und an derselben Faser. Die Methode ist bei günstiger Einwirkung der Reagentien ausgezeichnet, und erlaubt noch Einkerbungen mit Sicherheit an Fasern nachzuweisen, an denen man sie bei der Dünne der Markscheide sonst nicht erkennen würde.

Mitunter springt der äussere Silberring etwas über die Oberfläche der Marksubstanz vor. Die Schwann'sche Scheide, welche

Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. 30.

Ì

glatt und ohne Veränderung über die Einkerbungen hinzieht, muss in solchem Falle mit vorgebuckelt werden. In manchen Fällen trifft man eine solche Vorbuckelung auch an den silbergefärbten Zwischenscheiben. Wahrscheinlich ist die Schrumpfung der Marksubstanz durch die Osmiumeinwirkung in beiden Fällen die Ursache des Vortretens der Zwischensubstanzen. Es wäre ja auch denkbar, dass diese selbst durch die Einlagerung des Silbers sich vergrössert hätten, doch ist das schwer zu entscheiden, da ja auch wiederum eine Schrumpfung durch die Einwirkung der Reagentien eingetreten sein kann und man weder die Grösse der Zunähme noch die der Abnahme kennt.

Behandelt man solche Silber-Osmium-Fasern wieder mit verdünnter Kalilauge, so tritt bei den Lantermann'schen Einkerbungen dasselbe ein, was wir schon von den Zwischenscheiben bervorgehoben haben: die zwischen den Segmenten liegende silbergefärbte Substanz quillt, und wird allmählich aufgelöst, das Silber durchtränkt als ein diffuser brauner Farbstoff die umliegenden Theile. Die Marksegmente bleiben dabei völlig unverändert. Durch diese Quellung der Zwischensubstanz, die naturgemäss mit einer Aufhellung verbunden ist, werden die Lantermann'schen Marksegmente, welche zunächst unverändert bleiben, sehr deutlich. Man sieht zuerst ihre Grenzen und damit ihre Form sehr schön, später, wenn die Zwischensubstanz weiter zerstört wird, und auch der Axencylinder sich auflöst, isoliren sich die Segmente mehr und mehr. Ein wirkliches weiteres Auseinanderrücken derselben ist natürlich nur möglich gegen das offene Schnittende einer peripheren Faser, von diesem bis zur nächsten Einschnürungsstelle, wenigstens bei Fasern, bei denen diese Einschnürungen deutlich ausgesprochen sind, bei anderen wird es wohl auch weiter geben können. Man sieht an solchen Faserenden die Marksegmente sich von einander entfernen und die äussersten theilweise aus dem Schlauch der Schwann'schen Scheide hervortreten. Fig. 6, welche das offene Ende einer entsprechend behandelten Faser aus dem Ischiadicus des Frosches darstellt, giebt solch ein Bild wieder. Man sieht die Schwann'sche Scheide von den Segmenten ziemlich stark abgehoben, sieht aus dem offenen Ende (o) ein Segment etwas hervorragen und mehr oder weniger weite Räume zwischen den Segmenten. Der Axencylinder scheint aufgelöst zu sein, oder wenigstens genau an der Stelle der Segmentenden abgerissen zu sein.

denn man bemerkt niemals etwas von ihm zwischen den getrennten Segmenten oder am Ende der Faser. Die Schwann'sche Scheide erscheint auch etwas gequollen, aber sonst durchaus intact. Sehr instructive Bilder liefert diese Methode auch für Rückenmarksfasern, die allerdings häufig nur in kurzen Stücken dabei zur Anschauung gelangen, da die zusammenhaltende Schwann'sche Scheide fehlt.

Dass das Silber sich in der Zwischensubstanz zwischen den Segmenten niederschlägt und nicht die Enden der Marksegmente färbt, wie Boveri es deutet, kann man mit Sicherheit nachweisen.

Man kann diese Zwischensubstanz nun auch für sich isoliren. gerade wie die Zwischenscheiben an den Einschnttrungsstellen. Koch (2) hat das schon gethan. Er behandelte Nervenfasern mit Chloroform und färbte sie dann mit Dahlia, oder imprägnirte die Fasern zuerst mit Silber und behandelte sie dann mit Chloroform. Hierbei möchte ich gleich bemerken, dass Boveri irrt, wenn er schreibt (1, p. 472): "Was nun die Silberbilder Koch's betrifft, so ist in erster Linie gegen ihre Deutung als Reaction auf Kittsubstanz der Umstand geltend zu machen, dass sie nicht durch directe Behandlung frischer Fasern mit der Silberlösung gewonnen werden können, sondern erst, nachdem die Fasern zwei Tage in Chloroform gelegen haben, während Kittlinien nur in frischen Geweben auftreten." Die Koch'sche Methode ist aber, nach der betreffenden Mittheilung zu schliessen, durchaus so, dass der frische Nerv mit Silber behandelt wird und dann erst in Chloroform kommt. Koch sagt (2, p. 13): "Das zweite Verfahren, durch welches es gelang, die fragliche Kittsubstanz darzustellen, beruht auf einer Modification der Silbermethode. Es wurden die Nervenfasern in eine Silberlösung von $\frac{1}{400} - \frac{1}{700}$ pCt. (soll jedenfalls heissen $\frac{1}{4}$ - $1/_7$ pCt.) gelegt, nachdem sie vorher in $1/_2$ procentiger Kochsalzlösung zerzupft worden waren. Man kann ebenso gut die Nerven auch gleich in der Silberlösung zerfasern. Nach kurzem Verweilen in der letzteren werden die Nervenfasern rasch ausgewaschen und in Chloroform gebracht, worin sie 2 Tage verbleiben, ehe sie untersucht werden können." Der Einwand Boveri's gegen die Koch'sche Methode fällt also dadurch fort. Koch findet nun, dass sich durch beide Arten der Präparation Trichterbildungen in den Nervenfasern nachweisen lassen, welche den Einkerbungen Lantermann's entsprechend von der Schwann'schen Scheide bis zum Axencylinder durchgehen. Er fasst diese Trichter auf als bestehend aus einer dünnen Schicht Kittsubstanz, die zwischen die Segmente eingeschoben ist. Die Gründe, die er dafür anführt, dass die Substanz eine Kittsubstanz und keine Membran sei (Kuhnt) sind folgende:

1) Die Schicht imprägnirt sich mit Silber.

2) Beim Herausziehen der Axencylinder aus der Markscheide bleiben die Trichter bald mehr an dem Axencylinder, bald mehr an der Schwann'schen Scheide haften, doch können sie sich von beiden auch glatt entfernen.

3) Bei Einwirkung verdünnter Osmiumsäure tritt eine Verbreiterung der die Segmente trennenden Linien und ein Uebergang dieser in rundliche oder ovale Tropfen einer hellen, flüssigen Masse auf, also wohl eine Quellung. Und diese Tropfen kann man wieder zum Verschwinden bringen, wenn man die Osmiumsäure durch Glycerin verdrängt. Hierdurch wird eine Schrumpfung bewirkt und statt der Tropfen finden wir wieder die hellen Linien.

4) Die Zwischensubstanz in den Einkerbungen setzt dem nach Wassereinwirkung ausfliessenden Marke keinen Widerstand entgegen.

Auch ich muss nach dem, was ich gesehen habe, der Ansicht von Koch, dass wir hier in den Einkerbungen eine Kittsubstanz oder neutraler gesagt eine Zwischensubstanz vor uns haben, beipflichten, und möchte mich durchaus gegen die Annahme einer Membran erklären. Kuhnt (3), der eine "Zwischenmarkscheide" beschrieb, sagt von derselben, dass sie einerseits mit der Axencylinderscheide fest verbunden sei, andererseits aber die Conturen der Schwann'schen Scheide und des äusseren Randes der Zwischenmarkscheide nicht selten bis zu 0,007 mm von einander abständen. Auch er hat danach also einen festen Zusammenhang seiner Membran mit der Sch wan n'schen Scheide nicht behauptet. Die Bilder, welche Boveri erhalten hat, sind gemäss der angewandten Präparationsmethode durchaus nicht dafür beweisend, dass eine Membran und nicht eine Schicht von Zwischensubstanz vorhanden ist.

Man bekommt übrigens auch nach anderen Behandlungsmethoden Bilder zu Gesicht, welche diese Zwischensubstanztrichter mehr oder weniger deutlich erkennen lassen. So stellt Fig. 7 eine Faser aus dem Nerv. ischiad. des Hundes dar, der in gespanntem

Beiträge zur Kenntniss des Baus der Nervenfasern.

Zustande in Müller'scher Flüssigkeit gehärtet und dann mit der Weigert'schen Hämatoxylin-Blutlaugensalz-Methode gefärbt, aber in der Differenzirungsflüssigkeit wieder fast ganz entfärbt worden war. Man sieht deutlich zwischen Axencylinder und Schwannscher Scheide trichterförmige Figuren von mehr oder weniger grosser Vollständigkeit, welche weder an den Axencylinder, noch an die Schwann'sche Scheide sich festsetzen, und den ersteren eventuell in Form eines Ringes umgeben. Diese Figuren bestehen aus einer mehr körnigen, jedenfalls unregelmässig dicken Masse, die sehr wohl als gehärtete Zwischensubstanz, kaum aber als Membran gedeutet werden kann.

Bei den centralen Fasern endlich, denen eine Schwann'sche Scheide fehlt, sind ebenso wenig Membranen nachzuweisen, die ja hier unschwer für sich darstellbar sein müssten, da das Mark der Fasern leicht durch das Zerzupfen zerstört wird. Auch würden diese Membranen hier jedes Haltes an der Schwann'schen Scheide Dagegen sieht man hier bei Schnittpräparaten nach entbehren. Härtung in Müller'scher Flüssigkeit oft sehr klare Bilder, welche für eine Zwischensubstanz sprechen. Fig. 10 zeigt eine Faser aus einem Längsschnitte (Frontalschnitt des Vorderstrangs) vom Rückenmark des Rindes. Man sieht sehr klar wie die im ganzen sehr helle Marksubstanz durchzogen wird von stark lichtbrechenden. ziemlich geraden Linien, welche schräg verlaufend nach dem Axencylinder zu convergiren und unter Umständen quere Verbindungen ihrer oberen und unteren Enden erkennen lassen, durch welche zarte Trichter entstehen. Aussen endigen diese Linien frei, denn es existirt hier keine die Nervenfaser umgebende Scheide, innen endigen sie vom Axencylinder durch einen Raum getrennt, wenngleich sie mitunter eine kurze Strecke nahe demselben hinziehen. Ich glaube kaum, dass man diese Bildungen für etwas anderes halten kann als die Zwischensubstanztrichter der Lantermannschen Einkerbungen. Dieselben stellen öfter keine ganz zusammenbängenden Linien dar, aber das ist ja bei einer geronnenen Zwischensubstanz auch ganz verständlich. Das Mark sieht an diesen Präparaten ausserordentlich hell aus, und zeigt vielfach auch eine Streifung. Es ist diese wohl der Ausdruck einer anfänglichen Aufblätterung. Färbt man solche Fasern mit Pikrinsäure, so sieht man überall das Mark sich deutlich gelb färben, und bekommt die deutlichen Conturen des Markmantels, in welchem

die Conturen der Zwischentrichter gewissermassen das Skelett darstellen.

Macht man Querschnitte solcher Fasern, so sieht man in dem Markmantel kreisförmige Figuren, welche in ihrem starken Lichtbrechungsvermögen den schräg verlaufenden Linien der Längsschnitte entsprechen. Fig. 11 zeigt solche Querschnitte. Die Kreise sind nicht immer vollständig und liegen in verschiedener Entfernung von dem Axencylinder. Es ist manchmal nur ein Kreis zu sehen, manchmal findet man zwei auch drei. Diese Linien scheinen mir den Trichtern zu entsprechen. Auch Ranvier (6) deutet die concentrischen Linien, welche er an den Querschnitten von Nerven, die mit Osmium behandelt waren, auftreten sah als den Ausdruck der Lantermann'schen Einkerbungen. Nun möchte ich aber doch noch hervorheben, dass man, ebenso wie auf dem Längsschnitt sich feinere Linien erkennen liessen, welche ungefähr parallel gerichtet waren den Conturen der Zwischentrichter, so auf dem Querschnitte feinere concentrische Linien erkennt, welche dem Mark selbst angehören müssen und wohl wiederum auf dessen Aufblätterung zurückzuführen sind. Das Bild des Querschnittes wie des Längsschnittes setzt sich also aus beiden zusammen.

An den Schwann'schen Scheiden der peripheren Nerven ist ebenfalls durchaus nichts von anhaftenden Membranen zu sehen, wenn man dieselben für sich darstellt. Behandelt man Fasern, die in Osmiumsäure gehärtet sind nach dem Vorschlage von Kuhnt (4) mit verdünntem Ammoniak (25-30 Tropfen auf 10 ccm Wasser), so erhält man öfters den Schlauch der Schwann'schen Scheide durchaus leer oder nur erfüllt von wenigen kleinen Körnchen. Noch besser wirkt hierfür ein Einlegen der Fasern in Ammonium bichromicum oder chromicum von 1:1000-1:5000. Die Markscheide zerfällt in diesen Flüssigkeiten oft völlig in kleine Körnchen und so liegt die Schwann'sche Scheide dann frei. Bei beiden Methoden sieht man aber niemals auch nur eine Spur von anhaftenden Membranen.

Gegen die Existenz derselben spricht endlich auch eine leicht zu machende Beobachtung, die Koch (2) und andere anführen und auch Lavdowsky (8, p. 881) hervorhebt. Der letztere sagt: "Durchmustert man scharf abgeschnittene Enden der Nervenfasern (solche Fasern sind immer vorhanden, wenn das Zerzupfen mit guten Nadeln ausgeführt wird) und beobachtet sie einige Zeit lang,

Beiträge zur Kenntniss des Baus der Nervenfasern.

so beobachtet man wie die Myelinmasse aus einigen von denselben in den bekannten Formen herausfliesst, während dagegen aus anderen das Austreten derselben in Form eines zusammenhängenden Markstranges vor sich geht, an welchem nun alle die so gut von Lantermann, Kuhnt, Ranvier u. A. beschriebenen Einkerbungen (ich nenne sie mit Ranvier Incisuren) ganz unversehrt erhalten, sogar in diesem Falle deutlicher ausgeprägt sind, als wenn die Myelinmasse in der Schwann'schen Scheide liegt.

Diese Beobachtung habe ich mehr als einmal wiederholt und dabei Folgendes gefunden: An keiner von den Einkerbungen, sowie an keiner anderen Stelle der herausfliessenden Myelinmasse findet sich eine Spur von einer Zwischenmarkscheide, vorausgesetzt, dass sie ein membranartiges Gebilde darstellen soll. Keine Spur derselben bemerkt man auch in den eben leer gewordenen Schwann'schen Scheiden".

Ich habe die Myelinmasse allerdings niemals, wie das hier Lavdowsky beschreibt, unverändert ausserhalb der Schwannschen Scheide liegen gesehen, aber ich habe beobachtet, wie von einer Zwischenscheibe aus, in Folge von Wasserzusatz bei frisch zerzupften Nervenfasern, sich das ganze Stück der zwischen jener Zwischenscheibe und dem offenen Ende der Faser liegenden Markmasse in Bewegung setzte und sich ziemlich rasch in gleichmässiger Bewegung in der Schwann'schen Scheide nach aussen schob. Bei diesem Hingleiten in der Schwann'schen Scheide blieben die Lantermann'schen Einkerbungen und die Segmente der sehr gut conservirten Faser durchaus unverändert (mitunter wurden die Einkerbungen etwas breiter und deutlicher, und ebenso auch die doppelte Contur des Marks im ganzen), und es war nicht der leiseste Zug, die leiseste Zerrung an den Einkerbungsstellen zu sehen. Ausserhalb der Schwann'schen Scheide bildeten sich dann die bekannten Myelinformen. In anderen Fällen beobachtet man bei Wasserzusatz zu frisch zerzupften Fasern, dass die verdünnte Flüssigkeit gleichmässig längs der Faser durch die Schwann'sche Scheide tritt, und dass dann zuerst die änssersten Theile der Markscheide der bekannten, von Pertik (9) studirten Aufblätterung unterliegen; die inneren Theile bleiben dabei zunächst ganz gut erhalten und zeigen die Einkerbungen ganz klar. Dann beginnt ein Strömen und die aufgeblätterten und die noch gut erhaltenen Theile fliessen hinaus. Die Zwischenscheibe stellt

augenscheinlich eine festere Unterbrechung dar als die Zwischentrichter, denn wieder bei solchen mit Wasser behandelten Fasern kann man deutlich beobachten, wie zunächst die Markmasse bis zu der Zwischenscheibe sich entleert, dann eine Pause eintritt, endlich wird ziemlich plötzlich die Zwischenscheibe durchbrochen, resp. ihr Widerstand überwunden, und die Markmasse der nächsten Abtheilung strömt nun durch den Schlauch der Schwann'schen Scheide hinaus. Es kann übrigens auch sehr wohl sein, und das ist noch wahrscheinlicher, dass die an dieser Stelle befindliche Verengerung des Schlauches der Schwann'schen Scheide das Haupthinderniss bildet. Denn da diese Verengerung es verhindert, dass die Markscheide als Ganzes sich vorschieben kann, so muss das Wasser erst eine weitergehende Zerstörung derselben herbeiführen, so dass dann ein tropfenweises Vorbeitreten, ein Vorbeitreten der aufgelösten Scheide eintreten wird. Und der Moment, da dieses zuerst eintritt, wird, da er mit der Zerstörung der Zwischenscheibe nothwendigerweise verbunden ist, den Eindruck machen als ob diese einen besonderen Widerstand geboten habe, der nun plötzlich überwunden wird, während doch im Grunde nur die jetzt gerade bis zu einem gewissen Grade gediehene Verflüssigung des Markes, das Vorfliessen des ersten Tropfens bedingt und bewirkt.

Es geht aus dem Gesagten also hervor, dass in der Markscheide zwei Arten von Unterbrechungen vorkommen: die "Zwischenscheiben" und die "Zwischentrichter", wie ich sie nennen will. Beide bestehen aus einer Masse, welche den sonst zu beobachtenden Kittsubstanzen ähnlich ist, Silber in grösserer Menge aufnimmt, in verdünnten Salzlösungen und Wasser quillt, durch verdünnte Kalilauge nach Osmiumhärtung erst quillt und dann zerstört wird. Beide Arten der Unterbrechung durchtrennen die ganze Markscheide. Die Zwischenscheiben sind dicker und vielleicht auch widerstandsfähiger als die sehr feinen Zwischentrichter.

Waren nun diese Gebilde wirklich nur dem Mark eigenthümlich, so mussten sie gleich dem Marke den marklosen Fasern fehlen. An den marklosen Milznerven des Kalbes und Schweins war in der That weder nach Silber-, noch nach Silber-Osmium-Behandlung irgend etwas davon zu entdecken, weder von Mark noch von den Zwischenscheiben und Zwischentrichtern, während bei jeder auch mit noch so feiner Markscheide versehenen Faser

Beiträge zur Kenntniss des Baus der Nervenfasern.

dieser Nerven sowohl Mark wie Unterbrechungen sich deutlich markirten. Ebenso wenig war bei centralen und peripheren Fasern des Neunauges, welche bekanntlich alle marklos sind, nach Härtung in Müller'scher Flüssigkeit, irgend etwas von derartigen Dingen zu erblicken. Von den Nerven dieses Thieres machen auch Axel Key und Gustav Retzius (5) in ihrem umfassenden Werke dieselben Angaben. Auch sie bemerken dabei (5. II, p. 95): "Diese (die Schnürringe und Einkerbungen) scheinen hier also vollstäudig zu fehlen, ebenso wie an den myelinfreien Fasern bei anderen Thieren, was gerade von Interesse ist, da es hierdurch sehr wahrscheinlich wird, dass dieselben nur im Zusammenhange mit der Myelinscheidenbildung auftreten."

Auch wenn ich die Milznerven mit der Weigert'schen Hämatoxylin-Blutlaugensalz-Methode färbte, war niemals durch Blaufärbung eine Spur von Mark nachzuweisen, was ich hier Boveri gegenüber besonders hervorheben möchte.

Wie ich schon im Anfange bemerkte, kann ich nach meinen Resultaten natürlich die neue von Boveri (1, p. 482) aufgestellte Eintheilung der Nerven in:

a) "segmentirte": periphere markhaltige Fasern, und feinste markhaltige Fasern des Sympathicus,

b) "unsegmentirte": Remak'sche Fasern, Fasern der nervösen Centralorgane, des Opticus, des Olfactorius,

nicht anerkennen, sondern bin geneigt die alte Eintheilung in :

"markhaltige" Fasern, die nach dem bisher Mitgetheilten in Bezug auf die Configuration des Markes nunmehr alle übereinstimmen würden, und

"marklose" Fasern, über die ich, in ihrer Gesammtheit wenigstens, näheres zunächst nicht aussagen kann, beizubehalten.

Was die physiologische Bedeutung der Unterbrechungen des Markes anlangt, so ist es ja schon nach der eben geschilderten Uebereinstimmung in der anatomischen Beschaffenheit wahrscheinlich, dass an den Stellen der Zwischentrichter gerade wie an denen der Zwischenscheiben Stoffe von aussen her leichter zu dem Axeneylinder hin durchdringen werden als an den mit Mark bekleideten Stellen. Da die Unterbrechungen des Markes an den Zwischenscheiben grösser sind und die Entfernung von aussen bis zum Axencylinder geringer ist als an den Zwischentrichtern, so wird auch bei jenen leichter ein solches Durchdringen eintreten als bei

diesen. Wie bereits von mehreren Beobachtern constatirt worden ist, entspricht diese Annahme der Wirklichkeit, insofern wenigstens gelöste färbende Stoffe, wie Silber, Anilinfarben bei zerzupften Nerven ausserhalb des Körpers, an den Unterbrechungsstellen bis zum Axencylinder vordringen und zwar an den Zwischenscheiben leichter als an den Zwischentrichtern. Sehr auffallend ist es, dass an den Stellen der Einschnürungen so sehr viel öfter als an anderen Stellen der Fasern Veränderungen des Marks zu beobachten sind auch bei einer Behandlungsweise der Fasern, welche sonst eine durchaus günstige für die Erhaltung der normalen Beschaffenheit ist. An frisch in der Körperflüssigkeit isolirten peripheren Fasern, deren Markscheide sonst ganz glatt und gut erhalten ist, sieht man an den beiden Seiten der Einschnürung oft Myelinformen. Dieselbe Erscheinung findet sich bei Nerven, welche als ganze Stämme auf Kork ausgespannt und dann in Osmium erhärtet waren. Es ist mir indessen wahrscheinlich, dass der Grund für diese Veränderungen nicht darin zu suchen ist, dass an diesen Stellen eine schnellere Einwirkung der umgebenden Flüssigkeit (z. B. stärkere Concentration in Folge von Verdunstung bei der Körperflüssigkeit) oder des Reagens stattfindet, denn dann müsste bei den frischen Fasern jene Markveränderung von der Zwischenscheibe aus doch allmählich Fortschritte machen, was nicht zu geschehen pflegt, und es wäre merkwürdig, dass die Osmiumsäure, die ja an allen anderen Stellen der Faser das Mark gerade im normalen Zustande fixirt, hier anders wirkte, sondern ich möchte annehmen, dass die Zerrung bei dem Zerzupfen des Nerven, die Zerrung bei dem Aufspannen des Nervenstammes die Ursache ist. Dass die Zerrung gerade hier an den Einschnürungsstellen anders wirken muss als an den übrigen Stellen der Faser, ist leicht einzusehen, wenn man bedenkt, dass die einen zusammenhängenden Schlauch darstellende Schwannsche Scheide an dieser Stelle allein bei der Zerrung einen Druck auf das Mark ausüben kann. An den Stellen, an welchen die Schwann'sche Scheide als ein gleichmässig dicker Schlauch hinzieht, wird bei der Zerrung dieser Schlauch vielleicht ein wenig verlängert werden, diese Veränderung thut dem Mark nichts, denn die Scheide geht an diesem nur vorüber, ohne mit ihm zusammenzuhängen, vielleicht wird der Schlauch bei dieser Dehnung auch ein klein wenig enger, diese Verengerung wird dann aber durch die Verlängerung wieder ausgeglichen, an den Einschnütrungsstellen

Beiträge zur Kenntniss des Baus der Nervenfasern.

aber bildet die Schwann'sche Scheide einen Winkel, indem sie von dem engen Theil erst nach aussen und dann parallel der Axe der Faser umbiegt, und bei einer Zerrung wird dieser mitunter einem Rechten sich nähernde Winkel mehr ausgeglichen, stumpfer gemacht, und so wird ein directer Druck auf das Mark ausgeübt werden. In der That finden sich die Hauptveränderungen des Marks immer an der Stelle des Winkels und ich habe bei den Fasern jugendlicher Thiere, deren Einschnürungen noch nicht so ausgeprägt waren, derartige Veränderungen weit schwächer oder gar nicht bemerkt, am stärksten sie aber gesehen bei dicken Fasern mit stark ausgesprochener Einschnürung.

Bei ziemlich rohem Zerzupfen frischer Fasern kann unter Umständen das Mark an den Stellen der Einschnürungen sich auf beiden Seiten weit zurückziehen, die Einschnürungsstelle kann als eine ganz allmählich auftretende Verdünnung der Faser erscheinen, und der Axencylinder kann so auf eine längere Strecke hin frei, allein von der Schwann'schen Scheide und einer dünnen Substanzschicht an der Innenseite derselben bekleidet erscheinen. Es würde in diesem Falle also die Schwann'sche Seheide so stark gezerrt worden sein, dass sich der rechte Winkel der Einschnürung in einen stumpfen verwandelt hätte.

Voraussichtlich würden die ernährenden Flüssigkeiten gegentöber der im Körper befindlichen Faser sich ähnlich verhalten wie die färbenden etc. Flüssigkeiten gegenüber der aus dem Körper entfernten und es würde an beiden Stellen der Markunterbrechung ein Austausch von Flüssigkeiten stattfinden. Bei den marklosen Fasern, welche der so gut abschliessenden Scheide entbehren, würden die Ernährungsverhältnisse wahrscheinlich im ganzen Verlaufe der Faser so günstige sein oder noch günstigere wie an den Markunterbrechungen der anderen.

Ich möchte hier am Ende der Betrachtungen über das Mark noch einer Färbemethode gedenken, die auf das Mark speciell wirkt, ich meine die Weigert'sche Hämatoxylin-Blutlaugensalz-Methode. Die Bilder, welche diese Methode an guten Präparaten des Centralnervensystems giebt, sind ja bekannt, und werden von keiner anderen Methode an Schönheit und Eleganz erreicht. Es fragt sich nun, was färbt sich hierbei und ist die Art der Färbung eine Bürgschaft für die Genauigkeit der Bilder. Die Weigert'sche Färbung war eigentlich die Ursache, warum ich diese ganze Unter-

suchung begann, da ich eben wissen wollte, ob man sich auf dieselbe verlassen könne. Nach dem, was ich gesehen habe, komme ich zu der Annahme, dass in der Markscheide keine besondere specifische Substanz vorhanden ist, welche sich färbt. Man sieht bei dieser Färbung durchaus unregelmässige Bilder. Jedem der mit dieser Methode gearbeitet hat, ist bekannt, dass zuerst alle Gewebstheile sich tief blau färben, wirkt dann die Differenzirungsflüssigkeit ein, so wird die Färbung wahrscheinlich durch einen Oxydationsprocess an mehr und mehr Stellen so verändert, dass statt der tiefblauen eine hellbraune Farbe auftritt. Nun giebt es aber, wie es scheint, keinen Gewebstheil, der dauernd blau bleibt, sondern allmählich nehmen alle diesen hellbraunen Farbenton an. Wann das eintritt, das scheint einmal davon abzuhängen, wie stark die betreffende Gewebspartie der Einwirkung der Differenzirungsflüssigkeit ausgesetzt ist und dann vielleicht auch von der Natur des Gewebes, wenn eben nicht auch in dieser Hinsicht rein mechanische Gründe mitwirken, was mir nicht unwahrscheinlich ist. Man benutzt zu der Untersuchung dessen, was sich färbt, am besten natürlich dicke Nervenfasern. Zunächst fällt dabei nun auf, dass die Nervenfaser niemals gleichmässig gefärbt ist, sondern immer fleckig erscheint. Selbstverständlich muss man den Farbstoff möglichst lange auf die Faser wirken lassen, um möglichst genaue Resultate zu erhalten, ich habe gewöhnlich 20-24 Stunden dazu genommen. Trotz dieser langen Dauer der Einwirkung aber, bei der der Farbstoff, wie man leicht constatiren kann, bis zum Axencylinder hin durchaus durchgedrungen ist, sieht man an den Fasern eine Menge Flecken, und zwar verhalten sich in der Beziehung centrale und periphere Fasern ganz gleich. Es sind ganz unregelmässig geformte blaue und blasse hellbraune Stellen abwechselnd vorhanden, da wo an einem Längsschnitte einzelne Faserenden über den Schnitt hinausragen, sind diese oft fast ganz oder ganz hellbraun geworden. Auf einem Querschnitt treten an manchen Fasern der grauen Substanz direct hellbraune Unterbrechungen auf, und studirt man die dicken Fasern der weissen Commissur, so wird man hier mitunter recht sonderbare Bilder finden, die alle auf eine mangelhafte Färbung der Markscheide zurückzuführen sind. Am elegantesten sehen immer die feinen Fasern aus, doch bemerkt man auch an diesen ähnliche Unregelmässigkeiten, wenn man sie mit starken Vergrösserungen untersucht. Sehr häufig erscheint es

beim Längsschnitt wie beim Querschnitt, als wenn die blauen Flecken mit den Lantermann'schen Einkerbungen, den Zwischentrichtern, etwas zu thun hätten, denn man sieht häufig in regelmässigen Zwischenräumen solch blaue trichterförmige Figuren, die jedoch immer nur ein Stück der Trichter einnehmen. Ich meine indessen damit nicht, dass die Zwischentrichter sich etwa specifisch färbten, es sind nur die gefärbten Stellen etwa in ihrer Form und Gegend. Es finden sich aber auch andere Formen, und man kann leicht nachweisen, dass die ganze Art der Färbung abhängt von der Art des chromsauren Salzes, das zur Härtung benutzt worden ist, und von den in Folge dessen auftretenden Myelinformen. Mit Müller'scher Flüssigkeit behandelte Fasern geben die eben beschriebenen Bilder, indessen kommen hier ausser den mehr trichterförmigen Figuren auch sehr viele unregelmässige klumpige Formen vor, mit Chromsäure $(\frac{1}{2}-\frac{1}{6}$ pCt.) behandelte geben ganz andere Bilder, auf die ich weiterhin noch einzugehen haben werde, das Mark bleibt hier ganz oder fast ganz ungefärbt und nur eine dünne den Axencylinder umgebende Hülle färbt sich intensiv blau, legt man Nervenfasern in Chromsäure (1/2 pCt.), zu der man soviel Kochsalz geschüttet hat als sich löst, wobei man unter Chlorentwicklung eine Natronverbindung der Chromsäure erhält, so bieten die Nervenfasern nach der Weigert'schen Färbung wieder ein ganz anderes Bild dar, weder der Axencylinder noch Trichteroder Klumpen-Figuren treten vor, und die Nervenfaser erscheint intensiv dunkel und sehr gleichmässig grob punktirt. Es scheint mir hieraus mit Bestimmtheit hervorzugehen, dass sich die Art der Färbung ganz danach richtet, in welcher Weise das Mark durch die Einwirkung des härtenden Reagens verändert ist, d. h. welch eine Art der Aufblätterung, Netzbildung etc. vor sich gegangen ist, und dann bleibt der Farbstoff wahrscheinlich an allen besonders geschützten Stellen haften, also wahrscheinlich in den Spalten zwischen den Blättern des Marks etc., so kommen dann auch jene trichterförmigen Bildungen zu Stande, da, wie ich oben schon erwähnt habe, bei Härtung in Müller'scher Flüssigkeit die Zwischentrichter mitunter stark vortreten und das Mark sich diesen einigermassen parallel zu spalten scheint. Es ist ja möglich, dass auch bestimmte bei dieser Zerklüftung entstehende Substanzen, geronnene Massen oder andere, noch ausserdem besonders stark durch den Farbstoff gefärbt werden und dann später langsamer entfärbt werden als andere, das ist gleichgültig, denn jedenfalls sind dieses keine für die Faser als solche irgendwie wichtige und charakteristische Theile, auch bleiben dieselben im besten Falle nicht dauernd gefärbt, sondern nur etwas länger als andere. Ist dies nun aber der Fall, dass gar keine für die Faser wichtigen charakteristischen Formelemente gefärbt werden, und dass schliesslich alle wieder entfärbt werden, und zwar ganz unregelmässig, zufällig, je nachdem die Differenzirungsflüssigkeit einwirken kann, dann folgt daraus, dass die Färbungsmethode trotz ihrer Eleganz eine unsichere ist, und dass namentlich für pathologische Untersuchungen die grösste Vorsicht bei ihrer Benutzung geboten erscheint. Es ist ja zweifellos schon ein grosser Nachtheil der Methode, dass sie den wichtigsten, ja den einzig wichtigen Bestandtheil der Nervenfaser, den Axencylinder, überhaupt ungefärbt lässt, und man aus diesem Grunde schon die Bilder, welche sie liefert, niemals als ganz vollständige ansehen kann, aber meine jetzigen Wahrnehmungen haben mich noch mehr zur Vorsicht bei der Benutzung derselben gemahnt. Ich bin ja weit entfernt die Schönheit der Bilder im ganzen oder den Nutzen der Methode für Uebersichtsbilder zu leugnen, aber sowie es sich um genaueres handelt und um pathologische Veränderungen, würde ich den Bildern durchaus misstrauen.

2) Die Schwann'sche Scheide.

Bei der Schwann'schen Scheide handelt es sich um drei Fragen:

1) Kommt die Schwann'sche Scheide sowohl den centralen wie den peripheren Fasern zu oder nur den letzteren?

2) Ist die Schwann'sche Scheide an den Lantermann'schen Einkerbungen oder an den Schnürringen unterbrochen oder bildet sie einen zusammenhängenden Schlauch?

3) Gehören die Kerne, welche der Schwann'schen Scheide innen anliegend sich in das Mark hineinbuchten, der Scheide oder dem Mark an?

ad 1. Als ich den Bau der centralen Faser dem der peripheren so völlig gleich gefunden hatte, lag es nahe anch nach einer Schwann'schen Scheide bei den centralen Fasern zu suchen, und ich habe dicses auch mit Zuhilfenahme verschiedenster Methoden gethan, bin aber zu dem Schlusse gekommen, dass eine solche Scheide den centralen Fasern durchaus fehlt, und erst, wie bekannt, mit dem Austritt aus dem Rückenmark auftritt. Mitunter sieht man Bilder, namentlich an den Stellen der Schnürringe, welche dafür zu sprechen scheinen, dass eine Scheide vorhanden ist, man sieht, wie ich es auf Fig. 2 gezeichnet habe, an Silber-Chloroformpräparaten feine Linien an die Zwischenscheibe herantreten mit einem leichten Knick an der Stelle dieser, oder man glaubt bei Silber-Glycerinpräparaten deutlich eine feine Contur an dem Marke hin nach der Einschnürung verfolgen zu können, niemals aber habe ich bei centralen Fasern wirklich eine Haut abgehoben gesehen von der Markscheide oder eine solche gar isoliren können. Ich bin also zu demselben Schlusse gekommen, wie alle bisherigen Forscher und nehme an, dass die centralen Fasern der Schwann'schen Scheide entbehren.

ad 2. In Bezug darauf, ob die Schwann'sche Scheide an den Schnürringen unterbrochen sei, sind die Forscher verschiedener Ansicht, dagegen wird zugegeben, dass sie an den Lantermannschen Einkerbungen ohne Unterbrechung vorübergehe. Von den Forschern, welche eine Unterbrechung der Schwann'schen Scheide an der Stelle der Schnürringe constatiren, geht am weitesten Boveri (1), der annimmt, dass die Schwanu'sche Scheide an dieser Stelle sich völlig umbiegt, und auf der Oberfläche des Axencylinders als innere Begrenzung der Markscheide weiter zieht. Ich war zuerst ebenfalls geneigt, eine Unterbrechung der Scheide an den Schnürringen anzunehmen, bin aber zu der Ueberzeugung gelangt, dass eine solche nicht nachzuweisen ist, dass also die Schwann'sche Scheide einen continuirlichen Schlauch darstellt, der entweder ganz gleichmässig ist, oder, wie oben schon hervorgehoben wurde, je nach der Dicke der Markscheide seichtere oder tiefere Einschnürungsstellen zeigt. Um sich von diesem Verhalten der Schwann'schen Scheide gute Bilder zu verschaffen, ist das von Kuhnt (5) angegebene Verfahren sehr empfehlenswerth: man legt mit Osmium oder mit Silber-Osmium behandelte Fasern in verdünntes Ammoniak, etwa 20-30 Tropfen auf 10 ccm Wasser, lässt sie hierin längere Zeit, einen Tag oder mehrere liegen, und zerzupft dann in Wasser oder Glycerin. Durch das Ammoniak wird die Markscheide und der Axencylinder zerstört, man sieht nur noch feine Körnchen in einem leeren hellen Schlauche liegen, und

kann so sehr schön die Form und Beschaffenheit dieses hellen Schlauches, eben der Schwann'schen Scheide, studiren. Fig. 8 zeigt eine solche Faser. An dem einen Ende ist die Markscheide noch ziemlich vollständig erhalten, an dem anderen ist der Schlauch fast leer. Dieser letztere Theil der Faser war der angeschnittene, der andere Theil setzte sich weiter in die Faser fort. Aussen liegt die Fibrillenscheide, dann folgt die Schwann'sche Scheide. Die Ranvier'sche Einschnürung ist noch völlig frei von Inhalt. Mark, Zwischensubstanz und Axencylinder sind zerstört. Man sieht so sehr deutlich, wie die Schwann'sche Scheide sich ziemlich plötzlich verengert, eine kurze Strecke weit so verengt mit fast parallelen Wänden weiter verläuft und dann wieder ganz in derselben Weise sich erweitert. An den beiden Stellen, an denen der verengte Theil des Schlauches an den weiteren anstösst, sind auch die Oberflächenconturen eingezeichnet, die deutlich eine gleichmässige ringförmige Einbiegung erkennen lassen. Einige feine Faltungslinien laufen über die Oberfläche des Schlauches nach dieser Umbiegungsstelle hin. Die Dicke der Schwann'schen Scheide ist in dem ganzen Verlaufe dieselbe, eine Verdickung derselben an der Schnürstelle, wie sie mehrfach angegeben wird, existirt nicht. An jungen Nervenfasern, bei denen eine Einschnürung noch nicht oder fast nicht entwickelt ist, kann man leicht an Stellen, an denen sich die geschrumpfte Markscheide von der Schnürstelle beiderseits zurückgezogen hat, auch ohne Anwendung von Alkalien dasselbe constatiren. Die beste Methode scheint mir indessen die zu sein, die Nervenfasern in Ammonium chromic. oder bichromicum 1:1000-5000 für einen oder mehrere Tage zu legen. Man erhält durch Auflösung des Markes in kleine Körnchen an einer grossen Anzahl von Fasern die Schwann'sche Scheide und den in ihr nun freiliegenden Axencylinder isolirt und kann so beliebig das Verhalten beider studiren, auch hier zeigte sich nun immer, dass die Schwann'sche Scheide ohne jede Verdickung als ein zusammenhängender Schlauch über die Schnürstelle hinzieht.

Ganz ebenso beschaffen ist die Schwann'sche Scheide an den peripheren Fasern des Neunauges. Da bei diesen das Mark fehlt, so liegt die Scheide unmittelbar und zwar sehr dicht dem platten, bandartigen Axencylinder an. An Stellen, an denen dieser durch die Zerrung bei der Zerzupfung etwas aus der Lage gekommen ist, oder durch die Einwirkung des Härtungsmittels, in

diesem Falle M tiller'sche Flüssigkeit, seine Form etwas verändert und sich von der Scheide zurückgezogen hat, erkennt man deutlich die Scheide für sich. Da bei diesen Fasern, wie schon erwähnt, die Einschnürungen fehlen, so bildet die Scheide einen durchaus gleichmässigen der Grösse des Axencylinders angepassten Schlauch ohne bemerkbare Unterbrechungen. Fig. 9 stellt ein Stück einer solchen Faser aus dem Trigeminus des Neunauges dar. Man sieht leicht zu äusserst die Fibrillenscheide mit ihren Kernen, dann die zarte, aber scharf begrenzte Schwann'sche Scheide, endlich den mächtigen Axencylinder, der sich an mehreren Stellen von der Scheide entfernt hat.

ad 3. Es ist seit langer Zeit bekannt, dass der Innenseite der Schwann'schen Scheide Kerne anliegen, die sich nach ihrer Dicke mehr oder weniger tief in das Mark hinein vorbuckeln. Es sind im Allgemeinen lange schmale Kerne von geringer Dicke, die indess eben doch hinreicht, um eine bemerkbare Aushöhlung im Mark hervorzubringen. Diese Kerne liegen der Schwann'schen Scheide so fest an, dass man die Contur derselben nicht an ihnen vorbeigehen sieht und sind öfters von mehr oder weniger Protoplasma umgeben, besonders an jungen Fasern. Sie kommen zwischen zwei Einkerbungen sehr häufig nur in der Einzahl, mitunter aber auch in verschieden grosser Mehrzahl vor, und sind in Bezug hierauf wie in Bezug auf ihr ganzes Verhalten Gegenstand eingehenden Studiums einer Anzahl von Forschern, so namentlich von Ranvier (6), Key und Retzius, Kuhnt und anderen gewesen. Diese Kerne gewannen ihre Bedeutung und ihr Interesse durch die Hypothese von Ranvier, dass jedes Stück der Markscheide und Schwann'schen Scheide, das zwischen zwei Einschnürungen gelegen war, einer Zelle entspräche, welche röhrenförmig den Axencylinder umgäbe. Boveri führt diese Ranvier'sche Hypothese noch weiter, indem er die von einer Membran amgebene Markzelle sich um den Axencylinder herumlegen lässt, allerdings zu einer Zeit, wo sie noch membranlos ist, so dass eine Naht vermieden gedacht werden kann. Dass die Schwann'sche Scheide nicht eine solche Zellmembran sein konnte, bewies schon der Umstand, dass sie an den Ranvier'schen Einschnttrungen nicht unterbrochen war. Es konnte nun indessen ja immerhin das Stück Markscheide plus Kern einer Zelle entsprechen. War das der Fall, so mussten dieselben Kerne, welche die periphere Faser

Archiv f. mikrosk. Anstomie. Bd. 30.

ì

so deutlich zeigte, auch an der centralen zu finden sein. Nun habe ich daraufhin genauer nach ihnen im Rückenmark gesucht, habe sie dort aber nicht auffinden können, auch ist mir nicht bekannt, dass sie hier von anderen gesehen worden sind. Fehlen die Kerne den centralen Fasern, dann können dieselben aber nicht der Markscheide, sondern müssen der Schwann'schen Scheide angehören, an der sie ja auch so dicht anliegen. Dann sind sie also nichts weiter als die Kerne von bindegewebigen Zellen, aus denen diese später structurlos erscheinende Membran sich aufbaut, und verlieren jeden Werth für die wichtigeren Theile der Nervenfaser. Key und Retzius fassen sie übrigens in ihrem grossen Werke auch durchaus als Kerne der Schwann'schen Scheide auf. Dass dieselben nun in der That nichts weiter sind, das zeigen sehr beweisend wieder die Fasern des Neunauges. An den peripheren Fasern dieses Thieres sieht man sehr lange, in der That ganz überraschend lange schmale Kerne in ziemlich grosser Menge der Innenseite der Schwann'schen Scheide anliegen, also zwischen Scheide und Axencylinder genau entsprechend den Kernen der höheren Thiere. Diese auch von Key und Retzius genau beschriebenen und abgebildeten Kerne unterscheiden sich durch ihre Form so sehr von allen übrigen dem die Fasern umgebenden Gewebe angehörenden Kernen, dass es eine Kleinigkeit ist, sie überall, wo sie vorkommen, zu sehen und heraus zu finden. Wenn nun das Neunauge auch keine Markscheide in seinen Nervenfasern besitzt, so konnten doch die Zellen, aus denen diese bei den höheren Thieren entsteht, vorhanden sein, die Fasern konnten gewissermaassen eine protoplasmatische Markscheide besitzen. War das der Fall, dann mussten die centralen Fasern aber auch von diesen Kernen begleitet sein, obgleich ihnen die Schwann'sche Scheide fehlte. das ist nun aber nicht so. Im Rückenmark zeigt sich von diesen so charakteristischen Kernen nicht die Spur. Daraus folgt dann mit Nothwendigkeit, dass dieselben der Schwann'schen Scheide angehören. Und daraus wiederum, dass auch die bei den höheren Thieren vorkommenden homologen Kerne in der Schwann'schen Scheide sich befinden. Es steht dieser Befund endlich in völliger Uebereinstimmung mit dem vorher erwähnten, dass bei Thieren mit Markscheide die Kerne nicht im Rückenmarke nachzuweisen waren. Andere Kerne als diese werden von den Forschern an der Nervenfaser nicht erwähnt, und auch ich habe keine weiter gefunden. Kuhnt ist der einzige, der Markkerne und Kerne der Schwann'schen Scheide getrennt beschreibt. Derselbe sagt (4, p. 438): "Durchforscht man auf längere Strecken isolirte Scheiden recht sorgfältig, so trifft man in seltenen Fällen kleine rundliche Kerne, die in die Wand eingebettet sind und wahrscheinlich Reste von Bildungszellen darstellen, aus denen sich die Scheide aufbaut." Ich muss sagen, dass ich an diese von den bisher beschriebenen verschiedenen Kerne der Schwann'schen Scheide nicht recht glauben möchte. Ich selbst habe sie nicht gesehen, kein anderer Forscher führt sie an und auch bei dem Neunauge findet man nichts von ihnen.

Dafür, dass jene von Kuhnt als Markkerne bezeichneten Gebilde in der That zu der Schwann'schen Scheide gehören, spricht auch der Umstand, den Key und Retzius besonders hervorheben, dass diese Kerne nämlich eigentlich mehr in der Scheide als an der Scheide liegen, da man weder aussen noch innen die Contur der Scheide an ihnen vorüber gehen sieht, und dass man sie mit der Scheide zusammen isoliren kann, wie die von Nervenfasern des Hechts gegebenen Abbildungen zeigen, und wie man es an Fasern anderer Thiere nach der oben angegebenen Behandlung mit Ammon. bichrom. oder chrom. jederzeit auch sehen kann.

Hervorheben möchte ich endlich noch, dass jenes eigenthümliche charakteristische Aussehen der Kerne beim Neunauge nicht so vereinzelt dasteht. Hellt man die Markscheide an den Nervenfasern des Frosches auf, indem man sie längere Zeit mit Chloroform behandelt, und färbt man dann mit Dahlia, so treten an den hellen Fasern die Kerne, sowohl die der Schwann'schen Scheide, wie die der Fibrillenscheiden sehr scharf hervor. Hier fällt dann, wenn man die Neunaugenfasern schon kennt und in Folge dessen die Aufmerksamkeit auf diesen Punkt richtet, leicht in's Auge, dass auch beim Frosch die Kerne der Schwann'schen Scheide eine wesentlich andere Gestalt besitzen als die der Fibrillenscheide, ebenso wie beim Neunauge viel länger und schmäler sind als die letzteren und dass man daher auch hier beide Kernarten leicht auseinander halten kann. Ich habe diesen Punkt noch nicht weiter verfolgt, vielleicht geht dieser charakteristische Unterschied in der Form aber weiter durch in der Thierreihe.

3) Der Axencylinder.

Bei dem Axencylinder handelt es sich um folgende Fragen:

1) Welche Gestalt hat der Axencylinder als Ganzes betrachtet und wie verhält sich diese Gestalt an den Stellen der Lantermann'schen Einkerbungen und der Ranvier'schen Schnürringe?

2) Welches ist die nähere Beschaffenheit des Axencylinders? Besteht derselbe aus Fibrillen oder ist er ein solider Strang?

3) Besitzt der Axencylinder eine Scheide, die "Axencylinderscheide?"

ad 1. Es ist eine sehr merkwürdige Thatsache, dass es ausserordentlich schwer ist über die Gestalt des Axencylinders in's Klare zu kommen. Und in der That giebt es auch in der Literatur eine Menge verschiedener Angaben, nach denen die Form schwankt von der eines platten Bandes bis zu einem Cylinder oder einem Cylinder mit vorspringenden Kanten, der also auf dem Querschnitte sternförmig erscheinen würde. Giebt es nun vielleicht in der That so verschiedene Formen des Axencylinders oder ist derselbe ein Gebilde, welches in seiner Form nur leicht veränderlich ist und in Folge dessen so verschiedene Formen zeigt je nach der Einwirkung des Reagens? Nach meinen Erfahrungen möchte ich das Letztere für das Richtige halten. Zunächst liegt cs nahe, die Form des Axencylinders an Isolationspräparaten zu studiren, an denen man denselben auf grössere Strecken von der Markscheide isolirt betrachten kann. Ich habe zu diesem Zwecke verschiedene Concentrationen der Osmiumsäure angewendet, am leichtesten erlauben die stärker verdünnten Lösungen $(\frac{1}{5}-\frac{1}{10}$ pCt.) die Isolirung, ferner meine Methylmixtur, welche ich für die Isolirung der Retinaelemente mit so gutem Erfolge angewandt hatte (Wasser 20 Vol. Th., Glycerin 10 Vol. Th., Methylalcohol 1 Vol. Th.), dann die von Hans Schultze empfohlene 0,1 procentige Lösung von Ammon. bichrom., Lösungen desselben Salzes von 1:2000-5000, Ammon. chrom. 1:1000-5000, Müller'sche Flüssigkeit, 0,75 procentige Kochsalzlösung, Chloroform, 1 ¹/₄ procentige Silberlösung, und in allen diesen Flüssigkeiten zeigten sich die oft wunderschön und auf lange Strecken isolirten Axencylinder in der grössten Mannigfaltigkeit der Formen, sehr häufig als platte Bänder. Je dicker die Axencylinder dabei waren, um so deutlicher zeigten sie ferner leichte Ungleichheiten in

der Art, dass eine Faser mitunter ziemlich plötzlich breiter und dünner wurde, oder dass auf der Fläche noch ein längerer oder kürzerer leicht unregelmässiger Aufsatz aufsass, wodurch beim Querschnitt eine unregelmässige Sternform entstanden sein würde. Im Ganzen waren die Conturen der Axencylinder indessen sehr glatt, die Breite derselben eine sehr gleichmässige. Am besten isolirten sie sich natürlich bei den centralen Fasern. Sah man die bandförmigen Fasern genauer an, so zeigten namentlich die breiteren häufig sehr deutlich die Form einer Rinne. Die marklosen Fasern des Neunauges verhielten sich nach Behandlung mit Müller'scher Flüssigkeit genau so. Namentlich wieder an den dicksten, an den gewaltigen Axencylindern der Müller'schen Fasern, oder auch an den peripheren Trigeminusfasern sah man sehr deutliche Bandformen und Hohlrinnen. An dem Querschnitte eines Rückenmarks, wo man ja die beste Gelegenheit hat, dicke und dünne Fasern nebeneinander zu sehen und die verschiedenen Formen zu vergleichen, findet man gleichfalls sehr verschiedene Bilder in den einzelnen Faserquerschnitten. Sehr charakteristische Bilder lieferte hier das Rückenmark des Neunauges. Dasselbe zeigte nach Chromsäurehärtung Bilder, wie sie Fig. 13 darstellt. Die Lücken für die Fasern, welche in der Stützsubstanz auftreten, sind glattrandig, kreisförmig oder oval. Die Axencylinder füllen diese Lücken zum grössten Theile bei Weitem nicht aus. Manche erscheinen platt bandförmig, dabei vielfach so gekrümmt, dass sie eine Rinne darstellen, andere bandförmig mit einem mehr oder weniger spitzen Fortsatz in der Mitte, so dass mitunter eigenthümliche Dreiecke mit concaven Flächen, also Sternformen oder sonstige ganz unregelmässige Formen entstehen, einige mehr rundlich aber kleiner als die Lücke, endlich nur sehr wenige von der Form und Grösse der Lücke oder einer annähernden Form und Grösse, im letzten Falle häufig mit feinen Spitzchen nach der Wand der Lücke hinstrebend und dieselbe eventuell berührend. Die Querschnitte solcher ausgedehnter Axencylinder sind immer viel zarter und durchsichtiger als die jener, welche die Lücken nicht ausfüllen, diese erscheinen dicker und undurchsichtiger. Ganz ähnliche Bilder ergiebt ein Querschnitt des Rückenmarks vom Stör nach Behandlung mit Müller'scher Flüssigkeit, doch sind die Formen hier nicht so stark ausgesprochen und das Bild nähert sich schon bedeutend dem der höhern Thiere. Selbstverständlich liegt der Axencylinder in diesem Falle in der

Markhülle, welche einen ebensolchen runden oder ovalen Raum herstellt, wie die Stützsubstanz bei dem Neunauge. Härtet man endlich Nervenstämme, z. B. den Ischiadicus des Frosches in Chromsäure von 1/2-1/6 pCt., legt dieselben dann in 70-80 procentigen Alcohol, isolirt die Fasern einigermaassen, und wendet dann die Weigert'sche Hämatoxylin-Blutlaugensalz-Färbung an, so findet man das Mark entweder ganz oder fast ganz ungefärbt, der Axencylinder dagegen erscheint tiefblau. Man sieht leicht, dass diese blaue Färbung einer Schicht angehört, welche den Axencylinder umgiebt, und zwar trikotartig eng anschliessend umgiebt und diese Schicht zeichnet so die Form des Axencylinders in der Faser sehr schön ab. Bei solchen Fasern glaubt man häufig deutlich zu sehen, dass der Axencylinder ein plattes Band darstellt, welches sich häufiger dreht. Behandelt man endlich Nervenfasern mit Silber, so sieht man an ihnen, besonders gut nach weiterer Behandlung mit Chloroform, die bekannten Frommann'schen Linien. Besonders gut eignen sich auch hierfür die centralen Fasern, da bei diesen das Silber weit besser den Axencylinder erreicht und die Markscheide leichter zu entfernen ist. Auch hier tritt nun auf das Klarste hervor, dass der Axencylinder häufig ein plattes mehr oder minder breites Band darstellt, auf dessen Oberfläche jene eigenthümlichen Querstreifen hinlaufen. Auch hier sieht man in solchen Fällen wieder. dass der Axencylinder sich dreht. Die Querstreifen ziehen sehr deutlich über die breite Oberfläche des Bandes, biegen am scharfen Rande kurz um, um auf der anderen Seite weiter zu verlaufen. Nun fragt es sich, welche von diesen verschiedenen Formen sind der Natur entsprechend oder am meisten entsprechend und wie entsteht die grosse Verschiedenheit der Formen?

Es scheint mir zweifellos, dass die Querschnittsbilder dafür sprechen, dass eine Schrumpfung des Axencylinders bei Einwirkung der Härtungsflüssigkeit stattfindet. Die von der Stützsubstanz gebildeten Lücken, welche man beispielsweise auf dem Rückenmarksquerschnitte des Neunauges in Fig. 13 findet, werden aller Wabrscheinlichkeit nach ihre natürliche Grösse ziemlich bewahrt haben. Einmal ist es an sich nicht wahrscheinlich, dass das feste aus so vielen Elementen gebildete Stützgewebe stark schrumpft, und dann zeigen auch jene Lücken, welche von den wenig geschrumpften Axencylindern nahezu oder ganz ausgefüllt werden, dass dieses ihre

Digitized by Google

ursprüngliche Grösse sein muss. Dafür spricht auch der Umstand, dass die Conturen der Lücken durchweg glatt sind. Es sind gerade die Präparate vom Neunauge hier sehr beweisend und entscheidend, da wir es hier nur mit Axencylinder und Stützsubstanz zu thun haben, die Markscheide fortfällt. Diese würde eine Fehlerquelle darstellen können, da ihr Verhalten gegen verschiedene Reagentien durchaus von dem der anderen Theile verschieden sein kann, und so ein vorhandener Spaltraum durch ihre Schrumpfung entstanden oder durch ihre Quellung verdeckt sein kann. Indessen haben wir oben schon gesehen, dass auch das markhaltige Störrückenmark ganz ähnliche Schrumpfformen des Axencylinders in der Markscheide erkennen lässt, die Uebereinstimmung also eine vollkommene ist.

Nun kann eine Schrumpfung auf zweierlei Art zu Stande kommen. Einmal kann durch concentrirte Flüssigkeiten, die einwirken, eine Wasserentziehung zu Stande kommen, und zweitens kann bei einer sehr wasserreichen einwirkenden Flüssigkeit eine Gerinnung der betreffenden Substanz mit Ausstossung von Wasser resp. Salz- etc. Lösungen durch diese Gerinnung eintreten.

Beide Arten der Einwirkung sind bei dem Axencylinder sicher zu beobachten, doch glaube ich, dass die Gerinnung mit Ausstossung von Flüssigkeit die Hauptrolle bei unseren Härtungen spielt. Eine Osmiumlösung von 1/10 pCt. und Lösungen von Ammon. bichrom. oder chromic. von 1:1000-5000 oder Chromsäure von ¹/_e pCt. sind sicher keine concentrirten Lösungen und doch ist der Effekt eine Schrumpfung, und Ammon. bichrom. von 1:1000 wirkt gerade so wie das von 1:5000 und diese Wirkung stimmt wieder überein mit der von Chromsäure von 1:200-600, es ist also das coagulirende Reagens, welches wirkt, ohne dass die Menge Wasser, welche mit diesem Reagens verbunden ist, einen wesentlichen Unterschied macht. Sehr auffallend ist es mir immer gewesen, dass ich in allen oben angeführten Flüssigkeiten, auch in diesen verdtinnten Lösungen keine Quellung des Axencylinders beobachten konnte. Ich habe allerdings in wenigen Fällen gesehen (in Ammon. bichrom.) wie deutlich geschrumpfte Axencylinder ganz plötzlich sich trichterartig erweiterten, um in einen viel dickeren Cylinder überzugehen, der auf dem Querschnitte eine deutliche Contur am Rande und einen hellen Inhalt zeigte, in dem wenige Körnchen zu liegen schienen. Waren dieses nun Quellungsformen oder war hier

zufällig ein Theil des Axencylinders in seiner normalen Dicke und Beschaffenheit erhalten? Denn auch das letztere war durchaus möglich, der Durchmesser dieser dicken Partieen übertraf nicht das Maass des möglichen normalen. Warum nun freilich diese wenigen Stücke normal geblieben oder gequollen waren, während alle anderen Partieen geschrumpft waren, das war auch schwer zu erklären.

Leider habe ich an Petromyzon nicht derartige Untersuchungen anstellen können, ebenso wenig wie ich die lebenden Axencylinder dieses Thieres untersuchen konnte, da im Sommer keine lebenden Exemplare zu haben waren. Ich hoffe diesen Mangel noch im Herbste ergänzen zu können.

Bei diesem eigenthümlichen Verhalten des Axencylinders lag es jedenfalls nahe zu sehen, wie sich der frische Axencylinder in der Faser dem Kochsalz und Wasser gegenüber verhielt. Zerzupft man einen frischen peripheren Froschnerven, z. B. den Ischiadicus, in 0,75 procentiger Kochsalzlösung, so findet man immer eine ganze Anzahl Fasern, welche zunächst völlig wie normale im Körper befindliche Fasern erscheinen und in der Kochsalzlösung auch längere Zeit in diesem Zustande verharren. Beobachtet man nun solche Fasern länger, so kann man zunächst eine leichte Quellung der Markscheide wahrnehmen, welche jene von Boll (14) ausführlich beschriebenen Veränderungen einleitet. Dabei bemerkt man hin und wieder, dass sich zwischen dem Axencylinder und der zunächst noch völlig glatten Wand der Markscheide Räume bilden, welche den Axencylinder einbuchten. Wiederholen sich diese auf beiden Seiten in kurzen Abständen, so kann der Axencylinder ein geschlängeltes Aussehen erhalten. Eine solche Anordnung ist indessen nicht so häufig, gewöhnlich sind die Räume an Ausdehnung sehr verschieden und liegen unregelmässig an dem Axencylinder hin. Es tritt hier also zweifellos Flüssigkeit durch die quellende Markscheide hindurch, welche den Axencylinder zurückdrängt. Die Räume, welche diese Flüssigkeit einnimmt, scheinen nicht zu den Unterbrechungen des Marks in Beziehung zu stehen. Noch deutlicher sieht man dieses, wenn man nun vom Rande des Deckglases her etwas destillirtes Wasser zusetzt. Die Quellung der Scheide wird stärker und die eingedrungene Flüssigkeit nimmt an Menge zu. Sobald jetzt ein Strömen des Marks eintritt, sieht man nun oft Folgendes: helle Tropfen, wahrscheinlich verflüssigtes,

schaumig aussehendes Mark enthaltend, ziehen in der Markscheide zwischen dieser und dem Axencylinder hin. Sie drängen den Axencylinder an der Stelle, wo sie sich gerade befinden, zur Seite, sind sie vorüber, so erhält der Axencylinder wieder seine vorige Breite und wird an einer nächsten Stelle eingedrückt. Der Axencylinder verhält sich also diesen Tropfen gegenüber ganz so, wie ein mit Flüssigkeit gefüllter Schlauch. Er verhält sich nicht etwa wie eine Flüssigkeitssäule, die ja auch ausweichen würde, sondern wie ein Schlauch, denn hinter und vor dem Tropfen bleiben deutliche dreieckige Spalträume, eine Flüssigkeit würde hier um den Tropfen zusammenfliessen. Aber er verhält sich ganz wie ein Schlauch, der eine ziemlich dünne Flüssigkeit enthält und eine sehr zarte Membran besitzt, denn das Ausweichen geht sehr schnell von Statten und ebenso das elastische Zurückschnellen in die alte Form und Lage. Ausserdem können diese vorbeischwimmenden Tropfen von schaumigem Mark selbst nur eine sehr geringe Festigkeit besitzen, im besten Falle die eines weitmaschigen mit Flüssigkeit erfüllten Schwammwerks und doch genügen sie schon den Axencylinder so stark auszubuchten, dass sie schnell an ihm vorüberziehen können. Hierbei möchte ich gleich auf einen Irrthum aufmerksam machen, der bei der Beobachtung dieser Tropfen passiren kann. Da diese Tropfen etwa sphärisch oder eiförmig sind, und ihre Substanz ein anderes Lichtbrechungsvermögen besitzt als die umgebende Flüssigkeit, so werden sie, wenn sie ganz oder theilweise über dem Axencylinder hinschwimmen, ein verzerrtes Bild von diesem entstehen lassen, und so bisweilen die Erscheinung von einem Ausweichen des Randes vortäuschen können durch die durch ihre Substanz bewirkte Strahlenbrechung. Man muss also nur solche Tropfen zur Beobachtung wählen, von denen man sicher ist, dass sie den Axencylinder nicht decken, sondern seitlich an ihm hinziehen. Nimmt man nun statt der peripherischen Nerven einen centralen, z. B. ein Stück Froschrückenmark, und zerzupft es in 0,75 procentiger Kochsalzlösung, so erhält man in seltenen Fällen starke Fasern auf grössere Strecken so weit isolirt, dass man an ihnen Stellen findet, die markfrei geworden sind, und den Axencylinder frei erkennen lassen. Dass diese Fasern auf längere Strecken frei liegen, F.weiter] entfernt von grösseren Rückenmarksstücken, ist deshalb nothwendig, damit bei der späteren Wasserwirkung, bei der ein gewaltiges Quellen und Ausfliessen

des Markes statthat, diese ausfliessenden Markmassen nicht die zur Beobachtung gewählte Faser verdecken. Hat man also eine solche günstige Faser, deren Axencylinder auf eine grössere Strecke freiliegt, so sieht man Folgendes. An den Stellen, an denen die Markscheide noch vorhanden ist, bemerkt man wieder die verschieden gestalteten mit Flüssigkeit erfüllten Räume zwischen Mark und Axencylinder, der freie Theil des Axencylinders erscheint ganz gleichmässig conturirt, wahrscheinlich cylindrisch. An einer solchen freien Stelle sah ich den Axencylinder sich allmählich verschmälernd. um dann wieder in gleicher Weise zuzunehmen, ob diese Verdünnung durch Zerrung bei der Präparation bewirkt, ob sie natürlich war, kann ich nicht sagen. Man sieht eine deutliche glatte Randcontur von grosser Feinheit. So bleibt der Axencylinder lange Zeit unverändert. Setzt man nun Wasser hinzu, so treten deutliche Quellungserscheinungen ein. Das Mark zeigt Aufblätterung und wird bedeutend breiter, der Axencylinder bekommt etwas mehr verwaschene Randconturen und es treten in ihm helle Bläschen, Vacuolen auf, die durch die Randcontur ohne Schwierigkeit hindurchtreten können und so halb oder dreiviertel über dieselbe hervorragen. Die Randcontur ist so schr fein, dass es durchaus nicht zu sehen ist, ob sie hierbei durchbrochen wird, die Contur der Vacuole sieht ganz ähnlich aus wie die Randcontur. Lässt man jetzt wieder Kochsalzlösung zutreten, so können diese Quellungserscheinungen sowohl an Mark wie an Axencylinder zum grossen Theil zurückgehen. Setzt man von Neuem Wasser hinzu und fährt damit fort, so werden die Quellungserscheinungen immer. heftiger, immer neue Vacuolen treten auf, der Axencylinder wird dadurch ganz dick und unregelmässig, aber er hält noch zusammen. Setzt man nun aber ein klein wenig Essigsäure hinzu, so wird die Quellung äussert stürmisch, es tritt jetzt sicher direkt Substanz durch die Randcontur aus, denn die in Menge entstehenden und durch die Randcontur tretenden Vacuolen platzen aussen und verschwinden, so dass nach dieser stürmischen Scene der Axencylinder schmäler geworden ist, einen ganz hellen Inhalt besitzt, der sich von der äusseren Flüssigkeit in seinem Lichtbrechungsvermögen kaum unterscheidet, während vorher der Axencylinder immer etwas glänzend und leicht grau gefärbt erscheint. Der schmale helle Axencylinder ist von einer nun deutlicher als vorher vortretenden feinen Conturlinie begrenzt, die gegen den hellen Inhalt dunkel

erscheint. Er besitzt noch eine gewisse Festigkeit, denn straff gespannt hält er noch Stellen, an denen Stücke der Markscheide noch vorhanden sind, zusammen. Und diese Markstücke üben einen gewissen Zug auf ihn aus, da sie von der umgebenden strömenden Flüssigkeit bewegt werden. Da reisst plötzlich erst die eine Wand ein, wenn man die sehr zarte Contur so nennen darf, gleich darauf die zweite, der Axencylinder schlägt zurück und seine Contur, die in der gespannten Lage ganz glatt war, wird kraus; er kann nun auch allmählich an dem anderen Befestigungsende abreissen, obgleich der jetzt wirkende Zug ein minimaler sein muss, kurz jetzt wird er zerstört. Aus dem Mitgetheilten geht hervor, dass der Axencylinder aus zwei deutlich getrennten Partieen besteht : aus einer äussern festeren, elastischen, und einer von jener umschlossenen weichen, in der bei Zusatz von Wasser Vacuolen auftreten. Aus dieser Thatsache folgt wiederum, dass der Inhalt nicht direkt einem Serum ähnlich sein kann. Dass der Inhalt bei Zusatz von Essigsäure so stark quillt und so energisch durch die Hülle hindurchtritt, spricht ebenfalls gegen eine serumartige Flüssigkeit und für protoplasmaähnlichen Stoff. Es würde also die Hülle einen Inhalt umschliessen, der wohl als ein sehr wasserhaltiges Protoplasma zu denken wäre. Ich würde hiernach im Wesentlichen zu einer Anschauung kommen, die schon Boll (14, p. 311) vertreten hat. Fleischl's Ansicht, dass der Axencylinder eine Flüssigkeitssäule sei (15), steht unserer Deutung nahe, ist aber doch in wesentlichen Punkten von ihr verschieden. In dem Punkte stimme ich mit Fleischl durchaus überein, dass die verschiedenen Formen, welche der Axencylinder bei den verschiedenen Präparationsmethoden darbietet, auf verschiedene Schrumpfungszustände zurückzuführen sind. Auch die Beobachtung kann ich durchaus bestätigen, dass die Markscheide häufig gequollen ist an denselben Fasern, an denen der Axencylinder geschrumpft ist. Doch würde daraus noch nicht, wie Fleischl annimmt, folgen, dass das von dem Axencylinder ausgestossene Serum sich mit der Markscheide verbindet. Markscheide und Axencylinder sind zwei so durchaus verschiedene Dinge, dass sie sich auch Reagentien gegenüber ganz verschieden verhalten können, ohne dass deshalb ein von dem einen ausgeschiedener Stoff von dem anderen aufgenommen werden müsste, um die Quellung dieses letztern Theils zu erklären. Das beste Beispiel dafür sind jene Fasern, welche in ganz verdünnten Lösungen von doppelt- oder einfach-chromsaurem Ammoniak lagen, bei denen die Markscheide total aufgelöst sein konnte, während der Axencylinder zu einem dünnen festen Faden von verschiedenster Gestalt geronnen war. Und auch Platz für das aus dem Axencylinder austretende Serum ist vorhanden, ohne dass dieses die Markscheide zu durchtränken braucht, denn der schmale geronnene Axenfaden, wie man wohl sagen darf im Vergleich zum normalen Axencylinder, füllt durchaus nicht immer den Raum aus, den die auch gequollene Markscheide ihm lässt. In Müller'scher Flüssigkeit quillt die Markscheide zweiffellos, und wie Figg. 7 und 10 zeigen, bleibt zwischen dem Axencylinder und den inneren Trichteröffnungen doch ein deutlicher Raum. Dieser Schrumpfungsraum wird es wohl auch sein, der jenen hellen Ring bildet, welcher den gefärbten Axencylinder umgiebt und den verschiedene Autoren und auch Ranvier erwähnen. Dieser Schrumpfungsraum kann aber, wie wir oben schon sahen, schr verschieden gross sein, und auch an verschiedenen Stellen derselben Faser ganz verschieden gross sein, und ganz ähnliche unregelmässige Lücken bilden in markhaltigen Fasern wie bei den marklosen des Neunauges, wie ich solches schon oben von dem Rückenmark des Störs nach Müller'scher Flüssigkeit erwähnt habe. Ganz ähnliche Lücken zeigen nun auch Rückenmarksquerschnitte nach Osmiumhärtung, wie Fig. 14 darstellt nach einem Präparate vom Frosch, obgleich gewöhnlich von Osmiumpräparaten angegeben wird, dass der Axencylinder durchaus in seiner Form conservirt werde, was aber, wie ich oben schon von Zerzupfungspräparaten bemerkte, nicht der Fall ist. Hier ist allerdings eine grössere Anzahl von Axencylindern ganz gut erhalten, bei einigen zeigen sich indessen schmale Spalträume zwischen Axencylinder und Mark, welche ziemlich gleichmässig um jenen herumziehen und an anderen sieht man ganz ähnliche Schrumpfungsbilder wie an Präparaten aus Chromsäure oder deren Salzen, einen stärker geronnenen Theil, der manchmal schon ganz ähnlich aussieht wie ein Axencylinder an einem Chromsäurepräparat, an dem dann noch ein breiter, zarter, auf dem Querschnitte häutchenartig erscheinender Theil ansitzt: der weniger stark geschrumpfte Axencylinderabschnitt. Da hier das Mark wahrscheinlich nicht verbreitert, eher etwas geschrumpft ist (es war 1/2 procentige Osmium-

Digitized by Google

säure zur Härtung benutzt worden), so treten auch geringe Schrumpfungen schon deutlich hervor.

Ranvier (6, I) giebt auf Taf. II, Fig. 2, 3 Abbildungen von Nervenfasern an Quer- und Längsschnitten nach Härtung in Chromsäure von 1:500, welche ganz ungemein an die "Federseelen"-Form von Boll erinnern. Ranvier lässt diese eigenthümlichen Azencylinderformen dadurch entstehen, dass das Mark bei der Härtung besondere Kugelformen annähme, welche den Axencylinder so zurecht quetschten. Nach dem oben Gesagten erscheint eine derartige Hypothese durchaus unnöthig, um diese Formen zu erklären, der einfach schrumpfende Axencylinder gentigt, und Boll hat seine Federseelen-Axencylinder als solche Gerinnsel aufgefasst. Indessen möchte ich doch an dieser Stelle bemerken, dass es nicht recht verständlich erscheint, wie dieses Gerinnsel zu Stande kommt. Nehmen wir an, dass jene Lücken, welche, wie ich oben geschildert habe, zwischen Markscheide und Axencylinder von Nerven auftreten, die in 0,75 procentiger Kochsalzlösung sich befinden, durch kleine Mengen von Kochsalzlösung gebildet werden, die durch die Markscheide hindurchtreten, eine Annahme, die ja zunüchst sehr einfach erscheint, so ist dreierlei hierbei schwer zu verstehen, erstens: wie kann Kochsalzlösung unverändert durch eine Markscheide hindurchtreten ? Sollte es nicht nothwendig sein, dass dieselbe bei dem Durchtritt Substanzen der Markscheide mitnimmt, zumal da es nicht den Anschein hat, als ob die durchgetretenen Kochsalztropfen zu den Zwischensubstanzen in Beziehung treten? Zweitens, warum treten diese Lückenbildungen nicht zunächst an den Ranvier'schen Einschnürungen auf, wo doch sicher die Kochsalzlösung am leichtesten und schnellsten den Axencylinder erreicht? und drittens, wenn wirklich Kochsalzlösung diese Lücken erfüllt, wie kommt es, dass sie den Axencylinder zurückdrängt? Ist die 0,75 procentige Kochsalzlösung wirklich schon so concentrirt. dass sie eine schnelle Schrumpfung des Axencylinders bewirkt, und warum tritt eine solche dann nicht an den Einschnürungen zuerst auf? Diese Ueberlegungen machen es in hohem Grade wahrscheinlich, dass die Flüssigkeit, welche jene Lücken zwischen Axencylinder und Markscheide ausfüllt, nicht reine Kochsalzlösung ist, sondern solche mit bestimmten gelösten Markbestandtheilen, wie jene Tropfen, welche man bei Wasserzusatz sieht, eine Flüssigkeit, die überhaupt in Folge von Diffusionsvorgängen an durch

Absterben veränderten Stellen des Markes in das Innere der Nervenfaser gelangt. Doch enthalten diese deutliche Formbestandtheile, haben ein schaumiges, blasiges Gefüge, während jene ganz homogen erscheinen und nichts geformtes erkennen lassen. Es wäre also wohl möglich, dass ausser der Gerinnung des Axencylinders. welche an sich schon im Stande ist, alle möglichen Formen herbeizuführen, auch noch eine formbedingende Einwirkung von bestimmten durch die einwirkende Flüssigkeit mitgeführten Markbestandtheilen vorkommt, die indessen doch nicht ohne Weiteres als Kugelformationen der Markscheide im Sinne Ranvier's aufzufassen wären und zumal bei Chromsäureeinwirkung wohl wenig auf den Axencylinder von Einfluss sein würden. Dass in der That auch ohne Markeinwirkung alle jene wunderbar wechselnden Formen des Axencvlinders durch einfache Gerinnung zu Stande kommen können, beweisen ja am besten die Fasern des Neunauges, die genau dieselben Formen wie die der anderen Thiere darbieten. Ist der Axencylinder in normalem Zustande ein weicher, dem Innenraume der Markscheide entsprechender, daher gewöhnlich ungefähr cylindrisch geformter Körper, so können auch die Drehungen und Schlängelungen desselben, die häufig beschrieben und beobachtet worden sind, nur auf Gerinnungserscheinungen zurückgeführt werden. Es hängt diese Erscheinung jedenfalls mit dem Umstande zusammen, dass der Axencylinder an verschiedenen Punkten seiner Länge ganz verschiedene Gerinnungsformen zeigen kann, und diese Eigenthümlichkeit kann ja wiederum nur so erklärt werden, dass die härtende Flüssigkeit auf diese verschiedenen Punkte verschieden einwirkt. Sie dringt bald an dieser, bald an jener Seite zuerst zum Axencylinder vor und so wird dieser verschieden ausweichen. Daher kommt es jedenfalls auch, dass auf dem Querschnitt der Axencylinder so sehr gewöhnlich excentrisch in dem durch seine Schrumpfung entstandenen Raume gelegen ist.

Ob der Axencylinder der frischen Faser nun in seiner ganzen Länge den gleichen Durchmesser besitzt, oder ob er z. B. an den Ranvier'schen Einschnürungen eine Verengerung zeigt, das ist sehr schwer zu entscheiden bei einem so leicht veränderlichen Körper, und wie mir scheint auch von sehr geringer Bedeutung. Ich möchte nach dem, was ich gesehen habe, annehmen, dass die Breite die gleiche bleibe auch an den Schnürstellen. Auch diejenigen Nervenfasern, welche nach Zerstörung der Markscheide in

Digitized by Google

verdünnten Lösungen von doppelt- und einfach-chromsaurem Ammoniak den Axencylinder in der Schwann'schen Scheide auf lange Strecken hin auf das Deutlichste erkennen lassen, zeigen keine Spur von Dickenänderung an den Schnürstellen. Und wenn es auch nicht nothwendig ist, so ist es doch sebr wahrscheinlich, dass bei der Gerinnung die dünneren Stellen auch wieder dünner erscheinen werden.

Diese letztere Art von Präparaten ist auch sehr beweisend dafür, dass keine Art von Continuitätstrennung im Axencylinder vorhanden ist, wie es Engelmann (10) behauptet. Man sieht die Axencylinder auf das Klarste durch die Einschnürungsstellen der Schwann'schen Scheide hindurchziehen, ohne dass auch nur die leiseste Andeutung einer Trennungslinie zu erblicken wäre. Die gleiche Erfahrung kann man machen an Fasern, welche in Chromsäure gehärtet waren und nach Weigert gefärbt wurden. An diesen sieht man den, wie schon erwähnt, blau conturirten Axencylinder durch die Schnürstellen hindurchziehen (wenigstens an günstigen Stellen blau, an anderen auch hellbräunlich), ferner an Osmiumfasern, bei denen das Mark sich etwas von der Schnürstelle retrahirt hat, oder die mit Kali leicht aufgehellt sind.

ad 2. Ob der Axencylinder aus Fibrillen zusammengesetzt ist, oder ob er ein sonstwie beschaffener Strang ist, darüber besteht schon seit langer Zeit ein Streit. Mir lag diese Frage zunächst fern, doch zwang die Untersuchung über die Beschaffenheit des Axencylinders im Allgemeinen auch hierauf kurz einzugehen. Ich habe oben schon das Verhalten des frischen Axencylinders besprochen und den Schluss, den man daraus auf seine allgemeine Beschaffenheit machen kann, mitgetheilt. Es wäre ja nun möglich, dass innerhalb jener zarten Hülle eine Flüssigkeit sich befände, welche Fibrillen einschlösse, und dass Fibrillen und Flüssigkeit sich so ähnlich wären im Lichtbrechungsvermögen, dass man sie nicht unterscheiden könnte. Es wäre schliesslich auch denkbar, dass jene eigenthümlichen Quellungserscheinungen bei einer solchen Beschaffenheit auftreten könnten, obgleich es schon ziemlich schwierig wäre, sich dieselben zurecht zu construiren, und eigentlich nur die Annahme bliebe, dass die Fibrillen ausserordentlich leicht zerstört werden könnten. Ich habe auch, wie so viele Beobachter, Andeutungen einer feinen Streifung an isolirten Axencylindern gesehen und zwar namentlich schön an solchen, welche vom Rückenmark stammend in Methylmixtur isolirt und durch pikrocarminsaures Natron gefärbt waren. Doch abgesehen davon, dass hier immer noch Faltungen in Folge von Schrumpfung Faserung vortäuschen konnte, erschien dieselbe nicht viel anders wie jene der Ganglienzellen nach derselben Behandlung, deren Faserung indessen sich immer nur als durch Körnchenreihen von kurzer Ausdehnung vorgetäuscht erwies. Aehnliche Körnchenstreifen zeigten auch Axencylinder in Ammon. bichromicum, an denen eine Streifung auch häufig beobachtet werden konnte. Auch Axencylinder, welche aus Rückenmarksstücken stammten, die mit schwacher Osmiumsäure behandelt waren, zeigten solche Streifung mitunter recht gut. Niemals ist es mir aber gelungen, Fibrillen an den Enden der Fasern isolirt zu sehen, wie Hans Schultze (12) solche abbildet, obgleich ich dieselben Methoden anwandte, und das von ihm besonders gut gefundene Ammonium bichromicum in verschiedenen Verdünnungen (1:1000-5000) verwendete, ich erhielt stets nur geschrumpfte Axencylinder, welche wohl häufig eine zarte Längsstreifung, aber niemals einen Zerfall in Fibrillen am Ende erkennen liessen. Fischnerven hatte ich allerdings nicht zur Verfügung. Jene sehr starken Fibrillen, welche Axel Key und Gustav Retzius (5, II, Taf. XI, Fig. 2) von dem Axencylinder des Neunauges an der Rissstelle vortretend darstellen, habe ich an Präparaten aus Müller'scher Flüssigkeit (andere standen mir von diesem Thiere zunächst nicht zu Gebot) nicht sehen können. Sehr deutlich war an denselben dagegen jene schon von Langerhans in seiner bekannten Beschreibung von Petromyzon bemerkte und später von Key und Retzius wieder hervorgehobene und bildlich sehr schön wieder gegebene Eigenthümlichkeit zu sehen, dass die Mitte des Axencylinders eine grössere Menge von Körnchen enthielt als die Randparticen, gewissermassen einen Körnchenstreifen.

Betrachtet man den Querschnitt eines Axencylinders (vergl. Figg. 13, 14), so sieht man denselben bei guter Conservirung, möglichst geringer Schrumpfung, granulirt, und zwar so, dass die einzelnen Granula relativ gross sind und in deutlichen Abständen von einander sich befinden. Hin und wieder treten auch einzelne stärker lichtbrechende Pünktchen zwischen den anderen auf (Fig. 14 b). Dass diese Granulirung der Ausdruck quer durchschnittener Fibrillen sei, davon habe ich mich nicht überzeugen können, da-

gegen ist es wohl möglich, dass jene kurzen Körnchenreihen durch sie wiedergegeben werden. Ist der Axencylinder von solchen Körnchen durchsetzt, so ist es nicht schwierig zu verstehen, warum bei den Längsansichten die Körnchen in der Mitte dicker zusammenliegend erscheinen als am Rande, zumal wenn, wie das bei den grossen Axencylindern des Neunauges sehr leicht geschieht, der Axencylinder die Form eines Halbrohrs (concav-convex auf dem Querschnitte) annimmt. Die Querschnitte solcher Axencylinder erscheinen allerdings, wie Fig. 13 wiedergiebt, ziemlich homogen und dunkel, es liegen hier die Körnchen vielleicht in zu grosser Menge dicht aneinander, um sie deutlicher unterscheiden zu können.

Auch die von Kupffer-Maley benutzte Osmium-Fnchsin-Methode ergab mir wohl ähnliche Bilder, wie sie von den genannten Autoren beschrieben wurden, indessen doch nicht von solcher Gleichmässigkeit und Klarheit, dass mich dieselben von der Existenz von Fibrillen hätten sicher überzeugen können, zumal da das Fuchsin bei seiner Eigenthümlichkeit, alles mögliche verschiedene intensiv zu färben, ein etwas gefährlicher Farbstoff ist. So komme ich denn nach meinen Befunden zu dem Schlusse, dass die Beschaffenheit des Axencylinders derartig ist, dass wohl Fibrillen in ihm vorhanden sein können, dass dieselbe aber im ganzen eher dagegen als dafür spricht.

ad 3. Boll (14, p. 311) hält es für wahrscheinlich, dass der nach seiner Meinung flüssige Inhalt des Axencylinders in einer Scheide eingeschlossen sei, doch hat er dieselbe nicht weiter nachgewiesen. Ich habe oben bei der Beschreibung des Verhaltens des frischen Axencylinders schon hervorgehoben, dass sowohl das Verbalten desselben gegen Kochsalzlösung wie gegen destillirtes Wasser und schwache Essigsäure für die Existenz einer äusseren festeren Umgrenzung spricht. Aus den oben angeführten Thatsachen geht aber auch hervor, dass diese Scheide äusserst zart sein muss, und dass sie sehr wenig widerstandsfähig gegen Reagentien ist. Die Scheide ist so zart, dass bei dem frischen Präparate von einer doppelten Contur nichts zu sehen ist, sie ist so durchlässig und wenig fest, dass sie bei Zusatz von destillirtem Wasser selbst zu quellen scheint, da die Contur weniger scharf, verwaschener wird, und da sie leicht die quellende Substanz des Axencylinders nach aussen in Form von Bläschen hindurchtreten lässt. Ich nehme an, dass die Substanz durch sie hindurchtritt und nicht. dass die Archiv f. mikrosk, Anatomie. Bd. 80. 31

Scheide abgehoben wird, da einmal diese Bläschen sich sehr plötzlich erheben und mit einem kleinen Rucke durch eine hindernde Umhüllung hindurchzutreten scheinen, und da zweitens es eben etwa halbkugelförmige Erhabenheiten sind, die aussen auf dem Axencylinder aufsitzen, deren Begrenzung also unter rechten Winkeln wieder in die noch nicht veränderte Contur übergeht. Wäre die Scheide abgehoben, so würde sie an den Uebergangsstellen unter stumpfen Winkeln in die normale Contur übergehen. Die Begrenzung der Bläschen nach aussen hin muss eine Schicht des Axencylinderinhalts bilden. Es sind Vacuolen, welche vortreten, da der Platz im Axencylinder zu enge wird, welche mit Gewalt die zarte Begrenzungshaut durchbrechen und natürlich dabei auf allen Seiten von der Substanz, in der sie sich zuerst bildeten, umgeben bleiben. Wie ich oben schon hervorhob. scheinen diese Vacuolen theilweise wenigstens wieder verschwinden zu können, wenn man von Neuem statt des destillirten Wassers Kochsalzlösung zusetzt und so das in den Axencylinder eingetretene Wasser wieder heraussaugt. Man kann sich die Membran deutlicher machen, wenn man schwache Essigsäure zusetzt. Wie oben beschrieben, findet dann zunächst ein massenhafter Durchtritt von innerer Axencylindersubstanz mit Vacuolen statt, die auf der Aussenseite sich auflösen und so verschwinden, der Axencylinder wird schnell dünn und sehr hell, es ist eben augenscheinlich der grösste Theil der stark veränderten Inhaltssubstanz ausgetreten und der Rest sieht nun eben nach der Veränderung so hell aus wie die umgebende Flüssigkeit, und die Grenzen derselben erkennt man eben nur an den beiden dunklen zarten Linien der Scheide. Aber auch diese, deren Zusammenhang wohl durch das Durchtreten der Inhaltssubstanz schon stark erschüttert ist, widersteht der schwachen Essigsäure nur noch kurze Zeit, dann reisst sie, schnurrt zunächst, nachdem die Spannung aufgehört hat, noch etwas zusammen, so dass sie deutlich eine Zickzack-Contur bildet, wird dann aber aufgelöst und verschwindet. Diese Axencylinderscheide ist also eine sehr eigenthümliche Membran, von solchen Eigenschaften, dass man sich zunächst es wohl überlegen könnte, ob man sie als eine Membran oder als eine "Aussenschicht" des Axencylinders bezeichnen soll. Sie gehört jedenfalls zum Axencylinder selbst, und scheint, wie aus dem Folgenden noch deutlicher hervorgehen wird, mit der inneren Substanz fest und un-

Digitized by Google

trennbar verbunden zu sein. Ich kann diese festere Umbüllung jenes mehr flüssigen Inhaltes daher von diesem nicht gut als eine Membran trennen und will ihr den Namen der "Rinde" des Axencylinders geben, im Gegensatz zu dem flüssigen Inneren. Nach den Beschreibungen zu schliessen, welche diejenigen Autoren, die bisher eine Axencylinderscheide annahmen, gegeben haben, bin ich der Meinung, dass diese eben von mir beschriebene Rinde noch von keinem gesehen worden ist, jedenfalls in ihren Eigenschaften nicht richtig erkannt worden ist. Ich werde später noch darauf einzugehen haben, was die bisher beschriebenen Scheiden sein können.

Untersucht man nun diese meine Axencylinderrinde an Fasern, die mit verschiedenen Reagentien behandelt worden sind, so zeigt sich Folgendes. Sowohl Fasern, die mit stärker verdünnter Osmiumsäure $(\frac{1}{5}-\frac{1}{10})$, wie solche, die mit Ammonium bichromicum oder chromicum, wie solche, die mit Methylmixtur-pikrocarminsaurem Natron behandelt worden sind, kurz alle Fasern, die mit Reagentien untersucht werden, welche den Axencylinder auf weite Strecken zu isoliren erlauben und dabei nicht zu starke Schrumpfung bewirken, zeigen der Länge nach gesehen die Rinde als eine glatte, homogene, äusserst zarte Contur am optischen Durchschnitt. Der Fläche nach ist die Rinde nicht zu erkennen, da sie zu durchsichtig ist. Isolirt, von der Faser auch nur eine Kleinigkeit abgehoben, habe ich sie nie gesehen, sie folgt genau allen unregelmässigen Conturen der geschrumpften Faser, haftet dem Inbalte also augenscheinlich sehr fest an, und da wo die geschrumpfte Faser mitunter eine häutchenförmige Bildung zeigt, ist die Rindencontur so undeutlich geworden, dass man sie nicht verfolgen kann, ohne dass indessen es andererseits möglich ist, eine Lücke in der glatten Contur zu constatiren. Bei der Federseelenform, welche der Axencylinder oft nur vorübergehend annimmt auf kurze Strecken, während der Einwirkung von physiologischer oder etwas mehr verdünnter Kochsalzlösung, zeigt er, wie bekannt, oft sehr zarte weit vorspringende Spitzchen, auch diese müssen von der Rinde umhüllt sein, denn sie können sich wieder völlig zurückziehen, und die Contur kann glatt werden, auch ist durchaus kein Vortreten des Inhalts zu constatiren. Mit ganz ähnlichen Spitzen, die allerdings auch der Ausdruck scharfer Kanten sein können, reicht oft auf dem Querschnitte der Axencylinderquerschnitt an die Um-

Digitized by Google

gebung heran. Diese Thatsachen sprechen alle sehr deutlich dafür, dass die Rinde sehr enge mit der Innensubstanz verbunden ist und auch wesentliche Veränderungen bei der Schrumpfung erleidet. Sie ist also jedenfalls keine einfach umhtillende Membran, sondern eine festere Aussenschicht, welche an jeder Veränderung des Axencylinders mit Theil nimmt. An einem durch Methylmixtur isolirten. mit pikrocarminsaurem Natron gefärbten Axencylinder zeigte sich das Rissende etwa so, wie es in Fig. 12 dargestellt worden ist. Es erschien das Ende heller roth und eine dünne Hülle, welche diesem En le fehlte, schien die übrige Faser dunkler roth erscheinen zu lassen. Auf der oberen Seite, welche hier wiedergegeben ist, war die Grenzcontur ziemlich gleichmässig, auf der unteren hier nicht wiedergegebenen durchschimmernden Seite war er stark zackig. Wenn in diesem Falle die Axencylinderrinde den Unterschied in der Färbung bedingte, und das Bild machte durchans den Eindruck, als ob nur jene feine Rinde an dem hellen Ende fehlte, so würde daraus folgen, dass die Rinde bei der angegebenen Behandlung sich färbt oder dass sie den rothen Ton des gefärbten Inhaltes dunkler erscheinen lässt. Dieses letztere ist mir wahrscheinlicher, denn an den Rissenden mancher anderer Axencylinder war die deutlicher als sonst im Verlaufe vortretende Contur der Rinde im optischen Durchschnitt nicht gefärbt. An solchen Enden schien mitunter auch die Rinde sich ein wenig von dem Inhalt entfernt zu haben, so dass ein schmaler Spalt zwischen beiden existirte. Da sich die Rinde niemals im Verlaufe der Faser abgehoben von dem Inhalte zeigte, so war natürlich auch keine Faltung derselben, keine Runzelung möglich, und diese Rinde kann daher unmöglich durch derartige Veränderungen eine Längsstreifung des Axencylinders bewirken und so einen fibrillären Bau vortäuschen, nur Falten, die die Axencylindersubstanz im Ganzen bei ihrer Gerinnung erhält, können so wirken. Auch an Querschnitten des Axencylinders sieht man die Scheide als eine ähnliche feine Contur, die hier um so auffallender ist, als die Granulirung des Inhalts scharf von dieser Rindenschicht absticht. Am klarsten tritt dieselbe hier an jenen Axencylindern in Ammonium bichromicum hervor, von denen ich oben angab, dass man zweifelhaft sein könne, ob sie ihren ursprünglichen Durchmesser bewahrt hätten oder gequollen wären. Hier hebt sich die dunkle Randcontur scharf gegen das wenige Pünktchen enthaltende Innere ab.

Digitized by Google

So können wir also sagen: der sehr weiche, wohl tropfbarflüssige, wahrscheinlich einem sehr wasserreichen Protoplasma entsprechende Inhalt des Axencylinders wird von einer sehr zarten Hülle umgeben, die mit diesem Inhalte so enge verbunden ist, dass sie sich kaum von ihm trennen lässt, so weich ist, dass sie allen Formen, die dieser Inhalt annimmt, sei es durch Druck oder in Folge von Gerinnung, folgt, durchlässig ist für den Durchtritt von Flüssigkeiten und den gequollenen Inhalt, dabei selbst in Wasser etwas quillt (und dadurch vielleicht noch durchlässiger wird), so weitelastisch ist, dass bedeutende Formänderungen des frischen Axencylinders sich wieder ausgleichen, sich mit Farbstoffen kaum färbt (denn auch Anilinfarbstoffe färben sie nicht), und gegen schärfer einwirkende Reagentien so wenig widerstandsfähig ist, dass ganz schwache Essigsäure sie zerstört; welche jedenfalls mit zur Axencylindersubstanz zu rechnen ist, und als Rinde bezeichnet werden mag. Dass sie leicht zerstörbar ist, geht auch daraus schon hervor, dass bei Fasern, die nach Härtung in Osmium mit verdünntem Ammoniak behandelt wurden (nach der Vorschrift von Kuhnt), niemals etwas von dem Axencylinder oder einer Scheide übrig war, während die Schwann'sche Scheide dabei auf das Beste erhalten zu finden war. Daraus geht zugleich hervor, dass auch die Härtung durch Qsmiumsäure die Rinde wenigstens nicht gegen verdünnte Alkalien widerstandsfähig zu machen im Stande ist. Wenn nun diese Rindenschicht mit der von den Autoren beschriebenen Scheide nicht übereinzustimmen scheint, so müssen noch andere Scheiden oder scheidenähnliche Gebilde um sie herumliegen. Dieses ist nun in der That der Fall.

Zunächst findet man auf dem Axencylinder, besonders bei Fasern, die mit Osmium behandelt worden sind, eine Art von Scheide liegen, die mir im Anfange meiner Untersuchungen viel Schwierigkeit bereitet hat, da ich nicht recht über sie klar werden konnte. Es zeigt sich dem Axencylinder unmittelbar anliegend eine zarte Schicht, welche ganz ähnlich einer zusammenhängenden Scheide ist, indessen bei genauerem Zusehen sich doch von einer solchen unterscheidet. Um gleich für die Beschreibung einen Namen für sie zu haben, will ich sie von jetzt an die "Ge-

r innselscheide" nennen. Dieselbe liegt dem Axencylinder, wie schon erwähnt, dicht an, und folgt auch seinen eventuellen Buchten, sie ist so dünn, dass sie der Fläche nach auch kaum als Scheide zu erkennen ist, nur hin und wieder meint man sie an einigen Pünktchen oder Körnchen, die in ihr liegen könnten, zu erkennen. Ihre Randcontur ist stärker als die der Axencylinderrinde. Sie schlägt niemals Falten, weder der Quere noch der Länge nach. Folgende Gründe bestimmen mich nun, diese Gerinnselscheide nicht für eine wahre membranöse Scheide zu halten.

Erstens zeigt diese Scheide vielfach ganz kleine Unterbrechungen. Bei einer wirklichen Scheide wäre es wohl möglich anzunehmen, dass hin und wieder ein Loch hereingerissen wäre, dann würde man einen Riss sehen, und ein Stück des Häutchens würde in der Flüssigkeitsschicht flottiren, oder es könnte auch ein Stück aus dem Häutchen ganz herausgerissen sein, dann würde man die Begrenzungsränder der Oeffnung sehen müssen, oder, wenn diese zu fein wären, so würde doch wenigstens das Loch eine relativ bedeutende Grösse haben und es würden nicht Stellen vorkommen, an denen ganz kleine Unterbrechungen der Randcontur vielfach auf einander folgen. Das ist aber mitunter der Fall und die Randcontur mit diesen feinen Unterbrechungen macht direkt den Eindruck, als wenn eine etwas bröcklige Masse den Axencylinder umgebe.

Zweitens sieht man mitunter Stückchen dieser Scheide etwas von dem Axencylinder abgehoben schräg abstehen. Auch diese machen nicht den Eindruck eines dünnen flottirenden Häutchens, flottiren thun sie nie, sondern den einer starren Masse.

Drittens findet man häufig diese Scheidencontur streckenweise auf der einen Seite des Axencylinders verschwunden, während sie auf der anderen Seite noch weiter läuft, oder die Scheide hört auf beiden Seiten auf, dann kommt wieder ein Stückchen, vielleicht nur einseitig, dann fängt die Scheide vielleicht wieder an. An den Stellen, an denen diese Gerinnselscheide fehlt, besitzt der Axencylinder durchaus glatte Conturen und die Axencylinderrinde kann mehr oder weniger deutlich erkennbar sein.

Alle diese Gründe sprechen dagegen, dass wir es hier mit einer membranösen Scheide zu thun haben und dafür, dass eine den Axencylinder umgebende geronnene Masse eine Scheide v_0r -

täuscht. Auch dass diese Scheide gerade bei Osmiumpräparaten so deutlich auftritt, bei denen aus anderen Flüssigkeiten entweder weniger gut, oder gar nicht nachzuweisen ist, spricht für diese Deutung, da Osmiumsäure ja bekanntlich ganz ausserordentlich starke, häufig membranös aussehende Gerinnungsprodukte liefert, wie ich das schon früher bei der Bearbeitung der Retina hervorgehoben habe, und wie es auch sonst bekannt ist. Daher habe ich dieser Scheide den Namen der "Gerinnselscheide" beigelegt. Dieser Deutung entspricht es auch, dass man dieselbe niemals isolirt vom Axencylinder als leere Scheide findet, und dass sie bei Behandlung mit schwachen Alcalien gerade wie der Axencylinder zerstört wird.

Nehmen wir nun an, dass die Deutung richtig ist, so fragt es sich zunächst, wo kommt diese Scheide her, denn im Leben besteht sie naturgemäss nicht.

Behandeln wir eine frische Faser mit Kochsalzlösung oder setzen wir noch Wasser hinzu, so sehen wir, wie schon öfter beschrieben worden ist, den Axencylinder sich von der glatten Innenwand der Markscheide an manchen Punkten abheben. Die glatte Aussenwand des Axencylinders, gebildet durch seine Rinde, liegt also der glatten Innenwand der Markscheide an ohne mit ihr ver-Es ist das ja eigentlich selbstverständlich nach bunden zu sein. allem vorhergehenden, aber man stellt sich die reellen Verhältnisse oft nicht so naturgetreu vor Augen, wenn man nicht eine Veränderung eintreten sieht, die das Normale stört und dadurch gerade es hervorhebt. So hier bei dem Axencylinder, der ohne einen Spalt erkennen zu lassen, der Markscheide dicht anliegt, so den Gedanken kaum aufkommen lässt, dass ein Spaltraum zwischen ibm und der Markscheide sich befindet, und diesen Gedanken sofort entstehen lässt, sowie die von aussen einwirkende Flüssigkeit ihn von der Wand abdrängt. Es folgt daraus also, dass zwischen Axencylinder und Markscheide ein Spaltraum existirt, etwa vergleichbar dem, der zwischen den beiden Blättern einer serösen Membran z. B. der Pleura vorhanden ist. Es ist ein Spaltraum von so geringen Dimensionen, dass er für gewöhnlich unsichtbar ist und doch muss er theoretisch vorhanden sein und mit einer minimalen Flüssigkeitsschicht wahrscheinlich erfüllt sein, denn wo ein solches Aneinanderliegen von Membranen, Körpern besteht und Flüssigkeit daneben existirt, da muss auch durch die Gewalt der

Capillarattraction eine, wenn auch noch so dünne Flüssigkeitsschicht sich zwischen den Körpern oder Membranen befinden, es sei denn, dass die Körper derartig beschaffen sind, dass sie direkt an einander festhaften, festkleben, wovon hier nach Allem nicht gut die Rede sein kann. Flüssigkeit ist nun aber in Gestalt von Lymphe genug da, und von dieser wird sich so viel einschieben, als gemäss der Compressibilität oder Ausdehnungsfähigkeit des Axencylinders und der Markscheide dazwischen kommen kann. Das scheint nun eben sehr wenig zu sein. Wir haben also in der That einen "periaxialen Raum" und eine "periaxiale Flüssigkeit", wenn ich zwei alte Namen hier anwenden darf, welche sehr gut für das zu Bezeichnende passen, aber in der That ursprünglich in einem theilweise wenigstens anderen Sinne gebraucht worden sind. Klebs (13), welcher sie anwendet, sagt Folgendes (13, p. 179, 180): "Der Raum zwischen Axencylinder und Markscheide wird von einer Flüssigkeit eingenommen, die ich ihrer Lage wegen "periaxiale Flüssigkeit" zu nennen vorschlage."

"Die Markscheide ist ein Hohlcylinder, dessen Form nur durch die eigenthümlichen Spannungsverhältnisse seiner Theilchen aufrecht erhalten wird. Wenn die Substanz derselben aus dem durchschnittenen Ende der Nervenfaser herausfliesst, bildet sie bekanntlich um die Tropfen der periaxialen Flüssigkeit Kugelschalen, die im mikroskopischen Bilde als glänzende Einfassungsbänder erscheinen. Die Form der Marksubstanz hängt also stets von der Gestalt der eingeschlossenen Flüssigkeitsmasse ab, mit der sie sich nicht zu vermischen im Stande ist."

Klebs scheint danach damals eine ziemlich grosse Menge Flüssigkeit angenommen zu haben und hat die eigenthümlichen Myelinformen des austretenden Markes, die auch ohne jene periaxiale Flüssigkeit sich bilden, nicht gekannt. Dass aus dem von mir angenommenen feinen Spaltraum Flüssigkeit nicht hervortreten kann, wenigstens so lange die normalen Verhältnisse einigermassen bestehen, liegt in der Natur eines solchen capillären Spaltraums begründet. Wird nun der Axencylinder durch ein Reagens zum Schrumpfen gebracht, ohne dass gleichzeitig eine entsprechende Ausdehnung der Markscheide eintritt, so wird sich dieser Raum erweitern. In demselben wird dann Flüssigkeit enthalten sein, welche zu einem grossen Theile wohl dieselbe sein wird, die als Reagens einwirkt, und ferner werden Gerinnungsproducte darin vorhanden

Digitized by Google

sein. Diese werden herstammen einmal von der ursprünglich dort vorhandenen Lymphflüssigkeit, und dann tritt ja bei Schrumpfung des Axencylinders aus diesem jedenfalls eine Flüssigkeit aus, welche in diesen Raum kommt, und vielleicht auch noch Stoffe mit sich führt, die ausserhalb des Axencylinders gerinnen. Dass hier Gerinnungsproducte vorhanden sind, sieht man deutlich an Fig. 13 und 14, an denen körnige, theilweise netzartig aussehende Massen den durch den geschrumpften Axencylinder frei gewordenen Raum einnehmen. Bei Einwirkung von Osmium schrumpft der Axencylinder ja nun im Ganzen wenig und es treten voraussichtlich, wie auch sonst bei diesem Reagens, sehr deutlich häutchenartige Gerinnungsproducte auf. Diese werden dann die Gerinnselscheide Bei Präparaten nach Behandlung mit chromsauren darstellen. Salzen sind die Gerinnungsproducte wahrscheinlich viel zarter und körniger und der Raum grösser, demgemäss werden solche häutige Niederschläge hier nicht zu finden sein, bei der Isolirung der Axencylinder werden die Gerinnungsproducte leicht abbröckeln, und so erklärt es sich dann, dass man bei derartigen Präparaten weniger gut die Gerinnselscheide zu Gesicht bekommt.

Der hier angenommene "periaxiale Spaltraum", wie ich ihn zum Unterschiede von dem Klebs'schen nennen will, muss für die Ernährung des Axencylinders von grosser Bedeutung sein. An den Stellen der Zwischenscheiben und vielleicht auch der Zwischentrichter tritt die ernährende Flüssigkeit zu, wirkt auf die "periaxiale Lymphe", wie man die hier befindliche Flüssigkeit wohl mit Recht nennen kann und durch diese gleichmässig auf den Axencylinder. Dass dieses in der That der Fall ist, sieht man, wenn man ein relativ grobes Beispiel nicht verwerfen will, an der Einwirkung der Silberlösung auf den aus dem Körper entfernten Von den Stellen der Zwischenscheiben aus nach beiden Nerven. Seiten hin mehr oder weniger weit erscheint der Axencylinder gefärbt. Der Axencylinder ist nicht gefärbt, sondern die in dem periaxialen Spaltraume entstandenen Gerinnsel. Man kann leicht constatiren, dass an solchen Silberpräparaten der, wie oben schon hervorgehoben wurde, geschrumpfte und oft bandförmig aussehende Axencylinder von einer braun gefärbten, körnig-geronnen erscheinenden Scheide umgeben ist, die ihn durch die Zwischenscheibe hindurch begleitet (vergl. Fig. 1) und in der unmittelbaren Nähe dieser häufig mehr oder weniger bedeutende, mehr oder

weniger auf beiden Seiten gleichmässige Verdickungen zeigt, die vielleicht den "renflements biconiques" von Ranvier entsprechen und nur daher rühren können, dass hier bei der ersten Berührung der Silberlösung mit der Lymphe bedeutendere Niederschläge sich Zu dieser selben Art der Färbung gehören auch die bebilden. kannten Frommann'schen Linien. Wie Fig. 15 es etwas unvollkommen wiedergiebt, stehen die braunen Querstreifen am Rande des Axencylinders immer über diesen etwas über, sie müssen daher auf dem Axencylinder aufliegen. Es können also nur regelmässige gefärbte Gerinnselbildungen sein. Warum dabei gerade eine solche Querstreifung entsteht ist freilich schwer zu sagen, und vielleicht ist da die Hypothese von Boveri zur Erklärung noch die beste. Die Ausdehnung der Frommann'schen Linien auf dem Axencylinder wird davon abhängen, wie weit die Silberlösung rasch vordringen kann, und dafür scheinen die Verhältnisse beim centralen Nervensystem günstiger zu liegen als beim peripheren. Bekanntlich hören die Querstreifen auch oft nach einer Strecke auf. und weiterhin findet man nur unregelmässig gelagerte kleine Silberkörnchen, welche den Axencylinder begleiten. Der Umstand, dass zunächst den Zwischenscheiben, also den Stellen der schnellsten Einwirkung immer, wenn überhaupt, die Frommann'schen Linien auftreten, lässt die Annahme wahrscheinlich erscheinen, dass so lange die Lymphe noch nicht geronnen ist, die schon genannten mehr oder weniger regelmässigen gefärbten Gerinnungsproducte um den Axencylinder: renflements biconiques und Frommann'sche Linien sich ablagern. Kommt die Silberlösung an Stellen, an denen schon eine Gerinnung eingetreten ist, so färben sich die Gerinnsel, die nicht mehr Silber mitreissen können, nicht, und in der Flüssigkeit bildet sich dann der körnige Niederschlag. Es ist nach allem diesem freilich immer noch nicht völlig verständlich, warum sich an den marklosen Nerven nichts derartiges findet, und man könnte hier nur das eine als Verschiedenheit hervorheben, dass eben bei den marklosen der Austausch der Stoffe zwischen der äusseren und inneren Lymphe viel schneller und ausgedehnter von Statten geht als bei den markhaltigen und demgemäss das Silber sehr viel gleichmässiger und schneller auf den ganzen Axencylinder einwirken wird. So kommt denn wohl jene gleichmässige Braunfärbung zu Stande, die man gewöhnlich wahrnimmt, und die auch an jenen Stellen der markhaltigen Fasern oft sich zeigt, an

denen das Silber ungehindert den Axencylinder erreichen kann, wie an den Schnittenden der Fasern.

Eine Protoplasmaschicht, welche nach Ranvier zwischen der eigentlichen Markscheide und dem Axencylinder vorhanden sein soll, habe ich niemals bemerken können, und Ranvier selbst wird dieselbe wohl auch mehr seiner bekannten Theorie zu Liebe angenommen als sie wirklich gesehen haben.

Endlich liegt nun um diese Scheide noch oft eine weitere herum, welche indessen nichts weiter ist als die innerste Lage der Markscheide und die ich mit dem Namen der "Aufblätterungsscheide" bezeichnen will. Es klingt vielleicht sonderbar, dass ich dieser hier Erwähnung thue, indessen bin ich der Ueberzeugung, dass sie zu wesentlichen Irrthümern Veranlassung gegeben hat. Wie bekannt zerfällt die Markscheide bei der Einwirkung von bestimmten, besonders von mehr verdünnten Reagentien in Blätter und diese Aufblätterung geht so weit, dass eine ganz dünne zarte Lage wie eine Art Scheide auf dem Axencylinder im Verlaufe einer längeren Strecke zurückbleiben kann, während die übrige Markscheide verschwunden ist. Die Scheide ist leicht daran erkennbar, dass sie einmal sich an günstigen Stellen in die Markscheide direkt verfolgen lässt, dass sie zweitens häufig ein Ende von dem geschrumpften Axencylinder absteht, dass sie drittens vielfach Faltung, Runzelung und die Abtheilung durch die Lantermann'schen Einkerbungen zeigt, und dass sie viertens gerade so resistent gegen Säuren und Alcalien ist wie die Markscheide selbst.

Vergleicht man mit der eben gegebenen Beschreibung die von Kuhnt für seine Axencylinderscheide gegebene und noch besser die ganz charakteristischen Abbildungen (4, p. 451-53 u. Taf. XVII), so wird man die frappante Aehnlichkeit der beiden Scheiden bemerken. Ich bin in der That der Ansicht, dass die Kuhnt'sche Axencylinderscheide nichts weiter ist als die durch Abblätterung entstandene sehr feine innerste Markschichte, die bei dieser Feinheit auch die Osmiumfärbung nur noch in minimalem Grade zeigt, so dass sie oft für das Auge verschwindet. Nur die Fig. 15 der Kuhnt'schen Tafel zeigt ein ganz anderes Bild als alle übrigen. Hier ist nach Behandlung mit Alcoh. dilut. die Markscheide völlig verschwunden, und es ist möglich, dass Kuhnt hier die wirkliche Axencylinderrinde durch die feine Contur dargestellt hat. Jedenfalls hat er aber den Unterschied nicht erkannt, und seine Beschreibung bezieht sich nur auf die falsche Axencylinderscheide, deren von ihm angegebene Eigenschaften natürlich mit denen der Rinde nicht im Geringsten übereinstimmen. Auch Ranvier hat schon die Ansicht ausgesprochen, dass Kuhnt die innerste Marklage als Axencylinderscheide beschreibe. Er sagt (6, I, p. 88): "Cette gaîne est admise aujourd'hui par quelques auteurs, Todaro et Kuhnt, par exemple. Mais je vois, qu'il s'introduit à ce sujet dans la science une confusion, à laquelle je crois nécessaire, de vous rendre attentifs. Sur le cylindre-axe isolé et examiné dans sa longueur, vous vous en souvenez une portion externe, plus on moins irrégulière ou dentelée. Cette sorte de membrane, sur laquelle Kuhnt a attiré l'attention et qu'il considère comme la gaîne du cylindre-axe, est simplement formée par le prolongement aigu des segments cylindro-coniques. L'extrémité de ces cônes est, en effet, comme on peut le voir sur les préparations par dissociation dans l'acide chromique, extrêmement effilée, et elle se prolonge sur une grande longueur du cylindre-axe. L'ensemble de ces prolongements y restant adhérents lorsqu'il s'isole, constitue la gaîne cassottée et fragmentée que montrent les figures du mémoire de Kuhnt." Ich bin nun allerdings nicht der Ansicht, dass gerade die Feinheit der Spitzen, in welche die Lantermann'schen Segmente auslaufen, die Bildung dieser Scheide bedingt oder erleichtert, wie das Ranvier zu meinen scheint. Da die Lantermann'schen Einkerbungen das Mark ganz durchsetzen, so muss natürlich die innerste Lage genau dieselben Unterbrechungen zeigen wie jede andere, und die Aufblätterung des Marks selbst ist ebenso eine von jenen Enden unabhängige Erscheinung, und so könnten die Lantermann'schen Einkerbungen sich viel weniger weit ausziehen und die Erscheinung der Entstehung der Scheide würde genau dieselbe bleiben, darin stimme ich aber Ranvier bei, dass die Kuhnt'sche Scheide der Markscheide zuzurechnen ist.

Ob die von Lavdowsky gefundene Scheide (8) mit der Kuhnt'schen identisch ist, ist schwer zu sagen, da seine Beschreibung nur sehr kurz ist und Abbildungen fehlen, indessen ist das, was in dieser kurzen Beschreibung gesagt wird, so tibereinstimmend mit der Kuhnt'schen Beschreibung und den Befunden der innersten Markscheidenlage und die Methode so geeignet diese darzustellen, dass ich nicht zweifele, dass auch Lavdowsky in jenen Irrthum gerathen ist. Lavdowsky wendet allerdings zu-

Digitized by Google

nächst 1 procentige Osmiumsäure zur Härtung der Nervenfasern an, legt dieselben aber, nachdem die Osmiumsäure durchgewirkt hat, also jedenfalls nach relativ kurzer Zeit auf 7-10 Tage in Wasser. Dann erhält man aber genau dieselben Bilder, als wenn man 1/5-1/10 PCt. Lösungen etwas längere Zeit hat einwirken lassen, d. h. es erfolgt auch jene Aufblätterung des Markes.

H. Schultze (12) beschreibt dann eine Axencylinderscheide und bildet dieselbe ab, die er an Präparaten aus Ammon. bichrom., verdünnter Osmiumsäure (0,2 pCt.), 36 pCt. Salpetersäure und anderen darstellen konnte. Sie erscheint auf seinen sehr klaren Abbildungen als ein sehr feines Häutchen, das ein kurzes Ende aus der Markscheide hervorragt und dann mit scharfer Randcontur endigt, während der Axencylinder noch weiter hervorragt. Eine doppelte Contur besitzt die Scheide den Abbildungen nach nicht, ebenso wenig Runzeln (nur an der einen Faser zeigt sich am Rissende eine leichte Faltung), und liegt dem Axencylinder dicht an. Ob dieselbe guere den Lantermann'schen Einkerbungen entsprechende Streifen hätte erkennen lassen, kann man an den kurzen isolirten Strecken nicht sehen. Ich habe eine dieser entsprechende Scheide (wenn man dieselbe nicht ebenfalls der Aufblätterungsscheide zurechnen will) ebenso wenig wahrnehmen können wie die Auflösung der Axencylinder in Fibrillen, die H. Schultze an denselben Präparaten auf das Klarste darstellt. Einigermassen verdächtig und für die Identität auch dieser Scheide mit der innersten Markscheidenlage sprechend ist ja allerdings der Umstand, dass die Scheide nur an Fasern dargestellt ist, welche ihre Markscheide besitzen, im Zusammenhange mit dieser und nur auf sehr kurze Strecken isolirt. Auch ist es auffallend, dass H. Schultze, der hervorhebt, dass die Axencylinder an den Kuhnt'schen Präparaten ihrer Scheide gegenüber stark geschrumpft seien, die Scheide nicht ausfüllten, nicht näher auf die doch so eigenartige Beschaffenheit der Kuhnt'schen Scheide einging, wenn er eine andere als sie fand. Auch spricht er von der eventuellen Identität dieser seiner Scheide mit der inneren Hornscheide des Myelins von Ewald und Kühne. Genauer geht er aber überhaupt auf die Frage nicht ein. Danach ist es am wahrscheinlichsten, dass auch diese Scheide der Markscheide zuzurechnen ist, und dass sie also eine Pseudoscheide ist.

Es bleibt dann endlich noch die Mauthner'sche Scheide

übrig. Mauthner selbst (11, p. 52, 53) braucht übrigens die Bezeichnung "Axencylinderscheide" nicht, und seine Beschreibung stimmt auch durchaus nicht mit dem überein, was man sonst irgendwo als Axencylinderscheide beschrieben hat. Er nimmt an, "dass der Axencylinder aus zwei in einander steckenden Cylindern besteht. Der Querschnitt des inneren, soliden Cylinders ist (mit Carmin) dunkler roth gefärbt als der des äusseren Hohlcylinders und ist von diesem durch eine dunkle Contur ebenso scharf abgegrenzt, wie letzterer durch eine scharfe Contur gegen das Nervenmark hin sich abhebt." Er bildet dann auf Fig. 18 einen Querschnitt einer Nervenfaser aus den Vordersträngen des Hechtrückenmarkes ab, bei welcher sowohl der äussere als der innere Cylinder deutlich roth gefärbt sind, der innere nur intensiver. Der äussere Cylinder ist dabei recht dick, so dick in der That, dass die Wandungsstärke etwa die Hälfte des Durchmessers des soliden Cylinders ausmacht. der Hohlcylinder also an Masse bedeutend den soliden überwiegen würde. Schon hieraus geht hervor, dass der Mauthnersche Hohlcylinder mit einer Axencylinderscheide der späteren Autoren nichts zu thun hat. Nun hat ferner Mauthner diese Structur des Axencylinders augenscheinlich nur bei Hecht und Forelle gesehen, denn er führt weiter keine Thiere an, und auch bei jenen nicht immer, denn er bildet einen Längsschnitt einer Nervenfaser aus dem Hechtrückenmarke, und einen Querschnitt "einer kolossalen Faser aus dem Hirnstamm der Forelle" ab (l. c. 19, 20), an denen die beiden Hohlcylinder nicht zu erkennen sind, bei der letzteren Figur steht auch ausdrücklich angegeben, "Der Axencylinder zeigt keine centrale Schicht." Mir stand von Fischrückenmark nur das in Müller'scher Flüssigkeit gehärtete vom Stör zu Gebot. An diesem habe ich indessen niemals etwas sehen können, was der Mauthner'schen Beschreibung genauer entsprach, ebenso wenig wie an dem Rückenmark anderer Thiere. Ranvier bespricht die Mauthner'sche Scheide, deutet indessen als solche, wie mir scheint. etwas anderes als Mauthner beschrieb. Er sagt (6, I, p. 87) bei der Beschreibung eines Nervenquerschnitts nach Härtung in Ammon. bichrom.: "Ce cylindre-axe cependant n'est pas coloré dans toute son épaisseur, il est entouré d'un anneau incolore qui le sépare de la myéline. Cela nous conduit à admettre, qu'il est composé de deux substances: l'une centrale, qui se colore par le carmin, l'autre périphérique qui demenre

incolore. Ce fait a été signalé d'abord par Mauthner et se trouve aujourd'hui, indiqué dans les traités classiques." Von dieser schmalen ungefärbten Zone spricht Mauthner gar nicht. Ranvier deutet später diese Zone als seine innere Protoplasmaschicht, er sagt (6, I, p. 120): "On comprend dès lors facilement pour quoi le cylindre-axe, étudié sur les coupes transversales colorées au carmin, possède une partie périphérique incolore. Cette couronne. sur laquelle, ainsi que nous l'avons vu, Mauthner a attiré l'attention, correspond évidemment à la partie réfléchie de la lame protoplasmique, reste du protoplasma originaire de la cellule." Ich habe schon oben bemerkt, dass diese ungefärbte Zone, wo sie deutlich auftritt, wohl in dem Vorhandensein eines durch Schrumpfung des Axencylinders bedingten Raumes begründet sein dürfte. An Nervenfasern, deren Axencylinder der Markscheide anlag, habe ich nichts von einer solchen Zone erkennen können. Ranvier scheint mir also einmal mit dem Namen "gaîne de Mauthner" etwas anderes zu bezeichnen, als was Mauthner selbst beschrieben hatte. und zweitens scheint mir die Erklärung der Erscheinung, welche Ranvier giebt, nicht richtig zu sein. Denn, wie ich oben schon hervorhob, giebt es eine solche innere Protoplasmalage an der Markscheide nicht. Mir ist es, wie ich schon erwähnt habe, nicht gelungen genau solche Bilder zu sehen, wie Mauthner sie giebt. Indessen möchte ich annehmen, dass seine Beobachtung vielleicht darauf zurückzuführen ist, dass mitunter die mittlere Partie namentlich dicker Axencylinder dunkler aussieht als die Randpartie und so einigermaassen dem Mauthner'schen Bilde ähnlich wird, wenn auch die von ihm besonders hervorgehobene scharfe Grenze der beiden Zonen fehlt. Es entsteht diese dunklere Mitte, welche ich z. B. beim Stör auch constatiren konnte, und welche auch beim Neunauge mitunter hervortritt (auch von Reissner angeführt, Müller's Arch. 1860) vielleicht durch die intensive Granulirung, welche die betreffende Stelle besitzt, während die Randzone fast gar keine Granula enthalten kann. Derartige Fasern sehen so aus. als ob die sämmtlichen Granula sich zu einem mittleren Strange vereinigt hätten, während rings herum ein ziemlich breiter (die Breite entspricht etwa den Mauthner'schen Angaben) homogener Theil sich befindet. Mag dieses nun sein, wie es will, jedenfalls geht aus dem Gesagten hervor, dass der Mauthner'sche Hohleylinder keine Scheide in unserem Sinne darstellt, sondern

höchstens durch eine weitergehende Differenzirung der eigentlichen Axencylindersubstanz gebildet werden kann.

Ich habe nun bereits mehrfach erwähnt, dass man mit der Weigert'schen Hämatoxylin-Blutlaugensalz-Methode eine ganz eigenthümliche Axencylinderfärbung erzielen kann, wenn man die Nervenfasern zunächst nicht in Müller'scher Flüssigkeit, sondern in Chromsäure von $\frac{1}{2}$ - $\frac{1}{6}$ pCt. härtet. Man sieht hierbei den Axencylinder gleich einem blauen Faden das helle Nervenmark durchziehen, jede Schrumpfungsform ist genau ausgeprägt, jede scheinbare Drehung des eventuell platten Fadens. Man erkennt, wenn man den optischen Durchschnitt an einer mehr cylindrischen Stelle einstellt. auf dem Längsschnitte, dass das Innere des Axencylinders hellbräunlich aussieht, dass nur eine sehr feine äussere Contur blau gefärbt ist, man sieht ebenso an Stellen, die ungefärbt geblieben sind, an der Grenze der ungefärbten und der gefärbten Partie, wie ein Gebilde, das so zart wie ein blauer Hauch erscheint, den Axencylinder umgiebt, ohne seine Dicke zu vermehren, und man sieht endlich an Querschnitten solcher Fasern den hellbraunen Inhalt deutlich von einer sehr feinen blauen Linie eingefasst. Diese blaue Contur geht an günstigen Präparaten auch durch die Zwischenscheiben unverändert hindurch. An Rissenden von Fasern steht mitunter der blaugefärbte Axencylinder ein kleines Ende aus der Markscheide hervor, und zeigt so deutlich, dass die blaue Färbung ihm selbst eigenthümlich ist. Auf längere Strecken solch blaue Axencylinder aus Rückenmarkspräparaten z. B. zu isoliren, gelingt deshalb nicht gut, weil die Differenzirungsflüssigkeit, wenn sie so direkt auf den nackten Axencylinder einwirken kann, sehr schnell jenen blauen Hauch zerstört. Sie ist es ja auch, welche an den Zwischenscheiben so intensiv einwirkt, dass diese Stellen des Axencylinders sich früher entfärben als alle übrigen. Uebrigens erhält man diese Färbung des Axencylinders auch mitunter an Präparaten aus Müller'scher Flüssigkeit, und sogar aus Alkohol, wenn man die von letzterem Präparat gewonnenen Schnitte in Chromsäure legt und dann färbt, doch sind die Bilder lange nicht so schön wie die nach reiner Chromsäurehärtung gewonnenen. Bei dieser letzteren bleibt das Mark in günstigen Fällen ganz ungefärbt oder färbt sich nur hin und wieder etwas, so dass man direkt eine Axencylinderfärbung sieht, und an einem Froschrückenmark habe ich Längsschnitte durch die Wurzeln und die Innentheile des

Markes erhalten, welche überall diese Färbung zeigten, und um die blauen Axencylinder den hellen Hof der nicht gefärbten Markscheide. Ich bin noch nicht dazu gekommen, diese Methode weiter zu verfolgen. Diese Beobachtung, welche ich ganz im Anfange meiner Untersuchung machte, und welche mich eigentlich zu dem genaueren Studium der Nervenfaser veranlasste, hat mir in ihrer Deutung viel Schwierigkeit gemacht. Ich dachte zunächst daran, dass die Gerinnselscheide blau gefärbt sein könnte, indessen war diese doch zu unregelmässig und namentlich bei Chromsäurepräparaten zu wenig hervortretend. Später als ich dann jenen Aussentheil des Axencylinders, den ich als die Rinde desselben bezeichnet habe, kennen lernte, schien mir dieser der Sitz der Färbung sein zu müssen. Und ich möchte hieran auch festhalten, denn nur diese Rinde entspricht in allen Punkten dem Verhalten jenes blauen Hauchs. Warum nun aber diese Rinde gerade sich färbt und warum gerade, am besten wenigstens, nach Chromsäurehärtung, das bin ich gänzlich ausser Stande zu sagen. Es ist, wenn meine Vermuthung richtig ist, aber jedenfalls sehr werthvoll ein Mittel zu haben, um jene so dünne Rindenschicht des Axencylinders färben zu können, und zugleich ist es ein Beweis, dass eine solche von dem übrigen Axencylinder wohl differenzirte Rinde existirt. Ich will hier nun gleich hervorheben, dass die Axencylinder von Petromyzon nicht diese Färbung erkennen liessen, indessen liegt das wahrscheinlich daran, dass sie sich gerade so wie nackte, von der Markscheide befreite Axencylinder eines sonstigen Rückenmarks verhielten, d. h. sie wurden eben ohne den Schutz der Markscheide zu schnell durch die Differenzirungsflüssigkeit entfärbt. Ebenso verhielten sich die marklosen Nerven der höheren Thiere. Diese eignen sich überhaupt zur Darstellung der Axencylinderrinde sehr wenig, da die eng anliegende Schwann'sche Scheide mit ihren Kernen das Bild verschleiert.

Fassen wir nun die Resultate dieser Untersuchung zusammen, so sind dieselben folgende:

1) Die bisherige Eintheilung der Nerven in markhaltige und marklose ist den Befunden entsprechend.

2) Ueberall, wo sich eine Markscheide findet, an peripheren wie centralen Fasern, zeigt sich diese auf doppelte Weise unterbrochen: durch die Lantermann'schen Einkerbungen, welche die entsprechenden Segmente trennen, und durch die Ranvier'schen

Archiv f. mikrosk. Anstomie. Bd. 80.

Schnürringe, welche grössere, Segmente führende Abtheilungen scheiden. Beide Arten der Unterbrechung gehen stets durch die ganze Dicke der Markscheide, beide sind an der lebenden Faser vorhanden.

3) An beiden Arten der Unterbrechungsstellen liegt zwischen den Markstücken eine Zwischensubstanz, die sich so gleichartig verhält, dass sie wahrscheinlich an beiden Stellen dieselbe ist. Diese quillt an frischen Fasern schon bei Wasserzusatz, quillt an Fasern, die mit Osmium gehärtet sind, in verdünnten Alkalien, und wird durch diese schliesslich aufgelöst und zerstört zu einer Zeit, da die Marksegmente und die Schwann'sche Scheide noch völlig erhalten sind, wo aber der Axencylinder auch wahrscheinlich schon zerstört ist. Ebenso wie Wasser dringen auch wässrige Lösungen von Salzen und Farbstoffen in die Zwischensubstanz ein. so auch eine Lösung von Arg. nitr., durch welche dann eine Braunfärbung derselben bewirkt wird. Durch die Silberlösung und andere Reagentien (Härtungsflüssigkeiten) tritt eine Gerinnung der Zwischensubstanz zu festeren Gebilden ein, die die Form der Räume, in welchen sie liegen, wiedergeben: ringförmige Platten bei den Ranvier'schen Schnürringen: die "Zwischenscheiben", Trichter bei den Lantermann'schen Einkerbungen: die "Zwischentrichter". Man kann diese dann für sich darstellen. Die Zwischentrichter bilden einen Theil der auf einem Faserquerschnitt vortretenden concentrischen Streifung der Markscheide und zwar die gröberen Linien, die an Zahl viel bedeutenderen feinen Linien sind auf eine Aufblätterung der Markscheide zurückzuführen.

4) An den Stellen der Zwischenscheiben und Zwischentrichter werden von aussen auf die Faser wirkende Flüssigkeiten den Axencylinder am schnellsten erreichen. An den Zwischenscheiben wird dieses weit schneller und leichter geschehen als an den Zwischentrichtern, da die Substanzmenge jener grösser, daher die Lücke zwischen den Markenden weit grösser ist, und die Entfernung bis zum Axencylinder weit geringer ist als bei diesen. Demzufolge werden beide Zwischensubstanzen, namentlich aber die Zwischenscheiben für die Ernährung des Axencylinders von der grössten Bedeutung sein.

5) Die Markscheide besitzt keine ihr eigenthümlichen Kerne.

6) Während alle centralen Fasern nackt in der Stützsubstanz liegen, haben alle peripheren eine bindegewebige Scheide: die

488 .

Schwann'sche Scheide, welche beim Austritt der Wurzeln aus dem Centralorgan beginnt.

7) Diese liegt bei den marklosen dem Axencylinder, bei den markhaltigen Fasern der Markscheide dicht an, bei den letzteren so dicht, dass ihre Contur für gewöhnlich nicht sichtbar ist.

8) Die Schwann'sche Scheide besitzt in bestimmten Abständen Kerne, welche noch von mehr oder weniger Protoplasma ungeben sein können, auf der Innenseite der Faser stärker vorspringen und sich daher bei den markhaltigen Fasern in die Markscheide hinein vorbuckeln. Isolirt man die Schwann'sche Scheide, so bleiben diese Kerne natürlich in festem Zusammenhange mit derselben. Diese Kerne haben sicher bei manchen Thieren, vielleicht bei allen eine sehr charakteristische Form, welche ihre Unterscheidung von den Kernen des endoneuralen Bindegewebes oder des Stützgewebes im Centralorgan leicht macht.

9) Die Schwann'sche Scheide stellt einen der Form und Grösse der Nervenfaser entsprechenden, homogenen, in seiner ganzen Länge geschlossenen Schlauch dar, der keine nennenswerthen Unterschiede in der Wanddicke während dieses Verlaufes erkennen lässt, also auch keine Verdickungen oder Verdünnungen an den Stellen der Ranvier'schen Einschuttrungen.

10) Da die Schwann'sche Scheide sich genau nach der Form der Faser richtet (und bei den marklosen Fasern sich daher genau an den Axencylinder anschmiegt), so macht sie auch die Verengerung an der Stelle der Zwischenscheibe mit. Bei Fasern, die wenig Mark besitzen (daher auch bei jugendlichen) sind die Stellen der Zwischenscheiben kaum schmäler als die anderen, und demgemäss zeigt auch die Schwann'sche Scheide kaum eine schwache Einkerbung an der betreffenden Stelle. Je mehr das Mark an Masse zunimmt, um so mehr wächst auch der Schlauch der Schwann'schen Scheide, welcher nur an der Stelle der Zwischenscheibe weniger zunimmt, da hier kein Mark liegt, der Schnürring übt also keine schnürende Wirkung aus, der Name ist daher unrichtig.

11) Der Axencylinder hat die Form eines mehr oder weniger regelmässigen Cylinders. Sein Durchmesser bleibt wahrscheinlich im wesentlichen derselbe an den verschiedenen Stellen der Faser, so dass regelmässige Verkleinerungen desselben z. B. an den Stellen der Zwischenscheiben nicht vorkommen. Unterbrechungen der Continuität des Axencylinders sind nicht vorhanden.

12) Die nähere Beschaffenheit des Axencylinders ist die folgende: derselbe besitzt einen äusseren festeren Theil, welcher selbst sehr dünn, einen inneren weicheren Theil umgiebt.

13) Dieser äussere Theil, den man als "Rinde" des Axencylinders bezeichnen kann, ist sehr biegsam, ziemlich elastisch, und von so grosser Feinheit, dass eine doppelte Contur nicht zu erkennen ist. Bei Zusatz von Wasser zu der umgebenden Flüssigkeit quillt die Rinde etwas und lässt Theile der quellenden Innensubstanz in Form von Bläschen durchtreten. Bei Zusatz von verdünnter Essigsäure wird sie zunächst deutlicher sichtbar, da der Inhalt stärker verändert wird, dann zerstört.

14) Den Inhalt dieses Rindenschlauchs stellt wahrscheinlich eine sehr leicht bewegliche daher mehr flüssige, stark wasserhaltige Eiweisssubstanz dar. Dass in dieser Masse Fibrillen liegen, ist dem ganzen Verhalten nach möglich, doch mir in keiner Weise wahrscheinlich geworden. Jedenfalls müssten dieselben an Masse nur einen kleinen Theil des Axencylinders einnehmen.

15) Bei der Berührung mit coagulirenden Flüssigkeiten schrumpft der Axencylinder mehr oder weniger stark, mitunter sehr stark. Er kann daher alle möglichen Formen annehmen. Sehr häufig ist die Form die eines mehr oder weniger regelmässigen Bandes, einer Rinne, eines mehr oder weniger regelmässigen auf dem Querschnitt oft sternförmigen Cylinders. Der geschrumpfte Axencylinder liegt gewöhnlich excentrisch. Die Lage desselben wird wohl bedingt durch den Ort, an dem die auf ihn wirkende Flüssigkeit zunächst eindringt, daher auch häufiger Lagewechsel im Verlauf des Axencylinders, der Drehungen desselben vortäuschen kann.

16) Zwischen dem geschrumpften Axencylinder und der Markscheide, oder bei marklosen Fasern zwischen ihm und der Schwann'schen Scheide, resp. der Stützsubstanz des Centralorgans bleibt ein mehr oder weniger breiter mitunter sehr bedeutender Raum, in dem vielfach Gerinnsel zu sehen sind. Dieser Raum enthält jedenfalls auch die bei der Gerinnung des Axencylinders aus diesem ausgetriebenen Substanzen. Dieser Raum stellt eine künstliche Erweiterung eines normalerweise wohl vorhandenen, wenn auch unsichtbaren minimalen Spaltraumes dar, des "periaxialen Spaltraumes", der von einer wahrscheinlich der Lymphe

ähnlichen Flüssigkeit erfüllt ist. Diese Flüssigkeitsschicht vermittelt voraussichtlich die Ernährung des Axencylinders mit Hülfe der Markunterbrechungen. Diese Flüssigkeitsschicht wird demgemäss an den Stellen der Zwischenscheiben wohl mit der äusseren in Verbindung treten, aber auch wieder den Axencylinder von dem inneren Rande der Zwischenscheibe trennen.

17) Bei der Einwirkung coagulirender Reagentien schlägt sich auf der Oberfläche des Axencylinders eine je nach dem Reagens verschieden gut ansgebildete "Gerinnselscheide" nieder. Osmium zeigt dieselbe am besten. Die Silberniederschläge auf dem Axencylinder, auch die Frommann'schen Linien, liegen in dieser Gerinnselscheide.

18) Die bisher beschriebenen Axencylinderscheiden sind mit meiner "Rinde" des Axencylinders nicht identisch. Dieselben beruhen wahrscheinlich mit Ausnahme der Mauthner'schen auf Deutung von Gebilden, welche durch die Aufblätterung der Markscheide entstehen, als besondere Scheiden, sind also als nicht existirend und als Pseudoscheiden anzuschen. Auch die Ranvier'sche Protoplasmascheide existirt nicht. Die Mauthner'sche Scheide hat mit den gebräuchlichen Axencylinderscheiden gar keinen Zusammenhang und kann nur auf einer mir nicht deutlicher sichtbar gewordenen Differenzirung der Axencylindersubstanz beruhen.

19) Nach dem bisher Gesagten kann ich natürlich weder die Theorie von Ranvier noch die von Boveri betreffs der Bildung und Beschaffenheit der Markscheide und der Bedeutung der Kerne als richtig anerkennen.

20) Die Weigert'sche Hämatoxylin-Blutlaugensalz-Methode färbt die markhaltigen Fasern ganz verschieden je nach dem chromsauren Salze, das zur Härtung gebraucht wurde. Eine bestimmte charakteristische Substanz, welche gefärbt wird, scheint nicht vorhanden zu sein, die Färbung ist an derselben Faser wechselnd und nicht ganz sicher.

Nach Härtung der Fasern in Chromsäure färbt sich das Mark wenig oder gar nicht, dagegen, wie es scheint, specifisch die Rinde des Axencylinders, doch ist auch diese Färbung nicht ganz regelmässig.

Die Unregelmässigkeiten der ersten wie der zweiten Färbung hängen wahrscheinlich von dem verschieden starken Einwirken

der Differenzirungsflüssigkeit an verschiedenen Stellen ab, einem Umstande, den man absolut nicht beherrscht, die Färbungsresultate sind daher mit Vorsicht aufzunehmen.

Literatur.

 Boveri, Th., Beiträge zur Kenntniss der Nervenfasern. Mit 2 Taf. (aus d. histiologischen Laboratorium zu München). Abh. d. math.-phys. Cl. d. K. bayerischen Ak. d. Wiss. XV. Bd., II. Abthlg. 1885.

2) Koch, C., Ueber die Marksegmente der doppeltcontourirten Nervenfasern und deren Kittsubstanz. Inaug.-Dissert. Erlangen 1879.

3) Kuhnt, J. H., Die Zwischenmarkscheide der markhaltigen Nervenfasern. Centralbl. d. med. Wiss. 1876, N. 49, p. 865-66.

4) Kuhnt, J. H., Die peripherische markhaltige Nervenfaser. (Aus dem anatomischen Institut in Rostock.) Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 13, 1877, p. 427-464, 1 Taf.

5) Axel Key und Gustav Retzius, Studien in der Anatomie des Nervensystems und des Bindegewebes. 2 Bd. Stockholm 1875, 1876.

6) Ranvier, L., Leçons sur l'histologie du système nerveux. Paris 1878.

7) Frommann, C., Zur Silberfärbung der Axencylinder. Virch. Arch. Bd. 31, 1864, p. 151-153. Taf. VI, Fig. 11-16.

8) Lavdowsky, Zum Nachweis der Axencylinderstructurbestandtheile von markhaltigen Nervenfasern. Med. Centralbl. 1879, Nr. 48, 49.

9) Pertik, Otto, Untersuchungen über Nervenfasern. Taf. X. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 19, 1881, p. 183-240.

10) Engelmann, Th. W., Ueber die Discontinuität des Axencylinders und den fibrillären Bau der Nervenfasern. Taf. I. Pflüger's Archiv, B. XXII, p. 1-30.

11) Mauthner, L., Beiträge zur näheren Kenntniss der morphologischen Elemente des Nervensystems. Wiener Akad. Denkschriften d. math. naturw. Cl. XXI. Bd.

12) Schultze, H., Axencylinder und Ganglienzelle. Taf. X. Arch. f. Anat. und Phys. Anat. Abth. 1878.

13) Klebs, Die Nerven der organischen Muskelfasern. Taf. IV, Fig. 1, 2, Taf. VI. Virch. Arch. 32. Bd. 1865, p. 168-198.

14) Boll, Fr., Ueber Zersetzungsbilder der markhaltigen Nervenfaser. Taf. XII u. XIII. Arch. f. Anat. u. Phys. 1877. Anat. Abthlg. p. 289-313. 15) Ernst Fleischl, Ueber die Beschaffenheit des Axencylinders. Taf. VI. Beitr. z. Anat. u. Phys. als Festgabe f. C. Ludwig. Leipzig 1875, p. 51-55.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXVI.

Alle Figuren habe ich selbst gezeichnet mit Hülfe eines Winkel'schen Zeichenapparates, mit Winkel'schen Objectiven. Figg. 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 14, 15 mit Obj. VIII, Fig. 12 mit homogener Immersion $1/_{20}$, Fig. 13 mit Obj. VI.

- Fig. 1. Ein Stück eines Axencylinders aus dem Rückenmark des Rindes mit der Zwischenscheibe im optischen Durchschnitte gezeichnet. Silber-Chloroform.
- Fig. 2. Ein Stück eines Axencylinders aus dem Rückenmarke des Rindes mit der Zwischenscheibe, schräg auf die Fläche der letzteren gesehen. Silber-Chloroform.
- Fig. 3. Stück einer Nervenfaser aus dem Ischiadicus des Frosches mit Zwischenscheibe. Osmium - Silber, verdünnte Kalilange, Glycerin. Zeichnung der Zwischenscheibe im optischen Durchschnitt.
- Figg. 4 u. 5. Fasern aus dem Ischiadicus einer dreiwöchentlichen Ratte. Osmium-Silber. Zwischenscheiben und Zwischentrichter durch Silber gefärbt. ZS = Zwischenscheibe. FS = Fibrillenscheide.
- Fig. 6. Faser aus dem Ischiadicus des Frosches. Osmium-Silber. Verdünnte Kalilauge. Die Zwischentrichter gequollen, theilweise zerstört, dadurch die Segmente frei geworden. SchwS = Schwann'sche Scheide.
- Fig. 7. Faser aus dem Ischiadicus des Hundes. Müller'sche Flüssigkeit, Weigert's Hämatoxylin-Blutlaugensalz-Färbung, fast ganz ausgezogen in der Differenzirungsflüssigkeit. AxC = Axencylinder, ZT = Zwischentrichter, sonst wie oben.
- Fig. 8. Faser aus dem Ischiadicus des Frosches. Osmium, verdünntes Ammoniak, wie oben.
- Fig. 9. Faser aus dem Trigeminus des Neunauges. Müller'sche Flüssigkeit. Lithion-Carmin. SchwK = Kern der Schwann'schen Scheide, FK = Kern der Fibrillen-Scheide.
- Fig. 10. Faser aus einem Längsschnitte des Rückenmarks des Rindes. Müller'sche Flüssigkeit. Alkohol. M = Mark.
- Fig. 11. Querschnitte von Fasern aus dem Rückenmarke des Rindes. Müller'sche Flüssigkeit. Alkohol.

494 Dr. P. Schiefferdecker: Beiträge zur Kenntniss des Baus etc.

- Fig. 12. Rissende eines Axencylinders aus dem Rückenmarke des Kalbes. Methylmixtur. Schüttelpräparat. Pikrocarmins. Natron.
- Fig. 13. Stück eines Querschnittes von dem Rückenmarke des Neunauges. Chromsäure. Alkohol.
- Fig. 14. Querschnitte von Nervenfasern aus dem Rückenmarke des Frosches. Osmium $1/2^0/_0$.
- Fig. 15. Stück eines Axencylinders aus dem Rückenmarke des Rindes. Silber-Chloroform. Frommann'sche Linien.

(Aus dem anatomischen Institut zu Berlin.)

Beiträge zur Anatomie der Oberhaut.

Von

Dr. A. Blaschko in Berlin.

Hierzu Tafel XXVII-XXX.

Die Hantdecke des Menschen versieht ebenso wie die der anderen Wirbelthiere einen mehrfachen Zweck. Schutzmittel gegen klimatische und mechanische Einflüsse seitens der Aussenwelt, Regulator der Körperwärme und vielleicht auch des Stickstoffgleichgewichts, stellt sie zugleich den Endapparat der Tastnerven, der temperatur- und schmerzempfindenden Nerven dar. Und in dieser letzteren Eigenschaft - als Tastorgan im weiteren Sinne - besitzt die Haut, insbesondere ihre oberflächlichste Schicht, die Oberhaut, dieselbe Regelmässigkeit im Aufbau, dieselbe architektonische Gliederung und Anordnung der einzelnen Endorgane zu Gruppen, wie wir sie an den Endapparaten der anderen sensiblen Nerven beobachten. Diese eigenthümliche Gruppirung fällt freilich bei den niederen Wirbelthieren mehr in das Auge: die regelmässig beschuppte Hautdecke der Selachier, der quadratisch und rhombisch gefelderte Panzer der Reptilien sind ja wohlbekannte und gut studirte Erscheinungen; an der Haut des Menschen sind es eigentlich nur zwei Stellen, an denen eine solche typische Anordnung sich schon auf den ersten Blick bemerkbar macht, d. s. die bekannten Riffe und Furchen an der Volarfläche von Hand und Fuss and die von Eschricht (5) und Voigt (10) am menschlichen Embryo gefundenen Haarwirbel und Haarströme. Im Uebrigen hat man bisher ein regelloses Nebeneinanderliegen der verschiedenen Oberhauttheile, eine rein zufällige, nur durch die Muskelwirkung und die dadurch bedingte Richtung der Bindegewebsfaserztige (O. Simon 16) etwas modificirte Anordnung als das normale Verhalten betrachtet. Und doch lässt sich zeigen, dass diese Vorstellung Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. 30. 33

nicht richtig ist, dass vielmehr die gesammte Hautoberfläche des Menschen ebenso wie alle übrigen Sinnesflächen - wie die Retina, die Corti'schen Bögen, die Geschmacksleisten - eine wohl charakterisirte, für die verschiedenen Hautbezirke verschiedene Gliederung besitzt. Wenn diese Thatsache bislang nicht erkannt worden ist, so liegt dies, wie ich glaube, im Wesentlichen daran, dass man ausgehend von der alten Vorstellung, dass der bindegewebige Bestandtheil der Haut, die Cutis, das eigentlich formgebende Element sei, über welches die Epidermis - ohne jede ihr selbst innewohnende Activität - als ein blosser epithelialer Ueberzug hinwegziehe, sich allen Erhabenheiten und Vertiefungen der Cutis genau anpassend - dass man, von dieser Vorstellung ausgehend, sich fast ausschliesslich dem Studium der Cutis und ihres Aufbaues gewidmet, die Papillen derselben, ihre Grösse, Gestalt und (selten zwar) ihre Anordnung untersucht hat. Auf diesem Wege war freilich nicht viel zu erreichen. Flächenansichten der Cutis, welche allein im Stande wären, ein exaktes Bild von der Anordnung der Papillen zu gewähren, sind bekanntlich nicht leicht, an vielen Stellen der Haut gar nicht zu erhalten. Man war also im Wesentlichen auf Durchschnitte - Flach- und Querschnitte - angewiesen. Wie schwer es ist, selbst durch regelmässige Schnittserien, die in zwei auf einander senkrechten Ebenen angelegt werden, eine richtige Vorstellung von den stereometrischen Verhältnissen eines complicirt aufgebauten körperlichen Gebildes zu erhalten, weiss jeder, der sich einmal einer solchen Aufgabe unterzogen hat; man hat denn auch diesen Weg gar nicht eingeschlagen, sondern einfach Querschnitte der Haut in ganz willkürlich gewählter Schnittrichtung gemacht, Höhe und Gestalt der so getroffenen "Papillen" verzeichnet, während man tiber die gegenseitige Anordnung derselben nur spärliche Aufschlüsse erhielt. Auf diese Weise sind die Angaben von Kölliker (7), Meissner (8) und Krause (18) über die Höhe der Papillen und die von denselben Autoren gegebenen Maasse für die Dicke der Epidermis gewonnen. Aber auch diese wenigen Resultate waren nicht ganz fehlerfrei: Schon bei der blossen Excision eines Hautstticks retrahirt sich dasselbe bekanntlich nach allen Richtungen hin (Langer 14), wodurch die Grenzcontour zwischen Cutis und Epidermis verändert wird, und zwar erfolgt diese Retraction nicht einmal nach allen Richtungen hin gleichmässig. Bei der nun nachfolgenden Härtung,

deren sich die meisten Forscher bedienen, tritt eine erneute Schrumpfung hinzu, und man erhält schliesslich Erhabenheiten und Vertiefungen, "Papillen" und "Retezapfen", die in Wirklichkeit intra vitam gar nicht vorhanden waren (Lewinski 22). So ist es denn nicht zu verwundern, wenn wir bei den meisten Autoren sehr unklare und oft geradezu falsche Vorstellungen über die Configuration des Rete Malpighi finden. Eine sehr grosse Rolle spielen namentlich in der Pathologie die sogenannten "interpapillären Epithelsapfen", und man kann noch heute kaum eine dermatologische Arbeit lesen, ohne eine Wucherung oder Atrophie, Verbreiterung, Verschmälerung oder Abplattung dieser Zapfen beschrieben zu finden. In richtiger Erkenntniss rügt Unna (24) diese fehlerhafte Bezeichnung und er fügt hinzu, dass die wahre Gestalt des Rete Malpighi weit complicirter sei. Aber dieser Autor steht auch ziemlich vereinzelt da; findet sich doch sogar in Henle's Handbuch der Anatomie (18, Bd. 2, p. 11) eine vielfach in andere wissenschaftliche und populäre Abhandlungen übergegangene Abbildung, welche die thatsächlichen Verhältnisse nicht richtig wiedergibt, ganz zu geschweigen älterer Autoren z. B. Engel's (9), der in seiner sonst sehr verdienstvollen Arbeit mit Bezug auf den Aufbau des Rete Malpighi bedenkliche Verwirrungen anrichtet. O. Simon (16), der – wohl der einzige – es versucht hat, Vertheilung und Anordnung der Hautpapillen genauer zu studiren, gibt zur Erläuterung seiner Ansichten eine einzige ganz unverständliche Abbildung - ein Resultat, welches sich wohl nur durch das Unzweckmässige seiner Untersuchungsweise erklären lässt. Unleughar werden als Hilfsmittel Querschnitte und Flachschnitte nie zu entbehren sein, und ich habe im Verlauf meiner Arbeiten mich ihrer mehrfach bedient — als alleinige Untersuchungsmethode aber sind dieselben aus den obengenannten Gründen unzureichend.

Bei Durchmusterung der Literatur finden wir nur sehr vereinzelt Beschreibungen und Abbildunge der unteren, der Cutis zugekehrten Fläche der Epidermis (Kölliker 7, Wilson 12, Sappey 17, Henle 18), und diese beschränken sich fast alle auch nur auf die Haut der Handfläche und Fusssohle. Nun sprechen aber gerade für eine solche Betrachtungsweise ausser ihrer Zweckmässigkeit noch eine Reihe anderer Gründe. Zunächst ist hervorzuheben, dass es doch nicht angängig ist, die Epidermis als einen blossen Abklatsch der obersten Cutisschicht ohne jegliche ihr selbst innewohnende formbildende Eigenschaft zu betrachten; und wenn auch die Auspitz'sche Auffassung (15), nach welcher der Epidermis allein die aktive Rolle zufällt, wohl als zu weit gehend verworfen werden muss, so lässt sich doch zeigen, dass bei dem Aufbau der Papillarformation die epithelialen Gebilde zum mindesten in gleicher Weise aktiv betheiligt sind wie die bindegewebigen Elemente. — Und noch ein Grund muss uns veranlassen, der Epidermis, insbesondere dem Rete Malpighi eine grössere Aufmerksamkeit zuzuwenden. Wie bei den anderen Sinnesorganen, so wird auch höchst wahrscheinlich in der Haut die eigentliche Endigung der Sinnesnerven innerhalb der epithelialen Gebilde zu suchen sein, eine Anschauung, die wir geradezu als ein physiologisches Postulat betrachten müssen, wenn auch der Beweis für dieselbe bisher immer noch nicht in einwandsfreier Weise erbracht ist.

In der folgenden Darstellung, welche sich im Wesentlichen mit der Configuration der so complicirt gebauten Grenzfläche zwischen Cutis und Epidermis beschäftigt, werde ich daher vorzugsweise die untere, der Cutis zugekehrte Fläche der Oberhaut betrachten, während ich das Negativ dieses Bildes, die Aufsicht der obersten Cutisschicht mit den Papillen nur da zur Beschreibung heranziehen werde, wo dies zum Vergleich mit älteren Angaben und zur Erkenntniss verwickelter Formverhältnisse erforderlich sein wird.

Im Verlaufe meiner Darstellung werde ich mehrfach Gelegenheit nehmen, auch die Verhältnisse beim Affen¹) zu beschreiben, da dieselben, den menschlichen überaus ähnlich, sich vor diesen durch eine grössere Einfachheit und Regelmässigkeit auszeichnen und so das Verständniss für die verwickelteren Formen der menschlichen Oberhaut erleichtern. Entwicklungsgeschichtliche Thatsachen werde ich, da ich dieselben bei anderer Gelegenheit einer eingehenderen Besprechung zu unterwerfen gedenke, nur in beschränktem Masse erwähnen. Weitaus der grösste Theil des bearbeiteten Materials stammt von | Neugebornen und Kindern, doch habe ich auch, wenn ich konnte, die Verhältnisse beim Erwachsenen mit in Betracht gezogen. Zur Untersuchung wurden verwandt:

1) Das Material hierzu verdanke ich der Liebenswürdigkeit meines verehrten Lehrers Herrn Prof. H. Munk.

I. Querschnitte und Flachschnitte frischer, in Müller'scher Flüssigkeit, Chromsäure oder Alkohol gehärteter Haut. Die Hautstücke wurden wenn möglich nicht einzeln gehärtet, sondern im Zusammenhang mit dem ganzen zugehörigen Gliede gelassen, da auf diese Weise eine ungleichmässige Schrumpfung sich am leichtesten vermeiden lässt. An andern Stellen, z. B. der Kopfhaut, wurde die Form des zu excidirenden Hautstücks vorher bestimmt, nachher dasselbe unter möglichster Wahrung dieser Form auf dünner Korkplatte fixirt und so gehärtet. — Diese Methode gibt brauchbare Resultate nur für wenige, mit dicker Epidermis versehene Hautregionen, als Hand- und Fussteller, Finger-, Lippenund Kopfhaut.

Am übrigen Körper schrumpft entweder trotz aller Vorsichtsmaassregeln die Haut so stark bei der Härtung, dass man Kunstprodukte erhält, oder die Epidermis ist so dünn, dass es nicht gelingt, übersichtliche Flachschnitte zu erzielen.

II. Flächenansichten der durch Kochen oder Fäulniss von der Oberhaut befreiten Cutis. Diese Methode fand Anwendung bei den Lippen und Nägeln.

III. Flächenansichten der Epidermis von unten. Solche Präparate erhält man

1) durch Kochen (Nägel),

2) durch jenen eigenthümlichen, in der Haut sogenannter faultodter Früchte intrauterin sich abspielenden Vorgang, welcher Epidermis und Cutis von einander löst, ohne die Gewebselemente zu zerstören. — Die Verarbeitung der so gewonnenen, von der Natur selbst vorbereiteten Präparate hat sich als ein sehr fruchtbarer Gedanke erwiesen und mir für die meisten Körpergegenden eine Reihe überaus schöner und instruktiver Präparate geliefert¹). Das Verfahren, welches ich hierbei anwandte, war folgendes: Die Oberhaut der Frucht wird durch Waschen mit Seife und warmem Wasser zunächst von der Fruchtschmiere befreit und dann in grossen Lappen, deren Lage zuvor genau bestimmt wird, von der Unterlage abgezogen. Dies gelingt auch da, wo die Epidermis sich nicht schon spontan von der Cutis

1) Das Material erhielt ich durch gütige Vermittlung des verstorbenen Herr Geh.-R. Schröder und des Herrn Dr. Winter aus der Kgl. Universitätsfrauenklinik. gelöst hat, an den meisten Hautpartien (eine Ausnahme machen die Lippen und der behaarte Kopf) äusserst leicht; manchmal bedarf es hiezu eines leichten Gegendrucks auf die Cutis. Der abgezogene Lappen wird dann mit der Schleimschicht nach oben auf einem grossen Objektträger ausgebreitet und im halbtrockenen Zustande — das überschüssige Wasser wird mit Fliesspapier abgesaugt — mit einer concentrirten Lösung Böhmer'schen Hämatoxylins übergossen. Hierbei färben sich vorwiegend die aus dem Niveau hervorspringenden, durch stärkere Ansammlungen von Retezellen gebildeten Epithelleisten, während die zwischen ihnen in dünnerer Schicht liegenden Retezellen sich nur schwach, die verhornten Zellen des Stratum corneum, welche bekanntlich geringe Verwandtschaft für Hämatoxylin haben, sich gar nicht färben. Nach 3-5 Minuten Einwirkung wird das Präparat abgespült und nun

1) entweder in Glycerin oder

2) nach vorausgegangener Behandlung mit Alkohol und Nelkenöl in Canadabalsam eingebettet oder

3) auf dem Objektträger angetrocknet. Bei letzterer Methode ist das Präparat nach 1-2 Tagen gentigend ausgetrocknet, um als papierdünne Schicht abgehoben und mittelst Canadabalsams auf einem neuen Objektträger fixirt zu werden. In diesem Zustande ist dasselbe schon zur Untersuchung und dauernden Aufbewahrung völlig geeignet; der Vorsicht halber aber habe ich, um die Präparate vor Mottenfrass zu schützen, dieselben auf den Rath des Herrn Geh.-R. Waldeyer mehrfach mit einer dicken Schicht Balsam überzogen, welcher schon nach wenigen Tagen an der Luft trocknet. Deckgläser wurden, um die Plasticität der erhaltenen Bilder nicht zu beeinträchtigen, nicht verwendet. Die Trockenmethode besitzt vor den andern Behandlungsweisen grosse Vorztige. Durch die mit dem Eintrocknungsprozess einhergehende Wasserabgabe werden freilich die Leisten des Rete Malpighi verschmälert, zu gleicher Zeit aber treten sie äusserst prägnant hervor, indem sie eine intensivere und von dem schwächer gefärbten Zwischengewebe sich schärfer abhebende Färbung annehmen - ein Umstand, welcher es oft ermöglicht, Leisten, die im feuchten Präparat nur schwach oder gar nicht zu sehen waren, deutlich sichtbar zu machen. Es ist bei dem beschriebenen Färbungsverfahren nicht immer zu vermeiden, dass sich auch Falten mitfärben. welche aus dem Niveau des Präparats hervorspringen, Falten, wie

sie beim Ausbreiten und Antrocknen entstehen; doch sind dieselben durch ihre unregelmässige Configuration von den Epithelleisten, deren für jede Körperregion charakteristische Anordnung man bald kennen lernt, leicht zu unterscheiden; auch nehmen die Falten, da sie nicht der Ausdruck einer stärkeren Ansammlung von Retezellen sind, niemals eine so gesättigte Färbung an wie die Epithelleisten. Diejenigen Einfaltungen der Epidermis, welche der sogenannten Oberhautfelderung entsprechen, wirken um so weniger störend, als sie bei faultodten Früchten, zumal da, wo die Oberhaut sich schon spontan von der Cutis gelöst hat, kaum noch wahrnehmbar sind, im Uebrigen aber während des Antrocknens verstreichen. Auch sie nehmen eine intensivere Färbung nur da an, wo ihnen zu gleicher Zeit eine stärkere Ansammlung von Retezellen in Form von Leisten entspricht.

Die gesammte Hautoberfläche des Menschen zerfällt in einen behaarten und unbehaarten Theil, ein Unterschied, welchem, wie ich an anderer Stelle (29) gezeigt habe, auch eine tiefgreifende physiologische Differenz entspricht, dieselbe nämlich, welche für das Sehorgan zwischen dem gelben Fleck und der übrigen Netzhaut besteht. Die unbehaarte Haut vermittelt die direkte, die behaarte, deren Haupttastorgan die Haare selbst sind, die indirekte Tastempfindung; erstere kann man also auch als die direkte, letztere als indirekte Tastfläche bezeichnen.

Zur unbehaarten Haut gehören:

1) die Volarfläche der Hände, Füsse, Finger und Zehen,

2) die Nägel,

3) die Mundlippen,

4) die Brustwarzen,

5) die unbehaarten Theile der äusseren Genitalien,

6) der innerste, dem Trommelfell zunächst liegende Theil des äusseren Gehörgangs.

Direkte Tastflächen sind noch die Mundschleimhaut, insbesondere Zunge und Gaumen; da dieselben jedoch nicht zur äusseren Hautbedeckung gehören, so werde ich dieselbe nicht in den Kreis meiner Betrachtungen ziehen.

Behaart sind alle übrigen nicht genannten Hautflächen.

1. Unbehaarte Haut.

1. Volarflächen der Hände, Füsse, Finger und Zehen.

Die eigenthümlichen, regelmässig gewundenen Figuren, welche die Riffe und Furchen der Oberhaut an den genannten Stellen darbieten, sind schon seit Alters her bekannt und von Malpighi (1). Bidloo (2, T), Albinus (3) beschrieben, in diesem Jahrhundert von Purkinje (4) zuerst genauer studirt worden. Nach Purkinje haben Huschke (6), Engel (9) und in allerneuester Zeit A. Kollmann (26, 27) sich mit diesen Gebilden beschäftigt, namentlich hat letzterer eine sehr ausführliche Beschreibung der verschieden vorkommenden Typen an den Händen und Füssen des Menschen und des Affen, der individuellen und ethnologischen Abweichungen gegeben, den gesammten Tastapparat von Hand und Fuss in eine Reihe von sogenannten Tastballen zerlegt und zugleich auch die Entstehung dieser Gebilde auf mechanischem Wege zu erklären versucht. Die Angaben der genannten Autoren, namentlich die von Purkinje und Huschke, sind dann zum Theil auch in die gangbaren Handbücher der Anatomie übergegangen. Sehr eingehend ist ferner die feinere Anatomie des Papillarkörpers jener Gegenden von zahlreichen Autoren studirt worden, die Papillen an den Fingern und Zehen sind sogar von jeher mit Vorliebe als das Prototyp der Papillar-Gebilde am tibrigen Körper hingestellt, beschrieben und abgebildet worden. Die allgemein übereinstimmende Angabe lautet, dass dieselben in Doppelreihen, welche in ihrem Verlauf den oberflächlichen Riffen und Furchen entsprechen und, "von denen jede 2-5 Papillen in der Quere besitzt, auf linienförmigen Erhabenheiten, den Leisten oder Riffen der Lederhaut gelagert" (7) seien. Eine ausführlichere Beschreibung dieser Papillen, welche er als zusammengesetzte den einfachen am übrigen Körper entgegenstellt, gibt Sappey (17, Bd. III, p. 619); er erwähnt auch, dass eine mit blossem Auge sichtbare Furche je 2 Doppelreihen von einander trenne, während eine zweite äusserst flache und nur mit dem Mikroskop sichtbare Furche - in welche die Schweissdrüsen einmünden - die beiden Abtheilungen jeder Reihe von einander scheide. - Weniger gut ist die Epidermoidalformation jener Gegend studirt. Eine genauere Beschreibung derselben habe ich ebenfalls nur bei Sappey (17, III, p. 620) gefunden. Derselbe gibt an: Den interpapillären

Furchen der Cutis entsprechen von Seiten der Epidermis ebensoviele Leisten; den paarigen Papillen zwischen den Furchen entsprechen je 2 Reihen von Grübchen; der oberflächlichen Furche, welche zwischen den Papillen verläuft, entspricht eine sehr kleine Epidermisleiste. Er fügt hinzu - und die von ihm gegebenen Abbildungen scheinen das auch zu beweisen ---, dass die den Papillen entsprechenden Grübchen häufig eine äusserst unregelmässige Anordnung zeigen ¹). Auch die spärlichen und meist nicht sehr instruktiven Flächenansichten, welche ich bei anderen Autoren finde (Kölliker 7, Fig. 55a, Wilson 12, Taf. I, Kollmann 26, Taf. I). sprechen für eine solche Unregelmässigkeit oder geben, wie die Zeichnungen Engels (9), ein ganz falsches Bild. Die Abbildungen von Kölliker und Kollmann, von denen letztere nach einem Photogramm angefertigt ist, sind zweifellos richtig; auch ich habe solche Bilder bei Epidermisstücken, welche durch Kochen von ihrer Unterlage gelöst worden waren, erhalten -namentlich wenn die Präparate von schwieligen Arbeiter-Händen und -Füssen herstammten -; aber diese Bilder zeigen nichts von der ursprünglich diesen Gebilden zukommenden regelmässigen Anordnung. Um diese deutlich zu erkennen, muss man das Untersuchungsmaterial von den zarten Füssen und Händen neugeborener Kinder wählen; noch besser wird das Verständniss gefördert, wenn man zunächst die überaus einfachen Verhältnisse an der Affenhaut betrachtet.

Legt man einen Schnitt senkrecht auf die Riffe und Furchen der Fusssohlen eines jugendlichen Affen (Macacus), so erhält man folgendes Bild (Fig. 1): An der unteren, der Cutis zugekehrten Fläche zeigt die Epidermis doppelt soviel Vorsprünge als nach oben, insofern nämlich sowohl den Riffen wie den Furchen je eine Hervorwölbung gegen die Cutis entspricht. Diese scheinbar zapfenförmigen Gebilde ("Retezapfen", "Epithelzapfen" der Autoren s. o.) sind in Wirklichkeit Querschnitte von längsverlaufenden Leisten. Solcher Längsleisten finden sich 2 verschiedene Arten, die eine, in ihrem Verlauf den Riffen entsprechende, in welche die Schweissdrüsen münden — ich nenne sie die Drüsenleiste (d) — und zwischen je 2 Drüsenleisten eine andere, unter den Furchen einherziehende, welche dadurch zu Stande kommt, dass

¹⁾ Sappey hat diese Verhältnisse an Epidermislappen, welche durch Fäulniss von ihrer Unterlage losgelöst wurden, studirt.

die Oberhaut mit allen Schichten eingefaltet erscheint: die Falte (f). Zwischen den durchschnittenen Längsleisten finden sich Vertiefungen, in welche die Lederhaut ihre Fortsätze hineinsendet; doch sind solche Vertiefungen nicht überall zu sehen, hie und da sind Drüsenleiste und Falte durch eine Wand von Epithelzellen (q) verbunden. Was diese Zellenwand zu bedeuten hat, erkennt man am deutlichsten an Flachschnitten parallel zur Oberhaut (Fig. 2). Man sieht wiederum die Drüsenleisten (d), in denselben die durchschnittenen Drüsenkanäle (s), die Falten (f) und zwischen diesen in regelmässigen Abständen mehr oder minder senkrecht ausgespannte Querleisten (q). Letztere sind hin und wieder noch durch kurze Querstücke, secundäre Querleisten, verbunden (im abgebildeten Präparat nicht vorhanden). Der Schnitt, welcher etwas schräg zur Hautoberfläche gefallen ist, geht in seiner unteren Hälfte durch die Cutis und zeigt die Anordnung der Bindegewebsfasern, welche unterhalb und seitlich von der Falte dem Verlauf derselben parallele Züge bilden, während sich unter der Drüsenleiste kurze, theils quere, theils in cirkulären Touren um die Schweisskanäle ziehende Fasern finden. Im unteren Theile des Schnittes sieht man Falte und Drüsenleiste noch ohne Querleisten verlaufen, die erstere glatt contourirt, die letztere an den Stellen, wo die Schweisscanäle durchziehen, etwas aufgetrieben. Weiter oben präsentiren sich die Durchschnitte der Cutispapillen als die viereckigen Räume, gebildet von je 2 Längs- und 2 Querleisten.

Auf dem Längsschnitte (Fig. 3), welcher bei dem spiraligen Verlauf der Riffe und Furchen diese naturgemäss etwas schräg treffen muss, zeigen sich wieder die 3 beschriebenen Arten von Leisten. Die untere Contour der Drüsenleiste und der Falte sind ganz eben, und eine gezackte Contour ist nur dort zu sehen, wo der Schnitt durch die Querleisten geht. — Nur geringe Abweichungen zeigen die Bilder von der Handfläche (Fig. 4) und dem Finger (Fig. 5) des Affen. Wir sehen namentlich an dem letzteren Präparat eine verhältnissmässig starke Entwicklung der Drüsenleisten, während die Falte wesentlich gegen dieselbe zurücktritt.

Beim Menschen sind die Verhältnisse im Wesentlichen dieselben. Präparate aus den letzten beiden Schwangerschaftsmonaten und den ersten Lebensjahren lassen die regelmässige Anordnung der Längs- und Querleisten deutlich erkennen (Fig. 6). Mit zunehmendem Alter aber und durch den Reiz mechanischer Einflüsse erlan-

gen die Epithelialgebilde eine reichlichere Entwicklung (eine Erscheinung, der wir weiterhin mehrfach begegnen werden); es bilden sich zahlreiche sekundäre und tertiäre, meist nicht bis zur Tiefe der primären herabreichende Querleisten, welche auch nicht mehr genau senkrecht auf den Längsleisten stehen. Die Falte ist beim Menschen - namentlich an der Hand - von vornherein etwas schwächer entwickelt; die Drüsenleiste erlangt eine ungleichmässige Entwicklung, indem sie sich an einzelnen Stellen verdünnt, während sie an anderen Stellen, namentlich da, wo die Schweisscanäle hindurchziehen, meist eine beträchtliche Anschwellung erfährt. So nimmt sie denn einen stark gezackten Verlauf an, und es ist leicht erklärlich, wenn dieselbe auf Längsschnitten, welche bald rechts, bald links seitwärts in die Cutis gerathen, anscheinend eine wellige untere Contour aufweist (Henle 18, Bd. II, Fig. 4, p. 11). Dann bekommt man auch Flächenansichten des Rete Malpighi, wie sie Kollmann und Kölliker abbilden, während man bei Neugeborenen mittelst der oben beschriebenen Methode ganz regelmässige Bilder erhält (Fig. 8 und 9). Auch hier sehen wir wieder wie beim Affen Drüsenleiste und Falte, parallel nebeneinander herlaufend, die gleichen Curven beschreiben wie die oberflächlichen Riffe, und zwischen ihnen ausgespannt nur undeutlich sichtbar, weil offenbar nicht soweit in die Tiefe reichend die Querleisten, welche im grossen Ganzen eine beinahe senkrechte Stellung zu den Längsleisten zeigen. Diese senkrechte Stellung geht an den Stellen, wo die Längsleisten eine starke Krümmung ihres spiraligen Verlaufs zeigen, in eine spitzwinklige über.

Den bindegewebigen Ausguss dieser bienenwabenähnlichen Platte stellt die oberste Cutisschicht mit ihren Papillen dar, welche, wie man sieht, nicht immer die von den Autoren beschriebenen kegelförmigen Gebilde sind, sondern oft — beim Affen noch ausgeprägter wie beim Menschen — abgestumpfte Pyramiden mit 3—5, in der Regel 4 Kanten darstellen. Dass die primären Querleisten nicht so stark hervorspringen wie die Längsleisten, heisst mit anderen Worten, die Papillen stehen auf Cutisleisten, welche zwischen und parallel den Längsleisten verlaufen. Den sekundären und tertiären Querleisten entsprechen in der Cutis die zusammengesetzten Papillen.

Auf die Entwicklung der genannten Gebilde, welche ich an anderer Stelle (28) schon kurz skizzirt habe, will ich hier nur mit

A. Blaschko:

wenigen Worten eingehen. Während bis zum 4. Embryonalmonst die Oberhaut glatt über die Cutis hinwegzicht, entstehen um jene Zeit durch eine Wucherung der Retezellen die ersten Drüsenleisten, und zwar nicht, wie Kollmann (26) angibt, auf einmal für die gesammte Tastfläche der Hände und Finger, Füsse und Zehen gleichzeitig, sondern die Entwicklung beginnt an den Finger- und Zehenspitzen und schreitet von der Peripherie nach dem Centrum Die Bildung der Spiralen und Wirbel geht aber nicht, wie vor. man wohl annehmen könnte, centripetal oder centrifugal die Spirallinien entlang, sondern zieht gleichmässig über die Fläche der Fingerkuppe weg, wie es Fig. 10 veranschaulicht. Dieselbe zeigt die von der Fingerkuppe abgezogene Epidermis bei einem etwa 3¹/, monatlichen Embryo, hei welchem durch die Einwirkung eines schwachen Alkohols sich von allen Fingern und Zehen die Oberhaut handschuhfingerförmig abgehoben hatte und wo durch einen glücklichen Zufall das Stadium der beginnenden Leistenbildung getroffen war. Denselben Weg nimmt auch die Entwicklung der Schweissdrüsen, wovon man sich an dorsoventralen Längsschnitten durch die Finger im geeigneten Entwicklungsstadium leicht überzeugen kann. Während die Fingerspitze schon ganz lange Drüsen mit beginnender Knäuelentwicklung aufweist, werden weiter abwärts die Schläuche immer kürzer, bis etwa an der Grenze des 2. und 3. Fingergliedes nur ganz kurze Sprossen, am 2. und 1. Gliede gar keine Drüsen sichtbar sind. Eine ähnliche Beobachtung hat Grefberg (25) in der Hohlhand gemacht. Die Reihenfolge in der Entwicklung der verschiedenen Gebilde ist: Drüsenleiste, Drüsen, Falte, Querleisten. Mit dem 8. Monat ist die Entwicklung abgeschlossen; die oben erwähnten intra vitam auftretenden Epithelwucherungen ändern den Grundtypus des Baues nicht.

2. Nägel. Aehnliche Leistensysteme wie die beschriebenen finden sich an den noch zum Tastorgan der Hand und des Fusses gehörigen Nägeln. Hier sind dieselben zum Theil schon lange bekannt; wenigstens beschreiben an der bindegewebigen Unterlage des Nagels — dem Nagelbett — übereinstimmend die meisten Autoren zahlreiche in der Längsrichtung des Nagels parallel zu einander verlaufende, nach hinten zu convergirende Leisten, welche mit kurzen Papillen besetzt sind. Am centralen Ende des Nagelbetts finden einige Autoren (Kölliker (7), H. Hebra (20), p. 61) eine Anzahl isolirt stehender Papillen. Hebra beschreibt ferner

und bildet ab einen proximal von der Lunula gelegenen linsenförmigen Raum, in welchem die Leisten des Nagelbetts verstreichen oder doch sich sehr abflachen, um erst wieder distal von der halbmondförmigen Linie um so deutlicher hervorzutreten. Diese letzteren Leisten tragen nach H. nur wenige oder gar keine Papillen, während die Leisten an der Matrix (proximal von seinem linsenförmigen Raum) mit reichlichen Papillen besetzt sind. Alle Untersucher betonen die grossen Abweichungen der verschiedenen Präparate; nach Kölliker weist das Bett des kleinen Zehennagels oft gar keine Leisten auf.

Die Nägel faultodter Früchte lassen sich leicht von ihrer Unterlage abziehen, doch bedarf es einiger Vorsicht, um nicht ganze Fetzen des Rete Malpighi hängen zu lassen. Für die Nägel Erwachsener hat sich mir die auch von Hebra und Sappey angewandte Kochmethode als ganz vorzüglich bewährt. Nach dem Kochen lassen sich die Nägel meist ziemlich gut ablösen; man übergiesst dann ihre concave Fläche mit einer starken Böhmer'schen Hämatoxylinlösung, lässt diese 3-4 Minuten einwirken, um sie dann wieder mit Wasser fortzuspülen; um die Nägel durchsichtiger zu machen, kann man an der convexen Seite einen Theil der Hornschicht abschaben oder abschneiden und die Nägel dann in Glycerin legen. Dieselben werden dann in Glycerin oder trocken aufbewahrt und mit der Loupe oder unter dem Mikroskop untersucht. Präparate, die in Canadabalsam übergeführt sind, müssen mit einem zweiten Objektglase bedeckt und bis zur Erhärtung des Balsams - was Wochen bis Monate dauert - von schweren Compressoren flach gedrückt werden. Man erhält nun aus den verschiedenen Altersperioden ganz verschiedene Bilder. An Nägeln von Neugebornen und Kindern aus dem 1. Lebensjahre lassen sich deutlich nur 2 Regionen unterscheiden, eine vordere (distale), in welcher das Rete Malpighi eine Reihe parallel zu einander gestellter Längsleisten aufweist, von denen jedoch 2-4 oder auch 5 am vorderen Nagelrand unter einem spitzen Winkel zusammenstossen, um in eine grössere Leiste überzugehen - und eine hintere Region, in welcher die Längsleisten, welche nach hinten zu sich allmählich verschmälert und hin und wieder sich noch einmal getheilt haben, aufhören und spindelförmigen Gebilden, die ebenfalls in der Längsrichtung orientirt und nur selten durch Onerfortsätze mit einander verbunden sind, Platz machen.

Ganz andere und äusserst charakteristische Bilder erhält man an den Nägeln Erwachsener (Fig. 13). Man kann deutlich 3 verschiedene Zonen wahrnehmen: 1) eine distale mit stark entwickelten hohen Leisten, die nach hinten zu sich mehrfach theilen, an Zahl daher zunehmen, an Mächtigkeit aber einbüssen. An der halbmondförmigen Linie zerfallen die Leisten plötzlich in zahlreiche feinere, oft mit einander communicirende Leistchen und es entsteht so 2) central von der halbmondförmigen Linie ein linsenförmiger Raum (welcher übrigens seitlich nicht bis an den Rand des Nagels reicht) charakterisirt durch ein äusserst feines, nicht überall geschlossenes Netz dieser durch fortgesetzte Theilung der stärkeren entstandenen feinsten Leistchen. 3) Proximale Zone. Die Leistchen vereinigen sich wieder und bilden von Neuem hohe mächtige Leisten, von denen zahlreiche, in regelmässigen Abständen stehende und zumeist senkrecht gestellte Querleisten abgehen (Fig 14). An den Seitenrändern des Nagels findet sich diese Formation in der Regel auch in der mittleren Nagelhälfte und geht direkt in die Formation der distalen Zone (Längsleisten ohne Querleisten) über. Ganz nach hinten zu, in der Mitte der Nagelwurzel verwischt sich der Unterschied von Längs- und Querleisten und wir sehen nur ein unregelmässiges netzförmiges Gefüge. Dem entsprechend finden wir (Fig. 13 links) auf dem Nagelbett (dasselbe wird mit dem Rasirmesser in feiner Schicht abgetragen und ebenso wie die Unterfläche des Nagels an seiner Oberfläche gefärbt, in Glycerin oder trocken untersucht): In der distalen Zone die hohen Cutisleisten, die zum Theil schon vor dem vorderen Rand des Nagelbetts aufhören (den Bifurcationsleisten der Epidermisleisten entsprechend); in der centralen Zone Zerfall der Leisten in feine spindelförmige, zum Theil netzförmig mit einander verflochtene flache Leistchen. Da wo das Netz der Epidermisleisten geschlossen ist, enden die Cutisleisten natürlich frei und umgekehrt. In der Proximalzone wiederum hohe mit kammartigen Vorsprüngen besetzte Leisten, die am hintersten Ende des Nagelbetts in erst reihenförmig, dann unregelmässig aufgepflanzte Papillen übergehen In der seitlichen Partie von hinten nach vorn direktes Uebergehen der kammartigen Leisten in die glatten vorderen, ohne Dazwischentreten der Netzformation. Dass Hebra die netzförmig angeordneten feinen Leisten der Centralzone entgangen sind, ist leicht

erklärlich, da die vorspringenden Cutisleisten eine nur sehr schwache und von den dazwischenliegenden Partien nur wenig differente Färbung annehmen; hier eben zeigt sich wieder, welche Vortheile die Untersuchung der Beteformation vor der der Cutisgebilde gewährt. Hat man einmal die erstere richtig erkannt, so ist es nachträglich auch leichter, sich über die entsprechende Configuration der bindegewebigen Theile zu informiren.

Untersucht man die Nägel verschiedener auf einander folgender Altersperioden, so findet man, dass die Unterschiede zwischen denselben im Wesentlichen auf der mit dem Alter zunehmenden stärkeren Entwicklung der epithelialen Gebilde beruhen. Es ist dies eine Erscheinung, welche wir schon oben bei den Leisten der Hohlhand beobachtet haben und welche ihren Grund wohl in den durch äussere Einflüsse - Arbeit der Hände, Druck auf die Fusssohle beim Gehen etc. - bedingten formativen Reizen haben. Beim Nagel zeigt sich diese Zunahme der Epithelialgebilde ausser in der wachsenden Dicke des Rete noch in der Entwicklung zahlreicher kleiner, die Längsleisten und spindelförmigen Gebilde unregelmässig verbindenden, schräg und quer verlaufenden Leisten, welche eben beim Erwachsenen das beschriebene Netz herstellen. - Der geschilderte Typus findet sich am reinsten an den Daumen-. nägeln jugendlicher und weiblicher Individuen; von demselben kommen zahlreiche Abweichungen vor. So kann die regelmässige Anordnung von Quer- und Längsleisten in der Proximalzone fehlen und das sonst nur am hintersten Ende der Nagelwurzel befindliche unregelmässige Leistennetzwerk sich über die ganze Proximalzone und die Seitenränder der centralen erstrecken; das Netzwerk der centralen Zone, welches in der Regel deutlich längs orientirt ist und seinen Ursprung aus den longitudinalen Leisten noch klar erkennen lässt, ist nicht selten ganz unregelmässig gestaltet, manchmal reicht dasselbe bis an die Seitenränder des Nagels, in sehr wenigen Fällen fehlt es ganz und die proximale Zone geht direkt in die distale über. In der distalen Zone, deren Leisten direkt in die Längs- und Querleisten der benachbarten Epidermis übergehen, finden sich die wenigsten Abweichungen; hin und wieder habe ich Verbindungsbrücken (Querleisten) gesehen (dann ist auch die vordere Nagelhälfte mit Papillen versehen). Auf andere seltner vorkommende Abweichungen, welche mir pathologischer Natur zu sein schienen, will ich hier nicht eingehen; auch muss ich es mir versagen, die Beziehungen, welche das von mir beschriebene Netz der centralen Zone zu der Nagelmatrix hat, hier zu erörtern, da eine solche ja sehr nabe liegende Betrachtung über den Rahmen dieser rein descriptiven Darstellung binausgehen würde.

3. Mundlippen. Die Lippen und ihre Epithelbedeckung werden in den meisten anatomischen Handbüchern gar nicht oder nur sehr unvollkommen beschrieben. Genauere Angaben finden sich bei Luschka (11), welcher an dem rothen Lippensaum eine änssere und innere Zone unterscheidet, von denen die erstere, für das blosse Auge gleichförmig und glatt, ganz kurze, dicht an einander gepresste Papillen zeigt, während die innere Zone, unregelmässig gewulstet und schon von aussen oft fein zerklüftet erscheinend, mit verhältnissmässig langen, weichen, zottenähnlichen Auswüchsen besetzt sind. Diese sind sehr regellos angeordnet, indem sie sowohl weiter von einander abstehen, als auch dichter unter Bildung warzenförmiger oder leistenähnlicher Erhebungen zusammengedrängt sind. Luschka unterscheidet dennach an der Lippe eine vordere pars glabra und eine hintere pars villosa.

Klein (13) und nach ihm Wertheimer (23) theilen die Lippe von vorn nach hinten in drei Theile: Haut, Uebergangszone und Schleimhaut. Die Uebergangszone, etwa dem freien Lippenrand entsprechend, ist nach Wertheimer charakterisirt durch das Verschwinden der Haarbälge, dicker und transparenterwerden der Epitheldecke und das dichte Herantreten der Orbicularis an die Oberfläche. "Die Cutis ist an ihrer Oberfläche mit Papillen besetzt, welche bald weiter, bald dicht an einander gedrängt stehen und um so länger werden, je mehr man sich der Schleimhaut nähert. Auch Sappey (17, Bd. IV, p. 36) erwähnt das allmähliche Zunehmen der Papillen des freien Lippenrandes an Grösse, wenn man sie von vorn nach hinten verfolgt.

Ich unterscheide mit Luschka an dem freien Lippensaum deutlich eine vordere und eine hintere Zone. Beim Neugeborenen und noch schärfer beim Embryo grenzen sich beide schon von aussen scharf von einander ab, insofern die vordere Hälfte eine glatte, die hintere eine stark höckrige Oberfläche hat (pars glabra und villosa Luschka). Im Laufe des ersten Lebensjahres verschwindet das höckrige Aussehen der hinteren Lippenpartie; doch bleiben noch wesentliche anatomische Differenzen zwischen beiden Gegenden zurück.

Auf Sagittalschnitten durch den freien Lippenrand des Erwachsenen (sehr übersichtlich sind auch alle diese Verhältnisse beim Affen) unterscheidet man leicht eine vordere Partie, in der die Epidermisdecke noch dünn, etwa doppelt so stark wie die Epidermis der behaarten Lippe ist, mit fast gradliniger Contour gegen die Cutis abgesetzt, und eine hintere mit etwa 4-5 mal dickerer Epidermis, in welche langgestreckte fadenförmige Papillen von der Cutis her einstrahlen. Ein frontaler Querschnitt durch die vordere Region zeigt eine mit zahlreichen kleinen, in regelmässigen Abständen stehenden Einsenkungen verschene Oberhaut, während wir auf Querschnitten durch die hintere Lippenregion wieder die langen fadenförmigen Papillen und zwischen ibnen bald mehr, bald weniger in die Tiefe reichend die entsprechenden, zum Theil äusserst mächtigen Epitheleinsenkungen finden. Flachschnitte parallel der Oberfläche, welche natürlich nicht Bilder von der gesammten Lippe auf einmal geben, sondern nur entweder die vordere oder hintere Region treffen können, zeigen vorn längsgestreckte, von vorn nach hinten parallel verlaufende, mehrfach mit einander communicirende schmale Epithelleisten, in der hinteren Partie als Fortsetzung dieser Leisten breite raupen- und spindelförmig gestaltete Epithelwülste. - Die klarste Einsicht in den Bau der Lippen gewinnt man auch hier durch Flächenansichten. Leider ist es an faultodten Früchten oder Neugeborenen schwer, grosse zusammenhängende Stücke der Oberhaut zu erhalten, und ich habe daber nur wenige Präparate derart gewonnen; mehrfach aber liess sich bei Kinderköpfen, welche längere Zeit in 70 procentigem Alkohol gelegen hatten (ich verdanke dieselben der Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. Schwabach), die Epidermis in grösseren Fetzen von der Cutis loslösen. Auch von der letzteren lassen sich bier leicht Flächenansichten folgendermassen gewinnen. Die von der Oberhaut befreite Lippe wurde oberflächlich getrocknet, kurze Zeit (1/2-1 Minute) in starke Hämatoxylinlösung getaucht, abgewaschen und wieder in dünnen Alkohol gebracht. Auf diese Weise färben sich nur die vorsprinden Cutisleisten und Papillen, während die Thäler ungefärbt bleiben. Mit starker Loupe lassen sich dann alle Details der Configuration erkennen. (An der übrigen Haut, wo die papillären Gebilde viel weniger stark aus dem allgemeinen Niveau hervortreten, ist diese Methode leider nicht zu verwenden.) Die Epidermis wird einer 34

Archiv f. mikrosk, Anatomie. Bd. 30.

gewöhnlichen Hämatoxylinfärbung unterzogen und in Glycerin oder Balsam untersucht. - Auf diese Weise sind die in Fig. 15 abgebildeten Präparate, welche von der Unterlippe eines zweijährigen Kindes stammen, gewonnen. Man sieht in der vorderen Zone das langgezogene, nicht geschlossene Netz der Bindegewebs- und Epithelleisten, und mit scharfer Grenze hiergegen absetzend in der hinteren Zone die dicken Epithelwülste, welche sich tief in die rhomboidalen Maschen des Bindegewebslagers einsenken. Auf den vorspringenden Kapten dieser Maschen sieht man zahlreiche isolirte fadenförmige Papillen sitzen, welche nach hinten an Zahl und Höhe beträchtlich zunehmen. Hin und wieder habe ich auch in der vorderen Zone echte Papillen gefunden, dann bildeten die oben beschriebenen feinen Cutisleistchen korallenförmige Schnüre, deren einzelne Segmente aus kleinsten buckelförmigen Erhebungen bestanden. - Die vordere Lippenzone grenzt sich scharf gegen die behaarte Lippe ab, die hintere geht unmerklich in die Mundschleimhaut fiber.

4. Brustwarze. Die Brustwarze und ihr Hof unterscheiden sich von der umgebenden Brusthaut ausser durch ihre stärkere Pigmentation noch durch das Fehlen der Wollhaare und die Entwicklung grosser, schon äusserlich stark hervortretender Papillen. Dem entsprechend finden wir auch an der Unterfläche der Epidermis (Fig. 18) in einer gewissen Entfernung von der Mündung der Milchdrüse die in einer fast kreisförmig gekrümmten Spirale eingepflanzten Haarwurzeln plötzlich aufhören und gewissermassen als eine Fortsetzung derselben stärkere und feinere Epithelleisten in circulären und spiraligen Touren die Drüsenmündung umkreisen - einander spitzwinklig schneidend und so rhomboidale Maschen zwischen sich lassend, deren Ausgüsse die Cutispapillen bilden. Verfolgt man das von diesen Leisten gebildete Netz nach aussen, so bemerkt man, dass an der Grenze der behaarten Haut die starken Leisten plötzlich aufhören und zwischen den Haaren nur noch ein Netz äusserst feiner Leisten überbleibt.

5. Aeussere Genitalien. In der Literatur finden sich nur wenige Angaben, welche meist den Penis, die Glans und das Präputium betreffen.

Nach Kölliker (7) beträgt die Basis der Papillen am übrigen Körper ungefähr ebenso viel oder etwas weniger als die Länge "an einigen, wie an denen des scrotum, des Präputium, der Penis-

wurzel übertrifft sie selbst die Länge um 1/8 und mehr, weshalb auch diese Papillen exquisit warzenförmig, ja selbst in Gestalt kurzer Leistchen erscheinen". Krause (19, p. 299) gibt an: An einigen Stellen, namentlich an der Glans penis (und der Brustwarze) sind die Papillen zu einzelnen Häufchen gruppirt, die durch netzartig zusammenfliessende Zwischenräume von einander gesondert werden. Nach Henle (18, Bd. II, p. 16) kommen ähnliche Papillenbüschel wie in der Hand und dem Fuss, deren aber jede von einem besonderen Epidermisüberzug bekleidet ist, wodurch die Hautoberfläche ein höckeriges Aussehen erhält, an der (Brustwarze und der) Glans penis, besonders der Corona Glandis vor; sie sind mit ihrem Ueberzug 0,3 bis 0,6 mm breit, halbkugelig oder kolbig und selbst ungekehrt kegelförmig, an der Oberfläche glatt oder auch grubenförmig vertieft, durch schmale Einschnitte von einander abgesetzt". - Noch weniger studirt sind die weiblichen Genitalien. Ueber diese finde ich bei Sappey (17, Bd. IV, p. 788) folgende Angaben: "Unter dem Epithel der kleinen Labien bemerkt man voluminöse Papillen, welche auf der Aussenseite unregelmässig zerstreut, auf der Innenseite gewöhnlich in lineären Reihen aufgepflanzt stehen. Letztere sind entwickelter als erstere, welche nicht grösser sind als die Papillen an der Innenseite der grossen Labien. Je mehr sich die Papillen dem Introitus vaginae nähern, um so mehr nehmen sie an Volumen zu; vor dem Orificium sind sie so gross wie die Papillen der Glans und können ihnen auch wegen ihres grossen Gefässreichthums an die Seite gestellt werden."

Mein Untersuchungsmaterial stammte fast ausschliesslich von faultodten (reifen und unreifen) Früchten; die Schnittmethode habe ich nur beim Penis des Affen angewandt; am meisten instruktiv haben sich hierbei die Flachschnitte parallel zur Oberhaut gezeigt.

Ein deutliches Bild von der Anordnung der "Papillen" und Epithelleisten geben Fig. 16 und 17, von denen die erstere einer Partie aus dem dorsum penis mehr nach der Peniswurzel zu, die zweite der Corona glandis entnommen ist. Die Epithelleisten bilden auf dem Penis ein langgestrecktes, nur unvollkommen geschlossenes Netz, dessen Lücken von entsprechend geformten Cutisleisten eingenommen werden. Je weiter nach vorn, desto mächtiger und höher werden die Leisten. Die Verbindungsstücke zwischen den Längsleisten nehmen eine mehr senkrechte Stellung und einen bogenförmigen Verlauf an und man kann kurz vor der Corona glandis deutlich Längs- und Querleisten unterscheiden. Von einem anderen Präparat stammt Fig. 17; hier sehen wir die schmalen Epithelleisten dicht aneinander gedrängt bis an die Corona glandis heranlaufen und hier plötzlich in ein mächtiges Netz circulär und radiär verlaufender Fasern übergehen. Weiter vorn an das Urificium urethrae heran (nicht mehr abgebildet) nehmen namentlich die radiären Leisten an Stärke zu, während die mehr circulär verlaufenden meist nur kurze Verbindungsstücke zwischen ihnen darstellen. Es scheint, als ob die Radiärleisten nicht alle genau nach dem Orificium urethrae convergiren, sondern in einer leichten spiraligen Krümmung um dieselbe herumlaufen; doch bin ich bei der geringen Zahl von guten Präparaten, welche ich gerade von dieser vordersten Partie erhielt, nicht im Stande, diese Art des Verlaufs als einen allgemein giltigen Typus aufzustellen.

Die grössten Schwierigkeiten bereitete mir die Untersuchung der weiblichen Genitalien. Schnitte durch die Labien geben von der Anordnung des Rete keine klare Vorstellung, und die sonst so dankbare Bearbeitung des faultodten Materials gibt bei den grossen hier angesammelten Mengen harter Fruchtschmiere nur wenig genügende Präparate. Soviel kann ich sagen, dass in der Falte zwischen beiden Labien und auf der äusseren Fläche der kleinen Labien eine regelmässige Anordnung von Epithelleisten nicht zu erkennen war; hingegen habe ich mehrfach (und das würde der Beschreibung Sappey's sehr wohl entsprechen) an der Innenseite der kleinen Labien fächerförmig nach dem introitus vaginae zu ausstrahlende lange Leisten, welche nur durch kurze Querstücke mit einander verbunden waren, gefunden.

6. Aeusserer Gehörgang. Zu den bisher aufgeführten Stellen tritt noch eine weniger allgemein bekannte, an welcher die Oberhaut nicht mit Haaren versehen ist, es ist dies die Haut am inneren Ende des äusseren Gehörganges. An dieser Stelle, wo die früheren Beobachter das Vorkommen niedriger, dicht nebeneinander in regelmässigen Reihen gruppirter Gefässpapillen beschreiben, hat neuerdings Kauffmann (30) ringförmige, mit dem Trommelfell parallel laufende Cutisleisten gefunden. Diese Leisten stellen nach Kauffmann jedoch nicht in sich abgeschlossene Ringe dar, sondern "erstrecken sich mit Unterbrechungen nur auf gewisse Distanzen". Diese Darstellung gibt die thatsächlichen Verhältnisse nicht

richtig wieder. Die von K. gefundenen Leisten existiren in der That, aber ihre Anordnung ist eine ganz andere und zwar äusserst charakteristische. Die seiner Arbeit beigegebenen Abbildungen von Schnitten durch die äussere Wand des Gehörganges entsprechen ganz den Präparaten, welche man mittelst der gewöhnlichen Schnittmethode erhält und wie sie mir schon seit langer Zeit aus Präparaten des Herrn B. Baginski bekannt sind; aber es ist eben nicht möglich, aus diesen Bildern eine richtige Vorstellung von der Flächenanordnung der nur in einer Ebene durchschnittenen Gebilde zu machen. K. hat nun auch versucht, sich eine Flächenansicht seiner Cutisleisten zu verschaffen und zu diesem Zwecke die Haut des äusseren Gehörganges herauspräparirt, aufgeschnitten und durch Einlegen in Kalilange die Epidermis zerstört, wodurch die Cutisleisten frei zu Tage traten. Dass auch dieser Weg nicht zum Ziele führt, geht aus der Thatsache hervor, dass die wirkliche Anordnung der Leisten, wie sie in Fig. 19 abgebildet und an jedem Präparat auf's leichteste wiederzufinden ist, Kauffmann ganz entgangen ist.

An faultodten Früchten lässt sich die Epidermis vom innersten Theil des äusseren Gehörgangs mitsammt der Oberhautbedeckung des Trommelfells als ein auf einer Seite völlig geschlossener Sack leicht abpräpariren; man braucht zu diesem Behufe nur die Ohrmuschel quer abzutrennen, den äusseren Gehörgang ringsherum freizupräpariren und dann den zu Tage tretenden, meist mit einer wässerigen Flüssigkeit gefüllten Sack möglichst weit nach aussen zu durchschneiden. Derselbe wird dann an einer Längsseite und an dem convexen Rande (entsprechend der unteren Circumferenz des Trommelfells) aufgetrennt, die obere Wand wird zurückgeklappt, und es liegt nunmehr auf der einen Seite die untere Hälfte der Epidermis des Gehörgangs, auf der anderen die der oberen Hälfte + Epidermis des Trommelfells mit ihrer der Höhlung des meatus zugekehrten Fläche zu Tage. Nun werden - und das ist das einzig Schwierige an der ganzen Prozedur - die obersten verhornten und stark fettigen Epidermisschichten mit einem feinen Pinsel sorgfältig abgelöst, das Präparat wird umgedreht und an der der Cutis zugekehrten Fläche mit Hämatoxylinlösung übergossen - mit Wasser abgespült und dann trocken in Balsam oder in Glycerin aufbewahrt. Die Epidermoidalgebilde des äusseren Gehörgangs präsentiren sich dann folgendermassen: Im behaarten Theile des äusseren Gehörgangs stehen die Haarwurzeln in einer leicht gekrümmten Spirale eingepflanzt, einige mm. vor dem Trommelfell hören die Haare plötzlich auf, und statt ihrer sehen wir - in derselben Spirale weiterlaufend - von Rete Malpighi gebildete Leisten, welche am unteren Rande des Trommelfells plötzlich eine stärkere Krümmung ihres spiraligen Verlaufs erleiden, beinahe parallel dem Trommelfell hinziehen und kurz vor demselben in einem Wirbel endigen. Der Drehpunkt dieses bei jedem Menschen vorhandenen Wirbels liegt an der unteren Fläche des äusseren Gehörgangs bald vor, bald hinter, nie aber in der Mittellinie. Die Leistenspirale (ebenso die Haarspirale) ist beiderseits symmetrisch gedreht (ich habe nicht constatirt, ob die Drehung im Sinne Fischer's (31) antidrom oder homodrom ist). Am oberen Rande des äusseren Gehörgangs, dessen Epithelbedeckung continuirlich in die des Trommelfells ausläuft, sind die Leisten von vorn herein etwas spärlich; kurz vor dem Trommelfell divergiren die seitlichen Leisten und umfassen den oberen Trommelfellrand gabelförmig, während die central gelegenen sich etwas abflachen, in das Trommelfell übergehen und hier vom Centrum nach der Peripherie in ganz feine, sich vielfach kreuzende und oft auf dem Trommelfell kleine Wirbel bildende Leistchen ausstrahlen. Die Anordnung dieser Leistchen variirt individuell ziemlich erheblich, während die Anordnung der Leisten an der unteren Gehörgangswand viel constanter ist: die einzige Abweichung findet sich in der Form des Wirbels, welcher manchmal nicht einen kurzen Drehpunkt, sondern eine S-förmig gekrümmte Linie darstellt - einen Doppelwirbel, vortex duplicatus nach Purkinje. - Ein zweiter kleiner Wirbel findet sich übrigens öfter an der Uebergangsstelle der oberen zur unteren Gehörgangswand (Fig. 19a). - Alle diese Gebilde zeigen sich ebenso wie beim Neugeborenen auch bei Früchten aus der zweiten Hälfte der Gravidität. Die jüngsten von mir hierauf untersuchten Exemplare, welche dem 5. Monat entstammten, zeigten die Leisten zwar noch erst zart angedeutet, sehr flach, und wie es schien, eben erst im Entstehen begriffen, aber schon in derselben Anordnung wie beim Neugeborenen. Hieraus scheint hervorzugehen, dass ebenso, wie wir es am Tastballen der Finger gesehen haben, die eigenthümliche Anordnung der Leisten nicht durch während des Wachsthums wirksame Einflüsse bedingt, sondern gewissermassen schon in der Anlage vorgesehen ist. - Noch auf einen anderen Punkt möchte ich hier aufmerksam machen: Wir sehen die Epithelleisten an der Stelle beginnen, wo die Haare aufhören, und wir sehen ferner die Leisten in derselben Spirallinie weiterziehen, in welcher die Haare aufgepflanzt stehen — eine Erscheinung, welche die Vermuthung nahelegt, dass man die Leisten als anatomisches Aequivalent der Haare aufzufassen habe.

Welche physiologische Bedeutung den beschriebenen Leisten zukommt, darüber möchte ich bei dem Mangel einschlägiger Erfahrungen mich jedes Urtheils enthalten; vielleicht dass wir es auch hier mit einem eigenartig functionirenden Tastorgan zu thun haben.

II. Behaarte Haut.

Für die behaarte Haut existiren in der Literatur nur sehr spärliche und unvollkommene, zum Theil sogar, wie wir gleich sehen werden, falsche Angaben. Im Allgemeinen hat man hier, den Bildern entsprechend, welche man auf Querschnitten erhielt, angenommen, dass an der behaarten Haut ebenfalls kegelförmige Papillen, nur von bedeutend geringerer Höhe als an den Fingern etc. vorhanden seien. Einige speziellere Angaben führe ich in folgendem an.

Nach Krause (19, Bd. II, p. 299) haben die Papillen die Gestalt von höheren oder niedrigeren Kegeln mit kreisförmiger oder wenigstens der Kreisform sich nähernder Basis, ihre Spitze ist immer abgerundet die Basis und die Höhe messen bei den meisten 0,07 mm; zuweilen berthren sie einander unmittelbar oder sie stehen um die Breite der Basis von einander entfernt.

Henle (18, Bd. II, p. 17): "Auf den tibrigen Theilen der Hautoberfläche sind die Papillen, wenn auch hie und da in Gruppen, doch durch grössere Zwischenräume getrennt; sie sind niedriger, liegend, an der Spitze abgestutzt, und indem sie sich zugleich an der Basis ausbreiten, gehen sie in flache unregelmässige Hügel über. Die reichlichsten und ansehnlichsten, meist noch deutlich fadenförmigen Papillen finden sich auf der Haut des Rückens und Gesässes; im Gesicht und an den Extremitäten, besonders an den Streckseiten gibt es ausgedehnte Gebiete, die, abgesehen von den Einbuchtungen der Haarbälge und Drüsen, eine völlig ebene Oberfläche darbieten."

Nach Sappey (17 Bd. III, p. 581) zeigen die einfachen Papillen (s. o.) keine regelmässige Anordnung, sie finden sich überall ohne Ordnung zerstreut; wenn man mit dem Mikroskop die Innenfläche der Epidermis untersucht, so ist man über die Ungleichheit und Unregelmässigkeit der Gruben erstaunt, welche die Eindrücke der Papillen vorstellen. Alle Papillen stehen übrigens so nahe aneinander, dass sie sich mindestens berühren und an ihrer Basis oft zum Theil in einander übergehen."

Nur O. Simon (16, p. 8) findet, dass "auch am übrigen Körper die Papillen eine gewisse regelmässige Anordnung in Felder, zumeist längliche Felder mit bestimmter Richtung der Längsachse einnehmen und meint, dass diese Anordnung auf die Längsrichtung der Bindegewebsbündel zurückzuführen sei. Nun gibt aber leider Simon gar keine Beweise für diese Anschauung, noch macht er irgend welche näheren Angaben über die Anordnung der Papillen in den verschiedenen Hautbezirken, vielmehr beschreibt er nur seine Methode, welche aus oben angegebenen Gründen zahlreiche Fehlerquellen in sich schliesst, und gibt auf Tafel 4 seiner Arbeit zwei Abbildungen von Flächenschnitten durch die Haut ein er belie bigen (nicht näher bezeichneten) Körperstelle, welche wenig geeignet sind, seine Ausführungen zu unterstützen.

Ausserdem habe ich noch gelegentliche Angaben über die Papillen einzelner Körperregionen gefunden, von denen ich erwähne die Kölliker's (7, p. 80), dass die kürzesten Papillen sich im Gesicht, namentlich an Augenlidern, Stirn, Nase, Wange und Kinn finden, wo sie selbst gänzlich fehlen oder durch ein Netzwerk niedriger Leistchen ersetzt werden können, und die Henle's (18, Bd. 2, p. 16), dass auf der Kopfhaut (ebenso wie auf den Mund- und grossen Schamlippen) Papillenbüschel von etwas geringerer Höhe und etwas grösserem Umfange als die der Finger stehen, deren Existenz sich aber äusserlich durch nichts verräth. — Die Epidermis geht glatt über dieselben hinweg und nimmt sie in Vertiefungen ihrer angewachsenen Fläche auf."

Das eigentliche Analogon der Leistensysteme der unbehaarten Haut sind auf der behaarten die Haare selbst. Gleichzeitig mit der ersten Entwicklung der Drüsenleiste (s. o.) beginnen an verschiedenen Körperregionen die ersten Haaranlagen hervorzusprossen, und am Ende des fünften Embryonalmonats etwa, wenn die Entwicklung der Leisten auf der unbehaarten Haut ihren Abschluss

gefunden hat, ist auch die ganze behaarte Hautdecke mit Haaranlagen versehen. Ausser dieser Gleichzeitigkeit der Entwicklung sprechen nun aber für die Aequivalenz der Haare und Leisten noch andere Gründe. Beide Arten von Gebilden sind in regelmässigen spiraligen Curven angeordnet, welche an gewissen Knotenpunkten Wirbel bilden. Bei den Haaren unterscheidet man bekanntlich zwei Arten von Wirbeln, divergirende und convergirende, ein Unterschied, der bei der flächenhaften Anordnung der Leisten und Leistenwirbel natürlich fortfallen muss. Die Haarspiralen gehen ferner an manchen Stellen direkt in die Leistenspiralen über, was wir sehr deutlich z. B. im äusseren Gehörgang gesehen haben. Auch die Art der Entwicklung scheint bei beiden Gebilden die gleiche zu sein. Die Bildung der Haaranlagen geht nicht, wie Voigt (10) annahm, von dem divergirenden Wirbel aus und schreitet die Spirallinie entlang bis zum convergirenden, sondern wie bei den Leisten des Fingers schen wir auch hier das Aufsprossen der Haare von einer Stelle aus gleichmässig flächenhaft vorrticken. - Uebrigens stehen die ersten Haaranlagen nicht, wie Voigt angibt, ursprünglich senkrecht zur Oberfläche und neigen sich erst "beim weiteren Wachsthum mit ihren Spitzen in derjenigen Richtung, in der die Haut, dem eignen Wachsthum und dem Wachsthum der unterliegenden Theile folgend, stark gedehnt wird", vielmehr sind schon die allerersten, kaum erst aus dem Niveau des Rete in die Cutis hervorragende Haarkeime schief zur Oberfläche eingepflanzt, und zwar ist ihr Neigungswinkel, soweit sich das beurtheilen lässt, schon von Beginn an derselbe wie späterhin (s. a. Kölliker). - Bei der eingehenden Schilderung, welche Eschricht, Voigt und neuerdings Fischer (31) von der Anordnung der Haarspiralen und Haarwirbel gegeben, kann ich es unterlassen, diesen Gegenstand hier weiter zu verfolgen, zumal ich mir im Wesentlichen die Aufgabe gestellt habe, den architektonischen Aufbau des Rete Malpighi der Betrachtung zu unterziehen - immerhin wird man im Auge behalten müssen, dass die Haare, welche, wie ich (29) gezeigt habe, in physiologischer Hinsicht als das Haupttastorgan der behaarten Haut gewissermassen das Correlat der Leisten auf der unbehaarten darstellen, auch anatomisch and entwicklungsgeschichtlich eine grosse Uebereinstimmung mit diesen aufweisen.

Naturgemäss fällt den Leisten (und somit auch den Pa-

pillen) der behaarten Haut nur eine sekundäre Bedeutung zu. Schnitte, in beliebiger Richtung durch die behaarte Haut von Embryonen des 4.-7. Monats geführt, zeigen eine völlig glatte Contour zwischen Cutis und Epidermis, ohne irgend welche Andeutung von Leisten. Ebenso wenig gelingt es, an abgezogenen Lappen behaarter Haut von faultodten Früchten der gleichen Periode mittelst der oben angeführten Methode Leisten zu entdecken. Erst in den letzten drei Schwangerschaftsmonaten treten die ersten zarten Andeutungen von Leisten zwischen den Haarwurzeln auf, zuerst auf dem Hand- und Fussrücken und von da aus proximalwärts fortschreitend, bis etwa um die Zeit der Geburt da, wo tberhaupt die behaarte Haut mit Leisten versehen ist, diese definitiv zum Vorschein gekommen sind. — Aber diese Leisten sind und bleiben durchweg schwächer als die der unbehaarten Haut. Durch die Bildung der Haare ist eben die produktive Energie des Epithels bis zu einem gewissen Grade erschöpft, und die etwa noch zur Ausbildung gelangenden Leisten sind niedrig und schmächtig.

Die Präparate von der behaarten Haut sind sämmtlich auf die p. 499 u. 500 angegebene Art und Weise hergestellt. Die Rücksicht auf den mir zu Gebote stehenden Raum ermöglicht es mir nur eine Auswahl der am meisten charakteristischen Formen zu geben, welche, wie ein Blick auf die Fig. 9 unten, 18, 20-31 lehrt, von ganz ausserordentlicher Mannigfaltigkeit sind. Im Text werde ich mich nur darauf beschränken, die wesentlichsten Grundformen hervorzuheben und nur kurz die Bilder zu erläutern, welche selbst am besten die Verhältnisse veranschaulichen.

Ich unterscheide folgende, tibrigens nicht streng von einander getrennte Grundtypen:

I. Typus. Die Epidermis zeigt gar keine Leistenbildung (die Cutis also keine Papillen); die Haare stehen in regelmässigen Reihen nebeneinander aufgepflanzt, zwischen ihnen verläuft das Rete Malpighi mit glatter Grenzcontour gegen die Cutis. Hauptrepräsentant dieser Gruppe ist die Haut an der Stirn (Fig. 20) und an der Raphe Perinei (Fig. 25 r.). Ferner sind frei von Leisten die Epidermis der Ohrmuschel, einzelne Theile der Scrotalhaut (auch ausser der Raphe), die Haut an einigen Stellen der Achselhöhle (namentlich da, wo die verzweigten Schweissdrüsen stark entwickelt sind). Die Epidermis des Gesichts zeigt zwischen den

schlreichen Haarwurzeln und Talgdrüsen an ihrer Innenfläche eine Unzahl kleiner gebuckelter und welliger Erhabenheiten (Fig. 21), ohne jedoch eigentliche Leisten zu bilden. Hiermit würde die Angabe Kölliker's (s. o.) von den Cutisleisten der Gesichtshaut sehr gut übereinstimmen.

2. Typus. Die Oberhaut trägt an der Innenseite streifenförmige flache Leisten. Diese Leisten haben meist einen etwas welligen Verlauf und sind einander im grossen Ganzen parallel, doch gabeln sie sich häufig; zwischen den Gabelungen liegen dann oft den beiden Gabelarmen parallel verlaufende spindelförmige Leisten. Dieser Typus ist am deutlichsten stets an der Haut des Halses, namentlich an den seitlichen Partien (Fig. 22 von der Haut über dem Sternocleidomastoideus) zu sehen. Diese Leisten sind ähnlich den, freilich höheren, des Dorsum penis. Fig. 23 zeigt eigenthümliche kurze, in ziemlich grossen Abständen stehende, wellig geschlängelte Leisten vom Mons veneris, deren Verlauf, wie man deutlich sieht, parallel den Haarströmen ist.

3. Typus. Die Leisten bilden ein halbgeschlossenes Netz mit länglichen Maschen, gebildet aus zarten, meist den Haarströmen parallel verlaufenden Längsleisten und kurzen Querstücken, welche sehr oft die benachbarten Längsleisten nicht erreichen (Fig. 24), sodass das Netz daselbst zahlreiche Lücken aufweist. Präparate von der Rückenhaut (Fig. 27) geben von diesem Typus sehr schöne Bilder; dort ist aber das Netz in der Regel mehr geschlossen als das der Bauchhaut und nähert sich schon mehr dem nächstfolgenden Typus 4. — An Hautstellen, wo wir die letzten beiden Typen finden, kann es offenbar Papillen der Lederhaut in dem gebräuchlichen Sinne nur an den wenigen Stellen geben, wo das Netz der Epithelleisten ganz geschlossen ist; sonst bildet die Cutis hier mehr oder weniger breite unregelmässig contourirte Leisten, die meist parallel verlaufen, oft auch mit benachbarten Leisten ganz oder theilweise zusammenhängen.

4. Typus. Die Epidermisleisten bilden ein völlig geschlossenes Netz. Dieser Typus findet sich auf dem behaarten Kopf und an den Extremitäten (namentlich der Beugeseite), während die Haut des Rückens (Fig. 27), des Gesässes (Fig. 25) und der Streckseiten der Extremitäten gewissermassen einen Uebergang zwischen Typus 3 und 4 darstellen. Präparate von der Kopfhaut habe ich leider auf die an den übrigen Körperstellen so gut verwendbare Herstellungsweise nicht erhalten, weil beim Abziehen der Epidermis die Leisten derselben in der Regel sich nicht mitlösen, sondern in der Lederhaut stecken bleiben. Ich war somit auf die Schnittmethode angewiesen, welche aber bei der ziemlich mächtigen Entwicklung der Epidermis hier unter den nöthigen Cauteln ganz gute Resultate gibt. Flachschnitte zeigen zwischen den durchschnittenen Haarwurzeln kurze Längsleisten, deren Richtung parallel der der Haarströme ist, und zwischen diesen meist quer-, öfter auch etwas schräg verlaufende, bogenförmig gekrümmte Verbindungsstücke. Die Papillendurchschnitte sind demnach oval oder halbmondförmig, mit dem längeren Durchmesser der Richtung der Haarströme parallel. Querschnitte senkrecht zu dieser Richtung und in der Neigungsebene des Haars geführt (Fig. 30) zeigen zahlreiche senkrecht zur Hautoberfläche stehende Einsenkungen der Epidermis. welche die durchschnittenen Längsleisten darstellen, während auf Schuitten parallel den Haarströmen (Fig. 31) die Grenzcontour zwischen Cutis und Epidermis auf weite Strecken (da wo die Längsleisten getroffen sind) völlig glatt verläuft. Die viel spärlicher sichtbaren Einsenkungen haben den selben Neigungswinkel zur Oberfläche wie die benachbarten Haare, woraus hervorgeht, dass die Längsleisten nicht nur in ihrer Richtung mit der der Haarströme übereinstimmen, sondern auch eben so schief zur Oberfläche geneigt sind wie die Haare; demnach haben auch die Papillen, welche zwischen den Leisten liegen, den gleichen Neigungswinkel zur Hautoberfläche, wie die Haare, zwischen denen sie liegen.

An den Extremitäten findet man meist ein tiberall gleichmässig geschlossenes Netz feinerer und stärkerer Epithelleisten, ohne dass sich in der Anordnung derselben das Vorwiegen einer bestimmten Richtung immer genau erkennen liesse.

An vielen Stellen freilich zeigt das Netz eine Dehnung in der Richtung der Haarströme (s. Fig. 27); aber das ist nicht allgemein; andere Male haben wir ein nach allen Richtungen hin gleichmaschiges Netzwerk vor uns, und wir lernen an Präparaten dieser Art begreifen, wie Malpighi dazu kommen konnte, den Ausdruck Rete für die Schleimschicht der Oberhaut zu wählen. Eine gesetzmässige Uebereinstimmung in der Anordnung dieses Netzes mit der Richtung der Bindegewebsfasern und der Spaltbarkeitsrichtung der Haut, wie sie O. Sim on vermuthet, habe ich nicht constatiren können, wenn auch bei der grossen Menge der unter-

suchten Präparate hin und wieder auch mir eine solche Uebereinstimmung vorgekommen ist (namentlich da, wo Spaltrichtung und Richtung der Haare sich decken). An der Kopfhaut scheint eher das entgegengesetzte Verhalten, d. h. eine senkrechte Kreuzung der Längsleisten mit den Bindegewebsfasern vorzuliegen, wie ein Blick auf Fig. 30 und 31 zeigt. Möglich dass an den Extremitäten, wo die Bindegewebsfaserztige ja erst nach der Geburt ihre definitive Anordnung erreichen (Langer), auch das Epithelnetz mit der Zeit eine etwas abweichende Configuration erhält; doch entbehrt eine solche Annahme einer anatomischen Unterlage. Es ist aber in Auge zu behalten, dass, wie bei jeder Muskelaktion sich die Bindegewebsfasern umlagern, um nachher wieder in die alte Richtung zurückzugehen (Langer), ebenso auch höchst wahrscheinlich das Maschenwerk der Epithelleisten in der Richtung des jeweiligen Muskelzuges gedehnt wird, also in beständiger Hin- und Herbewegung begriffen ist. Am besten wird man mit O. Simon (16, p. 30) sich die Art dieser Bewegung versinnbildlichen an einem quadratischen Stück Mull, welches man nach verschiedenen Richtungen hin dehnt und dessen einzelne Maschen hierbei jeder Zugrichtung folgen¹).

Noch ein Punkt scheint mir hier der Erwähnung werth, es ist dies das Verhältniss der Schweissdrüsen zu den Epithelleisten. An der unbehaarten Haut münden die ersteren stets in die Leisten, während die Figuren 9, 25-29 anscheinend ein verschiedenes Verhalten erkennen lassen. In Wirklichkeit liegt die Mündung der Schweissdrüsen auch hier stets im Bereiche der Leisten, welche aber nicht immer stark entwickelt sind und darum leicht übersehen werden. Bei genauerer Untersuchung sieht man nämlich da, wo scheinbar eine Schweissdrüse im Centrum einer Masche mündet, 2-3 feine Leistehen von der Peripherie nach der Drüsenmündung hinziehen und meist an dieser Stelle eine kleine Verdickung erfahren.

Die gewonnenen Resultate lassen sich kurz in folgende Sätze zusammenfassen:

¹⁾ Herr Lewinski hatte vor einigen Jahren die Freundlichkeit, mir diesbezügliche Präparate vorzulegen, welche die oben ausgesprochenen Anschauungen zu stützen geeignet sind.

Die gesammte Hautoberfläche des Menschen zerfällt in einen behaarten und unbehaarten Theil.

Diesem Unterschied entspricht eine tiefgreifende physiologische Differenz, dieselbe, welche für das Sehorgan zwischen der macula lutea, der Stelle des direkten Sehens, und der übrigen Netzhaut, dem Organ des indirekten Sehens besteht. Die behaarte Haut dient der indirekten, die unbehaarte der direkten Tastempfindung.

An der unbehaarten Haut bildet das Rete Malpighi eine Platte mit nach innen vorspringenden Leisten, welche in regelmässigen, meist spiraligen Curven verlaufen.

Diese Leisten entstehen durch die Wucherung der Oberhaut nach innen vom 4. bis 7. Monat des Embryonallebens und zwar in jedem Tastorgan nicht auf einmal, sondern von bestimmten Punkten ausstrahlend in stets regelmässiger Aufeinanderfolge.

Auf der behaarten Haut sind das anatomische und physiologische Analogon der Leistensysteme die Haare, welche ebenfalls in spiraligen Curven angeordnet und in gleichmässigen kurzen Abständen aufgereiht, durch Wucherung der Oberhaut nach innen zu derselben Zeit des Embryonallebens und ebenfalls von gewissen Centren aus sich bilden wie die Leistensysteme der unbehaarten Haut.

Ausser den Haaren finden sich auf vielen Stellen der unbehaarten Tastfläche auch Leisten des Rete Malpighi; sie sind jedoch schwächer entwickelt und entstehen erst gegen Ende des Intrauterinlebens. Sie sind entweder ebenfalls in langgestreckten, dem Zuge der Haarströme folgenden Spiralen angeordnet, oder bilden ein Netzwerk, an dem eine bestimmte vorwiegende Richtung nicht immer zu erkennen ist.

Die spiralige Anordnung, welcher wir bei vielen der aufgeführten Epidermoidalgebilden begegnen, haben schon frühere Autoren theils auf mystische Weise durch Attraction und Appulsion (Eschricht), theils durch Hypothesen, welche den beobachteten Thatsachen gerade zuwiderlaufen (Voigt, s. o. p. 519), zu erklären versucht. Neuerdings hat Fischer (31) die spiralige Drehung wachsender Organe als ein weit verbreitetes Gesetz — nicht nur für Epithelialgebilde — aufgestellt und dieses Gesetz sogar dahin erweitert, dass er allen Zellen des Thierkörpers einen immanenten Trieb zur

Achsendrehung beilegen zu müssen glaubt. - Ich will mich auf spekulative Erörterungen hier nicht einlassen, sondern nur kurz einige weitere Erscheinungen namhaft machen, welche mir in der That zu beweisen scheinen, dass die Epithelzellen der Epidermis eine grosse Neigung besitzen, in spiraliger Richtung zu wachsen: Die spiralige Einpflanzung der Haarwurzeln, die - namentlich bei krausen Haaren deutlich ausgesprochene - spiralige Drehung des freien Haarschafts, die spiralige Anordnung der Haarcuticulazellen, die spiralige Windung der Schweisscanäle, die spiralige Anordnung der Epithelzellen in den sogenannten Cancroidperlen und viele andere Phänomene normaler und pathologischer Natur. — Dass diese spiralige Wachsthumsrichtung nicht nur während der Entwicklungsperiode, sondern während des ganzen Lebens vorherrscht, beweist namentlich die Spiraldrehung der Schweisscanäle, welche bekanntlich innerhalb der Epidermis keine eigne Membran besitzen, sondern von den Epidermiszellen selbst gebildet werden. Wenn während der beständigen Abschuppung der obersten Hautschichten und des beständigen Nachrückens des jungen Nachwuchses aus der Tiefe die Epidermiszellen geradeaus in die Höhe geschoben würden, so müsste sich mit der Zeit die Spiralwindung des Schweisscanals verlieren, während gerade die Thatsache ihres constanten Fortbestehens für eine während des ganzen Lebens andauernde spiralige Vorwärtsbewegung der Epidermiszellen spricht. Ob diese Spiralbewegung auf einem den Epithelzellen immanenten Triebe zur Achsendrehung (Fischer) beruht, oder durch Kräfte, die von aussen auf die Zellen wirken, hervorgerufen ist, will ich nicht entscheiden. Eine Lösung im letzteren Sinne erscheint aber nicht undenkbar, nachdem es auf einem verwandten Gebiete der Naturforschung Schwendener (32) gelungen ist, die spiralige Anordnung der Blätter auf einfache mechanische Ursachen zurtickzuführen.

Literatur.

1) Marc. Malpighi, De externo tastus organo. Opera omnia. Lugdun. Batav. 1687.

2) G. Bidloo, Anatomia corporis humani. Amstelodami 1685.

3) B. S. Albini, Academicae annotationes. Leidae 1754-68.

4) J. E. Purkinje, Commentatio de examine physiologico organi visus et systematis cutanei. Vratisl. 1823. 5) Eschricht, Ueber die Richtung der Haare am menschlichen Körper. Müller's Archiv 1837, p. 37.

6) Sömmering's Lehre von den Eingeweiden. Umgearbeitet und vollendet von Huschke. Leipzig 1844.

7) A. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre. Leipzig 1852.

8) G. Meissner, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Haut. Leipzig 1853.

9) Engel, Die Entwicklung der menschlichen Hand. Sitzungeber. d. K. K. Akad. d. Wissensch. zu Wien. Math.-naturw. Cl. 1856. Bd. XX, p. 261.

10) Ch. A. Voigt, Abhandlung über die Richtung der Haare am menschlichen Körper. Denkschriften der Wiener Akademie d. Wissensch. Bd. 13, Wien 1857.

11) H. Luschka, Die Leichenveränderung der Mundlippen bei neugeborenen Kindern. Zeitschr. f. rationelle Med. 1863, p. 188.

12) E. Wilson, Diseases of the skin. 6. edition. London 1867.

13) E. Klein, Zur Kenntniss des Baues der Mundlippen d. neugeborenen Kindes. Wiener Sitzungsber. Math.-naturw. Classe. December 1868.

14) K. Langer, a. Ueber die Spaltbarkeit der Cutis. Sitzungsber. d. Wien. Akademie. Math.-naturw. Cl. Bd. 44. b. Die Spannung der Cutis. Ebenda Bd. 45.

15) H. Auspitz, Ueber das Verhältniss der Oberhaut zur Papillarschicht, besonders bei pathologischen Zuständen der Haut. Arch. f. Dermatologie u. Syph. Bd. 2, 1870, p. 24.

16) O. Simon, Die Lokalisation der Hautkrankheiten. Berlin 1873.

17) Sappey, Traité d'anatomie déscriptive. éd. III. Paris 1873.

18) J. Henle, Handbuch der Anatomie.

19) Krause, Handbuch der menschlichen Anatomie. 3. Aufl., 1879.

20) H. Hebra, Beiträge zur Anatomie des Nagels. Wien. Med. Jahrbücher 1880, p. 59.

21) Lewinski, Ueber die Furchen und Falten der Haut. Virchow's Archiv Bd. 92, p. 135.

22) Lewinski, Zur Physiologie des Rete Malpighi. Arch. f. Anat. u. Phys. Suppl.-Band, Festgabe 1883.

23) E. Wertheimer, De la structure du bord libre de la lèvre aux divers ages. Arch. gén. de méd. Paris 1883, p. 399.

24) P. Unna, Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Haut in "Ziemssen's Handbuch der Hautkrankheiten" Bd. 1. Leipzig 1883.

25) W. Grefberg, Die Haut und deren Drüsen in ihrer Entwicklung. Mittheilungen a. d. embryologischen Institut zu Wien. Bd. 2, Heft 3, p. 126, 1883.

26) A. Kollmann, Der Tastapparat der Hand der menschlichen Rassen und der Affen. Hamburg und Leipzig 1883.

27) A. Kollmann, Der Tastapparat des Fusses von Affe und Mensch. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1885, p. 56.

28) A. Blaschko, Zur Anatomie u. Entwicklungsgeschichte der Oberhaut. Verhandlungen d. Physiol. Gesellsch. zu Berlin 28. Dec. 1883.

29) A. Blaschko, Zur Lehre von den Druckempfindungen. Verhandlungen d. Physiol. Gesellsch. zu Berlin 27. März 1885.

30) E. Kauffmann, Ueber ringförmige Leisten in der Cutis des äusseren Gehörgangs. Wien. Med. Jahrb. 1886, p. 201.

31) Fischer, Das Drehungsgesetz beim Wachsthum der Organismen. Cassel 1886.

32) S. Schwendener, Mechanische Theorie der Blattstellung.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXVII-XXX.

Die Abbildungen sind, soweit nichts anderes bemerkt ist, mit Hartnack Obj. 2, Ocul. 3 gezeichnet.

Tafel XXVII.

- Fig. 1. Schnitt durch die Fusssohle des Affen, senkrecht auf die Richtung der Riffe und Furchen. Alkohol. Hämatoxylin. Picrocarmin. Canada. d. Drüsenleiste, f. Falte, q. Querleisten.
- Fig. 2. Schnitt aus derselben Stelle parallel zur Hautoberfläche. d, f, q wie oben, s. durchschnittene Schweisscanäle.
- Fig. 3. Schnitt ebendaher in der Richtung der Riffe und Furchen (aus mehreren Präparaten zusammengestellt). Bezeichnungen wie oben.
- Fig. 4. Schnitt durch die Handfläche des Affen, senkrecht auf die Richtung der Riffe und Furchen.
- Fig. 5. Schnitt durch die letzte Phalanx des dritten Fingers vom Affen, in gleicher Richtung.
- Fig. 6. Schnitt durch die Fusssohle eines zweijährigen Kindes, in gleicher Richtung. Arterien blau injicirt.
- Fig. 7. Schnitt durch die Fersenhaut eines alten Mannes, in gleicher Richtung. s. q. secundäre Querleisten.

Tafel XXVIII.

- Fig. 8. Flächenansicht des Rete Malpighi von der Fusssohle eines neugeborenen (faultodten) Kindes. Behandlung s. im Text. Bezeichnungen wie auf Tafel XXVII.
- Fig. 9. Flächenansicht ebendaher von einem andern Kinde, nach unten Uebergang in den Fussrücken.
- Fig. 10. Oberhaut von der Fingerkuppe eines Embryos a. d. 4. Monat. Flächenansicht der Innenseite. S. Text. Nat. Grösse.
- Fig. 11. Schnitt senkrecht zur Richtung der Riffe und Furchen von der Hand eines Embryos a. d. 5. Monat. f. erste Anlage der Falte.

Archiv f. mikrosk, Anatomie. Bd. 30.

35

- 528 A. Blaschko: Beiträge zur Anatomie der Oberhaut.
- Fig. 12. Schnitt ebendaher in der Richtung der Riffe. Die getroffene Drüsenleiste zeigt eine glatte untere Contour.
- Fig. 13. Links Nagelbett, rechts Nagel-Innenfläche, halbschematisch. Vergr. 4 fach. r. freier Nagelrand, f. Epidermis der Fingerkuppe, w. (punktirte) Linie des Nagelwalls, l. Lunula. Das Uebrige im Text.
- Fig. 14. Innenfläche des Nagels, seitliche Proximalzone. l. Längs-, q. Querleisten.
- Fig. 15. Links Cutisoberfläche, rechts Epidermis-Innenfläche von der Lippe eines zweijährigen Kindes. Starke Loupenvergr. (12×). a vordere, p. hintere Zone. pa. Papillen der Lederhaut, auf kammartigen Leisten sitzend.
- Fig. 16. Epidermis vom dorsum penis des Neugebornen. s. Schweissdrüsen.
- Fig. 17. Epidermis von der corona glandis.

Tafel XXIX.

- Fig. 18. Epidermis-Innenfläche von der Mamilla eines Neugeborenen (Glycerin-Präparat). m. Mündung der Milchdrüsen, h. Haarwurzeln, R₁. Netz der starken Leisten, r. feines Netz zwischen den Haarwurzeln.
- Fig. 19. Epidermis vom innern Ende des äusseren Gehörgangs. (Reife Frucht.) Glycerinpräparat. o. Epidermis der oberen, u. der unteren Gehörgangswand, t. des Trommelfells, a t. annulus tympanicus, h. Haarwurzeln, w. Leistenwirbel.
- Fig. 19a. Uebergangspartie von der oberen zur unteren Wand des Gehörgangs, Hartn. Obj. IV. Oc. 3.
- Fig. 20. Stirnhaut vom Neugebornen. h. Haarwurzelstümpfe.
- Fig. 21. Gesichtshaut ebendaher. s. Schweissdrüsen.
- Fig. 22. Haut über dem Sternocleidomastoideus.
- Fig. 23. Haut vom mons veneris.
- Fig. 24. Bauchhaut.
- Fig. 25. Haut des Gesässes. R. Raphe Perinei, an. Analöffnung.
- Fig. 26. Haut vom Oberschenkel in der Nähe des Kniegelenks.

Sämmtliche Figuren zeigen die innere, der Cutis zugekehrte Fläche der Oberhaut.

Tafel XXX.

- Fig. 27. Epidermis der Rückenhaut.
- Fig. 28. Epidermis vom Handrücken.
- Fig. 29. Epidermis vom äusseren Fussrand über d. calcaneus.
- Fig. 30. Schnitt durch die Kopfhaut eines zweijährigen Kindes, senkrecht auf die Richtung des Haarstroms, h. Haarbälge, l. durchschnittene Längsleisten, b. längsdurchschnittene Bindegewebsfasern.
- Fig. 31. Schnitt ebendaher in der Richtung der Haarströme. b. Querdurchschnittene Bindegewebsfasern.

Franz Tangl: Ueber das Verhältniss zwischen Zellkörper u. Kern etc. 529

(Aus dem anatomischen Institute in Kiel.)

Ueber das Verhältniss zwischen Zellkörper und Kern während der mitotischen Theilung.

Von

Franz Tangl, cand. med. aus Budapest.

Hierzu Tafel XXXI.

Seitdem die Vorgänge an dem sich theilenden Zellkerne eingehend geprüft und bekannt sind, werden im Allgemeinen zwei von einander principiell ganz verschiedene Arten von Kerntheilung, die mitotische und amitotische unterschieden. Je tiefer wir in die Kenntniss der Umformungen der Kernbestandtheile eingedrungen sind, desto grösser und wesentlicher erschien dieser Unterschied. Während es sich bei der amitotischen Kerntheilung lediglich um die Zerschnürung des Kernes in zwei Hälften handelt, besteht die mitotische aus einer complicirten und dem Wesen nach die genaueste Vertheilung bezweckenden Umordnung und Zerlegung der Kernbestandtheile, wobei einige derselben mit der Zellsubstanz in eine innigere Beziehung treten. Dieser principielle Unterschied zwischen diesen Theilungsarten wurde jedoch in Frage gestellt, als Pfitzner in seiner Arbeit: "Zur morphologischen Bedeutung des Zellkerns"¹) bewiesen zu haben schien, dass während der ganzen Mitose der Kern zu jeder Zeit "ein vollständig selbständig innerhalb der Zelle gelegenes abgeschlossenes Gebilde" sei und dass dessen Theilung lediglich in einer Zerschnürung in zwei Hälften bestehe. Die weittragende Wichtigkeit der Pfitzner'schen Resultate für die ganze Auffassung des Wesens der mitotischen Kerntheilung leuchtet am entschiedensten aus den Worten Waldeyer's hervor, der auf Pfitzner's Arbeit gestützt es ausspricht:

¹⁾ Pfitzner, Morph. Jahrb. XI. Bd., 1885.

"Es giebt nur eine Art von Kerntheilung und zwar wenn wir von den Kernkörperchen absehen, nach dem Remak'schen Schema, wobei der Kern, wie später die Zelle, in einer bestimmten Ebene, der Theilungsebene in zwei meist gleiche Hälften durchgeschnürt wird^{*}1).

Diese neue Auffassung beruht beinahe ausschliesslich auf den Resultaten einer einzigen Arbeit und so schien es nicht ohne Interesse und Wichtigkeit zu sein, dieselben nochmals eingehend durchzuprüfen. Freudig folgte ich also der freundlichen Aufforderung des Herrn Prof. Flemming und unterzog mich dieser interessanten Aufgabe, bei deren Lösung ich mich der überaus schätzbaren und liebenswürdigen Leitung und Unterstützung des Herrn Prof. Flemming erfreute, dem ich hiefür, sowie für die ausserordentliche Bereitwilligkeit, mit der er mir die Untersuchungsmittel zur Verfügung stellte, meinen tiefgefühlten Dank ausspreche. Im Laufe meiner Untersuchungen kam ich bezüglich der Deutung und Verwerthbarkeit der Pfitzner'schen Beobachtungen zu ganz entgegengesetztem Resultate, das ich im Folgenden kurz mittheile.

Pfitzner's Untersuchungen²) wurden nach einer von ihm erdachten, sehr sinnreichen Methode angestellt, bei deren Feststellung ihn hauptsächlich die Idee führte den Kern so zu fixiren, dass bei gut erhaltenen chromatischen Figuren, gleichzeitig die ungeformte achromatische Substanz des Kernes, der Kernsaft (Flemming) oder Kerngrundsubstanz (Pfitzner) auch fixirt werde³). Zu diesem Zwecke fixirte er das Object zuerst in schwacher ¹/₁₀ procentiger Osmiumsäure, dann legte er es in Müller'sche Flüssigkeit oder 1 proc. Natriumsulfatlösung. Die Osmiumsäure fixirt die Chromatinfiguren, während das Natriumsulfat mit oder ohne Kali bichromi-

¹⁾ Waldeyer, Ueber Karyokinese. Deutsche Med. Wochenschr. 1886.

²⁾ Pfitzner l. c.

³⁾ Ich werde mich weiterhin nur der von Flemming gewählten Nomenclatur bedienen, um keine unnöthigen Verwirrungen zu verursachen und weil dieselbe doch allgemeiner gebraucht wird als die Pfitzner'sche. Ich gebrauche also die Termini in folgendem Sinne: Zellkörperfäden (Fl.) = Protoplasmafäden (Pf.); Interfilarmasse (Fl.) = Paraplasma (Pf.); achromatische Kernmembran (Fl.) = innere Zellmembran (Pf.); Kernsaft (Fl.) = Kerngrundsubstanz (Pf.); Chromatinfäden = chromatinhaltige Fäden.

Ueber das Verhältniss zwischen Zellkörper und Kern etc.

cum den Kernsaft, nach Pfitzner's Auffassung, undurchsichtig und dadurch sichtbar machte, gleichzeitig aber die Chromatinfiguren verdeckte, die jedoch durch nachfolgende Hämatoxylinfärbung ganz unverändert zum Vorschein kämen. Durch genaue Vergleichung der ungefärbten Osmium-Natriumsulfatpräparate mit den nachher gefärbten kam Pfitzner zu der Behauptung, dass die Chromatinfäden während der ganzen Mitose in die "Kerngrundsubstanz" gewissermassen eingehüllt sind, welche sie vom Zellkörper trennt und sich selbst gegen denselben scharf abgrenzt.

Selbsverständlich verfuhr ich bei meinen Untersuchungen genan nach Pfitzner's Angaben, sowohl bezüglich des Untersuchungsobjectes — Kiemenplatten der Salamanderlarve — als der Behandlungsweise, nur bediente ich mich gröstentheils der 1 proc. Na₂SO₄lösung, da dieselbe, nach Pfitzner, ganz so wirkt wie die Müller'sche Flüssigkeit, nur etwas langsamer. Auch die Art und Weise der Untersuchung habe ich so ziemlich beibehalten, später jedoch dem Zweck entsprechend modificirt, worüber an entsprechender Stelle mehr¹).

Vor Allem muss ich über die Wirkung der Osmiumsäure auf die Kerntheilungsfiguren Einiges sagen. Pfitzner giebt an, dass die Osmiumsäure die Kernfiguren recht gut erhalte, was übrigens schon Flemming erwähnte²). Ich kann diese Behauptung nicht bedingungslos bestätigen. Osmiumsäure, besonders in so verdünnter Lösung, wie sie Pfitzner verwendete, macht die Chromatinfäden in hohem Grade verblassen und quellen. Sie sehen nicht nur im Vergleiche mit den etwas geschrumpften Chromatinfäden

2) Flemming, Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung. 1882.

¹⁾ Ich habe von den beiden von Pfitzner angegebenen Untersuchungsmethoden gewöhnlich die umständlichere aber sicherere befolgt. Nachdem die Thiere in Osmiumsäure 1-2 Tage gelegen haben, wurde das Kiemengerüst herauspräparirt, in Wasser ausgewaschen und die herausgelösten Kiemenplatten in Wasser (Beleuchtungsapparat – gewöhnlich Wasserimmersion 9 Hartnack oder XI Reichert, in wichtigeren Fällen homog. Imm. $1/18}$ Zeiss) untersucht. Ich zeichnete gewöhnlich einige Zellen mit Mitosen ab mit gegauer topographischer Bezeichnung zum Wiederfinden. Dann legte ich die Präparate in $1^{0}/_{0}$ Na₂SO₄-lösung, untersuchte die meisten fast täglich in Wasser und notirte die beobachteten Veränderungen. Die Färbung mit Hämatoxylin nahm ich dem Zweck entsprechend kürzere oder längere Zeit nach dem Einlegen in das Natriumsulfat vor.

der Chromsäurepräparate "etwas gequollen" aus, sondern auch ziemlich bedeutend im Vergleiche mit lebenden Mitosen. Diese Wirkung der Osmiumsäure fand ich in allen meinen Präparaten, ob ich nun $\frac{1}{10}$ oder $\frac{1}{4}$ -1 proc. Lösung gebraucht habe. (Ich will es gleich an dieser Stelle erwähnen, dass ich es auch für die weitere Behandlung gleichgültig fand, ob ich $\frac{1}{10} - \frac{1}{2}$ proc. Lösung nahm, so dass ich gewöhnlich mit 1/4—1/2 proc. Lösung arbeitete.) Quellung und Verblassung der osmirten Chromatinfäden scheinen sich nicht ganz und gar zu decken. Ich sah Mitosen mit sehr undeutlichen Fädencontouren, die viel blasser aussahen als andere mit deutlicheren Contouren, ohne dass sie deshalb mehr gequollen erschienen wären. Es ist nicht unmöglich, dass die Osmiumsäure direkt auf das Lichtbrechungsvermögen des Chromatins, vielleicht durch eine chemische Veränderung einwirkt, wodurch wir dann die schwächer lichtbrechend gewordenen Fäden viel verschwommener sehen¹).

Am augenscheinlichsten ist die Wirkung der Osmiumsäure bei den ruhenden Kernen, die ungefärbt vom Chromatingerüst beinahe nichts zeigen, sehr blass und fast homogen mit scharf hervortretenden, glänzenden Nucleolen (wie es Flemming schon längst beschrieb) erscheinen.

Ausserdem sind die mit Osmiumsäure fixirten Zellen resp. Kerne durchaus nicht so stark fixirt, also nicht so resistent, wie die in Chromsäure oder Osmiumgemischen fixirten, was sich bei einer vergleichenden Untersuchung leicht feststellen lässt. Man kann z. B. Chromsäurepräparate wochenlang in Wasser oder Osmiumsäure oder Bichromatlösung liegen lassen, ohne dass die Chromatinfiguren erkenntlich verändert sein würden. Hingegen erleiden die Osmiumpräparate in allen diesen Reagentien nicht unerhebliche Veränderungen²).

Dagegen hat aber die Osmiumsäure eine sehr schätzenswerthe

¹⁾ Die Chromatinfäden sind manchmal in solchem Grade verblasst, dass man von denselben keine Spur und an der Stelle des Kerns nur einen, von der Zellsubstanz verschieden gefärbten Fleck ohne scharfe Contouren findet. Erst bei Behandlung mit Kernfärbungsmitteln treten die Chromatinfäden wieder scharf hervor.

²⁾ Das ist auch der wahrscheinliche Grund, weshalb die Pfitzner'sche Methode nur an Osmiumpräparaten gelingt.

Ueber das Verhältniss zwischen Zellkörper und Kern etc.

Ì,

Eigenschaft, auf die schon Flemming aufmerksam gemacht hat und die ich vollkommen bestätigt gefunden habe: sie fixirt die Structur des Zellkörpers am naturgetreuesten, wenigstens sieht das scheinbare Maschenwerk desselben an Osmiumpräparaten dem der lebenden Zellen sehr ähnlich, wenn es auch bei letzteren nicht so scharf ist, was ich sowohl von den Epidermiszellen des Schwanzes, als von dem Kiemenplattenepithel behaupten kann. Der Zellkörper zeigt an Osmiumpräparaten in vielen Zellen die von Pfitzner beschriebene periphere Zone mit "ausgesprochen radiär gestellten" Stäbchen, die bis an die äussere Zellgrenze reichen und nach innen in das scheinbare Netzwerk übergehen (Fig. 1). Doch war diese radiäre Schichte nicht in allen Zellen so ausgesprochen und ich muss die Structur dieser letzeren Zellen, mit undeutlicher radiärer Zone, für die besser fixirten halten, weil ich auch in lebenden Zellen keine so deutlich radiäre Zone sehen konnte. (Etwa wie in Fig. $2)^{1}$).

Dies vorausgeschickt kann ich zum eigentlichen Thema über-Es ist durch die Untersuchungen Flemming's über alle gehen. Zweifel sichergestellt, dass die ruhenden Kerne - wenigstens in dem Kiemenplattenepithel -- durch eine achromatische Membran gegen den Zellkörper scharf abgegrenzt sind, die eine unmittelbare Berührung zwischen Zellkörper und Kern unmöglich macht, es sei denn, dass ganz minimale Poren existirten. Ebenso sicher ist es, dass diese Membran noch in der Phase des lockeren Knäuels vorhanden ist und dass sie sich während den nachfolgenden Umordnungsphasen auflöst, wodurch sich Zellsubstanz und Kernsaft "zu vermischen scheinen"²). Eben diese Behauptung glaubte Pfitzner widerlegt zu haben. Um Pfitzner's oben schon angedeutete Auffassung verstehen zu können, muss man genau die Veränderungen beobachten, die an in 1 proc. Natriumsulfatlösung eingelegten Osmiumpräparaten vor sich gehen. Es sei gleich in vorhinein bemerkt, dass ich im Grossen und Ganzen Pfitzner's Beschreibungen, mit einigen und zwar nicht unwichtigen Abweichungen so ziemlich bestätigt gefunden habe. Legt man die osmirten Kiemenplatten in die Glaubersalzlösung ein, so kann man nach einigen Tagen, in anderen Fällen erst in 10-14 Tagen be-

¹⁾ Die äussere Zone ist zu deutlich radiär gezeichnet.

²⁾ Flemming l. c. p. 208.

merken, dass die Kerne ungemein blass geworden und gequollen sind, wobei sich ihr äusserer Contour in den meisten Fällen ziemlich deutlich und scharf als Begrenzung gegen den Zellkörper erhalten hat. Hat das Präparat nicht zu lange, ca. nicht über 14 Tage, in der Lösung gelegen, so fand ich fast in allen Zellen wie es auch Pfitzner angiebt - den Kern eng an die innere Grenze des durch die Behandlung auch verblassten Zellkörpers anliegen. Von Mitosen ist in solchen stark veränderten Präparaten - ungefärbt - kaum etwas mehr zu sehn, die Kerne sehen alle beinahe homogen aus. Um den ganzen Vorgang der Veränderungen genau kennen zu lernen, habe ich viele von den in Natriumsulfat eingelegten Präparaten von Tag zu Tag untersucht. Schon nach der Fixirung in Osmiumsäure waren - wie schon erwähnt - die Mitosen blass und gequollen. Die weiteren Veränderungen in der Glaubersalzlösung gehen ziemlich langsam vor sich: die Chromatinfäden blassen immer weiter ab und scheinen weiter zu quellen (Fig. 3), wobei ihre Seitencontouren allmählich verschwommener werden und nur mehr als kaum merkliche Linien zu unterscheiden sind (Fig. 4 a), was so weit gehen kann, bis der Kern homogen erscheint. Ich habe aber nicht gefunden, dass dieses scheinbare Homogenwerden der Mitosen so schnell eintreffen würde, wie es Pfitzner behauptet. So habe ich z. B. in einem Osmiumpräparat, das 7 Tage in 1 proc. Natriumsulfat und 23 Tage in Müller'scher Flüssigkeit lag, in vielen Mitosen die einzelnen Chromatinfäden noch ziemlich deutlich unterscheiden können (Fig. 5). Jedenfalls ist das nicht bei allen Zellen gleich. Auch glaube ich behaupten zu können, dass die Chromatinfäden in 1 proc. Natriumsulfatlösung eher verblassen als in Müller'scher Flüssigkeit. Je länger das Natriumsulfat einwirkt, desto grösser scheint die Zahl der homogen aussehenden Kerne zu werden. Dieses Unsichtbarwerden der Chromatinfiguren erklärt nun Pfitzner so, dass "nur die Grundsubstanz, in der die Chromatinfigur eingebettet lag, also das Chromatin, durch diese Behandlungsweise in einen mehr undurchsichtigen Zustand übergeführt wurde und dadurch die im Uebrigen wohl conservirten Chromatinstructuren verdeckte*. Seine Behauptung gründet er wesentlich auf die nachfolgende Hämatoxylinfärbung solcher veränderter Kerne, wodurch die karyokinetischen Figuren sehr schön conservirt zum Vorschein kämen.

Ich kann Pfitzner's Beobachtung nicht vollkommen bestä-

Ueber das Verhältniss zwischen Zellkörper und Kern etc.

tigen. In den erwähnten Präparaten, welche ungefärbt nur sehr undentliche Mitosen und fast homogene Kerne zeigten, traten nach der Hämatoxylinbehandlung in vielen Zellen gauz scharf gefärbte und der Form nach wohl erhaltene Chromatinfiguren hervor. Hinzusetzen muss ich aber, dass die Chromatinfäden auch nach der Färbung oft, ob zwar bedeutend weniger als ungefärbt, mehr oder weniger gequollen erschienen, dabei aber doch noch die Längsspaltung der Fäden zeigen können.

Wenn aber die Osmiumpräparate lang in Müller'scher Flüssigkeit lagen, findet man neben den eben erwähnten Mitosen auch im gefärbten Zustande solche, die ganz verquollen sind und kaum mehr die Spur der einzelnen Chromatinfäden zeigen, so dass man an diesen nach Färbung nicht mehr sehen kann als ohne solche. (Auch gelang mir an einigen mit Natriumsulfat behandelten Präparaten mit Alaunkarmin eine reine Chromatinfärbung, trotzdem Pfitzner das Gegentheil behauptet.) Die Erklärung, die Pfitzner von den angeführten Erscheinungen giebt, kann ich nicht annehmen und zwar aus folgenden Gründen:

a) Erstens bleiben die Chromatinfäden - wie ich es schon beschrieben habe - in der Natriumsulfatlösung nicht unverändert, wie es Pfitzner annimmt, sondern quellen und blassen ab, was eine tägliche Controlle beweist. Bei dieser Gelegenheit kann man auch genau verfolgen, welche Bestandtheile des Kernes seinen äusseren Contour, also seine Grenze gegen den Zellkörper bilden und die eventuellen Veränderungen dieses Contours. Ich habe an solchen mehr oder weniger gequollenen ungefärbten Mitosen (Fig. 3 und 4 a) gesehen und während des ganzen Processes der Abblassung und Quellung vom Einlegen an verfolgen können, dass die blassen Chromatinfäden bis an die innere Grenze des Zellkörpers reichten und sich an dieselbe eng anlegten und konnte nie wahrnehmen, dass ausserhalb der Chromatinfäden noch ein von Pfitzner supponirter, durch die undurchsichtig werdende resp. gewordene "Grundsubstanz" erzeugter Saum wäre. Wäre Pfitzner's Auffassung richtig, müsste man doch in einem Stadium, wo die Chromatinfäden noch deutlicher zu erkennen sind - also wo die "Grundsubstanz" noch nicht ganz undurchsichtig geworden wäre um die Fäden herum eine Spur dieser Substanz wahrnehmen können, wenigstens zwischen innerer Zellgrenze und Chromatinfigur.

Dass die äussere Grenze der Mitose durch die unveränderten Chromatinfäden selbst gebildet ist, widerlegte durchaus nicht die nachträgliche Färbung mit Hämatoxylin; im Gegentheil, ich fand durch sie meine eben ausgesprochene Ansicht nur bestätigt. Dazu musste ich aber die Färbung mit stärkerem Hämatoxylin unter dem Mikroskop vornehmen. Ich legte zu diesem Zwecke das Deckglas nicht unmittelbar auf die Kiemenplatte, sondern auf dünne Papierstreifen¹), damit die Berührung des Präparates mit der durchgezogenen Hämatoxylinlösung eine promptere sei. Am besten ist es dann eine durch Chromatinfädenumrisse erkennbare Mitose am Rande der Platte zu suchen. Wenn nun die Farbe in das Präparat einzudringen beginnt, sieht man vor Allem, dass die ganze Zelle sich allmählich verkleinert, sie schrumpft gleichmässig zusammen, während sich der ganze Kern, zuerst blass, dann immer intensiver färbt, bis zuletzt die intensiv gefärbten und nun viel deutlicheren Chromatinfäden mit scharfen Contouren hervortreten — ohne jeden schwächer gefärbten Saum. Es wäre doch zu erwarten, da sich am Anfange der Farbwirkung der ganze Kern bis an die innere Zellgrenze färbt, dass man später um die intensiv gefärbten Chromatinfäden einen schwächer gefärbten Saum finde, wenn Pfitzner's Erklärung richtig ist, wenn also eine andere Substanz als das Chromatin die Kerngrenze bildet. Fig. 6 stellt eine Mitose dar aus einem Präparat, welches 26 Tage in 1 proc. Na₂SO₄-lösung lag; der Kern sah ungefärbt homogen aus, zeigte aber nach der Färbung trotzdem nur reine Chromatinfärbung. Der ganze, unter dem Mikroskope beobachtete Vorgang lässt sich dann aber nur so erklären, dass das, was durch Hämatoxylin am Anfange seiner Wirkung gefärbt wurde, gequollene Chromatinfäden waren, deren Quellung durch die Tinction rückgängig gemacht wurde und die zu gleicher Zeit durch intensive Färbung scharf hervorgetreten sind.

Von der schrumpfenmachenden Wirkung der Hämatoxylinlösung habe ich mich an Osmium-Natriumsulfatpräparaten vielfach überzeugen können. Diese Wirkung beschränkt sich, wie gesagt, durchaus nicht nur auf den Kern, sondern betrifft auch den Zell-

Digitized by Google

¹⁾ Das Papier darf nicht zu dick und das Wasser, in dem das Präparat liegt, nicht zu viel sein, sonst wird das Präparat durch den Strom weggeschwemmt.

Ueber das Verhältniss zwischen Zellkörper und Kern etc.

körper, in dem dadurch die Structuren viel schärfer hervortreten, die durch die lange Wirkung des Glaubersalzes ziemlich undeutlich geworden sind. Wie bedeutend sich eine so präparirte Zelle durch das Hämatoxylin verkleinern kann, zeigen sehr anschaulich Fig. 4a und 4 b, welche genau bei derselben Vergrösserung, mit dem Zeichenapparat, in gleicher Höhe gezeichnet wurden. Ebenso bestätigen mikrometrische Messungen vor und nach der Färbung die Verkleinerung der Zelle und des Kernes. Schliesslich kann man in diesen Präparaten auch eine grosse Anzahl stark geschrumpfter ruhender Kerne finden.

b) Zweitens konnte Pfitzner in Osmiumpräparaten, die lange Zeit - einen bestimmten Zeitraum giebt er nicht an - in Müller'scher Flüssigkeit oder Natriumsulfat gelegen sind, mit der Hämatoxylinfärbung um die Mitosen herum einen schwächer gefärbten Saum darstellen, der die achromatische Hülle bedeuten sollte. Ich konnte einen solchen Saum niemals um die Chromatinfäden finden, wenigstens nicht in solchen Mitosen, bei welchen man das Vorhandensein der achromatischen Kernmembran ganz sicher ausschliessen konnte. Diese Bedingung halte ich deshalb für unumgänglich, weil ein schwach gefärbter Saum um Chromatinfäden die noch oder schon von einer achromatischen Membran umgeben sind, nicht zur Stützung der Pfitzner'schen Ansicht verwerthet werden kann, da bei diesen doch diese Membran die Abgrenzung des Kernes bildet. Auch kann man diesen Saum an solchen Mitosen mit viel geringerer Mühe an Chromosmiumpräparaten mit Hämatoxylin und anderen Kernfärbungsmitteln zu Gesicht bekommen, wo also die Hülfe des Natriumsulfats ganz überflüssig ist (Fig. 7). Wenn also Pfitzner bei ruhenden Kernen, oder Mitosen im Stadium des dichten Knäuels, oder später der Tochterknäuel den schwach gefärbten Saum findet, so muss es doch wahrscheinlich sein, dass derselbe schon innerhalb einer achromatischen Kernmembran liegt und dass die Kernabgrenzung durch letztere gebildet ist. Für diese Anschauung spräche auch der Umstand, dass Pfitzner mit Ausnahme einer einzigen Figur (Fig. 32 seiner Tafel) nur Dispireme mit solchen Säumen zeichnet. Auch ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass diese eine Figur, die der Grösse nach eine Mutterfigur zu sein scheint, — Pfitzner giebt es nicht näher an doch schon eine Tochterfigur ist. Ich konnte selbst nach 26 tägiger

Franz Tangl:

Einwirkung des Natriumsulfates keinen Saum sehen, nicht einmal an Spiremen, an welchen die Wirkung des Natriumsulfates auf das Achromatin eher auftreten soll als in den folgenden Phasen. Mitosen, die ihrer Form nach Dispireme sein konnten, waren nach so langem Liegen in der Salzlösung mit Hämatoxylin so intensiv gefärbt, dass man die Chromatinfäden nicht mehr deutlich unterscheiden konnte; doch können diese Mitosen, wie es oben gesagt wurde, nichts für Pfitzner's Ansicht beweisen.

Jedenfalls wäre hier der Einwand nicht grundlos, dass ich nur von Natriumsulfatpräparaten sprach, während Pfitzner's Figuren nach Präparaten aus Müller'scher Flüssigkeit gezeichnet sind. Pfitzner giebt zwar an, dass die Wirkung dieser beiden Reagentien dieselbe wäre, doch kann ich diese Behauptung nicht ganz bestätigen. Die osmirten Kiemenplatten werden in der 1 proc. Na₂SO₄-lösung macerirt; ther vier Wochen konnte ich sie nicht darin liegen lassen, denn sie waren schon in diesem Zeitraum in solchem Grade macerirt, dass ich nur mit grosser Vorsicht einige Fetzen des Epithels, das sich ganz ablöste, unter das Mikroskop bringen und färben konnte. In solchen macerirten Zellen war auch die Zellkörperstructur schon ungemein blass und undeutlich. Anders verhalten sich die Osmiumpräparate in Mülle r'scher Flüssigkeit. In diesen sind die Zellkörperstructuren deutlich und scharf zu sehen¹), auch zerfällt das Object nicht (und ist deshalb leichter weiter zu behandeln), was jedenfalls der Wirkung des Kalibichromats zuzuschreiben ist. Auch die Kerne sind weniger blass und vielleicht auch schärfer contourirt.

Aber ich muss gestehen, dass ich mit den Präparaten aus M tille r'scher Flüssigkeit auch nicht glücklicher war; einen mitgefärbten Saum konnte ich selbst nach dreiwöchentlicher Einwirkung der M tille r'schen Flüssigkeit um nicht zu stark veränderten Mitosen nicht sehen. Auch glaube ich, dass ein noch längeres Verweilen des Präparates in der Flüssigkeit in dieser Hinsicht nichts nützen kann. Ich habe nämlich schon weiter oben angegeben, dass man in diesen Präparaten²) auch nach der Hämatoxylinfärbung ganz verquollene Mitosen, wie einen gefärbten Klumpen, mit den Umrissen der Chromatinfäden, sieht. Solche Figuren

¹⁾ Pfitzner giebt es auch so an.

²⁾ Die zwei Wochen in Müller'scher Flüssigkeit waren.

haben unstreitig grosse Aehnlichkeit mit denjenigen, die man in Präparaten findet, die in Müller'scher Flüssigkeit in frischem Zustande fixirt wurden. Diese Beobachtung beweist auch zugleich, dass die in Osmiumsäure fixirten Chromatinfiguren durch die Müller'sche Flüssigkeit bei längerer Einwirkung sehr bedeutend verändert werden können. Allerdings werden nicht alle Mitosen gleichzeitig und in gleichem Grade verändert, so dass man in demselben Präparate — nach der Färbung — noch ziemlich gut erhaltene neben ganz verquollenen findet, ebenso auch Uebergangsformen zwischen diesen beiden.

c) Ich bin im Laufe meiner Untersuchungen auf einige Erscheinungen gestossen, aus welchen ich mit grosser Wahrscheinlichkeit schliessen kann, dass nach der Auflösung der achromatischen Kernmembran nicht nur die scharfe Grenze zwischen Kern und Zellkörper schwindet, sondern dass dann die Wechselbeziehungen zwischen beiden viel inniger werden.

Ich habe es schon weiter oben beschrieben, dass die Osmiumsäure von allen Reagentien die Zellkörperstructuren am treuesten erhält. An Osmiumpräparaten, besonders an gefärbten, sieht man nun, dass die Zellkörperfäden um die Mitosen gut erhalten bis an die Chromatinfäden reichen und sie zu berühren scheinen, so dass zwischen Chromatinfäden und Zellkörper kein Hohlraum oder Spalte wahrnehmbar ist. Werden dann diese Osmiumpräparate der Pfitznerschen Behandlung mit Natriumsulfat unterworfen, so verändern sich Chromatinfigur und Zellkörper in der beschriebenen Weise. Färbt man nachher diese Zellen mit Hämatoxylin, so kann man die interessante Beobachtung machen, dass, während um die grösste Zahl der ruhenden Kerne - die durch das Hämatoxylin zusammenschrumpften - Hohlräume entstehen, die den Kern von der inneren Grenze des Zellkörpers trennen, man nie einen solchen Hohlraum um Mitosen entstehen sieht, sondern es scheinen auch die gefärbten Chromatinfäden mit den Zellkörperfäden in Berührung zu stehen (vergl. Fig. 8 und 9 mit Fig. 4 b). Da nun das Hämatoxylin in diesen Präparaten sowohl Zellkörper als Kern schrumpfen macht, so scheint mir diese Erscheinung nur so zu erklären sein, dass durch die ungleichmässige Schrumpfung der durch eine Membran begrenzte Kern sich von der innersten Zellschichte leicht lösen kann, während nach der Auflösung der Membran der Kern mit der

Franz Tangl:

Zellsubstanz viel inniger zusammenhängt, und so sich von ihr nicht so leicht trennen kann. Für diese Erklärung spricht der Umstand, dass man selbst nach langer Maceration der (osmirten) Zellen in Natriumsulfat, bei welcher die Zellkörperstructur schon theilweise zerstört ist, um die gefärbten Mitosen gewöhnlich noch eine Schichte der Zellsubstanz, wie eine Art Hülle findet, die sich bei der Schrumpfung eher von der peripheren Schichte als von den Chromatinfäden loslöste (Fig. 10).

Aehuliches kann man übrigens bei anderer Behandlung anch sehen. So z. B. kommt es in Osmiumpräparaten, die lange in Wasser liegen oft vor, dass sich Flüssigkeit zwischen Zellkörper und Kern ansammelt und so ein heller Hof um den Kern entsteht (Fig. 11). Solche Höfe sind aber nur um ruhende Kerne, um Mitosen nie.

Dass nach der Auflösung der Kernmembran in der Zellsubstanz Veränderungen vorgehen, ist schon längst bekannt. Das bezeugt: 1) Der helle Schein, der um lebende Mitosen zu sehen ist, den zuerst Flemming beschrieben hat, und der jedenfalls auf der Veränderung des Lichtbrechungsvermögens der Zellsubstanz beruht (Flemming). 2) Die dunklere Färbung der mitosenhaltigen Zellen in Osmiumsäure und deren Gemischen (Flemming). Es ist in diesen Präparaten auch zu sehen, dass die Veränderungen besonders in der Nähe des Kernes vor sich gehen. Man findet nämlich in diesen Zellen drei Zonen: die innerste, unmittelbar um den Kern ist die hellste, dann folgt eine schmale dunkle, wie "verdichtete Zellkörperfäden" (Flemming) — ausserhalb dieser wieder eine hellere (Fig. 2).

Dass die Veränderungen der Zellsubstanz in der unmittelbaren Umgebung der Mitose am grössten sind, beweisen am besten die Chromsäurepräparate. Die Chromsäure erhält die Zellkörperstructuren bekanntlich nicht sehr treu. Das Fadenwerk ist wohl gleichmässig vertheilt durch den ganzen Zellkörper, jedoch nur um ruhende Kerne. Um Mitosen sind jene, schon von Vielen beschriebene, grosse helle Höfe, in deren Bereich man noch einzelne Trümmer der Zellkörperstructur finden kann¹) (Fig. 12). Auf Grund der Vergleichung dieser Präparate mit den in Osmiumsäure fixirten muss man folgerichtig annehmen, dass die Chromsäure in

¹⁾ Dass diese Höfe nicht etwa den Kernumfang bedeuten, sondern im Zellkörper liegen, hat Flemming bewiesen.

der nach dem Schwinden der achromatischen Kernmembran veränderten Zellsubstanz die Structuren leichter zerstört als diejenige um ruhende Kerne und dass die Veränderungen des Zellkörpers hauptsächlich um den Kern herum stattfinden. Ich glaube aber noch um einen Schritt weiter gehen zu können. Wenn man nämlich in Betracht zieht, dass die Zellkörperfäden bis an die Mitosen heran erhalten bleiben (Osmiumpräparate) und anderseits sieht, dass im Zellkörper um die Mitose herum grosse Veränderungen vor sich gehen, liegt der Gedanke sehr nahe, dass die hauptsächlichsten Veränderungen in der Interfilarmasse des Zellkörpers stattfinden. Natürlich will ich damit nicht gesagt haben, dass die Filarmasse gar keine Veränderungen erleidet. Jedenfalls muss das noch genauer untersucht werden. (Ebenso wenig kann man aus diesen Beobachtungen ersehen, ob die Veränderungen der Infilarmasse nur physischer - also auf veränderter Durchtränkung mit Flüssigkeit beruhend - oder auch chemischer Natur sind.) An das Gesagte anschliessend halte ich es endlich auch für wahrscheinlich, dass die Veränderungen in der Interfilarmasse hauptsächlich durch Vermischung derselben mit dem Kernsaft bedingt sind: 1) weil es bis jetzt nicht gelungen ist eine Grenze zwischen beiden zu finden (die Pfitzner'schen Beobachtungen kann ich nach meinen Erfahrungen nicht als Gegenbeweis betrachten) und 2) weil ich es bewiesen zu haben glaube, dass die Mitosen mit dem Zellkörper inniger zusammenhängen als die ruhenden.

d) Ausser den in den Punkten a)—c) angeführten Befunden, die Pfitzner's Anschauung sehr unwahrscheinlich machen, muss ich schliesslich noch einige schon bekannte Beobachtungen aufzählen, die sich mit der Grundidee der Pfitzner'schen Auffassung, mit der vollständigen Abgeschlossenheit des sich theilenden Kernes innerhalb der Zelle, nicht recht vereinbaren lassen.

Die erste betrifft das Verhalten der achromatischen Kernspindel nach vollendeter Theilung. Man findet zur Zeit, wo sich um die Tochterknäuel die achromatische Kernmembran zu bilden anfängt, die Spindelfäden noch sehr zahlreich von einer Figur zur andern durch den Zellkörper ziehen, die also ganz sicher nicht innerhalb des Kernes liegen¹). Diese Disposition der Spindelfäden

¹⁾ Das ist in Zellen des Salamanderhodens besser zu sehen als im

hat in letzter Zeit besonders Flemming genau untersucht und auf deren Wichtigkeit hingewiesen¹). Ich möchte deshalb die diesbezüglichen Stellen seiner Arbeit wörtlich citiren: "Diese Disposition ist nun auch noch dann erkennbar, wenn bereits die Kernmembranen der Tochterfiguren aufzutreten beginnen und darin liegt also eine Sicherheit dafür, dass diese aus der Spindel stammenden Fasern nicht ganz als geformte Dinge in den Aufbau der Tochterkerne wieder aufgenommen werden können, da sie noch draussen bestehen, wenn die letzteren durch die Hülle schon abgeschlossen sind, sondern dass sie in die Zellsubstanz eingehen" (p. 424). Weiter heisst es dann noch: "So viel lässt sich übrigens sicher sagen, dass die Substanz dieser Fasern nach der Kerntheilung zum grossen Theile der Zellsubstanz, nicht den Tochterkernen einverleibt wird" (p. 435).

Es ist nun leicht zu durchblicken, dass diese einzige Thatsache es beweist, dass wir in der Spindel eine Substanz haben, die bei der Theilung des Kernes theilweise in die Tochterkerne, theilweise in die Zellsubstanz "einverleibt wird". So kann man aber dann nicht mehr von einer vollständigen Abgeschlossenheit des Kernes innerhalb der Zelle sprechen, gleichgiltig ob die Spindel aus Kernsubstanz oder Zellsubstanz oder aus beiden zugleich entstanden ist. Besonders gilt das aber, wenn, wie es auch Pfitzner anninmt, die Spindel nur aus Kernsubstanz gebildet wird.

Von geringerer Wichtigkeit ist die zweite Beobachtung, die ich auch bei meinen Untersuchungen vielfach machen konnte. Es ist das die anomale Lage einer oder mehrerer Schleifen der achromatischen Figur in geringerer oder grösserer Distanz von der Mehrzahl der Fäden. In Fig. 12 habe ich eine solche Schleife gezeichnet; diese besonders deshalb, weil sie ausserordentlich entfernt von den anderen, in der Polarstrahlung, also ganz sicher im Zellkörper liegt. Man kann solche Schleifen nicht selten, sowohl in Chromsäure als in Osmiumpräparaten finden. Flemming hat sie übrigens auch am lebenden Objecte gesehen. Wäre die chromatische Figur noch in einen Mantel der Pfitzner'schen "Kern-

Kiemenplattenepithel, weil dort die Spindel viel besser entwickelt ist (Flemming).

¹⁾ Flemming, Neus Beiträge zur Kenntniss der Zelle. Arch. für mikr. Anstomie Bd. XXIX.

543

grundsubstanz" gehüllt, so wäre es doch höchst unwahrscheinlich, dass einzelne Schleifen sich aus diesem Mantel herauslösten, also gewissermaassen die Hülle sprengten und in die Zellsubstanz gelangten, es sei denn, dass diese abliegenden Schleifen auch noch eine achromatische Hülle hätten. Doch konnte ich davon keine Spur wahrnehmen.

Damit wäre ich auch mit der Aufzählung meiner Beobachtungen so ziemlich an's Ende gelangt und glaube ich Folgendes als Endresultat meiner Untersuchungen hinstellen zu können:

1) Mit der Auflösung der achromatischen Kernmembran schwindet die scharfe Grenze zwischen Kern und Zellkörper bis zur Bildung einer neuen Membran um die Tochterfiguren.

2) Während der Mitoseist der Zusammenhang zwischen Zellkörper und Kern viel inniger als bei ruhenden Kernen, was wahrscheinlich auf Vermischung des Kernsafts mit der Interfilarmasse beruht.

Bevor ich meine Arbeit schliesse sei es mir noch gestattet, einige Bemerkungen über die Müller'sche Flüssigkeit zu machen. Neues kann ich eigentlich nach dem was schon Flemming so ausführlich darüber mittheilte nicht sagen, doch halte ich es nicht für überflüssig wenigstens auf dasselbe nochmals eindringlich hinzuweisen¹). Flemming giebt da an, dass die Müller'sche Flüssigkeit oder Kalibichromat "durch theilweise Zerstörung" des Kerngertistes, durch Quellung oder Lösung und Wiedergewinnung die Kerne in einen unnatürlichen Zustand bringen. Die Mitosen sind in diesen Präparaten wohl durch charakteristische Umrisse erkenntlich (Henle), doch sind sie stark verändert und verquollen. Mehr kann man überhaupt nicht sehen. Ich kann also durchaus keinen Grund für die Behauptung Pfitzner's finden, dass in der Müller'schen Flüssigkeit das Achromatin fixirt werde oder dass "der Gesammtkern gut fixirt und markirt" wäre. Dass man in solchen Präparaten "nie in einzelne Theilstücke zerlegte", sondern stets "ganze, geschlossene" Kerne findet, ist wohl kein hinreichen-

¹⁾ Flemming, Zellsubstanz etc. p. 108.

Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. 30.

544 Franz Tangl: Ueber das Verhältniss zwischen Zellkörper u. Kern etc-

der Beweis dafür, da dasselbe auch eine Verquellung der einzelnen Chromatinfäden hervorbringen kann. Ich konnte wenigstens in meinen Präparaten von dem fixirten Achromatin nichts wahrnehmen. Vielleicht hat diese mehr aprioristische als gentigend bewiesene Idee — dass "der Gesamntkern gut fixirt" wäre — zu der Deutung beigetragen, die Pfitzner seinen Beobachtungen giebt und die ich, wie meine Beschreibung zeigt, nicht für richtig halten kann.

Dasselbe glaube ich auch von Pfitzner's Ansicht über die Vielkernigkeit der Leukocyten halten zu müssen, die er gewissermaassen als Kunstproduct erklärt. Denn, wie ich angegeben habe, werden die Osmiumpräparate durch die Müller'sche Flüssigkeit mit der Zeit stark verändert, und wenn man dann in solchen Präparaten nur einen einzigen grossen Kern findet, so ist es vollkommen möglich, dass derselbe durch Verquellung der einzelnen Kerne entstanden ist. Wenn dieses möglich ist, so können solche Bilder auch keinen Beweis gegen diejenigen geben, welche man mit den besten Kernfixirungsmitteln bekommt und welche bekanntlich dafür sprechen, dass es wirklich sehr zahlreiche vielkernige Leukocyten giebt.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXXI.

Alle gezeichneten Zellen sind aus dem Kiemenplattenepithel der Salamanderlarve. Fast alle Figuren sind nach einer vorhergehenden Controlluntersuchung des Präparates mit Homog. Imm. $1/_{18}$ " Zeiss, mit Wasser-Imm. XI, Oc. 2 Reichert (Beleuchtungsapparat) gezeichnet. Fig. 4 a und 4 b mit Zeichenapparat.

- Fig. 1. Mitose mit gequollenen Chromatinfäden. Zellkörperstructur. 1 Tag $1_{10}^{0}/_{0}$ Osmiumsäure.
- Fig. 2. 24 Stunden 2% Osm. Alaunkarmin. Glycerin. Zellkörperstructur mit den 3 Zonen.
- Fig. 3. 24 Std. $\frac{1}{4}$ % Osm. 1 Tag 1% Natriumsulfatlösung. Gequollene Chromatinfäden der Mitose.
- Fig. 4 a und 4 b. Dieselbe Zelle. 24 Std. 1/4% Osm. 13 Tage 1% Natriumsulfatlösung. 4 a ungefärbt, 4 b mit Hämatoxylin gefärbt. Schrumpfung der Zelle und des Kernes im Hämatoxylin.

S. M. Lukjanow: Beiträge zur Morphologie der Zelle. 545

- Fig. 5. 24 Std. ¹/₁₀% Osm. 7 Tage 1% Natriumsulfatl. 23 Tage Müller'sche Flüssigkeit. Noch erkenntliche Chromatinfäden.
- Fig. 6. 2 Tage $1/2^0/_0$ Osm. 26 Tage $1^0/_0$ Natriumsulfatl. Hämatoxylin. Glycerin. Reine Chromatinfärbung.
- Fig. 7. Chromosmiumgemisch. Hämatoxylin. Achromatische Kernmembran, innerhalb dieser gefärbter Saum um die Chromatinfäden. (Präparat von Prof. Flemming.)
- Fig. 8. 1 Tag 1/10% Osm. 4 Tage 1% Natriumsulfatl. Hämatoxylin. Wasser. Hohlraum um den stark geschrumpften Kern.
- Fig. 9. 1 Tag ¹/₄ ⁰/₀ Osm. 8 Tage 1 ⁰/₀ Natriumsulfatl. Hämatoxylin. Wasser. Hohlraum um den Kern.
- Fig. 10. Behandlung wie bei Fig. 9. Zellsubstanzschichte um die Mitose.
- Fig. 11. 2 Std. 1% Osm. 5 Tage Wasser. Heller Hof um den Kern.
- Fig. 12. Chromsäurepräparat. Safranin. Anomal gelagerte Chromatinschleife.

Beiträge zur Morphologie der Zelle.

Von

Prof. S. M. Lukjanow.

Zweite¹) Abhandlung:

Ueber die Kerne der glatten Muskelzellen bei Salamandra macul.

Hierzu Tafel XXXII und XXXIII.

Angesichts der Dürftigkeit unserer Kenntnisse von den Kernen der glatten Muskeln²), so wie auch in Anbetracht mancher speciellen Fragen in Bezug auf die Bedeutung verschiedener Structurelemente des Kernes, erlaube ich mir einige Thatsachen vorzu-

1) S. M. Lukjanow, Beitr. z. M. d. Zelle; 1. Abh.: Ueber die epithelialen Gebilde der Magenschleimhaut bei Salam. m.; Arch. von Du Bois-Reymond, 1887; Sep.-Abdr.

2) Vgl. J. Arnold, Gewebe d. organ. Muskeln; Stricker's Handbuch d. Lehre v. d. Gew., I. Bd., p. 137, 1871. — Ranvier, Leçons d'anat. gé-Dérale; année 1877—78; appareils nerveux Ferm. des muscles de la vic organique; Paris 1880; p. 421 etc. legen, welche die Muscularis des Magens bei Salamandra macul. betreffen.

Die Behandlung der Präparate war die nämliche, wie bei meinen früheren Untersuchungen der Epithelialelemente in der Mucosa des Magens der genannten Thiere¹): das lebende Gewebe wurde mittelst gesättigter wässriger Lösung des Quecksilberchlorids fixirt, mit Paraffin sorgfältig durchtränkt und mit Hämatoxylin, Nigrosin, Eosin und Safranin gefärbt. Bei der Untersuchung kam zur Verwendung das apochromatische Objectiv von Zeiss mit Oelimmersion (Apertur = 1,30, Aequiv.-Brennweite = 2,00 mm, Compensationsoculare 4 und 8).

Die beigefügten Zeichnungen sind von mir selbst angefertigt worden und geben so naturgetreu wie möglich diejenigen Bilder wieder, denen ich beim Studium der gefärbten und in Canadabalsam conservirten Schnitte begegnet bin.

Einige Worte über die Reihenfolge, in der ich über die Ergebnisse meiner Untersuchung berichten werde.

Zunächst will ich Alles mittheilen, was das Aeussere der Kerne betrifft; dann werde ich die innere Structur derselben betrachten; schliesslich will ich versuchen das gegenseitige Verhalten der Kerne klar zu legen. Ueber mancherlei Abweichungen, die bei Individuen der erwähnten Thierspecies unter gewissen Variationen der Versuchsanordnung etwa vorkommen können, werde ich mich hierorts nicht weiter auslassen; Alles, was im Folgenden mitgetheilt wird, wurde unter verschiedenen Verhältnissen mehr oder weniger constant beobachtet.

I.

A. Man kann in Bezug auf die Form folgende Arten der Muskelkerne unterscheiden.

a) Die Einen haben die Gestalt regelmässiger, cylindrischer Stäbchen mit abgerundeten Enden. Die längeren Elemente dieser Kategorie erscheinen leicht gekrümmt und zwar entsprechend der Krümmung der Zellenwand.

b) Die anderen sind S-förmig und besitzen eine, zwei oder drei Biegungen. Der Breitendurchmesser ist in allen Theilen ihres Leibes nahezu gleich.

1) l. c.

Beiträge zur Morphologie der Zelle.

c) Die Kerne der dritten Gruppe sind spiralförmig gewundene Stäbchen. Die Zahl der Gänge ist verschieden: zwei, drei, vier und mehr. Die Länge eines einzelnen derselben erscheint in einem und demselben Kerne fast gleich, ist aber in verschiedenen Kernen verschieden.

d) Die vierte Kategorie dieser Elemente zeichnet sich durch Spindelform aus. Die hierher gehörigen Kerne besitzen gewöhnlich keine Biegung.

e) Die Kerne der fünften Gruppe erinnern an diejenigen des Cylinderepithels und erscheinen im optischen Durchschnitt kreisförmig oder oval, indem sie mehr oder weniger regelmässige Figuren bilden.

Am öftesten werden die Elemente der ersten, zweiten und vierten Gruppe gefunden, am seltensten diejenigen der dritten und fünften. Es muss übrigens hinzugefügt werden, dass neben ganz charakteristischen Formen auch Uebergangsformen vorkommen.

Beim Durchmustern einzelner Schnitte findet man die Vertreter aller angeführten Kategorien und zwar nicht selten dicht neben einander gelagert. Es folgt daraus, dass die Mannigfaltigkeit der Kernformen nicht allein durch Spannungsdifferenzen der Magenwand bedingt wird. Andererseits lässt sich die Einwirkung mechanischer Momente auf die Gestalt der Kerne nicht ausschliessen, denn man braucht nur z. B. den abgebundenen Darm beim Fixiren vorsichtig auszudehnen, um sich dann zu überzeugen, dass regelmässige resp. gradlinige Stäbchenformen vorherrschen. Ist der betreffende Darmabschnitt leer und wird er sich selbst überlassen, so erscheint die Muscularis viel mächtiger und ihre Kerne acquiriren die Gestalt breiter Spindeln, die eine Neigung zur Spiralenbildung offenbaren.

B. Die Grösse der Kerne ist sehr mannigfaltig. Um möglichst gleichwerthige Zahlen zu erhalten, müssen die Messungen an Kernen eines und desselben Schnittes vorgenommen werden. Freilich haben dieselben immer einen nur relativen Werth.

In den nachfolgenden Tabellen wird der Längsdurchmesser der Kerne der 3. und 4. Kategorie nicht angegeben werden wegen der Unmöglichkeit denselben genau zu bestimmen; man kann wohl sagen, dass ihre Breite und Länge derjenigen der ersten Gruppe nahekommt. Ueberall wurde das Breitenmaximum bestimmt; bei der ersten Gruppe, von der ich schon früher bemerkt habe, dass die Kerne derselben in allen Theilen ihres Körpers nahezu gleich breit sind, fällt das Maximum mit dem Minimum zusammen.

Nr. des	Die Kerne der ersten Kategorie.		Die Ke vierten K	rne der ategorie.	Die Kerne der fünften Kategorie.	
Kernes.	Die Länge in µµ.	Die Breite in µµ.	Die Länge in µµ.	Die Breite in µµ.	Die Länge in µµ.	Die Breite in µµ.
1 2 3 4 5 6 7 8 9 10	34,0 47,1 49,3 55,6 64,6 64,6 69,7 71,4 71,4 74,0	1,7 2,2 2,1 3,1 4,2 2,0 1,7 2,2 2,6 2,6	24,7 24,7 28,9 31,4 34,0 34,0 37,4 37,4 42,5 51,0	2,7 4,2 6,3 6,8 4,2 5,6 5,1 6,8 3,6 3,7	12,8 14,5 17,0 19,6 20,4 23,8 23,8 24,7 27,2 29,8	3,4 5,1 6,8 8,5 6,8 7,7 7,7 7,8 7,1
Mittel- zahl	60,2	2,4	34,6	4,9	21,4	6,6
D. Verhältniss d. L. sur Br. im Durchschnitt.	25,0:1		7,0:1		3,2 : 1	

Tabelle I. Schnittpräparat α.

Tabelle II. Schnittpräparat β.

Nr. des Kernes.	Die Kerne der ersten Kategorie.			erne der Kategorie.	Die Kerne der fünften Kategorie.	
	Die Länge in µµ.	Die Breite in µµ.	Die Länge in µµ.	Die Breite in µµ.	Die Länge in µµ.	Die Breite in µµ.
1	28,9	3,4	23,8	6,8	13,6	6,8
$\tilde{2}$	45,9	2,6	30,6	5,1	13,6	7,7
3	45,9	3,4	35,7	5,1	13,6	10,2
1 2 3 4 5 6 7 8 9	51,0	4,3	35,7	7,7	15,3	6,8
5	52,7	2,6	37,4	6,8	17,0	5,1
6	54,4	3,7	39,1	8,5	18,7	6,8
7	56,1	3,4	40,8	4,8	18,7	11,1
8	59,5	3,4	43,4	7,7	20,4	6,8
9	62,9	3,4	45,9	6,8	20,4	10,2
10	66,3	3,8	45,9	8,5	22,1	8,5
11	67,2	3,4	47,6	6,3	22,1	9,4
12	67,2	4,9	49,3	6,5	22,1	11,1
13	70,6	4,8	52,7	5,1	23,8	8,5
14	71,4	3,7	52,7	7,7	23,8	10,2
15	71,4	4,8	54,4	5,1	24,7	11,4
16	74,8	4,8 4,3	54,4	5,1	24,7	12,0

Beiträge zur Morphologie der Zelle.

Nr. des Kernes.	Die Kerne der ersten Kategorie.			rne de r Kategorie.	Die Kerne der fünften Kategorie.	
	Die Länge in µµ.	Die Breite in µµ.	Die Länge in µµ.	Die Breite in µµ.	Die Länge in µµ.	Die Breite in µµ.
17 18 19 20	76,5 78,2 79,9 _86,7	3,2 3,4 4,3 3,4	55,3 56,1 61,2 66,3	6.0 5,4 5,6 5,1	25,5 25,5 28,9 32,3	11,1 12,0 10,2 11,1
Mittel- zahl	63,4	3,7	46,4	6,3	21,3	9,4
D. Verhältniss d. L. sur Br. im Durchschnitt.	17,1 : 1		7,3 : 1		2,2 : 1	

Die in Tabelle I und II angeführten Zahlen lassen folgende Schlüsse zu:

1) die Kerne der ersten Kategorie sind im Mittel länger als diejenigen der vierten und fünften;

2) die Kerne der ersten Kategorie sind im Mittel breiter als diejenigen der tibrigen Gruppen, welche zur Vergleichung kamen:

3) bei einer und derselben Länge können die Kerne verschieden breit sein;

4) bei einer und derselben Breite können die Kerne verschieden lang sein;

5) die Grösse des Längendurchmessers schwankt innerhalb breiterer Grenzen als die Grösse des Breitendurchmessers (dieser Umstand tritt am deutlichsten an den Kernen der ersten Kategorie hervor);

6) sowohl die Durchschnittsflächen als auch das Volumen der Kerne verschiedener Kategorien sind verschieden gross.

C. Wie bei Gelegenheit meiner früheren Untersuchung der Epithelzellen, konnte ich mich auch jetzt überzeugen, dass die Kerne eines und desselben Schnittes, ja sogar die nächsten Nachbarn sich vollkommen different verhalten können gegenüber einem und demselben Tinctionsverfahren. Es schwebt mir hierbei das Bild der Kerne in toto vor, welches man bei der Untersuchung der Objecte mittelst schwacher Objecte bekommt, wobei der innere Bau der Kerne kaum wahrgenommen wird. In der uns gegenwärtig interessirenden Beziehung lassen sich folgende Arten der Kerne unterscheiden: a) die einen sind leicht bläulich oder blass violett;

b) die anderen blass rosa gefärbt;

c) manche der Kerne sind blau oder violett;

d) wiederum andere intensiv violett blau, fast schwarz;

e) die fünfte Gruppe nimmt tiefrothe Farbe an;

f) die sechste erscheint schmutzig roth und nicht selten rothviolett, ja braun tingirt;

g) nur selten stösst man auf Kerne von Orangefarbe.

Irgend eine constante Beziehung zwischen der Farbe der Kerne und ihrer Grösse konnte nicht festgestellt werden. Es muss nur hervorgehoben werden, dass nicht alle Farbengruppen gleich oft zur Beobachtung kommen, sondern dass die mit e, b, d und e bezeichneten Kerne am häufigsten gefunden werden⁴).

Π.

Indem wir vorläufig die structurlos erscheinenden Theile ausser Acht lassen, wollen wir zunächst die geformten Elemente betrachten, aus denen sich die Muskelkerne aufbauen.

A. Es fällt recht schwer sich irgend eine Vorstellung tiber die Structur der Kerne zu bilden aus Objecten, welche reich an Chromatinsubstanzen sind. Zu diesem Ende ist es am zweckmässigsten die Kerne der Kategorien I, C, a, b und c zu studiren. Wenn wir diese Kerne aufmerksam betrachten, so bemerken wir leicht, dass das hyaline Bläschen oder das achromatische Körnchen ein wesentlicher Bestandtheil der Muskelkerne (analog den Epithelialkernen)⁵) ist. Die eben erwähnten Elemente verbinden

5) Cfr. cit. sub. 1); ausserdem: Kosinsky, Zur Lehre von verschiedenen

⁴⁾ Ich habe in Bezug auf Paraffinbehandlung Vorwürfe hören müssen. nämlich dass die eben geschilderte Mannigfaltigkeit der Farbentöne von manchen zufälligen Bedingungen abhängig sei, mit welchen die Durchtränkung der Gewebe mit Paraffin verbunden ist. Abgesehen davon, dass das Spiel des Zufalls in dieser Richtung gar nicht bewiesen ist, kann ich versichern, dass eine ähnliche Mannigfaltigkeit auch bei der Einbettung der Präparate in Photoxylin beobachtet wird. Jedenfalls kommt eine bedeutend grössere Rolle der Behandlung der Gewebe mit Quecksilberchlorid zu, welche, so zu sagen, die Kerne für die Farbenreaction vorbereitet. Die allgemein bekannte Flemming'sche Lösung ist in dieser Hinsicht weniger zweckmässig. Uebrigens können schon bei der einfachen Alkoholbehandlung recht mannigfaltige Farbennuancen gewonnen werden.

Beiträge zur Morphologie der Zelle.

sich im Innern der Kerne zu Ketten, wobei sich an den Contactpolen oft die allerfeinsten Körnchen Chromatinsubstanz beobachten lassen; dieselbe kann unter Umständen auch im peripherischen Theile des achromatischen Gebildes abgelagert sein. In Bezug auf die Grösse stehen diese Körperchen, die ich der Kürze halber Hyalosomen nennen will, den auf Safranin empfindlichen Kernkörperchen in der Regel nach und kommen an Grösse fast denjenigen gleich, die vom Hämatoxylin gefärbt werden ; manche unter ihnen sind sogar ebenso gross, wie die letzterwähnten. Besonders interessant scheint die Thatsache zu sein, dass die Hyalosomen dort am leichtesten angetroffen werden, wo auch die blauvioletten Kernkörperchen gefunden werden, d. h. dicht neben den rothen resp. safranophilen; übrigens beobachtet man auch dieselben in deutlicher Unabhängigkeit von den letzten, als die nächsten Nachbaren der blauviolett gefärbten Nucleolen - ja man sieht sie mitunter vollkommen frei liegen. Es wäre natürlich gewagt zu behaupten, dass die Kerne im lebenden Gewebe genau dasselbe Bild liefern, wie diejenigen der mit Sublimat behandelten Präparate. Anderseits liegen keine Gründe vor, die besprochenen Erscheinungen einzig und allein der Behandlungsweise der Objecte zur Last zu legen. Es ist im Gegentheil wahrscheinlich, dass die Hyalosomen im lebenden Gewebe präexistiren. Schon allein der Umstand, dass die Hyalosomen in gewisser Anordnung auftreten, scheint dafür zu sprechen.

B. Indem wir die combinirte Färbung anwenden, sind wir in der Lage interessante Differenzen nicht nur unter den Kernen in toto, sondern auch zwischen den Kernkörperchen zu statuiren. Es konnten folgende Arten der Kernkörperchen festgestellt werden:

- a) die sogenannten Plasmosomen;
- b) die sogenannten Karyosomen;
- c) Kernkörperchen von gemischtem Charakter.

Die Form dieser Gebilde ist annähernd sphärisch (manche haben die Gestalt eines regelmässigen Ellipsoids oder Ovoids). Die Grössenunterschiede der Kernkörperchen verschiedener Kategorien sind sehr gering und weisen innerhalb jeder Kategorie fast gleiche Schwankungen auf. Die grössten Dimensionen werden ge-

Typen der Kernkörperchen beim Menschen (aus dem Labor. f. allg. Pathol. der K. Univ. Warschau); Jeschenedjelnaja klin. Gazeta, 1887, Nr. 24 (russisch).

wöhnlich bei den Plasmosomen bemerkt, welche Dank ihrer tief rothen Färbung am deutlichsten hervortreten; ab und zu sind dieselben von einer hellen Zone umgeben. Die Karyosomen, welche durch Hämatoxylin mehr oder weniger dunkel blauviolett tingirt werden, sind ein wenig kleiner. Von annähernd gleicher Grösse sind die Nucleolen der dritten Gruppe. Sie bieten keine einheitliche Färbung, sondern erscheinen von einer schmutzigen Mischfarbe und werden nicht gar zu oft gefunden. Leichterer Uebersicht halber will ich einige Dimensionen der Plasmosomen anführen. Die Maasse betreffen zwei sich senkrecht schneidende Durchmesser. Ich will gleich hier vorbemerken, dass die Grösse sowohl der Plasmosomen als auch anderer Kernkörperchen in keinem constanten Verhältnisse steht.

Tabelle I	II. Sc	hnittprä	parat	α.
-----------	--------	----------	-------	----

Nr. des Kern- körper- chens.		össe der osomen.	Nr. des Kern- körper- chens.	Die Grösse der Plasmosomen.		
	Längen- durchmesser in µµ.	Breiten- durchmesser in μμ.		Längen- durchmesser in µµ.	Breiten- durchmesser in μμ.	
1 2 3 4 5	0,85 1,02 1,11 1,19 1,53	0,85 1,02 1,02 1,19 1,19	6 7 8 9 10	1,70 1,70 1,70 1,87 1,87	1,19 1,28 1,36 1,36 1,53	

In Mittel: Längendurchmesser = 1.45μ . Breitendurchmesser = $1,20 \mu$.

Wenn wir die drei beigefügten Tabellen vergleichend betrachten, so bemerken wir leicht, dass die Plasmosomen in manchen Fällen die ganze Breite schmälerer Kerne in Anspruch nehmen können. Das stimmt vollkommen mit der Wirklichkeit. In breiteren Exemplaren etabliren sich dieselben im mittleren Theile, wobei sie entweder den Polen oder dem Aequator nahe liegen. Für gewöhnlich finden wir nur ein Plasmosoma, können aber auch zwei, ja drei in einem Kerne sehen. Doppelte Plasmosomen sind häufig symmetrisch gelagert⁶). Was die Karyosomen anbetrifft, so muss

⁶⁾ Vgl. hierzu manche Angaben von Frankenhäuser, Die Nerven der Gebärmutter etc., Jena 1867 (p. 72 u. ff.).

Beiträge zur Morphologie der Zelle.

notirt werden, dass sie nicht selten zu mehreren in einem Kerne angetroffen werden, wobei sie dann recht klein zu sein pflegen. Uebrigens möchte ich betonen, dass in manchen Kernen die Kernkörperchen gänzlich fehlen, in anderen entweder nur eine Kategorie derselben, oder mehrere zugleich vertreten sind. Diese Behauptung lässt sich am besten durch diejenigen Objecte beweisen, in welchen ganz deutlich differenzirte Plasmosomen in gewisser Verbindung mit ebenso deutlichen Karyosomen und Hyalosomen stehen.

Eingedenk der Bilder, die sich mir bei der Untersuchung der Epithelialgebilde der Salamandra und anderer Thiere boten, habe ich die Peripherie der Kerne sorgfältig nach Kernkörperchen durchsucht und ich muss gestehen, dass meine diesbezuglichen Bemühungen nur in wenigen Fällen erfolgreich waren. In entsprechenden Elementen können sowohl die Plasmosomen als auch die Karvosomen mit dem grössten Theile ihres Körpers ausserhalb des Kernes liegen; anbei können mitunter auch die Hyalosomen bemerkt werden und zwar als ob dieselben das Kernkörperchen mit dem Kerne verbänden. Zuweilen liegt das Kernkörperchen sogar ganz ausserhalb des Kernes, wenngleich in seiner unmittelbaren Nachbarschaft. Es gelingt ausserdem zu constatiren, dass das extranuclear liegende Kernkörperchen ein eigenes freies Feld einnimmt. Ich habe nie das soeben geschilderte Bild in der Nähe der Kernpole beobachten können: dasselbe entfaltet sich nie an den spitz verlaufenden Enden der Spindel, sondern stets an ihren Seiten. Alles, was eben gesagt worden ist, wird im Nachfolgenden theilweise seine Erklärung finden.

III.

Die Muskelkerne kommen ziemlich oft in Gruppen⁷) zu zweien, dreien und mehreren verbunden vor. Wir müssen hier zwei Fälle unterscheiden:

1) die Kerne liegen neben einander parallel,

2) die Kerne liegen reihenweise einer hinter dem anderen.

A. Bei der Betrachtung des ersten Typus wird unsere Aufmerksamkeit vorzüglich durch jene Fälle gefesselt, wo die neben

7) Jac. Moleschott und G. Piso-Borme, Ueber das Vorkommen gabelförmiger Theilungen an glatten Muskelfasern; Untersuchungen zur Naturlehre d. Menschen u. d. Thiere, herausgegeben von Jac. Moleschott, IX. Bd., 1865, p. 1. einander gelagerten Kerne verschieden gefärbt erscheinen; anbei können auch Structur-, Grössen- und Formdifferenzen bemerkt werden. Es sei mir daher gestattet, einige specielle Fälle eingehend zu schildern. Ich beobachtete z. B. neben einem grösseren spindelförmigen Kerne, welcher in der Nähe eines seiner Pole ein deutlich hervortretendes Plasmosoma enthielt, in der Achsenlinie aber (und zwar besonders im äquatorialen Theile derselben) einige kleine Karvosomen aufwies, einen ebenfalls spindelförmigen, allein bedeutend kleineren Kern, der auch ein Plasmosoma enthielt. Der erste ist bläulich, der andere röthlich gefärbt und beide hängen so innig zusammen, als ob sie einen Körper bildeten. Es muss noch hinzugefügt werden, dass der kleine secundäre Kern gerade jenes freie Feld einnimmt, das mitunter die extranuclearen Kernkörperchen beherbergt. In einem anderen Falle erschien die Form der paarigen Körper etwas keulenartig und der Grössenunterschied einzelner Kerne weniger beträchtlich. Es müssen ferner zwei Kerne von regelmässiger Stäbchenform angeführt werden, die in einer kaum messbaren Entfernung von einander liegen; der eine kürzere ist von bläulicher, der andere längere von oranger Farbe. Schliesslich kommen noch Fälle vor, in denen die paarigen Kerne sowohl äusserlich als auch innerlich einander vollkommen gleich sind. Es sei hier darauf hingewiesen, dass paarige Kerne sich nur theilweise berühren können: es berührt z. B. der obere rechte Spitzenrand des einen Kernes den unteren linken des anderen u. s. w. Man bekommt den Eindruck, als ob diese Kerne ursprünglich in einem Niveau gelegen, dann aber über einander sich verschoben haben. Das Berührungsgebiet kann grösser oder kleiner sein. Ist die Grösse desselben nahezu Null, so glaubt man die nach dem zweiten Combinationstypus verbundenen Elemente vor sich zu haben.

Es ist recht interessant, dass einer von den paarigen Kernen sehr arm an Chromatinsubstanzen sein kann: neben einem Kerne, welcher Alles, was überhaupt ein solcher enthalten kann, aufweist, wird ein anderer gefunden, der, neben einer schwachen Andentung der inneren Structur, seine Contouren noch kaum zur Schau tragen kann. Man könnte dieses Bild mit demjenigen des Kernes und dessen Schatten vergleichen.

B. Was den Kettentypus der Kerngruppirung anbelangt, so müssen hier augenscheinlich drei Modalitäten unterschieden werden.

a) Wenn die Kette nur aus zwei Gliedern besteht, die ihrem

Digitized by Google

Beitrage zur Morphologie der Zelle.

Aussehen nach fast gleich sind, so ist man geneigt anzunehmen, dass dieselben auf dem Wege einer directen Querspaltung des primären Kernes entstanden sind. Es ist schwer in ähnlichen Fällen Karyokinese anzunehmen. Freilich beobachtet man mitunter in einem oder in beiden Gliedern die Andeutung einer knäuelartigen Vertheilung des Chromatins, doch lässt sich eine typische Karyomitose, wie sie bei Muskelkernen beschrieben wird⁸), im eben geschilderten Falle nicht beweisen. Ausserdem tragen sehr oft die Elemente dieser Kategorie den Charakter einzelner Hälften eines ruhenden Kernes. Ihre freien Pole erscheinen mehr oder minder zugespitzt und ihre einander zugekehrten Enden stumpf. Der sie von einander trennende Zwischenraum ist vollkommen leer. Die paarigen Kerne sind entweder tiefviolett oder tiefroth gefärbt; man findet auch mitunter blass gefärbte, wobei dann die Einzelheiten ihrer inneren Structur recht klar hervortreten. In seltenen Fällen bieten die einzelnen Glieder der paarigen Elemente neben einer allgemeinen Uebereinstimmung grosse Differenzen in der Färbung: der eine Kern ist bläulich, der andere rosaröthlich gefärbt; der erste beherbergt einige kleine Karyosomen, der andere einige kleine Plasmosomen.

b) Im Falle, dass die Kette aus mehreren Gliedern besteht. werden ganz andere Verhältnisse constatirt. Die Entstehung einer mehrgliedrigen Kette ist wohl am ungezwungensten in der Weise zu erklären, dass der primäre Kern zunächst die Schraubenform annimmt um dann, den einzelnen Windungen entsprechend, in Fragmente zu zerfallen, von denen ein jedes zum selbständigen Kerne wird. Es werden in der That Objecte in verschiedenen Phasen des Zerfalls getroffen, wobei stets die Andeutung einer spiralen Anordnung festgestellt werden kann. Die einzelnen Glieder dieser Ketten äussern ein verschiedenes Verhältniss gegenüber den Färbungsmitteln. Manche Ketten sind vollkommen gleich gefärbt, andere wiederum bieten in dieser Hinsicht Verschiedenheiten dar. Ich bin unter anderen auf folgende Bilder gestossen: unter fünf Kernen, aus denen eine Kette bestand (welche übrigens die Länge eines einzigen Kernes der ersten Kategorie I, A, a nicht übertraf), war eines der Endglieder S-förmig und von blauvioletter Farbe;

⁸⁾ S. z. B. Pfitzner und Stilling, Ueber die Regeneration der glatten Muskeln. Arch. f. mikr. Anat., 1886, Bd. XXVIII, p. 396.

das nächste besass denselben Farbenton, war indess von ovaler Form und bedeutend kleiner; das folgende erschien röthlich, verhältnissmässig gross und ebenfalls oval; das vierte bot dieselben Verhältnisse wie das dritte; das fünfte, welches an Grösse den zwei letzten gleichkam, war intensiv roth gefärbt und birnförmig. Die ersten vier Kerne sind innig mit einander verbunden, der letztgenannte aber liegt lose in gewisser Entfernung von ihnen.

c) Zur dritten Kategorie rechne ich diejenigen Fälle, in welchen die Kette nur aus einem grossen gradlinigen stäbchen- oder spindelförmigen Kerne gebildet ist, dem sich an einem seiner Pole ein viel kleinerer Kern als eine Art von Appendix anreiht. Der accessorische Kern ist gewöhnlich von spindelförmiger Gestalt mit abgerundeten Spitzen (doch kommen auch andere Formen vor). Sein Bau stimmt mit demjenigen des Hauptkernes überein, d. h. wir begegnen dort ebenfalls den Plasmosomen u. s. w. Um diese Combinationen einigermaassen zu erklären, muss daran erinnert werden, dass die Plasmosomen in den Polarenden der Kerne angetroffen werden können. Doch sei es auch nicht ausser Acht gelassen, dass man bei langen spindelförmigen Zellen in der Nähe der Pole mitunter deutliche Einschnürungen findet. Es scheint uns daher die Annahme möglich, dass sich vom Hauptkerne ein Theil lostrennt, aus welchem nachträglich dasjenige Gebilde wird, das wir als accessorischen Kern bezeichnen. Es ist auch wahrscheinlich, dass der accessorische Kern, indem er allmählich au Umfang zunimmt, schliesslich in Bezug auf Grösse mit dem Hauptkerne übereinstimmt. Es ist übrigens noch ein anderes Schicksal der accessorischen Kerne möglich, denn ich begegnete solchen, die fast jeder Färbung entbehrten und nucleolenlos waren. Vielleicht, dass diese Elemente bestimmt sind zu zerfallen?

Nicht nur die eben geschilderten Ergebnisse scheinen lehrreich zu sein, sondern auch manche negative Resultate verdienen eine eingehende Besprechung. Ich will nur das wichtigste hervorheben. Es muss zunächst die Abwesenheit der extranuclearen Formen constatirt werden, die in so grosser Mannigfaltigkeit und in relativ so grosser Zahl bei der Betrachtung der Drüsenzellen und des Cylinderepithels im Magen der Salamandra angetroffen werden. Im Muskelgewebe stossen wir ausserordentlich selten auf

extranucleare Plasmosomen, Karyosomen und Hyalosomen. Andere Formen haben wir gar nicht beobachtet, obgleich wir eine grosse Anzahl Schnitte durchmustert haben. Wenn die Deutung, die wir sub III, A machten, hinreichend begründet ist, so ist bei der Umbildung der extranuclearen Plasmosomen und Karyosomen mit den zu ihnen gehörenden Hyalosomen zum jugendlichen Kerne, welcher dicht neben dem älteren angetroffen wird, eine Art von Synthese der differenten Elemente des Mutterkernes vorauszusetzen; es können aber die Arten dieser Synthese mannigfaltig sein und man braucht im Muskelgewebe nicht gerade dasselbe anzutreffen, was man bei den Drüsen etc. gesehen hat. Es muss noch hinzugefügt werden, dass der eben besprochene Combinationstypus keine häufige Erscheinung ist. Ferner möchte ich auf die Abwesenheit der Zymogenkörnchen aufmerksam machen. Diese Thatsache scheint im Einklange mit dem Umstande zu stehen, dass man in den Muskelkernen selten jene grossen Plasmosomen findet, wie sie in den Drüsenzellen zur Beobachtung kommen, und dass man die Gebilde dieser Kategorie auch ebenso selten extranuclear liegen sieht.

Von der Kernmembran und dem sogenannten Kernsaft lässt sich nur weniges sagen. Die Membran tritt verschieden deutlich hervor und kann sogar stellenweise fehlen. Wenn im Kerne irgend eine Chromatinsubstanz prävalirt, so nimmt die Kernmembran die entsprechende Färbung an. Ich konnte z. B. nie beobachten, dass in einem intensiv rothen Kerne die Membran aus derjenigen Substanz bestünde, welche vom Hämatoxylin gefärbt wird und umge-Es ist ebenfalls recht schwer etwas positives über den kehrt. Kernsaft anzugeben. Vermuthlich wird der Allgemeincharakter der Kernfärbung durch die chemischen Eigenschaften desselben bedingt. Ich bin der Ansicht, dass der genannte Saft auch in Muskelkernen neben den achromatischen Stoffen auch amorphe Chromatinsubstanzen enthalten kann. - Ueber die Beziehungen zwischen den Nerven und Muskelzellen will ich mich bei einer anderen Gelegenheit aussprechen.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXXII und XXXIII.

- Fig. 1—19. Stäbchen- und spindelförmige Kerne, gradlinige und S-förmig gebogene. Fig. 2 a: Plasmosoma in einem freien Hofe. Fig. 7 a: Plasmosoma mit einem Kranze von Hyalosomen. Fig. 13 a: Kernkörperchen von gemischtem Charakter. Fig. 15 a: Plasmosoma mit einem Karyosoma und mehreren Hyalosomen.
- Figg. 20-21. Sphärische resp. ellipsoide Kerne.
- Figg. 22-26. Querschnitte von Kernen mit und ohne Kernkörperchen.
- Figg. 27-29. Gruppen von Kernen im Querschnitt.
- Fig. 30. Kern mit extranuclearem Plasmosoma, das mit einem kleinen Karyosoma verbunden ist.
- Fig. 31. Kern mit extranuclearen Hyalosomen und Karysoma.
- Fig. 32. Kern mit zwei extranuclearen Paaren von Plasmosomen und Hyalosomen in einem freien Felde.
- Fig. 33. Zwei Kerne nebeneinander; a Hauptkern mit einem Plasmosoma und mehreren Karyosomen; b secundärer Kern mit einem kleinen Plasmosoma.
- Fig. 34. Zwei Kerne nebeneinander; verschiedene Färbung.
- Fig. 35. Ein ähnlicher Fall.
- Fig. 36. Zwei Kerne nebeneinander; der Kern a ist nur theilweise abgebildet.
- Figg. 37-39. Paarige Kerne mit verschieden grossem Berührungsgebiet.
- Fig. 40. Paarige Kerne; der Kern a ist kaum angedeutet, der Kern b mit deutlicher Structur.
- Figg. 41-44. Quergespaltene Kerne von verschiedenem Aussehen.
- Fig. 45. Kern mit Einschnürung; a Haupttheil des Kernes, b accessorischer Theil.

Digitized by Google

- Figg. 46-48. Hauptkerne (a) und accessorische Kerne (b).
- Figg. 49-50. Spirale Kerne.
- Figg. 51-52. Fragmentirung der spiralen Kerne.

Dr. J. Janošík: Zwei junge menschliche Embryonen.

Zwei junge menschliche Embryonen.

Von

Prof. Dr. J. Janošík an der k. k. böhm. Universität in Prag.

Hierzu Tafel XXXIV und XXXV.

Vor zwei Jahren sind mir zwei sehr junge menschliche Embryonen durch die Güte des Herrn Doc. Dr. Schwing zur Verfügung gestellt worden, von welchen, besonders von einem, welchen ich ganz frisch zur Hand bekommen habe, ich des Näheren etwas berichten will.

Was die Bestimmung des Alters anbelangt, so will ich in Kürze nur die betreffenden Data angeben.

Die Körperlänge jenes Embryo, welchen ich ganz frisch zur Untersuchung bekommen habe, beträgt in einer geraden Linie von der Scheitelkrümmung bis zur Schwanzkrümmung 3 mm. Das Ei, aus welchem der Embryo genommen wurde, misst 8 mm. Seine ganze Oberfläche trägt Zotten von 1 mm Länge¹). Das Amnion legt sich ziemlich dicht dem Embryo an und der Abstand beider ist nicht grösser, als man ihn bei Säugethier- oder Vogelembryonen vorzufinden pflegt, also der Entwicklungsstufe angemessen. Es steht somit das Amnion vom Chorion ziemlich weit ab, es ist das aber kein grosses Missverhältniss.

Diese Umstände sind zu beherzigen, da die Frucht manchmal abstirbt und das Ei noch weiter wächst; findet man also ein Missverhältniss zwischen den Eihüllen und dem Embryo, so ist dieses an und für sich schon ein Zeichen, dass der Embryo nicht frisch ist, oder aber dass es sich um eine Missbildung handelt.

1) Bei der mikroskopischen Untersuchung zeigen die Zotten an der Oberfläche ein cubisches einschichtiges Epithel, im Inneren bestehen sie aus gallertartigem Gewebe, in welchem die vielverästigten Zellen nicht reichlich sind. 37

Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. 30.

Sehr schwer, ja wollen wir sagen unmöglich ist es, das Alter der Frucht nach Tagen anzugeben. Ich habe schon früher einmal darauf aufmerksam gemacht, dass auch in jenen Fällen, in denen die Altersbestimmung der Frucht bei Thieren ganz leicht zu sein scheint, eine strenge Bestimmung undurchführbar ist. Es sind die Controversen, ob das Blastoderma eines gelegten Hühnereies einoder mehrschichtig ist, nur dadurch glaube ich erklärlich, weil auch das gelegte Ei nicht immer an derselben Entwicklungsstufe sich befindet. Viel beschwerlicher ist eine genaue Altersangabe bei den Säugethieren und umsomehr beim Menschen.

His¹) bestimmt das Alter der menschlichen Embryonen nach den Angaben Reichert's und Leopold's. Man verfährt darnach am sichersten, wenn man von jener Zeit an rechnet, wann die letzte Periode ausblieb und wenn man zwei oder drei Tage dazu rechnet. His sagt aber zugleich, dass Fälle bekannt sind, auf welche diese Regel keine Anwendung findet.

In dieser Hinsicht ist eine neuere Arbeit in Bezug auf die Deutung des Menstruationsprocesses bemerkenswerth.

Löwenthal²) misst dem Ei eine sehr lange Lebensfähigkeit zu und zwar beiläufig eine so lange, wie die Zeit zwischen zwei Menstruationen. Weiter scheint ihm die Befruchtungsfähigkeit des Eies auch zu einer Zeit zulässig zu sein, in welcher eine Decidua sich gebildet hat.

Durch Versuche auf Thieren ist aber dargethan worden, dass das Ei nur eine sehr kurze Zeit nach dem Austritte aus dem Graafschen Follikel befruchtungsfähig ist, also am Ovarium selbst oder im Anfangsstücke der Tuba. Beim Menschen lassen sich solche Details allerdings kaum einmal ermitteln.

His ist auch der Meinung, dass auch beim Menschen die ersten Entwickelungsvorgänge sich zu jener Zeit abspielen, in welcher das Ei durch den Oviduct vorschreitet und dass es kaum je gelingen wird im Uterus ein jüngeres Stadium vorzutreffen als jenes von Reichert.

Die zu meinem Embryo bezüglichen Data sind kurz folgende. Jener 3 mm lange Embryo rührt von einem Abortus her bei einer

¹⁾ H is, Anatomie menschl. Embryonen. I, 1880. II, 1882.

²⁾ Löwenthal, Eine neue Deutung des Menstruationsprocesses. Arch. für Gynaecologie. Vol. 24.

Zwei junge menschliche Embryonen.

Frau, welche bereits zwölfmal geboren hat und einmal abortirte. Der letzte Abortus, von welchem der Embryo stammt, ist durch eine leichte Körperanstrengung (einen längeren Spaziergang) veranlasst worden. Das war Ende Juni gerade am Tage, an welchem die Periode eintreten sollte, welche bei ihr regelmässig alle vier Wochen sich wiederholte und fünf bis sechs Tage andauerte. An jenem Tage trat ein leichter Ausfluss ein. Etwa eine Woche später war der Ausfluss blutig und den 13. Juli war aus den Genitalien das Ei herausgenommen worden.

Wollen wir nun das Alter des Embryo nach His bestimmen, da stossen wir schon auf Schwierigkeiten. Man soll vom Ende Juni zu rechnen anfangen, also etwa vom 28. bis zu dem Tage, an welchem das Ei herausgetrieben wurde, was in diesem Falle 15 Tage ausmacht. Diese Zeitangabe entspricht der Entwickelungsstufe. Die Unsicherheit beruht aber darin, dass man nicht weiss bis zu welchem Tage man rechnen soll, da der blutige Ausfluss schon den 5. oder 8. Juli begann.

Das zweite Ei misst im Diameter 15 mm. Zwischen Amnion und Chorion ist ein grosser Raum, das Amnion steht ebenfalls weit vom Embryo ab. Der Embryo ist fast von derselben Länge, wie der erste, der äusseren Form nach ist er aber bei Weitem nicht so entwickelt, wie jener. Aus diesen Verhältnissen geht deutlich hervor, dass der Embryo abgestorben war und die Eihtüllen sich noch weiter entwickelten. Diesen Embryo habe ich nicht weiter bearbeitet, weil ich davon nichts hoffte. Was das Alter anbelangt kann ich folgende Data mittheilen. Von der letzten Periode, welche ausblieb, trat nach drei Wochen blutiger Ausfluss ein und war das Ei herausgetrieben. Das Ei ist ziemlich gross und man ist genöthigt, die Zeit der Befruchtung vor die Zeit der ausgebliebenen Periode zu setzen.

Wie zu erschen, ist die Altersbestimmung ziemlich ungenau und His sagt im II. Theile l. c., dass Differenzen von drei bis sieben Wochen vorkommen können.

Der erste Embryo war im aufgeschlitzten Ei in Müller'scher Flüssigkeit conservirt, in welche er ganz frisch eingelegt war. Nach zehn Tagen, nachdem täglich die Flüssigkeit gewechselt wurde, ist der Embryo mit destillirtem Wasser gut ausgewaschen worden und allmählich in Alkohol nachgehärtet. Die Färbung geschah in toto mit Grenacher'schem Alaunkarmin. Vorher schon ist der Embryo, welcher mit den Eihtillen durch einen Stiel verbunden war, aus den Hüllen herausgenommen worden. Der Embryo lag mit der rechten Seite der Innenfläche des Eies an. Auf der linken Seite legte sich die Nabelblase dem Embryo an und etwas weiter nach hinten befand sich der Stiel, welcher den Embryo mit den Eihtillen in Verbindung gehalten hat, und welcher sodann dicht an den Eihtillen durchschnitten wurde.

Nachdem der Embryo mit der Loupe und bei schwacher Vergrösserung unter dem Mikroskope gut durchgemustert wurde, ist derselbe bei einer 25 fachen Vergrösserung von der linken Seite her gezeichnet worden.

Von den Körperkrümmungen war besonders die Caudalkrümmung ausgeprägt und zwar in der Art und Weise, dass das Schwanzende nicht in eine und dieselbe Ebene mit dem übrigen Körper zu liegen kommt. Am Vorderende prominirt besonders die mittlere Gehirnblase. Die secundäre Vorderhirnblase ist sehr klein, nicht nur im Vergleich mit Vogelembryonen, sondern auch mit Säugethierembryonen. Mehr kann man bei der Totalbesichtigung vom centralen Nervensysteme nicht wahrnehmen.

Vom peripheren Nervensysteme sind deutlich die Anlagen des Trigeminus und des Acustico-facialis zu sehen.

Die Augenblase liegt etwas nach hinten von der secundären Vorderhirnblase und ist sehr leicht als solche zu erkennen. Man bemerkt an derselben ein centrales etwas dunkleres Feld (beim durchfallenden Lichte) mit einer helleren peripheren Partie. Die Form ist oval. Das Gehörbläschen erscheint schon bei dieser Besichtigung vom Ectoderm losgetrennt und hat annähernd die Form eines Dreieckes, dessen Fläche etwas lichter erscheint als die Umgebung.

Die Visceralbogen sind zwei zu sehen. Der obere, also jener näher dem Kopfe gelegene ist sehr stark und man kann den Uebergang des einen in den der anderen Seite sehen. Der untere Visceralbogen ist viel schwächer, kürzer und biegt unter den vorderen etwas ein. Vor dem vorderen steht der eigentliche Kopf ziemlich weit hervor.

Etwas caudal hinter dem schwächeren (sagen wir dem zweiten, ohne darauf Bezug nehmend, ob er es genetisch ist) kann man eine leichte Prominenz wahrnehmen, welche sich etwas caudalwärts immer schwächer werdend zieht bis zu jener Gegend, wo sich das

Zwei junge menschliche Embryonen.

Herz befindet. Diese Prominenz entspricht dem Anfangstheile des Verdauungsrohres. Weiter nach hinten lässt sich dieselbe nicht verfolgen, weil da der Embryo von der Seite durch die Nabelblase gedeckt ist. Am nicht gedeckten Schwanztheile macht sich die Hervorwölbung wieder bemerkbar.

Das Herz erscheint als zwei Erhabenheiten beiläufig von kugeliger Form, welche sich dicht an einander legen. Der vordere Abschnitt ist bedeutend grösser als der hintere und liegt auch etwas mehr median.

Im Schwanzende, welches eine starke Biegung zeigt, kann man einzelne Mesoblastsomiten unterscheiden.

Der Strang, welcher den Embryo an die Eihtllen befestiget, ist ziemlich kräftig und man unterscheidet in demselben einige dunklere Streifen, über deren Natur die Querschnitte Aufschluss geben.

Die Nabelblase ist zur linken Seite umgebogen. Ihr ziemlich breiter Stiel ist durch das Herz etwas caudalwärts eingebogen und liegt dicht neben jenem Strange, welcher den Embryo mit den Eibüllen verbindet. In der Wand der Blase verlaufen zahlreiche Blutgefässe. Was die Form und Grösse der Blase anbelangt, ist beides aus den beigegebenen Figuren zu ersehen.

Dieses war am Embryo in toto zu sehen. Behufs der weiteren Durchforschung ist der Embryo in Chloroform-Paraffin eingebettet worden und in 98 Schnitte zerlegt, welche senkrecht auf die Linie geführt wurden, welche gezogen die am meisten prominirenden Punkte am Kopf- und Schwanzende verbinden würde. Diese Linie stellt auch jene vor, nach welcher der Embryo gemessen wurde. Die Schnitte wurden als vollständige Serie in Canadabalsam eingelegt. Damit man sich von der inneren Organisation eine klare Vorstellung machen kann, besonders was die streitige Allantois und die Blutgefässe anbelangt, war es nöthig alle Schnitte streng abgemessen zu zeichnen, was mittelst der Camera lucida bei 55 facher Vergrösserung geschah.

Zur Ergänzung der Beschreibung der äusseren Form will ich nur noch kurz anführen, dass aus den Schnitten zu ersehen war, dass drei Visceralbogen gebildet sind, obwohl äusserlich man nur zwei bemerken konnte, indem der hinterste oberflächlich nur durch eine seichte Furche angedeutet war, welche an keiner Stelle noch zum Durchbruche geführt hat. Von der inneren Seite, vom Cavum pharyngis, ist dieser Bogen ganz deutlich abgegrenzt und es verläuft in demselben eine Visceralarterie.

Das Skelet.

Das Skelet ist nur durch die Chorda vertreten, welche vorne bis an die Basis des Mittelhirns reicht, nach hinten aber soweit wie das Medullarrohr sich hinzieht bis fast zum Ende des Schwanzes¹). Ihre Lage ist vor dem Medullarrohre zwischen indifferenten Mesodermzellen. Die Distanz vom Medullarrohre ist nicht an allen Stellen dieselbe: im vorderen Ende ist sie grösser als z. B. im Brustabschnitte, und im Schwanzende ist es gar nicht möglich die Zellen, welche die Chorda zusammensetzen, von jenen des Medullarrohres zu trennen, indem sie eine Masse bilden.

Ein solches Verschmelzen der Chorda mit dem Medullarrohre ist ein constantes Vorkommniss nicht nur bei Säugethier-, sondern auch bei Vogelembryonen und wie weit ich es zu verfolgen Gelegenheit hatte, auch bei niederen Vertebraten. Wohl existirt eine solche Verschmelzung nur bis zu einem gewissen Grade der Entwickelung und scheint die Andeutung eines Canalis neuroentericus zu sein.

Histologisch besteht die Chorda ihrer ganzen Länge nach aus gleichmässigen sphärischen Zellen, welche sehr wenig Protoplasma, aber einen deutlichen Kern zeigen. Am Querschnitte zeigen dieselben eine radiäre Anordnung und sind von der Umgebung streng abgegrenzt ausser im hintersten Ende. Dieser so beschaffene Chordastrang ist von beiden Seiten etwas plattgedrückt und ist an allen Stellen nicht von derselben Mächtigkeit. Im vorderen Ende weist die Chorda eine schwache Anschwellung auf, bleibt aber auch hier von der Umgebung ganz deutlich abgegrenzt. Am mächtigsten ist sie gegen das Schwanzende zu und am schmächtigsten ist sie in der Brustgegend. Ueber das Verhalten ihres hinteren Endes ist bereits berichtet worden.

1) His (l. c.) bemerkt zur Frage, ob der menschliche Embryo einen Schwanz hat oder nicht, gegenüber den Angaben Rosenberg's: "Ueber die Entw. der Wirbelsäule und des Centr. carpi beim Menschen. Morph. Jahrb. Vol. 1", dass der menschliche Embryo zur gewissen Zeit einen wahren Schwanzstummel hat, welcher nicht atrophirt, sondern später zum Steissbein wird und schlägt vor, man möge den rudimentären Schwanz "Steisshöcker" nennen. Das Nervensystem und die Sinnesorgane.

Das centrale Nervensystem ist durch die secundäre Vorderhirnblase, die Zwischen-, Mittel- und Hinterhirnblase vertreten. Nach hinten zu zieht sich das Medullarrohr bis an das Schwanzende. Das ganze centrale Nervensystem folgt allen Krümmungen des Embryo.

Der ganzen Länge nach ist das Rohr des centralen Nervensystems geschlossen, nur vorne, im Bereiche der Gehirnblasen kann man eine unvollständige Verlöthung der beiden Kanten der Medularrinne nachweisen (Taf. XXXV, Fig. 16).

Bei der Beschreibung des Embryo in toto ist schon der einzelnen Gehirnbläschen Erwähnung gethan worden. Am meisten prominirt die Mittelhirnblase, welche auch die grösste ist und das grösste Lumen besitzt.

Die secundäre Vorderhirnblase ist im Vergleich zu jener der Sängethiere klein, was besonders durch die Weite des Augenblasenstieles verursacht wird. Die Zwischenhirnblase, von welcher die Augenblasenstiele abgehen, besitzt so zu sagen gar keine seitlichen Wände, indem sich ihr Lumen ganz in die Augenblasenstiele fortsetzt. Das Lumen des Zwischenhirns ist durch Zellen ausgefüllt, von denen ich nicht angeben kann wozu sie gehören.

In der Pharyngealhöhle findet man an jener Stelle, an welcher dem Epithel, welches sie auskleidet, dicht die Zwischenhirnblase anliegt, einige röhrenförmige Auswüchse. Sie nehmen ihren Ursprung vom Pharyngealepithel, welches an dieser Stelle mit der Masse des Centralnervensystemes zusammenzuhängen scheint.

Vergleicht man einige hinter einander gelegte Schnitte, so findet man, dass von der Zwischenhirnblase eine Ausstülpung ventral und etwas caudalwärts gerichtet ausgeht, welche mit ihrem caudal gerichteten Ende mit dem Pharyngealepithel in Verbindung steht. Diese ganze Ausstülpung liegt dicht vor dem vorderen Ende der Chorda und man kann sie für Hypophysis cerebri oder einen vorderen Canalis neuroentericus ansehen. Bei anderen Thierembryonen habe ich einen solchen Anfang der Hypophysis nie vorgefunden. Da fand ich immer eine Ausstülpung der Pharyngealhöhle, welche sich als Bläschen abschnürte und erst nachträglich sich mit dem Gehirn in Verbindung gesetzt hat. Bei diesem Embryo aber finde ich sogar Auswüchse in die Pharyngealhöhle; auch weiss ich nicht, dass ein solches Verhalten von Autoren beschrieben wäre. Ich kann auch nicht angeben, ob es eine normale oder zufällige Bildung ist, erwähnenswerth ist sie aber doch. Diese röhrenförmigen Auswüchse sind auf drei Schnitten zu sehen.

Das Mittelhirnbläschen ist von den Seiten her abgeflacht und sein Lumen erscheint in der ventralen Richtung spaltförmig, erweitert sich aber nach oben zu bedeutend und ist ebenfalls von Zellen erfüllt. Nach hinten zu senkt es sich zur Hinterhirnblase, welche immer schmächtiger werdend in das Medullarrohr übergeht.

Die Wände der Gehirnbläschen sind an allen Stellen gleichmässig stark, ausgenommen jene Stellen, an denen die Seitenwände oben und unten in einander übergehen. An diesen Stellen sind sie viel dünner. Etwas stärker sind sie an den Stellen, von welchen die Augenblasenstiele abgehen.

In ganzer Ausdehnung des Hinterhirns, sowie am Uebergange des Mittelhirns in das Hinterhirn ist das Lumen sehr erweitert, besonders im oberen Abschnitte, so dass die obere Wand ganz dünn erscheint. Der Uebergang der Seitenwände in die obere Wand ist ein ziemlich rascher, so dass die Wand fast auf einmal dünn wird. Wenn noch irgendwelche Differenzen bestehen, so sind sie keineswegs von solcher Bedeutung, dass man sie besonders hervorheben sollte.

Das Lumen im Medullarrohre erscheint als eine von beiden Seiten abgeflachte Spalte, bleibt aber dessen ungeachtet ziemlich weit. Das Lumen zieht sich im ganzen Rohre bis nach hinten zu, wo es blind endet und zwar in der Weise, dass der untere Uebergang der beiden Wände in einander ein mächtiger wird.

Die histologische Zusammensetzung bietet auf verschiedenen Stellen keine besonderen Verschiedenheiten. Die Zellen, welche die Wände des Centralnervensystemes bilden, sind von nachstehender Form. Jene Zellen, welche das Lumen begrenzen, sind cylindrisch etwa von jener Form, wie man sie in geschichteten Cylinderepithelien in der obersten Schichte vorfindet. Der Zellkern liegt näher dem peripherischen Ende der Zelle, welches in einen dünnen, fadenförmigen Fortsatz ausläuft, welcher bei stärkerer Vergrösserung (homog. Immers.) sich weit zwischen die peripher gelegenen Zellen verfolgen lässt. Der nach innen gewendete Theil der Zelle besitzt einen glänzenden Saum und hie und da kann man Flimmerhaare antreffen, welche kurz sind und starr in das Lumen vorstehen. Dieser ganze nach innen gerichtete Theil der Zelle scheint bis zu jenem hellen Saume leicht gestreift und schwach gelblich pigmentirt.

Auf diese Zellschichte folgen nun peripher noch 8-10 Schichten. Die Zellen dieser Schichten sind von ganz anderer Form als jene der innersten Schichte. Sie sind sehr arm an Protoplasma, so dass man um den gefärbten Kern nur einen feinen lichten Saum von Protoplasma gewahr werden kann. Diese Zellen besitzen eine jede je einen central gerichteten und einen peripheren Fortsatz, von denen sich der periphere einige Mal theilt. Nebstdem entsenden sie auch von ihrer ganzen Oberfläche Fortsätze, welche sich mannigfach untereinander durchflechten. Besondere Schichten, in welche die Zellen geordnet wären, kann man nicht unterscheiden, vielmehr ist ihre Anordnung eine mehr um das Lumen radiäre.

An der Peripherie des Medullarrohres bilden jene Ausläufer und vielleicht auch schon gebildete Neuroglia ein Geflecht, welches schon bei schwacher Vergrösserung als ein heller Streifen sich kundgibt. Auch in dieser Schichte kann man hie und da einen Kern, welcher von wenig Protoplasma umgeben ist, antreffen. Dieses starke Geflecht finde ich nirgends an der Peripherie der Gehirnbläschen. Dort besteht die Wand aus dicht neben einander gelegenen Zellen, bei welchen es auch schwer ist irgendwelche Ausläufer nachzuweisen.

Gegen das anliegende Gewebe zeigt das ganze Centralnervensystem eine scharfe Grenze, besonders das Medullarrohr. Hier scheint sogar ein kleiner Zwischenraum zwischen dem Medullarrohre und dem angrenzenden Gewebe zu bestehen.

Es ist nicht zu sehen, dass Nervenstämme in das Medullarrohr eintreten oder aus demselben austreten möchten. Ebenfalls ist keine Andeutung von Spinalganglien zu finden, welche so deutlich bei viel jüngeren Vogelembryonen in Verbindung mit den hinteren Wurzeln anzutreffen sind, welche aus der Medulla ihren Ursprung genommen haben. Ich bemerke hier nur kurz, dass die Frage nach der Entstehung dieser Gebilde nicht abgeschlossen ist und verweise diesbezüglich auf die Angaben von His, Hensen u. s. w. bei Thier- und Menschenembryonen. Es handelt sich nämlich um die Frage, ob die Ganglien mit der entsprechenden Nervenwurzel sich vom Centrum her entwickeln oder ob sie unabhängig vom Centralorgane entstehen aus der Masse der Mesoblastsomiten und unabhängig auch von den Nervenwurzeln, welche aus dem Centrum hervorwachsen.

Von peripheren Nerven finde ich bei diesem Embryo nur den Anfang des Trigeminus mit dem Ganglion Gasseri und dann den Acustico-facialis mit entsprechendem Ganglion. Was die Entwickelung dieser beiden Stämme anbelangt, so kann man bei der genauesten Durchmusterung der betreffenden Schnitte nicht eine Spur von einer Verbindung mit dem Centralnervensystem nachweisen, wenn man nicht einige Fädchen, welche eine Verbindung zu bewerkstelligen scheinen, als solche ansprechen will. Eine so sichere Verbindung, wie ich dieselbe bei Thieren vorfinde, existirt hier gar nicht.

An welcher Stelle diese beiden Anfänge des peripherischen Nervensystemes liegen ist aus den beigegebenen Figuren zu sehen. Der Anfang des Acustico-facialis liegt dicht vor dem Gehörbläschen. Der Anfang für den Trigeminus und das Ganglion Gasseri liegt noch weiter vorn.

Von den Sinnesorganen haben einen gewissen Grad von Entwickelung das Auge und das Ohr erreicht.

Das Augenbläschen, welches durch einen starken Stiel mit dem Zwischenhirn zusammenhängt, ist zwar etwas abgeflacht, man kann es aber dennoch als primäre Augenblase bezeichnen. Die Zeichnung und Messung der Augenblase nach dem Präparate in toto stimmt ganz mit jener durch Construction erhaltenen. Jene Kleinheit der Augenblase bei Säugethieren im Vergleich zu jener der niederen Wirbelthiere hatte mich hier zur sorgfältigen Betrachtung so zu sagen aufgefordert, weil die Augenblase bei diesem Embryo etwas zu gross erscheint. Ich führe dieses nur desshalb an, um dem Missverständnisse vorzubeugen, als hätte ich mich in der Deutung geirrt, wie es His Waldeyer vorwirft, indem His sagt, es sei unmöglich, dass das, was Waldeyer als Auge anspricht, es auch sein könnte.

Was nun die Form und die Lage der Augenblase anbelangt, so sind die Verhältnisse etwas anders, als man sie bei Säugethieren und Vögeln anzutreffen pflegt. Die Augenstiele nehmen ihren Ursprung sehr weit vorne und bewirken einerseits durch ihre Mächtigkeit, anderseits durch die Lage, wenn man noch die Grösse der Blasen in Betracht zieht, dass die secundäre Vorderhirnblase klein erscheint.

Die Wände der Stiele und der Blasen sind gleichmässig, etwas dünner als die der Gehirnbläschen. Die histologische Zusammensetzung ist dieselbe, wie bei den Gehirnbläschen und auch die Begrenzung. Das umliegende Gewebe zeigt keine besonderen Structurverhältnisse.

Im Ectoderm ist gegentber der anliegenden Augenblase nicht die geringste Verdickung nachzuweisen. Es besteht auch hier nur aus einer Lage cylindrischer Zellen; es ist also von einer Linse noch nichts entwickelt.

Die Gehörbläschen sind beiderseits gleichmässig entwickelt und liegen schon tief zwischen indifferenten Mesoblastzellen. Sie haben nicht mehr die Form eines runden Bläschens, sondern sind an jener Stelle, an welcher das Ganglion des Nervus Acusticofacialis ihnen anliegt, abgeflacht. Von dieser Stelle aus proliferiren die Epithelzellen der Bläschen in das Innere in Form eines niedrigen T (Taf. XXXV, Fig. 17). Diese Bildung wird theilweise auch dadurch zu Stande gebracht, dass die Bläschen durch das Ganglion nicht nur abgeflacht, sondern etwas eingestülpt werden.

Histologisch besteht die Wand des Bläschens aus mehreren Schichten von cylindrischen Zellen nach der Art der geschichteten Epithelien. Die inneren Zellen tragen Cilien.

Die Riechgrübchen erscheinen nur als eine leichte Einsenkung und das Epithel ist an dieser Stelle stärker als in der Umgebung.

Das Verdauungsrohr und seine Adnexa.

Das Verdauungsrohr ist allenthalben geschlossen, nur am vorderen Ende desselben ist die seitliche Wand durch zwei Visceralspalten durchbrochen und die vordere durch die Mundöffnung. Der Ductus omphalo-entericus, welcher den Darm mit der Nabelblase verbindet, ist schon ziemlich eng und man kann die Verbindung beider nur an zwei Schnitten antreffen. Wären die Schnitte gerade nach seiner Verlaufsrichtung geführt, so würde man die Verbindung an mehr als zweien constatiren können, sie sind aber, wie früher angegeben, in einer etwas anderen Richtung geführt, schief zu seinem Verlaufe.

Der ganze Verdauungstractus zeigt dieselbe Krümmung wie die Chorda und man kann an ihm der ganzen Länge nach keine besonderen Abschnitte unterscheiden, welche durch ihr histologisches Verhalten an die definitiven Formationen hindeuten würden. Nur an jenen Stellen kann man auch dem Verdauungstractus besondere Namen beilegen, an welchen man die Anfänge jener Organe vorfindet, welche später zu einem gewissen Abschnitte besondere Beziehungen haben, anders aber ist es nicht gerechtfertigt.

Der vordere Theil des Verdauungstractus ist weit und seine lateralen Wände bilden die Visceralbogen, welche von innen her sehr deutlich von einander getrennt sind.

Aus jener Stelle, an welcher sich der erste und zweite Visceralbogen zu einer gemeinsamen Masse verbinden, ragt in die Pharyngealhöhle ein Auswuchs etwa von jener Mächtigkeit wie der erste Visceralbogen, der mächtigste. Verfolgt man diese Prominenz näher, so wird man gewahr, dass sie sich vom 72. bis zum 69. Schnitte zieht (vom Schwanzende her gerechnet), dass sie nicht nur dorsal prominirt, sondern nachdem sie frei geworden (am 71. Schnitte) sich etwas nach vorne wendet. In dieser Prominenz liegt das noch mächtige Ende der Aorta, welche hier blind endet. Von diesen Verhältnissen werde ich bei der Besprechung der Blutgefässe etwas Näheres berichten. Was diese Prominenz bedeuten soll kann ich nicht angeben, ich glaube aber, dass es schon die Zunge ist, welche sich vom Boden der Mundhöhle abzuschnüren beginnt.

Weiter nach hinten ist der Verdauungstractus noch von bedeutender Breite, erscheint aber in der dorso-ventralen Richtung etwas abgeflacht. Am 63. Schnitte wird der Tractus rasch in der frontalen Richtung eingeengt und zwar bis auf ein Viertel. Der dorso-ventrale Durchmesser bleibt derselbe. Dadurch hat das Verdauungsrohr am Querschnitte annähernd die Form eines gleichschenkligen Dreiecks, dessen Basis dorsal und dessen Spitze gegen die Aorta gerichtet ist.

Das Verdauungsrohr ist im vorderen Abschnitte, welchen man mit gewissem Rechte auch den pharyngealen nennen könnte, durchwegs mit mehrschichtigem Epithel ausgekleidet, dessen Zellen alle sphärisch sind. Gegen das Lumen, sowie gegen die Umgebung zeigen dieselben überall eine deutliche Abgrenzung. Die Wand ist an allen Stellen von derselben Mächtigkeit. Am stärksten ist sie an den ventral gelegenen Partien und am schwächsten ist sie an den dorsalen. Der Uebergang beider in einander ist ein allmählicher. Von jener Stelle angefangen, an welcher das Verdauungsrohr sein Lumen eingeengt zeigt, ist das Epithel an der ventralen Seite noch stärker im Vergleich mit dem vorderen Abschnitte, an der dorsalen Seite aber ist das Epithel nunmehr cubisch, einschichtig. Die innersten Zellen sind an jenen Stellen, an welchen das Epithel so mächtig ist, von deutlich cylindrischer Form, mit lichterem inneren Abschnitte, welcher gelblich pigmentirt ist und einen scharf ausgeprägten Saum besitzt, welcher nur verschmolzene Flimmerhärchen zu sein scheinen.

Diese ungleiche Mächtigkeit im Epithel erstreckt sich nicht auf den ganzen Verdauungstractus, sondern reicht bis zu jener Stelle, an welcher man schon den Anfang der Leber finden kann; sie erstreckt sich bis zum 54. Schnitte und am 45. ist schon die Leberanlage wohl nicht in Verbindung mit dem Verdauungsrohre, welche erst auf den 40. Schnitt fällt.

Die anliegenden Mesodermzellen bieten keine Besonderheiten in Betreff ihrer Anordnung dar.

Je weiter distal umsomehr entfernt sich das Verdauungsrohr von der Chorda und um so deutlicher tritt ein selbständiges Mesenterium auf, welches noch sehr breit ist auch an jenen Stellen, an denen es am längsten ist, welches Verhältniss etwa auf jene Stelle fällt, an welcher der Ductus omphalo-entericus vom Darme abgeht.

Betrachten wir etwas näher das Verdauungsrohr in eben erwähnter Ausdehnung von der Stelle der Verjüngung bis zur Stelle, an welcher die Differenz im Epithel aufgehört hat, so bemerken wir, dass am 57. Schnitte sich das Rohr wieder erweitert, bis es am 55. Schnitte am weitesten in der dorso-ventralen Richtung wird. Die Abflachung von den Seiten her bleibt stets dieselbe. Am 54. Schnitte ist eine leichte Einschnütrung des am Querschnitte etwas in der dorso-ventralen Richtung verlängerten Rohres und am 53. Schnitte und zwar gerade etwa hinter jener Stelle, an welcher ein grosser venöser Stamm durch das Zusammenfliessen der VV. omphalo-mesenterica, umbilicalis und Ductus Cuvieri zu Stande gebracht, in den venösen Theil des Herzens einmündet, ist zu beobachten, dass mit jenem verdickten Epithel an der ventralen Wand des Verdauungsrohres sich eine Zellmasse verbindet und zwar so, dass man keine besondere Grenze zwischen beiden angeben kann. Diese Zellmasse liegt gerade an jener Stelle, bis zu welcher am Querschnitte das etwas verlängerte Lumen des Darmes reichte. Noch am nächsten Schnitte ist die Zellmasse zu sehen, aber ausser Verbindung mit den Epithelzellen zwischen den Mesodermzellen und zwar an derselben Stelle, an welcher jene mit dem Epithel verbundene Zellmasse gelegen war.

Versinnlichen wir uns das Gesehene oder besser, wenn wir die Stelle construiren, so ist leicht zu sehen, dass es sich um eine schwache Erweiterung des Verdauungstractus handelt, welche langsam auftritt und langsam verstreicht. Auf der distalen und ventralen Wand dieser Verbreitung macht sich eine starke Proliferation von Epithelzellen in ventraler Richtung bemerkbar. Diese ganze Formation kann man in Hinsicht der Lage und durch Vergleichen mit Präparaten von Thieren als die Lungenanlage deuten. Bei Thierembryonen habe ich diese Verhältnisse etwas anders angetroffen. Bei Thieren entsteht die Lungenanlage als eine fast gleichzeitige Ausstülpung der lateralen Wände des Verdauungstractus. Die Abweichung ist von keiner besonderen Wichtigkeit und vielleicht auch zufällig.

Jene Zellen sind sicher nur Derivate der Epithelzellen des Darmes und zeigen keine erwähnenswerthen Charaktere. An Stellen, wo sie ein Lumen einschliessen, sind sie so wie im Darme geordnet und auch die Abgrenzung gegen das umgebende Gewebe ist dieselbe.

Weiter distal erscheint das Verdauungsrohr wieder etwas schwächer und legt sich der Chorda etwas mehr an, welches Verhältniss blos auf einigen Schnitten zu sehen ist. Auf diese verengte Stelle folgt wieder eine Verbreiterung in der ventralen Richtung mit einer lateralen Abflachung. In diesen Schnitten bemerkt man auch, dass das Herz zu schwinden beginnt; sein Lumen ist schon früher verschwunden. Statt der starken venösen Stämme, welche man auf höher gelegten Schnitten beobachten konnte, findet man hier blos eine mächtige Zellmasse, beide parietalen Blätter des Körpers des Embryo verbindend. Auf diese Verhältnisse, besonders was die Beziehungen der Pleuro-peritonealhöhle zu ihrem späteren Abschnitte der Pericardialhöhle anbelangt, werde ich später des Näheren eingehen. Auch die Verhältnisse der Leibeswand und des Diaphragma werde ich später besprechen.

Betrachtet man weiter distal auf einander folgende Schnitte, so findet man, dass jene Zellmasse in sagittaler Richtung immer kürzer und kürzer wird. Von dieser Zellmasse nun springen starke Auswüchse in die Pleuro-peritonealhöhle vor, in welchen jederseits eine Vena omphalo-mesenterica verläuft, welche annähernd beide gleich stark sind.

Am 45. Schnitte sieht man vor dem Darme, in jener erwähnten Zellmasse, einige dicht bei einander liegende Zellen. Am 44. Schnitte tritt diese kleine Anhäufung noch deutlicher hervor und liegt auch näher dem Darmepithel an. Am 43. Schnitte erscheint in dieser Anhäufung der Zellen ein kleines Lumen, welches sich lateral etwas verlängert. Die Zellen, welche dieses Lumen einschliessen, bilden ein mehrschichtiges Epithelium und zeigen dieselbe Anordnung und Form, wie jene des entsprechenden Darmabschnittes.

Am nächsten Schnitte erscheint vor dem stark von den Seiten abgeflachten Darmrohre, dessen Lumen fast spaltförmig ist, zwischen jenen Zellen ein rundes Lumen. Die Zellen, welche dieses Lumen umgeben, hängen schon mit den Epithelien des Darmes zusammen und am nächsten Schnitte fliessen auch beide Lumina zusammen.

Dieses Zusammenfliessen der beiden Lumina fällt auf jene Stelle, an welcher die Pleuro-peritonealhöhle nicht mehr durch jene Zellmasse abgeschlossen ist, sondern sie hängt da durch einen kleinen Spalt mit der falschen Amnionhöhle zusammen.

Die Erweiterung des Darmrohres in ventraler Richtung, durch jenes Zusammenfliessen zu Stande gebracht, reicht distal bis etwa zu jener Stelle, an welcher vom Darme der Ductus omphalo-entericus abgeht.

Wenn man sich nun diese ganze Formation versinnlicht, so findet man, dass vom Verdauungstractus eine Ausstülpung ventral und proximal ausgeht. Am vorderen Ende dieser Ausstülpung zeigen die Zellen, welche das Divertikel auskleiden, eine deutliche Proliferation in das umgebende Gewebe. Sie sind auch nur Derivate des Darmepithels. Das Divertikel ist die Leberanlage und dieser Befund stimmt ganz mit jenen bei Säugethierembryonen, weniger mit jenem bei Vögeln, obwohl es im Princip einerlei ist.

Wie aus dem Gesagten hervorgeht entwickelt sich die Leber in Verbindung mit den Leibeswänden. Bei den Vögeln finde ich die erste Leberanlage in der Art, dass die Ausstülpung des Darmrohres, welche nur ein spaltförmiges Lumen zeigt, nachdem sie sich ramificirt die erweiterte Vena omphalo-mesenterica so zu sagen umwächst, zu einer Zeit, in welcher die zweite Vena omphalomesenterica einer Involution anheim fällt. Die weitere Entwickelung geht bei den Vögeln in der Art vor sich, dass durch stetige Ramification sich neue Auswüchse bilden, welche in das Lumen der Vena emphalo-mesenterica einwachsen, indem sie das Endothel vor sich schieben.

Wie aus der Beschreibung bei diesem menschlichen Embryo hervorgeht, besteht nicht gleich im Anfang eine innige Beziehung zwischen der Leberanlage und den Blutgefässen, es bestehen aber besondere Beziehungen zu jener Zellmasse der vorderen Leibeswand, welche zur Entwickelung des Diaphragma in Connex steht und zwar wie beim Menschen, so auch bei anderen Säugethieren.

Auf diese Erweiterung, bedingt durch die Leberanlage, folgt ohne alle Grenze jene Erweiterung, von welcher der Ductus omphalo-entericus abgeht. Dieser Gang ist schon ziemlich schwach und erscheint um so schwächer wegen der Richtung der Schnitte zu seiner Verlaufsrichtung.

Die Nabelblase, welche durch diesen Gang mit dem Darm in Verbindung steht, zeigt eine beträchtliche Grösse, wie schon aus der Betrachtung des Embryo in toto ersichtlich war und auf Schnitten um so auffälliger erscheint. Die Verlaufsrichtung des Ductus omphalo-entericus ist von vorne und dorsal distal und etwas zur linken Seite.

Das Darmepithel, welches sich in den Ductus weiter zieht, wird Schritt für Schritt niedriger und im Ductus selbst ist es cubisch, einschichtig, und so bleibt es in der ganzen Blase nur mit dem Unterschiede, dass der innere Theil der Zellen in der Nabelblase einen hellen, gelblichen Saum aufweist.

Die Wand der Nabelblase, von welcher ich hier etwas berichten will, besteht aus drei Schichten. Die innere Schichte bilden jene eben beschriebenen Zellen. Die äussere Schichte bildet das Coelomepithel, welches keine Besonderheiten an dieser Stelle aufweist. Es ist einschichtig aus niedrig cubischen Zellen, welche gegen das Coelom, sowie gegen die Zellen der mittleren Schichte gut abgegrenzt sind. Die dritte, mittlere Schichte besteht aus unregelmässig gelagerten Mesodermzellen, zwischen denen zahlreiche, ziemlich mächtige Blutgefässe verlaufen, welche der grössten Mehrzahl nach Wurzeln der Vena omphalo-mesenterica sind. Die Zellen dieser Schichte liegen ziemlich weit von einander und hängen

Contraction of the second

ł

nur durch Ausläufer unter einander zusammen. Die Schichte ist die mächtigste unter allen dreien.

Noch etwas über die Form der Nabelblase will ich bemerken. Im frischen Zustande hatte sie die Kugelform und war mit klarer Flüssigkeit gefüllt. In Folge der Conservation ist sie zusammengeschrumpft, behielt aber zum Embryo dieselbe Lage. Auf Schnitten erscheint sie zusammengedrückt und reicht proximal bis zum 52. Schnitte. Ausserdem ist sie auf 12 Schnitten enthalten, in denen nichts anderes vom Embryo vorhanden ist und welche deshalb in jene Zahl der Schnitte 98 nicht mit eingerechnet sind. Am conservirten Präparate finde ich in jener Blase nichts, aber auch keine Spur eines Niederschlages.

Von jener Verbreiterung, von welcher der Ductus omphaloentericus abgeht, angefangen, also etwa vom 30. Schnitte, behält das Verdauungsrohr eine gleichmässige Stärke und eine gleichmässige Auskleidung mit mehrschichtigem Epithel und folgt den Krümmungen der Chorda. Auf Schnitten erscheint der Darmkanal schief geschnitten, was durch die Krümmung des Embryo verursacht ist und am 19. Schnitte erscheint er der Länge nach geschnitten. Am nächsten Schnitte findet man nur noch die Wand des Darmes schief geschnitten. Will man nun noch weiter caudal den Verdanungstractus studiren, so muss man wieder in den Schnitten am Schwanztheile gegen das Kopfende zu vorschreiten. Das bemerke ich in Bezug auf die spätere Nummerirung der Schnitte.

Das Epithel ist im weiteren distalen Darmabschnitte an der ventralen Wand bedeutend stärker als an der dorsalen. Da in diesem Abschnitte die vordere Leibeswand offen ist, prominirt der Darm frei ohne ein Mesenterium anticum zu besitzen. An Querschnitten sieht man nun zwei Darmquerschnitte, welche ziemlich weit, der Krümmung entsprechend, von einander abstehen. Am 25. Schnitte findet man nun, dass sich zwischen diese beiden Querschnitte eine Zellmasse hereinlegt, welche ganz frei liegt ohne mit der Leibeswand der einen oder der anderen Seite zusammen zu hängen. Deutlicher noch tritt diese Zellmasse am nächsten Schnitte anf, auf welchem sie sich schon der linken Leibeswand anlegt und mit ihr zusammenschmilzt. In der Mitte dieser Masse zieht ein Strang von dichter an einander gelagerten Zellen, welche den Charakter der Epithelien haben. In diesem Strange kann man dentlich ein spaltförmiges Lumen entdecken.

Archiv f. mikrosk, Anatomie. Bd. 30,

38

Am 27. Schnitte findet man zu jeder Seite jenes lumenführenden Zellstranges, welcher auf diesem Schnitte nur ganz schief geschnitten ist, ein mächtiges Blutgefäss verlaufen und die ganze Zellmasse hängt noch deutlicher mit der linken Leibeswand zusammen. Die Verbindung auch mit der rechten Leibeswand ist am 28. Schnitte zu finden. Jener epitheliale Zellstrang ist verschwunden und man bemerkt nur an jenen Stellen, bis zu welchen die Enden des Stranges in der Zellmasse reichten, je einen Querschnitt eines Kanälchens. Die Blutgefässe sind auch noch auf diesem Schnitte der Länge nach getroffen.

Ausser den bisher erwähnten Abweichungen von den früher beschriebenen Schnitten tritt hier eine deutliche Verbindung jener mit den Leibeswänden bereits verschmolzenen Zellmasse mit den Zellen hervor, welche das Verbindungsrohr bilden und zwar im caudalen Abschnitte und an der Verdauungsstelle ist eben ein Querschnitt des beschriebenen Kanälchens zu schen. Die Blutgefässe, welche an Schnitten der Länge nach getroffen waren, zeigen auf dem 29. Schnitte (Taf. XXXV, Fig. 12) statt jenes länglichen Lumens je zwei Lumina, welche beiderseits den Querschnitten der Kanälchen anliegen. Nebstdem findet man, dass jener Abschnitt des Kanälchens, welcher gegen das caudale Ende gelegen war, sich mit dem Darme verbindet. Jener proximal gelegene Querschnitt liegt an derselben Stelle wie früher.

Auf diesem Schnitte erscheint auch schon das Schwanzende, vielmehr der Querschnitt durch das Schwanzende, abgetrennt von den Leibeswänden, welches Verhältniss durch die Krümmung im Schwanzende leicht erklärlich ist. Noch deutlicher zeigt diese Verhältnisse der nächste Schnitt. Das Verdauungsrohr scheint am Querschnitt etwas ventral verlängert zu sein.

Ganz separirt liegt der Querschnitt des Schwanzendes am 32. Schnitte (Taf. XXXIV, Fig. 8).

Jene beschriebene Zellmasse erscheint nun in dieser Gegend in zwei Theile zerfallen, von denen der eine die vordere Leibeswand im Schwanzende bildet, der andere obere mit der rechten Leibeswand sich in Verbindung setzt, welche nun jenen epithelialen Kanal in sich bergend mit den ihn begleitenden Gefässen jenen Strang bildet, welcher den Embryo mit dem Chorion verbindet. Diese Verhältnisse kann man sehr deutlich aus der Schnittserie ersehen oder construiren.

Digitized by Google

Zwei junge menschliche Embryonen.

Auf dem 33. Schnitte tritt noch in jenen verdickten Theil der rechten Leibeswand die rechte Vena umbilicalis; die linke Vena umbilicalis tritt etwas mehr distal in dieselbe Masse ein.

Je weiter man jenen Strang distal verfolgt, um so stärker erscheint er und liegt stets dem Embryo zur Seite. Vom 42. Schnitte angefangen verläuft jener epitheliale Kanal in jenem breiten Strange so, dass er fast in seiner ganzen Ausdehnung der Länge nach getroffen ist und das gilt auch von den ihn begleitenden Gefässen. Auf dem 44. Schnitte erweitert sich der Kanal bedeutend, was etwa bis zum 46. Schnitte (Taf. XXXIV, Fig. 10) anhält, auf welchem von dem Ende des erweiterten Kanales ein solider epithelialer Fortsatz ausgeht, welcher auf seinem Ende etwas aufgetrieben erscheint. Am 48. Schnitte treffe ich von jenem Kanale nichts mehr; er hat sich auf jener Stelle verloren, an welcher der Strang, welcher den Embryo mit dem Chorion verbindet, behufs der Herausnahme des Embryo durchschnitten wurde.

Jene Stelle, an welcher ich den Strang abgeschnitten habe, habe ich mit dem angrenzenden Theile der Eiwand untersucht, habe aber von einer Verlängerung jenes Kanales, welcher nichts anderes als die Allantois ist, nichts vorgefunden. Hier bemerke ich aber, dass ich bei der Herausnahme des Embryo den verbindenden Strang, in welchem die Allantois gelegen ist, dicht am Chorion abgeschnitten habe und bin der Meinung, dass die Allantois bis dicht an das Chorion reicht, woselbst sie blasenförmig aufgetrieben erscheint und seitlich einige Ausläufer entsendet.

Construiren wir nun diese Verhältnisse, so finden wir, dass von dem Verdauungstractus ein Kanal abgeht, welcher sich an die vordere Leibeswand anlegt und mit ihr verschmilzt.

Mit diesem Kanal parallel verläuft jederseits ein Blutgefäss, welches von dem zweigetheilten hinteren Ende der Aorta (den illiacis) abgeht und nichts anderes als die Art. umbilicalis ist.

Wenn nun dieser Kanal mit den begleitenden Gefässen bis zu jener Stelle gelangte, an welcher die vordere Leibeswand aufhört, so begibt er sich in jenen Strang, welcher eigentlich nur die Verlängerung der rechten Leibeswand ist und welcher sich nun alsbald dem Chorion anlegt und mit ihm verschmilzt. So gestalten sich die Verhältnisse der Allantois bei diesem Embryo.

Bei der näheren Betrachtung wird man gewahr, dass die Allantois an allen Stellen ihres Verlaufes ein mehrschichtiges Epithel aufweist, welches an den erweiterten Stellen einschichtig wird.

Die Epithelzellen, obwohl sie von der Umgebung gut abgegrenzt sind, zeigen doch keine so scharfe Abgrenzung gegen das anliegende Gewebe, wie die Epithelauskleidung des Verdauungstractus. Die Zellen der Umgebung zeigen auch keine solche Anordnung, dass man annehmen könnte die Allantois habe ausser dem Epithel noch eine selbständige Wand.

Die Verhältnisse der Allantois beim menschlichen Embryo haben ein besonderes Interesse durch die Publicationen Häckel's¹) und W. Krause's²). Gegen die Angabe Häckel's erhob sich zunächst His³), welcher eine freie Allantois bei menschlichen Embryonen in Abrede stellt. Krause publicirte nachher einen Befund einer freien Allantois bei einem menschlichen Embryo von 8 mm Körperlänge, welcher schon die Anlage der Extremitäten deutlich zeigt. Die Nabelblase war bei diesem Embryo zum Theile abgerissen und wie der Rest zeigt, musste dieselbe von bedeutenden Dimensionen sein. Distal von dieser Blase bildet Krause bei jenem Embryo eine freie, kleine, bläschenförmige Allantois.

Kölliker⁴) verwarf diese Deutung und gab eine andere, von welcher Krause sagte, man könnte keine weniger anatomische Deutung geben, als wie sie Kölliker von Krause's Embryo gegeben hat.

Hensen⁵) sagt, wenn bei einem menschlichen Embryo eine freie Allantois zu einer gewissen Zeit existirt, dass bei seinem Embryo, welcher ohne Rücksicht auf die Krümmungen 4,5 mm misst, jener Zeitpunkt schon längst verstrichen ist. Dieser Embryo hat vier Visceralbogen und eine deutliche Extremitätenanlage.

Nach diesen Angaben ist der Embryo von Hensen bedeutend

2) W. Krause, Ueber die Allantois des Menschen. Arch. f. Anat. und Physiol. 1875, p. 215 und 1876, p. 204.

3) His, Unsere Körperform.

5) Hensen, Beitrag zur Morphologie der Körperform und des Gehirns des menschl. Embryos. Arch. für Anatomie und Entwicklungsgesch. 1877.

¹⁾ Häckel, "Anthropogenie" und "Ueber Ziele und Wege der heutigen Entwicklungsgesch." Jenasche Zeitschr. V. X.

⁴⁾ Kölliker, Entwicklungsgesch. des Menschen und der höh. Thiere. Leipzig 1876.

älter als jener, welchen ich beschreibe, weist aber keine so deutlichen Krümmungen auf, wie der meine. Das ist vielleicht etwas an der Manipulation gelegen, obwohl den Angaben zufolge ältere menschliche Embryonen keine so ausgesprochenen Krümmungen aufweisen.

His bespricht im I. Theile seiner Anatomie menschlicher Embryonen aus dem Jahre 1880 etwas eingehender den Krauseschen Embryo und gelangt zur Ueberzeugung, dass jener Embryo ein Vogelembryo ist und zwar wie der äusseren Form nach, so auch in Betreff der Allantois und der Grösse der Nabelblase, so wie auch desshalb, dass die Visceralbogen sehr klein erscheinen. Krause bemerkt selbst, dass der Embryo eine auffallende Aehnlichkeit mit Schildkrötenembryonen aufweist (warum betonte er nicht die Aehnlichkeit mit Vogelembryonen, was ja näher gelegen wäre?).

Kölliker¹) gibt den Krause'schen Embryo mit Sicherheit für einen Vogelembryo aus, nachdem er denselben gesehen hatte. Dasselbe bestätigt Hasse²), nachdem auch er den Embryo gesehen hat.

Vergleicht man nur die Abbildung jenes Embryo, welche Krause (l. c.) gibt und erinnert sich nur der Säugethierembryonen, so ist leicht zu ersehen, dass es sich nicht einmal um einen Säugethierembryo handelt. Durch etwas, wohl ganz untergeordnetes, ähnelt jener Embryo mehr den Vogel- als den Säugethierembryonen, nämlich durch die geringere Ausbildung des Schwanzes, welcher auch bei den menschlichen Embryonen sehr rudimentär bleibt.

Was die Allantoisfrage anbelangt, so ist noch der Publication von v. Preuschen⁸) zu gedenken. v. Preuschen beschreibt ausser jenem Strange, welchen auch ich beschreibe und in welchem nach meiner Angabe die Allantois gelegen ist, etwas distal eine freie, bläschenförmige Allantois, welche sich jenem Strange anlegt. Es ist schwer zu entscheiden, um was es sich handelt,

¹⁾ Kölliker, Der W. Krause'sche menschl. Embryo mit einer Allantois. Arch. für Anat. und Physiol. 1882.

²⁾ Hasse, Erklärung über den Krause'schen Embryo.

³⁾ v. Preuschen, Vorl. Mittheilung über die Ergebn. der anat. Untersuch. eines frischen menschl. Embryo mit freier blasenf. Allantois (3,7 mm Länge). Greifswalde 1882.

nachdem aus den jener Abhandlung beigegebenen Abbildungen nichts Näheres zu ersehen ist.

Bei allen bisher bekannten jungen menschlichen Embryonen ist nach den einstimmigen Berichten eine Verbindung des Embryo mit dem Chorion constatirt worden. (Krause bekam seinen Embryo ohne Hüllen.) Schreibt man nun der Allantois beim Menschen dieselbe Funktion wie bei Thieren zu, so wird man dazu geführt, a priori dafür zu halten, dass in einem gewissen Stadium eine freie Allantois besteht. Von den bisher bekannten Embryonen des Menschen zeigt keiner ein solches Verhältniss.

His (l. c.) versucht zu erklären, die noch nicht bekannten Formen zwischen dem Reichert'schen Eie, bei welchem der Embryo blos als an einer beschränkten Stelle umgrenzte Verdickung des Eies zu sehen ist und seinem jüngsten Embryo E 2,6 mm, welchen His aber nicht gut erhalten bekommen hat. Dieser Embryo liegt im Inneren des Eies und weist eine bedeutende Nabelblase auf und ein es vollständig umschliessendes Amnion, steht aber durch einen Strang, welcher caudal und ventral von ihm abgeht, mit dem Chorion in Verbindung. Was nun die Erklärung von His anbelangt, so gelangt er zu dem Schlusse, dass der Embryo beim Menschen in keiner Stufe der Entwickelung vom Chorion getrennt ist.

Die Allantois entwickelt sich nun nach His derart, dass vom hinteren Abschnitte des Verdauungstractus ein epithelialer Kanal in jenen Strang hineinwächst und er nennt ihn den Allantoisgang. Ueber die Gefässe bemerkt er weiter nichts, ob sie mit diesem Gange auch in den Strang hineinwuchern oder ob früher oder später.

Die Erklärung bringt Anschauungen mit sich, welche sich mit den bei Thieren bekannten Vorgängen nicht vereinigen lassen.

Balfour¹) registrirt diese Verhältnisse wie etwas Besonderes, Abweichendes mit der Bemerkung, wenn nicht alle bisher beschriebenen jungen Eier krankhaft verändert waren, so scheint man annehmen zu müssen, dass sich das Mesoblast des Chorions ausbildet, bevor der Embryo bestimmt angelegt ist.

Man darf aber keinesfalls übersehen, dass auch bei Thierembryonen in der Entwickelung derartige Abweichungen bekannt

¹⁾ Balfour, Comp. embryol. II. 1881.

Zwei junge menschliche Embryonen.

sind und zwar auch in Cardinalfragen, zu deren Klärung noch manches Studium erforderlich sein wird, abgesehen von Controversen und Abweichungen, welche untergeordnetere Fragen anlangen. Ich will hier nur der Frage über die Umkehr der Keimblätter bei gewissen Nagern gedenken, welche man von verschiedenen Seiten her noch neuerdings zu klären versucht.

Das Verdauungsrohr, welches man an dieser Stelle als Cloake bezeichnen kann, obwohl sich zu dieser Zeit die Urnierengänge in dieselbe noch nicht geöffnet haben, zieht sich von dieser Stelle angefangen etwas erweitert caudal. Am 36. Schnitte bemerkt man zwischen der Vorderwand des Enddarmes und dem Ectoderm einen ausgespannten soliden Strang epithelialer Zellen. Dieser Strang besteht nur aus zwei Reihen von Zellen und ist die Andeutung der später sich an dieser Stelle entwickelnden Analöffnung. Der postanale Abschnitt des Verdauungsrohres ist von beträchtlicher Länge und zieht sich bis zum 48. Schnitte. Im Ectoderm kann man entsprechend dieser Stelle eine Verdickung wahrnehmen, welche aber vom Epithel des Darmes weit absteht.

Das Urogenitalsystem.

Das Urogenitalsystem ist bei diesem Embryo durch den Wolff'schen oder Urnierengang, durch einige Bläschen, welche als Anlagen der primären Urnierenkanälchen wohl anzusehen sind und dann durch ein Zellblastem, in welchem die Zellen keine besondere Anordnung zeigen, vertreten. Die näheren histologischen Details dieses Systemes sind folgende.

Das vorderste Ende dieses Systemes ist an jenen Schnitten zu finden, an denen von einer Erweiterung des Verdauungstractus der Ductus omphalo-entericus abgeht, und ist an drei hinter einander gelegten Schnitten zu beobachten. Am vordersten Schnitte bemerkt man eine leichte Verdickung des Pleuroperitonalepithels an einer umgrenzten Stelle, welche auch einen schwachen zwischen die indifferenten Mesodermzellen Sprossen aussendet. Am nächsten distalen Schnitte ist diese Verdickung bedeutender und die Sprosse länger. Der nächstfolgende Schnitt zeigt nur noch einige (5-6) Zellen, welche vom Pleuroperitonealepithel abgetrennt zwischen den Mesodermzellen liegen an jener Stelle, bis zu welcher die Sprosse am vorhergegangenen Schnitte reichte.

Noch etwas mehr distal bis zum 26. Schnitte finde ich nichts

581

von diesem Systeme. Eine kleine Einstülpung des Coelomepithels bemerke ich erst am erwähnten Schnitte. Diese Einstülpung etwas verlängert tritt noch am nächsten Schnitte auf und schwindet am nächstfolgenden in der Art und Weise, wie es früher von jener Sprosse beschrieben wurde. Es handelt sich hier um zwei getrennt von einander liegende rudimentäre Kanälchen.

Vor dem vorderen Kanälchen (proximal) finde ich an jenem Schnitte, an welchem auch die Lungenanlage zu sehen ist, eine Prominenz in die Pleuroperitonealhöhle vorspringen, welche auf drei hinter einander gelegten Schnitten zu beobachten ist und einem kleinen äusseren Glomerulus der Vögel nicht unähnlich aussieht (Taf. XXXV, Fig. 13). Ich will hier nicht etwas behaupten, was ich durch die Entwickelung Schritt für Schritt nicht beweisen kann. Ich bemerke aber dieses dennoch und zwar desshalb, weil ich es nicht für unmöglich halte, dass sich auch bei menschlichen Embryonen eine Vorniere (Pronephros) mit allen charakteristischen Merkmalen entwickeln könnte, wie es ja Renson¹) für die Säugethiere angiebt, welche Angabe ich nicht im ganzen Umfange für die Säuger bestätigen konnte²).

Gleich hinter dem zweiten rudimentären Kanälchen folgen Schnitte, an denen der Urnieren- oder Wolff'sche Gang mit Deutlichkeit auftritt, welcher etwas näher jenem Winkel gelegen ist, welchen die Plica urogenitalis mit der Leibeswand bildet. Dieser Gang ist von keiner besonderen Grösse; er erscheint im Vergleich mit jenem der Kaninchenembryonen von gleicher Entwickelungsstufe viel schwächer, hängt aber mit seinem vorderen Ende mit dem Pleuroperitonealepithel zusammen.

Medial und ventral von diesem Gange liegt eine Reihe von Bläschen, welche einander vorne und hinten berühren, was noch deutlicher die etwas mehr caudal gelegten Schnitte zeigen. Die Bläschen zeigen wohl bisher kein Lumen, aber die centralen Zellen jener Zellhäufchen zeigen schon das Auftreten jener Verhältnisse, wie ich dieselben für die Vögel des Näheren besprochen habe (l. c.), dass nämlich durch ein Einschmelzen der Zellen hier ein Lumen gebildet wird.

1) Renson, Contrib. a l'embryol. des org. d'excretion des oiseaux et des mammifères. Bruxelles 1883.

2) Janošík, Histol.-embryol. Untersuch. über das Urogensyst. Sitzber. der K. Akademie d. Wissensch. Wien 1885.

Zwei junge menschliche Embryonen.

Was hier die Angabe der Schnitte anbelangt, so bemerke ich, dass in Folge der Krümmung des Embryo der grösste Theil des Urogenitalsystemes frontal geschnitten ist (was auch für alle anderen axial gelegenen Organe zu beherzigen ist) und somit der grösste Abschnitt dieses Systemes nur in drei auf einander folgenden Schnitten enthalten ist.

Die ganze Plica urogenitalis prominirt nur leicht in das Coelom. Das Epithel an ihrer Oberfläche ist an der lateralen Seite und dem am meisten prominirenden ventralen Theile einschichtig, cubisch, an der medialen Seite aber, wo es auch an das Mesenterium sich fortsetzt, wird es mehrschichtig und zeigt gegen das anliegende Gewebe keine scharfe Begrenzung. Ich bemerke hier, dass diese unbestimmte Abgrenzung nicht durch schiefe Schnitte bedingt ist, sondern dass dieselbe existirt.

Distal von jener Stelle, bis zu welcher jene beschriebenen Bläschen reichen, finde ich anstatt derselben eine Zellmasse, welche von Stelle zu Stelle mit dem Peritonealepithel zusammenhängt, weiter aber nach hinten zu liegt dieselbe ganz vom Peritonealepithel abgelöst.

Der Wolff'sche Gang verläuft nach hinten, ohne mit dem Epithel oder den Bläschen in Verbindung zu treten, ist viel deutlicher und zeigt an einigen Stellen ein deutliches Lumen. In seinem hintersten Abschnitte endigt er blind, ohne eine Tendenz zu zeigen, sich mit der Cloake zu verbinden und sich in dieselbe zu öffnen.

Dieses ganze System reicht fast ebenso weit gegen das Schwanzende als die Pleuroperitonealböhle, welche sich nur um einige Schnitte weiter caudal erstreckt. Die Plica urogenitalis ist an diesen Stellen ziemlich deutlich.

Resumiren wir das ganze tiber das Urogenitalsystem und vergleichen wir es mit jenem der Säugethiere, so finden wir, dass eine rudimentäre Vorniere (?) entwickelt ist, dann Uebergangskanälchen und die eigentliche Urniere, bestehend aus dem Wolffschen Gange, von welchem medial eine Reihe von Bläschen gelegen ist, die aus dem Urnierenblastema entstanden sind. Diesen folgt eine Zellmasse, von Strecke zu Strecke mit dem Peritonealepithel zusammenhängend und so ihren Ursprung aufweisend. Dieses Blastema zieht sich dann noch etwas weiter caudal ohne mit dem Epithel zusammenzuhängen.

Das Herz und die Blutgefässe.

Das Herz zeigt bei diesem Embryo noch sehr einfache Verhältnisse. Es besteht aus einem gemeinschaftlichen und aus einem venösen und arteriellen Theile. Die einzelnen Abschnitte sind nicht gegen einander abgegrenzt, sondern sie gehen ohne scharfe Grenze in einander über. Will man eine genaue Einsicht in den Bau des Herzens bekommen, so ist es nöthig, trotz der Einfachheit dasselbe aus den Schnitten zu construiren, da ohne die Construction auch dem Geübten die genaue Vorstellung fehlt. Eine durch die Construction erhaltene Figur zeigt Fig. 4, Taf. XXXIV. Aus der Figur ist zu ersehen, dass die Dimension in der sagittalen Richtung jene in der axialen weit übertrifft. Am meisten prominirt nach vorne zu der gemeinschaftliche Theil, welcher hier einzig die Herzkammer vertritt, zu welcher später noch der Conus arteriosus hinzutritt.

. Nach hinten von diesem Abschnitte geht der venöse Theil ab, welchen man bei der Totalansicht von der linken Seite her grösstentheils zu Gesicht bekommt, nur der kleinere Theil legt sich hinter den aufsteigenden Aortenstamm.

Ueber die Höhle, welche das Herz umschliesst, sowie auch über die Verhältnisse zu den Leibeswänden und den angrenzenden Formationen, werde ich später etwas ausführlicher berichten. Was das Lumen des Herzens anbelangt, so kann man sich dasselbe wie eine U-förmige Röhre vorstellen, bei der uns der vordere Schenkel den arteriellen, der hintere aber den venösen Antheil vorstellt. Dieser letztere Theil ist etwas kürzer zu denken und auch etwas hinter den vorderen geschoben.

Auf einzelnen Schnitten gestalten sich die Verhältnisse des Herzens wie folgt: am meisten distal bemerkt man am 39. Schnitte eine Zellmasse, welche in Verbindung mit jener Zellmasse steht, welche die beiden Leibeswände verbindet. Am 41. Schnitte verbindet sich diese Zellmasse mit der rechten Leibeswand, welches Verhältniss bis zum 49. erhalten bleibt. Auf diesem und noch deutlicher am nächsten Schnitte erscheint diese Zellmasse ganz frei liegend. Die Verbindung mit der Wand des Verdauungstractus hört am 44. Schnitte auf und bier kann man, obwohl undeutlich, auch ein Lumen des Herzens in jener Masse von Zellen constatiren. Deutlich und am Schnitte annähernd rund erscheint es erst am

Zwei junge menschliche Embryonen.

47. Schnitte. Am nächsten Schnitte verengt es sich ein wenig und erweitert sich im linken Abschnitte in sagittaler Richtung.

Die Herzwand verschmilzt mit den Zellen der Darmwand am 51. Schnitte wieder. Hier verlaufen aber auch schon grosse Venenstämme. Auch statt des einen Herzlumens sind zwei Lumina zu sehen; das linke entspricht dem venösen Theile oder den späteren Vorhöfen mit bedeutenden Auriceln, welche letzteren noch etwas weiter proximal deutlicher auftreten.

Der 54. Schnitt (Taf. XXXV, Fig. 13) zeigt wieder zwei Herzlumina, von denen das linke bedeutend dorsal verschoben ist. Vergleicht man auch die mehr distalen Schnitte, so ist leicht zu erseben, dass es sich um ein Umbiegen des venösen Theiles handelt und zwar in dorsaler Richtung.

Der Zusammenfluss der venösen Stämme beider Seiten kommt auf der linken Seite etwas mehr distal zu Stande als auf der rechten, ist aber am 53. Schnitte schon von beiden Seiten her vollendet. Erst von dieser Stelle an proximal erweitert sich der venöse Theil des Herzens, obwohl keine Vene mehr hier in denselben einmündet.

Der arterielle Abschnitt des Herzens liegt stets mehr gegen die rechte Seite zu, ist aber bedeutend kleiner geworden, obwohl von ihm keine Gefässe noch abgegeben worden sind. An Schnitten, welche mehr proximal geführt sind, biegt dieser Abschnitt etwas ventral um, neigt sich dann gegen die linke Seite zu und verlängert sich nachher etwas dorsal. Am 61. Schnitte verschwindet jener auf der rechten Seite gelegene Abschnitt und es bleibt nur der linke Theil, welcher dorsal etwas verlängert erscheint. In dieser Höhe ist auch das Lumen bedeutend kleiner und man kann diesen Theil als die Aorta ascendens ansprechen.

Die Aorta ascendens, zunächst auf der linken Seite gelegen, nimmt alsbald eine mediale Stellung ein vor dem in dieser Partie erweiterten Verdauungstractus. Ganz vor dem Verdauungstractus liegt sie schon am 68. und auf folgenden Schnitten, wo sie in jene Erhabenheit gegen die Pharyngealhöhle, von der ich früher berichtet habe, eintritt.

Am 68. und 69. Schnitte gehen von der Aorta jederseits drei Visceralarterien, sie selbst erscheint an dieser Stelle etwas erweitert zu sein. Weiter proximal verläuft die Aorta noch in jener erwähnten Erhabenheit, nachdem sie etwas schmächtiger geworden ist, aber keine Zweige abgegeben hat. His bildet den Abgang der Visceralarterien übereinstimmend mit dem hier Gesagten, aber statt jener Fortsetzung der Aorta in die Erhabenheit zeichnet er wohl bei älteren Embryonen nur ein schwaches Blutgefäss.

Die Schemata, welche zur Erklärung dieser Verhältnisse angeführt werden, sind nichts weniger als richtig. Auch bei Fischen, bei denen ich den Abgang der Visceralarterien zu beobachten die Gelegenheit hatte, fand ich die Verhältnisse so, wie ich sie bei diesem Embryo erwähne.

Jene drei erwähnten Paare von Visceralarterien verlaufen in drei Paaren von Visceralbogen und sind annähernd von gleichem Kaliber, obwohl jenes am meisten distal gelegene etwas schwächer zu sein scheint.

Mit der Aorta descendens verbinden sie sich derart, wie die Fig. 3, Taf. XXXIV es veranschaulicht und wie es auch aus der Fig. 2 zu entnehmen ist. In der Fig. 2 ist die Aorta descendens etwas mehr dorsal gelegen gezeichnet; beide liegen den Seiten der Chorda an. In der Fig. ist der Deutlichkeit wegen die Richtigkeit etwas in den Hintergrund gestellt.

Durch den 78. und 79. Schnitt ist das Umbiegen der ersten Visceralarterie in die Aorta descendens getroffen; das Einmünden des dritten Paares liegt im 73. Schnitte.

Ich kann hier gleich die Beschreibung des Arteriellensystemes folgen lassen, welches bedeutend einfache Verhältnisse darbietet.

Von dem proximalen Ende verlaufen gegen das distale beide Aortae descendentes stets eine auf jeder Seite der Chorda. In der vorderen Partie stehen sie weit von der Chorda lateral ab und je weiter distal, um so mehr nähern sie sich derselben, und nehmen auch eine etwas ventrale Lage ein. Die Vereinigung beider Aortae descendentes zu einem gemeinschaftlichen Stamme fällt mit dem 36. Schnitte zusammen, obwohl ich noch weiter proximal zwei Verbindungen zwischen beiden Aorten mit Bestimmtheit angeben kann. An der Stelle der Vereinigung liegt die Aorte schon vor der Chorda, wie ja nicht anders möglich, und gibt zahlreiche Stämmchen an die Mesoblastsomiten ab, wie auch jede der beiden weiter proximal solche Stämmchen abgegeben hat.

Stärkeres arterielles Stämmchen entsendet die Aorta erst am 28. Schnitte. Es ist dies eine Arterie, welche auf der linken Seite

Zwei junge menschliche Embryonen.

des Darmrohres caudal verläuft. Von dieser Arterie gehen mehrere kleine Aeste ab, der hauptsächlichste ist aber jener, welcher sich rechts an das Darmrohr legt. Man kann nicht mit Gewissheit sagen, dass jener von der Aorta abgehende Ast die Arteria coeliaca ist, man kann nur angeben, dass es eine Arterie ist, welche in bestimmten Verhältnissen zum Verdauungstracte steht. Beide jener arteriellen Stämmchen kann man eine Strecke weit distal verlaufend mit dem Verdauungstractus verfolgen, nur dass sie ihre Lage etwas verändern, indem sie etwas mehr ventral zu liegen kommen.

Am 23. Schnitte geht von der Aorta wieder ein Stämmchen ab; es ist das wahrscheinlich die mesenterica. Dass ich die einzelnen Gefässe nicht mit Bestimmtheit bezeichne, hat seinen Grund darin, dass die Verhältnisse der Gefässe bei Weitem noch nicht so durchforscht sind, dass man im Laufe der Entwickelung mit Bestimmtheit jedes Gefäss deuten könnte. Es ist auch bei der makroskopischen Anatomie schwer im bestimmten Falle sich bestimmt über ein Gefäss auszusprechen. Es ist sicher Niemanden entgangen, dass man häufiger bei kindlichen Leichen Gefässanomalien trifft als beim Erwachsenen, obwohl sie da auch keine Rarität sind, und man kann annehmen, dass sich die Verhältnisse auch im postembryonalen Leben ändern und um so mehr wird das der Fall im embryonalen Leben sein.

Die vereinigte Aorta, indem sie noch einige Gefässchen abgibt, verläuft distal und richtet sich nach der Krümmung der Chorda und des ganzen Embryo.

Verfolgt man nun weiter caudal den Verlauf der Gefässe, so findet man, dass die Aorta am 28. Schnitte wieder zerfällt (die Nummern der Schnitte gehen wieder in umgekehrter Richtung) in zwei Stämme, welche allenfalls die beiden illiacae sind. Diese beiden Stämme verlaufen jeder zur Seite der Chorda und am 33. Schnitte geht von jedem jener Stämme eine stärkere Arterie ab, welche sich je eine auf die eine Seite der bereits besprochenen Allantois anlegen, und mit ihr an der vorderen Leibeswand verlaufen.

Bei der näheren Besichtigung erscheinen die beiden die Allantois begleitenden Arterien viel stärker als die eigentliche Verlängerung der illicae, so dass sie für die eigentliche Verlängerung imponiren. Verfolgt man nun jene mit der Allantois verlaufenden Arterien, so findet man, dass sie dieselbe bis in jenen Stiel begleiten und in diesem verlaufen sie mit der Allantois bis zum Chorion, woselbst der Anfang der Placenta zu sehen ist. Beide dieser Arterien sind Arteriae umbilicales.

Damit ist das arterielle System erschöpft.

Das venöse System weist etwas complicittere Verhältnisse auf, und weicht in mancher Beziehung von der üblichen Darstellungsweise ab.

Betrachten wir zunächst das Herz, so sieht man, dass von der gemeinschaftlichen Kammer sich ein Lumen zum venösen Theile hinzieht, welches breit in frontaler, schmal in sagittaler Richtung erscheint, erweitert sich aber auch in dieser Richtung, je mehr man gegen den venösen Theil vorschreitet, ziemlich rasch.

Wie sich die venösen Stämme verhalten, habe ich schon früher kurz bemerkt, hier will ich nur etwas näher angeben, wie sie sich verhalten vor der Einmündung in das Herz. Kurz angeführt sind folgende Venenstämme entwickelt: Venae omphalo-mesentericae, umbilicales seu parietales, cardinales sup. und inferiores. Ueber ihr Verhalten bemerke ich kurz nur Folgendes.

Die Venae omphalo-mesentericae verlaufen von der Nabelblase mit dem gleichnamigen Ductus, begleiten dann das Verdauungsrohr und nehmen beiderseits jede die entsprechende Vena umbilicalis seu parietalis in sich auf. An jener Stelle, an welcher der Ductus omphalo-mesentericus sich mit dem Darme in Verbindung gesetzt hat, mündet in die rechte Vena omphalo-mesenterica an der Stelle, wo dieselbe in proximale Richtung umbiegt, eine Vena ein, welche vom Caudalende kommend zur Seite der Verdauungstractus verläuft.

Die Venae umbilicales kann man bis in jenen Strang verfolgen, in welchem die Allantois und die Arteriae umbilicales verlaufen. Die rechte Vena umbilicalis ist stärker als die linke und mündet etwas mehr distal in die entsprechende Vena omphalomesenterica ein. Nachdem sich der Allantoisstrang mit beiden Leibeswänden verbunden hat, so treten die Venae umbilicales in die Leibeswände und verbleiben in denselben mehr proximal verlaufend.

Das Verhalten der Venae umbilicales ist an beiden Seiten nicht ein gleiches. Die linke Vena umbilicalis tritt früher in Verbindung mit dem Ductus Cuvieri, welchen die beiden cardinales gebildet haben, bevor sie in die Omphalo-mesenterica ihre Einmündung gefunden hat. Die rechte Umbilicalis mündet früher in die entsprechende Vena omphalo-mesenterica und diese dann verbindet sich mit dem Ductus Cuvieri.

Die Venae cardinales sind beide an beiden Seiten von bedeutender Mächtigkeit. Die Venae cardinales inferiores verlaufen stets in der Plica urogenitalis dorsal vom Wolff'schen Gange. Die Venae cardinales superiores kann man bis in den Kopftheil des Embryo verfolgen. Sie verlaufen lateral immer von der entsprechenden Aorta descendens und weiter proximal legen sie sich etwas mehr dorsal.

Noch will ich kurz auf die histologischen Verhältnisse eingehen.

Die Herzwände sind nicht an allen Stellen von gleicher Mächtigkeit. Die Wand des gemeinschaftlichen Abschnittes und dann des arteriellen Theiles ist bedeutend stärker, als jene des venösen Theiles. Die Zellen, welche diese Wände zusammensetzen, sind spindelförmig und ihr Protoplasma ist etwas gelblich. Bei einer starken Vergrösserung kann man an diesen spindelförmigen Zellen eine Querstreifung nachweisen (Taf. XXXV, Fig. 18). Zwischen den Zellen und wie mir scheint in ihnen selbst treten sehr feine Fibrillen auf, welche ebenfalls gelblich und stark lichtbrechend sind. Es ist möglich, dass diese Fibrillen bereits die Muskelfibrillen sind und dass sie von mehr ausgebildeten Zellen den Ursprung genommen haben. Sie sind concentrisch um das Lumen gelagert. An der inneren und äusseren Seite dieser Schichten kann man ganz wohl Zellen von einer anderen Form bemerken; sie sind verzweigt und haben nur wenig Protoplasma. Dieses sind Bindegewebszellen.

An der Aussenseite bekleidet ein einschichtiges Epithel die Herzwand, bestehend aus cubischen Zellen. Das Lumen des Herzens ist durch eine Endothelmembran ausgekleidet, deren einzelne flache Zellen man ganz scharf unterscheiden kann.

In der Wand des venösen Theiles suche ich vergebens nach jenen spindelförmigen gelblichen Zellen, den Muskelfasern (denn das sind jene quergestreiften Zellen), welche eine continuirliche Wand bilden möchten. Sie liegen nur hie und da zerstreut, die Hauptmasse der Wand bilden die Bindegewebszellen.

Die innere und äussere Auskleidung ist wie am. arteriellen

Theile. Verfolgt man die Aorta ascendens weiter, so sieht man, dass die Muskelfasern verschwinden, sie wird dünner und die Bindegewebszellen, welche dieselbe der Hauptmasse nach bilden, stehen in lockerer Verbindung.

An den Blutgefässen ist bisher keine Wand zur Ausbildung gelangt (die Aorta ausgenommen). Sie sind nur vom Endothel ausgekleidete Spalten oder Röhrchen im Mesoderm.

Die Blutkörperchen sind der Mehrzahl nach noch kernhaltig. Viele zeigen den Kern aber nur ganz undeutlich und eine nicht geringe Anzahl ist kernlos. Den Uebergang der kernhaltigen in die kernlosen ist möglich deutlich nachzuweisen.

Die Leibeswände und Körperhöhlen.

An der ganzen Oberfläche ist der Embryo mit einem einschichtigen Epithel bekleidet, welches direct zur Auskleidung der Amnionhöhle sich fortsetzt, wo es viel niedriger erscheint.

Das Amnion schliesst den Embryo von allen Seiten ein, legt sich diesem nicht dicht an, sondern steht ein wenig ab. Es besteht aus zwei Zelllagen, welche von einander verschieden sind. Die inneren Zellen, welche die directe Fortsetzung des Ectoderms sind, erscheinen flach. Die äusseren Zellen, in welche sich die Zellen des somatischen Blattes des Mesoderms fortsetzen, sind sphärisch und dicht an einander gelagert.

Jener Strang, in welchem die Allantois gelegen ist, liegt zwischen den beiden Zelllagen, welche das Amnion bilden.

Die Leibeswände bestehen aus gleichwerthigen indifferenten Mesoblastzellen. Die Mesoblastsomiten zeigen in dem vorderen Abschnitte des Embryokörpers eine deutliche Höhle, die Urwirbelhöhle, und die dorsal von ihr gelegenen Zellen zeigen einen epitheloiden Charakter.

In der mittleren Partie sind die Leibeswände noch nicht vereinigt und da tritt der Ductus omphalo-entericus aus der Leibeshöhle heraus und auch ein Theil der Herzwand tritt frei zu Tage. Die vordere Leibeswand erscheint vom 54. Schnitte an bis zur Mundböhle verschlossen.

Die Ränder der Leibeswände sind verdickt und der rechte setzt sich, wie bereits bemerkt wurde, in den Allantoisstrang fort. Bemerkenswerther sind die Verhältnisse der vorderen Leibeswand an jener Stelle, an welcher sie die Körperhöhle abschliesst.

Zwei junge menschliche Embryonen.

Wie aus der Totalansicht schon zu entnehmen ist, erscheint die vordere Leibeswand durch das Herz etwas vorgestülpt zu sein. Betrachtet man nun die Schnittreihe vom distalen Ende, so trifft man an der Stelle, bis zu welcher sich die Körperhöhle im proximalen Ende ihres Schwanzabschnittes geschlossen hat, eine Zellmasse, welche noch weiter proximal mit der Herzwand verschmilzt und auch mit dem Rande der rechten Leibeswand und den Zellen, welche die Darmwand bilden.

Schreiten wir noch weiter vorwärts, so finden wir, dass die Herzwand von der Zellmasse, welche hier die vordere Leibeswand bildet, etwas entfernt liegt und zwar in der Weise, dass sich zwischen das Herz und die Leibeswand die Pleuroperitonealhöhle verlängert. An diesen Schnitten sieht man aber auch, dass die Herzwand in grösserer Ausdehnung mit der Wand des Verdauungstractus verschmilzt, und in dieser Verschmelzungsstelle sind die grossen Venenstämme eingelagert.

So gestalten sich die Verhältnisse bis zur Stelle, an welcher die Lungenanlage sich befindet. Weiter proximal trennt sich die Herzwand auch von den Zellen des Verdauungstractus und erscheint desshalb an Schnitten das Herz als ganz frei in der Pleuroperitonealhöhle liegend. Noch weiter proximal verbindet sich seine Wand wieder mit den Zellen der rechten Leibeswand und bald nachher verschwindet der venöse Theil des Herzens. Der Aortenanfang verläuft dann in einiger Ausdehnung frei in dem Coelom, tritt dann aber dorsal und ventral in Bertihrung und Zusammenhang mit den Leibeswänden resp. mit der vorderen Leibeswand und der Wand des Verdauungstractus. Zu beiden Seiten der Aorta zieht sich noch die Pleuralhöhle, bis auch diese nach einigen Schnitten verschwindet.

Etwas distal von jener Stelle, an welcher die Herzwand mit der Zellmasse, welche die beiden Leibeswände verbindet und in welcher auch dorsal die Lungenanlage zu sehen ist, verschmolzen ist, bemerkt man die Leberanlage. Die Leber erscheint an der Stelle ihrer Entwickelung in jener Zellmasse gelegen zu sein, welche sich gleich von der Wand des Ductus omphalo-entericus proximal zieht, mit welcher auch das distale Ende der Herzwand verschmolzen erscheint, und welche sich noch weiter proximal bis zur Lungenanlage und einer nochmaligen Verschmelzung mit der

Archiv f. mikrosk, Anatomie. Bd, 30,

Herzwand und zwar an der Stelle, wo sich die grossen Venenstämme zum venösen Abschnitte des Herzens begeben.

Einen Ueberblick über diese Verhältnisse, welche zum genauen Verständnisse das Zeichnen aller bezüglichen Schnitte erfordern würden, gibt zum Theil die Constructionsfigur. Die Verhältnisse der Zellmasse, wie sie sich zu den Leibeswänden gestalten, sind aus den wenigen Querschnittsbildern zu entnehmen.

In kurzer Uebersicht gestalten sich die Verhältnisse wie folgt. Der arterielle Abschnitt des Herzens liegt proximal in der Wand, welche den Abschluss des vorderen Abschnittes des Verdauungstractus bildet. Weiter distal liegt das Herz allseits frei in der Pleuroperitonealhöhle bis zu jener Stelle, an welcher die grossen Venenstämme in dasselbe einmünden. Hier verschmilzt die Herzwand in ihrer ganzen dorsalen Ausdehnung und zum Theil auch beiderseits lateral mit den Leibeswänden. Die Leibeshöhle findet also eine offene Verbindung in der ganzen Ausdehnung der vorderen Herzwand, so wie auch entlang der Seitenwände des Herzens.

Jene Verbindung mit der dorsalen Leibeswand an der Stelle, an welcher die Venenstämme in das Herz einmitnden, besteht an Querschnitten nicht lange, sondern verschwindet und das Herz erscheint auf Querschnitten wieder ganz frei in der Pleuroperitonealhöhle zu liegen, nur die Verbindung mit der rechten Leibeswand hat nicht aufgehört, und lässt sich bis zur Wand des vom Darme abgehenden Ductus omphalo entericus verfolgen, mit welcher auch die Herzspitze in Verbindung steht. Die vordere Leibeswand hat bereits am 54. Schnitte (Taf. XXXV, Fig. 13) ihren Umschlag in das Amnion gefunden und es tritt nun die Herzwand frei zu Tage.

Wie sich die Verhältnisse weiter im caudalen Ende verhalten, ist leicht verständlich und ich brauche darauf nicht näher einzugehen.

Es erübrigt nun noch etwas Näheres über die Stelle zu berichten, an welcher der Embryo mit dem Chorion in Verbindung staud.

Etwas von einer Allantois konnte ich an Schnitten, welche parallel zur Fläche des Chorion geführt wurden, nicht nachweisen. Ich bemerke hier aber nochmals, dass ich jenen Strang, welcher den Embryo mit dem Chorion in Verbindung setzte, dicht am Chorion durchschnitten habe, und dass ich an Schnitten die Allantois bis zu dieser Schnittstelle verfolgen konnte, wo sie erweitert erschien, und wo man bemerken konnte, dass ein Theil der Wand abgeschnitten war. Dieser Theil der Wand war sicher aber von keiner etwas nur bedeutenderen Grösse, denn ich hätte ihn auch in den Schnitten nachweisen können, da keiner derselben verloren ging. Mithin glaube ich sagen zu können, dass die Allantois dicht bis an das Chorion reicht und dicht vor diesem einige Ausläufer mit Lumen absendet.

Die Gefässe, welche die Allantois begleiten, kann ich ganz wohl noch in den ersten Schnitten der Placentarstelle nachweisen, sie zerfallen aber bald in zahlreiche Aeste, welche in der Wand des Chorion ein dichtes Geflecht, den Anfang der Placenta bilden. Das Gewebe besteht hier aus spindelförmigen Bindegewebszellen, zwischen denen hie und da einige runde Zellen sich vorfinden. In den tieferen Schichten finde ich ein Blutextravasat, welches wahrscheinlich das Absterben des Eies herbeiführte.

Die Auskleidung des Chorion gegen die Eihöhle besteht in einigen Lagen von Epithelzellen, welche vom unterliegenden Gewebe scharf abgegrenzt sind.

Vergleiche ich nun diesen soeben beschriebenen Embryo mit den bisher bekannten, so reiht sich dieser an den Embryo M von His. Nach der Längenangabe und nach der Entwickelung einiger Organe erscheint der von His beschriebene Embryo etwas jünger.

Die Augenblasen zeigen bei jenem Embryo von His einen primitiveren Zustand. Besonders weist auf ein jüngeres Stadium das Verhältniss der Nabelblase zum Verdauungstractus.

Der Embryo von His besitzt vier Visceralbogen, der von mir beschriebene weist nur drei auf. Dem entsprechend ist auch die Zahl der Kiemenarterien eine verschiedene.

Was nun die Conservation anbelangt, so glaube ich, dass der Embryo von His nicht besonders gut conservirt war, denn aus dem ganzen Embryo hat His nur 24 Schnitte angefertigt. Dieses weist auch darauf hin, dass vom histologischen Standpunkte aus sich dieser Embryo durchaus nicht ausnützen liess.

Den Vergleich mit dem Embryo von Hensen habe ich bereits gemacht.

Der Embryo von v. Preuschen scheint mir nach alledem, was ich der vorläufigen Mittheilung entnehmen kann, eine Missbildung. Das Auge ist noch nicht angelegt, die Gehörblase aber schon ziemlich weit entwickelt und so auch andere Organe, abgesehen davon, dass beztiglich vieler anderen Angaben ein völliges Dunkel herrscht. Die Nabelblase fehlte, aber eine Nabelöffnung war vorhanden u. s. w.

Der Embryo von Fol¹) ist bedeutend älter.

Es ist somit dieser Embryo der jüngste unter den bekannten, welcher sich in jeder Richtung ausnützen liess.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXXIV und XXXV.

Allgemein gültige Bezeichnungen:

vp	= Die Nabelblase.	Am	= Amnion.
Aa	= Aorta ascendens.	Al	= Allantois.
Ad	= Aorta descendens.	pp	= Die Pleuroperitonealhöhle.
v	= Kiemenarterien.	ch	= Chorda.
C8	= Vena cardinalis superior.	rz	== Verdauungstractus.
ci	= Vena cardinalis inferior.	au	= Arteria umbilicalis.
dC	🛥 Ductus Cuvieri.	rm	= Das Medullarrohr.
0	= Vena omphalo-mesenterica.	do	= Ductus omphalo-entericus.
u	= Vena umbilicalis.	mes	= Mesoblastsomit oder Urwirbel.

Fig. 1. Die Totalansicht des Embryo von 3 mm Körperlänge von der linken Seite her. Vergrösserung 25.

Tr = Trigeminus; F = Facialis und Acusticus; vu = das Ohrbläschen; ok = die Augenblase; pr = die Vorderhirnblase; st = die Mittelhirnblase; z — Hinterhirnblase; S = das Herz; A = der Stiel, in welchem die Allantois, die Arterien und Venae ambilicales verlaufen.

Fig. 2. Idealer Längsschnitt in der sagittalen Ebene, welcher durch die Construction gewonnen wurde. Die Blutgefässe sind in die Figur projicirt. Die Aorta descendens ist dorsal verschoben, damit man die Venen und die Chorda besser unterscheiden kann.
pl = Divertikel als Anfang der Lungenentwickelung; j = Divertikel

als Anfang der Leberentwickelung; m = Vena mesenterica; m' = Arteria mesenterica; cl = Cloake; <math>S = das Herz.

- Fig. 3. Die Construction der Kiemenarterien von der linken Seite her.
- Fig. 4. Die Construction des Herzens von der linken Seite und etwas vorne beigestrecktem Embryo.

¹⁾ Fol, L'anatomie d'un embryon humain d'un peu plus de trois semaines. Revue med. de la Suisse romaine. IV. An.

- Fig. 5. Die Construction der Venen und des Herzens bei der Ansicht von der rechten Seite und gestrecktem Embryo.
 k = gemeinschaftliche Herzkammer; p = Atrium (venöser Theil des Herzens); st = die Herzwand.
- Fig. 6. Dasselbe wie Fig. 5, nur bei der Ansicht von der linken Seite her.
- Fig. 7. Der 43. Schnitt vom Schwanzende her gerechnet, an welchem die Leberanlage zu sehen ist. j = die Leber.
- Fig. 8. Der 32. Schnitt; Verbindung der Darmhöhle mit der Nabelblase. prl = die Urniere; il = Art. illiacae.
- Fig. 9. Der 27. Schnitt, an welchem die Allantois das Coelom verlässt.
- Fig. 10. Der 46. Schnitt. Der unterste (am meisten distal gelegene) Abschnitt des Herzens. Die Allantois liegt ausserhalb des Coeloms.
- Fig. 11. Der 13. Schnitt. Die Anlage der Urniere ist grösstentheils der Länge nach getroffen. km = die Kanälchen des Mesonephros nur als Bläschen; dW = Ductus Wolffii, zum Theile auch der Länge nach getroffen.
- Fig. 12. Der 29. Schnitt. Der Abgang der Allantois vom Darme, und Eintreten derselben in die Leibeswand. Näheres im Texte.
- Fig. 13. Der 54. Schnitt. Die Verhältnisse des Herzens. Vs = der venöse Theil; As = der arterielle Theil des Herzschlauches. In diese Gegend fällt die Vorniere. gp = der Glomerulus der Vorniere; pl = die Lungenanlage schief getroffen.
- Fig. 14. Der 56. Schnitt. In nächster Nähe des Verschlusses der vorderen Leibeswand. Die Bezeichnungen sind dieselben.
- Fig. 15. Der 71. Schnitt. So = die Augenblasenstiele; hy = Hypophysis; A = das blinde Ende der Aorta ascendens; vo = die Visceralbogen.
- Fig. 16. Der 73. Schnitt. Die Bezeichnungen sind dieselben. Jene Prominenz am Boden der Pharyngealhöhle, in welcher das blinde Ende der Aorta ascend. liegt, erscheint an diesem Schnitt als ganz freiliegend
- Fig. 17. Der 86. Schnitt. vu = das Ohrbläschen; af = das Ganglion des Acustico-facialis; Tr = Trigeminus.
- Fig. 18. Muskelfasern des arteriellen Theiles des Herzens. Sie zeigen leichte Querstreifung. Zwischen ihnen einige Bindegewebszellen. Homog. Immers. Reichert ¹/₁₅ Oc. III.
- Fig. 19. Ein Querschnitt einer Zotte an der Oberfläche des Eies. Das Epithel ist meist zweischichtig.

Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen.

Von

Dr. H. Ernst Ziegler, Privatdocent in Freiburg i. Br.

Hierzu Tafel XXXVI-XXXVIII.

 Der Periblast und die Keimblätter der Teleostier. II. Die Entstehung des Herzens. III. Die embryonale Circulation. IV. Die Entstehung der Gefässe auf dem Dottersack. V. Die Herkunft der Blutkörperchen.

Ueber den "Parablast" und die Entstehung der Blutkörperchen bei den Embryonen der Wirbelthiere sind in neuerer Zeit von hochangeschenen Forschern (His, Waldeyer, Kölliker, Häckel, Kollmann, siehe Nr. 23, 50, 29, 17, 30) sehr verschiedene Ansichten ausgesprochen worden; in der beztiglichen Litteratur spielen die Knochenfische eine grosse Rolle und zwar auf Grund einer unter dem Einfluss Kupffer's verfassten Arbeit von Gensch (Nr. 12), welche zeigen will, dass die Blutkörperchen des Hechtes aus den im Parablast gelegenen "Zellen" durch ungleiche Theilungen entstehen.

Ich hatte schon im Jahre 1882 in meiner Dissertation (Nr. 54) die Beobachtung veröffentlicht, dass beim Lachs zwei Stränge von Zellen, die von Oellacher (Nr. 40) zuerst beschriebenen intermediären Zellmassen, ein unter der Aorta verlaufendes Gefäss erzeugen, wobei die im Innern der Gefässanlage befindlichen Zellen Blutkörperchen werden. Im Winter 1884-85 stellte ich die Richtigkeit dieser Beobachtung von Neuem fest¹) und zog im Früh-

¹⁾ Die Resultate, zu welchen ich damals gelangt bin, sind aus dem Referat im Tageblatt der 58. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in Strassburg 1885, p. 202 (abgedruckt im Biologischen Centralblatt VI. Bd., p. 284) zu ersehen.

Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen.

jahr 1885 während eines siebenwöchentlichen Aufenthaltes in Neapel auch mehrere marine Teleostier in den Kreis der Untersuchung. In demselben Jahre veröffentlichte Wenckebach eine Mittheilung (Nr. 51), in welcher er unabhängig von mir dasselbe für den Barsch constatirte, was ich beim Lachs gesehen hatte. Im folgenden Frühjahr beobachtete ich Barsch- und Hechtembryonen und konnte diese Untersuchungen in diesem Jahre in mehreren Punkten vervollständigen.

Aus der vorliegenden Arbeit, welche durch die im vorigen Jahre erschienene Abhandlung von Wenckebach (Nr. 52) in mehreren Punkten ergänzt wird, ergibt sich, dass die Blutkörperchen beim Lachs, beim Hecht, beim Barsch und bei Belone nicht auf dem Dotter entstehen, sondern von mesodermalen Gebilden ihren Ursprung nehmen.

Es sei mir an dieser Stelle gestattet, den hohen Behörden, welche mir den obenerwähnten Aufenthalt an der Zoologischen Station zu Neapel durch Ueberlassung eines Arbeitsplatzes ermöglicht haben, nämlich dem Grossherzoglich Badischen Ministerium der Justiz, des Cultus und des Unterrichts und dem Kaiserlichen Curatorium der Kaiser-Wilhelms-Universität Strassburg besten Dank zu sagen.

1. Der Periblast und die Keimblätter der Teleostier.

Da eine Reihe von Autoren älterer und neuerer Zeit den Periblast als die Ursprungsstätte der Blutkörperchen betrachtet, ist es gerechtfertigt, hier die Entstehung des Periblasts und seine morphologische Bedeutung zu besprechen.

Beeinflusst von Balfour (Nr. 6) habe ich schon in meiner Dissertation die Ansicht vertreten (Nr. 54, p. 52 u. ff.), dass der Periblast der Teleostier dem grosszelligen Theil des inäqual gefurchten Amphibien-Eies entspricht; diese Auffassung suchte ich hinsichtlich der Gastrulation und der Bildung des Darmcanals durchzuführen. Hinsichtlich der Entstehung des Periblastes folgte ich der Darstellung von Hoffmann, nach welcher die ersten Furchungen der Teleostier principiell von denjenigen der Amphibien verschieden sein sollten. Diese Beobachtungen von Hoffmann, die mir damals nur aus den vorläufigen Mittheilungen (Nr. 24) bekannt waren, sind jetzt durch die sehr lesenswerthe Arbeit von Agassiz und

597

Withmann (Nr. 1), durch die Beobachtungen von Wenckebach (Nr. 52) und die Untersuchungen von Kowalewski (Nr. 35) widerlegt; ich kann die Angaben Wenckebach's insofern bestätigen, als Herr Wenckebach die Freundlichkeit hatte, mir in Neapel solche Stadien, wie er sie abgebildet hat (Nr. 52, Fig. 1-4), zu zeigen. Auf Grund dieser Arbeiten lassen sich jetzt die Homologien in der Entwickelung der Teleostier und der Amphibien klarer und vollständiger erkennen und ich will versuchen, dieselben an der Hand einiger schematischer Abbildungen darzustellen.

Die Verschiedenheiten in der Entwickelung der Amphibien und der Teleostier sind hauptsächlich durch die relative Menge des Dotters bedingt, welche den letzteren zukommt; auch ist die Vertheilung des Dotters insofern verschieden, als bei den Amphibien alle Zellen Dotterkörnchen erhalten, während bei den Teleostiern die Zellen des Blastodermes (Archiblastes) kein eingelagertes Dottermaterial erkennen lassen; bei den Teleostiern wird der Dotter von der Furchung nicht berührt und bildet die bis in sehr späte Stadien persistirende Dotterkugel¹). Zwischen der Furchung der Amphibien und der Teleostier steht die totale inäquale Furchung der Ganoiden, wie sie von Salensky (Nr. 48) bei Acipenser beobachtet worden ist. Die Selachier stimmen zwar insofern mit den Teleostiern überein, als auch eine Dotterkugel existirt, welche von der Furchung nicht berührt wird, aber sie weichen, wie es scheint, bei den Vorgängen der Gastrulation und Keimblätterbildung in wichtigen Punkten von den Teleostiern und Amphibien ab.



¹⁾ Es ist nicht nachgewiesen, dass bei irgend einem Knochenfische der Dotter an der Furchung Theil nehme. Agassiz und Withmann erwähnen (l. c. p. 31) eine "actual cleavage of the yolk in some teleostean ova as first noted by Mr. Agassiz"; bei manchen Knochenfischen (Osmerus und Brown Flounder, siehe Agassiz und Withmann l. c. p. 24) ist der Dotter in 'grosse polygonale Stücke abgetheilt. Aber Wenckebach (l. c. p. 234), welcher an einigen Eiern in Neapel dieselbe Erscheinung beobachtete, erklärt ausdrücklich, dass sie mit der Furchung in keiner Beziehung stehe und nur der Ausdruck einer eigenthümlichen Anordnung des Protoplasmas der Rindenschicht sei; und Agas siz und Withmann geben in ihrer späteren Arbeit (Nr. 2, p. 13) selbst an, dass es sich nicht um Furchungszellen handle. Neuerdings hat Wenckebach bei den Eiern von Engraulis eine scheinbare Segmentirung des Dotters vorgefunden, welche aber bereits am unbefruchteten Ei zu bemerken ist (Nr. 53, p. 4).

Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen.

Nach den Untersuchungen, welche Agassiz und Withmann an durchsichtigen Teleostier-Eiern (Ctenolabrus, Pseudorhombus und Tautoga) gemacht haben, sind die ersten Furchungsvorgänge principiell dieselben, wie bei den Amphibien und bei allen Wirbelthieren überhaupt. Der befruchtete Eikern theilt sich horizontal. die beiden neuen Kerne theilen sich ebenfalls horizontal und zwar parallel der Furche, welche zwischen ihnen aufgetreten ist. Die entstandenen vier Kerne theilen sich in meridionaler Richtung; die Richtung der Kernspindel dieser Theilung liegt bei dem wenig Dotter enthaltenden Ei des Amphioxus nahezu vertikal, die Zelltheilungsebene nahe dem Aequator, bei dem mehr dotterhaltigen Ei der Amphibien liegt die Richtung der Kernspindel mehr schief von oben innen nach unten aussen, die äquatoriale Zelltheilungsebene genähert dem obern Pol; bei dem sehr stark dotterhaltigen Ei der Knochenfische liegt die Kernspindel nahezu horizontal, die Zelltheilungsebene erscheint nahe am Pol; von den acht Zellen, welche durch diese Theilung entstehen, liegen also vier central und vier peripher; die ersteren entsprechen den vier oberen pigmentirten Zellen des entsprechenden Froschembryos, die letzteren den vier unteren Zellen, die nur am oberen Rande Pigment zeigen.

Ich habe dies nur desswegen ausgeführt, um das Princip klarzulegen, dass den untern Segmenten der total sich furchenden Eier die äussern Segmente des Keimes der partiell sich furchenden Eier entsprechen. Die Darstellung ist aber insofern schematisch, als die Kernspindel bei der dritten Theilung nach den Beobachtungen von Agassiz und Withmann nicht in einem Meridian, sondern schief, und zwar meist mehr parallel der zweiten Furche liegt. Damit hängt es zusammen, dass im 16 zelligen Stadium nicht acht innere und acht äussere Zellen, sondern vier innere und zwölf äussere vorhanden sind. Aber man wird sich dadurch an der obigen morphologischen Deutung nicht irre machen lassen, wenn man bedenkt, dass, wenn die Segmente in eine Ebene gelegt werden, nothwendig Verschiebungen eintreten müssen, weil sonst in Anbetracht, dass die Zellen ungefähr gleich gross zu bleiben und sich abzurunden bestrebt sind, die äussern Zellen seitlich nicht mehr aneinander schliessen würden; und wenn man ferner bedenkt, dass auch beim Frosch-Ei die Grenze der acht obern und acht untern Zellen bei der weiteren Furchung jede Bedeutung verliert.

Im befruchteten Ei ist die Dotterkugel umgeben von einer dünnen Protoplasmaschichte (Rindenschicht bei His), welche oben oder unten eine linsenförmige Verdickung besitzt; diese letztere ist der Keim; wenn der Kern im Keim sich theilt, so gehört zu jedem der beiden neuen Kerne nicht allein die Hälfte des Keimes, sondern auch die Hälfte der den Dotter umgebenden Protoplasmaschichte; ebenso gehört, wenn weitere Zelltheilungen stattgefunden haben, zu jeder am Rande des Keimes gelegenen Zelle ein Theil dieser Protoplasmaschichte, der durch zwei Meridiane begrenzt gedacht werden muss, in Wirklichkeit aber von dem zur benachbarten Zelle gehörigen Streifen nicht abgegrenzt ist¹). Dass der Keim während der Kerntheilungen gegen die genannte Protoplasmaschichte am Rand äusserlich scharf abgesetzt ist, kommt nur daher, dass die in eine Theilung eintretenden Kerne sich wie Attractionscentren für das sie umgehende Protoplasma verhalten²). Beim Eintritt jeder Theilung wird nämlich Protoplasma aus der den Dotter umgebenden Schichte herangezogen (so dass letztere successive sich verdünnt), und das Protoplasma strebt danach, die Form einer Kugel anzunehmen, deren Centrum der Kern ist. (Vergl. Agassiz und Withmann Nr. 1 p. 48.)

Auf Querschnitten des sechszehnzelligen Embryo sahen Agassiz und Withmann, dass die centralen Zellen nach unten begrenzt sind, während die peripheren sich centralwärts in eine dünne protoplasmatische Schichte fortsetzen, welche unterhalb der centralen Zellen die Oberfläche der Dotterkugel überkleidet; es ist dies die bei späteren Stadien längst bekannte intermediäre Schichte. Es ist folglich jeder peripheren Zelle nicht allein ein Theil der den Dotter umgebenden Protoplasmaschichte (Rindenschicht), sondern auch ein entsprechender Theil dieser Schichte zuzurechnen (siehe das Schema Fig. 7 A₁). Die einzelnen Zellen sind sowohl in der

¹⁾ Vergleiche die Furchung von Acipenser; Salensky (Nr. 48, p. 251) schreibt: Les premiers sillons méridiens sont peu profonds et n'interessent d'abord que la partie supérieure du germe. Celui-ci est déjà segmenté quand dans l'hémisphère inférieure tous les segments sont encore réunis en une seule masse.

²⁾ Analoge Erscheinungen zeigen gewisse Lamellibranchier, bei welchen auch die Dotterkugel zur Zeit der Kerntheilung scharf von der Zelle, zu welcher sie gehört, abgesetzt erscheint. Siehe Agassiz und Withmann Nr. 1, p. 33 und Ziegler Nr. 55, p. 528.

Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen.

Rindenschicht, wie in der intermediären Schichte mit einander verschmolzen. Der Protoplasmamantel der Dotterkugel ist allen den peripheren Zellen des Keimes gemeinsam zugehörig, wären aber die Zellen durchweg abgegrenzt, so würde zu jeder Zelle ein Theil des Dotters gehören, der ungefähr die Form eines Orangenschnitzes hätte. Wie aber bei den Amphibien die unteren (unpigmentirten) Zellen die Hauptmasse des Dottermateriales enthalten, so gehört den homologen (nämlich den peripheren) Zellen der Teleostier die Dotterkugel zu.

Wenn im weiteren Verlauf der Furchung die Randzellen des Keimes sich theilen, bleiben für die unteren und äusseren der entstehenden Zellen die Beziehungen zur Dotterkugel bestehen, welche wir soeben besprochen haben, und es prägt sich unter den entstehenden Zellen allmählich eine Trennung der Zellen des Blastoderms und der Zellen des Periblastes aus. Die in der Nähe des Keimrandes gelegenen Zellen verhalten sich unter der Einwirkung der Härtungs- und Färbungsmittel verschieden gegentiber den tibrigen Zellen und zwar um so verschiedener, je weiter sie nach unten und aussen gelegen sind; es beruht dies höchst wahrscheinlich darauf, dass in die unteren und periphereren Zellen mehr Dottermaterial eingelagert ist; allmählich werden aber die untersten und äussersten Zellen schärfer gegen alle übrigen differencirt und von da an mögen sie Periblastzellen genannt werden, im Gegensatz zu allen übrigen Zellen, welche das Blastoderm bilden. Die Zellen des Periblast, die ja, wie aus dem oben Gesagten hervorgeht, zum Theil in der Rindenschicht und der intermediären Schichte mit einander zusammenhängen, verschmelzen mit einander (s. Agassiz u. Withmann l. c. p. 56) und anstatt weiterer Zelltheilungen treten nur noch Kerntheilungen auf. So entstehen die "freien" Kerne des Periblasts, die längst bekannt sind.

Der Zeitpunkt, wann diese Verschmelzung eintritt, scheint bei verschiedenen Species, ja sogar vielleicht bei derselben Species verschieden zu sein. Nach den Beobachtungen von Wenckebach an Belone (Nr. 52 p. 226 u. 227), welche die Differentiation des Periblastes, wie sie äusserlich sichtbar ist, genau darlegen, sieht man in einem Stadium, in welchem schon sehr viele Furchungszellen vorhanden sind, die Randzellen des Keimes sich so theilen, dass die peripherere der beiden neuen Zellen keine Abgrenzung gegen ihre Nachbarzellen zeigt und dass ihr Kern demnach als

601

ein freier Kern des Periblastes erscheint¹) (Schema Fig. 7 A₂). Es kommt aber auch vor, dass in einer oder mehreren Reihen der peripheren Zellen die Zellgrenzen verschwinden und die Zellen sich damit dem Periblast anschliessen. Es kann als sicher gelten, dass bei manchen Knochenfischen die Zellen des Periblastes zu einer Zeit, wenn sie schon deutlich von den Zellen des Blastoderms abgesetzt sind und wahrscheinlich sich hinsichtlich des relativen Gehaltes an Dottermaterial schon scharf unterscheiden, noch nicht sämmtlich ihre Zellgrenzen verloren haben (Schema Fig. 7 A2). In diesem Sinne sind auch die Beobachtungen von Kupffer an Gasterosteus (Nr. 36 p. 217), von van Bambeke (Nr. 7 p. 22) an Leuciscus, von van Beneden (Nr. 8) an einem Gadoiden aufzufassen. Alle diese Autoren haben ansserhalb des Blastodermrandes eine oder mehrere Reihen von Zellen und ausserhalb derselben freie Kerne gesehen. Ich sah in Neapel an einem Ei von Labrax ausserhalb des deutlichen Blastodermrandes blassere Zellen, von welchen die mehr peripher gelegenen nach aussen nicht scharf begrenzt waren; ich konnte aber leider in Folge zufälliger Umstände die Beobachtung nicht weiter verfolgen. Es scheint, dass in allen Fällen, welche bisher beobachtet worden sind, die Grenzen der Periblastzellen bald verschwinden. Wenckebach gibt dies für Belone (Nr. 52 p. 227) ausdrücklich an. Soviel kann ich mit Sicherheit behaupten, dass bei allen Knochenfischen, welche ich auf Schnitten studirt habe, nämlich bei Salmo salar, Trutta fario²). Esox lucius und Belone acus zu der Zeit, wenn das Blastoderm den Dotter umwächst, niemals abgegrenzte Zellen, wohl aber freie Kerne im Periblast zu finden sind. Was Gensch beim Hecht (Nr. 12) und Oellacher bei der Forelle (Nr. 40) als Zellen des Periblastes bezeichnen, das sind Kerne; beim Lachs bemerkt man nach Fär-

1) Dasselbe sah List bei Crenilabrus (List, Zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische I. Zeitschr. f. wiss. Zool. 45. Bd. p. 611). Ich erhielt diese Arbeit erst bei der Correctur und will nur erklären, dass sie mir in keinem Punkte zu einer Modification meiner Ansichten Veranlassung gibt.

2) Ich kann mich bezüglich der Forelle auch auf Götte berufen. "Ich habe an vielen hundert Durchschnitten aus der ersten Zeit der Entwickelung nicht eine Spur von Zellen im Dotter, sondern an den Stellen, wo Oellacher sie abbildet, nur grosse kernähnliche Gebilde gefunden, welche in Grösse, Form und Zusammensetzung nicht die geringste Aehnlichkeit mit den Embryonalzellen besitzen." A. Götte, Beiträge zur Entwickelungsgesch. der Wirbelthiere. Archiv f. mikr. Anat. Bd. IX, p. 704.

Digitized by Google

bung mit Alauncochenille ein dünnes Netzwerk von Chromatin, welches die Frage unzweifelhaft entscheidet. His (Nr. 22 p. 36) sah die Kerne im Keimwall des Lachses von einem kleinen unbestimmt begrenzten Protoplasmahof umgeben; ich habe diesen Hof, dem ich gar keine morphologische Bedeutung beilege, zwar nicht gesehen, will aber nicht bezweifeln, dass man ihn bei geeigneter Härtungsmethode sehen kann.

Die freien Kerne des Periblastes liegen vorzugsweise am Rande des Blastoderms, wo sie enstanden sind und wo der Periblast am dicksten ist (Keimwall bei His). Bei der Vermehrung dieser freien Kerne, welche, wie mehrere Autoren angeben, in der ersten Zeit durch indirecte Theilung erfolgt, kommen einzelne derselben centralwärts in die intermediäre Schichte, andere peripher in die Rindenschicht zu liegen. Die letzteren entfernen sich bei manchen Teleostiern (z. B. Lachs) nur wenig, bei anderen (z. B. Hecht) ziemlich weit vom Rande des Blastoderms.

Nach den Beobachtungen von Kowalewski (Nr. 35) gilt die soeben gegebene Darstellung, die sich an die Arbeit von Agassiz und Withmann anschliesst, nicht für alle Knochenfische. Bei manchen findet die Bildung des Periblastes nicht allein am Rande, sondern an der ganzen Basis des Keimes statt. Während in dem oben genannten Fall beim Uebergang vom 4 zelligen zum 8 zelligen Stadium und beim Uebergang vom 8 zelligen zum 16 zelligen Stadium die Trennungsebenen so verlaufen, dass die centralen Zellen gänzlich vom Dotter abgetrennt werden (Schema Fig. 7 A_1), bleiben nach Kowalewski beim Goldfisch die centralen Zellen ebenfalls in Verbindung mit dem Dotter (Schema Fig. 7 B₁). Im Verlauf der weiteren Furchung bleibt dies Verhältniss jeweils für die untersten Zellen des Keimes bestehen, und es differenziren sich an der Unterfläche des Keimes Blastoderm und Periblast in ganz homologer Weise wie es oben für den Rand des Keimes dargelegt ist. Nachdem die untersten Zellen des Keimes, welche mit dem Dotter zusammenhängen, eine Zeit lang sich so getheilt haben, dass die obere Zulle abgeschnürt wurde und dem Blastoderm sich anschloss, während die untere im Zusammenhang mit dem Dotter und ihren Nachbarzellen blieb (Schema Fig. 7 B₂), erfolgt von einem bestimmten Zeitpunct an (in den untersten Zellen) anstatt der Zelltheilung nur eine Kerntheilung und so entsteht der Periblast. Dieser Furchungsmodus hängt damit zusammen, dass der Dotter beim Beginn der

Furchung nicht allein an seiner Peripherie von einer Protoplasmaschichte (Rindenschicht) umgeben ist, sondern auch in seinem Innern viel Protoplasma enthält, welches allmählich während der Furchung nach oben sich ansammelt und den protoplasmatischen Zellkörper derjenigen Zellen, welche mit dem Dotter zusammenhängen, vermehrt. Dieser Furchungsmodus kann nur dann auftreten, wenn die Furchungshöhle spät oder gar nicht zur Entwicklung kommt, denn die Furchungshöhle trennt in der mittleren Gegend des Keimes den Periblast vom Blastoderm. Ich halte diesen Entwicklungsmodus für phylogenetisch secundärer als den erst beschriebenen, weil die Beziehungen zu den Amphibien und zu Amphioxus gänzlich verwischt sind, die bei jenem so deutlich hervortreten.

Auf die Beobachtung von Wenckebach (Nr. 52), welche er durch seine Fig. 6 illustrirt, nach welcher ein Theil der in der intermediären Schichte gelegenen Kerne von Zellen des Blastoderms abstammen sollten, welche in die intermediäre Schichte eingedrungen wären, kann ich, so lange sie nicht bestätigt ist, keinen grossen Werth legen, obgleich Oellacher schon früher für die Forelle einen ähnlichen Vorgang annahm.

Der Periblast in dem oben definirten Sinn umfasst dem Gesagten zu Folge die dünne protoplasmatische Schichte, welche den Dotter aussen umgibt (Membrane vitellaire bei Vogt, Dotterhaut bei Oellacher, Rindenschicht bei His), ferner den Keimwall (His), welcher einen Ring um den Rand des Blastoderms bildet, und die intermediäre Schichte (feuillet muqueux bei Lereboullet, couche intermédiaire bei van Bambeke), welche unter dem Blastoderm gelegen ist.

Aus der Entstehungsgeschichte des Blastoderms geht hervor, dass das Blastoderm keineswegs genau dem Keim des ungefurchten Eies entspricht und es muss Confusion hervorrufen, wenn man diese beiden Gebilde mit demselben Namen bezeichnet, wie dies bisher immer geschehen ist.

Auch halte ich es nicht für passend, für das Blastoderm die Bezeichnung Ectoderm und für den Periblast die Bezeichnung Entoderm zu gebrauchen, oder gar, wie es Kowalewski (l. c. p. 440) thut, die entsprechenden Theile des ungefurchten Eies so zu neunen, denn der Periblast ist nur ein Theil dessen, was bei der Gastralation als Entoderm zu bezeichnen ist (s. unten).

Nachdem wir jetzt die Entstehung des Periblastes besprochen haben, wollen wir sein Verhältniss zu den Keimblättern betrachten und zu diesem Zweck den Embryo der Teleostier in den Blastulaund Gastrulastadien mit den entsprechenden Embryonen der Batrachier vergleichen.

Bei den Teleostiern findet man über der Keimhöhle das Blastoderm, welches aus kleinen Zellen besteht; unter der Keimhöhle liegt der Periblast, und zwar derjenige Theil desselben, welcher als intermediäre Schichte bezeichnet wird. Der Rand des Blastoderms stösst an den Theil des Periblastes, welcher Keimwall heisst (Schema Fig. 8 B₁).

Bei Triton und bei der Unke findet man im Blastulastadium über der Furchungshöhle kleine Zellen, die auch durch ein dunkles Pigment ausgezeichnet sind (animale Hälfte des Blastula), und unter der Furchungshöhle grosse Zellen, welche Dotterzellen genannt werden (vegetative Hälfte der Blastula) (Fig. 8 Schema A1, Hertwig Nr. 21 Taf. II Fig. 1, Goette Nr. 15. Taf. II Fig. 27, 28 u. 29). Die ersteren entsprechen dem Blastoderm, die letzteren dem Periblast der Teleostier. Bei den Knochenfischen entsteht die Abgrenzung zwischen Blastoderm und Periblast im Verlauf der Furchung. Bei den Amphibien kann die entsprechende Grenze¹) zwischen Blastoderm und Dotterzellen im Verlauf der Furchung allmählich immer schärfer gezogen werden, erreicht aber nie eine solche Schärfe wie bei den Teleostiern, weil die dem Periblast entsprechenden Zellen nicht zusammenfliessen, sondern ihre Grenzen behalten und sich überhaupt nur in der Grösse von den andern Zellen unterscheiden.

Beim Amphioxus wird die untere Hälfte der Blastula in die obere eingestülpt; jedoch ist diese Einstülpung bald nicht mehr ringsum gleichmässig, sondern man kann an der entstehenden Gastrula die Dorsalseite erkennen, welche eine immer deutlicher werdende Abflachung zeigt; diese Dorsalfläche ist der späteren Längsachse parallel. Die dorsale Urmundlippe bewahrt während der Gastrulation "rein den Character eines Umschlagsrandes",

¹⁾ Diese Grenze fällt nicht etwa zusammen mit der ersten Acquatorialfurche; denn die untern vier Segmente des achtzelligen Stadiums geben im weiteren Verlauf der Furchung sowohl Blastoderm- als Dotterzellen; dies ist aus allen Darstellungen der Amphibienfurchung ersichtlich.

während am ventralen Theil schon früh zwei besonders grosse Entodermzellen zu bemerken sind, welche an der ventralen Urmundlippe verbleiben und dadurch anzeigen, dass hier eine Umstülpung nicht stattfindet (Hatschek Nr. 18 p. 31).

Bei Amphibien (Triton) beginnt die Einstülpung im Bereich der grossen Zellen, jedoch nicht am untern Pol, sondern mehr genähert der Zone, in welcher die kleinen Zellen in die grossen übergehen (die Ebene, in welcher diese Verschiebung zu denken ist, ist die Medianebene). Sobald daher die Einstülpung ein wenig vorgeschritten ist (vergl. Hertwig Nr. 21 Fig. 2 und Fig. 3), werden die kleineren Zellen von derselben betroffen und die dorsale Wand des sich entwickelnden Urdarms wird von kleinen Zellen gebildet. Die Stelle, an welcher die Einstülpung beginnt, ist die dorsale Urmundlippe. Die Einstülpung schreitet von hier lateralwärts weiter, aber nur da, wo sie begann, dringt sie tief ein, um den Urdarm zu erzeugen. Ihre Richtung ist die Längsachse des Embryo. Bei der Unke liegt, wie ich aus den Abbildungen bei Goette schliesse, die Stelle, an welcher die Einstülpung beginnt, noch mehr als bei Triton der Zone genähert, in welcher die kleinen Zellen in die grossen übergehen. Die sich einstülpende Schicht der kleinen Zellen bildet die dorsale Wand des Urdarmes.

Bei den Knochenfischen erfolgt beim Eintritt der Gastrulation eine Einfaltung, eine Umstülpung des Blastodermrandes¹). Die Existenz eines solchen Vorgangs wurde schon von Häckel (Nr. 17a) für einen Gadoiden, dann in gewissem Sinne von Götte (Nr. 13) für die Forelle²), später in schärferer Weise von mir (Nr. 54 p. 22 u. 23) für den Lachs behauptet und wird neuerdings auch von Agassiz und Withmann (Nr. 1 p. 67) und von Kowalewski (Nr. 35 p. 470) angenommen. Dieser Vorgang erfolgt nicht, wie Haeckel glaubte, an der ganzen Peripherie der Keimscheibe, sondern nur an einer Stelle, nämlich der dorsalen Ur-

2) Für die Forelle gibt Henneguy (Nr. 19a und Nr. 20) eine ähnliche Darstellung wie Götte.

¹⁾ Die Deckschicht nimmt an der Umstülpung nicht Theil (vergl. Ziegler Nr. 54, p. 21 und p. 55). Ich möchte sie als ein frühzeitig differenzirtes Homologon des Stratum corneum der Epidermis auffassen. Betrachten wir das Ectoderm eines späten Stadiums, so sehen wir ihre flachen Zellen die obere Schicht desselben bilden (Fig. 14 und 15).

mundlippe; die Richtung, in welcher die Umstülpung vordringt, ist die Längsachse des Embryo. Die eingestülpte Schicht ("secundäre Schicht", "untere Schicht") muss als dorsale Wand des eines Lumens entbehrenden Urdarms gedacht werden.

Wenn man bei Triton wäfend der Gastrulation an der Seite, welche der dorsalen Urmundlippe gegenüberliegt, die Stelle verfolgt, an der die kleinen Zellen in die grossen übergehen, so bemerkt man, dass diese Stelle nach dem unteren Pol des Eies und dann nach der dorsalen Urmundlippe hin vorrückt (s. im Schema Fig. 8 A1 u. A2 die mit * bezeichnete Stelle). Dadurch erfolgt die Einstülpung der Masse der Dotterzellen. Die letztere bildet den ventralen Theil des Urdarmes. Die ideelle Urmundlippe (Properistom) der ventralen Seite ist die Uebergangszone der kleinen und der grossen Zellen. Soweit die Einstülpung an der dorsalen Urmundlippe nach den Seiten hin sich fortsetzt, ist die Urmundlippe bei Amphibien äusserlich scharf zu erkennen (hufeisenförmige Rinne Hertwigs Nr. 21 p. 8). Indem beim Vorrücken der Urmundlippe der Kreis immer kleiner wird, nimmt die Umstülpung einen immer grösseren Theil derselben ein, bis mehr oder weniger kurze Zeit vor dem Schluss des Blastoporus das ganze Properistom dieselbe zeigt¹). Die Masse der Dotterzellen ragt von innen her in den Blastoporus hinein (Dotterpfropf).

Bei Knochenfischen rückt der Rand des Blastoderms in der gleichen Weise vor, wie bei Amphibien die Uebergangszone der kleinen und grossen Zellen (vergl. die Lage der mit * bezeichneten Stelle in den Schemata der Fig. 8). Die scheinbare Umwachsung ist gleichbedeutend mit einer Einstülpung des Dotters in das Bla-Bei Knochenfischen ist das ideelle Properistom der stoderm²).

2) Dass an der mit * bezeichneten Stelle in der That nicht allein der Blastodermrand, sondern auch die angrenzenden Theile des Dotters vorrücken, ist aus dem Vorschreiten des Periblastringes zu erkennen, der das Blastoderm umgibt; der Vorgang ist auch besonders deutlich bei solchen Eiern zu demonstriren, wo der Dotter jene segmentirungsähnliche Eintheilung an seiner Oberfläche besitzt (siehe Agassiz und Withmann Nr. 2, p. 14); 40

¹⁾ Bei Amphibien wie bei Knochenfischen wird die am lateralen und ventralen Properistom entstehende Zellmasse (Keimwulst) zur Verlängerung der Mesodermstreifen verwendet; ich kann auf diese Vorgänge, welche zur Entstehung einer Schwanzknospe in wichtiger Beziehung stehen, hier nicht genauer eingehen.

Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. 80.

Rand des Blastodermes. Während bei den Amphibien die Grenze zwischen kleinen und grossen Zellen keine scharfe ist, ist dieser Blastodermrand der Knochenfische von der Furchung an scharf ausgeprägt. Daher ist es bei den Knochenfischen äusserlich nicht zu erkennen, wenn etwa die an der dorsalen Urmundlippe stattfindende Einsttlpung lateralwärts weiter schreitet. Es ist dieser Vorgang auch auf den Schnitten keineswegs ins Auge fallend und äussert sich wohl nur in der Verdickung des Blastodermrandes, in der Bildung eines Keimwulstes.

Wie oben gesagt wurde, erzeugt eine Einstülpung des Blastodermrandes die sogenannte "untere Schichte". Wie bei den Amphibien (Götte Nr. 15) gehen bei den Knochenfischen aus dieser die Chorda, die Mesodermstreifen und das Enteroderm (Entoderm im engeren Sinne, Darmdrüsenblatt) hervor. Ich lasse die Frage bei Seite, ob sich dabei im Sinne der Hertwig'schen Darstellung (Nr. 21) Bilder ergeben, die auf die Entstehung des Mesoderms durch Divertikelbildung des Urdarms hinweisen. Wie mir scheint, ist dies bei Knochenfischen besonders schwer zu verfolgen.

Bei Amphibien finden wir ein grosses Lumen des Urdarms. Das dorsale Epithel des letzteren geht lateralwärts in die Masse der grossen Zellen über, welche die untere Wand des Darmes bildet. Bei Knochenfischen existirt kein Lumen des Urdarms, die dorsale Wand ist zunächst eine flache Epithellamelle, welche mit der ganzen Fläche dem Periblast aufliegt. Sie schliesst sich seitlich an den Periblast an, kann aber, da der letztere nicht aus getrennten Zellen besteht, nicht continuirlich in denselben übergehen. Es wäre a priori denkbar, dass Zellen im Periblast sich differenziren und dem Entoderm anschliesen; es ist dies auch von einigen Autoren behauptet worden. Ich kann aber wenigstens für den Lachs bestimmt behaupten, dass dies nicht stattfindet. Die Bildung des Darmrohres der Teleostier erfolgt dadurch, dass sich die ebengenannte Enterodermlamelle längs der Medianebene vom Periblast abhebt und zum Rohre faltet (Götte Nr. 15, p. 267, Ziegler Nr. 54, p. 50). Dieser Vorgang ist für die meroblastischen Eier characteristisch.

es werden nämlich die scheinbaren Segmente, welche anfänglich am Blastoderm-Pol über der Dotterkugel eine Art Haube bilden, während der Umwachsung über die ganze Dotterkugel gezogen.

Ich will hier mit kurzen Worten angeben, welche Stellung ich zu den morphologischen Auffassungen der Teleostierentwicklung einnehme, die von Kupffer und von Miecz. von Kowalewski neuerdings ausgesprochen worden sind.

Kupffer (Nr. 37) geht zur Betrachung der Teleostierent-Dafür, dass die Umwachsung, wicklung von den Amnioten aus. wie dies die Amphibien zeigen, auch einen Theil des Gastrulationsvorganges darstellt, hat er kein Verständniss, da ihm feststeht, dass der Canalis neurentericus allein der Urmund ist. Mit der Darstellung, welche sich auf die Forelle und auf den Hecht bezieht (p. 20-36), kann ich durchaus nicht einverstanden sein. Was Kupffer (z. B. l. c. an Fig. 7 und 8) als Primitivrinne auffasst, ist, wie Querschnitte entsprechender Stadien unzweifelhaft zeigen (vergl. Ziegler Nr. 54 Taf. II Fig. 5 und Taf. III Fig. 7-11, Goronowitsch Nr. 16), der äusserliche Ausdruck der medianen Einfaltung der Medullarplatten. Kupffer's Homologisirung ist nur auf die Vergleichung von Oberflächenbildern¹) Nach meiner Ansicht liegt bei Teleostiern das Rudigegründet. ment des Canalis neurentericus im vorderen Theile der Schwanzknospe und kann nur die letztere in gewissem Sinn als Homologon des Primitivstreifens der Amnioten angesehen werden (vergl. p. 643, Anm. 2). Dieselbe Auffassung wird von Henneguy vertreten, welcher mit Recht gegen die Kupffer'sche Darstellung sich ausgesprochen hat (Henneguy, Sur la ligne primitive des poissons osseux. Zoolog. Anzeiger 1885, p. 103).

Miecz. von Kowalewski "betrachtet (Nr. 35 und Nr. 34 p. 6) die in Entstehung begriffene Kupffer'sche Blase als Gastruladarm (resp. Blastoporus) und zwar nicht als den ganzen Darm, sondern bloss als einen kleinen, doch wichtigsten Theil desselben, von welchem nach vorne eine nimmer hohle, sondern solide Ver-

¹⁾ Bei den Knochenfischen ergeben auch die besten Härtungsmittel neben den guten viele diforme Embryonen; es ist nicht schwer, nach dem Habitus die normalen auszulesen und man hat dann eine Controle darin, dass sowohl die Oberflächenbilder, wie die Schnittserien mit den früheren und den späteren Stadien continuirliche Reihen bilden müssen. Es ist auch aus diesem Grunde gefährlich, Oberflächenbilder, welche nicht durch Schnittserien controlirt sind, der Homologisirung zu Grunde zu legen.

längerung (desselben) abgeht, die der Chorda und dem definitiven Darme den Ursprung gibt". Ich sehe nicht ein, warum Kowalewski nur die Kupffer'sche Höhle, deren Epithel doch quantitativ nur einen minimalen Theil des wirklich angelegten Darmblattes bildet, als Gastruladarm bezeichnet. Ich glaube, dass das ganze Darmblatt (Darmdrüsenblatt, Enteroderm) in homologer Weise wie bei den Amphibien angelegt wird und dass die Kupffer'sche Höhle nur einen minimalen Theil der theoretisch zu denkenden Gastrulahöhle darstellt; freilich ist die letztere grösstentheils ohne Lumen und wird ihre untere Wand nicht durch abgegrenzte Zellen, sondern durch den Periblast gebildet.

Nachdem wir die Entstehung und die morphologische Bedeutung des Periblastes erörtert haben, muss noch die Beschaffenheit und physiologische Bedeutung seiner Kerne besprochen werden.

Die Kerne des Periblastes der Knochenfische theilen sich zur Zeit der Furchung durch Karyokinese, wie dies von vielen Autoren übereinstimmend angegeben wird; später aber nehmen sie allmählich einen eigenthümlichen Habitus an und zeigen die Bilder directer Kerntheilung. Diese Eigenthümlichkeiten der Kerne sind schon von Oellacher (Nr. 40, p. 13 u. 88) und von Goronowitsch (Nr. 16, p. 384) erwähnt und von Klein (Nr. 28, p. 127 und Fig. 9 und 10), sowie von Rauber (Nr. 45, p. 290) richtig beschrieben worden. Auch die Bilder, welche Gensch (Nr. 12) von den Periblastkernen von Esox und Zoarces gibt, stellen solche Vorgänge dar.

Die Erscheinungen, welche ich an den Periblastkernen beim Lachs zur Zeit der Umwachsung und später beobachtet habe (Fig. 9 a, b, c, d, e) sind folgende (vergl. auch p. 621). Die Kerne sind auffallend gross; ihr Chromatingerüst ist locker und dünn; sie besitzen ein oder häufig auch zwei Kernkörperchen; sie sind meistens oval oder rund, häufig langgestreckt; manchmal bestehen sie aus zwei Hälften, die durch eine mehr oder weniger breite Brücke verbunden sind, so dass man das Bild directer Kerntheilung vor sich hat; man findet häufig Gruppen von Kernen, welche aus einem oder zwei grossen Kernen und mehreren kleineren bestehen; es ist sehr wahrscheinlich, dass jede derartige Gruppe aus den successiven Theilungen eines einzigen Kernes resultirt. Vielfach trifft

man mehrere Kerne dicht zusammengelagert und manchmal kleinere mit grösseren so verbunden, dass sie wie Knospen derselben erscheinen.

Beim Hecht findet man im Dotter ebenfalls anormal grosse Kerne; das Chromatin derselben ist um den Nucleolus angehäuft und der Kern erscheint im Uebrigen ganz hell; man sieht häufig langgestreckte Kerne und es finden sich auch die Bilder directer Kerntheilung; diese waren aber beim Lachs viel häufiger und viel typischer zu sehen.

Ich bin der Ansicht, dass die Erscheinungen, welche man an den Periblastkernen des Lachses und des Hechtes beobachtet, Anzeichen der Degeneration sind und dass die Kerne zwar vielleicht eine physiologische Rolle bei der Resorption des Dotters spielen, aber nie mehr irgend welchen normalen Zellkernen den Ursprung geben, nie mehr an der Bildung der Gewebe des Embryo morphologisch sich betheiligen. Auch von Kowalewski (Nr. 35, p. 452 u. 456) und von Wenckebach (Nr. 52, p. 231) wurden die Periblastkerne der Teleostier für degenerirt erklärt.

Achnliche Kerne, wie wir sie im Periblast der Teleostier gefunden haben, zeigt auch der Periblast der Selachier; ich glaube wenigstens dies aus den Abbildungen und der Beschreibung Balfour's (Nr. 6, p. 39 u. 90 und Taf. III, V u. IX) schliessen zu dürfen.

Es scheint, dass sich in sehr verschiedenartigen Fällen eigenthümliche Kernformen finden, die man den Periblastkernen der Knochenfische an die Seite stellen kann, und dass diese Erscheinungen ein für die Naturgeschichte des Zellkerns überhaupt wichtiges Capitel bilden. Ich will hier einige derartige Fälle zusammenstellen¹).

Derartige Kerne fand Korschelt (Nr. 33, p. 610, 628, 651) in der Endkammer der Ovarien von verschiedenen Wanzen (beachte insbesondere Korschelt's Figur 82, 90, 114, 115); die ungewöhnliche Grösse dieser Kerne, der Schwund des Chromatins,

¹⁾ Von Paneth (Nr. 41) sind in den sogenannten Sarcoplasten (bei jungen Fröschen) eigenthümliche Kernformen gefunden worden, welche dem Aussehen nach recht wohl hierher gehören könnten; es scheint mir aber, dass der Fall für die Discussion der Bedeutung solcher Zellformen noch nicht verwerthet werden kann, weil die Frage der Sarcoplasten zu wenig abgeklärt ist.

die eigenthümlichen Formen der Kerne erinnern an die Periblastkerne der Teleostier; Korschelt deutet diese Erscheinungen als Degeneration, und wie ich glaube, mit Recht; die Kerne spielen aber höchst wahrscheinlich physiologisch eine wichtige Rolle als Kerne von Nährzellen¹).

Blochmann (Nr. 9) sah in der Embryonalhülle des Scorpions Kerne von ungewöhnlicher Grösse, welche sich durch directe Kerntheilung vermehren; es ist ihm sehr wahrscheinlich, dass in diesem, wie auch in anderen Fällen auf die directe Kerntheilung keine Zelltheilung mehr folgt.

Ich habe bei Cyclas an den Bruttaschen, welche von dem Epithel der Kiemen gebildet werden, eine eigenthümliche Vergrösserung und Fragmentirung der Kerne beobachtet (Nr. 55, p. 562 und Taf. XXVII, Fig. 22); da in den Brutkapseln sich allmählich eine Flüssigkeit ansammelt, ist es wahrscheinlich, dass den betreffenden Zellen eine secretorische Function zukommt; die Zellen, welche solche grosse, durch Einschnürung zertheilte Kerne zeigen, dürften schwerlich noch Theilungen eingehen; wohl aber lösen sich einzelne derselben von dem Epithel ab und dienen den im Brutraum befindlichen Embryonen zur Nahrung.

In der Botanik sind unter dem Namen der Fragmentation (siehe Johow Nr. 27 und die dort eitirte Litteratur) Erscheinungen beschrieben worden, welche sich den Befunden an den Periblastkernen der Teleostier, wie auch den letzterwähnten Fällen an die Seite stellen lassen; ich verweise insbesondere auf die Abbildungen der Kerne aus Zellen von Chara, Sempervivum und Tradescantia, welche Johow gegeben hat²). Es pflegt hier niemals der Kerntheilung eine Zelltheilung zu folgen.

Die grossen verzweigten Kerne, welche in secernirenden Zellen verschiedener Arthropoden gefunden sind, dürfen vielleicht hier auch beigezogen werden, da es möglich scheint, dass Verzweigung und unvollständig erfolgende directe Theilung in einander übergehen. Man kennt längst die verzweigten Kerne in den

1) Neuerdings hat Korschelt die Beobachtungen zusammengestellt, welche die Wichtigkeit des Zellkerns für die Abscheidung und Aufnahme von Substanzen wahrscheinlich machen (Sitzungsber. d. Gesellschaft naturf. Freunde Berlin 1877, p. 126).

2) Siehe auch die Abbildung der Kerne aus älteren Internodien von Tradescantia bei E. Strasburger, Das botanische Practicum 2. Aufl Jena 1887, p. 585, Fig. 193.

Spinndrüsen der Raupen und neuerdings sind solche Kerne von Korschelt (Nr. 33, p. 584) in den Nährzellen der Ovarien von Bombus terrestris und Vanessa urticae gefunden worden; grosse, mit Seitenzweigen verschene Kerne sah Korschelt in den Zellen, welche im Ovarium von Ranatra und Nepa die Eistrahlen abscheiden (Nr. 31, p. 337 u. 341, Nr. 32, p. 224 u. ff.), und zwar sind jeweils zwei Zellen zu einer "Doppelzelle" verschmolzen, in deren Mitte die spongiöse Substanz des Eistrahles abgeschieden wird, und sind die Seitenzweige des Kerns nach der Seite des entstehenden Eistrahles gerichtet.

Es würde mir passend erscheinen, wenn man den Ausdruck Fragmentation im Thierreich und zwar zunächst nur bei Metazoen für die morphologisch und physiologisch zusammengehörigen Fälle gebrauchen würde, welche in folgender Weise characterisirt sind. Die Kerne sind beträchtlich grösser als gewöhnliche Kerne desselben Thieres und zeigen anormale Armuth an Chromatin oder anormale Vertheilung desselben. Die Kerne vermehren sich durch directe¹) Kerntheilung (Embryonalhülle des Scorpions); häufig wird die Theilung nicht bis zur Trennung der Theilstücke durchgeführt, so dass die Kerne knospenähnliche Fortsätze oder unregelmässige Ausläufer zeigen (Periblastkerne von Salmo, Ovarien mancher Wanzen)²) oder dass sie durch Einschnürungen zertheilt erscheinen (Brutkapseln von Cyclas); ich möchte vorschlagen, in diesen Fällen die Ausdrücke "amöbiforme Fragmentation" und "morulaförmige Fragmentation" zu gebrauchen. Die Fragmentation kommt vor in Zellen, welche sich nicht mehr theilen oder in Protoplasmamassen, welche durch unvollständige Zelltheilung (d. h. durch Kerntheilung ohne zugehörige Zelltheilung) entstanden sind. Das Auftreten der Fragmentation hängt damit zusammen, dass die Zelle sich specialisirt, sich an eine bestimmte physiologische Function angepasst hat, dass sie z. B. Dotter beherbergt und assi-

1) Es ist fraglich, ob zwischen directer und indirecter Kerntheilung eine scharfe Grenze gezogen werden kann. Da nach Pfitzner's (Nr. 42) Beobachtungen auch bei der Karyokinese der Kern gegen das Protoplasma abgegrenzt ist, so würde die typische Umlagerung des Chromatins den Unterschied ausmachen.

2) Hier wären wahrscheinlich auch die eigenthümlichen Kerne zu nennen, welche in Lymphzellen beobachtet wurden (Pfitzner Nr. 42, Fig. 21 und die in Nr. 9 citirte Litteratur); doch schien mir die physiologische Bedeutung der betreffenden Zellen und auch die Vorgänge am Zellkern nicht genügend festgestellt, um den Fall unter die obigen einreihen zu können.

milirt, dass sie irgend einen Secretions- oder Resorptionsvorgang besorgt u. s. w. Die Kerne sind degenerirt, insofern die Zelle keiner Theilung mehr fähig ist und folglich sich an dem weiteren Aufbau des Embryo oder an Regenerationsvorgängen nicht mehr morphologisch betheiligen kann¹); wenn man die Kerne in diesem Sinne als "degenerirt" bezeichnet, so schliesst dies nicht aus, dass sie ihre physiologische Function mehr oder weniger lange Zeit hindurch erfüllen. Es giebt einfachere Modi der Degeneration, welche zu raschem Untergang führen (vergl. Pfitzner Nr. 43 und Korschelt Nr. 33), die Fragmentation tritt nur dann auf, wenn die Kerne, erst eine specialisirte Function übernehmen und dann zu Grunde gehen.

Aus diesem Abschnitt ergibt sich, dass bei den Knochenfischen zur Zeit der Entstehung der Blutkörperchen im Dotter keine abgegrenzten Zellen, sondern nur "freie" Kerne vorhanden sind und dass diese Kerne

hinsichtlich ihrer morphologischen Bedeutung den Kernen der Dotterzellen der Amphibien entsprechen und

 in Anpassung an die physiologische Function der Resorption des Dotters eigenthümliche Modificationen erleiden, welche die mehrfach behauptete, aber nirgends erwiesene Erzeugung von
 Blutkörperchen als unwahrscheinlich erscheinen lassen.

II. Die Entstehung des Herzens.

Die folgende Darstellung bezieht sich auf Salmo salar²).

An einem Embryo vom 14. Tage³), bei welchem das Blasto-

1) Carnoy, dessen Arbeit La cytodiérèse chez les arthropodes (La cellule T. I. fasc. II) ich erst nachträglich beachtete, beschreibt mehrere Fälle directer Kerntheilung, welche auch hinsichtlich der biologischen Verhältnisse den oben erwähnten Fällen angereiht werden können (Eikammerepithel von Gryllotalpa, Malpighi'sche Gefässe von Aphrophora, Darmepithel bei Aphrophora und bei manchen Isopoden, Muskelzellen von Arthropoden, Fettzellen von Arthropoden). Ich möchte mit dem Begriff der Fragmentation auch die obengenannten biologischen Merkmale verbinden und solche Fälle directer Kerntheilung theilungsfähiger Zellen, wie sie von Carnoy bei Hodenzellen von Crustaceen und Insecten und bei Embryonalzellen von Hydrophilus gesehen wurden, von derselben trennen.

1) Die Lachseier wurden conservirt durch $\frac{1}{2} \frac{0}{0}$ Chromsäure mit geringem Zusatz von Salpetersäure (24 Stunden), Wasser (12 Stunden), Alkohol $\cdot 70 \frac{0}{0}$ (12 Stunden), Alkohol 95 $\frac{0}{0}$. Vor der Uebertragung in Alkohol muss die Eihaut mit einer Nadel angestochen werden: Färbung mit Alaun-Cochenille (Archiv f. mikr. Anat. Bd. 18, p. 412).

2) Obgleich ich mehrere Abtheilungen von Eiern in den verschiedenen

derm ³/₄ des Dotters überwachsen hatte, sah ich Folgendes: Fig. 33 stellt einen Querschnitt dar, welcher das Ohrbläschen getroffen hat, man bemerkt das Centralnervensystem, seitlich von demselben die Ohrbläschen, unter demselben die Chorda. Unter der Chorda liegt das Entoderm, welches hier seitlich das Ectoderm erreicht und eine Kiemenspalte bildend mit demselben verschmilzt. Man kann ein oberes Blatt desselben unterscheiden, welches median unter der Chorda durchgeht, und ein unteres, welches noch nicht bis zur Medianebene vorgedrungen ist. Die Räume zwischen den genannten Organen sind mit Mesodermzellen ausgefüllt; diese bilden einen Theil der unsegmentirten Masse von Mesodermzellen, welche in direkter Fortsetzung der Ursegmente vom ersten deutlich differenzirten Ursegment (welches eine kurze Strecke hinter dem Ohrbläschen gelegen ist) bis zu den Augenblasen sich erstreckt. Seitlich finden wir unter dem Entoderm die Seitenplatten, welche die Pericardialhöhle umschliessen. Das untere Blatt der Seitenplatten und der mediane Theil des unteren Entodermblattes berühren den Dotter. Gehen wir von dem eben beschriebenen Schnitt aus in der Schnittserie nach vorn, so sehen wir, dass unter den Seitenplatten eine Masse von Zellen auftritt, welche medianwärts an die Zellen des unteren Entodermblattes anstüsst (Fig. 32 hz). Auf weiter vorn gelegenen Schnitten (Fig 32a) findet man anch einige dieser Zellen zwischen dem unteren Blatt des Entoderms und dem medianen Theil der Seitenplatten, während von oben her die Zellen des Mesodernus des Kopfes zwischen das untere Blatt des Entoderms und die Seitenplatten sich eindrängen. Weiter vorn stehen die unter den Seitenplatten gelegenen Zellen mit dem Mesoderm des Kopfes in continuirlichem Zusammenhang (Fig. 31). Wenige Schnitte weiter vorn enden die Seitenplatten, nachdem sie sich dem Dotter unmittelbar aufgelagert haben; sie treten aber noch nicht weiter medianwärts vor, so dass durch die Zellen, welche an ihrem medianen Rande liegen, auch nach

Jahren zur Untersuchung verwandt habe, welche sich hinsichtlich der Entwickelungsdauer beträchtlich unterschieden, so sind doch in dieser Arbeit alle Altersangaben so gemacht, wie wenn alle Embryonen einer Abtheilung angehört hätten und zwar derjenigen, welche den Angaben in meiner Dissertation zu Grunde lag; daher sind die Altersangaben wenigstens zur Vergleichung unter sich zu gebrauchen. Der Schluss des Blastoporus erfolgte am 15. Tage.

vorn hin ein continuirlicher Uebergang von dem Mesoderm des Kopfes zu den unterhalb der Seitenplatten liegenden Zellen existirt.

Da, wie wir sehen werden, die ersten Wanderzellen und die Endothelzellen des Herzens aus diesen unterhalb der Seitenplatten gelegenen Zellen entstehen, ist es von höchstem Interesse, ihren Ursprung zu kennen. Sicherlich stammen sie nicht von Kernen des Dotters; wenigstens habe ich auf den zahlreichen Schnitten, vom vorliegenden Stadium und von früheren, die ich sorgfältig angesehen habe, kein Bild gefunden, welches geeignet gewesen wäre, diese Ansicht zn beweisen. Die Annahmen, dass diese Zellen vom Entoderm stammen oder aus den Seitenplatten ihren Ursprung nehmen, sind schwieriger zu widerlegen; doch glaube ich, dass gegen ersteres die Formunterschiede der Zellen und Kerne, gegen letzteres die fast immer erkennbare scharfe Abgrenzung der Seitenplatten spricht. Ich muss annehmen, dass diese Zellen mit den Mesodermzellen des Kopfes gleichartigen Ursprungs sind, sei es, dass sie von dort herabwandern auf den Wegen, auf welchen sie mit denselben zusammenhängend gefunden werden, sei es, dass sie von Anfang an, das heisst, von der Zeit der Differenzirung des Entoderms und der Seitenplatten an, an entsprechender Stelle liegen. Am wahrscheinlichsten ist mir, dass die Seitenplatten in solcher Weise in die Mesodermmasse des Kopfes eindringen, dass ein Streifen von Zellen jederseits unter sie zu liegen kommt.

Für diese Auffassung sprechen auch die Befunde an einem Embryo vom vorhergehenden Tage. Vergleicht man Fig. 30 (vom 13. Tag) mit Fig. 32 (vom 14. Tag), welche derselben Stelle (1. primitive Kiemenspalte) entsprechen, so findet man in dem früheren Stadium eine breite Verbindung zwischen den Zellen, die unter den Seitenplatten liegen und den Mesodermzellen des Kopfes; in dem späteren Stadium ist die Verbindung an dieser Stelle durch das Vordringen der Seitenplatten unterbrochen, aber sie existirt noch etwas weiter vorn (Fig. 31). In dem früheren Stadium nach hinten gehend, findet man ein ähnliches Bild wie Fig. 32 links, insofern die Seitenplatten bis zum Entoderm medianwärts vorgedrungen sind. Wieder etwas weiter hinten fehlen die mesodermalen Zellen (hz) unter der unteren Seitenplatte, und an ibrer Stelle wird das untere Blatt des Entoderms gefunden, welches, da die zur Bildung der Kiemenhöhle führende seitliche Auffaltung

noch nicht vollendet ist, noch eine Strecke weit lateralwärts unter die untere Seitenplatte sich erstreckt¹).

Im Stadium der Fig. 31-33 ist die laterale Begrenzung der Mesodermmasse des Kopfes nicht überall eine scharfe. Der periphere zwischen Ectoderm und oberer Seitenplatte liegende Rand zeigt zwischen Auge und Ohrbläschen (namentlich gegen das letztere hin) locker liegende Zellen; aber eine Ablösung von Wanderzellen habe ich nicht beobachtet.

Bei einem Embryo, welcher um einen Tag älter war, bei welchem der Blastoporus im Begriff war sich zu schliessen (15. Tag), findet man in der Gegend des Ohrbläschens das untere Blatt des Entoderms bis zur Medianebene vorgedrungen, während dem entsprechend die Seitenplatten sich der Medianebene genähert haben; doch steht das untere Blatt des Entoderms median in dieser Gegend noch überall mit dem Dotter in Berührung (vergl. Oellacher Nr. 40 Taf. IV Fig XIV 3). Etwas weiter vorn ist das untere Blatt des Entoderms vom Dotter abgehoben und das Entoderm stellt ein flachgedrücktes, von einschichtigem Epithel gebildetes Rohr dar (Fig. 35). Die Seitenplatten erreichen die Medianebene nicht, sondern es bleibt zwischen denselben ein Raum, der oben an das untere Blatt des Entoderms, unten an den Dotter grenzt; dieser Raum ist die primitive Herzhöhle. Wir finden dieselbe in diesem Stadium schon von Endothel ausgekleidet; dieses setzt sich unter die untere Seitenplatte lateralwärts fort, so dass zur Herzanlage nicht allein die ebengenannte Höhle, sondern auch ein lateraler unter der unteren Seitenplatte gelegener Raum gehört, welcher sich, wie Fig. 4 erkennen lässt, von der Herzhöhle ein wenig nach vorn, und jederseits ein wenig nach hinten erstreckt (Fig. 4 hz). Im Bereich dieses Raumes liegen diejenigen Zellen der Herzanlage, welche Wanderzellen werden. Indem das Entoderm median sich zusammenzog und zwischen den Seitenplatten in die Höhe rückte, kamen die Zellen, welche wir im vorigen Stadium unter den Seitenplatten und medianwärts von denselben bemerkten (hz Fig. 31, 32 und 32a) dahin zu liegen, wo wir jetzt die Herzanlage finden. Ein Theil

617

<u>مبر</u>

¹⁾ Vergl. die ganz richtige Abbildung bei Oellacher (Nr. 40) Taf. IV, Fig. 12, 2; gegen die Abbildung Oellacher's Taf. IV, Fig. 12, 1 habe ich ein Bedenken, da ich beim Lachs in diesem Stadium die Seitenplatten nicht bis unter die Augenblasen verfolgen kann.

dieser Zellen hat sich abgeflacht und zur Bildung des Endothels zusammengelagert; man kann schon an Embryonen des vorhergehenden Tages einzelne platte Zellen sehen, welche zur Bildung des Endothels sich anschicken. Der andere Theil der Zellen liegt unter dem Endothel und zwar vorwiegend in dem lateralen Bezirk. Diese Zellen wandern lateralwärts weg und findet man einzelne solcher Wanderzellen unter der unteren Seitenplatte und am äusseren Raude der Seitenplatten zerstreut. Nach vorn hin reichen jetzt (15. Tag) die Seitenplatten weiter als im vorigen Stadium; sie dringen medianwärts vor, vereinigen sich median und schliessen so den Raum, welcher die Herzhöhle darstellt, nach vorn hin ab. Die Verbindung zwischen den im Herzen befindlichen Zellen (resp. seinem Endothel) und den Mesodermzellen des Kopfes ist jetzt darauf reducirt, dass am vorderen Theil der langgestreckten Herzhöhle das Endothel des Herzens lateralwärts zwischen Somatopleur und unterem Entodermblatt hindurch bis zu den Mesodermzellen des Kopfes verfolgt werden kann (Fig. 36).

Die Veränderungen, welche an dem eben beschriebenen Embryo bis zum nächsten (dem 16.) Tage vor sich gehen, sind folgende. Hinter dem Ohrbläschen hebt sich das Entoderm vom Dotter ab, die Seitenplatten dringen dem entsprechend medianwärts vor und vereinigen sich in der Medianebene; dem Gesagten zu Folge berühren sie oben die untere Fläche des entodermalen Rohres, unten den Dotter (Fig. 40), soweit nicht die Endothelzellen der Herzanlage und die unter denselben gelegenen Wanderzellen zwischen den Dotter und die untere Seitenplatte sich einschieben. Auch vor dem Herzen trafen die Seitenplatten median zusammen; das dadurch entstandene mesenteriumähnliche Septum schwindet, 80 dass die beiden Pericardialhöhlen zusammenfliessen (Fig. 37); etwas später tritt letzterer Vorgang auch hinter dem Herzen ein und so wird das Herz zu einem freistehenden selbständigen Gebilde; der Hohlraum zwischen den Seitenplatten (Pericardialhöhle) wird grösser und höher und dabei nimmt das Herz, welches im vorigen Stadium sehr niedrig war, die Form eines Schlanches an, dessen vordere Wand vertikal und dessen hintere schief von hinten nach vorn Am oberen Ende des Herzens tritt das Endothel des aufsteigt. Herzens lateralwärts zwischen das Entodermrohr und die obere Seitenplatte und lässt sich bis zu dem Mesoderm des Kopfes verfolgen (Fig. 38); dieser Zusammenhang der Zellen des Herzendo-

Ļ, ,

thels mit dem Mesoderm des Kopfes, welcher, wie aus dem Obigen hervorgeht, von jeher besteht, ist in diesem Stadium und in den folgenden wieder deutlicher als im vorigen; es bilden sich da die ersten Aortenbögen aus. Das Endothel des Herzens bildet in diesem Stadium einen Sack (Fig. 38 und 39), dessen vorderes engeres Ende schief nach vorn aufsteigt, während sein unterer, breiterer, flachgedrückter Theil sich nach hinten umschlägt und nach hinten öffnet; dabei reicht die untere Lamelle etwas weniger weit nach hinten als die obere; doch ist es schwer, die Verhältnisse dieser feinen Lamellen in der Gegend der Oeffnung genau zu erkennen.

In der Herzgegend sind lateral am Rande der Seitenplatten einzelne Wanderzellen häufig zu finden (Fig. 37-40 wz), im vorigen Stadium waren sie seltener; wie ich schon oben sagte, glaube ich, dass diese Zellen von der Herzanlage stammen und von da unter der unteren Seitenplatte durch amöboide Bewegung lateralwärts hervorgewandert sind. Man findet sie grösstentheils am Rande der Seitenplatten liegend, einzelne aber auch etwas weiter vom Embryo entfernt; die letzteren sind gewöhnlich sowohl hinsichtlich des Kernes als des Zellkörpers etwas grösser.

An dem Embryo vom 16. Tage bemerkt man hinter den Kiemenspalten auf den Seitenplatten auflagernd eine Zellschichte. welche die Anlage der vorderen Extremität (Figur 41) darstellt. Die Zellen derselben treten über den Rand der Seitenplatten hinaus und zeigen ausserhalb des Randes eine sehr lockere Lagerung, so dass es mir wahrscheinlich geworden ist, dass auch von hier einzelne Zellen als Wanderzellen hinwegwandern. Wo die Anlage der vorderen Extremität entsteht, erkennt man aus Fig. 16, welche einen Hechtembryo des entsprechenden Stadiums in der Seitenansicht zeigt. Man sieht, dass das Mesoderm des Kopfes am hinteren Ende des Pericardialraumes, vor den Urwirbeln lateralwärts vordringt und eine über der oberen Seitenplatte liegende Zellenplatte erzeugt; die Zellen treten nicht allein vor den ersten Ursegmenten heraus, sondern auch in schiefer Richtung nach hinten - lateralwärts unter den ersten Ursegmenten hindurchtretend hervor; die drei ersten Ursegmente erschienen nach unten nicht scharf begrenzt. Demgemäss sehen wir an den Schnitten vom Lachs (Fig. 41) die in Rede stehende Zellmasse vorn direct übergehend in das Mesoderm des Kopfes, wobei zu bemerken ist, dass letzteres mit der oberen Seitenplatte nahe deren medianem Rande in inniger Verbindung steht, gewissermaassen verschmolzen ist (Fig. 41, rechts bei **; die linke Seite der Fig. 41 liegt etwas weiter hinten als die rechte); etwas weiter hinten trifft man die ersten Ursegmente und die der oberen Seitenplatte aufgelagerte Zellmasse kommt unter denselben hervor; sie geht nach hinten allmählich continuirlich in die obere Seitenplatte über; man sieht in Fig. 42 wie die Anlage der Brustflosse nach hinten hin als eine am Rande der Ursegmente liegende Verdickung der oberen Seitenplatte erscheint; diese verliert sich weiter hinten bald. Auf die Frage, in welcher Beziehung die Anlage der vorderen Extremität zu den ersten Ursegmenten steht, will ich hier nicht genauer eingehen. Von Seiten des Ectoderms wird die Bildung der Brustflosse durch eine parallel der Längsrichtung des Embryo gelegene (anfangs geschlossene) Falte eingeleitet. Von der Brustflosse bis zur Aftergegend wachsen die Seitenplatten rasch lateralwärts vor, während das Pericardium sich zunächst nur unbedeutend lateralwärts ausdehnt.

Die Veränderungen, welche das Herz von dem oben besprochenen Stadium des 16. Tages bis zum 20. Tage, an welchem die Blutkörperchen auftreten, durchmacht, bestehen hauptsächlich im Auswachsen der bereits angelegten Theile. Der Herzschlauch erhebt sich mehr, wächst in die Länge und krümmt sich. In Fig. 38 und 39 sahen wir noch eine ziemliche Anzahl Wanderzellen unter dem unteren Blatt des Endothelschlauches; diese Zellen werden hier spärlicher, da sie hinwegwandern; man trifft solche Wanderzellen unter der unteren Seitenplatte zerstreut vor dem Herzen und seitlich von demselben, auch besonders reichlich hinter demselben bis in die Gegend, wo die Leber angelegt wird; viele derselben sind unter dem Rand der Seitenplatten hervorgetreten und lateralwärts weiter gewandert. Auch tritt im hinteren Theil des Herzschlauches eine Anzahl Zellen auf, welche, wie ich glaube, ebenfalls solche Wanderzellen sind, die durch die Endothelwand hindurch oder von der hinteren Oeffnung des Endothelschlauches her in denselben eingetreten sind. Ich bezweifle sehr, dass diese Zellen, welche man im Herzlumen trifft, bereits an der Circulation Theil nehmen und vermuthe vielmehr, dass sie durch protoplasmatische Ausläufer unter sich und mit dem Endothel zusammenhängen. Ich glaube, dass zu dieser Zeit ein homogenes Serum circulirt, welches keine zelligen Elemente mit sich führt; freilich kann man dies beim Lachs am lebenden Thier nicht beobachten.

Digitized by Google

aber es ist diese Erscheinung bei vielen anderen Knochenfischen constatirt.

Die Kerne, welche im Dotter unterhalb des Herzens sich befinden, zeigen während der Entwicklung desselben eine rege Vermehrung; man trifft Gruppen, welche aus vielen kleinen und einem oder mehreren grösseren Kernen bestehen; die kleinen Kerne sind nicht viel grösser als die Kerne der Wanderzellen, welche an der Herzanlage sich befinden; aber trotzdem habe ich mich nicht davon überzeugen können, dass aus den Kernen des Dotters Kerne von Wanderzellen werden; man ist namentlich dann verführt dies anzunehmen, wenn der Embryo durch den Druck der schrumpfenden Eihaut oder irgend welche Manipulation gegen den Dotter gedrückt wurde; an guten Präparaten findet man die Kerne des Dotters durch eine fast homogene dünne Grenzschicht des Dotters von der Herzanlage getrennt und ist kein Bild zu finden, welches ein Austreten der Kerne des Dotters bewiese. Die kleinen Kerne im Dotter besitzen meist kein Kernkörperchen.

Ich habe nur beim Lachs die Entstehung des Herzens eingehend verfolgt; doch habe ich mehrere Schnittserien vom Hecht angesehen und Folgendes beobachtet; die Entstehung der Herzens ergibt beim Hecht ähnliche Bilder wie beim Lachs; die bei der Herzanlage sich findenden Wanderzellen sind viel zahlreicher als beim Lachs; sie bilden in den Stadien der Fig. 31 und 32 eine flache Zellenmasse, welche unter dem unteren Pericardialblatte liegt und in homologer Weise wie beim Lachs mit dem Mesoderm des Kopfes zusammenhängt.

Was die Angaben der Autoren über die Entstehung des Herzens der Knochenfische betrifft, so muss ich zunächst constatiren, dass es auch bei durchsichtigen Embryonen, wie ich mich selbst überzeugt habe, enorm schwer ist, nach Beobachtungen am lebenden Thiere eine sichere Ansicht über den Ursprung der Herzzellen zu gewinnen. Ich kann daher keinem der Autoren, welche nur am lebenden Thiere beobachtet haben, in dieser Frage eine grosse Autorität zuerkennen.

Die einzige Arbeit, in welcher durch sorgfältige Untersuchung auf Querschnitten der Ursprung der Herzanlage eruirt wird, ist diejenige von Oellacher (Nr. 40, p. 82–88). Ich halte seine Angaben, die sich auf die Forelle beziehen, grösstentheils für richtig und muss seine Darstellung vor Allen zum Studium empfehlen. Er leitet die Endothelzellen des Herzens vom Mesoderm des Kopfes ab. Ich habe frühere Stadien als Oellacher für diese Frage in Betracht gezogen und konnte über den Zusammenhang der Herzzellen mit dem Mesoderm des Kopfes einen genaueren Bericht geben.

Ueber die Entstehung des Herzens der Forelle hat neuerdings auch Hoffmann (Nr. 25 a, p. 35) Beobachtungen veröffentlicht, welche aber im Vergleich zu denen Oellacher's auf weniger eingehenden Untersuchungen basirt zu sein scheinen. Wenn Hoffmann aus Stadien, wie dasjenige seiner Fig. 9 auf Taf. 2 schliesst, dass die Endothelzellen des Herzens "durch Proliferation der Zellen des Entoderms des Parablastes entstanden sind", so muss ich entgegnen, dass erstens diese Frage nur auf früheren Stadien entschieden werden kann und dass zweitens dasjenige, was er in der Figur als Entoderm des Parablast bezeichnet, wahrscheinlich der unter dem Splanchnopleur befindliche Theil des Endothels des Herzens ist (vergl. meine Fig. 35).

Ueber die Anlage des Herzens bei Belone hat Wenckebach (Nr. 52) ausführlich berichtet; ich habe in Neapel Belone untersucht und habe das Meiste von dem, was Wenckebach beschreibt, auch selbst gesehen; Wenckebach's Beobachtungen muss ich daher zwar in den einzelnen Angaben für richtig erklären, aber seine ganze Darstellung der Frage der Herzbildung leidet daran, dass er den Antheil der Seitenplatten und den Antheil der mesodermalen Zellmasse nicht getrennt hat; es hängt dies damit zusammen, dass Wenckebach vorwiegend am lebenden Thiere beobachtet hat. Wenckebach's Fig. 9 zeigt von Belone ein ähnliches Stadium, wie meine Fig.13 vom Hecht; der "Embryonalsaum"(Es) ist das Pericardium.

Schliesslich will ich noch die Angaben Kupffer's (Nr. 36 a) erwähnen, nach welchen das Herz beim Hecht, beim Hering und beim Stichling nach demselben Schema wie das Herz des Kaninchens durch mediane Vereinigung zweier am Splanchnopleur durch Einfaltung angelegter Schläuche entstehe.

Das Resultat dieses Abschnittes lässt sich folgendermaassen kurz zusammenfassen. Das embryonale Herz ist ein Schlauch, welcher aus zwei Schichten, dem Pericardialepithel und dem Endothel bestcht; das letztere mitsammt einer Anzahl von Wanderzellen entstammt einer Gruppe von Mesodermzellen; diese Zellen sind in continuirlicher Fortsetzung des Mesoderms des Kopfes schon ehe

der Kiemendarm geschlossen ist, jederseits zwischen Entoderm und Pericardium (Seitenplatten) zu sehen; wenn das Entoderm sich zur Vollendung des Kiemendarms hinaufgezogen hat, liegen sie median in dem Zwischenraum zwischen den medianen Theilen der Pericardialplatten und lateralwärts unter der unteren Pericardialplatte; theils erzeugen sie das Endothel des Herzens, theils bewegen sie sich als Wanderzellen fort.

III. Die embryonale Circulation.

Dieser Abschnitt behandelt die embryonale Anordnung des Gefässsystemes im Rumpfe bei Perca fluviatilis, Salmo salar, Esox lucius, Belone acus und Syngnathus acus. Die meisten der hier mitzutheilenden Beobachtungen habe ich am lebenden Thiere gemacht und zwar zu der Zeit, wenn schon viele Blutkörperchen circulirten. Die Schnittserien dienten zur Controle der am lebenden Thiere constatirten Befunde, sie haben auch in einzelnen Fällen die Erkenntniss des Richtigen gefördert, aber es wäre nicht rathsam sich nur auf die Untersuchung von Schnittserien zu stützen, weil es leicht vorkommen kann, dass ein Gefäss bei der Tödtung und Härtung des Embryo sein Lumen verliert und dann auf den Schnitten nur schwer zu erkennen ist.

Ich will zuerst die Circulation beim Embryo des Barsches (Perca fluviatilis) beschreiben, da sich diese am leichtesten und vollständigsten beim lebenden Thier beobachten lässt (Fig. 2 und 3), und zwar bezieht sich die folgende Darstellung auf ein Stadium, in welchem schon Blutkörperchen circuliren.

Die beiden Aortenwurzeln, welche das Blut aus den Aortenbögen aufgenommen haben, vereinigen sich zur Aorta, welche unter der Chorda bis in die Nähe des Schwanzendes verläuft; zwischen Aorta und Chorda liegt nur der sog. subchordale Strang. Die Aorta gibt unmittelbar vor der Kopfniere ein kleines unpaares Gefäss ab, welches die zwei Glomeruli der rechten und der linken Kopfniere versorgt; gelegentlich bemerke ich, dass die Glomeruli¹) bei jedem Pulsstoss deutlich aufschwellen. Unmittelbar hinter der Kopfniere entspringt aus der Aorta eine Arterie, die Eingeweide arterie, arteria mesenterica. Früher glaubte ich zu sehen, dass

41

¹⁾ Es mag hier erwähnt werden, dass ich im Anfangstheil des Vornierengangs zu einer Zeit als die allmählich stattfindende Aufknäulung durch Bildung einer Schlinge eingeleitet war, einzeln stehende lange Cilien bemerkte.

Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. 30.

das aus den Glomerulis der Kopfniere austretende Blut in die arteria mesenterica gelangt; doch machte ich in diesem Jahre kurz ehe mein Material zu Ende ging, die Beobachtung, dass dasselbe in die Aorta zurücktritt und dass unmittelbar vor der Einmündungsstelle die Arteria mesenterica entspringt. Die Arteria mesenterica tritt auf der rechten Seite des Darmes an die Leber und verzweigt sich in anfangs zwei, später mehr Aeste, welche in die Leber ein-Wenn der Embryo einige Wochen alt ist, verläuft ein treten. starker Ast der Arteria mesenterica über dem Darm nach hinten und gibt zahlreiche Aestchen ab, welche den Darm umlaufend in die unten zu besprechende Subintestinalvene einmünden. Die Aorta gibt hinter dem After eine unpaare Arterie ab, welche, nachdem sie sich getheilt hat, den Enddarm nahe dem After auf beiden Seiten umgreift und in die Subintestinalvene übergeht; diese Arterie will ich die Analarterie nennen. In späteren Stadien läuft die Analarterie über dem Darm nach vorn und gibt zahlreiche kleine Gefässe nach beiden Seiten des Darmes ab, welche in die Subintestinalvene münden. Die Subintestinalvene verläuft unter dem Darm bis in die Nähe der Leber; da tritt sie auf die linke Seite des Darmes und läuft über den Darm hinweg nach der rechten Seite, wo sie sich abwärts wendet und dann nach links unter dem Darm hindurchtretend zur Leber gelangt. Das Blut, welches der Leber durch die Subintestinalvene und durch die oben besprochene Arteria mesenterica zugeführt wird, tritt, da die Leber etwas nach links liegt, auf der linken Seite der Dotterkugel aus; dasselbe strömt hier über den Dotter in einer halbkreisförmigen Randvene und mehreren anastomosirenden Bahnen, welche in die Randvene einmünden; die Randvene ergiesst sich in den Sinus venosus. Der Schwanztheil der Aorta geht an seinem Hinterende in die unmittelbar unter der Aorta verlaufende Vene über; diese will ich bis dahin, wo sie von der Analarterie, die median durch dieselbe hindurch geht, getheilt wird, als Candalvene bezeichnen; von der eben bezeichneten Stelle an verläuft die Vene als medianes Gefäss (Stammvene) bis in die Nähe der Eingeweidearterie; nicht weit hinter der Eingeweidearterie theilt sie sich und die beiden Aeste (Cardinalvenen) treten schief nach vorn - unten - aussen; sie gehen lateralwärts unter dem Urnierengang hindurch und laufen unter der Anlage der vordern Extremität nach vorn bis sie jederseits mit einer aus dem Kopf kommenden Vene, die als

Jugularvene bezeichnet werden muss, zum Ductus Cuvieri zusammenfliessen. Die beiden Ductus Cuvieri verlaufen medianwärts und treten von hinten oben her in den Sinus venosus ein.

Die ebengenannte mediane Vene, welche in der directen Fortsetzung der Caudalvene im Rumpf liegt und welche später in der Niere eingeschlossen ist, will ich als Stammvene bezeichnen; der Name wurde von Götte (Nr. 15, p. 759) für die Cardinalvenen bei Batrachiern gebraucht. Einige der Autoren, welche die embryonale Circulation der Teleostier beschrieben haben, nennen anstatt dieser einen Vene zwei, eine rechte und eine linke. So spricht Rathke (Nr. 44a p. 35) von einer rechten "hinteren Hohlvene", "welche das Blut des Schwanzes und der rechten Hälfte des Bauchstücks, also auch das der rechten Niere aufnimmt" und von einer linken, welche "im hinteren Ende der linken Niere entsteht und das Blut derselben, sowie überhaupt das der linken Hälfte des Bauchstücks" aufnimmt. Diese Beobachtung bezieht sich auf Blennius viviparus. K. E. von Bär (Nr. 4 u. 5) nennt die von Rathke beschriebenen Gefässe rechte und linke hintere Wirbelvene. Ich habe bei allen Knochenfischembryonen, welche ich auf Schnitten untersuchte, Salmo¹), Perca, Belone. Esox die Vene im Rumpfe median und einheitlich Um mit der gebränchlichen Bezeichungsweise im Eingefunden. klang zu bleiben, hätte ich dieselbe als median einheitliche Cardinalvene bezeichnen müssen; ich will aber der Einfachheit wegen dafür den Namen Stammvene und für die beiden aus der Theilung resultirenden Aeste die Bezeichnung rechte und linke Cardinalvene verwenden.

Freilich entsteht die Stammvene der Teleostier durch mediane Verschmelzung zweier lateraler Anlagen, insofern, wie wir unten sehen werden, die intermediäre Zellmasse aus zwei lateralen Strängen hervorgeht; aber zu der Zeit, wenn das Gefäss eine Höhlung erhält, hat die mediane Verschmelzung längst stattgefunden. Es existirt also bei Teleostiern principiell der gleiche Vorgang wie bei den Batrachiern, bei welchen die Stammvene bilateral angelegt wird, und dann im Bereich der Niere eine mediane Verschmelzung der beiden Gefässe eintritt (Götte Nr. 15). Es mag

¹⁾ Hoffmann (Nr. 26, p. 624) meint, dass beim Lachs zwei "venae cardinales posteriores" angelegt werden, "von welchen die eine frühzeitig wieder abortirt."

hier noch bemerkt werden, dass ebenso wie bei den Batrachiern die Stammvene mit der Urniere in inniger Beziehung steht (Fig. 29), und dass ebenfalls wie bei den Batrachiern die zur Kopfniere gehörige Aufknäulung des Urnierenganges in die Cardinalvene zu liegen kommt.

Von der oben beschriebenen Circulation ist diejenige erheblich verschieden, welche bei jüngeren Barschembryonen vor dem Auftreten der Blutkörperchen zu der Zeit stattfindet, wenn das Herz das Serum in Bewegung zu setzen begonnen hat¹). Die Caudalvene setzt sich noch nicht in die Stammvene fort, sondern geht mittelst zweier den Darm umgreifender Aeste in die Subintestinalvene über (Fig. 5); diese ergiesst sich auf den Dotter; es bildet sich bald eine gefässartige Verlängerung der Subintestinalvene aus, welche in der Medianebene an der Hinterseite der Dotterkugel herabläuft, etwa 1/8 der Dotterkugel umfasst und deren zellige Wand dann aufhört, so dass das Blut weiterhin frei über den Dotter strömt (Vena vitellina media). Das Herz saugt die Flüssigkeit auf, welche über den Dotter (zwischen dem Dotter und der unteren Pericardialplatte) heranfliesst. Der Sinus venosus ist anfangs nichts anderes als der Hohlraum zwischen der unteren Pericardialplatte und dem Dotter. Das Herz ist in diesem Stadium ein schwach gebogener Schlauch, dessen arterielles Ende nach hinten und dessen venöses Ende nach vorn sich öffnet; später, wenn der Kopf sich relativ zum Dotter nach vorn verschiebt, wir das arterielle Ende nach vorn gerichtet. Wenn die Subintestinalvene auf den Dotter übertritt, so zeigt sie da, wo sie abwärts umbiegt, einen in der ursprünglichen Richtung gelegenen, zwischen Darm und Dotter eindringenden spitzen Fortsatz, aus welchem vermuthlich der vordere Theil der späteren Subintestinalvene hervorgeht.

Um diesen Zustand der Circulation in den oben beschriebenen überzuführen, treten im Lauf von ein oder zwei Tagen folgende Veränderungen ein: Die Stammvene wird für die Blutflüssigkeit durchlässig und ein Theil der in ihr aufgehäuften Blutkörperchen wird weggeschwemmt. Die Verbindung der Caudalvene mit der Subintestinalvene obliterirt und demgemäss verlieren die letztere und das median

¹⁾ Man kann sich beim Barsch leicht davon überzeugen, dass vor dem Auftreten der Blutkörperchen eine wirkliche Circulation stattfindet; wenn man die Spitze des Schwanzes abschneidet, schwindet sehr bald das Lumen des Herzens in Folge der eintretenden Verblutung.

um den Dotter herumlaufende Gefäss (Vena vitellina media) den Zufluss. Es werden sodann auf dem Dotter die Randvene und einige kleinere Gefässe sichtbar; sie kommen aus der Leber hervor, sind eine Strecke weit von flachen Zellen begrenzt und zeigen weiterhin keine scharfe Begrenzung mehr. Die Randvene scheint noch zu der Zeit, wenn bereits Blutkörperchen durch dieselbe passiren, namentlich auf der vom Embryo abgewendeten Seite nur unvollständig von Zellen begrenzt zu sein und ihre zellige Wand ganz zu verlieren, ehe sie das Herz erreicht. Wenn in der Aorta bereits Blutkörperchen circuliren, strömt durch den Glomerulus der Kopfniere und die arteria mesenterica anfänglich nur Serum und tritt auch nur dieses aus der Leber in die auf dem Dottersack entstehenden Gefässe aus. Wenn dann Blutkörperchen durch die Leber und die genannten Gefässe passiren, stammen diese anfangs alle aus der arteria mesenterica, denn die Subintestinalvene zeigt zu dieser Zeit keine Circulation oder wenigstens sind keine Blutkörperchen in . derselben zu sehen. Erst viele Stunden später sieht man Blutkörperchen durch die Subintestinalvene hindurchgehen; diese kommen aus der jetzt deutlich sichtbaren arteria caudalis und werden der Leber zugeführt. Die Vena vitellina media scheint zu dieser Zeit nicht mehr zu existiren.

Wir wollen jetzt die embryonalen Gefässsysteme von Salmo, Esox, Syngnathus und Belone mit demjenigen des Barsches vergleichen. Die Aorta, die Arteria mesenterica und die Analarterien sind überall in gleicher Lage vorhanden. Von den Venen fand ich überall in derselben Weise gelagert den Ductus Cuvieri, die Vena jugularis, die Stammvene und Vena cardinalis; diejenigen Venen aber, welche auf dem Dottersack verlaufen oder mit demselben in Beziehung stehen und welche, wie wir beim Barsch soeben gesehen haben, auch im Laufe der Ontogenese beträchtlichen Veränderungen unterliegen, zeigen verschiedene Verhältnisse.

Beim Lachs findet man, wie ich aus Schnittserien festgestellt habe, um die Zeit, wenn die Blutkörperchen im Blutstrome auftreten, folgende Circulation: Die Vena caudalis ergiesst sich am After in die Subintestinalvene; später setzt sich die vena caudalis direkt fort in die Stammvene; aber zu dieser Zeit wird letztere noch durch eine compacte Zellenmasse repräsentirt; die Subintestinalvene mündet auf den Dotter, ehe sie die Leber erreicht.

Das über den Dotter strömende Blut sammelt sich in den beiden Randvenen des Gefässhofs, welche von rechts und links in den Sinus venosus einmünden. Die beiden Randvenen stehen hinten in Communication und bilden zusammen annähernd einen Kreis (Fig. 10 rv). Die Randvenen verlaufen unter dem Splanchnopleur nahe dem Rande der Seitenplatten.

Im Verlauf der weiteren Entwicklung treten dann folgende Veränderungen ein. Wenn die Stammvene durch die Wegschwemmung der sie erfüllenden Blutkörperchen durchgängig geworden ist und sich nach vorn die zum Sinus venosus führenden Cardinalvenen entwickelt haben, nimmt das Blut der Caudalvene seinen Weg durch die Stammvene, und die Verbindung mit der Subintestinalvene geht allmählich zu Grunde. Fig. 11 zeigt den Gefässverlauf in der Analgegend zu der Zeit, wenn das Blut der Caudalvene theils schon in die Stammvene, theils noch durch eine auf der linken Seite des Darmes herabsteigende Anastomose in die Subintestinalvene geht. Man sieht in derselben Figur die Analarterie, welche aus der Aorta entspringt, median die Stammvene durchsetzt und in mehrere Zweige zertheilt in die Subintestinalvene einmündet; beiläufig wil ich erwähnen, dass ich die Analarterie in dem abgebildeten Stadium ausnahmsweise in einigen Fällen doppelt gefunden habe.

Der Gefässhof umwächst die Dotterkugel. Der hintere Rand und die seitlichen Ränder desselben schieben sich über die Dotterkugel weiter in der Weise, dass der vom Gefässhof nicht bedeckte Theil der Dotterkugel allmählich auf ein an der Vorderseite der Dotterkugel vor dem Kopfe des Embryo gelegenes ovales Feld reducirt wird, welches sich immer mehr verkleinert. Während der Umwachsung gewinnt die linke Randvene gegenüber der rechten an Bedeutung. Während die rechte immer feiner und unscheinbarer wird, nimmt die linke allmählich fast alles Blut des Dotters auf und es bildet sich im Anschluss an diese ein Gefäss aus, welches in der Medianebene an der Unterseite des Dottersackes verläuft und welches von hinten und von den Seiten her die kleinen Dottergefässe sammelt. Zur Zeit des Ausschlüpfens findet die Circulation in folgender Weise statt: Die Subintestinalvene, welche das Blut aus den Verzweigungen der Analarterie und der Arteria mesenterica erhält, verläuft ganz ebenso, wie beim Barsch. Sie steigt auf der linken Seite des Darmes auf, um über denselben

hinweg zu laufen und dann in die nach rechts hin gelagerte Leber zu gehen. Ehe sie in die Leber sich ergiesst, nimmt sie noch mehrere starke Zweige der Arteria mesenterica auf (Fig. 6). Aus der Leber treten nach rechts und vorzugsweise nach hinten mehrere stärkere und schwächere Gefässe auf den Dotter über; die vielen feinen Gefässe, welche aus denselben entspringen, bilden durch reichliche Anastomosen ein ziemlich gleichmässig ausgebreitetes engmaschiges Netz auf dem ganzen Dottersack. Das Blut sammelt sich an der Unterseite des Dottersackes in einigen grösseren Venen, welche in die obengenannte mediane Vene übergehen; diese nimmt auch von den Seiten her zahlreiche kleine Gefässe auf. Wie nach dem oben Gesagten leicht begreiflich ist, wendet sich dies Gefäss ein wenig nach links und mündet von links her in den Sinus venosus ein.

Beim Hecht (zur Zeit des Ausschlüpfens) tritt das durch die Caudalvene herbeigeführte Blut grösstentheils in die Subintestinalvene über, während die Stammvene im hinteren Rumpftheil nur schwach entwickelt und nur im vorderen Rumpftheil am lebenden Thier deutlich zu sehen ist. Mehrere Analarterien entspringen in kurzen Entfernungen hinter einander aus der Aorta, anastomosiren oberhalb des Darmes und liefern mehrere kleine Gefässe, die um den Darm herum gehen und in die Subintestinalvene einmünden. Die Subintestinalvene tritt nach kurzem Verlaufe auf den Dotter tber und gelangt an die Unterseite des hinten zugespitzten Dottersackes, wo jede Gefässwand aufhört und das Blut sich frei über den Dotter ergiesst (vena vitellina media), (vergl. Aubert Nr. 3). Die Subintestinalvene nimmt, ehe sie auf den Dotter übertritt, von vorn her eine Vene auf, welche aus der Leber kommt. Das Blut, welches (vermuthlich aus der Mesenterialarterie) in die Leber gelangt, geht zum Theil durch das ebengenannte Gefäss nach hinten zur Subintestinalvene, theils nach vorn direct zu der Stelle, wo die beiden Ductus Cuvieri sich vereinigen. Das durch die Subintestinalvene auf den Dotter gelangende Blut strömt in breiter Bahn unten und seitlich über den Dotter nach vorn und gelangt an den Vorhof, der auf der linken Seite des Dotters gelegen ist. Zu der Einströmungsöffnung des Vorhofs kommt auch von oben her ein starker Strom, der das Blut beider Ductus Cuvieri herbeiführt, da die letzteren eine kleine Strecke weiter oben von rechts und links sich vereinigen. Das Blut, welches auf der rechten Seite des Dotters strömt, begibt sich zum Theil auf der vorderen Fläche des

Dotters nach der linken Seite, theils tritt dasselbe mit dem Ductus Cuvieri der rechten Seite zwischen dem Embryo und dem Dotter hindurch, um nach links zur Einströmungsöffnung des Vorhofs zu gelangen.

Ueber Syngnathus kann ich zur Zeit nur folgende Angaben machen, welche sich auf ein dem Ausschlüpfen nahes Stadium mit pigmentirtem Auge beziehen. Die Subintestinalvene erhält das Blut aus den Verzweigungen der Analarterie; sie steigt in ähnlicher Weise wie beim Barsch an der einen Seite des Darmes auf, läuft über denselben hinweg nach der anderen Seite und tritt sofort auf die Dotterkugel über; sie geht dann nahe der Medianebene um die Dotterkugel berum, um an der Vorderseite der letzteren in den Sinus venosus zu münden (vena vitellina media). Wir haben beim Barsch gefunden, dass die Subintestinalvene in die Leber sich ergiesst und wir finden hei Syngnathus ein Gefäss, welches von der Stelle beginnend, wo die Subintestinalvene auf den Dotter tritt, über dem Darm nach vorn verläuft und zur Leber führt. Dieses Gefäss nimmt zahlreiche kleine Gefässe auf, welche von dem am Darme verlaufenden Ast der Arteria mesenterica stammen und zeigt die auffallende Erscheinung, dass das Blut im hinteren Theil des Gefässes nach hinten (in die Subintestinalvene) im vorderen Theil des Gefässes nach vorn (in die Leber) fliesst. Aus der Leber tritt das Blut auf dem kürzesten Wege nach vorn in den Sinus venosus.

Bei Belone ist der Verlauf der Venen insofern ähnlich wie bei Syngnathus, als die Subintestinalvene ebenfalls auf den Dotter sich begibt und in der Medianebene um denselben herumläuft (vena vitellina media); ebenso wie bei Syngnathus mündet in die Subintestinalvene, ehe sie auf den Dotter übertritt, von vorn her eine Vene ein, deren Verlauf ich aber nach vorn nicht genauer verfolgen konnte. Belone hat die Besonderheit, dass die Ductus Cuvieri auf den Dotter tibertreten; sie kommen unmittelbar vor der vorderen Extremität seitlich aus dem Embryo hervor und laufen in einem weiten Bogen nach vorn, um vor dem Kopf des Embryo mit der medianen Dottervene zur Bildung des Sinus Es liegt nämlich bei Belone das venosus zusammenzutreffen. Herz so, dass der Vorhof nach vorn gerichtet ist und dass derselbe eine kleine Strecke vor der Kopfspitze in den Sinus venosus sich öffnet. Wenckebach (Nr. 52) hat die Lage der auf dem

Digitized by Google

Dotter verlaufenden Gefässe und des Herzens richtig beschrieben und abgebildet. Die Gefässe, welche cr Randvenen nennt, sind die Ductus Cuvieri und können den Randvenen des Lachses nur analog, nicht homolog gesetzt werden. Im Laufe der weiteren Entwicklung rücken die Ductus Cuvieri nach hinten und seitlich über den Dotter weiter und es entwickeln sich zahlreiche kleine Gefässe, welche die Ductus Cuvieri mit der medianen Dottervene und mit dem Embryo verbinden.

Die auf dem Dotter verlaufenden Gefässe haben sicherlich eine grosse Bedeutung für die Athmung und sind vielleicht auch für die Resorption des Dotters von Werth; daher findet man bei allen Teleostierembryonen, welche einen grossen Dottersack besitzen, ein Gefässnetz auf dem Dotter entwickelt; doch bildet sich dieses, wie aus dem Gesagten hervorgeht, bei verschiedenen Teleostiern an ganz verschiedenen Gefässen aus.

Ich will noch kurz die in der Litteratur über die embryonale Circulation sich findenden Angaben erwähnen.

Rathke gibt eine Darstellung der embryonalen Circulation bei Blennius viviparus (Nr. 44a p. 34 und p. 58). Dieselbe bezieht sich auf Stadien, die älter sind als die oben besprochenen. Rathke's Angaben über die im Ductus Cuvieri zusammentreffenden Venen und über die Gekrösvene (Subintestinalvene) lassen sich mit den meinigen vereinigen. Die von Rathke beschriebene Circulation auf dem Dotter ist derjenigen des Lachses ähnlich.

C. G. Carus (Nr. 10) gibt eine Beschreibung und Abbildungen von Teleostierembryonen, welche er aus aufgefundenem Laich gezogen hatte. Carus glaubt, der Laich stamme von einer Cyprinus-Art, wahrscheinlich Cyprinus dobula. Seine ganze Darstellung, insbesondere die Zeichnungen, welche die Circulation zeigen, passen auf die Embryonen des Barsches. Schon K. E. von Baer machte darauf aufmerksam, dass die von Carus beschriebenen Embryonen höchst wahrscheinlich einem Percoiden angehören (Nr. 4 p. 8 Anm.). Was die von Carus gegebene Darstellung selbst betrifft, so ist sie zwar unvollständig, aber nirgends steht sie mit der Wahrheit im Widerspruch.

K. E. von Baer (Nr. 4 p. 21, p. 24 u. ff.; vergl. auch Nr. 5 p. 300) bespricht die embryonale Circulation von Cyprinus blicca. Nach seiner Schilderung kann eine untere und eine obere Caudal-

vene unterschieden werden, von welchen die erstere zuerst erscheint und in beträchtlicher Entfernung von der Schwanzaorta verläuft. Die kleinen zwischen den Ursegmenten herabkommenden Intervertebralvenen münden ursprünglich in diese untere Caudalvene ein, bilden dann oberhalb derselben ein Netz, aus dessen obersten Strängen die unter der Schwanzaorta verlaufende obere Caudalvene hervorgeht; die untere Caudalvene und später auch die obere gehen nach vorn in zwei hintere Wirbelvenen über, deren rechte stärker entwickelt ist als die linke; diese treffen mit den vorderen Wirbelvenen (Jugularvenen) zur Bildung des Ductus Die hinteren Wirbelvenen (Cardinalvenen) Cuvieri zusammen. liegen unter der Aorta in einiger Entfernung von derselben und rücken ihr allmählich näher. Die Subintestinalvene geht in die Leber, vertheilt sich in derselben und setzt sich als Lebervene nach dem Herzen hin fort: die letztere scheint auf dem Dottersacke einige Schlingen zu bilden, sonst sind aber Gefässe auf dem Dottersack nicht wahrzunehmen, was wahrscheinlich damit zusammenhängt, dass der Dottersack klein ist und wenig am Körper hervortritt. Aus der Abhandlung von Reichert (Nr. 46) ist für uns die Abbildung und Beschreibung der embryonalen Circulation von Leuciscus dobula und die Abbildung eines Hechtembryos von Werth. Bei gelegentlichen Beobachtungen an Embryonen von Rhodeus amarus habe ich mich überzeugt, dass die Intervertebralvenen des Schwanzes, wie es Baer und Reichert ganz richtig schildern, bei den Cyprinoiden unter der Aorta ein Gefässnetz bilden, ehe sie in die Caudalvene einmünden. Wie ich hier beiläufig bemerken will, fand ich bei den Embryonen von Rhodeus amarus, die mir vorlagen, eine Circulation auf dem Dotter, welche derjenigen ausschlüpfender Lachse ähnlich war. Kleine Gefässe, welche vermuthlich ihr Blut von der Leber aus erhielten, liefen in ziemlich gleichmässiger Vertheilung vom Körper des Embryo nach der Unterseite des Dottersacks; hier mündeten sie in ein starkes medianes Gefäss, welches dann an der rechten Seite des Dottersacks zum Herzen aufstieg. Ein viel schwächeres Gefäss stieg in ähnlicher Lage auf der linken Seite des Dottersacks zum Herzen auf und eine kleine Anzahl der über den Dotter gehenden Capillaren mündete in dasselbe ein.

Vogt (Nr. 49 p. 210-239) hat eine genaue Darstellung der embryonalen Circulation des Blaufelchens (Coregonus palaea)

gegeben. Ich möchte zu derselben Folgendes bemerken. V og t sah die von der Aorta gespeisten Gefässschlingen der Glomeruli der Kopfniere (l. c. p. 214 "un très-fort remous dont la signification ne m'est pas encore entièrement démontrée"). Er gibt an, dass ursprünglich jederseits eine "hintere Dottervene" vorhanden sei, welche das Blut aus den Analarterien (zunächst ohne Vermittlung einer Subintestinalvene) erhalte; diese "hinteren Dottervenen" mögen der Randvene des Lachses entsprechen; die eine derselben (die linke) obliterire bald (l. c. p. 218), die rechte lege sich am hinteren Rumpftheile dem Darme an, werde so Subintestinalvene und trete in Verbindung mit der Leber, wo sie das Blut aus derselben aufnimmt (welches der Leber durch die arteria mesenterica zugeführt wird), um von da im Bogen über den Dotter zum Sinus venosus weiter zu gehen (l. c. p. 223). Es scheint mir, dass für die Darstellung Vogt's hinsichtlich der Entstehung der Subintestinalvene eine Prüfung durch erneute Untersuchung wünschenswerth wäre. Vogt berichtet von einer vorderen Dottervene, die von einem kleinen, durch das Auge gehenden Gefäss gespeist werde und am Ductus Cuvieri in die hintere Dottervene einmünde; sie verschwinde sehr bald; ich habe dieses Gefäss beim Lachs nicht beobachtet; allerdings ist in Betracht zu ziehen, dass man beim Lachs vor dem Ausschlüpfen die Circulation am lebenden Thier nur dann studiren kann, wenn man den Embryo aus der Eischale herausnimmt und dass dabei die Dotterkugel immer verletzt wird und ausfliesst; daher mussten meine Beobachtungen beim Lachs im Vergleich zu denen Vogt's unvollständig bleiben. Vogt erkannte, dass die venae cardinales verhältnissmässig spät entstehen und vermuthete (l. c. p. 232), dass sie im Rumpfe (bis in die Gegend der Leber) zu einem einheitlichen medianen Gefäss verschmolzen sind. Auch der Verlauf der kleinen intersegmentalen Gefässe (entspringend aus der Aorta, mündend in die Stammvene) wird ganz richtig beschrieben (l. c. p. 233).

Aubert (Nr. 3) hat die embryonale¹) Circulation des Hechtes beschrieben und abgebildet; er sah, dass das Blut durch die Sub-

¹⁾ Gelegentlich will ich erwähnen, dass Aubert (Nr. 3, p. 350) und auch Gensch (Nr. 12, p. 19) den eigentbümlichen Irrthum hegen, dass diejenige Seite des Embryo, welche unter dem Mikroskop als rechte erscheine, in Wirklichkeit die linke sei.

intestinalvene zum Dottersack gelangt und anfangs ohne in Gefässe eingeschlossen zu sein über denselben zum Herzen strömt.

Lereboullet beschrieb mit erfreulicher Correctheit die embryonale Circulation der Forelle in ihren verschiedenen Entwickelungsstufen (Nr. 38); er gibt nur wenige Abbildungen und scheint in neuerer Zeit wenig Beachtung gefunden zu haben. Auch seine Angaben über die embryonale Circulation des Hechtes und des Barsches treffen vielfach das Richtige, sind aber sehr kurz abgefasst (Nr. 39); ich erwähne nur, dass er die Wandungslosigkeit der ersten Dottergefässe beachtete.

Wenckebach (Nr. 51, p. 232) sah beim Barsch zu der Zeit, wann die Blutkörperchen in die Circulation eintreten, die Aorta, die Caudalvene und die Stammvene (vena vertebralis posterior sive cardinalis), welche er richtig als medianes Gefäss beschreibt und in welcher er die Ablösung der Blutkörperchen beobachtete. Bei Belone beschreibt er das mediane Dottergefäss und die auf dem Dotter liegenden Ductus Cuvieri (von Wenckebach als Randvenen bezeichnet); "Blennius und Syngnathus verhalten sich wie Belone; bei Gobius treten auch die drei Hauptdottergefässe auf, dieselben verzweigen sich aber nicht und es bildet sich also kein Gefässnetz auf dem Dotter" (Nr. 52, p. 243).

Ich will hier die embryonalen Circulationsverhältnisse im Rumpf der Teleostier, soweit sie bekannt sind, übersichtlich zusammenstellen. Nachdem sich die beiden Aortenwurzeln unter der Chorda zur Aorta vereinigt haben, zweigt sich bald ein medianes Gefäss, die Arteria mesenterica ab, aus welcher Zweige zur Leber und ein an der Dorsalseite des Darmes nach hinten verlaufendes Gefäss hervorgehen (Fig. 6). In der Nähe des Afters gibt die Aorta eine oder mehrere Analarterien ab; der Hauptast der Analarterie verläuft an der Dorsalseite des Darmes nach vorn. Die Aorta geht bis in die Nähe des Schwanzendes. Unter derselben verläuft die Caudalvene; die directe Fortsetzung derselben nach vorn ist die Stammvene (median vereinigte Cardinalvenen) (Fig. 2, 3, 11); die Stammvene theilt sich eine kurze Strecke hinter der Kopfniere in die beiden Cardinalvenen, welche mit den Jugularvenen zusammentreffend die Ductus Cuvieri bilden. Ich habe keinen Grund, die von mehreren Autoren vertretene Auffassung zu bestätigen, dass die Stammvene die eine der Cardinalvenen sei, zu

deren Gunsten die andere obliterire. Da die Stammvene anfänglich nicht durchgängig ist und bei manchen Teleostiern auch später keine beträchtliche Weite erreicht, geht das Blut der Caudalvene anfänglich immer und in manchen Fällen (Hecht) zum Theil auch später noch in die Subintestinalvene; diese letztere nimmt in allen Fällen das Blut auf, welches durch die Analarterien dem Darme zugeführt wird. Beim Barsch und beim Lachs geht die Subintestinalvene zur Leber, nachdem sie an der linken Seite des Darmes aufgestiegen, über den Darm hinweggegangen und auf der rechten Seite des Darmes herabgelaufen ist; der vordere Theil der Subintestinalvene nimmt die Verzweigungen der Arteria mesenterica auf, soweit diese nicht direct zur Leber gehen. Wenn die Subintestinalvene zur Leber geht, so kann das Blut aus der Leber auf vielen Bahnen austreten, welche entweder (Barsch) sich alle nach einer Seite wenden und auf dieser Seite durch eine Randvene gesammelt werden, oder (Lachs) nach hinten und nach beiden Seiten gehen und jederseits in einer Randvene sich vereinigen. Beim Lachs und beim Barsch ergiesst sich die Subintestinalvene in den jüngsten Stadien der Circulation auf den Dotter: dies Verhältniss bleibt bei vielen anderen Teleostiern für die ganze embryonale Circulation bestehen; in letzterem Fall ist (bei Syngnathus, bei Belone?) ein zur Leber gehendes Gefäss nachgewiesen, welches sich von der Subintestinalvene da abzweigt. wo diese auf den Dotter mündet und welches die Verzweigungen des Darmastes der Arteria mesenterica aufnimmt : insofern verhält sich also dies Gefäss wie der vordere Theil der Subintestinalvene des Lachses oder Barsches. Bei allen Teleostiern, bei welchen die Subintestinalvene direct auf den Dotter sich ergiesst, fliesst das Blut median in einer mehr oder weniger breiten Bahn (vena vitellina media) um die Dotterkugel herum (Hecht, Syngnathus, Belone, Blennius, Gobius u. a.).

Die hier gegebene Darstellung der Circulation bedarf namentlich insofern der Vervollständigung, als erstens noch mehr Species in den Kreis der Betrachtung gezogen und zweitens mehrere der hier besprochenen Species, namentlich Syngnathus und Belone, eingehender untersucht werden müssen.

Wenn ich schliesslich auf Grund der embryologischen Beobachtungen eine Hypothese über das phylogenetisch primitive Gefässsystem der Teleostier resp. ihrer Vorfahren aussprechen soll, so möchte ich dieselbe im Anschluss an Balfour¹) (Nr. 6, p. 234) etwa folgendermaassen formuliren. Es existirte ausser dem dorsalen Gefäss (Aorta) ein ventrales, welches im ventralen Mesenterium verlief; dasselbe ist durch die Caudalvene, die Subintestinalvene und die Vena vitellina media repräsentirt und das Herz liegt in seiner directen Fortsetzung; das Gefäss ist ebenso wie das Herz ein Hohlraum zwischen den ventralen Rändern der unter dem Darm sich nähernden Seitenplatten. Da das ventrale Gefäss, wie auch das dorsale ursprünglich im Sinne eines schizocoelen Hohlraumes aufzufassen ist, so wird dasselbe in den Fällen, in welchen ein grosser Dotter eine beträchtliche Entfernung der ventralen (lateralen) Ränder der Seitenplatten herbeigeführt hat, durch den ganzen Hohlraum dargestellt, der sich zwischen diesen Rändern befindet, innerhalb dessen das Blut in dessen ganzer lateraler Ausdehnung (Hecht) oder in schmälerer auf dem Dotter eingegrabener Bahn (Belone) nach vorne zum Herzen strömt (vena vitellina media). Ich glaube jedoch, dass man hinsichtlich der Subintestinalvene vom After bis zum Dottersack am sichersten behaupten darf, dass sie ein Theil des primitiven ventralen Gefässes sei, während schon sehr schwer zu entscheiden ist, ob dessen Fortsetzung nach vorn in der Richtung der Vena vitellina media (unter dem Dotter), oder in der Richtung des späteren weiteren Verlaufs der Subintestinalvene (über dem Dotter), zu suchen sei; doch scheint diese Entscheidung von geringem Werth zu sein in Anbetracht, dass der Dotter eine coenogenetische Acquisition neueren Datums ist. Unter Berücksichtigung der Verhältnisse bei Amphioxus müsste angenommen werden, dass das ursprüngliche ventrale Gefäss unter dem Darm verlief, dann (über den Darm hinweglaufend?) zur Leber ging, hier ein Capillarnetz bildete und von da zum Herzen gelangte.

IV. Die Entstehung der Gefässe auf dem Dottersack.

Zuerst will ich angeben, in welcher eigenthümlichen Weise die Gefässe auf dem Dottersack des Hechtes entstehen; es liegt

Digitized by Google

¹⁾ Nach Balfour existirt bei den Selachiern eine Caudalvene, welche unter dem postanalen Darm sich anlegt, anfänglich am Enddarm sich spaltet denselben umgreift und als Subintestinalvene sich fortsetzt. Ebenso wie bei Teleostiern entwickeln sich die Cardinalvenen erst später und obliterirt dann die Verbindung der Caudalvene mit der Subintestinalvene.

hiertiber die Arbeit von Aubert (Nr. 3) vor, welche ich hinsichtlich der Schilderung und Abbildung der in das Auge fallenden Bilder wohl bestätigen kann, aber hinsichtlich der Herleitung der ersten Blutkörperchen nicht für ganz correct halte.

Ehe noch am lebenden Embryo eine Spur von Circulation zu erkennen ist, treten auf dem Dotter, namentlich in der Nähe des Kopfes reichlich Wanderzellen von amöboider Form auf; diese kommen unter den Pericardialplatten hervor, welche deutlich an den Seiten des Kopfes zu sehen sind (Fig. 12 und 13) und wandern allmählich über den ganzen Dotter. Ich habe schon oben (p. 617) für den Lachs angegeben, dass bei der Entstehung des Herzens eine Anzahl indifferenter mesodermaler Zellen unter die untere Pericardialplatte zu liegen kommt, und dass diese Zellen als Wanderzellen lateralwärts hervortreten. Dasselbe findet, wie ich aus den Schnittserien ersehen habe, in noch ausgiebigerer Weise beim Hecht statt. Während die Wanderzellen über den ganzen Dotter sich vertheilen, wird das Herz sichtbar und entsteht eine Circulation eines keine Blutkörperchen führenden Serums; die über den Dotter strömende Flüssigkeit bewegt einige der Wanderzellen, die nur an einem Punkte fixirt sind und frei in die Flüssigkeit hineinragen, hin und her und kann auch ausnahmsweise eine Zelle losreissen und zum Herzen führen. Zwei Tage nach dem Erscheinen der Wanderzellen sieht man im Blutstrom runde Blutkörperchen, erst spärlich, bald aber reichlich. Wie ich weiter unten (p. 652) darlegen werde, sind diese Blutkörperchen in der Aorta in den Blutstrom gelangt.

In Fig. 12, welche nach dem lebenden Embryo gezeichnet ist, sieht man links an der Seite des Embryo einen breiten Saum, welcher höchst wahrscheinlich durch die ohne Lumen aufeinanderliegenden Seitenplatten gebildet ist; die rechte Seite derselben Figur entspricht einem ein wenig ältern Stadium, in welchem die Pericardialplatten anfangen durch Flüssigkeit getrennt zu werden und daher heller erscheinen. In Fig. 13, welche ebenfalls durch Beobachtung des lebenden Embryo in der Eischale gewonnen ist, sieht man rechts unter dem scharf begrenzbaren Pericardium eine Masse von Zellen, welche im Begriff stehen, lateralwärts hervorzuwandern; die linke Seite des Embryo zeigt diesen Vorgang in etwas weiter vorgerticktem Stadium. Eine Seitenansicht eines ähnlichen Embryos zeigt Fig. 16; man sieht hier auf dem Dotter die Wanderzellen und zwischen Dotter und Embryo das Herz, dessen Wand aus dem Endothel und dem Pericardialblatt besteht; in solchem Stadium bemerkt man schon Pulsationen des Herzens; einen Tag später findet man das durch Fig. 19 dargestellte Bild; man sieht auf dem Dotter Wanderzellen, welche sich grossentheils in Pigmentzellen umwandeln, und ferner zahlreiche Blutkörperchen; die Pfeile deuten die Richtungen an, in welchen der Zufluss des Blutes erfolgt und die beigesetzten Buchstaben bedeuten, dass bei a der intensivste, bei b u. c ein schwächerer und bei d ein ganz langsamer Strom zu bemerken ist. Die in das Herz eintretenden Blutkörperchen sind von den fixen Wanderzellen nicht in jedem Fall mit Sicherheit zu unterscheiden; erstere sind zwar meistens rund, letztere länglich oder in Folge amöboider Bewegung unregelmässig gestaltet, doch kommen unter den ersteren längliche, unter den letzteren runde Formen vor.

Der Blutstrom wird dem Dotter durch die Subintestinalvene zugeführt; er ist an der Hinterseite des Dottersacks eine kurze Strecke weit von zelliger Wandung umschlossen, fliesst aber von hier ab frei über die Dotterkugel; nur die Peritoneal- und die Pericardialplatten bilden für ihn an den Seiten des Körpers eine Grenze. Die Blutkörperchen, welche über den Dotter schwimmen, sind nur in ganz langsamer Bewegung, was leicht daraus zu erklären ist, dass hier die Blutbahn sehr weit ist, während das zuführende wie auch das abführende Gefäss verhältnissmässig eng sind; man sieht häufig Blutkörperchen einzeln oder in Gruppen auf dem Dotter ganz ruhig liegen, die dann später wieder weiter geschwemmt werden. Die Hauptmasse des Blutes strömt an der Unterseite des Dottersacks, nahe der Medianebene auf der linken Seite (die venöse Oeffnung des Herzens ist ja ebenfalls nach links gerichtet); schon vor dem Beginn der Circulation der Blutkörperchen war diese Bahn dadurch bemerkbar, dass die Wanderzellen hier häufiger als auf dem übrigen Dottersack zu finden waren.

Nach dem Ausschlüpfen treten während der folgenden Tage in dem über die Dotterkugel fliessenden Blutstrom Inseln auf, die mehr oder weniger vollständig von Wanderzellen umgrenzt sind; eine solche Insel ist anfangs niedrig, so dass manchmal noch ein Blutkörperchen über dieselbe hinweggetrieben wird, aber bald erhebt sie sich mehr und es wird durch solche Inselbildung der ursprünglich einheitliche Strom allmählich in viele Arme zerlegt.

(Siehe Aubert Nr. 3, Fig. 5 u. 6.) Man könnte beim Hecht wie auch beim Barsch und bei anderen Teleostiern die derartigen Erscheinungen wohl erklären, durch die Annahme, dass der Blutstrom Substanzen aus dem Dotter herauslöst und dass er daher auf dem Dotter Rinnen zu graben im Stande ist. Die Inselbildung auf dem Dottersack des Hechtes beginnt am hintern Theile des Dottersacks und schreitet nach vorn vor; rechts erfolgt sie rascher als links. In welcher Weise die einzelnen Bahnen von Zellen umschlossen und dadurch zu wirklichen Gefässen werden, dies habe ich nicht genauer verfolgt, ich zweifle aber nicht, dass es in ähnlicher Weise, wie Wenckebach (Nr. 52) den Vorgang bei marinen Teleostiern darstellt, durch die Betheiligung der Wanderzellen geschieht. Soviel ist leicht zu constatiren, dass den Rändern der entstehenden Inseln flache Zellen, vermuthlich abgeflachte Wanderzellen sich anlegen, welche die Rinnen auskleiden. Ein grosser Theil der Wanderzellen verwandelt sich in Pigmentzellen.

Beim Barsch habe ich beobachtet, dass ebenfalls vor dem Auftreten der Circulation Wanderzellen auf den Dotter sich begeben, deren Ursprungsstätte am Herzen unter der unteren Pericardialplatte zu liegen scheint. Viele dieser Wanderzellen entwickeln Pigment. Wie beim Hecht strömt anfangs das Blut dem Dottersack durch die Subintestinalvene zu, wird an der Hinterseite des Dottersacks eine kurze Strecke weit durch ein aus flachen Zellen bestehendes Gefäss geleitet und tritt aus diesem heraus, um sich, ohne von einer Gefässwandung umschlossen zu sein, auf einer median um den Dotter herumlaufenden Bahn zum Herzen zu begeben; diese Bahn ist ein bevorzugter Aufenthaltsort der Wanderzellen; sie obliterirt bald (s. p. 627). Die Randvene und die anderen Gefässe, welche das von der Leber kommende Blut über die linke Seite des Dotters zum Herzen führen, scheinen, wenn sie anfangen sichtbar zu werden, keine continuirliche Zellenwandung zu besitzen; insbesondere scheint die Randvene nach der äusseren Seite ohne zellige Begrenzung zu sein; doch wird die Zellwandung allmählich continuirlich und die dann später entstehenden Seitensprossen der Gefässe bilden sich in gewöhnlicher Weise von der bestehenden Gefässwand aus (s. p. 641).

An Belone habe ich ebenfalls die Bildung der Gefässe auf dem Dottersack verfolgt. Vor Kurzem hat Wenckebach (Nr. 52), welcher längere Zeit als ich in Neapel bei diesen Beobachtungen

Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. 30.

639

verweilen konnte, eine ausführliche Darstellung der hier zu beobachtenden interessanten Gefässbildung gegeben, welche ich, soweit meine Beobachtungen reichen, bestätigen kann. In ganz ähnlicher Weise, wie ich es beim Hecht gesehen habe, ist ein "Embryonalsaum" (Wenckebach) sichtbar, welcher den Seitenplatten entspricht (Fig. 1); die ursprünglich aufeinanderliegenden obere und untere Seitenplatte werden im Bereich des Pericardiums durch Flüssigkeit getrennt (Es in Wenckebachs Fig. 9 zeigt das Pericardium). Ehe dies geschieht, treten um den Kopf des Embryo zahlreiche Wanderzellen auf (Fig. 1); es hat den Anschein, als ob sich diese Zellen von dem Embryonalsaum ablösen, aber ich möchte eher glauben, dass sie unter demselben hervorkriechen; ich halte es für wahrscheinlich, dass diese Zellen ebenda ihren Ursprung haben, wo wir beim Lachs und beim Hecht die ersten Wanderzellen entstehen sahen, nämlich unter der unteren Pericardialplatte; aber es scheinen auch in der Gegend der Augenblasen und ferner am hinteren Theil des Embryo, sowie an dem Keimwulste¹), der das schon ziemlich verkleinerte Dotterloch umgibt, Wanderzellen hervorzutreten, die, wie ich vermuthe, mesodermalen Ursprungs sind, deren Entstehung ich aber nicht genauer kenne. Ein grosser Theil der Wanderzellen entwickelt schwarzes oder gelbes Pigment in Form feiner Körnchen, die sich im Körper der Zellen ablagern. Fig. 21 und Fig. 52 zeigen einige Wanderzellen, von welchen zwei Pigment enthalten. Man sieht, dass die Bewegung der Zellen unter Bildung sehr feiner Pseudopodien erfolgt. Was nun die Bildung der Gefässe betrifft, so ist die vena vitellina media (das Gefäss, welches vom Hinterende des Embryo in der Medianebene um die Dotterkugel läuft) anfangs eine flache Rinne ohne zellige Begrenzung; dann bemerkt man Wanderzellen am Boden und an den Rändern dieser Rinne und allmählich entsteht ein geschlossenes Gefäss. Ohne Zweifel sind es, wie Wenckebach mit Recht behauptet, die Wanderzellen, welche die Gefäss-Ferner entstehen Gefässe längs des Randes der wand bilden. Pericardialplatten von hinten nach vorn wachsend, nämlich die Ductus Cuvieri (Wenkebach's Randvenen). Wenckebach schildert die Entstehung dieser Gefässe in ähnlicher Weise wie

¹⁾ Nach Kupffer (Nr. 36, p. 264) scheint beim Stichling diese Stelle für die Entstehung der Wanderzellen von besonderer Bedeutung zu sein.

diejenige der Vena vitellina media; mir gelang es nicht, den Bildungsmodus dieser Gefässe mit Sicherheit zu erkennen.

Von den drei bisher besprochenen grossen Gefässen aus bilden sich zahlreiche Gefässbögen und Communicationen und man kann die Entstehungsweise dieser kleinen Capillaren sehr gut verfolgen. Ich will hier nur kurz angeben, wie ich mir nach meinen Beobachtungen den Vorgang vorstelle, ohne über diese Fragen in eine Discussion einzutreten. Eine kurze Darstellung eben dieser Vorgänge bei Belone gibt Wenckebach (Nr. 52 p. 242); über die Capillaren überhaupt siehe die Darstellungen von Götte (Nr. 15 p. 505), von Ziegler (Nr. 56 I. Theil p. 124) und die an letzterer Stelle citirte Litteratur.

Der Modus, wie sich neue Capillaren anlegen, ist mir bei Belone und bei Perca folgendermaassen erschienen. Viele (alle?) Zellen der Gefässwandung besitzen pseudopodienartige feine Fortsätze, welche von der Gefässwandung aus in verschiedenen Richtungen über den Dotter ausstrahlen. Wenn zwischen zwei Capillaren oder zwei Stellen derselben Capillare eine Verbindung entsteht, so wird dies dadurch eingeleitet, dass ein solcher feiner pseudopodienartiger Fortsatz einer Zelle mit demjenigen einer andern Wandzelle verschmilzt; eben diese Fortsätze nehmen an Dicke zu und scheinen auf die Zelle einen Zug auszutiben, so dass sie zurückrückt und eine zeltförmige Erhebung (trichterförmige Ausziehung) der dünnen Gefässwand erzeugt. Die Spitze des trichterförmigen Hohlraums dringt nun weiter in die Zelle ein, so dass sie aus einer endständigen zu einer wandständigen wird, und setzt sich allmählich in den feinen Protoplasmafaden fort, welcher die beiden Zellen vereinigt; indem die feinen Hohlräume, welche von beiden Seiten herandringen, zur Vereinigung gelangen, ist eine Capillare entstanden; diese erweitert sich, führt aber zuerst nur Serum und es dauert einige Zeit, bis Blutkörperchen durch dieselbe hindurch gehen. Der soeben besprochene Fall ist der einfachste; meist stehen die beiden Zellen der Gefässwände nicht direct, sondern nur vermittelst einer oder mehrerer Wanderzellen in Verbindung. Die Erscheinungen, welche in diesem Fall zur Bildung der Capillare führen, sind die gleichen wie im vorigen; es entsteht an dem Gefäss eine trichterförmige Ausziehung und von dieser aus setzt sich das Lumen allmählich in den Körper der ursprünglichen Wandzelle fort, die an der Spitze des Trichters liegt, schreitet von da nach der Wanderzelle fort, dringt durch diese hindurch und begegnet dem Lumen, welches von dem anderen Gefäss her sich entwickelt; es können sich nach demselben Princip mehrere Wanderzellen zwischen die beiden Zellen der Gefässwände einschieben. Man trifft manchmal an der Spitze der trichterförmigen Erhebung keinen kernhaltigen Zellkörper, sondern nur eine kleine Menge von Protoplasma; ich vermuthe, dass der zugehörige übrige Zellkörper mit dem Kern in der Fläche der trichterförmigen Erhebung liegt und daher scheint mir dieser Fall von den obigen nicht wesentlich verschieden. Es mag auch vorkommen, dass sich eine Wanderzelle an die Gefässwand anlagert und ebenso, wie es oben von den Wandzellen geschildert ist, die Bildung einer neuen Capillare einleitet. Dass Wanderzellen, welche nicht mit Gefässen zusammenhängen, einen Hohlraum umschliessen, der nachträglich mit dem Lumen eines Gefässes in Verbindung tritt, wie dies Wenckebach angibt, davon habe ich mich nie mit Sicherheit überzeugen können; ich glaube, dass die Bildung des Hohlraums immer von dem schon bestehenden Gefässlumen ausgeht und intracellulär fortschreitet.

Die Resultate dieses Abschnittes zusammenfassend möchte ich constatiren, dass ich durch Betrachtung der an der Oberfläche des Dotters sich abspielenden Vorgänge keinerlei Stütze gefunden habe für die Ansicht, dass die Blutkörperchen auf dem Dotter entstehen, und dass ich die auftretenden Wanderzellen aus dem Embryonalkörper ableite; die Blutkörperchen werden durch das Serum herbeigeführt; die Gefässe auf dem Dottersack sind anfangs Bahnen zwischen dem Dottersack und dem Ectoderm oder zwischen dem Dottersack und dem Splanchnopleur; meistens besitzen sie anfangs wenigstens theilweise keine selbstständige Wandung und sind dann morphologisch als einfache Spalträume¹) zwischen den übrigen Organen (schizocoele Hohlräume) aufzufassen; sie werden allmählich von Wanderzellen (Mesenchymzellen) begrenzt. Häufig entsteht entsprechend der Bahn der über den Dotter strömenden Flüssigkeit eine Rinne auf dem Dotter, welche durch Wanderzellen allmählich ausgekleidet und zum Rohr geschlossen wird.

Digitized by Google

¹⁾ Die Gefässe überhaupt sind als ein System schizocoeler Hohlräume aufzufassen; es sind Hohlräume zwischen den übrigen Organen oder Spalträume im Bildungsgewebe (Mesenchym); die obengenannten Dottergefässe stammen direct vom Blastocoel, denn der Raum zwischen dem Ectoderm und der Dotterkugel ist die Furchungshöhle (s. Fig. 8).

V. Die Herkunft der Blutkörperchen.

Zunächst soll die Herkunft der Blutkörperchen bei Lachsembryonen besprochen werden.

Nachdem das Herz sich gebildet und die Circulation eines keine Zellen führenden Serums sich eingerichtet hat, treten innerhalb sehr kurzer Zeit eine sehr grosse Menge von Blutkörperchen in die Circulation ein. Diese Blutkörperchen entstammen, wie ich schon früher (Nr. 54, p. 47) angegeben habe, einer median zwischen Chorda und Darm gelegenen Zellmasse von rundem oder ovalem Querschnitt, welche in der Gegend des späteren Afters beginnt und nach vorn bis zur Kopfniere sich erstreckt. Dieser Zellstreifen ist schon von Oellacher beschrieben und als "intermediäre Zellmasse"¹) bezeichnet worden; Oellacher glaubt, dass dieselbe "als wahre Darmfaserplatte sensu verbi penitiore das Stroma für die Urniere und den Darm liefere", aber er bespricht keine Befunde, welche diese Behanptung belegen.

Betrachten wir zunächst die intermediäre Zellmasse an einem Embryo vom 16. Tage (bald nach dem Schluss des Blastoporus; entspricht etwa Oellacher's Embryo vom 34. Tage. Vergl. Nr. 40, Taf. IV, Fig. XVII u. XVIII). Wir können an demselben folgende Abschnitte unterscheiden: 1. Kopftheil von der Spitze des Embryo bis zum ersten Ursegment (welches hinter dem Ohrbläschen in geringer Entfernung von demselben liegt); 2. Brusttheil von da bis zur Kopfniere (inclusive); 3. Bauchtheil von da bis zu der Gegend wo später der After sich bildet; 4. Schwanztheil von da bis an das Hinterende des Embryo.

Am Ende des Schwanztheils befindet sich der aus undifferenzirten Zellen bestehende Schwanzknopf²), welcher in diesem Stadium schon

2) Dieser Knopf entsteht an derjenigen Stelle, wo der Blastoporus sich schliesst und geht aus der Verschmelzung der Schwanzknospe (Oellacher) und des Randwulstes hervor. Im vorderen Theile dieses Knopfes liegt die Kupffer'sche Blase; die Chorda tritt an der Kupffer'schen Blase in Verbindung

¹⁾ Die intermediäre Zellmasse hat neuerdings beim Lachs auch C. K. Hoffmann (Nr. 26, p. 622 und 624) erwähnt, ohne, wie es scheint, die Oellacher'schen oder meine diesbezüglichen Angaben zu kennen. Hoffmann spricht vermuthungsweise aus, dass dieselbe theilweise zur Bildung embryonaler Blutzellen diene.

ein wenig vom Dotter abgehoben ist (Fig. 51). Im Schwanztheile findet man das Medullarrohr, die Chorda, das Entoderm, welches den Schwanzdarm anlegt, die Ursegmente, deren mediane (der Chorda anliegende) Zellen schon deutlich als Muskelzellen differenzirt sind und die Seitenplatten, welche meist nur schwer als getrennte Blätter zu erkennen sind; im Schwanztheil berührt das Entoderm längs der Medianebene die Chorda und zwar direct, da auch der Subchordalstrang bei diesem Stadium im Schwanz noch nicht entwickelt ist (Fig. 45).

Ein Schnitt durch den Rumpftheil (Fig. 43) zeigt das Medullarrohr, die Chorda, die Seitenplatten und Urnierengänge; man bemerkt ferner die den Ursegmenten entsprechenden Muskelplatten, deren median gelegene Zellen schon deutlich als Muskelzellen differenzirt sind. An der unteren Fläche der Muskelplatten findet man eine Schichte etwas abgeflachter oder lockerer Zellen, welche ich als Bildungsgewebe bezeichne; zwischen diesem, dem Darm und den Seitenplatten liegt die schon oben genannte intermediäre Zellmasse (Oellacher); diese ist von ovalem oder rundem Querschnitt und der Habitus der median gelegenen Zellen lässt deutlich erkennen, dass sie aus der Verschmelzung zweier lateraler Streifen hervorgegangen ist. In der Gegend der Kopfniere verschmälert sich die intermediäre Zellenmasse und endet, während das Bildungsgewebe zwischen Chorda, Muskelplatten, Darm und Seitenplatten soweit nach vorn verfolgt werden kann, bis dasselbe am Vorderende der Reihe der Muskelsegmente in das Mesoderm des Kopfes übergeht. Am Hinterende des Rumpfes findet man das Bildungsgewebe und die intermediäre Zellmasse median getheilt durch den Darm (Fig. 44); an etwas älteren Embryonen ist auch hier die mediane Vereinigung erfolgt. Embryonen des vorhergehenden Tages (Fig. 34, Querschnitt durch den Rumpf) zeigen, dass die mediane Vereinigung der genannten Gebilde durch den ganzen Rumpf von vorne nach hinten in dem Maasse erfolgt, als

Digitized by Google

mit dem Entoderm und verliert gleich darauf die Abgrenzung gegen das Medullarrohr; am Hinterende der Kupffer'schen Blase ist die Chorda nicht mehr als discretes Gebilde zu erkennen; das Medullarrohr ist (als kielförmige Einstülpung des Ectoderms) noch einige Schnitte weiter zu verfolgen. Aus dem zoologischen Institut in Strassburg wird demnächst eine vergleichende Darstellung dieser Verhältnisse hervorgehen.

das Entoderm von der Chorda (resp. dem Subchordalstrang) sich trennt und entfernt.

Es wäre hier zu besprechen, wie die intermediäre Zellmasse und das Bildungsgewebe entstehen und wie sie sich zu den Ursegmenten verhalten. Diese Frage ist bei den Knochenfischen besonders schwer¹) zu lösen und ich behalte mir eine ausführliche Darstellung der bezüglichen Verhältnisse für eine später einmal vorzunehmende vergleichende Bearbeitung der Differentiation des Mesodermstreifens vor, welche von den Selachiern ausgehen muss. Für die intermediäre Zellmasse steht fest, dass zu der Zeit, wenn in dem Mesodermstreifen die Ursegmente und die Seitenplatten erkennbar werden, zwischen diesen beiden Gebilden ein undifferenzirter Streifen von Zellen bleibt, welcher später medianwärts unter die Ursegmente rückt und sich median unter der Chorda mit dem Streifen der anderen Seite vereinigt; diese Entstehung der intermediären Zellmasse ist von Oellacher (Nr. 40, p. 76, 77 und 102) beobachtet und später auch von mir gesehen worden (Nr. 54 p. 46).

Das Bildungsgewebe wächst, wie ich glaube, am hinteren Rande der unteren Fläche jedes Ursegmentes aus demselben medianwärts hervor (vergl. Fig. 48, 49, 50 und die zugehörige Figurenerklärung). Im Verlauf der weiteren Stadien wird es immer deutlicher, dass das Bildungsgewebe mit der Medianseite des unteren Hinterendes jedes Ursegmentes in Verbindung steht und von da Nachschub erhält (vergl. Fig. 46 u. Fig. 15). Eine analoge Erscheinung zeigt in diesen späteren Stadien das obere Hinterende jedes Ursegmentes, indem von da Wanderzellen sich ablösen, welche die "Membrana reuniens superior" und Gewebe in der Rückenflosse liefern. Es ist in der Hauptsache genau, wenn man kurz sagt: jedes Ursegment gibt an seinem unteren, wie an seinem oberen Ende in der Richtung nach hinten Bildungsgewebe (Wanderzellen, Mesenchym) ab.

Ueber die Homologisirung des Bildungsgewebes kann kein Zweifel sein. Die Hauptmasse des Ursegmentes der Teleostier liefert Muskulatur (vergl. die Andeutungen der muskulösen Differentiation der Zellen in Fig. 46 und Fig. 20); sie bildet die Muskelplatte. Bei anderen Wirbelthieren ist diese Muskelplatte relativ

645

¹⁾ In Folge der compacten Lagerung der Keimblätter und der eigenthümlichen Knickung der Ursegmente.

kleiner und es bleibt, wenn sie sich im Ursegment differenzirt, eine massige undifferenzirte Zellmasse, die sich dann von den Seiten her zwischen Chorda und Darm hineindrängt; letztere erzeugt die Anlagen der Wirbelkörper, der unteren und der oberen Bögen und in ihr entwickeln sich die Aorta und die Cardinalvenen. Kölliker nennt dieselbe "eigentliche Urwirbel" (Nr. 29a S. 215), Götte "interstitielles Bildungsgewebe" (Nr. 15 S. 490). Sie ist natürlich das Homologon dessen, was ich oben Bildungsgewebe genannt habe. Ich habe diesen Ausdruck für passend gehalten und von Götte übernommen, weil in der That aus diesem Gewebe noch sehr Verschiedenartiges gebildet wird, während die übrigen Gewebe schon ihren bestimmten histologischen Character haben; andererseits könnte die Bezeichnungsweise Köllikers zu Verwechslungen Veranlassung geben.

Die intermediäre Zellenmasse, welche bei einigen oder vielleicht bei allen Knochenfischen vorkommt, ist eine Eigenthümlichkeit derselben, für die nach den Darstellungen der Autoren kein Homologon bei einer anderen Abtheilung der Wirbelthiere zu finden ist; sie kann als ein Gefäss aufgefasst werden, welches als eine solide Zellmasse angelegt wird, deren periphere Zellen die Gefässwand liefern, deren centrale als Blutkörperchen weggeschwemmt werden; ein solcher Vorgang ist ja von den Dottergefässen des Hühnchens längst bekannt.

Ich glaube, dass man die intermediäre Zellmasse vom Bildungsgewebe nicht trennen darf, denn, wenn das Gefäss ohne Inhalt angelegt würde, so müsste es, ebenso wie die Aorta als ein Gebilde des Bildungsgewebes erscheinen. Die Einlagerung der Zellen zog die massige, compacte und scheinbar selbständige Anlage des Organs nach sich, ist aber ohne principielle Bedeutung. Ich bin auch keineswegs sicher, ob nicht jedes Ursegment an einer bestimmten Stelle mit der intermediären Zellmasse von Anfang an in continuirlichem Zusammenhang steht.

Wir wollen jetzt das weitere Schicksal der intermediären Zellmasse verfolgen.

Das Darmblatt hat sich, während es sich von der Chorda entfernte, medianwärts zusammengezogen und zu einem vollständigen Rohr geschlossen; dieser Vorgang erfolgt im Rumpf von vorn nach hinten (vergl. Fig. 43 und 44), verzögert sich aber in der Lebergegend; wo er sich vollzogen hat, da liegt die untere

Seitenplatte durchweg dem Dotter direct auf; der mittlere Theil der Seitenplatten, der an das Darmrohr und die intermediäre Zellenmasse grenzt, steht mehr oder weniger aufrecht und wird als Mittelplatte bezeichnet. Die intermediäre Zellenmasse fängt nun an, zwischen Mittelplatte und Darm abwärts vorzudringen, bis sie auf den Dotter aufstösst (17. Tag, der Vorgang kann im vorderen Rumpftheil schon etwas früher beginnen s. Fig. 43 vom 16. Tage); dies geschieht an Stellen des Bauchtheils, für deren Lage ich keine Gesetzmässigkeit gefunden habe. Am folgenden Tage hat sich eine Zellenmasse unter die untere Seitenplatte geschoben, welche eine schmale zwischen Darm und Mittelplatte hindurchgehende Verbindung mit der intermediären Zellmasse besitzt. So treten an mehreren Stellen des Bauchtheils sowohl rechts als links Zellmassen auf den Dotter über: diese Zellmassen rücken unter der unteren Seitenplatte lateralwärts vor; sie können auch unter dem Darm hindurch von einer Seite des Embryo zur andern gehen (18. und 19. Tag. Fig. 46 und 47).

Indem sich dann (am folgenden Tag) der Darm vom Dotter abhebt, treten die Seitenplatten unter dem Darm medianwärts zusammen und bilden unter demselben eine Art von ventralem Mesenterium, welches den Darm mit dem Dotter verbindet. Auch drängt sich der obere Theil der Mittelplatten zwischen Darm und intermediäre Zellenmasse hinein und indem sich die von beiden Seiten vordringenden Seitenplatten medianwärts nähern, entsteht ein allerdings nur sehr kurzes dorsales Mesenterium (Fig. 20 vom 20. Tag). Es ist aus dem Gesagten leicht ersichtlich, dass die Zellen der intermediären Zellenmasse, welche auf den Dotter übertreten, jetzt einen viel complicirteren Weg machen; sie müssen nämlich erst durch das obere Mesenterium wandern. dann um den Darm herum sich bewegen, um durch das untere Mesenterium auf den Dotter zu gelangen. Es sind daher zu dieser Zeit nur noch wenige Zellen, welche diesen Weg machen, und es ist in Anbetracht des unbedeutenden Nachflusses leicht erklärlich. dass die Zellenmassen, welche im vorigen Stadium am Embryo und unter demselben lagen, in Folge des nach den Seiten erfolgenden Abflusses in der Nähe des Embryo verschwinden; in diesem Stadium sind am Embryo nur einige kleine lateralwärts verlaufende Stränge von Blutkörperchen zu sehen.

Am 21. Tage finden wir keine Zellmassen mehr am Rande

des Embryo auf dem Dotter gelagert; dagegen findet man jetzt viele Blutkörperchen in der (dem lateralen Rand der Seitenplatten benachbart liegenden) Randvene und hauptsächlich im Sinus venosus. Während letzterer bis zu diesem Tage nur einige vereinzelte Zellen enthielt, ist er jetzt mit einer voluminösen Masse von Blutkörperchen erfüllt; übrigens entsteht diese Zusammendrängung des Blutes im Sinus venosus vielleicht erst beim Absterben des Embryo, aber die Beobachtung beweist doch, dass sich von diesem Momente an Massen von Blutkörperchen im Blute befinden. Diese sind also aus der intermediären Zellmasse auf den Dottersack ausgetreten und hier in die Circulation gelangt. Dieses Resultat wird noch durch folgende Beobachtungen bestätigt. Kerntheilungsfiguren sind in der intermediären Zellmasse während der ganzen Zeit, auf welche sich die bisherige Darstellung bezieht, eine häufige Erscheinung. Von dem Moment an, wenn die Zellen anfangen auf den Dotter überzutreten, wird der Querschnitt der intermediären Zellenmassen schmäler (vergl. Fig. 43 und Fig. 47) und nimmt während dieses Vorgangs ganz beträchtlich in Höhe und Breite ab.

Es wurde schon oben gesagt, dass die intermediäre Zellmasse ein Gefäss ist, welches wie die Gefässe auf dem Dotter des Hühnchens solid angelegt wird. Während diese Deutung für diejenigen Knochenfische, bei welchen keine Zellen aus der intermediären Zellmasse auf den Dotter übertreten, keine weitere Schwierigkeit bietet, entsteht beim Lachs die Frage, ob man die auf den Dotter austretenden Zellstreifen als Sprossen dieses Gefässes betrachten darf. Ich möchte mich für diese Auffassung entscheiden; denn diese Zellstreifen zeigen schon sehr bald (von Anfang an?) an ihrer Grenze flache Zellen, die wahrscheinlich eine continuirliche Gefässwand bilden (Fig. 46); ferner gehen zu der Zeit, wenn die Stammvene bereits den Blutstrom führt, einige kleine Gefässe von der Stammvene nach dem Dotter (Fig. 20), die vermuthlich an den Stellen liegen, wo die Zellenmassen auf den Dotter übergetreten sind, so dass die soliden Gefässsprossen in wirkliche Gefässe übergehen würden; diese kleinen Gefässe gehen bald zn Grunde. Aber in Anbetracht, dass es auf Schnitten kaum zu entscheiden ist, ob die auf den Dotter übertretenden Zellmassen durch eine continuirliche Gefässwand oder durch einzelne abgeflachte Wanderzellen begrenzt sind, will ich die Möglichkeit offen lassen, den

Vorgang im Sinne einer plötzlichen massenhaften Auswanderung von Wanderzellen zu deuten.

Am 20. Tage, an demselben, an welchem die Parietalplatten über und unter dem Darm median sich nähern, findet man zwischen dem Visceralblatt und dem Darm Zellen, die ohne Zweifel die bindegewebigen und muskulösen Theile des Darmes zu bilden bestimmt sind; die Zahl dieser Zellen nimmt während der nächsten Tage noch beträchtlich zu; der Ursprung dieser Zellen ist nicht leicht festzustellen; es ist möglich, dass diese Zellen theilweise von der intermediären Zellenmasse stammen; es ist schon nach den oben beschriebenen Vorgängen leicht einzusehen, wie diese Zellen dahin gelangt sein können, insofern ja die Zellen der intermediären Zellenmasse um den Darm herum ihren Weg nach dem Dotter nahmen. Sicherlich nimmt aber das Bildungsgewebe an der zwischen Darm und Visceralblatt auftretenden Zellschicht theil; im Bauchtheil scheinen nur einzelne Zellen desselben durch das obere Mesenterium hindurch an den Darm zu wandern, aber es ist mit Sicherheit zu constatiren, dass zu der Zeit, wenn in der Lebergegend die Seitenplatten über dem Darm medianwärts vordringen, vor und hinter der Leberanlage Bildungsgewebe unterhalb des entstehenden dorsalen Mesenteriums zu liegen kommt und für die bindegewebigen Elemente der Leber und der benachbarten Darmtheile verwandt wird. Die Visceralplatten stossen jedoch bald im ganzen Rumpfe über dem Darm medianwärts zusammen, so dass nur noch vereinzelte Zellen durch das obere Mesenterium hindurch wandern können. Zu dieser Zeit sind die zwischen dem Darm und dem Visceralblatt gelegenen Zellen häufig von letzterem so schwer abzugrenzen, dass man geneigt wird dieselben von dem letzteren abzuleiten; dass die Seitenplatten an der Bildung der zwischen Darm und Visceralblatt gelegenen Zellenschicht Antheil haben, möchte ich aber doch nach den Befunden in Abrede stellen. Gleichwohl besitzen die Seitenplatten überhaupt die Fähigkeit mesenchymatische Zellen abzugeben; denn es ist leicht zu sehen, dass im Schwanz einzelne Zellen von den Seitenplatten sich ablösen, um nach dem unteren Flossensaum zu wandern.

Nachdem die intermediäre Zellmasse, wie dies oben beschrieben wurde, grosse Massen von Blutkörperchen nach dem Dotter hin abgegeben hat, stellt sie ein mit lockeren Zellen erfülltes flaches Rohr dar, welches mit dem Gefässsystem in Ver-

649

bindung tritt und zur Stammvene (median vereinigte Cardinalvenen) wird (vergl. S. 625), diese theilt sich nach vorn in die beiden Cardinalvenen, welche im Bildungsgewebe entstehen. Die im Innern der Stammvene gelegenen Zellen werden als Blutkörperchen weggeschwemmt.

Fig. 15, welche einem Embryo vom 42. Tage zugehört, zeigt die Aorta, welche jetzt auf den Schnitten ein weiteres Lumen zeigt als früher (vergl. Fig. 20), und unter derselben die Stammvene. Man sieht auch auf diesem Schnitt, dass das Bildungsgewebe zu dieser Zeit gewissermaassen in Wucherung begriffen ist und insbesondere reichlich Wanderzellen zwischen Urnierengang und Muskelplatten heraustreten. Fig. 14 ist ein etwas weiter hinten liegender Schnitt desselben Embryo und hat eine der kleinen Analarterien getröffen, welche von der Aorta zum Darm gehen; daher erscheint hier die Stammvene zweitheilig, wird aber vor und hinter dieser Stelle wieder median und einheitlich getroffen.

Das Bildungsgewebe, welches die Stammvene umgibt, erzeugt im Laufe der nächsten Wochen die Urniere. Ich habe diese Vorgänge nicht mehr verfolgt, gebe aber in Fig. 29 von einem 27 mm langen jungen Lachse die Abbildung eines Querschnitts, welcher den Rumpf des Embryo da traf, wo die Rückenflosse beginnt. Man sieht die Stammvene, die Urnierengänge, die Urnierencanälchen und das lymphoide Gewebe¹), in welches alle diese Organe eingebettet sind; in letzterem findet man auch kleine Gefässe, nämlich die Intervertebralvenen, welche in die Stammvene einmünden.

Ich kann nicht umhin hier eine Hypothese auszusprechen, welche alle die Stammvene betreffenden Vorgänge von einem einheitlichen Gesichtspunkt aus zu beleuchten im Stande wäre, deren empirische Verfolgung ich aber zur Zeit nicht unternehmen kann. Es ist wahrscheinlich, dass das lymphoide Gewebe der Urniere im ausgebildeten Thier eine Bildungsstätte von (weissen und rothen?) Blutkörperchen ist; es ist ferner wohl möglich — ich habe dartber noch nicht zu sicherer Entscheidung kommen können — dass, ehe ein wirkliches lymphoides Gewebe ausgebildet ist, das an dieser Stelle gelegene Bildungsgewebe, aus welchem das

¹⁾ Dieses entstammt dem Bildungsgewebe; ich kann Emery (Nr. 11) nicht beistimmen, wenn er dasselbe (blastème cellulaire du rein) vom Pleuroperitonealepithel ableitet.

lymphoide Gewebe hervorgeht, Blutkörperchen nach der Stammvene abgibt; und da die Stammvene selbst den ersten Blutkörperchen den Ursprung gibt, so würde daraus resultiren, dass die Blutkörperchen im Embryo an einem Orte entstehen, der zeitlebens diese Function beibehält. Es kann gegen diese Auffassung die scheinbar selbständige Anlage der Stammvene (intermediäre Zellenmasse) keinen Einwand bilden, da, wie ich oben schon sagte (S. 646), die intermediäre Zellenmasse zu keiner Zeit von dem Bildungsgewebe streng zu trennen ist.

Ich gehe dazu ther, die Herkunft der Blutkörperchen bei anderen Knochenfischembryonen zu besprechen. Beim Hecht, wo die Untersuchung auf Schnitten schwieriger ist als beim Lachs, habe ich Folgendes beobachtet:

Vor dem Auftreten der Blutkörperchen circulirt eine Blutflüssigkeit, welche keine Blutkörperchen enthält; doch findet man zu dieser Zeit schon reichliche Wanderzellen auf dem Dotter (der Ursprung dieser Zellen ist p. 637 besprochen).

Untersucht man die Embryonen aus der Zeit, wenn viele Blutkörperchen circuliren, so trifft man ganz dieselben Bilder wie beim Lachs. Man sieht im Querschnitt des Rumpfes die Aorta und unter derselben die Stammvene (dies zeigen auch die Abbildungen bei Rosenberg Nr. 47, Fig. IV u. V). Die Blutkörperchen entstammen beim Hecht wie beim Lachs den intermediären Zellmassen; während letztere aber beim Lachs nur die Stammvene (median vereinigte Cardinalvenen) und die in derselben anfänglich angehäuften Blutkörperchen erzeugen, geben sie beim Hecht nicht allein der Stammvene und den derselben eingelagerten Blutkörperchen den Ursprung, sondern auch einer Masse von Blutkörperchen, welche der Aorta eingelagert erscheint. Da letzteres nur im vorderen Rumpftheile geschieht, erhält man im hinteren Rumpftheile ganz ähnliche Bilder wie beim Lachs; Fig. 24 zeigt die intermediären Zellmassen noch seitlich gelagert und median getrennt durch das Entoderm (vergl. Fig. 34 u. 44); in Fig. 26 ist die Lage derselben noch die gleiche, aber es hat sich bereits unter der Chorda die Aorta gebildet, welche ein weites Lumen zeigt. Ein noch etwas älteres Stadium zeigt Fig. 28, in welcher das Entoderm schon ein Rohr bildet und die intermediären Zellmassen einander median ganz nahe kommen; geht man von dem abgebildeten Schnitt aus um

eine Anzahl Schnitte nach vorn, so trifft man die intermediären Zellmassen median vereinigt (Stammvene), abermals einige Schnitte weiter vorn sind die Zellen der intermediären Zellmasse schon deutlich durch Serum gelockert und noch etwas weiter vorn ist die Stammvene ein offenes Gefäss, in dem nur vereinzelte Blutkörperchen sich befinden. In diesem zuletzt besprochenen Stadium ist die Aorta schon durchweg ein offenes Gefäss (Fig. 27 und Fig. 28) und es sind zahlreiche Blutkörperchen in Circulation. Bei jüngeren Stadien bemerkt man in dem Theil der Aorta, welcher hinter der Kopfniere gelegen ist, eine massige Anhäufung von Blutkörperchen (Fig. 23 und 25). Man muss annehmen, dass diese Blutkörperchen aus den intermediären Zellmassen in die Aorta übertreten und dass dies zuerst hinter der Kopfniere und später durch einen grossen Theil des Rumpfes geschieht. Es ist stellenweise unmöglich, die Zellen der intermediären Zellmasse von den in der Aorta befindlichen Zellen abzugrenzen; die Lamelle von Bildungsgewebe, welche sie trennen sollte, scheint an diesen Stellen durchbrochen zu sein. Im vordersten Bauchtheil geht die intermediäre Zellmasse schon in frühen Stadien stellenweise so ohne jede Abgrenzung in die Aorta über, dass ich annehmen muss, die Wand der Aorta sei nicht von Anfang an continuirlich. In Fig. 17, welche einen Schnitt darstellt, der um wenige Schnitte vor Fig. 18 liegt, sieht man rechts die Zellen der intermediären Zellmasse unter die Chorda vordringen, und es ist hier nicht möglich, eine Grenze der Aortenanlage zu ziehen, während links eine solche angedeutet ist. In diesem Stadium ist die Aorta als deutlich begrenztes Rohr mit flachem Lumen (Fig. 18) im vorderen Rumpftheil von vorn und von hinten her weiter zu verfolgen als in einem etwas späteren Stadium. Die Ansammlung von Zellen in der Aorta nimmt während der nächsten Zeit zu, und scheint hinter der Kopfniere die gesammte Masse der intermediären Zellmassen in die Anlage der Aorta aufzugehen (Fig. 22), während weiter hinten die intermediären Zellmassen als solche erhalten bleiben (Fig. 23 und 25) nnd nur stellenweise mit den Zellen in der Aorta in Verbindug stehen, also, wie ich glaube, Zellen dahin abgeben. Da zu dieser Zeit schon eine Circulation von Serum existirt, muss angenommen werden, dass das Serum zwischen den in der Aorta angehäuften Zellen hindurch seinen Weg findet, bis die Ablösung der Blutkörperchen beginnt.

Was nun die theoretische Deutung des merkwürdigen Vorgangs beim Hecht betrifft, so glaube ich dieselbe in folgender Weise geben zu müssen. Zwischen den ersten Blutkörperchen und Wanderzellen ist principiell kein Unterschied zu machen; würde es sich nicht um solche Massen von Zellen, sondern nur um einzelne handeln, so würde man nicht viel Auffallendes darin finden, dass Wanderzellen durch die Wand der Aorta hindurchdringen und als Blutkörperchen weggeschwemmt werden. Ich habe oben erwähnt (p. 648), dass es möglich ist die Vorgänge beim Lachs in analoger Weise zu deuten, dass nämlich Wanderzellen zwischen dem Entoderm und den Seitenplatten hindurchkriechen und auf dem Dottersack in die Circulation gerathen. Es wäre dann in beiden Fällen nur die Masse der Zellen, welche das Auffallende der Erscheinungen bedingte.

Unmittelbar hinter der Kopfniere scheint die Aorta von Anfang an von der intermediären Zellmasse nicht getrennt zu sein; und da, wie es scheint, die ganze oder fast die ganze Zellmasse der Aorta entspricht, so kann man für diese Stelle sagen, dass eine aus der medianen Vereinigung der intermediären Zellmassen entstandene Zellmasse die Aorta anlegt. Diese Befunde beim Hecht zeigen eben, insbesondere wenn man die Verschiedenheit gegen den Lachs in Betracht zieht, dass die Elemente, welche die Stammvene anlegen von denen, welche die Aorta anlegen, nicht principiell verschieden sind, so dass die solide Anlage, d. h. die Einlagerung von Blutzellen, hier wie dort stattfinden und dass sogar aus derselben Zellmasse die Stammvene und ein Theil der Aorta entstehen können.

Was die übrigen Teleostier betrifft, so liegt zunächst über Belone die Beobachtung von Wenckebach (Nr. 52 p. 247) vor, dass die Blutkörperchen auch hier in der Stammvene ihren Ursprung haben. Die intermediäre Zellmasse entsteht nach Wenckebach "aus Zellen, welche von den mesoblastischen Somiten her zwischen Chorda und Darmrohr hineinwachsen und sich dort vermehren"; wenn dies sich so verhält, so kann ich darin keinen wesentlichen Unterschied gegen die Verhältnisse beim Lachs finden; die intermediäre Zellmasse würde dann wie ein Theil des Bildungsgewebes angelegt werden und ich habe früher schon betont, dass zwischen Bildungsgewebe und intermediärer Zellmasse kein principieller Unterschied besteht. Beim Barsch entstehen, wie

Wenckebach (N. 51) zuerst nachgewiesen hat, die ersten Blutkörperchen in der Stammvene. Ich habe schon oben bei Besprechung der embryonalen Circulation des Barsches (p. 626) gesagt, dass das Blut anfänglich nicht durch die Stammvene passiren kann, weil diese ganz mit Blutkörperchen angefüllt ist und dass allmählich die letzteren weggeschwemmt werden und dadurch die Stammvene in ein offenes Gefäss sich verwandelt. Es lösen sich keineswegs alle Blutkörperchen alsbald ab. sondern man sieht noch lange Zeit Zellen an der Wand der Stammvene anhängen. Wenckebach hat Querschnitte der mit Blutkörperchen erfüllten Stammvene abgebildet und die Ablösung derselben geschildert. Bei E. E. Prince (N. 44) findet sich folgende auf Alosa, Salmo und Gasterosteus bezügliche, allzu kurz abgefasste, aber doch bemerkenswerthe Angabe: "Sections of early embryos, in which the subnotochordal trunks are developed show an abundance of nucleated cells" "filling up the lumen of each vessel. Those wich crowd the vena vertebralis are strongly held by one observer (K. F. Wenckebach) to be the original form-elements of the blood. Precisely similar cells, rounded colourless and nucleated, completely fill up the lumen of the aortic trunk". Dies ist in der ganzen Litteratur die einzige Stelle, wo eine Entstehung von Blutkörperchen in der Aorta, wie ich sie beim Hecht gesehen habe, erwähnt wird.

Uebrigens scheint bei manchen Teleostiern, bei welchen die Blutkörperchen erst spät auftreten, weder die Stammvene noch die Aorta die Ursprungsstätte der ersten Blutkörperchen zu sein. Bei einem Embryo von Engraulis encrasicholus, der schon 5 mm lang war, sah Wenckebach (Nr. 53 p. 9) weder Blutkörperchen noch eine intermediäre Zellmasse. Auch bei Labrax treten, wie ich in Neapel am lebenden Thier constatirte, die Blutkörperchen spät auf und habe ich damals eine intermediäre Zellmasse nicht beobachtet. Die Frage, wo in solchen Fällen die ersten Blutkörperchen entstehen, hängt eng mit der anderen zusammen, wo bei anderen Teleostiern, z. B. Hecht, Barsch oder Lachs die Blutkörperchen in den späteren Entwicklungsperioden und im ausgebildeten Stadium ihren Ursprung haben; hierüber sind sorgfältige Untersuchungen Bedürfniss.

Es erübrigt mir, einen kritischen Blick zu werfen auf die übrigen Angaben der Autoren, die sich auf die Entstehung der

ersten Blutkörperchen bei Knochenfischembryonen beziehen. Ich brauche mich nicht aufzuhalten bei den älteren Autoren, welche aus wenig stichhaltigen Gründen die Ansicht gewannen, dass die Blutkörperchen auf dem Dottersack entstehen (Vogt Nr. 49, Aubert Nr. 3). Veranlassung zu dem Irrthum gaben bald die auf dem Dotter beobachteten Wanderzellen, von welchen wohl einmal eine weggeschwemmt werden kann, bald Blutkörperchen, die vom Blutstrom herbeigeführt, einige Zeit auf dem Dottersacke lagen und sich dann von da ablösten. Ich will nur auf die Ansichten von Kupffer (Nr. 36, 36a und 37) und von Gensch (Nr. 12) genauer eingehen. Zunächst bedarf das "secundäre Entoderm" Kupffer's einer kleinen Erörterung. Kupffer sah bei Gasterosteus am Rande des Keimes die Periblastzellen und bildete sich die Ansicht, dass aus denselben das secundäre Entoderm entstehe, nämlich erstens eine über den ganzen Dotter ausgebreitete Schichte zerstreut liegender Zellen und zweitens das Entoderm (Darmepithel). Ich habe schon im ersten Abschnitt dargelegt, dass das Entoderm mit dem Mesoderm aus dem Umschlag des Blastodermrandes resultirt und nicht vom Periblast aus entsteht; auch habe ich dort schon angegeben, dass höchst wahrscheinlich bei keinem Knochenfisch zur Zeit der Umwachsung Zellen im Dotter sich finden, sondern dass hier Kerne, die Kerne des Periblast vorhanden sind. Es scheint mir daher der von Kupffer eingeführte Begriff des secundären Entoderms auf irrthümliche Ansichten gegründet zu sein¹). Kupffer ist der Ansicht, dass die Blutkörperchen auf dem Dottersack entstehen. Gensch, welcher unter Kupffer's Leitung gearbeitet hat, gibt eine genauere Darstellung des Ursprungs der Blutkörperchen beim Hecht und bei Zoarces viriparus. Er fand an der Oberfläche \mathcal{V}_i des Dotters die Zellen des secundären Entoderms; es sind dies die Kerne des Periblasts; sie zeigen die oben (p. 610) besprochenen eigenthümlichen Gestalten. Gensch bildet ganz richtig einen Schnitt ab (l. c. Fig. 7), welcher die Oberfläche der Dotterkugel

1) Nur aus diesem Grunde kann ich mit demselben nicht einverstanden sein; es ist natürlich nichts dagegen einzuwenden, dass man das Entoderm und den Periblast der Teleostier unter einem Namen zusammenfasst, da sie zusammen dem Entoderm der Amphibien oder des Amphioxus entsprechen; man könnte dafür den Ausdruck Entoderm beibehalten und bei Meroblastiern für das Entoderm im engeren Sinne, d. h. für das epitheliale Blatt, welches den Darm anlegt, den von Götte eingeführten Ausdruck Enteroderm verwenden.

Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. 30.

655

mit solchen Kernen, darüber Blutkörperchen und oben das Ectoderm zeigt. Aber allen Darlegungen, welche Gensch an die übrigen Abbildungen anknüpft, kann ich keine Beweiskraft einräumen; solche Bilder wurden dadurch gewonnen, dass Stücke der Dotterrinde mit den darüber liegenden Geweben von der Fläche betrachtet wurden; aus diesen Bildern wird abgeleitet, dass die "Zellen des secundären Entoderms" durch ungleichmässige Theilung (Sprossung) Blutkörperchen erzeugen; da ich auf Querschnitten niemals Bilder gefunden habe, welche im Sinne der in Rede stehenden Ansicht gedeutet werden konnten, glaube ich nicht, dass beim Hecht auf dem Dottersack Blutkörperchen entstehen und bezweifle dies auch hinsichtlich Zoarces viviparus. Ich erkläre mir die Bilder von Gensch in der Weise, dass er die Periblastkerne sah, welche in directer, häufig ungleichmässiger Theilung begriffen waren und dass er irrthümlicher Weise die kleineren Periblastkerne mit den darüberliegenden Blutkörperchen in Beziehung setzte.

Schliesslich will ich noch erwähnen, dass auch Götte die Ansicht vertrat, dass bei der Forelle die im Dotter gefundenen Kerne Protoplasma um sich sammelten und zu Blutzellen würden (Nr. 14 p. 196 und Nr. 15 p. 539).

Fassen wir die Resultate dieses Abschnittes zusammen, so ergibt sich Folgendes. Bei keinem Teleostier ist in befriedigender Weise constatirt, dass Blutkörperchen aus Gebilden des Periblastes entstehen. Die Wanderzellen und die Blutkörperchen sind mesodermalen Ursprungs. Bei manchen Teleostiern wird die Stammvene (median vereinigte Cardinalvenen) als solide Zellmasse angelegt in ähnlicher Weise, wie derselbe Vorgang von den Dottergefässen des Hühnchens längst bekannt ist; die im Innern des Gefässes liegenden Zellen sind die ersten Blutkörperchen. Bei einigen Knochenfischen findet ein derartiger Vorgang sowohl in der Stammvene als auch in einem Theil der Aorta statt.

Schliesslich möchte ich kurz angeben, welche Ansicht über die vielfach discutirte Classification der Gewebe der Wirbelthiere aus den vorliegenden Untersuchungen an Knochenfischen sich ergibt. Wie es von histologischen, wie auch von embryologischen Gesichtspunkten aus in ähnlicher Weise schon öfters geschehen ist, kann man das Mesoderm der Wirbelthiere eintheilen in Seiten-

platten (Pleuroperitonealepithel, Genitalepithel), Muskelplatten (segmentirte Muskulatur und deren Derivate) und Bildungsgewebe; das letztere liefert die Gefässe, die Blutkörperchen, die lymphoiden Organe, das Bindegewebe, den Knochen, den Knorpel, die glatte Muskulatur und vielleicht auch einen Theil der quergestreiften Muskulatur. Das Bildungsgewebe ist im Hertwig'schen Sinne das Mesenchym. Die einzelnen Zellen desselben zeigen im Vergleich zu epithelialen Zellen früher oder später eine gewisse Selbständigkeit; sie hängen nur durch feine Ausläufer zusammen (primitives Bindegewebe, Wanderzellen) oder sind ganz isolirt (Blutkörperchen). Was die Herkunft des Bildungsgewebes betrifft, entsteht dasselbe theils am Vorderende der Mesodermstreifen (undifferenzirtes Mesoderm des Kopfes), theils bleibt es bei der Differentiation der Mesodermstreifen als undifferenzirte Zellmasse zwischen Seitenplatten und Ursegmenten zurück (intermediäre Zellmasse), theils entstammt es den Ursegmenten (hervorwachsend aus denselben oder übrigbleibend, wenn die Muskelplatten sich differenziren), theils (zum kleinsten Theil) entwickelt es sich von den Seitenplatten aus; immer aber ist es (bei Knochenfischen) mesodermaler Natur und der Dotter ist in keiner Weise an seiner Entstehung betheiligt.

Freiburg i. B., Juni 1887.

Verzeichniss der durch Nummern citirten Litteratur.

1) A. Agassiz und C. O. Withmanz, On the Development of some Pelagic Fish Eggs. Proceedings of the American Academy of arts and sciences Vol. XX (N. S. Vol. XII). Boston 1885.

2) A. Agassiz and C. O. Withman, The development of osseous fishes. I. The pelagic stages of young fishes. Memoirs of the Museum of Comp. Zoology Cambridge Mass. Vol. XIV, 1885.

3) H. Aubert, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Fische. Zeitschrift für wiss. Zoologie Bd. VII, 1856.

4) K. E. von Baer, Untersuchungen über die Entwickelungsgeschichte der Fische. Leipzig 1835.

5) K. E. von Baer, Entwickelungsgeschichte der Thiere. II. Theil. Königsberg 1837.

6) F. M. Balfour, A Monograph on the Development of Elasmobranch fishes. London 1878. Auch erschienen im Journal of Anatomy and Physiology 1876, 1877, 1878.

7) Ch. van Bambeke, Recherches sur l'embryologie des poissons osseux. Mém. cour. et d. sav. étr. p. p. l'Académie R. de Belgique T. XL. 1876. 8) E. van Beneden, Contribution à l'histoire du développement embryonnaire des Teléostéens. Bull. de l'Acad. R. de Belgique 2. Sér. T. 44. Bruxelles 1877.

9) F. Blochmann, Ueber directe Kerntheilung in der Embryonalhülle der Scorpione. Morpholog. Jahrbuch X, 1885.

10) C. G. Carus, Erläuterungstafel zur vergl. Anatomie. Heft III. Leipzip 1831.

11) C. Emery, Études sur le développement et la morphologie du rein des poissons osseux. Archives italiennes de biologie T. II. Turin 1882.

12) H. Gensch, Das secundäre Entoderm und die Blutbildung beim Ei der Knochenfische. Diss. Königsberg 1882.

13) A. Götte, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelthiere. Der Keim des Forellen-Eies. Arch. f. mikr. Anat. IX, 1873.

14) A. Götte, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Wirbelthiere. II. Bildung der Keimblätter und des Blutes im Hühner-Ei. Archiv f. mikr. Anat. X, 1874.

15) A. Götte, Entwickelungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.

16) N. Goronowitsch, Studien über die Entwicklung des Medullarstranges bei Knochenfischen. Morphol. Jahrbuch X, 1885.

17) E. Häckel, Ursprung und Entwicklung der thierischen Gewebe. Jenaische Zeitschrift Bd. XVIII, 1884.

17 a) E. Häckel, Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. IX, 1875.

18) B. Hatschek, Studien über Entwicklung des Amphioxus. Arbeiten aus dem Zool. Institut zu Wien Bd. IV.

19) L. F. Henneguy, Sur le mode d'accroissement de l'embryon des poissons osseux. Comptes rendus de l'Acad. Paris. Janvier 1887.

19 a) L. F. Henneguy, Facts of development of the osseous fishes. Ann. and mag. of Nat. hist. XXXV. London 1880.

20) L. F. Henneguy, Sur la formation des feuillets embryonnaires chez la Truite. Comptes rendus de l'Acad. Paris T. 95, 2, 1882, p. 1297.

21) R. u. O. Hertwig, Die Entwickelung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere. Jena 1883 (auch in Jenaische Zeitschrift für Naturwiss. XV. u. XVI. Bd.).

22) W. His, Untersuchungen über die Entwickelung von Knochenfischen. Zeitschrift für Anatomie und Entwickelungsgeschichte I. Bd. 1876.

23) W. His, Die Lehre vom Bindesubstanzkeim (Parablast). Archiv für Anatomie u. Physiologie. Anatom. Abth. 1882.

24) C. K. Hoffmann, Zur Ontogenie der Knochenfische. Zoolog. Anzeiger 1878.

25) C. K. Hoffmann, Zur Ontogenie der Knochenfische. Amsterdam 1881. (Verhandelingen d. K. Akademie der Wetenschappen).

25 a) C. K. Hoffmann, Zur Ontogenie der Knochenfische. Amsterdam 1883 (Verhandelingen d. K. Akademie der Wetensch.).



26) C. K. Hoffmann, Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Anamnia. Zeitschrift f. wissensch. Zoologie Bd. 44, 1886.

27) Fr. Johow, Die Zellkerne von Chara foetida. Botanische Zeitung 39. Jahrg. 1881.

28) E. Klein, Observations on the early Development of the common trout. Quarterly Journal of micr. science Vol. XVI, N. S. 1876.

29) A. Kölliker, Die embryonalen Keimblätter und die Gewebe. Zeitschr. f. wiss. Zoologie Bd. XL, 1884.

29 a) A. Kölliker, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 2. Aufl. Leipzig 1879.

30) J. Kollmann, Der Randwulst und der Ursprung der Stützsubstanz. Zeitschr. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1884.

31) E. Korschelt, Ueber einige interessante Vorgänge bei der Bildung der Insecten-Eier. Zeitschr. f. wiss. Zool. 45. Bd. 1887.

32) E. Korschelt, Zur Bildung der Eihüllen, der Micropylen und Chorionanhänge bei den Insecten. Nova acta d. K. Leop.-Carol. Akad. Bd. 51. Halle 1887.

33) E. Korschelt, Ueber die Entstehung und Bedeutung der verschiedenen Zellenelemente des Insectenovariums. Zeitschrift f. wiss. Zool.
43. Bd. 1886.

34) Miecz. von Kowalewski, Die Gastrulation und die sog. Allantois bei den Teleostiern. Sitzb. d. physik.-medic. Societät zu Erlangen 1886.

35) Miecz. von Kowalewski, Ueber die ersten Entwickelungsprocesse der Knochenfische. Zeitschrift für wiss. Zool. Bd. 43, 1886.

36) C. Kupffer, Beobachtungen über die Entwicklung der Knochenfische. Archiv f. mikr. Anatomie IV, 1868.

36 a) C. Kupffer, Die Entwickelung des Herings. Jahresber. d. Commission zur wiss. Untersuchung d. deutschen Meere in Kiel. Berlin 1878.

37) C. Kupffer, Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere und die Bedeutung des Primitivstreifs. Archiv f. Anat. und Phys. 1884. Anatom. Abth.

38) M. Lereboullet, Recherches sur le développement de la Truite. Annales des sciences naturelles. IV. Sér. Zoologie T. 16. Paris 1861.

39) M. Lere boullet, Resumé d'un travail d'embryologie comparée sur le développement du brochet, de la perche et de l'écrivisse. Annales des sciences nat. IV. Série, Zoologie T. I u. II. Paris 1854.

40) J. Oellacher, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Knochenfische. Zeitschrift f. wiss. Zool. 23. Bd. 1872.

41) J. Paneth, Die Entwickelung von quergestreiften Muskelfasern aus Sarkoplasten. Sitzungsber. d. math.-naturw. Classe d. Wiener Akademie 92. Bd. III. Abth. Jahrg. 1885, p. 236.

42) W. Pfitzner, Zur morphol. Bedeutung des Zellkerns. Morphol. Jahrbuch XI, 1885.

43) W. Pfitzner, Zur patholog. Anatomie des Zellkerns. Virchow's Archiv Bd. 103, 1886, p. 275.

44) E. E. Prince, On the Development of Food-Fishes. Annales and magazine of natural history Vol. XVII, 5. Ser. London 1886.

44 a) Rathke, Abhandlungen zur Bildungs- und Entwickelungsgesch. d. Menschen und der Thiere. 2. Th. 1832 u. 1833.

45) A. Rauber, Neue Grundlegungen zur Kenntniss der Zelle. Morphol. Jahrbuch VIII, 1883.

46) K. B. Reichert, Beobachtungen über die ersten Blutgefässe etc. bei Fischembryonen. Studien des physiolog. Instituts zu Breslau. Leipzig 1858.

47) A. Rosenberg, Untersuchungen über die Teleostier-Niere. Diss. Dorpat 1867.

48) W. Salensky, Developpement du sterlet. Archives de Biologie. T. II, 1881.

49) C. Vogt, Embryologie des Salmones. Neuchatel 1842.

50) W. Waldeyer, Archiblast und Parablast. Archiv f. mikr. Anatomie Bd. XXII, 1883.

51) K. F. Wenckebach, The development of the blood corpuscles in the embryo of Perca fluviatilis. Journal of Anatomy and Physiol. Vol. XIX. London and Cambridge 1885.

52) K. F. Wenckebach, Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Knochenfische. Archiv f. mikr. Anatomie Bd. 28, 1886.

53) K. F. Wenckebach, De embryonale Ontwikkeling van de Ansjovis. Natuurk. Verh. der Koninkl. Akademie Deel XXVI. Amsterdam 1887.

54) H. E. Ziegler, Die embryonale Entwickelung von Salmo salar. Diss. Freiburg 1882.

55) H. E. Ziegler, Die Entwicklung von Cyclas cornea. Zeitschrift f. wiss. Zool. 41. Bd. 1885.

56) E. Ziegler, Professor der pathologischen Anatomie in Tübingen, Lehrbuch der allg. und spec. pathologischen Anatomie und Pathogenese. 3. Aufl. Jena 1884.

Folgende Arbeiten, welche sich auf das Thema beziehen, sind mir nicht zugänglich gewesen:

Kingsley and Conn, Some observations on the Embryology of Teleosts. Memoirs of the Boston Society of Nat. Hist. Vol. III, Nr. 4.

G. Romiti, Studi di embriologia III. sullo sviluppo del sangue. Rivista clinica di Bologna. Novbr. 1874.

J. A. Ryder, Development of the Silves Gar (Belone longirostris). Bulletin of the U. S. Fishcommission 1881.

J. A. Ryder, Development of the Spanish Macherel. Bulletin of the U. S. Fishcommission 1881.

J. A. Ryder, A Contribution to the Embryography of osseous fishes. Report of Am. comm. of Fish and Fisheries 1884.

660

Erklärung der Abbildungen auf Tafel XXXVI-XXXVIII.

Durchgehende	Bezeichnungen:
	ksp ₁ und ksp ₂ erste und z

A Anus. zweite priaar Analarterie. mitive Kiemenspalte. Ab Augenblase. L Leber. am Arteria mesenterica. Lh Leibeshöhle. m Mesoderm. ao Aorta. ao1, ao2 erster und zweiter Aorten-Mr Medullarrohr. bogen. Mrw weisse Substanz des Rückenaob Aortenbogen. marks. atr Vorkammer des Herzens. Ob Ohrbläschen. Bf Brustflosse oder Anlage derselben. ok Oelkugel. bg Bildungsgewebe (Mesenchym). Pc Pericardialplatten. blk Blutkörperchen. Ph Pericardialhöhle. cdv Caudalvene. pgz Pigmentzellen. ch Chorda. pk Periblastkern. cv Cardinalvene. Rg Riechgrube. D Darmcanal. rv Randvene. dfl dorsaler Flossensaum. Sb Anlage der Schwimmblase. Do Dotter. sch Subchordalstrang. E Ectoderm. siv Subintestinalvene. En Entoderm. smp Somatopleur. Fh Furchungshöhle. sp Seitenplatten. gz Genitalzelle. spp Splanchnopleur. Hb Harnblase. stv Stammvene. he Endothel des Herzens. Ug Urnierengang. hh Herzhöhle. Us Ursegment. hw Pericardialblatt, die äussere Wand Usa äusserste Zellschicht des Ursegdes Herzens bildend. ments. hz Zellen der Herzanlage (Endothel Vn Vorniere. und Wanderzellen). ventr Ventrikel des Herzens. jg Jugularvene. wz Wanderzellen. .iz intermediäre Zellenmasse.

Tafel XXXVI.

- Fig. 1. Embryo von Belone acus in dem Stadium, in welchem reichlich Wanderzellen am Körper des Embryo auftreten. Man sieht um den Kopf des Embryo zahlreiche Wanderzellen; am Rande des Embryo bemerkt man die Seitenplatten (Pc). Vergrösserung 56.
- Fig. 2. Embryo von Perca fluviatilis aus der Zeit, wenn sich schon viele Blutkörperchen im Blute befinden. Vergr. 37.

661

- Fig. 3. Theil eines etwa ebensoweit entwickelten Embryo von Perca fluviatilis; man sieht die auf der linken Seite des Dottersacks entwickelten Gefässe. Die an der Vorniere abgehende Arterie ist die Arteria mesenterica.
- Fig. 4. Schematische Construction des Kopfes eines Embryo von Salmo salar vom 15. Tage; Stadium zur Zeit des Schlusses des Blastoporus. Die rothe Linie bedeutet die laterale Grenze des Darmrohrs (Kiemendarms). Unter der Chorda sieht man, soweit das Endoderm den Dotter berührt, einen rothen Streifen, davor das Lumen des Herzens (hh schwarz) und seitlich von letzterem die unter der unteren Pericardialplatte liegenden Zellen, den lateralen Theil der Herzanlage (hz punctirt); vergl. den Querschnitt Fig. 35.
- Fig. 5. Hinterende eines Embryo von Perca fluviatilis aus dem Stadium, wenn die Blutflüssigkeit ohne Blutkörperchen circulirt. Die durch die Caudalvene (cdv) nach vorn strömende Flüssigkeit fliesst rechts und links um den Enddarm herum nach der Subintestinalvene und dem Dotter.
- Fig. 6. Die zur Leber gehenden Gefässe bei einem Embryo von Salmo salar einige Tage nach dem Ausschlüpfen, von rechts gesehen. Die Organe sind etwas auseinander gezogen im Vergleich zur natürlichen Lage.
- Fig. 7. Schemata zur Furchung der Teleostier. Bei A_1 , A_2 , A_3 ist eine Furchungshöhle vorhanden und die Zellen (A_2) oder Kerne (A_3) des Periblasts stammen vom Rande des Keims. Bei B_1 , B_2 ist keine Furchungshöhle vorhanden und die Kerne des Periblastes stammen von der ganzen unteren Fläche des Keims. Die punktirten Linien in A_1 und B_1 bedeuten die theoretisch in den Dotter zu denkenden Zellgrenzen. Kerne des Periblastes sind mit den Kernen des Blastoderms, von welchen sie abstammen, durch eine Linie verbunden (vergl. p. 603).
- Fig. 8. Schemata zur Keimblätterbildung der Teleostier. A₁ Blastula eines Amphibiums (vergl. Götte Nr. 15, Taf. II, Fig. 28, Hertwig Nr. 21, Fig. 1). A₂ Gastrula eines Amphibiums (vergl. Götte Nr. 15, Taf. II, Fig. 31, Hertwig Nr. 21, Fig. 3). B₁ Blastula und B₂ Gastrula eines Teleostiers; die rothen Punkte bedeuten die Kerne der Dotterzellen oder die Kerne des Periblasts.
- Fig. 9. Periblastkerne von Salmo salar. a vom 21. Tage, b, d, e vom 19. Tage, c vom 17. Tage; e ist auf dem folgenden Schnitt dieselbe Stelle wie d.
- Fig. 10. Embryo von Salmo salar, 24. Tag. Man sieht die vom Embryo auf den Dotter ausstrahlenden Venen, die sich in der Randvene vereinigen.
- Fig. 11. Analgegend eines Embryo von Salmo salar aus dem Stadium, wenn die Stammvene schon Blut führt und von der Caudalvene noch

eine auf der linken Seite des Darmes herabsteigende Verbindung zur Subintestinalvene geht.

- Fig. 12. Embryo von Esox lucius kurze Zeit nach Schluss des Blastoporus. Links bilden die Seitenplatten einen dunklen Saum an der Seite des Embryo. Die rechte Seite entspricht einem etwas älteren Stadium und erscheint hier der vordere Theil des Pericardium heller, weil sich schon Flüssigkeit zwischen Somatopleur und Splanchnopleur befindet.
- Fig. 13. Embryo von Esox lucius etwas älter als der in Fig. 12 gezeichnete. Zwei Tage von dem Auftreten der Blutkörperchen. Wanderzellen sind unter dem Pericardium und auf dem Dotter reichlich zu sehen. Auf der linken Seite, die einem etwas älteren Stadium entspricht, sind sie schon weiterhin auf dem Dotter verbreitet.

Tafel XXXVII.

- Fig. 14 und 15. Querschnitte eines Embryo von Salmo salar vom 42. Tag; Fig. 14 hinterer Rumpftheil, eine kurze Strecke vor dem Anus. Der Schnitt hat die Analarterie getroffen; daher erscheint die Stammvene zweitheilig. Der Schnitt Fig. 15 liegt ein wenig weiter vorn als Fig. 14. Vergr. bei Fig. 14 70, bei Fig. 15 100.
- Fig. 16. Embryo von Esox lucius; von der Seite gesehen. Stadium, in welchem die Wanderzellen sich auf dem Dotter verbreiten, vergl. Fig. 13. Vergr. 37.
- Fig. 17 und 18. Querschnitte eines Embryo von Esox lucius; Stadium ein wenig jünger als das in Fig. 16 abgebildete (zwischen Fig. 12 und Fig. 13); vordere Rumpfgegend. Fig. 18 liegt um einige Schnitte weiter hinten als Fig. 17.
- Fig. 19. Herz eines Embryo von Esox lucius von der Seite gesehen. Stadium, in welchem schon Blutkörperchen circuliren (einen Tag älter als das Stadium der Fig. 16). Auf dem Dotter sind Blutkörperchen, Wanderzellen und Pigmentzellen zu sehen. a, b, c, d siehe p. 638.
- Fig. 20. Querschnitt eines Embryo von Salmo salar vom 20. Tage aus der hinteren Hälfte des Rumpfes. Der Schnitt hat eines der kleinen Gefässe getroffen, welche in diesem Stadium von der Stammvene nach dem Dotter gehen. Vergr. 100.
- Fig. 21 a, b. Wanderzellen auf dem Dotter von Belone acus in dem Stadium, in welchem die Wanderzellen sich auf dem Dotter verbreiten.
- Fig. 22, 23 und 24. Querschnitte eines Embryo von Esox lucius kurz bevor die Blutkörperchen im Blute zu erscheinen beginnen (etwas älter als das Stadium der Fig. 17 und 18). Fig. 22 und 23 vorderer Rumpf, eine kurze Strecke hinter der Vorniere; Fig. 23 um einige Schnitte hinter Fig. 22. Fig. 24 hintere Rumpfgegend.
- Fig. 25 und Fig. 26. Querschnitte eines wenig älteren Embryo von Esox lucius. Fig. 25 aus dem vorderen Rumpftheil. Vergr. 100. Fig. 26 aus dem hinteren Theil des Rumpfes. Vergr. 80.

663

•

- Fig. 27 und Fig. 28. Querschnitte eines etwas älteren Embryo von Esox lucius, bei welchem das circulirende Blut schon viele Blutkörperchen enthält. Fig. 27 aus dem vorderen Rumpftheil, zu vergleichen mit Fig. 22, Fig. 28 aus dem hinteren Rumpftheil, zu vergleichen mit Fig. 26 des früheren Stadiums.
- Fig. 29. Theil eines Querschnitts durch den Rumpf eines 27 mm langen Embryo von Salmo salar. Gegend des Beginns der Rückenflosse. Vergr. 56. ub untere Bögen. gl ein Glomerulus der Urniere. uk ein Urnierencanälchen angeschnitten. Die Stammvene, die Glomeruli und die Urnierenkanälchen sind eingelagert in das lymphoide Gewebe der Urniere. g Gefäss im lymphoiden Gewebe. gn Genitalfalte des Peritoneums. f Fettstreifen im Mesenterium.

Tafel XXXVIII.

Fig. 30-51 beziehen sich auf Salmo salar.

Die Embryonen, von welchen Querschnitte abgebildet sind, haben die Bezeichnungen A, B, C u. s. w. Die Schnitte desselben Embryo folgen von vorn nach hinten, wie aus den beigefügten Indices ersichtlich ist.

- Fig. 30. Querschnitt eines Lachsembryo (A) vom 13. Tage. Herzgegend; Stelle der ersten primitiven Kiemenspalte. Vergr. 78.
- Fig. 31, 32, 32 a, 33 und 34. Querschnitte eines Lachsembryo (B) vom 14. Tage; Stadium, in welchem die Keimscheibe ³/₄ der Dotterkugel umwachsen hat. Vergr. 78. Fig. 31-33 Herzgegend. Der Schnitt Fig. 33 trifft das Ohrbläschen. Der Schnitt Fig 32 liegt etwas weiter vorn und enthält das vordere Ende der Chorda; Fig. 32 a gehört dem nächstfolgenden Schnitt (nach vorn) an; wieder um einige Schnitte nach vorn gehend erhält man das Bild Fig. 31. Fig. 34 Schnitt aus dem Rumpftheil.
- Fig. 35 und 36. Querschnitte eines Lachsembryo (C) vom 15. Tage; Stadium zur Zeit des Schlusses des Blastoporus. Herzgegend. Die Lage des Schnittes Fig. 35 ist in das Schema Fig. 4 eingezeichnet. Vergr. 78. Der Schnitt Fig. 36 liegt ein wenig weiter vorn als Fig. 35.
- Fig. 37-45. Querschnitte eines Lachsembryo (D) vom 16. Tage; Stadium kurz nach Schluss des Blastoporus, abgebildet in Fig. 51; die Lage der Schnitte ist in Fig. 51 eingezeichnet. Vergr. 78. Fig. 37 wenige Schnitte vor dem vorderen Ende des Herzens, Gegend der ersten primitiven Kiemenspalte. Fig. 38 etwas weiter hinten, 3 Schnitte vor Fig. 39. Fig. 39 unmittelbar vor dem Ohrbläschen. Fig. 40 wenige Schnitte hinter dem Ohrbläschen. Gegend der dritten primitiven Kiemenspalte. Fig. 41 hinter der Kiemenhöhle, Gegend der vorderen Extremität, die rechte Seite der Fig. etwas weiter vorn als die linke. Fig. 42 einige Schnitte weiter hinten; kurze Strecke vor der Leber und der Vorniere. Fig. 43 aus der Mitte des Rumpfes.

Fig. 44 aus dem hinteren Theil des Rumpfes. Fig. 45 aus dem Schwanztheil.

- Fig. 46 und Fig. 47. Querschnitte eines Lachsembryo (E) vom 19. Tage. Stadium, in welchem die Zellen der intermediären Zellmasse auf den
 Dotter übertreten. Die beiden Schnitte liegen nahe beisammen im Rumpfe. Vergr. bei Fig. 47 78; Fig. 46 ist stärker vergrössert.
- Fig. 48, 49 und 50. Querschnitte eines Lachsembryo vom 15. Tage; Stadium zur Zeit des Schlusses des Blastoporus; Rumpfgegend; diese Fig. sollen das Verhältniss des Bildungsgewebes zu den Ursegmenten zeigen. Fig. 48 ist der vorderste Schnitt; Fig. 49 liegt um zwei Schnitte weiter hinten; von dem Ursegment Us(n), welches Fig. 48 zeigte, ist nur noch der nach unten hin gehende Theil zu sehen, während das folgende Ursegment Us(n+1) aufgetreten ist; in Fig. 50, welche den zweiten Schnitt nach hinten von Fig. 49 darstellt, erscheint das letztere grösser und von dem vorhergehenden Ursegment ist nur der hinterste unterste Theil zu sehen; dieser geht medianwärts continuirlich in das Bildungsgewebe über. Würde man noch um zwei oder drei Schnitte nach hinten gehen, so würde man wieder ein Bild wie Fig. 48 finden.
- Fig. 51. Lachsembryo (D) vom 16. Tage. Stadium kurz nach Schluss des Blastoporus. Vergr. 14. Die Lage der Schnitte Fig. 37-45 ist eingezeichnet.
- Fig. 52 a, b, c. Wanderzellen, auf dem Dottersack von Belone acus beobachtet; a und b enthalten feinkörniges gelbes Pigment, vergl. Fig. 21.

Einfacher Apparat zur Erwärmung und Abkühlung von Objecten unter dem Mikroskop.

Von

Dr. H. Dewitz in Berlin.

Gelegentlich einer mikroskopischen Untersuchung brauchte ich eine Vorrichtung zum Erwärmen und Abkühlen des Objects. Da die gebräuchlichen Apparate zu theuer waren, so liess ich den im Folgenden beschriebenen einfachen Apparat anfertigen, welcher nur zwei Mark kostet und in vielen Fällen vollkommen ausreichen wird.

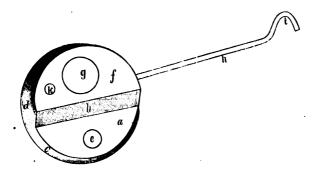
Man denke sich an einer kreisrunden Schachtel aus Messingblech von etwa 0,08 m Durchmesser und 0,03 m Höhe den halben Deckel um 0,023 m herabgesetzt und die hierdurch entstehende 0,08 m lange und 0,023 m hohe Oeffnung durch ein aufgelöthetes Blechstück (b) verschlossen. Die Schachtel besteht jetzt aus zwei mit einander communicirenden Hälften, einer niedrigen (c) und einer höheren (d). Alles ist wasserdicht verlöthet.

In Decke und Boden der flacheren Hälfte sind zwei übereinanderstehende kreisrunde Oeffnungen (e die in der Decke) angebracht, auf welche von aussen her je ein die Oeffnung an Grösse überragendes Deckglas mit Siegellack oder irgend einem schnell erhärtenden Kitt aufgeklebt wird. Damit das untere Deckglas sich nicht am Tische des Mikroskopes reibt, lässt man unter den Boden des Apparats eine mit einem runden Loch versehene Blechscheibe von 0,08 m Durchmesser auflöthen, sodass das untere Deckglas hohl liegt und auch beim Verschieben des Apparats auf dem Tisch des Mikroskops nicht beschädigt wird. In der Decke der höheren Hälfte ist ein grösseres Loch (g) geschlagen zum Eingiessen des Wassers und Einbringen von Eisstückchen und ein kleines (k) zum Einführen eines Thermometers.

Endlich ist dicht über dem Boden an der höheren Abtheilung das eine Ende eines Messingrohrs (h) von der Dicke eines GänseEinfacher Apparat zur Erwärmung und Abkühlung von Objecten etc. 667

kiels eingelöthet. Das frei abstehende Ende (i) desselben ist empor und dann mit der Spitze nach unten gebogen, wodurch das Ausfliessen des in den Apparat gegossenen Wassers verhindert wird.

Vor dem Gebrauch wird derselbe durch die grosse Oeffnung (g) zur Hälfte mit Wasser angefüllt und so gebogen, dass etwaige sich unter dem oberen aufgekitteten Deckglas befindenden Luftblasen in die höhere Abtheilung entweichen. Auf das Deckglas bringen wir einen Tropfen schwacher Kochsalzlösung oder derjenigen Flüssigkeit, welche das Object aufzunehmen bestimmt ist, legen letzteres hinein, bedecken mit einem Deckglase, welches durch Deckglasstückchen gestützt wird, klemmen den Apparat auf dem Mikroskop so fest, dass wir das Object im Gesichtsfeld haben



und erwärmen das Wasser durch eine unter das Metallrohr gestellte Spirituslampe. Ein in die kleinere Offnung (k) gesetztes Thermometer zeigt die Temperatur des Wassers an. Je nachdem die erwärmte Stelle des Metallrohrs näher oder entfernter dem Apparat liegt, steigt die Temperatur des Wassers schneller oder langsamer. Es ist leicht durch entsprechendes Verschieben der Lampe die Temperatur auf derselben Höhe zu erhalten. Unter das gebogene Ende des Rohrs setzt man ein Gläschen, da bei der Erwärmung des Rohrs etwas Wasser ausgestossen wird.

Will man schen, wie Abkühlung auf ein Object wirkt, so füllt man den Apparat zu einem Drittel mit Wasser von Stubenwärme oder einer höheren Temperatur, legt das Object auf, klemmt den Apparat auf den Tisch des Mikroskopes fest und wirft durch die grosse Oeffnung (g) Eisstückchen hinein. Es gelingt die Temperatur bis auf +2R. herunterzubringen.

Verbesserungen.

Sollte durch das schmelzende Eis das Wasser im Apparat zu hoch steigen, so giesst man es, das Mikroskop biegend, durch das Rohr ab, ohne den Apparat vom Mikroskop zu nehmen und das Object aus dem Gesichtsfeld zu verlieren. Ist es nöthig, das Object nach der Abkühlung zu erwärmen, so nimmt man mit einer Pincette die grösseren Eisstückchen heraus und erwärmt durch eine unter das Rohr gesetzte Spirituslampe. So kann man ein und dieselbe Zelle bei den verschiedensten Temperaturen beobachten.

Da die zwischen den beiden aufgekitteten Deckgläschen befindliche Wasserschicht verhältnissmässig dünn ist, so wird die Lichtstärke auch nur sehr wenig vermindert.

Verbesserungen.

Seite	338	Zeile	17	v .	u.	lies	MZ	stat	t StZ	11.			
n	339	"	10	v.	0.	lies	: MZ ₁	stat	t MZ.				
n	344	n	20	v.	0.	lies :	ach	rom	a stat	t chron	18.		
77	344	n	22	v.	о.	lies:	Act	rom	atin	statt C	hroma	tin.	
"	347	7	4	v.	0.	lies	nach	"des	Verbi	ndungss	tückes	s" "von j	grosser
Wichtigkeit sei und dass die Spirale des letztern" etc.													
Tafel	XV	III Fi	g. 1	u.	6	lies:	MZ	statt	StZ.				
,,	XI	K ,,	3	7		"	"	"	"				



Digitized by Google

.

-

-

Digitized by Google





