

**Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte / herausgegeben
von Fr. Merkel und R. Bonnet.**

Contributors

Merkel, Friedrich Siegmund, 1845-1919.

Publication/Creation

Wiesbaden : J.F. Bergmann, 1892-1893.

Persistent URL

<https://wellcomecollection.org/works/ja9sm76h>

License and attribution

This work has been identified as being free of known restrictions under copyright law, including all related and neighbouring rights and is being made available under the Creative Commons, Public Domain Mark.

You can copy, modify, distribute and perform the work, even for commercial purposes, without asking permission.



Wellcome Collection
183 Euston Road
London NW1 2BE UK
T +44 (0)20 7611 8722
E library@wellcomecollection.org
<https://wellcomecollection.org>

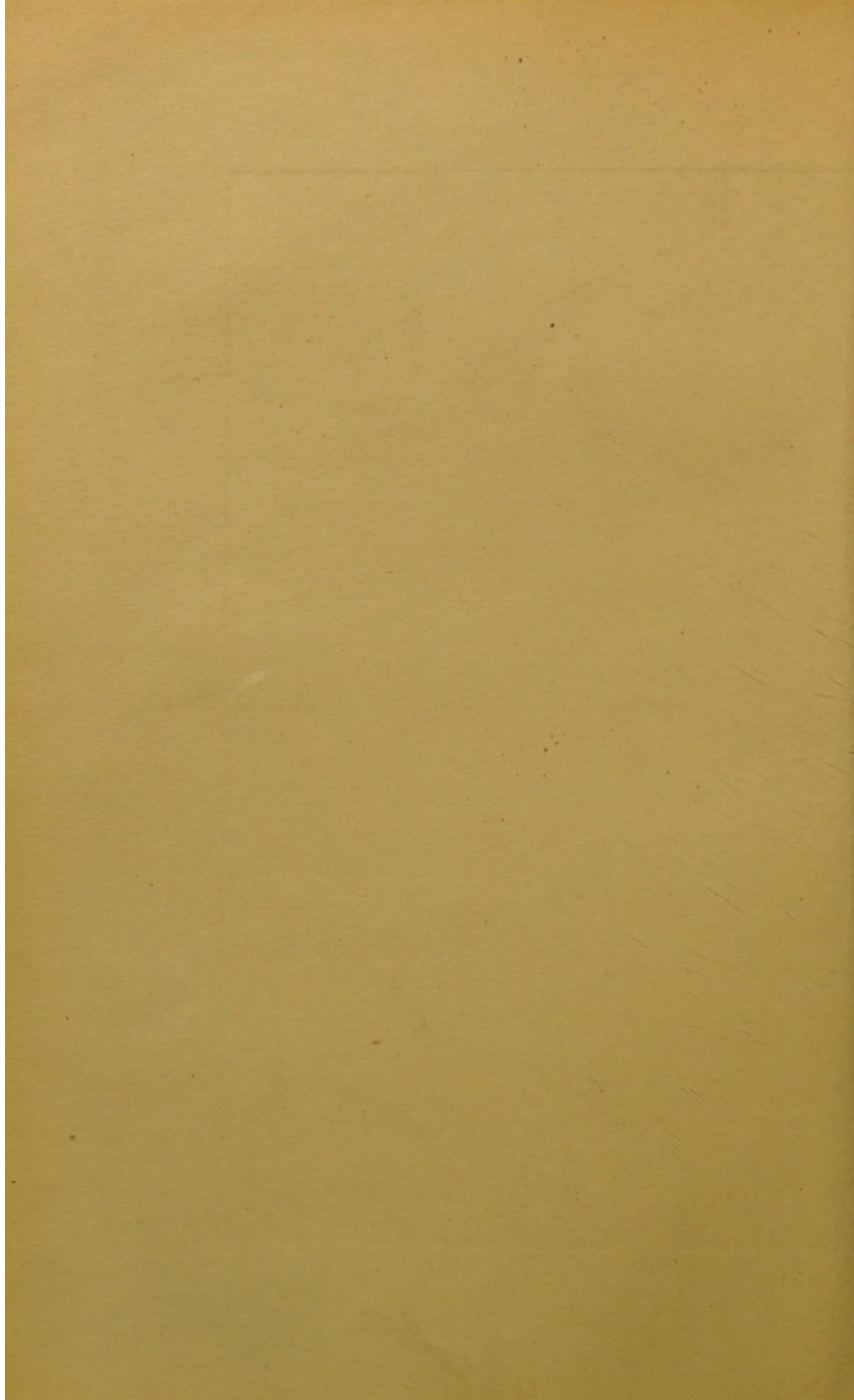
124 C



22101679082

Med
K7932





ALATOMISCHE THEORIE

THEORIE UND PRAXIS

ALATOMISCHE UND KLINISCHE THEORIE

THEORIE UND PRAXIS

THEORIE UND PRAXIS

THEORIE UND PRAXIS

THEORIE UND PRAXIS

THEORIE UND PRAXIS

THEORIE UND PRAXIS

THEORIE UND PRAXIS

THEORIE UND PRAXIS

THEORIE UND PRAXIS

ANATOMISCHE HEFTE.

REFERATE UND BEITRÄGE

ZUR

ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

UNTER MITWIRKUNG VON FACHGENOSSEN

HERAUSGEGEBEN VON

FR. MERKEL

UND

R. BONNET

O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN GÖTTINGEN.

O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE IN GIESSEN

ZWEITE ABTHEILUNG.

ERGEBNISSE DER ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

I. BAND: 1891.

WIESBADEN.

VERLAG VON J. F. BERGMANN.

1892.

Prof. Fr. Merkel.

Göttingen, den 23. Mai 94.
Bürger - Str. 10

*Prof. Fr. Merkel.
Bürger - Str. 10*

Auf die gefällige Anfrage vom 9^{ten}
d. M. erwidere ich ergebenst, dass
mir Exemplare der „Ergebnisse
der Anat. & Entwicklungsgeschichte“
nicht mehr zur Verfügung stehen.
Ich bin demhalb zu meinem
Bedauern nicht in der Lage
Heren ein solches zuzusenden.

Hochachtungsvoll
Fr. Merkel.

An
The Library,
British Medical Assoc.
London.





ERGEBNISSE

DER

ANATOMIE UND ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

UNTER MITWIRKUNG VON

K. VON BARDELEBEN, JENA; D. BARFURTH, DORPAT; G. BORN, Breslau; TH. BOVERI, MÜNCHEN; J. DISSE, GÖTTINGEN; C. EBERTH, HALLE A/S.; W. FLEMMING, KIEL; A. FRORIEP, TÜBINGEN; C. GOLGI, PAVIA; F. HERMANN, ERLANGEN; F. HOCHSTETTER, WIEN; C. v. KUPFFER, MÜNCHEN; W. ROUX, INNSBRUCK; J. RÜCKERT, MÜNCHEN; PH. STÖHR, ZÜRICH; H. STRAHL, MARBURG; H. STRASSER, BERN.

HERAUSGEGEBEN VON

FR. MERKEL
IN GÖTTINGEN.

UND

R. BONNET
IN GIESSEN.

I. BAND: 1891.

MIT 47 ABBILDUNGEN IM TEXTE.

WIESBADEN.

VERLAG VON J. F. BERGMANN.

1892.

Anat.
Embryol.

Das Recht der Übersetzung bleibt vorbehalten.

WELLCOME INSTITUTE LIBRARY	
Coll.	wellcome
Coll No.	Q5

Inhalts-Verzeichnis.

A. Anatomie.

	Seite
I. Technik. Von F. Hermann, Erlangen	1
A. Mikroskopische Technik	5
1. Fixierung und Härtung	6
2. Vorbereitung der Präparate zum Schneiden, Mikrotome, Weiterbehand- lung der Schnitte	10
3. Färbung und Metallimprägnation	17
4. Mikroskop und Nebenapparate für Zeichnung und Beleuchtung	34
B. Makroskopische Technik	39
II Zelle. Von W. Flemming, Kiel	43
1. Zellsubstanz	48
a) Aggregatzustand und Bau	48
b) Attractionssphären (Archoplasma) und Centralkörper (Centrosomen)	62
2. Zellkern	70
3. Mitotische Zellteilung	74
IIIa. Allgemeine Anatomie. Von J. Disse, Göttingen	83
1. Epithelien	85
2. Muskelgewebe	88
3. Binde-substanzen	92
4. Blut und Gefäße	99
IIIb. Regeneration. Von D. Barfurth, Dorpat	103
1. Regenerationserscheinungen an einzelnen Zellen (Ei) und einzelligen Organismen (Protozoen)	113
2. Regeneration von einer der beiden Furchungskugeln aus (Postgeneration)	115
3. Regeneration von ganzen Körperteilen und Organen bei Metazoen	117
4. Regeneration von Geweben	125
a) Physiologische Regeneration	125
b) Pathologische Regeneration	128
IV. Knochen, Bänder, Muskeln. Von K. von Bardeleben, Jena	141
A. Knochen	146
1. Schädel	146
2. Gliedmassen	148
B. Bänder, Gelenke, Gelenkmechanik	154
C. Muskeln und Fascien	157

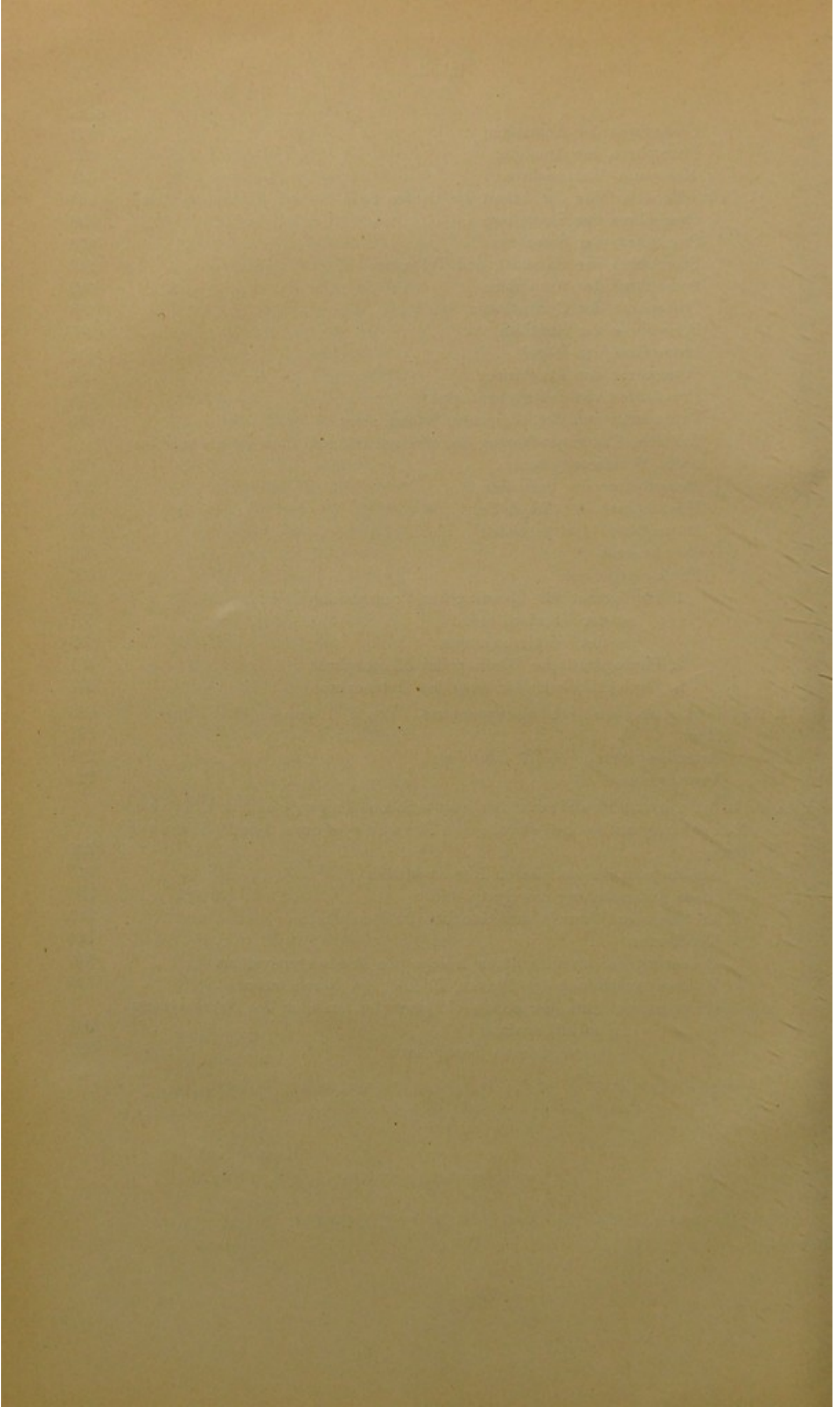
	Seite
V. Cirkulationsorgane, sog. Blutgefäßdrüsen. Von C. Eberth,	
Halle a/S.	161
A. Gefäße	163
B. Lymphdrüsen, Tonsillen	164
C. Milz	166
D. Nebenniere	171
VIa. Verdauungs-Apparat. Von Ph. Stöhr, Zürich	173
A. Über das Darmepithel	173
B. Über die peripherischen Lymphknoten	183
C. Über das Pankreas und dessen Entwicklung	191
VIb. Respirations-Apparat. Von Fr. Merkel, Göttingen	197
VII. Urogenitalsystem. Von Prof. Dr. F. Hermann, Erlangen	200
A. Histologie des Hodens und Spermatogenese	201
B. Ovarium und Oogenese	210
C. Uterus	215
VIIIa. Haut. Von Fr. Merkel, Göttingen	219
VIIIb. Sinnesorgane. Von Fr. Merkel, Göttingen	233
A. Sehorgan	233
B. Gehörorgan	241
C. Geruchsorgan	250
D. Geschmacksorgan	255
IX. Nervensystem. Von Cam. Golgi, Pavia	256
A. Allgemeine Histologie des Nervensystems. (Nervenfasern und Nerven-	
zellen.)	256
B. Grosshirn, Kleinhirn und sogenannte Gehirnganglien	257
C. Verlängertes Mark und Rückenmark. Nervenwurzeln. Spinalganglien.	
Sympathicus	260
D. Peripherisches Nervensystem. Nervenendigungen	262
E. Nervensystem der Vögel, Reptilien, Amphibien und Fische	262
I. Vögel	262
II. Reptilien	263
III. Amphibien	263
IV. Fische	263
F. Nervensystem der Evertibraten	263
X. Topographische Anatomie. Von Fr. Merkel, Göttingen	329
1. Hand- und Lehrbücher	331
2. Allgemeines	334
3. Kopf	337
4. Brust	347
5. Bauch	348
6. Becken	354

B. Entwicklungsgeschichte.

	Seite
I. Allgemeines, Lehrbücher, Atlanten etc. Von R. Bonnet, Giessen .	359
1. Über den gegenwärtigen Stand der Entwicklungsgeschichte	361
Keimblattlehre	361
Gasträatheorie, Gastrulation	366
Parablasttheorie	367
Cölomtheorie	369
Mesenchymtheorie	371
Ontogenie und Phylogenie	373
Biogenetisches Gesetz	374
Palingenie, Cenogenie	374
Anpassung und Vererbung	375
„Entwicklungsgesetze“	378
Rudimentäre Organe	379
Entwicklungsgeschichte der Funktionen	382
Entwickelungsmechanik und experimentelle Embryologie	382
Teratologie	383
2. Besprechungen	384
II. Befruchtung. Von Th. Boveri, München	386
Einleitung	391
Eikern	396
Spermakern	396
Erster Furchungskern	397
Monospermie	398
Polyspermie	398
Feinere Vorgänge bei der Befruchtung	401
Chromatin	401
Chromosomen	402
Protoplasma	410
Centrosoma	411
Befruchtung und Vererbung	416
Experimente	424
Amphimixis	431
Urgeschlechtszellen	433
Ovo- und Spermatogenese	440
Spermatogonien	444
Spermatocyte	445
Spermatide	445
Ovogonien	446
Ovocyte	446
Ei	446
Richtungskörperbildung	446
Chromatinreduktion der Ovo- und Spermatocyten	453
Bildung der parthenogenetisch sich entwickelnden Eier	470
Konjugation	476
III. Erste Entwicklungsvorgänge. Von G. Born, Breslau.	
Furchung, Gastrulation und die sich anschliessenden Prozesse	486
Gastrulation des Amphioxus	488
Gastrulation des Neunauges	489

	Seite
Chordabildung des Neunauges	492
Mesodermbildung des Neunauges	493
Teloblast	494
Afterbildung bei Petromyzon	495
Gastrulation der Selachier	497
Chordabildung der Selachier	498
Mesodermbildung der Selachier	498
Vergleich derselben mit Cyclostomen und Amphioxus	499
Afterbildung der Selachier	500
Gastrulation der Ganoiden	500
Gastrulation der Knochenfische	501
Chordabildung bei Knochenfischen	504
Mesodermbildung bei Knochenfischen	504
Afterbildung bei Knochenfischen	506
Gastrulation der Amphibien	507
Chordabildung der Amphibien	508
Mesodermbildung der Amphibien	508
Afterbildung der Amphibien	510
Gastrulation der Amnioten	514
a. Gastrulation der Sauropsiden	515
Gastrulation der Reptilien	519
Chordabildung der Reptilien	521
Mesodermbildung der Reptilien	521
b. Gastrulation der Vögel	529
Gastrulation der Säuger	529
Chordabildung der Säuger	529
Mesodermbildung der Säuger	530
IV. Placenta und Eihäute. Von H. Strahl, Marburg	533
A. Eihäute und Placenta der Säuger	534
Eihäute der niederen Säuger: Ameisenigel, Schnabeltier, Beuteltiere	537
Eihäute der Wiederkäuer	542
Eihäute der Insektivoren	543
Eihäute der Raubtiere	544
Eihäute der Nager	547
Rückblick	552
B. Eihäute und Placenta der Sauropsiden	554
Eihäute der Reptilien	554
Eihäute der Vögel	558
V. Entwicklungsgeschichte des Kopfes. Von A. Froriep, Tübingen	561
Kopfmesoblast	568
Kopfnerven	590
VI. Entwicklung der Exkretionsorgane. Von J. Rückert, München	606
A. Erste Periode bis einschliesslich die Arbeit von Fürbringer	611
I. Pronephros	612
II. Mesonephros	617
Phylogenetisches über Vor- und Urniere	621
III. Metanephros	624
B. Zweite Periode: Zeitraum zwischen der Arbeit von Fürbringer und der des Grafen Spee	626
I. Pronephros	626

	Seite
Pronephros der Anamnioten	627
Pronephros der Amnioten	629
II. Meso- und Metanephros	634
C. Dritte Periode: Von der Arbeit des Grafen Spee bis auf die neueste Zeit	636
I. Pronephros der Säugetiere	636
Pronephros der Selachier	638
Pronephros der Ganoiden und Teleostier	642
Pronephros der Amphibien	642
Pronephros der Cyclostomen	648
Pronephros der Reptilien	649
Pronephros der Vögel	652
Pronephros des Amphioxus	658
Pronephros von Ichthyophis glut.	659
Pronephros von Crocodiliern und Cheloniern	661
Kritische Zusammenfassung der neueren Befunde über die Entwicklung des Vornierensystems	664
II. Mesonephros der Selachier	669
Mesonephros der Amphibien	670
Mesonephros der Amnioten	670
III. Metanephros	673
Phylogenetisches	677
1. Phylogenetische Deutung des Pronephrossystems	677
a) der Vorniere selbst	681
b) des Vornierenganges	683
2. Phylogenetische Deutung des Mesonephros	691
3. Phylogenetische Deutung des Metanephros	694
VII. Entwicklung des Gefäßsystems. Von F. Hochstetter, Wien	696
Herz	697
Arteriensystem	711
Venensystem	720
VIII. Alte und neue Probleme der entwicklungsgeschichtlichen Forschung auf dem Gebiete des Nervensystems. Von H. Strasser, Bern	721
Auswachsen der peripheren Nervenwurzeln	727
Erste Entwicklung des Sympathicus	736
Die dorsalen Wurzeln und Ganglien im Rumpfgebiete	742
Kopfnerve	748
Bedeutung der multilokulären Anlage des Kopfnervensystems	755
Weitere Ausbildung der Nerven, Bildung der Nervenfasern	759
Bildungsgeschichte der ersten ektodermalen Anlagen des Nervensystems	
a) Im allgemeinen	763
b) im vordersten Kopfgebiet	765





Vorwort.

Der Satz, dass die Anatomie die Grundlage allen medizinischen Wissens ist, hat keine ernste Anfechtung zu befürchten. Den weiteren Satz, dass sie als Grundlage und Beispiel für jede biologische Forschung überhaupt angesehen werden muss, wird man für weit weniger selbstverständlich halten, obgleich er nicht minder wahr ist; denn der Aufbau des menschlichen Körpers war aus naheliegenden Gründen das Erste, was die denkende Naturbetrachtung intensiv und dauernd beschäftigte; die Anatomie schuf die Methoden der Arbeit und wies die Wege, welche die Naturforschung noch heute wandelt, sie hat auch durch ihre mehrhundertjährige Vergangenheit eine Ausbildung und Sicherheit der Fragestellung erlangt, welche noch auf lange hinaus den biologischen Fächern zum Vorbild dienen kann. Ich glaube daher, dass man es nicht als Selbstüberschätzung ansehen darf, wenn die Anatomen ihrem Fach, wie es sich entwickelt hat und wie es heute dasteht, eine hohe Bedeutung zuschreiben. Mit Genugthuung kann die Anatomie, anders wie viele jüngere Fächer, auf eine lange Reihe ausgezeichneter und geistvoller Männer zurückblicken, welche in unermüdlicher und erfolgreicher Arbeit seit dem Beginn der anatomischen Forschung Grosses geschaffen haben, und wir dürfen uns der sicheren und bewährten Grundlagen, auf denen unser Fach steht, freuen. Dass der Oberbau, wie jedes alte Bauwerk, mancherlei Schäden zeigt, reparaturbedürftig ist, und sogar stellenweise umgebaut werden muss, kann nicht verwundern. Im Laufe der Zeit ist dabei in aller Stille ein Seitengebäude der Anatomie entstanden, die Entwicklungsgeschichte, welche aus bescheidenen Anfängen stattlich emporgewachsen ist und sich je länger je mehr als reich ausgestattete Rüstkammer erweist, in welche man nur hineinzugreifen braucht, um die wichtigsten Hilfsmittel für das Verständnis bis dahin dunkler Punkte der Anatomie zu erhalten. So ist denn der augenblickliche Stand der anatomischen Disziplin in der That

ein besonders glücklicher und eine Fülle von Anregung bergender, gleich weit entfernt vom Anfang, in welchem sich eine aufkeimende Wissenschaft selbst noch nicht gefunden hat, und vom Ende, wo die Entwicklung so vollkommen abgeschlossen ist, dass nur noch eine historische Behandlung möglich erscheint.

Die Überwindung der ersten Stufe hat der Anatomie seit ihrer Neubegründung durch Vesal mehr als zwei Jahrhunderte gekostet und wir finden bis zum Beginn unseres nun zur Neige gehenden Säkulums die Gelehrten beschäftigt, den menschlichen Körper auf das Genaueste zu zergliedern und in seine einzelnen Teile zu zerlegen. Tafeln, wie die von Albinus und Haller, Bücher, wie die von Rosenmüller, Sömmerring, Meckel u. a. geben Zeugnis davon, dass wir auch heute die Genauigkeit jener alten Gelehrten nur schwer übertreffen können, in manchen Dingen sogar alle Mühe haben, sie nur zu erreichen. Die Methoden der Untersuchung blieben dabei die alten und seit dem Altertum¹⁾ war dem anatomischen Instrumentarium nichts hinzugefügt worden, als die Injectionspritze, eine allerdings folgenschwere Bereicherung, welche schon Swammerdam und Ruysch in die Lage versetzte, den Gefässen in einer bis dahin ungeahnten Ausdehnung nachzugehen.

Die Detailforschung war mit alledem bei einem Punkte angelangt, welcher grosse neue Gesichtspunkte nicht mehr versprach, obgleich sie weit entfernt war, ganz fertig zu sein. Ist ja doch die grobe Anatomie des Gehirnes in sehr wesentlichen Punkten ein Kind unseres Jahrhunderts und reicht doch die Lehre von den Bändern in ihrer rationellen Begründung nur wenig über dasselbe zurück. Selbst in relativ neuer Zeit sind noch Entdeckungen zu verzeichnen, wie die des *R. auricularis n. vagi*, der Steissdrüse und manche andere. Das Gefühl eines gewissen Abschlusses war aber doch vorhanden, weshalb sich die anatomische Forschung nun dem zweiten und grösseren Teil ihrer Aufgabe zuwandte, der organischen Zusammenfügung der gewonnenen Einzelheiten. Im Gegensatz zu der analytischen Arbeit früherer Zeit, hat die unsrige den synthetischen Weg beschritten und bedient sich hierzu dreier verschiedener Betrachtungsweisen. Im Anfang begründete das neunzehnte Jahrhundert ein System der topographischen Anatomie, welches bis auf die grossen Engländer an der Wende

¹⁾ Das chirurgische Besteck im Museum zu Neapel, welches in Pompeji ausgegraben wurde, enthält Messer, Sonden, Pinzetten, alles aus Bronze.

des vorigen Jahrhunderts zurückreicht. Es genügt, an die Namen von Colles und Allan Burns zu erinnern; an sie schlossen sich erst die Franzosen, dann die Deutschen an. Sie entsprang der richtigen Anschauung, dass die anatomischen Thatsachen an sich und unverbunden dem Arzte nichts nützen; sie hat der Praxis schon unschätzbare Dienste geleistet und wird ihr immer unentbehrlicher werden, je kühner der operierende Chirurg in die Tiefen des Körpers vordringt. Die Frage, welche in letzter Zeit vorwiegend die Untersucher beschäftigt hat, war die nach der Lage der weiblichen Beckenorgane. Eine zweite Seite der topographischen Betrachtung, die der physiologischen und entwicklungsgeschichtlichen Wechselwirkung der benachbarten Organe aufeinander, existiert noch kaum in schwachen Anfängen, so interessant wie sie auch zu werden verspricht.

In zweiter Linie wurden im Anschluss an Cuvier's epochemachende Arbeiten die Methode der vergleichenden Anatomie und deren Resultate auf die menschliche Anatomie übertragen, wodurch über wichtige Gebiete derselben, besonders die Knochen- und Muskellehre, neues Licht verbreitet wurde. Wir sind darin Gegenbaur, der, angeregt durch Darwin's Forschungen, weiter vordrang, als seine Vorgänger, und seiner Schule zu grösstem Dank verpflichtet. Zum dritten aber erlangte die Entwicklungsgeschichte einen immer grösseren Einfluss auf die Anatomie und es waren vor allem Kölliker und His bemüht, das Verständnis der letzteren mit Hilfe der ersteren zu fördern. Die vergleichende und entwicklungsgeschichtliche Betrachtung erlauben uns Einblicke in Homologien und Analogien der Körperteile, sie erklären uns rudimentäre Organe und Varietäten und lehren uns mit einem Wort den Zusammenhang der Dinge erst verstehen¹⁾. Wie unrecht haben doch heute diejenigen, welche die grobe Anatomie beschuldigen, ein öder Gedächtniskram zu sein, den man sich nur durch immer und immer wiederholtes Auswendiglernen aneignen könne; sie selbst oder ihre Lehrer müssen es nicht verstanden haben, dem toten Worte Leben einzuhauchen.

Neben diesen Leistungen, welche man, wie ich meine, sehr hoch anschlagen muss, war es aber unserem Jahrhundert noch vorbehalten, einen

¹⁾ Schon einmal war eine Zeit, in welcher man sich die Aufgabe stellte, den Zusammenhang der anatomischen Einzelheiten zu ergründen, die Zeit der Naturphilosophie. Sie suchte aber nicht an der Hand der Durchforschung des Objektes, sondern durch reine Verstandesoperationen ihr Ziel zu erreichen, weshalb sie trotz allen angewandten Scharfsinnes überall mit der Wirklichkeit in Konflikt geraten und schliesslich scheitern musste.

ganz neuen Zweig der Anatomie, die sogenannte „feine“ Anatomie erst zu begründen.¹⁾

Um dies zu können, borgte sich unser Fach von den exakten Wissenschaften, der Physik und Chemie, das Rüstzeug, und gelangte damit soweit, dass die vergangenen sechs Jahrzehnte für immer als ein Markstein in der Betrachtung, nicht der Anatomie allein, nein, der ganzen belebten Natur überhaupt gelten werden, und glücklich dürfen sich die schätzen, welchen es vergönnt war, diese gewaltige Entwicklung zu beobachten und an ihr mitzuwirken. Das achromatische Mikroskop ermöglichte es Schwann, die Zelle als das Fundament des Aufbaues des tierischen Körpers zu erkennen, ihm ist Henle's allgemeine Anatomie, gegründet auf die Zellenlehre, zu danken, mit seiner Hilfe erschloss uns Kölliker in seiner mikroskopischen Anatomie den Bau der Organe. Welche Fortschritte hat seit den ersten Fraunhofer'schen Instrumenten die Mikroskopverfertigung gemacht! Ist doch in letzter Zeit erst das Instrument durch Erfindung der Apochromaten wieder leistungsfähiger — leider auch wieder teurer und komplizierter — geworden. Hand in Hand mit der Verfeinerung des eigentlichen Beobachtungsinstrumentes gehen auch die Verfeinerungen in Zurechtung der Präparate, besonders die Vorrichtungen, sie einzubetten und in feinste Schnitte zu zerlegen. Was lieferte uns neben dem, was wir der Physik und der auf sie gegründeten Industrie verdanken, noch die Chemie! Wie haben sich die Konservierungsmethoden verbessert, seit neben dem altehrwürdigen Spiritus Purkinje zuerst Holzessig, Jacobson und Hannover verdünnte Chromsäure anwandten! Die fundamentalsten Bereicherungen auf diesem Gebiet verdanken wir Heinrich Müller, der die nach ihm genannte Mischung von doppeltchromsaurem Kali und Glaubersalz angab und Max Schultze, welcher zuerst die Überosmiumsäure benutzte. In neuester Zeit hat sich die Erkenntnis Bahn gebrochen, dass keineswegs nur der Schutz gegen die beginnende Verwesung, sondern dass auch eine möglichst rasche und plötzliche Fixierung notwendig ist, um Organe und Gewebe in ihrer wahren Gestalt zu erhalten; auch hierbei haben Osmium und Chrom (Flemming) die wichtigsten Dienste geleistet.

Nach einer zweiten Richtung hin hat uns die Chemie ebenfalls gefördert, durch die uns gelieferten Farbstoffe. Seit Gerlach der ältere das

¹⁾ Die früheren, zwei Jahrhunderte zurückreichenden Versuche nach dieser Richtung sind nur als naturwissenschaftliche Spielereien zu betrachten und erweisen sich deshalb auch keineswegs als wirklich fruchtbringend.

Karmin in die mikroskopische Technik eingeführt hatte, ist ein Meer von Farben aufgekommen, welche sich besonders seit der Entdeckung der Anilinfarbstoffe in's Ungemessene vermehrt haben. Man verfährt bei der Färbung in dreierlei Weise; entweder man bringt Farbstoffe, welche an sich keine Veränderung mehr erleiden sollen, auf die Objekte, oder man ruft die Farbe durch einen chemischen Prozess erst im Präparat hervor oder man bewirkt gefärbte und durchsichtige oder opake Metallniederschläge in demselben. Alle diese Wege sollen im allgemeinen dazu führen, gewisse Gebilde zu färben, während andere ungefärbt bleiben, also einen ähnlichen Effekt zu erzielen, wie man ihn bei der makroskopischen Anatomie mit der Injektion für den Gefässverlauf erreicht. Leider ist es noch nicht möglich gewesen, tiefer in die chemisch-physikalischen Vorgänge bei der Färbung einzudringen, so dass bis heute alle Resultate eigentlich nur glücklichen Griffen beim Herumprobieren zu danken sind. Die Schuld der Anatomen ist dabei freilich eine geringe, da wir bis jetzt von der Chemie in der Erkennung der Eiweissverbindungen gänzlich im Stich gelassen werden.

Alle diese Methoden und Hilfsmittel haben uns in der kurzen Zeit eines halben Jahrhunderts erstaunlich viel kennen gelehrt und wir sind in die feinere Organisation des Körpers schon jetzt so tief eingedrungen, dass wir behaupten dürfen, eine feste Grundlage sei gewonnen, auf der die Forschung in ruhiger und methodischer Weise weiter zu bauen vermag. Wenn auch dieses erfreuliche Endresultat dem aussenstehenden Beobachter als ein gleichmässiges und harmonisches erscheint, so war doch der Fortschritt in einzelnen Zweigen der feineren Anatomie ein sprunghafter und es gab immer Modethemen, welche die Aufmerksamkeit ganz vorwiegend beschäftigten. Im Anfang war es Epithel und Flimmerbewegung, deren Entdeckung grosses Aufsehen machte, dann kam das Bindegewebe an die Reihe, dann rückten die Sinnesorgane und Nervenendigungen überhaupt in den Brennpunkt des Interesses. Zu der einen Zeit stand die Ossifikation, zu einer anderen die Struktur des Muskels im Vordergrund. Am nachhaltigsten hat in neuer Zeit die Zellteilung die Gelehrten beschäftigt und sie hat wieder andere Fragen in Fluss gebracht, unter welchen ich ganz besonders die der Spermatogenese hervorheben will. Die mit der Zellteilung verknüpften Fragen haben auch heute noch nicht an Interesse eingebüsst und ihnen hat sich jetzt noch das Zentralnervensystem zugesellt, welches uns täglich neue Überraschungen bringt.

Was die Zellteilung anlangt, so wissen wir, dass sie sich fast stets unter der eigentümlichen Form abspielt, welche Flemming die indirekte genannt hat, und dass dabei die Substanz des Kernes und der Zelle tiefgreifende Umlagerungen erfährt. Die am meisten in die Augen fallende ist die, dass sich das Kerngerüst zu Fadenschlingen umwandelt, welche sich der Länge nach teilen und, nach beiden Enden der Zelle hinrückend, die Gerüste der neuen Kerne bilden. Man hielt sie, die zuerst in die Augen fielen, anfangs für das Wichtigste, bis sich allmählich die Sache umkehrte, und heute die sogenannten Attraktionszentra in der Zellsubstanz selbst und die von ihnen ausgehenden Protoplasmastrahlungen die Aufmerksamkeit vorwiegend fesseln. Man wird wohl kaum fehl gehen, wenn man beiden und ihrer gegenseitigen Wechselwirkung auf einander gleiche Bedeutung zuschreibt. — Die Lehre von der Zellteilung und die Beobachtung der Teilungsvorgänge (Mitosen) in den Geweben und Organen ist nicht ohne bedeutenden Einfluss auf Erkennung der Vorgänge bei deren Wachstum und Neubildung gewesen. Man hat nicht nur, wie schon erwähnt, über die Spermatogenese neues Licht verbreitet, sondern man konnte auch finden, wo die Stellen sind, an welchen sich die jungen Lymphkörperchen bilden, von denen aus Darmepithelien, Haare und vieles andere wachsen; besonders hat die Entwicklungsgeschichte grossen Nutzen von der auf die Mitosen gerichteten Aufmerksamkeit gezogen. Wir dürfen noch wertvolle Aufschlüsse von der topographischen Beobachtung der Teilungserscheinungen erwarten.

Der zweite Gegenstand, welcher augenblicklich im Vordergrund des Interesses steht, ist, wie erwähnt, die feinere Anatomie des Zentralnervensystems, in engem Anschluss daran, der Sinnesorgane und überhaupt die Nervenversorgung im weiteren Gebiet des Körpers; für sie sind die Weigert'sche Färbung mit Hämatoxylin, die Golgi'sche mittelst eines Silberniederschlags in Zellen und Fasern und die vitale Methylenblaufärbung Ehrlichs die schätzbarsten Förderungsmittel geworden. Etwas Abschliessendes ist bei diesen Studien noch nicht erreicht, die Wissenschaft steht vielmehr mitten in frischer und fröhlicher Arbeit. Wohl aber ist es uns jetzt schon klar, dass wir von der Massenhaftigkeit der Nerven, welche alle Organe durchziehen, bisher noch keine Ahnung gehabt hatten. Was das Zentralnervensystem anlangt, so ist durch die Forschungen der letzten Jahre der lange vergeblich gesuchte Zusammenhang zwischen den Elementen desselben klar gelegt worden und es hat sich die überraschende Thatsache

ergeben, dass für die nervöse Übertragung nicht die Kontinuität derselben nötig ist, sondern dass es genügt, wenn diese Elemente mit einander in Kontakt stehen. Die verwirrende Mannigfaltigkeit der Verflechtungen verhindert bisher einen ganz klaren Überblick und die anatomisch-physiologische Hypothese treibt üppige Blüten. Wir dürfen aber der sicheren Hoffnung leben, dass von Jahr zu Jahr der Boden unter den Füßen fester werden wird. —

Die beiden in erster Linie auf der Tagesordnung stehenden Fragen streifen ihrer universellen Bedeutung wegen eine grosse Mehrzahl der Gebiete der Anatomie, und es wäre sehr irrig, wenn man glauben wollte, dass über ihrer Bearbeitung die Pflege anderer wichtiger Kapitel unserer Wissenschaft vernachlässigt würde. Ein Blick in die folgenden Blätter wird erweisen, dass allenhalben rege Thätigkeit herrscht, wohl geeignet, die Kenntnisse zu fördern. Gerade diese Thätigkeit aber und das rasche Fortschreiten der Kenntnisse erschwert es dem Einzelnen dem Gang der Untersuchungen zu folgen. Häufig genug wird es schon dem Fachmann schwer, auf einem Gebiete, welches er nicht selbst bearbeitet, den leitenden Faden festzuhalten; um wie vielmehr muss dies von solchen gelten, welche nicht selbst mitten in der anatomischen Arbeit stehen. Dies ist der Grund, welcher uns veranlasste, die Herausgabe dieser Referate zu unternehmen und wir hoffen bestimmt, dass es mit ihrer Hilfe jedem naturwissenschaftlich gebildeten Manne möglich sein wird, geistig an den Fortschritten anatomischer Forschung mitzuarbeiten und sich einen Einblick in deren Leben und Bewegung zu verschaffen.

Anders als die vorhandenen Jahresberichte, welche nur Register der alljährlich erschienenen Arbeiten mit kurzer Inhaltsangabe darstellen, und welchen wir durchaus keine Konkurrenz zu machen beabsichtigen, sollen unsere Referate über die anatomischen und entwicklungsgeschichtlichen Arbeiten in der Art berichten, dass grössere Fragen, welche einem gewissen Abschluss entgegengeführt sind, oder bei deren Behandlung wichtige und fundamentale Resultate erzielt wurden, in der Form von möglichst übersichtlichen *Essay's* besprochen werden¹⁾, während kleinere oder noch in vollem Fluss befindliche Untersuchungen entweder nur kurz angezeigt, oder auch so lange ganz zurückgestellt werden, bis das Material zu einem Auf-

¹⁾ Bei einer solchen Besprechung soll auch keineswegs eine sachliche Kritik gescheut werden. Sollte ein Autor gelegentlich eine ebenfalls sachliche und unpersönliche Replik für nötig halten, dann stehen ihm hierfür die „anatomischen Hefte“ jederzeit offen.

sätze in dem beabsichtigten Sinne ausreicht. Es wird so nach und nach eine Geschichte der einzelnen Abschnitte unserer Wissenschaft entstehen, welche dem Leser, der sich über Stand und Entwicklung irgend einer anatomischen Frage rasch orientieren will, jederzeit erschöpfend Aufschluss giebt.

Die Art der beabsichtigten Besprechung verlangt es nun, dass die Referate von erfahrenen Forschern geliefert werden, welche die zu referierenden Abschnitte beherrschen, da nur sie in der Lage sind, lebensvolle und farbenreiche Bilder zu zeichnen. Ihre Arbeiten sollen nicht trockene Auszüge sein, sondern sie beanspruchen durchaus den Wert von Originalarbeiten individuellen Gepräges und die Redaktion hat es sorgfältig vermieden, ihren Mitarbeitern einen uniformierenden Zwang aufzuerlegen. Mancher Aufsatz wird deshalb in mehreren Referaten genannt, andere sind, wie gesagt, nirgends erwähnt. Wir bitten die verehrten Autoren der letzteren, uns deshalb nicht zu zürnen; wenn es der Zusammenhang erlaubt, werden auch sie unverkürzt zu ihrem Rechte kommen.

Dass der Ruf, welchen die Redaktion an die Vertreter der Anatomie ergehen liess, lebhaften Wiederhall gefunden hat, beweist die Liste unserer Mitarbeiter und ich darf schon jetzt verraten, dass uns ausser ihnen noch andere Gelehrte mit klangvollsten Namen ihre werththätige Unterstützung in Aussicht gestellt haben.

Ich denke, unsere Referate werden, kurz gesagt, das Facit von dem ziehen, was die Anatomie in dem zur Neige gehenden Jahrhundert geleistet hat und die Bilanz wird zeigen, dass sie hinter keiner anderen Wissenschaft zurücksteht, sondern dass es ihr gelungen ist, in ungeahnte Tiefen der Erkenntnis vorzudringen und zugleich der praktischen Medizin den schwierigen, ihr vorgezeichneten Weg zu ebnen. Möchten sie eine freundliche Aufnahme finden!

Fr. Merkel.

I. THEIL

A N A T O M I E.

REDAKTION: F. MERKEL.

THE

ANATOMY

OF THE

I.
T e c h n i k .

Von

F. Hermann, Erlangen.

1. Flemming, W., Notizen zur Färbetechnik. Zeitschrift für wissenschaftl. Mikroskop. I. 1884.
2. Hermann, F., Beiträge zur Histologie des Hodens. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 34. 1889.
3. — Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyökinetischen Spindel. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 37. 1891.
4. Zacharias, O., Über die Verwendung von Eisensalzen zur Sichtbarmachung feinsten Zellstrukturen. Naturforscherversammlung in Bremen. 1890.
5. Benda, Ein neues Härtungsmittel. Verhandlungen der anatom. Gesellschaft Würzburg. 1888.
6. Altmann, B., Die Elementarorganismen und ihre Beziehungen zu den Zellen. Leipzig 1890.
7. Henking, H., Methoden bei entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen an Insekten-eiern. Zeitschrift f. mikr. Technik. VIII. 2. 1891.
8. Deckhuyzen, M., Untersuchungen über das Endothel, welche mittelst modifizierter Silbermethoden angestellt sind. Verhandl. d. internat. med. Kongresses. Berlin 1890. Bd. II. Abt. 1.
9. Kultschitzky, Zur Kenntnis der modernen Fixierungs- u. Konservierungsmittel. Zeitschrift f. wiss. Mikroskop. Bd. IV. 1887.
10. Haug, R., Die gebräuchlichsten Entkalkungsmethoden. Zeitschrift f. wiss. Mikroskop. VIII. 1. 1891.
11. Andeer, J., Das Resorcinderivat Phloroglucin. Centralbl. f. d. med. Wiss. 1884. 12—33.
12. Thoma, R., Eine neue Entkalkungsmethode. Zeitschrift f. wiss. Mikroskop. VIII. 2. 1891.
13. Suchanek, N., Technische Notiz über die Verwendung des Anilinöls in der Mikroskopie, sowie einige Bemerkungen zur Paraffinmethode. Zeitschrift f. wiss. Mikrosk. VII. 1890.
14. Ciagliński, A., Ein Beitrag zur mikroskop. Technik bei der Untersuchung des Rückenmarks u. der peripheren Nerven. Zeitschrift f. wiss. Mikrosk. VIII. 1. 1891.
15. Strasser, N., Das Schnitt-Aufklebe-Mikrotom. Zeitschrift f. wiss. Mikrosk. VII. 1890.

16. Schaffer, J., Fromme's Patentmikrotom ohne Schlittenführung u. eine neue Präparatenklammer. Zeitschrift f. wiss. Mikrosk. VIII. 3. 1891.
17. Thoma, R., Über eine Verbesserung des Schlittenmikrotoms. Zeitschrift f. wiss. Mikrosk. VII. 1890.
18. Bernhard, W., Kleiner Tropfapparat für Mikrotome. Zeitschrift f. wiss. Mikrosk. VIII. 3. 1891.
19. Stoss, A., Konstruktion eines Kühlmessers. Ebenda. VIII. 3. 1891.
20. Nikiforoff, M., Mikroskopisch-technische Notizen. Ebenda. VIII. 2. 1891.
21. Koch, A., Einige neue Objekthalter für die Jung'schen Mikrotome. Ebenda. VII. 1891.
22. Strasser, H., Die Nachbehandlung der Schnitte bei Paraffineinbettung. Ebenda. VII. 1891.
23. Golgi, Sulla fina anatomia degli Organi centrali del Systemo nervoso. 1886. (Hauptwerk.)
24. — Sulla struttura delle fibre nervose midollate periferiche e centrali. Arch. per le sc. med. med. 1880. Vol IV.
25. v. Kölliker, A., Über Golgi's Untersuchungen, den feineren Bau des centr. Nervensystems betreffend. Physik.-med. Gesellsch. Würzburg. X. 1887.
26. Ramon y Cajal, Sur la morphologie et les connexions des éléments de la rétine des oiseaux. Anat. Anzeiger. 1889.
27. Cox, W., Imprägnation des centralen Nervensystems mit Quecksilbersalzen. Archiv. f. mikr. Anat. 37. 1891.
28. Samassa, P., Zur Technik der Golgi'schen Färbung. Zeitschrift f. wiss. Mikrosk. VII. 1890.
29. Fick, R., Zur Technik der Golgi'schen Färbung. Ebenda. VIII. 2. 1891.
30. Greppin, L., Weiterer Beitrag zur Kenntnis der Golgi'schen Untersuchungsmethode des centr. Nervensystems. Arch. f. Anat. u. Phys., anat. Abt. 1889.
31. Obregia, M., Technische Mitteilungen. Virchow's Archiv 122 u. Verhandl. d. intern. med. Kongresses in Berlin. 1890.
32. Sala, S., Zur feineren Anatomie des grossen Seepferdefusses. Zeitschr. f. wiss. Zool. 52. 1891.
33. Riese, Über die Technik der Golgi'schen Schwarzfärbung durch Silbersalze u. über die Ergebnisse derselben. Centralblatt f. allgemeine Pathologie u. path. Anatomie II. dto. 12. 1891.
34. Tal, Modificazione al metode del Golgi. Gazzetta degli Ospidali. 1886.
35. Golgi, C., La rete nervosa diffusa degli organi centrali del systema nervoso. Rendiconti del R. istituto Lombardo di scienze e lettere Milano 24. 1891.
36. van Gehuchten, Le bulbe olfactif. chez quelques mammiferes. La Cellule VII. 1891.
37. v. Lenhossek, Ursprung, Verlauf u. Endigung der sensiblen Fasern bei Lumbricus. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 39. 1. 1892.
38. Riese, Die feinsten Nervenfasern u. ihre Endigung im Ovarium der Säugetiere u. des Menschen. Anatom. Anzeiger 1891. VI. 14/15.
39. Böhm, A., Sitzungsberichte der Gesellschaft f. Morphol. u. Phys. in München. 1889.
40. Oppel, A., Eine Methode zur Darstellung feinerer Strukturverhältnisse der Leber. Anat. Anz. Bd. V. 1890.
— Über Gitterfasern der menschl. Leber u. Milz. Anat. Anz. Bd. VI. 1891.
41. Martinotti, Del la réaction des fibres elastiques avec l'emploi du nitrat d'argent. Archiver ital. de Biologie XI. 1889.
42. Enderlen, Fasern im Knochenmark. Anat. Anz. Bd. VI. 1891.
43. Tirelli, V., Il tessuto osseo studiato colla reazione neva. Atti della R. accad. dei Ciucei Roma. Rendiconti. IV. 1890.
44. Zieben, Th., Eine neue Färbungsmethode des Centralnervensystems. Neurolog. Centralbl. X. 3. 1891.

45. Mercier, A., Die Upson'schen Methoden für Achsencylinder- u. Zellen(Gold)färbung. Zeitschrift f. wiss. Mikrosk. VII. 1890.
46. Weigert, C., Zur Markscheidenfärbung. Deutsche mediz. Wochenschrift. 1891. dto. 42.
47. Mercier, A., Zur Markscheidenfärbung. Zeitschrift f. wiss. Mikr. VII. 1890.
48. Wolters, M., Drei neue Methoden zur Mark- u. Achsencylinderfärbung mittelst Hämatoxylin. Ebenda VII. 1890.
49. Kultschitzky, Über eine neue Methode der Hämatoxylinfärbung. Anat. Anzeiger Bd. IV. 1889.
50. Mallory, Phospho-molybdie Acid-Hämatoxylin. Ebenda. VI. 13. 1891.
51. Kaas, Th., Die Anwendung der neuen Wolters'schen Methode auf die feinen Fasern der Hirnrinde. Neurolog. Centralbl. X. 1891. dto. 15.
52. Schaffer, J., Die Färbung der menschl. Retina mit Essigsäurehämatoxylin. Sitz.-Ber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. 49. 3. 1890.
53. Ehrlich, P., Über die Methylenblaureaktion der lebenden Nervensubstanz. Deutsche med. Wochenschrift. 1886. dto. 4.
54. Smirnow, Über die Nervenendknäuel in der Froschlunge. Anat. Anz. III. 1888.
55. Arnstein, Die Methylenblaufärbung als histologische Methode. Ebenda. II. 1887.
56. Pal, Bemerkungen zur Ehrlich'schen Nervenfärbung. Wiener med. Jahrbücher 1887.
57. Dogiel, Ein Beitrag zur Farbenfixierung von mit Methylenblau tingierten Präparaten. Zeitschrift f. wiss. Mikr. VIII. 1891.
58. Cuccati, Sopra il distribimento e la terminazione delle fibre nervosi nei polmoni della rana temporaria. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Phys. V. 1888.
59. Mayer, S., Die Methode der Methylenblaufärbung. Zeitschrift f. wiss. Mikr. VI. 1889.
60. Retzius, G., Über die Endigungsweise der Nerven in den Genitalnervenkörperchen des Kaninchens. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Phys. VII. 1890.
61. Lawdowsky, M., Weitere Beobachtungen über die Nervenendigungen auf Grundlage ihrer Tinktion bei Lebzeiten. Arb. d. k. Akad. der Wiss. Petersburg. Bd. 61. dto. 2. (nach Dogiel).
62. Dogiel, Eine neue Methode der Imprägnationsmethode der Gewebe mittelst Methylenblau. Archiv f. mikr. Anat. 33. 1889.
63. Schultze, O., Die vitale Methylenblaureaktion der Zellgranula. Anat. Anz. II. 1887.
64. Schmaus, Technische Notizen zur Färbung der Achsencylinder im Rückenmark. Münchener med. Wochenschr. Jhg. 38. 1891. dto. 8.
65. Adamkiewicz, Neue Rückenmarkstinktionen. Sitz.-Ber. d. k. Akad. d. Wiss. Wien. Bd. 89. Abt. 3. 1884.
66. Aronson, Über die Anwendung des Gallein zur Färbung des Centralnervensystems. Centralbl. f. d. med. Wiss. 1890. dto. 30/31.
67. Lawdowsky, Vom Aufbau des Rückenmarks. Archiv f. mikr. Anat. 38. 2. 1891.
68. Heidenhain, Färbung mit Hämatoxylin u. chroms. Salzen. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 27. 1886.
69. Apathy, Nachträge zur Celloidintechnik. Zeitschrift für wiss. Mikrosk. V. 1888.
70. Platner, Die Entstehung des Nebenkerns und seine Beziehung zur Kernteilung. Archiv f. mikr. Anat. 26. 1886.
71. Benda, Untersuchungen über den Bau des funktionierenden Samenkanälchens einiger Säugetiere u. Folgerungen für die Spermatogenese dieser Wirbeltierklasse. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 30. 1887.
72. Henneguy, Nouvelles recherches sur la division cellulaire indirecte. Journal de l'anatomie et de phys. 27. dto. 5. 1891.
73. Hoyer, Über den Nachweis des Mucins in den Geweben mittelst der Färbemethode. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 36. 1890.
74. Zimmermann, A., Botanische Tinktionsmethoden. Zeitschr. f. wiss. Mikr. VII. 1890.

75. Benda, Neue Mitteilungen über die Entwicklung der Genitaldrüsen u. über die Metamorphose der Samenzellen. Verhandlungen der physiol. Gesellschaft. 14. Dez. 1891.
76. Weiss, Eine neue mikrochemische Reaktion der eosinophilen Zellen. Centralblatt f. med. Wiss. 1891. Nr. 40/41.
77. Ehrlich, P., Farbenanalytische Untersuchungen zur Histologie und Klinik des Blutes. 1891.
78. Heidenhain, Beiträge zur Histologie und Physiologie des Dünndarms. Pflüger's Archiv 43.
79. Flemming, Über Teilung u. Kernformen der Leukocyten u. über deren Attraktions-sphären. Archiv f. mikr. Anat. 37. 1891.
80. — Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. II. Tl. Ebenda.
81. Haug, R., Einige empfehlenswerte Tinktionsmethoden. Zeitschrift f. wiss. Mikr. Bd. VII. 1890.
82. — Einige empfehlenswerte Farbstoffkompositionen. Ebenda. VIII. 1891.
83. Mayer, P., Über das Färben mit Hämatoxylin. Mitteilungen aus der zool. Station in Neapel. Bd. 10. 1. 1891.
84. Wolters, M., Zur Kenntnis der Grundsubstanz u. der Saftbahnen des Knorpels. Archiv f. mikr. Anat. 37. 1891.
85. Czapski, Die voraussichtlichen Grenzen der Leistungsfähigkeit des Mikroskops. Zeitschr. f. wiss. Mikr. VIII. 1891.
86. Lendl, A., Eine neue Konstruktion des Mikroskops. Ebenda. VIII. 1891.
87. Bernhard, Eine neue Modifikation des Abbe'schen Zeichenapparates. Ebenda. VIII. 1891.
88. Heinsius, Eine Verbesserung der Abbe'schen Camera lucida. Zeitschrift f. wiss. Mikrosk. VI. 1889.
89. Henking, Winkels neuer Zeichenapparat. Ebenda. VIII. 1891.
90. Giesenhagen, Ein Zeichenpult zum Gebrauch am Mikroskop. Ebenda. VII. 1890.
91. Edinger, Ein Apparat zum Zeichnen schwacher Vergrößerungen. Ebenda. VIII. 1891.
92. Schaffer, Die Rekonstruktion mittels Zeichnung. Ebenda. VII. 1890.
93. Schiefferdecker, Die Kochs-Walz'sche Mikroskopierlampe. Ebenda. VII. 1890.
94. — Nachtrag hierzu. Ebenda. VIII. 1891.
95. Dalla Rosa, Ein neues Verfahren der Konservierung ganzer Leichen zu Präparierzwecken. Verhandl. des X. internat. Kongresses. Berlin 1890.
96. Rosenthal, Über die fäulniswidrige Wirkung des Chinolins. Biolog. Centralblatt IX. 1890.
97. Wickersheimer, Kurze Anleitung zur Verwendung der Wickersheimer'schen Flüssigkeit für anatom. Präparate. Berlin 1892.
98. Thoma, Anatomische Sammlungspräparate mit Erhaltung der natürlichen Färbung. Centralbl. f. Pathol. u. pathol. Anat. II. dto. 10. 1891.
99. Stieda, Ein neues Verfahren zur Herstellung trockener Hirnpräparate. Anat. Anzeiger VI. dto. 16. 1891.
100. Schwalbe, Über Herstellung von trockenen Gehirnpräparaten für den anatom. Unterricht. Anat. Anz. I. 1886. dto. 12.
101. Brunetti, Über die Tannisationsbehandlung der tierischen Gewebe zum Zwecke der Herstellung anatomischer Präparate. Verh. d. internat. Kongresses. Berlin 1890.
102. Brandes, Eine neue Methode zur Aufstellung von Präparaten u. Objekten in Alkohol. Zool. Anz. 14. dto. 365. 1891.
103. His, Über Verwertung der Photographie zum Zwecke anatomischer Forschung. Anatomischer Anz. VI. dto. 1. 1891.
104. Fraser, A guide to operations on the brain. London 1890.

Es lässt sich wohl nicht leugnen, dass die grossen Fortschritte, welche die anatomische Wissenschaft in den jüngsten Jahren gemacht hat, nicht zum geringsten der Verbesserung unserer Untersuchungsmethoden zu verdanken sind und so wird denn auch mit vollem Rechte in einem Berichte, der ein Bild von dem momentanen Stand der anatomischen Wissenschaften selbst bieten soll, der sog. „Technik“ eine Stelle eingeräumt werden müssen. Freilich kann dabei auch nicht geleugnet werden, dass gerade in Bezug auf Technik, namentlich mikroskopische Technik, in neuerer Zeit so manches mit Emphase „den Fachgenossen angelegentlichst empfohlen“ wurde, was sich bei näherer Untersuchung und Prüfung entweder nicht als zuverlässig erwies oder aber lediglich den Stempel einer gewissen wissenschaftlichen Spielerei an sich trug. Es gilt dies namentlich von der mikroskopischen Färberei, wo manchmal die Freude am farbig-bunten entschieden über das wissenschaftliche Interesse obgesiegt zu haben scheint, und sollen auch solche Methoden in diesem Referate eine Erwähnung nicht finden. Dabei möchte ich jedoch gleich erwähnen, dass damit solchen Methoden, die etwa aus anderen Gründen, vielleicht nur deshalb, da mir die betreffende Litteraturstelle nicht zugänglich war, an dieser Stelle eine Berücksichtigung nicht finden, nicht zugleich die oben erwähnten Vorwürfe von Seite des Ref. gemacht sind.

Die Fülle des Stoffes lässt es notwendig erscheinen, eine gewisse Sichtung desselben nach bestimmten Prinzipien vorzunehmen und soll hier vor allem die makroskopische Technik von der mikroskopischen getrennt werden. Wenn letztere an dieser Stelle zuerst abgehandelt, die erstere jedoch an den Schluss des Referates gestellt werden soll, so findet dies darin eine Berechtigung, dass die mikroskopische Technik, man kann sagen von Tag zu Tag neue Errungenschaften aufweist, während die makroskopische Technik nur in recht bescheidenem Masse eine Weiterbildung erfährt.

A. Mikroskopische Technik.

Die Angaben über mikroskopische Methodologie müssen natürlich gesichtet werden und dürfte es sich vielleicht empfehlen, dabei den *modus procedendi* bei Herstellung eines mikroskopischen Präparates und bei Beobachtung und Verwertung desselben als Richtschnur für die Einteilung des zu referierenden Stoffes zu benutzen. Es sollen deswegen zuerst die Fortschritte der Methoden der Konservierung, Fixation und Härtung der einzelnen Gewebe und Organe erwähnt werden, die Methoden der Vorbereitung der Präparate zur Untersuchung, das Schneiden, die Weiterbehand-

lung der Schnitte, sowie die Verbesserungen der Mikrotome mögen sich dann anreihen. Als wichtiges Kapital soll die Färbung, sowie die Metallimprägnation eine ausführlichere Berücksichtigung in diesem Referate finden, dagegen glaubte ich in Bezug auf die Neuerungen am Mikroskope selbst, sowie seiner Nebenapparate (Zeichenapparate, Beleuchtungsapparate etc.) mich auf eine kurze Besprechung beschränken zu dürfen.

Fixierung und Härtung. Neben den schon seit langer Zeit zur Fixierung und Härtung der Gewebe in Verwendung stehenden Mitteln (Alkohol, Chromsäure, Müller'sche Flüssigkeit, Sublimat, Osmiumsäure, Salpetersäure etc.) ist es vor allem das sog. Flemming'sche Gemisch (1), das namentlich dann, wenn es sich um Fixierung feinerer histologischer Verhältnisse handelt, unter den Histologen einen gewissen vollberechtigten Anklang gefunden hat. Ursprünglich speziell für die Fixierung karyomitotischer Figuren nach der Formel:

Chromsäure 1% 15 Vol.

Osmiumsäure 2% 4 Vol.

Eisessig . . . 1 Vol.

angewendet, ist dieses Gemisch immer allgemeiner in der histologischen Technik in Gebrauch gezogen worden, ja man ist von verschiedenen Seiten hierin entschieden zu weit gegangen, indem man in dem Flemming'schen Osmiumgemisch ein histologisches Universalmittel zu haben glaubte, was alle Fehlerquellen der Härtung der Gewebe, alle sog. „Kunstprodukte“ auszuschliessen im stande sei. Das aber ist die Chromosmiumessigsäure entschieden nicht, sie leistet nicht für alle Gewebe das gleiche und ich kann mich hierin nur Flemming anschliessen, der selbst davor warnt, in der Anwendung der Osmiumgemische allzu vertrauensselig zu sein. Nichtsdestoweniger wird selbstverständlich die Chromosmiumessigsäure in dem Laboratorium des Histologen stets einen hervorragenden Platz einnehmen müssen. Vor einiger Zeit habe ich (2) eine Modifikation des Osmiumgemisches empfohlen, indem ich, mich genau an die Flemming'sche Formel haltend, die Chromsäure durch 1% Platinchloridlösung ersetzte. Man bekommt dadurch ein Osmiumgemisch, das die Chromosmiumessigsäure in den wesentlichsten Punkten erreicht, ja vielleicht für die Darstellung gewisser Gewebe-Strukturen (Spindelfaserung, Spermatozoen etc.) vor jener einen Vorzug verdienen dürfte und ich freue mich, aus der Litteratur zu ersehen, dass die Platinosmiumessigsäure sich neben der ursprünglichen Flemming'schen Lösung allmählich einzubürgern anfängt. Ich darf wohl hier beifügen, dass sich namentlich für Darstellung feinerer Details in Drüsenzellen ein Ersatz der Chromsäure durch 5%

Kalibichromatlösung, für Flimmerzellen ein solcher von $\frac{1}{5}$ — $\frac{1}{3}$ 0/0 Eisenchloridlösung (4) empfiehlt, ja es will mir scheinen, als wenn bei Herstellung der Osmiumgemische im allgemeinen eine gewisse Variation stattfinden dürfte, indem die Osmium- und Essigsäure gerade bei Anwesenheit gewisser Metallverbindungen besonders schonend und günstig auf die Erhaltung feinster histologischer Details einwirkt. Einen besonderen Vorteil habe ich (3) weiterhin darin erblickt, die in den Osmiumgemischen, gleichviel welcher Zusammensetzung, fixierten Organe nach der Härtung in Alkohol von allmählich steigender Konzentration der Einwirkung von rohem Holzeßig auf 12—18 Stunden zu unterwerfen, da durch diese Prozedur Kern- und Protoplasmastrukturen in graubraunen bis graugrünen Tönen in einer Weise tingiert werden, dass eigentlich jede weitere Nachfärbung, vorausgesetzt, dass dünne Schnitte (0,015—0,005) gemacht werden, unnötig erscheint. Die enorme Einfachheit, verbunden mit grosser Übersichtlichkeit der Präparate ist es, die diese Methode vielleicht empfehlenswert erscheinen lassen dürfte¹⁾.

Eine Fixierungsmethode, die in ihrer Leistung ziemlich nahe an die Osmiumgemische kommt, wurde von Benda (5) angegeben, scheint jedoch unter den Histologen nicht die ihr gebührende Beachtung gefunden zu haben. Benda bringt die Organe — (es können ziemlich grosse Stücke verwendet werden) — möglichst frisch in eine Lösung der offizinellen Salpetersäure von 10 Vol. auf 90 Vol. Wasser und hieraus nach 24 bis 48 Stunden ohne vorheriges Waschen in Kalibichromatlösung; die Konzentration derselben steigt innerhalb 2—3 Tagen (Gehirn und Rückenmark bis 14 Tage) von 1 Vol. der kaltgesättigten Lösung zu 3 Vol. bis zu einer

1) Es ist vielleicht hier der Ort, einen Irrtum einzugestehen, in welchem ich bei Publikation der erwähnten Methode befallen war, indem ich von Reduktion der Osmiumsäure durch den Holzeßig sprach. Wie nachstehende Versuche darthun, handelt es sich dabei nicht um einen Reduktionsvorgang. Ich habe nämlich statt des Rohproduktes rektifizierten Holzeßig angewandt und sah danach die Reaktion ausbleiben; da ich nun glaubte, dass dieselbe an die Anwesenheit von Nebenprodukten, die sich im rohen Holzeßig vorfinden, Aceton, Formaldehyd etc. gebunden sein könnte, habe ich die letzteren Reagentien isoliert sowohl, als auch in Mischung mit reinem rektifizierten Holzeßig einwirken lassen, allein mit dem gleichen negativen Erfolge. Andererseits konnte beobachtet werden, dass auch Stücke, welche in Kali bichromicum, Kali chromicum flav., Sublimat und auch Alkohol gehärtet waren, durch rohen Holzeßig in ähnlicher oder gleicher Weise gefärbt wurden, als wie nach Fixierung in Osmiumgemischen. Es kann also keine Reduktion vorliegen, sondern es muss sich um einen reinen Färbungsvorgang handeln durch einen chemisch nicht näher bekannten Farbstoff, der in wechselnden Mengen der braunen Schmiere des Rohproduktes beigemischt ist. Ich glaube, durch diese Beobachtung wird der Wert der obigen Methode nicht beeinträchtigt, sondern im Gegenteil wegen der allgemeinen Anwendbarkeit eher erhöht werden.

Konzentration von 1 Vol. Kal. bichrom. sol. zu 1 Vol. Wasser. Nach energischer Auswässerung können die Stücke durch Alkohol für die üblichen Schnittmethoden vorbereitet werden, doch ist wegen der Härte des Gewebes Paraffineinbettung nur für kleine Stücke anwendbar. Die Benda'sche Methode ist für viele Organe und Gewebe leistungsfähig und darf wegen ihrer Anwendbarkeit auf relativ grosse Stücke (ganze menschliche Hoden, Tumoren etc.) auch den pathologischen Anatomen empfohlen werden, dagegen ist sie für embryologisches Material unbrauchbar. Haben wir in den erwähnten Härtungsflüssigkeiten Reagentien vor uns, die chemisch in nicht näher zu bezeichnender Weise auf die Gewebe einwirken und so die Strukturen derselben fixieren und konservieren, so besteht eine neue Methode, mit der uns Altmann (6) in seiner Monographie über die Zellgranula bekannt macht und von der er sich für die Zukunft grosse Erfolge verspricht, auf einem ganz anderen Prinzip. Altmann lässt nämlich die frischen Organstücke gefrieren und trocknet sie bei sehr niederen Temperaturen (-20 bis -30° C.) im Vakuum über Schwefelsäure, welche den Stückchen das Wasser vollständig entzieht, während im übrigen die feinsten Strukturen wie im frischen Zustande erhalten bleiben. Solche Präparate lassen sich dann im Vakuum direkt mit Paraffin durchtränken und können später auf die gewonnenen Schnitte alle möglichen Fixierungs- und Färbemethoden Anwendung finden. Altmann giebt auch der Vermutung Raum, dass lediglich in der Einwirkung verschieden hoher Lufttemperaturen auf die im Vakuum ausgetrockneten Stückchen schon eine gewisse Fixierung der allerfeinsten Strukturen gegeben sei, die an Feinheit alle unsere gebräuchlichen Fixierungsmittel übertreffen dürfte. Betrachtet man diese von Altmann gegebene Methode näher, über die ich freilich eigene Erfahrungen nicht besitze, so lassen sich gewiss bestimmte grosse Vorzüge derselben nicht leugnen; wir hätten eine Methode, die auf alle Gewebe in gleicher Weise angewendet werden könnte und dabei noch der Versicherung des Autors die feinsten Strukturen zu erhalten im stande wäre und wir hätten auch den nicht geringen Vorteil, dass chemische Agentien in die Gewebe gar nicht hereingebracht würden. Doch, nun kommt die Kehrseite der Medaille, ist es wohl möglich, dass in den gewöhnlichen Laboratorien der Histologen so niedere Temperaturen (-20 bis -30° C.) auf mehrere Tage konstant gehalten werden können? Ich glaube, Altmann fühlt diesen Nachteil seiner Methode selbst und hofft, dass durch Anlage maschineller Einrichtungen diese Schwierigkeiten aufgehoben werden könnten; allein auch dann dürfte die Methode nicht allgemein Eingang finden, da wohl nur wenige, glückliche, wohl dotierte Anstalten von derselben Gebrauch machen könnten. Eines anderen Mittels, Gewebe-

strukturen zu fixieren, sei hier noch Erwähnung gethan, das ist die Hitze. Für gewisse Fälle mag ja diese Methode, die in einem Übergiessen der Objekte entweder mit heissem Wasser oder mit erhitzten Fixierungsflüssigkeiten namentlich Sublimat besteht, immerhin ihre Vorteile haben, indem natürlich die Fixierung sehr rasch, ja momentan erfolgt; so empfiehlt sie Henking (7) angelegentlichst zur Fixierung hartschaliger Insekteneier, wo eben die gewohnten Fixierungsmittel durch die Eischale nur langsam einzudringen vermögen. Im allgemeinen aber empfiehlt sich bei der Verwendung der Hitze zur Fixation doch eine gewisse Vorsicht, indem dieselbe nach gelegentlich gesammelten Erfahrungen doch zu alterierend auf die Gewebe einwirkt; jedenfalls möge man festhalten, die Objekte nur auf sehr kurze Zeit der Hitze auszusetzen. Eine sehr allgemeine Anwendung findet bekanntlich die Hitze für Konservierung von Blutpräparaten, indem dieselben bei niederen oder höheren Temperaturen (bei 120°) getrocknet werden und empfiehlt sich dies Verfahren sehr, namentlich dann, wenn mehr den Bedürfnissen der klinischen Mikroskopie Rechnung getragen werden soll.

Den erwähnten, mehr oder minder auf die verschiedensten Gewebe anzuwendenden Fixierungsmittel mögen nun solche angereiht werden, welche für spezielle Zwecke in letzterer Zeit angegeben werden. Darf ich gleich bei Altmann (6) stehen bleiben, so seien hier zwei Methoden erwähnt, die derselbe zur Darstellung der Zellgranula benutzt hat; einmal eine stets frisch zu bereitende Mischung von gleichen Volumina 5% Kalibichromat- und 2% Osmiumsäurelösung mit 24stündiger Einwirkung, und zweitens eine Lösung von rotem Quecksilberoxyd in 30% Salpetersäure, die vorrätig gehalten werden kann und folgendermassen herzustellen ist. Das rote Quecksilberoxyd wird in der 30% Salpetersäure in der Reibeschale bis zur Saturation gelöst und wird von dieser Lösung 1 Vol. mit 3 Vol. Wasser + 1 Vol. Ameisensäure 50% gemischt. In diese jedesmal frisch herzustellende Mischung, in der bald ein übrigens unschädlicher Niederschlag entsteht, kommen die frischen Stücke auf einige Stunden, um dann nach Alkoholhärtung für die Paraffineinbettung vorbereitet zu werden.

Für die Darstellung feinerer Verhältnisse an den Endothelien empfiehlt Deckhuyzen (8) eine Mischung von 9 Vol. Flemming'scher Lösung und 1 Vol. $\frac{1}{4}$ % Silbernitrat, indem er dadurch mit der Fixierung zugleich eine Imprägnation verbindet, so dass die Endothelgrenzen geschwärzt und die Zellen, die Deckhuyzen als absterbende beziehungsweise auftauchende Endothelien bezeichnet, in bräunlichen Tönen markiert werden. Die Mesenterien werden zu diesem Zwecke einige Minuten in der obigen

Lösung hin- und herbewegt, 30—60 Minuten in 1% Chromsäure gelegt, im Dunkeln in 60% Alkohol ausgewaschen und weiterhin mit stärkerem Alkohol weiterbehandelt.

Von den zahlreichen Modifikationen der Kalibichromatlösungen, wie sie in neuerer Zeit zum Studium der feineren Strukturverhältnisse der nervösen Centralorgane benutzt werden, sei an dieser Stelle nur die Kultschitzky'sche Lösung erwähnt, um deswillen, weil sie nach eigenen Erfahrungen auch für andere Gewebe unter Umständen passende Verwendung finden kann. Kultschitzky (9) löst in 50% Alkohol beliebige Mengen von Kalibichromat und schwefelsaurem Kupfer bei absolutem Lichtabschluss und fügt 100 cc. der Lösung 5—6 Tropfen Eisessig zu. In dieser Mischung verbleiben die Objekte 12—24 Stunden und hat sowohl die Fixierung als auch die Nachhärtung in 96% Alkohol im Dunkeln zu erfolgen. Auf die übrigen zur Fixierung des Centralnervensystems angewandten Chromsalzlösungen glaube ich passender in dem Kapitel „Färbung und Imprägnation“ eingehen zu sollen.

Vorbereitung der Präparate zum Schneiden, Mikrotome, Weiterbehandlung der Schnitte. Die sonst viel geübte Kunst des „Schneidens aus freier Hand“ ist bekanntlich, vielleicht allzusehr, mehr und mehr in den Hintergrund gedrängt worden, indem wir die kunstfertige Hand durch maschinelle Einrichtungen, die Mikrotome, ersetzt haben; damit wurde aber eine gewisse Vorbereitung der Präparate notwendig, um überhaupt die Herstellung von Schnitten zu ermöglichen. Eine Vorbehandlung der Präparate wird aber dann sowohl für das Schneiden aus freier Hand als auch mit dem Mikrotom unumgänglich notwendig werden, wenn die Präparate Gewebe enthalten, die (Knochen, Zähne) vermöge ihrer Härte ein Eindringen der Messerschneide überhaupt nicht erlauben. Es darf als ein entschiedenes Verdienst von R. Haug (10) betrachtet werden, dass er die diesem Zwecke dienenden sog. Entkalkungsmethoden, die in den verschiedenen technischen Lehrbüchern der Histologie entschieden etwas stiefmütterlich behandelt werden, an der Hand persönlicher Erfahrungen in einer kleinen Arbeit zusammengefasst hat. Die verschiedenen Säuregemische, welche die Kalksalze der Knochen und Zähne in Lösung zu bringen bestimmt sind, werden in Bezug auf die Dauer ihrer Einwirkung, sowie auf die Güte der Konservierung der Gewebestrukturen einer eingehenden Kritik unterzogen, und empfiehlt Haug neben der zwar schonend, aber sehr langsam decalcinierenden Chromsäure, bezw. Chromsalpetersäure und Pikrinsäure, vor allem die Entkalkung mit Salpetersäure und mit Phloroglucin. Besonders günstig wirkt die Salpetersäure in einer

alkoholischen Lösung, eventuell nach dem Vorgange von v. Ebner unter Zusatz von Chlornatrium, nach folgendem Rezept:

Acid. nitric. . . .	30,0—90,0
Aq. dest.	300,0
Alkoh. abs.	700,0
(Chlornatrium . . .	2,5),

indem die Entkalkung rasch und dabei schonend erfolgt und die Präparate nachträglich noch jede Färbung erlauben. Die jüngste Methode der Decalcination ist die von Andeer (11) zuerst empfohlene Behandlung mit dem Resorcinderivat Phloroglucin; dabei besteht die Wirkung dieses Mittels selbstverständlich nicht darin, dass es selbständig die Kalksalze in Lösung zu bringen vermag, sondern vielmehr darin, dass es auf die Gewebe einen derartig konservierenden Einfluss ausübt, dass die Anwendung stärkerer Säurekonzentration und damit natürlich eine raschere Entkalkung möglich wird. Freilich ist die Wirkung des Phloroglucin's nach der von Andeer angegebenen Methode, wie ich selbst gelegentlich erfahren habe, keine konstante und empfiehlt deshalb Haug eine neue Zusammensetzung der Phloroglucinlösung, die sichere Resultate zu garantieren vermag. Da sich Phloroglucin in Wasser nur sehr schlecht löst, so erwärmt er vorsichtig und langsam unter stetem Schütteln 1 g Phloroglucin in 10 g reiner Salpetersäure, bis durch eine sehr lebhaftere Reaktion eine salpetersaure Verbindung von dunkelrubinroter Farbe entsteht. Dieser Lösung werden dann 50 g Salpetersäure und 240 g Aq. dest. zugefügt, so dass man nun eine 20 % Salpetersäure-Phloroglucinlösung enthält. Die Entkalkung erfolgt, obgleich äusserst schonend, rapid, so dass die Einwirkungs-dauer, je nach der Beschaffenheit der zu entkalkenden Knochen (fötal, niedere Wirbeltiere, erwachsener Mensch) von $\frac{1}{2}$ Stunde bis zu mehreren Stunden schwankt; dass dabei stets von Zeit zu Zeit eine Kontrolle der Wirkung stattzufinden hat, mag als selbstverständlich gelten. Nach sehr gründlicher Entsäuerung im Wasser (ca. 2 Tage) sind die Präparate jeder beliebigen Nachfärbung zugänglich.

Eine neue Modifikation der Salpetersäureentkalkung wird von Thoma (12) angegeben, welche, da sie rasch wirkt, jedenfalls für pathologisch-anatomische Untersuchungen an Knochen und verkalkten Geweben empfehlenswert erscheint, dagegen sich für feinere Verhältnisse (Gehörschnecke) weniger eignen dürfte. Thoma stellt eine ca. 20 % alkoholische Salpetersäurelösung (5 Vol. Alkohol 96 %, 1 Vol. reine Salpetersäure) und lässt diese Mischung unter öfterem Wechseln auf die Knochen einwirken. Es tritt die Decalcination sehr rasch ein, so dass selbst umfangreiche Knochenstücke in 2—3 Wochen

vollständig kalkfrei werden. Um nun nachträglich die Säure aus den Präparaten vollständig zu entfernen, empfiehlt Thoma ein Einlegen in Alkohol 96⁰/₀, dem bis zum Überschuss präcipitierter kohlensaurer Kalk beigelegt ist; es tritt darin die vollständige Entsäuerung unter öfterem Flüssigkeitswechsel in 8—14 Tagen ein, doch hängt sich dabei Kalkpulver in feinsten Verteilung an die Präparate an, welches sich nicht ganz mehr entfernen lässt, nach Angabe des Autors aber die Beobachtung der Präparate nicht stören und auch die Mikrotomklinge nicht angreifen soll. Dieser Nachteil der Methode lässt sich aber durch Einwickeln der Präparate in Filtrierpapier vor der Entsäuerung vermeiden.

Auf die zahlreichen Modifikationen der Methoden, durch welche die gehärteten Präparate zum Einbetten in Paraffin vorbereitet werden sollen und welche immer aufs neue mit einer beneidenswerten Gewissenhaftigkeit beschrieben werden, glaube ich hier nicht näher eingehen zu sollen; denn einerseits sind ja diese Methoden sowohl für die Paraffin- als auch Celloidineinbettung Gemeingut aller Mikroskopiker geworden, andererseits glaube ich, dass es nicht so sehr auf die Auswahl der betreffenden anzuwendenden Flüssigkeit (Toluol, Xylol, Nelkenöl etc.), als vielmehr darauf ankommt, dass man sich die Erfahrung gesichert hat, wie lange das betreffende Präparat der Einwirkung der vorbereitenden Flüssigkeiten ausgesetzt werden darf. Als *conditio sine qua non* muss für das Gelingen jeder Einbettung eine peinliche Entwässerung des Präparates verlangt werden und in dieser Beziehung glaubt Suchanek (13) die Anwendung des Anilinöls empfehlen zu können, indem er die Präparate aus 96⁰/₀ Alkohol auf 1—12—24 Stunden in reines wasserfreies Anilinöl und hieraus auf ungefähr die gleiche Zeit in Toluol überträgt. Abgesehen davon, dass durch die Methode von Suchanek die ganze Prozedur des Einbettens doch entschieden verlangsamt wird, kann ich nicht ersehen, warum man sich zur Entwässerung nicht in gewohnter Weise lieber des absoluten Alkohols bedienen soll. Derselbe, entweder als käufliches Präparat von 98—99¹/₂ ⁰/₀ oder aber durch Hinzufügen gerösteten Kupfervitriols aus 96⁰/₀igem Alkohol dargestellt, ist doch in jedem histologischen Laboratorium vorrätig; zudem ist das Anilinöl selbst gegen Wasser so sehr empfindlich, dass das käufliche Präparat erst einer Destillation unterworfen werden muss und dann über Kali causticum aufzubewahren ist. Ich vermag demnach in der Anwendung des Anilinöls in der von Suchanek angegebenen Weise eine Förderung der histologischen Technik nicht zu erblicken; ganz anders verhält sich die Sache, wenn die von Ciagliński (14) für Rückenmarksstücke gemachte Angabe in allgemeinerer Beziehung als richtig sich erweist. Dieser Autor vermeidet nämlich die Nachbehandlung von

in Müller'scher Flüssigkeit gehärteten Stücken mit Alkohol vollständig, indem er die Präparate direkt aus Wasser nach leichtem Abtrocknen mit Filtrierpapier in Anilinöl überträgt. Nach 3—5 Tagen werden die gehärteten Stücke vollständig durchsichtig und können nun auf gewöhnliche Weise (Xylolbehandlung) in Paraffin eingebettet werden; natürlich muss dann auch bei der Nachbehandlung der Schnitte das Anilinöl die Stelle des Alkohols vertreten. Jedenfalls dürfte in Fällen, in denen man die Anwendung des Alkohols vollständig ausschliessen möchte, sich ein Versuch mit der Methode von Ciagliński empfehlen.

Es ist hier wohl nicht der Ort, die mannigfachen Verbesserungen, welche in letzterer Zeit an den Mikrotomen angebracht wurden, in extenso zu beschreiben, vielmehr glaube ich mich darauf beschränken zu müssen, dieselben lediglich ihrem Prinzip nach kurz zu skizzieren und anzugeben, worin die erlangten Vorteile bestehen; freilich muss ich dabei eingestehen, dass mir hierin nur geringfügige persönliche Erfahrungen zur Seite stehen, da ich nicht die Gelegenheit hatte, die verschiedenen Konstruktionen auf ihre Güte selbst zu prüfen. Die meisten dieser Neukonstruktionen haben den gemeinsamen Zweck im Auge, die langwierige und langweilige Arbeit des Schneidens grösserer Serien dadurch zu erleichtern, dass nicht der einzelne Schnitt gesondert zur Weiterbehandlung gelangt, sondern die Schnitte zu sogenannten „Schnittbändern“ aneinandergereiht werden und zwar entweder dadurch, dass die Schnittträger selbst gewissermassen aneinander geschweisst werden oder aber dadurch, dass die Schnitte nacheinander auf ein bandförmiges, sich fortbewegendes Vehikel (z. B. Papier) aufgeklebt werden. Nach ersterem Prinzip arbeiten die Mikrotome von de Groot und das von S. Minot beziehungsweise His angegebene Instrument, wobei bemerkt werden mag, dass ein sicheres Aneinanderhaften des Schnitttrandes, worauf Graf Spee zuerst aufmerksam machte, wesentlich durch die Auswahl und Zubereitungsweise der betreffenden Paraffinsorte erleichtert wird. Beiden Konstruktionen ist ferner gemeinsam, dass sie sich von den üblichen Mikrotomen dadurch wesentlich unterscheiden, dass sich nicht die Messerklinge gegen das zu schneidende Objekt, sondern letzteres gegen das fixierte Messer bewegt. Das de Groot'sche Instrument gestattet freilich, soweit ich mit demselben zu arbeiten Gelegenheit hatte, nur die Darstellung relativ dickerer Schnitte, während bei dem Mikrotom von Minot-His bei richtiger Handhabung sehr dünne Schnittbänder erhalten werden können. Das von Strasser (15) neuerdings angegebene Schnitt-Aufklebe-Mikrotom lehnt sich in der Hauptsache ganz an das Schanze'sche Schlittenmodell an, nur ist dasselbe noch mit einer auf separatem Schlitten befestigten Walzenvorrichtung versehen, die den mit einer Klebemischung

(Kollodium und Ricinusöl) überstrichenen Schnitt auf ein sich fortbewegendes präpariertes Papierband andrückt und aufklebt. Das Instrument wurde auf dem Anatomenkongress in München von dem Autor vorgeführt, ich konnte mich dabei aber des Gedankens nicht erwehren, dass die Handhabung desselben doch eine etwas kapriziöse sein dürfte. Die Papierschnittbänder selbst aber, die Strasser mit seinem Mikrotom erhält, scheinen mir namentlich in Fällen, in denen es sich zu entwicklungsgeschichtlichen oder topographischen Studien um Herstellung von Serien grösserer Schnitte handelt, alle Beachtung zu verdienen und werde ich weiter unten nochmals darauf zurückzukommen haben. Auf einem teilweise neuen Prinzipie beruht das von Schaffer (16) neuerdings als Fromme's Patentmikrotom ohne Schlittenführung beschriebene Instrument; die Vorrichtung für das Messer befindet sich getrennt von der Präparatenklammer und dem Hebeapparat derselben, und besteht die erstere aus einem zwischen zwei Spitzen horizontal laufenden massiven Krahn, dessen freies Ende das Messer trägt. Da die Führung des Messers in einem Halbkreise erfolgt, so musste für das Schneiden von Celloidinpräparaten, wozu das Instrument in erster Linie dienen soll, die Gestalt des Messers etwas verändert werden. Um nämlich eine möglichst grosse schneidende Messerkante zu bekommen, ist das Messer säbelförmig gekrümmt und kann so in langem Zuge durch die Präparate hindurchgeführt werden; doch wird speziell zum Paraffinschneiden noch eine kurze, gerade Klinge beigegeben. Das Instrument soll nach Angabe des Autors recht leistungsfähig sein, doch dürfte meiner Meinung nach bei der Befestigungsart des Messers an dem langen Krahn die Gefahr des Federns der Messerklinge recht nahe liegen. Auch das wohl am meisten eingebürgerte Jung-Thoma'sche Mikrotom erfährt neuerdings durch Thoma (17) eine Modifikation, die jedenfalls einen kleinen Fehler der im übrigen so sehr handlichen und präzisen Instrumente zu beseitigen sich bestrebt. Dieser Fehler besteht darin, dass bei der Benützung der schiefen Ebene des Objektschlittens das Präparat nur auf 1 cm Dicke zu lückenlosen Serienschnitten ausgenützt werden konnte ohne Änderung der Stellung, entweder des Messers oder des Objektes. Dadurch dass Thoma die Führung des Objektschlittens auf der schiefen Ebene aufgibt zu gunsten einer Vertikalhebung ist eine kontinuierliche Erhebung des Objektes bis zu 3 cm möglich. Damit wird freilich die bekannte Form des Jung'schen Mikrotoms erheblich verändert und eigentlich vollständig dem Schanze'schen Modell ähnlich, allerdings mit Wahrung des vom mechanischen Prinzip aus wichtigsten Vorzugs, nämlich der Führung des Schlittens auf fünf Berührungspunkten.

Auch bezüglich der Nebenapparate des Mikrotoms glaube ich, mich

hier kurz fassen zu dürfen. Wer viel mit Celloidinschnitten zu thun hat, wird wohl mit Vorteil sich des kleinen Tropfapparates von Bernhard (18) bedienen, bei dessen einfacher Konstruktion vielleicht auch eine weniger ausführliche Beschreibung, als sie der Erfinder giebt, genügt hätte, um Anordnung und die Vorzüge des kleinen Apparates verstehen zu können. Ein Kühlmesser, sowie eine Gebläseeinrichtung zur Abkühlung des Paraffinblockes wird von Stoss (19) angegeben. Es wird dadurch allerdings möglich, auch bei hoher Sommertemperatur bei Paraffinsorten von niederem Schmelzpunkt (40—52°) glatte Schnitte zu bekommen, allein ich kann mir das Arbeiten mitten unter den verschiedenen Gummischläuchen, welche abgekühlte Luft zu dem Paraffinblocke, und Eiswasser durch eine Röhre im Messerrücken und von hier zu einem unter dem Arbeitstische stehenden Sammelgefäss leiten sollen, nicht gerade einfach und bequem vorstellen.

Nur ein paar Worte über das Schneiden selbst. Nicht mit Unrecht vermisst Nikofoff (20) an den gebräuchlichen Mikrotomen die Möglichkeit, die Neigung der Messeroberfläche, die ja meist zu der Horizontalebene unter einem grösseren oder kleineren Winkel steht, nach Bedürfnis verändern zu können; namentlich macht sich dieser Mangel bei Herstellung von grösseren Celloidinschnitten geltend, indem der Alkohol, mit dem das Messer während des Schneidens benetzt werden muss, beim ersten Berühren des Präparates stromweise auf dasselbe herunterfliesst. Durch die Möglichkeit einer Horizontalstellung der Messeroberfläche wäre diesem Übelstande gesteuert und rät deshalb Nikofoff, das ganze Mikrotom durch Stell-schrauben, die in der Fussplatte des Instrumentes anzubringen wären, nach der Seite des Messerschlittens hin zu senken. Thoma (17) erreicht das gleiche durch einen kleinen, wie mir dünkt, recht praktischen Apparat, nämlich durch zwei kleine, von der hohen Kante betrachtet, keilförmige Metallplättchen, die unter das Messer gelegt werden. Bei geeigneter Lagerung werden die beiden Platten einen planparallelen Körper darstellen, der die Neigung des Messers nicht beeinflusst; durch eine Drehung der Platten gegeneinander aber werden dieselben Keilform annehmen und kann so der Winkel, den das Messer zur Horizontalebene bildet, beliebig vergrössert und verkleinert werden. Auf einige neue für das Jung'sche Mikrotom bestimmte, von Koch (21) beschriebene Objekthalter sei hiermit nur hingewiesen, wie ich überhaupt in Bezug auf Details der Mikrotom-verbesserungen auf die betreffenden Originalartikel verweisen möchte.

Die Konstruktion des Schnittaufklebemikrotoms ist gewissermassen nur eine Etappe in dem Streben Strassers (22), die Vorzüge der Paraffin- und Celloidinmethode namentlich zur Herstellung umfangreicherer Schnitte

mit einander zu vereinigen, d. h. die Möglichkeit der Darstellung feiner Schnitte, die ja die Paraffinmethode sicher gewährleistet, zu verbinden mit der relativ so einfachen Nachbehandlung, welche die Celloidinschnitte erlauben (Transport der Schnitte durch verschiedene Flüssigkeiten, Nachfärben etc.). Diesem erstrebten Ziele glaubt Strasser durch Anwendung dreier Neuerungen in der Schneidetechnik nahekommen zu können: 1. Benutzung provisorischer Objektträger aus Papier, 2. Festheftung der Schnitte auf den Objektträger schon im Augenblicke ihrer Lostrennung vom Objektblock (Schnitt-Aufklebe-Mikrotom), 3. Belassen der Schnitte auf dem provisorischen Objektträger so lange wie möglich. Zu diesen Manipulationen verwendet Strasser Papierrollen, wie sie an den Telegraphenapparaten in Verwendung stehen, und zwar wird für durchgefärbte Präparate dieses Papier mit Wachs getränkt, während dasselbe dort, wo Nachfärbung erwünscht ist, mit einer glycerinhaltigen Gummilösung durchtränkt und hierauf getrocknet wird. Auf die so vorbereiteten Papierbänder werden die Präparate aufgeklebt (Collodium concentratum duplex + Ricinusöl), mit einer Schichte Kollodium überdeckt und hierauf die Platten in ein Terpentinbad eingelegt, das neben der Auflösung des Paraffins eine Härtung der Kollodiummasse bewirkt. Schnitte durchgefärbter Objekte sind damit provisorisch fertiggestellt, wo eine Nachfärbung notwendig erscheint, werden die Schnitte durch eine nachträgliche Kollodiumbehandlung gewissermassen aus Paraffin- in Celloidinschnitte umgewandelt und vertragen nun wie diese jede beliebige Nachbehandlung (Färbung, Differenzierung der Färbung etc.). Auch hier glaube ich auf die Details der Behandlung nicht eingehen, sondern vielmehr auf die sehr ausführliche Mitteilung Strassers verweisen zu sollen; ich möchte hier die Aufmerksamkeit des Lesers lediglich auf die nicht geringen Vorteile lenken, welche aus dieser Methode für die histologische Technik namentlich in gewissen Arbeitsgebieten (embryologische und vergleichend-anatomische Studien, Anatomie des Centralnervensystems etc.) resultieren. Neben der relativ einfachen mechanischen Herstellung besteht der Hauptvorteil dieser Papier-Schnittbänder in der enormen Bequemlichkeit und Leichtigkeit ihrer Aufbewahrung und wer Gelegenheit gehabt hat, auf den Anatomenkongressen in Berlin und München die Strasser'schen Platten, wohlgeordnet wie die Blätter eines Buches, zu betrachten, dem wird wohl der Vorzug der Methode nicht entgangen sein. Ich glaube, die anatomische Technik gelangt damit in den Genuss des gleichen Vorteiles, den die photographische Technik aus dem Ersatze der schweren und zerbrechlichen Negativglasplatten durch die leichten Celloidinhäute und sog. Transparent-Films gezogen hat; wer sich wie der Ref. ziemlich viel mit Photographieren beschäftigt, dem dürfte dann wohl auch der Gedanke eines

möglichen Ersatzes der Strasser'schen Papierbänder durch die wie Glas transparenten und fix und fertig käuflichen Celloidinrollen (Eastman's Filmsrollen) nahe liegen. Vielleicht vermag dieser bescheidene Hinweis den verehrten Berner Anatomen zu gelegentlichen Versuchen mit diesem Material anzuregen. Dass wir auch dann zur Untersuchung feinerer histologischer Verhältnisse bei Benutzung von stärkeren, namentlich Immersions-systemen der gläsernen Objektträger und der Deckgläschen nicht werden entraten können, darf als selbstverständlich betrachtet werden.

Färbung und Metallimprägnation. Die Vertiefung und Neugestaltung, welche in den letzten Jahren unsere Kenntnisse über die feinere Anatomie des centralen und peripheren Nervensystems gewonnen haben, brachten es mit sich, dass gerade die Tinktionsmethoden für das Nervengewebe eine ganz besondere Pflege und Ausbildung fanden und sollen dieselben deswegen auch an den Anfang dieses Kapitels gestellt werden. Die errungenen Erfolge knüpfen sich an drei Methoden, welche deshalb vor allem als grundlegend Erwähnung finden sollen, die Golgi'sche Silbermethode, die Weigert'sche Hämatoxylintinktion und die vitale Methylenblaufärbung von Ehrlich.

Bekanntlich besteht die Golgi'sche (23) Methode in einer Imprägnation des vorher in Müller'scher Lösung oder Kalibichromat gehärteten Centralnervensystem mit Silber oder (Golgi-Mondino) Sublimat.

Diese Methode, um deren Bekanntmachung in Kreisen deutscher Fachgenossen sich namentlich v. Kölliker (25) grosse Verdienste erworben hat, wurde weiterhin von Golgi (24) selbst etwas modifiziert, indem er die Erhärtung der Organstücke dadurch beschleunigte (2—3 Tage), dass er die Müller'sche Lösung mit einem Gemisch von 1% Osmiumsäure (2 Teile) und 2% Kalibichromatlösung (8 Teile) vertauschte, welches Gemisch dann Ramon y Cajal (26) nach etwas anderem Recepte darzustellen lehrte. (Kalibichromat 3 Vol., 1% Osmiumsäure 25 Vol., Aq. dest. 100 Vol.) Aus diesem Erhärtungsgemische kommen die Stücke direkt in 0,75% Argent. nitricum-Lösung, woselbst sie zur Reduktion 24 Stunden bis zu einigen Tagen zu verbleiben haben. Die Schnitte, die am besten aus freier Hand, höchstens wohl nach ganz oberflächlicher Behandlung mit Paraffin resp. mit Celloidin darzustellen sind, werden nach flüchtigem Abspülen in 40% Alkohol durch Alkohol abs. entwässert und kommen durch Terpentin (Nelkenöl, Kreosot etc.) in Xylolbalsam. So wunderbar instruktiv auch die Bilder sind, die man durch diese Imprägnationsmethode bekommt, so haften derselben doch zwei ziemlich störende Mängel an, erstens eine gewisse Launenhaftigkeit, indem manchmal eine Färbung der

Ganglienzellen und ihrer Ausläufer und Fasern überhaupt nicht eintritt oder wenigstens sich stets nur einzelne Zellen, resp. Zellkomplexe tingieren, welch' letzterer Umstand freilich wieder das Angenehme an sich hat, dass er die Übersichtlichkeit der erhaltenen Bilder erleichtert. Ein zweiter Mangel dürfte darin bestehen, dass die Präparate das Bedecken mit einem Deckglase nicht vertragen, überhaupt für längere Aufbewahrung etwas empfindlich sich erweisen.

Dem ersteren Übelstand glaubt Cox (27) wenigstens für die Golgi-Mondino'sche Sublimatmethode einigermaßen abhelfen zu können, indem er Kalibichromat und Sublimat nicht getrennt, sondern zusammen zwei oder mehr Monate einwirken lässt in einer Lösung von folgender Zusammensetzung:

Kal. bichromat.	5%	20 Vol.
Sublimat	5%	20 Vol.
Aq. dest.		30—40 Vol.

Aber auch dadurch wird eine Tinktion der feinsten Fasernetze nicht erreicht, da diese erst dann eintritt, wenn die Reaktion der Härtingsflüssigkeit möglichst wenig sauer ist. Cox erreicht dies, indem er der obigen Lösung 16 Vol. einer 5%igen Lösung von Kali chromic. flav., das bekanntlich ziemlich stark alkalisch reagiert, zufügt, und dürften ja die beiden beigegebenen photographischen Abbildungen, die freilich als Mikrophographien nicht auf der Höhe der Zeit stehen, einigermaßen zu gunsten seiner Methode sprechen. Auch der chemische Vorgang, der sich bei der Imprägnation abspielt, erfährt durch die Mitteilung von Cox eine gewisse Klärung. Untersucht man nämlich Schnitte von Objekten, die nur sehr kurz (2—4 Tage) in dem oben erwähnten Gemische lagen, so bemerkt man, dass in den imprägnierten Zellen und Fasern sich eine gelbe körnige Verbindung (Quecksilberoxyd) niedergeschlagen. Wird dieser Niederschlag nun mit schwacher Ammoniaklösung oder einer Natronkarbonat- (auch Silberkarbonat) Lösung behandelt, so wird das Präcipitat schwarz, indem sich schwarzes Mercuroamid, bezw. Quecksilberkarbonat gebildet hat. Es dürfte also die Imprägnation darin bestehen, dass bei Anwesenheit von chromsauren Kaliverbindungen das Sublimat zu einer Quecksilberoxydulverbindung reduziert wird. Wenn dabei diese Reduktion innerhalb der Substanz der Centralorgane keine gleichmässige ist, so ist Verfasser geneigt, den Grund hierfür in Differenzen im physiologischen Zustande oder während des Absterbens der Zellen zu suchen.

Was den zweiten der oben gerügten Mängel der Imprägnationsmethode betrifft, so ist natürlich die Frage berechtigt, warum denn die

Präparate bei aufgelegtem Deckgläschen in relativ so kurzer Zeit zu Grunde gehen. Samassa (28) sucht die Ursache hierfür in Diffusionsströmen, die zwischen dem aus Toluol, Xylol etc. kommenden Schnitte und dem Lösungsmittel des Balsams einerseits, dem Kanadabalsam andererseits stattfinden und welche im stande wären, den gebildeten Silberdichromatniederschlag aus dem Gewebe herauszuschwemmen. Diese Ströme sollen bei aufgelegtem Deckglase, wobei die Verdunstung des Balsamlösungsmittels natürlich langsamer von statten geht, stärkere sein, als wenn diese Verdunstung bei Weglassung des Deckgläschens durch den ausgiebigen Kontakt mit der Luft rasch erfolgt. Gegen diese Ansicht Samassas wendet sich Fick (29) sehr entschieden, indem er aus rein physikalischen Gründen die Wirkung von Diffusionsströmen in dem von Samassa angegebenen Sinne leugnet; er schiebt vielmehr die Schuld für das Verderben der Golgi'schen Präparate auf eine Lösung des gebildeten Silberniederschlags in Feuchtigkeitsmengen, die dem Präparate trotz der Entwässerung desselben noch anhaften und durch das aufgelegte Deckglas vor dem Verdunsten geschützt werden, welcher Lösungsprozess durch die Einwirkung von Licht sowohl als Wärme nur noch begünstigt wurde. Es will mir scheinen, als vermöge weder die Ansicht Samassa's noch die Fick's die Verhältnisse vollständig zu erklären, vielmehr dürften dabei noch andere uns bislang unbekannte Umstände im Spiele sein. In praktisch technischer Beziehung scheint es mir zweckmässiger zu sein, direkt Mittel und Wege auszukundschaften, um die nach der Golgi'schen Methode dargestellten Präparate „Deckglas-beständig“ zu machen; solche Versuche wurden von Greppin (30) und von Obregia (31) angestellt und handelt es sich bei beiden Autoren um eine chemische Umsetzung des gebildeten Silberniederschlags. Greppin führt die Chromsilber- in die entsprechende Bromverbindung über; es kommen dabei die Golgi'schen Schnitte auf 30—40 Sek. in eine 10% Lösung von Hydrobromsäure, in welcher die früher schwarze Färbung in eine strohgelbe bis weisse übergeht, werden dann energisch ausgewässert (die Präparate sind nun unempfindlich gegen Aq. dest., so dass sie darin aufbewahrt werden können), entwässert und hierauf in Kanadabalsam mit Deckglas dem Sonnenlichte ausgesetzt, wobei sie eine dunkelviolette Färbung bekommen. Die Schnitte erhalten übrigens nach dieser Prozedur auch noch die Eigenschaft, mit beliebigen Farbstoffen, auch nach der Weigert-Pal'schen Methode nachgefärbt werden zu können; ich möchte jedoch diesen Umstand nicht für besonders schätzenswert halten, da ich an der Golgi'schen Methode gerade darin einen wesentlichen Vorzug erblicken möchte, dass die schwarzen Zellbilder sich mit solcher Deutlichkeit und Übersichtlichkeit

von dem farblosen oder einfarbigen Grunde abheben. Sala (32) scheint mit der Greppin'schen Methode nicht viel Erfolg erzielt zu haben, er bezeichnet die Brombehandlung für den guten Erfolg der Reaktion geradezu schädlich; auch Riese (33) bekam keine Resultate. Durch Behandlung mit einer 10 % Lösung von Pal'schem Natriumsulfid lässt sich ferner nach Greppin das Chromsilber in das beständigere Schwefelsilber umwandeln, eine Methode, die, wie ich aus dem ausführlichen Referate von Riese über die Golgi'sche Methode ersehe, auch von Tal (34) angewendet wurde; im Original lag mir die Arbeit des letzteren Autors nicht vor.

Obregia überträgt eine in der photographischen Technik längst angewandte Methode — das sog. Tönen der Bilder, auf die Golgi'sche Färbung, indem er das Chromsilber durch Einwirkung von Goldchlorid in Chromgold verwandelt. Die vor der Berührung mit Wasser zu bewahrenden Schnitte kommen in eine Lösung von Goldchlorid 1 % 8 bis 10 Tropfen in 10 ccm. Alkohol absol., die jedesmal frisch anzufertigen und eine $\frac{1}{2}$ Stunde dem diffusen Tageslicht auszusetzen ist; nachdem das Goldbad im Dunkeln 15—20 Min. eingewirkt, werden die Präparate nach raschem Abspülen mit 50 % Alkohol und Wasser auf 5—10 Minuten mit 10 % Fixiernatron (Unterschwefligsaurem Natron) behandelt, hierauf energisch in Wasser ausgewaschen und zeigen dann schwarzgrüne bis dunkelviolette Fasern auf farblosem Grund und erlauben Nachfärbung mit irgend beliebigen Farbstoffen (Karmin, Hämatoxylin etc.) So hübsch und einfach diese Methode ist, so glaube ich doch bei gelegentlichen Versuchen die Erfahrung gemacht zu haben, die jedem Photographen längst bekannt ist: die Bilder gehen im Tonbad etwas zurück, d. h. die allerfeinsten Fäserchen scheinen mir durch die Goldlösung wieder entfärbt zu werden; doch mag ja dieser Umstand durch geeignete Massnahmen beseitigt werden können und scheint mir dann die Methode recht empfehlenswert zu sein. Dass bei der ganzen Prozedur zum Auffischen der Schnitte etc. metallene Instrumente nicht benutzt werden dürfen, kann wohl als selbstverständlich betrachtet werden. Auch Golgi (35) scheint, — die Originalabhandlung war mir nicht zugänglich, — neuerdings eine ähnliche Umwandlung der Silber- in Goldbilder anzuwenden und bemerkt dabei, dass die Präparate nach Abspülen in Wasser einer nachträglichen Färbung am besten mit einem sehr verdünnten sauren Karmin zugänglich sind.

Als ein grosser Vorteil des Golgi'schen Silberimprägnations-Verfahrens darf weiterhin gelten, dass dasselbe in seiner Anwendung nicht bloss auf das centrale Nervensystem beschränkt, sondern auch zum Studium der peripheren Nervenausbreitung zum Teil benutzt werden kann, wie die

Erfahrungen von Ramon y Cajal (26), van Gehuchten (36), Baquis, v. Lenhossek (37), Riese (38) etc. bestätigen. Ja mit relativ geringen Modifikationen lassen sich auch Dinge tingieren, die mit dem Nervengewebe überhaupt nichts zu thun haben, so nach den Beobachtungen, die im Münchener histologischen Laboratorium von Böhm (39) und Oppel (40) gemacht wurden, die Gallengangkapillaren, sowie der bindegewebige Stützapparat der Leber, Milz und Lymphdrüsen, ausserdem nach Martignotti (41) elastische Netze, nach Enderlen (42) die Fasern des Knochenmarkes, sowie nach Tirelli (43) die Knochenkörperchen mit ihren Ausläufern, und wie ich einer persönlichen Mitteilung von Herrn Dr. Röse verdanke, die Dentinkanälchen.

Durch Anwendung der durch Ramon y Cajal modifizierten, „schnellen Golgi'schen Methode“ auf kleine frische Leberstückchen gelang Böhm eine vollkommene Schwarzfärbung der Gallengangkapillaren und indem er die Kalibichromat-Osmiumsäuremischung einfach durch $\frac{1}{2}\%$ Chromsäurelösung ersetzte, erhielt er an Deutlichkeit nichts zu wünschen übriglassende Tinktionen der sog. Kupffer'schen Gitterfasern in den Leberläppchen. Die Darstellung letzterer wurde durch Oppel weiter ausgebaut und zugleich liess sich die Oppel'sche Methode auch zum Studium der Bindegewebsfasern in der Milz und den Lymphdrüsen anwenden. Die in Alkohol gehärteten Organe (es lässt sich auch altes Spiritusmaterial noch verwenden) werden auf 24 Stunden mit einer $\frac{1}{2}\%$ Lösung von Kalium chromicum flavum behandelt, in ganz diluierter Argentum nitricum-Lösung abgespült und auf 1—6—24 Stunden in $\frac{3}{4}\%$ Höllensteinlösung belassen. Die Konzentration der Kali chromicum-Lösung kann passend verstärkt werden und benutzt Oppel jetzt eine 10% Lösung dieses Salzes. Auch die Gallengangkapillaren werden von Oppel, und zwar unter Benutzung der „langsamen Golgi'schen Methode“ tingiert und mag dabei als praktisch besonders wichtig darauf hingewiesen werden, dass diese Tinktion auch noch an Leichenmaterial, das nach dem Tode 24 Stunden gelegen hat, gelingt.

v. Gerlach war wohl der erste, welcher das Gold für das Studium des Centralnervensystems in Gebrauch zog; diese Methode ist auch neuerdings wieder, mit entsprechenden Verbesserungen ausgestattet, zur Verwendung gekommen, so von Ziehen (44) und von Upson-Mercier (45). Die Methode von Ziehen zeichnet sich durch eine gewisse Einfachheit aus und dürfte deshalb, wenn die Resultate wirklich gute und sichere sind, recht empfehlenswert sein. Er bringt kleine Stücke des centralen Nervensystems direkt in eine Mischung von gleichen Teilen 1% Sublimat- und 1% Goldchloridlösung und lässt sie darin 3 Wochen bis 5 Monate liegen, wodurch die Stücke so gehärtet sind, dass sie direkt ohne Einbett-

ung geschnitten werden können. Die blauschwarzen Schnitte kommen in Alkohol und werden dann in Lugol'scher Lösung (1:4 Aq. dest.) differenziert, was natürlich erst durch eine gewisse Übung erlernt werden kann. Sind die Präparate gelungen, so färben sich sowohl markhaltige als marklose Fasern, Nerven- und Gliazellen und lässt sich in den Zellen der Kern sowie Kernkörperchen unterscheiden, was der Autor besonders als Vorzug gegenüber der Golgi'schen Methode, die ja die Zellen total schwärzt, hervorhebt. Weit kapriziöser scheint die Upson'sche Goldmethode zu sein, doch soll sie nach den Versicherungen Mercier's Bilder von geradezu wunderbarer Schönheit und Klarheit geben. Die Härtung erfolgt in Kali bichromicum 1—2,5 % innerhalb 4—6 Monate, und zwar muss namentlich anfangs die Flüssigkeit oft erneuert, sowie nur langsam zur endlichen Konzentration vorgegangen werden; ausserdem hat die Härtung im Dunkeln vor sich zu gehen. Nach möglichst raschem Abspülen in Aq. dest. kommen die Stücke auf 2—3 Tage in oft zu erneuernden 50 % Alkohol und hierauf in solchen von 95 %, bis sie innerhalb 2—4 Wochen eine deutlich grünliche Farbe aufweisen. Die Celloidinschnitte werden nun in eine 1 % Goldchloridlösung, der 2 % Salzsäure zugesetzt sind, auf 1—2 Stunden gebracht, bis deutliche Gelbfärbung eingetreten ist. Nach flüchtigem Abwaschen in Aq. dest. — die ausdrückliche Anweisung Mercier's, sich ja keines Metall-, sondern lediglich eines Platinspatels zu bedienen, mag wohl ein lapsus kalami sein, — kommen die Schnitte in eine 10 % Kalilösung auf $\frac{1}{2}$ Minute, hierauf in Aq. dest., bis die jedes Mal für jeden einzelnen Schnitt frisch herzustellende Reduktionsflüssigkeit rasch zusammengemischt ist.

Acid. sulfurosum 5 cc.

Tinctura jodi 3 %. 10—15 Tropfen.

Mischen und hinzufügen:

Liquor ferri chloridi 1 Tropfen.

Diese Reduktionsflüssigkeit muss sehr rasch und gleichmässig auf den Schnitt einwirken, so lange bis derselbe eine rosarote Farbe angenommen; die reduzierende Wirkung der Lösung muss dann sehr rasch unterbrochen werden, was dadurch am besten erreicht wird, dass man die Flüssigkeit rasch abgiesst und dann das Schälchen mit dem Schnitte rasch in eine grosse Schale Wassers wirft. Nach 5—25 Minuten langer Entwässerung kann der fertige Schnitt durch Nelkenöl in Kanadabalsam montiert werden, muss aber stets in einem dunkeln Raume aufbewahrt werden. Mercier beschreibt noch eine zweite von Upson angegebene Goldmethode; dieselbe scheint aber noch kapriziöser und empfindlicher zu sein, so dass ich sie hier glaube übergehen zu dürfen, zudem ich nicht ange-

geben finde, in welchen Punkten sie sich vor der ersterwähnten Methode auszeichnen soll.

Hat es sich bei den referierten Metallimprägnationen vorzugsweise um eine Tinktion der Nervenzellen und ihrer Ausläufer, sowie der Achsencylinder gehandelt, so strebt ja bekanntlich die Weigert'sche Hämatoxylinmethode eine Färbung der feinsten markhaltigen Fasern an. Ich glaube, die Methode Weigerts ist seit langer Zeit nicht nur von den Anatomen, sondern auch von den Pathologen und den mikroskopierenden Ärzten so vielfach angewandt, und ist gewissermassen schon so sehr Gemeingut geworden, dass ich mich hier wohl darauf beschränken kann, der, vielleicht in manchen Fällen nur scheinbaren, Verbesserungen und Vereinfachungen der ursprünglichen Weigert'schen Methode zu gedenken.

Vor allem möge hier eine neue Arbeit Weigerts (46), des unermüdlichen Forschers in mikroskopischer Technik, Erwähnung finden. Nach einer historisch-kritischen Übersicht über die Entwicklung der Methoden zum Studium des Nervenfaserverlaufes giebt Weigert eine neue Modifikation seines Kupfer-Hämatoxylinverfahrens, deren wesentlicher Faktor darin besteht, dass dabei nach der Färbung jegliche Differenzierung wegfällt, indem die Tinktion von vornherein eine elektive für die markhaltigen Nervenfasern ist. Die in Kalibichromat gehärteten Stücke werden zum Schneiden in gewöhnlicher Weise mit Celloidin vorbereitet, kommen aber nun in eine Mischung von gleichen Teilen einer kalt gesättigten neutralen essigsäuren Kupferlösung und einer 10% Lösung von Seignettssalz (weinsaures Kali-Natron), in der sie im Brütöfen 24 Stunden (grosse Stücke bis höchstens 48 Stunden) schwimmen; hierauf nochmals auf die gleiche Zeit in die unvermischte Kupferacetatlösung. Nach oberflächlichem Abspülen in Wasser werden die Stücke in 80% Alkohol schon nach $\frac{1}{2}$ —1 Stunde schnittfähig. Für die nun folgende Färbung verwendet nun Weigert 2 getrennte Lösungen, die erst vor dem Gebrauch in dem Verhältnis 1 B auf 9 A gemischt werden, nämlich erstens eine Lösung von 7 ccm. gesättigter Lithionkarbonatlösung auf 93 ccm. Wasser und weiter 1 g Hämatoxylin auf 10 ccm. Alkohol. Ist nach 4—5 Stunden (längeres Liegen schadet nicht) die Färbung eingetreten, so genügt ein einfaches Abspülen in Wasser, um die Schnitte durch Alkohol 90%, Anilinxylool (Anilin 2, Xylol 1) in Xylolbalsam montieren zu können. Freilich sind dazu relativ dünnere Schnitte (0,02 mm) notwendig, da sonst eine reine Differenzierung ohne Anwendung der bekannten Borax-Ferrieyan-Kaliumlösung nicht gelingt; sollte sich der Celloidmantel etwas blau tingiert haben, so genügt ein Auswaschen in $\frac{1}{5}$ — $\frac{1}{2}$ % Essigsäure, um diese störende Färbung zu beseitigen, doch empfiehlt Weigert in solchen Fällen, wo es auf die Dar-

stellung möglichst feiner Fasern ankommt, die nachträgliche Behandlung mit Essigsäure lieber zu unterlassen.

Mit Ausnahme der etwas langen Vorbehandlung (mindestens 2 mal 24 Stunden) hätte durch diese neue Modifikation das ganze Verfahren die denkbar möglichste Einfachheit erlangt, gegen die, glaube ich, die verschiedenen z. B. von Mercier (47), Wolters (48) etc. angegebenen „Methoden zur Vereinfachung der Weigert'schen Färbung“ nicht wohl ankommen können, weshalb ich auch dieselben an dieser Stelle unerwähnt lassen möchte. An und für sich würde ja die von Kultschitzky (49) angegebene Methode sich noch einfacher gestalten wie die neue Modifikation Weigerts, indem bei derselben auch die Vorbehandlung, die sog. Beize, in Wegfall kommt, allein die gewonnenen Resultate entsprechen trotz der Versicherung des Autors zu wenig „den strengsten technischen Anforderungen“.

Von ganz besonderem Interesse scheinen mir die gemachten günstigen Versuche zur Färbung von Achsencylinder und Zellausläufer durch Hämatoxylinlösungen zu sein. Weigert hat unter Umständen, wenn die Kupferbeize nicht energisch genug auf die Stücke eingewirkt hatte, eine schwarze Punktierung der feinsten Ausläufer der Purkinje'schen Zellen, sowie an Grosshirnzellen bekommen.

Durch die Versuche von Mallory (50) und von Wolters (48) sind wir endlich mit Methoden bekannt geworden, welche auf einfache Art erlauben, neben Achsencylindern und Gliaelementen die Zellen bis in ihre feinsten Ausläufer zu tingieren. Mallory benutzt dazu eine Kombination von Phosphormolybdänsäure und Hämatoxylin nach folgendem Rezepte:

Phosphormolybdänsäure 10%,	1 cem.
Hämatoxylin	1 g
Aq. dest.	100,0
Chloralhydrat	6—10 g.

Diese Lösung muss ungefähr 8 Tage an der Sonne reifen und vor dem Gebrauch filtriert werden; nach 10 Minuten bis zu 1 Stunde sind die Schnitte genügend gefärbt, kommen dann zur Entfärbung auf $\frac{1}{2}$ bis 1 Stunde in 50% Alkohol und können hierauf in gewöhnlicher Weise montiert werden. Die Abbildung einer Purkinje'schen Zelle, welche die kurze Mitteilung Mallorys begleitet, zeigt, dass die Methode ganz verwertbar zu sein scheint, wenn sie auch in Bezug auf Reichtum der Ausläufer der Purkinje'schen Zellen gegenüber der Golgi'schen Methode ganz erheblich zurücksteht.

Weit bessere Resultate, allerdings ausschliesslich für die Purkinje'schen Zellen erhielt Wolters durch eine 24stündige Beizung der Schnitte in der Wärme mit Vanadium chlorat. 10 % 2 Vol.

Aluminium acetic. 8 % 8 Vol.

nachträglicher Färbung mit der sauren Hämatoxylinlösung Kultschitzky's

Hämatoxylin 2,0 g,

Alkoh. abs. g. s. ad. sol.

2 % Essigsäure 100,0 cc.

und Differenzierung mit dem Weigert'schen Borax-Ferricyankaliumgemisch. Eine allgemein verwertbare Achsencylinderfärbung aber erhielt Wolters dann, als er die Härtung in Kalilichromatlösung oder Müller'scher Flüssigkeit gänzlich über Bord warf und durch die Kultschitzky'sche Härtungsflüssigkeit ersetzte (s. o.). Nach Beizung und Färbung in der eben besprochenen Weise werden die Schnitte in salzsäurehaltigem Alkohol (Alkohol 80 % 200, HCl. 1.) entfärbt, bis sie einen hellen blauroten Ton haben. Nach Angabe des Autors ergibt diese Methode Resultate, die sich ruhig neben die der Golgi'schen Methode stellen können, ja vor letzterer noch den Vorzug grösserer Sicherheit voraus hat; es handelt sich dabei um eine reine Färbung der Achsencylinder, der Zellen und Zellausläufer, sowie der Gliaelemente, indem bei richtiger Differenzierung die markhaltigen Fasern vollständig farblos werden. Soweit ich aus der Literatur ersehe, sind bis jetzt Stimmen über diese von Wolters angegebene, wie mir dünkt, sehr wichtige Methode, noch nicht laut geworden, denn Kaas (51) hat sich nur mit einer von dem gleichen Autor publizierten an dieser Stelle nicht berücksichtigten Modifikation der Markscheidenfärbung beschäftigt. Wie die Golgische Methode, so dürfte auch für das Studium der Retina, vielleicht auch anderer Sinnesorgane die Wolters'sche Färbung brauchbar werden können; Versuche, die Nervenfärbungsmethoden mit Hämatoxylin auf die Retina anzuwenden, sind ja schon von verschiedener Seite, so z. B. von Schaffer (52) unternommen, die Färbungen waren aber im allgemeinen zu wenig elektive und sichere, um wirkliche Erfolge erhoffen zu lassen. Über die Verwertung der Hämatoxylinmethoden für andere Gewebe sollen weiter unten noch einige Notizen gemacht werden.

Die dritte Methode nun, die uns einen tiefen Einblick in den Bau des Nervensystems erlaubte, die vitale Methylenblaureaktion von Ehrlich (53), hat gleich bei ihrem Erscheinen berechtigtes Aufsehen erregt, und haben die zahlreichen Versuche, die sogleich von den verschiedensten Seiten angestellt wurden, die Vortrefflichkeit dieser Methode erwiesen.

Aber leider klebt derselben auch ein grosser Mangel an; die Präparate sind nicht dauerhaft und können unsere gewohnten Schnittmethoden dabei keine Anwendung finden. In dem Bestreben, diesen Mangel teilweise auszumerzen, gipfeln deswegen auch die Mitteilungen, die in neuerer Zeit über die Technik der Methylenblaureaktion gemacht worden sind. Was die Konservierung der prächtigen Färbung betrifft, so sind es zwei Mittel, von denen vor allem Gebrauch gemacht wird, das Jod und die Pikrinsäure. Das Jod gelangte dabei entweder in der bekannten Lugol'schen Lösung (Smirnow) (54), die eventuell bis zur Sättigung mit metallischem Jod versetzt wird (Arnstein) (55), oder aber als reine Jodkalilösung (Pal) (56) in Verwendung und wurde dadurch die ursprüngliche blaue Färbung der Achseneylinder in eine violette bis schwarzbraune übergeführt; leider sind aber die so bereiteten Präparate nur auf relativ kurze Zeit hin haltbar. Es wurde deshalb mit Freude begrüsst, dass Smirnow in dem Hoyer'schen Pikrokarmin ein Agens fand, dass die Präparate auf längere Dauer zu fixieren im stande war; freilich kommt dabei das Karmin nicht in Frage, sondern ist es, wie Dogiel (57) fand, lediglich das pikrinsaure Ammoniak, dem die fixierende Eigenschaft zugeschrieben werden muss. Es darf daher dieses Reagens, in gesättigter wässriger Lösung mehrere Stunden auf die Präparate einwirkend, als das zur Zeit beste Fixativ für die Methylenblaufärbung empfohlen werden, und zwar ist es nach persönlichen Erfahrungen vollständig gleichgültig, ob dasselbe nach der Methode von Cuccati (58) hergestellt oder ob die käufliche Verbindung verwendet wird. Die blaue Farbe des Methylenfarbstoffes geht dadurch in eine rotviolette über, die sich von dem durch das pikrinsaure Ammoniak sehr durchsichtig gemachten Gewebe sehr stark abhebt und auf lange Zeit haltbar bleibt. So besitze ich Präparate, die nach nunmehr vier Jahren, wenn auch nicht ganz die frühere Schönheit, so doch die feinen Nervenfäserchen noch wohl erhalten zeigen. Eine Mischung der Ammoniumpikratlösung zu gleichen Teilen mit Glycerin, wie sie von S. Mayer (59) und von Retzius (60) empfohlen wird, scheint mir keinen Vorteil zu bringen, indem das Glycerin entschieden langsamer in die Gewebe eindringt und so die Fixation unzweifelhaft verlangsamt wird.

Darf man nun auch die Behandlung mit pikrinsaurem Ammoniak als die entschieden beste Fixierungsmethode ansehen, so haften ihr dennoch gewisse Fehler an, einmal werden durch das Reagens die Epithelien sehr rasch in ihrem Verbande gelockert, so dass intraepitheliale Nervenendigungen wohl nur ausnahmsweise sich erhalten, und zweitens lässt das Ammoniakpikrat jede härtende Einwirkung auf die Gewebe vermissen, so dass dadurch das zweite Postulat, die Schnittfähigkeit der Organe, ent-

schieden nicht erfüllt wird. Lawdowsky (61) glaubte deshalb konzentrierte, wässerige oder spirituöse Lösungen der reinen Pikrinsäure zu Hilfe nehmen zu müssen, und erzielte er dadurch allerdings eine gewisse Härtung der Gewebe, allein es werden, wie Dogiel mit vollem Rechte einwirft, einerseits ein grosser Teil der Nerven wieder entfärbt, andererseits wird das Gewebe wenig durchsichtig und eigentümlich verfärbt. Dogiel liess deshalb statt der wässerigen, eine spirituöse Lösung auf 2—3 Stunden auf die Präparate einwirken, wonach mit dem Rasiermesser recht wohl Schnitte durch in Hollundermark, Leber etc. eingeklemmten Organe erhalten werden können, eine Methode, die auch Riese (38) bei seinen Untersuchungen über die Nerven des Ovariums befolgte. In neuester Zeit verbesserte Dogiel seine Fixierungsmethode noch wesentlich dadurch, dass er 25—100 ccm (je nach dem zu erzielenden Härtegrad) wässriger Ammoniakpikratlösung, 1—2 cc. einer 1% Osmiumsäurelösung beifügt und darin die Stücke 18—24 Stunden lässt, wodurch neben einer vorzüglichen Konservierung der Gewebe zugleich eine Schwärzung der Markscheide der Nerven erzielt wird.

Was die Technik der Methylenblaufärbung selbst betrifft, so erhielt dieselbe eine enorme Vereinfachung dadurch, dass Dogiel die Einführung des Farbstoffes auf dem Wege der Injektion in die lebenswarmen Organe ersetzte durch eine direkte Färbung der in die Blaulösung gebrachten kleinen, frischen Gewebestückchen. Man ist so, namentlich bei Geweben, die nicht so ohne weiteres an der Oberfläche liegen (z. B. Retina), weniger dem Zufalle anheimgegeben, sondern kann unter dem Mikroskope den Eintritt der Färbung, der je nach der Dicke der Gewebepartien in 5—10 Minuten bis zu einigen Stunden erfolgt, direkt beobachten. Dogiel bringt zu diesem Zwecke kleine Gewebestücke auf dem Objektträger oder auch in einer Uherschale in einige Tropfen Humor aqueus, dem man 2—3 Tropfen einer $\frac{1}{16}$ — $\frac{1}{15}$ % Methylenblaulösung in physiologischer Kochsalzlösung zufügt. — Schliesslich möge anhangsweise noch bemerkt werden, dass das Methylenblau nicht nur die Achsencylinder tingiert, sondern auch anderweitige Gewebestrukturen, manchmal unter auftretender Metachromasie (z. B. Mastzellen rot-violett) färbt. So vermochte Dogiel (63) die Endothelgrenzen, S. Mayer ausser diesen das negative Hornhautbild durch Imbibition darzustellen, es färben sich ab und zu Epithel- und Bindegewebszellen, ich vermochte bei abundanter Injektion die Körnchen des Sarkoplasmas (Sprenkelung der Muskeln im Sinne von Gerlachs) zu tingieren und endlich erhielt O. Schultze (64) eine Färbung der Zellgranula (Altmann) dadurch, dass er lebende Amphibienlarven auf längere Zeit in sehr stark verdünnte Methylenblaulösungen brachte.

Durch diese in die moderne Histologie des Nervensystems eingeführten Färbungsmethoden wurden begreiflicherweise ältere Methoden mehr oder minder in den Hintergrund gedrängt; gleichwohl möchte ein Verfahren, und zwar das älteste, auch heutigen Tages nicht umgangen werden dürfen, ich meine die v. Gerlach'sche Tinktion der Achsencylinder mit Karmin. Um dieser Karminfärbung eine gewisse Sicherheit in ihrem Resultate zu geben, hat Schmaus (64) zur Tinktion von in Müller'scher Flüssigkeit gehärteten Rückenmarksschnitten einen Urankarmin dargestellt nach folgendem Verfahren. 1 g karminsäures Natron wird mit $\frac{1}{2}$ g Uranum nitricum in einer Reibeschale verrieben, das Ganze in 100 g Wasser $\frac{1}{2}$ Stunde lang gekocht und nach dem Erkalten filtriert. Die Färbung gelingt in 15—20 Minuten und wird von dem Autor sehr empfohlen.

Die Anwendung des Saffranins zur Tinktion des Rückenmarkes, die wohl von Adamkiewicz (65) zuerst angegeben wurde, dürfte sich dagegen gegen die oben besprochenen Methoden nicht halten können, da sie doch an Prägnanz gegen dieselben, z. B. die Weigertsche Färbung zu sehr zurücksteht; auch eine Kombination von Saffranin mit Anilinblau, die von Ciagliński (14) so angelegentlich empfohlen wird, wird den gerügten Mangel nicht zu beseitigen vermögen. Dies gilt zum Teil auch von der durch Aronson (66) empfohlenen Anwendung des Gallein zur Nervenfärbung. Dagegen scheint die Tinktion von macerierten Rückenmarksstückchen mit Methylenblau-Fuchsin oder Anilinblau-Magdalarot nach Angabe Lawdowky's (67) vorzügliche Resultate abzugeben, soweit allerdings die der Abhandlung beigegebenen prächtigen Tafeln ein Urteil zulassen.

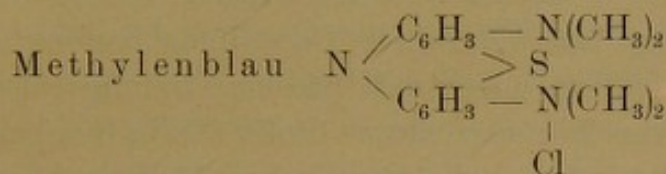
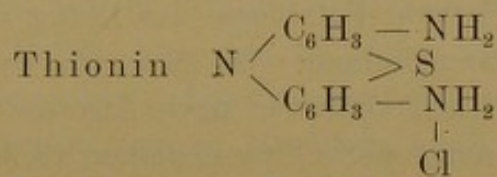
Die oben besprochene Anwendung reiner, d. h. nicht mit Alaun etc., versetzter Hämatoxylinlösungen mit nachträglicher Differenzierung möge von dem speziellen Fall der Tinktion des Nervengewebes überleiten zur Besprechung der allgemeinen Färbungstechnik. Es hat sich nämlich gezeigt, dass wir in diesen reinen Hämatoxylinlösungen ein vortreffliches Mittel zur Darstellung feinerer Protoplasmastrukturen besitzen, ja man darf sagen, dass wir zu diesem Zweck sämtliche oben besprochenen Nerventinktionsmethoden mit geringen Modifikationen direkt anwenden können. Nur wird man gut thun, die Differenzierungslösungen, die ja fast sämtlich aus leichten Oxydationsmitteln bestehen, in wesentlich verdünntem Zustande auf die Gewebe einwirken zu lassen, und zwar wird diese Differenzierung passend an den Schnitten selbst, die Hämatoxylintinktion aber als Stückfärbung vorgenommen. Heidenhain (68) und später Apathy (69) waren wohl die ersten, welche diese Anwendung des Hämatoxylins für Alkohol- und Pikrinsäurematerial empfahlen, indem sie als Differenzierungsmittel ca. 1% Lösungen von Kali bichromic. oder Kali

chromicum flavum benutzten, ebenso wie Platner (70), dessen schöne Untersuchungen auch für Präparate aus Flemming'scher Lösung zeigten, mit welchem grossem Vorteil die skizzierte Methode für die Darstellung feiner Protoplasmastrukturen sich anwenden lässt. Benda (71) liess der Färbung noch eine Beize vorausgehen, indem er die Schnitte auf 24 Stunden im Thermostaten mit einer starken Lösung von neutralem essigsaurem Kupferoxyd behandelte, und erst dann nach Abspülen im Wasser in die Hämatoxylinlösung verbrachte, in der schon nach 5 Minuten eine tiefe Schwarzfärbung eintritt. Differenzierung erfolgt dann in einer $\frac{1}{3}\%$ Salzsäurelösung, es werden die Schnitte aber, nachdem sie gelb geworden, wieder in die Kupferlösung übertragen, wo sie einen violett-blauen Farbenton annehmen. Später habe ich (3) mit vorzüglichen Resultaten die Pal'sche Nervenfärbungsmethode auf das Studium von Archoplasmastrukturen, Nebenkernen in Spermatiden etc. übertragen, nur möchte ich empfehlen, die Differenzierungsflüssigkeiten in sehr stark verdünntem Zustande zu gebrauchen (Kali hypermanganic., hell rosarote Lösung, und Kali sulfur. 1,0, acid. oxalic. 1,0, Aq. dest. 200, ca. 5—10fach verdünnt). Noch empfehlenswerter dürfte, wie mich Erfahrungen aus letzter Zeit belehren, die oben besprochene Achsenzylinderfärbung von Wolters (48) für die berührten Zwecke sein. Auch Henneguy (72) hat neuerdings in seiner Arbeit über den Furchungsprozess des Forelleneies das Hämatoxylin zuerst mit 2% Kali bichrom. und hierauf mit 1% Kali hypermanganic. (5 Minuten) ausgezogen und vermögen auch die Abbildungen, die dieser Autor giebt, als Beweis für die Zweckmässigkeit dieser Methode zu gelten. Sind die erhaltenen Präparate an und für sich schon von grosser Deutlichkeit und Schärfe, so lässt sich dieselbe noch dadurch erhöhen, dass man nachträglich noch eine Tinktion der chromatischen Elemente mit Saffranin folgen lässt und ich möchte dabei nicht verfehlen, auf eine gelegentliche Beobachtung aufmerksam zu machen, die, wie ich nachträglich sehe, auch von Henneguy gemacht wurde, nämlich dass durch die Einwirkung der differenzierenden Kali-permanganatlösung die Färbungsdauer für Saffranin ganz beträchtlich (2—3 Minuten statt 12—24 Stunden) abgekürzt wird; ja, wie daraufhin angestellte Versuche zeigten, lassen sich durch kurze Vorbehandlung mit schwachen Permanganatlösungen ganz alte Spirituspräparate wieder tingibel für Saffranin machen.

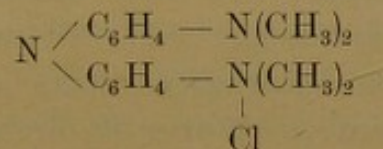
Dieser Farbstoff möge uns nun überleiten zu jenem Heer leuchtender, prachtvoller Farben, die unter dem Namen der „Anilinfarbstoffe“ zusammengefasst zu werden pflegen und welche sich gerade in den letzten Jahren in hohem Grade in den histologischen Laboratorien eingebürgert haben. Wer das Chaos von Teerfarbstoffen in den verschiedensten Nuancen,

die in der Litteratur eines einzigen Jahres angelegentlichst empfohlen werden und deshalb schleunigst mit Angabe des Autors in die Preiskataloge unserer Handlungen für mikroskopische Bedarfsartikel übergehen, Revue passieren lässt, dem kann wahrlich „um Kopf und Busen bang“ werden und man wird billig die Frage aufstellen, ob denn überhaupt die histologische Technik durch die Angabe von ganzen Reihen der verschiedensten Farbstoffe im allgemeinen eine Förderung erfährt. Darf ich hierin meinen persönlichen Standpunkt wahren, so möchte ich gerade verneinend diese Frage beantworten; denn ich würde eben darin eine Förderung der Technik erblicken, wenn man sich in der Histologie mehr auf einige wenige, in ihren Resultaten erprobte und sichere Farbstoffe beschränken würde. So würde man z. B. für Chromatintinktionen mit zwei Farbtönen recht wohl auskommen, einem roten (Saffranin) und einem violetten (Gentianaviolett, Methylviolett), welch' letzteren durch Anwendung der Gram'schen Methode (Lugol'sche Lösung) noch eine grössere Dauerhaftigkeit verliehen werden kann. Bekanntlich lassen sich beide Farbstoffe kombiniert zur Kernfärbung verwenden; (Flemming) und ich (2) glaubte wegen der guten und scharfen Resultate (Chromatinnetze des ruhenden Kernes, Spirem- und Dispiremstadium blauviolett, echte Nukleolen, metakinetische Kernfigur und karyolytische Figuren rot) speziell auf diese Doppelfärbung aufmerksam machen zu müssen. Wenn es sich freilich um Tinktion des Protoplasmas bez. der Intercellularsubstanzen handelt, können wir einen grösseren Vorrat verschiedener Farbstoffe nicht wohl entbehren, da es hierbei oft auf eine elektive Färbung einzelner Zellbestandteile und Gewebsformationen ankommt. Im allgemeinen eignen sich hierzu die sog. sauren Teerfarbstoffe und werden von denselben in den Fällen, in welchen nach vorangegangener Kernfärbung eine einfache, allgemeine Tinktion des Untergrundes, eine sog. Kontrastfärbung, beabsichtigt ist, namentlich die von E. Fischer zuerst eingeführten Eosine oder das von Gaule und seinen Schülern empfohlene Nigrosin (Indulinreihe) angewendet. Für die Darstellung spezifischer Zellbestandteile aber (Stoffwechselprodukte, Granulationen, Archoplasma etc.) verfügt die moderne histologische Technik über einen grossen Schatz elektiver Tinktionsmittel. So verdanken wir Hoyer eine grössere, ausführliche Untersuchung über die Färbung des Mucins in den Geweben. Hoyer (78) macht zuerst darauf aufmerksam, dass es nur die sog. basischen Teerfarbstoffe sind, welche zur mehr oder minder intensiven Tinktion des Mucins geeigenschaftet erscheinen, während die sauren Farbstoffe hierfür vollständig wirkungslos sind. Er verwandte zu seinen Untersuchungen in Sublimat gehärtetes Material (Schleimdrüsen, Becherzellen etc.) der verschiedensten Tierformen und prüfte experimentell die Tinktions-

fähigkeit des Mucins gegenüber einer ganzen Reihe basischer Farbstoffe, von denen namentlich die schon früher zur Schleimfärbung angewandten Farben, Methylenblau und Bismarckbraun (List, Schiefferdecker etc.) und Saffranin (Paneth) herangezogen werden. Die Wirkung letzteren Farbstoffes erwies sich etwas kapriziös, auch das Bismarckbraun (Triamidobenzol und verwandte Farbstoffe) färbten das Mucin nur dort, wo es in grösseren Quantitäten im Gewebe sich abgelagert findet, dagegen stellt das Methylenblau ein sehr feines Reagens auf Schleim dar, vor allem aber empfiehlt Hoyer einen nahen chemischen Verwandten dieses Farbstoffes, das Thionin oder Lauth'sche Violett, als Tinktionsmittel für Mucin. Wie ein Vergleich der chemischen Formeln:



ergibt, stellt das Methylenblau ein Derivat des Thionins (vierfach methyliertes Thionin) dar, und auch andere Verwandte dieses Körpers, unter ihnen das Dimethylphenylengrün (Bindschedler's Grün), das sich lediglich durch den Mangel des Schwefels von dem Methylenblau unterscheidet:



bewähren sich als Mucinfarbstoffe, so dass wir also nach den Untersuchungen Hoyers in dem Thionin und seinen Derivaten die bis jetzt feinsten Reagentien auf Mucin besitzen dürften. Auf eine diesen Körpern, sowie auch dem Saffranin gemeinsame, interessante Eigenschaft soll weiter unten im Zusammenhang aufmerksam gemacht werden.

Zur Darstellung feinsten Zellgranula wurde von Altmann (6) ein bekannter saurer Teerfarbstoff, das Säurefuchsin in Anwendung gezogen und ist diese Methode der Granulafärbung von A. Zimmermann (74) auch in die botanische Technik eingeführt worden. Die Schnitte werden mit einigen Tropfen der Farblösung (20 g Säurefuchsin auf 100 ccm Anilinwasser) bedeckt und 2—5 Min. gelinde erwärmt, die nachträgliche Differen-

zierung erfolgt durch Pikrinsäure (konzentr. alkohol. Lösung 1 Vol., Aq. dest. 2 Vol.).

In neuester Zeit wies Benda (75) darauf hin, dass wir in dem Lichtgrün und Säureviolett ein sehr gutes Mittel zur elektiven Darstellung von Archoplasmastrukturen besitzen, und ich kann diese Beobachtung Bendas vollständig bestätigen. Die Schnitte werden auf 24 St. in Saffranin gefärbt, hierauf auf $1\frac{1}{2}$ Min. (auch wohl etwas länger) in eine alkoholische Lösung der beiden Farbstoffe (0,5 g Farbstoff auf 200 ccm Alcoh. abs.) gebracht, in der neben einer Differenzierung des Saffranins eine Färbung des Archoplasmas erfolgt.

Von grösster Bedeutung aber wurde die Anwendung der Teerfarbstoffe für die Histologie und Pathologie des Blutes und knüpfen sich die hierher gehörigen Untersuchungen vor allem an den Namen Ehrlich. Er vermochte in den Leukocyten je nach Auswahl der Farbstoffe basophile, acidophile und neutrophile Granulationen nachzuweisen und unterscheidet bekanntlich 5 verschiedene Körnungen, die er mit den Bezeichnungen α — ϵ belegt hat. Zu ihrer Darstellung werden entweder reine Farbstofflösungen isoliert angewandt (Eosine, Induline, Dahlia etc.) oder aber Mischungen verschiedener saurer Stoffe (Eosin-Indulin-Aurantia) oder endlich Gemische basischer und saurer Farben (Methylenblau-Säurefuchsin). Übrigens lehrt Weiss (76) eine neue Art der Darstellung der eosinophilen Zellen, die nicht auf direkter Färbung der Granula, wohl aber auf Benutzung einer von Reichl und Mikosch gefundenen farbigen Eiweissreaktion beruht. Weiss bringt die Trockenpräparate auf 24 Std. in eine 1% alkohol. Lösung von Vanillin und tropft dann mit einer Glasnadel eine geringe Menge eines Gemisches von Schwefelsäure und Ferrisulfatlösung auf die Deckgläschen. Die eosinophilen Zellen zeigen dann ihre Zellgranula violettblau tingiert; diese Reaktion wird von Weiss als direkter Beweis für die Eiweissnatur der eosinophilen Körner im Gegensatz zu Ehrlichs Ansicht benutzt. Auf Details glaube ich hier nicht weiter eingehen zu sollen, vielmehr soll hier nur auf die neueste Publikation Ehrlichs (77) hingewiesen werden, in der er seine sowie seiner Schüler Arbeiten, die teils in Dissertationen, teils in verschiedenen medizinischen Zeitschriften niedergelegt sind, gesammelt herausgegeben hat. Das oben angegebene acidophile Gemisch von Eosin-Indulin-Aurantia wurde in neuester Zeit auch von Schaffer für das Studium der eosinophilen Zellen des menschlichen Thymus benutzt und wird namentlich von Nikiforoff (20) in allgemeiner Anwendung als Schnittfärbung für sublimatgehärtete Organstücke empfohlen, da es wegen seiner elektiven Eigenschaften die verschiedenen Teile der Präparate scharf hervortreten lässt. Mit gleichem Vorteile kann das von Heidenhain (78) empfohlene

Ehrlich-Biondi'sche Gemisch von Methylgrün-Säurefuchsin-Orange für Sublimatpräparate von Drüsen etc. empfohlen werden. Hatten wir es bei der Anwendung der besprochenen Gemische mit Doppel- oder Mehrfärbungen zu thun, welche treffliche Resultate zu geben vermögen, so handelt es sich bei einem neuerdings zur Darstellung der Centrosomen von Flemming (79, 80) angegebenen Verfahren nicht sowohl um eine Mehrfärbung, sondern um eine Mischfärbung. Die Farbstoffe Saffranin-Gentianaviolett (beide basischer Natur), Orange (sauer) kommen dabei der Reihe nach getrennt zur Anwendung, d. h. die Schnitte kommen zuerst auf 24 Std. in Saffranin, hierauf nach Differenzierung in ganz schwach saurem Alkohol (1:1000) auf 1—3 Std. in Gentianaviolett und nun werden die aufgenommenen basischen Farbstoffe durch das saure Orange soweit entzogen, bis noch violette Wölken von den Schnitten abgegeben werden. Die Färbung ist, wenn sie gelingt, allerdings prächtig und die Teilnehmer an dem letzten Anatomen-Kongress in München werden sich jedenfalls noch der prachtvollen Flemming'schen Präparate erinnern. Das Chromatin ist leuchtend rot, die Spindelfasern sehr deutlich grau, braun oder braunviolett, die Centrosomen entweder ebenso oder leuchtend rot gefärbt. Doch ist das Verfahren, wie der Autor selbst bemerkt, etwas kapriziös und nicht immer sicher, allein wir dürfen wohl hoffen, recht bald der bewährten Meisterschaft Flemmings eine Methode verdanken zu können, durch welche eine sichere Tinktion der Centrosomen ermöglicht wird.

Noch habe ich schliesslich einer, ihrem Wesen nach nicht näher bekannten Eigenschaft gewisser Teerfarbstoffe zu erwähnen, der sogen. Metachromasie; d. h. einige Farbstoffe werden durch gewisse Gewebestandteile so verändert, dass diese in einem anderen als dem ursprünglichen Farbenton tingiert werden. So ist ja die rotviolette Färbung der Mastzellengranula durch Methylenblau bekannt, Saffranin färbt Knorpelgrundsubstanz und Nervenmark (cf. Adamkiewicz) orange, elastisches Gewebe, namentlich elastische Gefässhäute bei längerer Einwirkung stahlblau bis schwarz, Mucin braunrot (Paneth) und auch von dem oben besprochenen Thionin erwähnt Hoyer eine metachromatische Färbung des Mucins, in dem dieses rotviolett, die Kerne aber blau tingiert werden.

Dass die leuchtende Pracht der Teerfarbstoffe die altbewährten, im Farbenton allerdings stumpferen Tinktionsmittel, Karmin und die mit Alaun versetzten Hämatoxylinlösungen nicht zu verdrängen vermochten, ist selbstverständlich, ist doch die Anwendbarkeit derselben eine weit allgemeinere, die Behandlung eine weit einfachere als bei den Teerfarbstoffen. Ob durch Angabe einer Reihe neuer Karminlösungen, z. B. von Haug (81, 82): Alaun-Boraxkarmin mit essigsaurer Thonerde, Ammoniak-Lithionkarmin

mit Ammonium chloratum etc., gerade einem besonders dringend gefühlten Bedürfnis Abbruch gethan wird, ist Ansichtssache; dasselbe möchte zum Teil auch von neuen Hämatoxylinlösungen gelten. Ein Nachteil, der allen Hämatoxylinlösungen in stärkerem oder geringerem Grade anhaftet, nämlich dass sie ihre volle Färbekraft erst nach längerem Stehen an der Luft, erst nach dem sog. Reifen der Lösung (Oxydationsprozess), erhalten und zweitens, dass sich mit der Zeit Niederschläge bilden, wird sich in Zukunft wohl beseitigen lassen durch den von P. Mayer (83) empfohlenen Ersatz des natürlichen Hämatoxylins durch das Oxydationsprodukt desselben, das Hämatein. Mayer empfiehlt dasselbe in zwei Lösungen, von denen das Hämalaun als Ersatz des gewöhnlichen Böhmer'schen, das Hämacalcium als Ersatz der alkoholischen Kleinenberg'schen Hämatoxylinlösung dienen soll. (Hämalaun: 1 g Farbstoff, in Alkoh. 90 % 50 ccm gelöst, Alaun 50,0, Aq. dest. 1000,0.) (Hämacalcium: Farbstoff 1,0, Chloraluminium 1,0, Chlorcalcium 50,0, Eisessig 10 ccm, Alkohol 70 % 600 ccm.) Die Lösungen sind sogleich gebrauchsfertig und geben sehr prägnante Färbungen, wie ich für das Hämalaun aus eigener Erfahrung bestätigen kann, ebenso wie sich das Hämatin auch zur Färbung der Nervenfasern als Ersatz der ungebeizten Hämatoxylinlösungen verwenden lässt. Bekanntlich stellt das Hämatoxylin in den gewöhnlich angewendeten Lösungen ein Kernfärbemittel dar, ausserdem aber tingiert sich noch das Mucin sowie die Grundsubstanz des hyalinen Knorpels. Durch Behandlung von Knorpelschnitten, die 24 Std. in einer bis zu leicht veilchenblauer Farbe verdünnten Delafield'schen Hämatoxylinlösung gelegen hatten, mit konzentrierter alkoholischer Pikrinsäurelösung auf 10 Min. gelang es Wolters (84) in ungemein prächtiger Weise als ein gelbes Netzwerk auf violetter Grundlage die Saftbahnen des hyalinen Knorpels darzustellen.

Mikroskop und Nebenapparate für Zeichnung und Beleuchtung. In Bezug auf das Mikroskop selbst hat das vergangene Jahr zwei Arbeiten gebracht, die an dieser Stelle besprochen werden müssen, zwei Arbeiten, die gewissermassen in ihrem Endresultate sich diametral gegenüberstehen.

In sehr klarer Weise äussert sich Czapski (85) über die Grenzen der Leistungsfähigkeit unserer Mikroskope. Diese Leistungsfähigkeit sind wir nun gewohnt nach der Definitionskraft, d. h. der Kleinheit der auflösbaren Struktur zu bemessen; wir können das auch so ausdrücken, dass wir sagen, das Instrument wird um so leistungsfähiger werden, je kleiner die unterscheidbare Distanz der Elemente einer regelmässigen Struktur wird. Setzen wir für diese δ , für die Wellenlänge des angewandten Lichtes λ

und endlich α für die Apertur des Systems ein, so wäre nach einer Formel von Abbe $\delta = \frac{\lambda}{\alpha}$, wir könnten demnach δ auf zwei Wegen verkleinern, entweder durch Vergrößerung von α oder aber durch Verkleinerung von λ . Eine Vergrößerung der Apertur des Systems über 1,44–1,45 ist aber nach Czapski aus technischen Gründen nicht wohl möglich, es müssten Deckgläschen von höherem Brechungsexponenten angewendet werden, auch die Medien, in denen sich das mikroskopische Präparat befindet, müssten einen höheren Brechungsindex* aufweisen, kurz, es würden sich Bedürfnisse einstellen, die nicht recht realisierbar sind. Der zweite Weg aber, die Verkleinerung der Wellenlänge des angewandten Lichtes, dürfte in gewissen Grenzen benutzbar sein. Wir könnten wohl dadurch, dass wir von dem gewöhnlichen gemischten Tageslicht nur die kurzwelligen blauen Strahlen unter Ausschluss der übrigen benutzen, die Wellenlänge des angewandten Lichtes von $0,55 \mu$ auf $0,44 \mu$ herabsetzen, was einer Vergrößerung der Apertur von 1,40 auf 1,75 entsprechen würde, und wir könnten uns durch die Photographie auch noch Licht von $0,35 \mu$ dienstbar machen, was einer Erhöhung der Apertur auf 2,20 entspräche; es würden in diesem Falle Strukturen aufgelöst werden, welche 4000 Elemente auf der Länge eines Millimeters enthielten, gegen 2545 mit Benutzung von Apertur 1,4 und weissem Tageslicht. Aber von einer Ausnutzung dieser theoretischen Erörterungen für die praktischen Bedürfnisse des Mikroskopikers kann bis jetzt noch keine Rede sein. Wir sehen also, dass Czapski, wenigstens nach Massgabe der gegenwärtig bekannten Mittel und des gegenwärtigen Standpunktes unserer theoretischen Kenntnisse, der Vergrößerung der Leistungsfähigkeit des Mikroskopes nicht eben ein günstiges Horoskop stellt. Der Aufsatz Czapski's war noch nicht lange der Öffentlichkeit übergeben, als eine Mitteilung von Lendl (86) das grosse Rätsel der Verbesserung unseres Mikroskops wie mit einem Schlage gelöst zu haben schien und zwar mit so spielend einfachen Mitteln, dass sich wohl jeder Leser billig wunderte, warum er wohl nicht selbst auf diese einfache Lösung gekommen sei. Lendl schaltet einfach die Okularlinse des Mikroskopes aus und setzt an ihre Stelle ein zweites schwach vergrößerndes ganzes Mikroskop, er konstruiert also dadurch gewissermassen ein Doppelmikroskop und konnte er so bei Benutzung eines elektrischen Glühlichtes Vergrößerungen von 8–10000 erreichen, ohne dass dabei Definitionsvermögen und Lichtstärke nachteilig beeinflusst worden wären. Dieser Entdeckung gegenüber hielt ich es für passend, mich nach einem kompetenten fachmännischen Urteil umzusehen, dasselbe lautete aber dahin, dass die Vorschläge Lendl's für durchaus verfehlt gelten dürften,

und ich erfuhr aus derselben Quelle, dass die Firma Zeiss durch Zirkular ihre Agenten vor Eingehen auf dieselben gewarnt habe.

Von den Nebenapparaten des Mikroskopes dürfen hier wohl die Zeichenapparate zuerst eine Besprechung beanspruchen. Das optische Prinzip dieser Apparate ist schliesslich bei den verschiedenen Konstruktionen mehr oder minder das gleiche, so dass ich dasselbe wohl als bekannt voraussetzen darf, auch kann es wohl als richtig gelten, wenn ich glaube, dass das von Zeiss verfertigte Modell wohl am meisten Eingang in den Laboratorien gefunden hat. So trefflich nun auch dieser Zeiss'sche Zeichenapparat in seinen rein optischen Teilen sein mag, so sehr muss man sich wundern, wie wenig derselbe in konstruktiver Beziehung berechtigten Wünschen Rechnung zu tragen vermag. Ein sicheres und leichtes Arbeiten mit diesen Apparaten ist doch nur möglich, wenn die Zeichenfläche des Papiers, sowie das Gesichtsfeld des Mikroskopes annähernd gleiche Lichtintensität besitzen; da nun die Papierfläche gewöhnlich die stärkere Beleuchtung zeigt, so ist ja wohl der Abbe-Zeiss'sche Apparat mit drei in Falzen verschieblichen kleinen Rauchgläschen versehen. Allein abgesehen davon, dass die Befestigungsart dieser Gläschen eine recht mangelhafte und unpraktische ist, genügen auch die vier möglichen Kombinationen im Wechsel der Lichtintensität durchaus nicht, so dass man so und so oft gezwungen ist, durch vor die Papierfläche gesetzte Lichtschirme etc. eine weitere Verdunkelung der Zeichenfläche zu erzielen, was doch gewiss die Bequemlichkeit des Arbeitens nicht zu fördern vermag. Prävaliert endlich gelegentlich das Gesichtsfeld an Lichtintensität über die Zeichenfläche (z. B. bei offenem Kondensor), so kann die Störung nur dadurch beseitigt werden, dass man weniger Licht in das Kondensorensystem eintreten lässt. Ich glaube, es ist deshalb im Interesse einer bequemen Handhabung des im übrigen sehr brauchbaren Zeiss'schen Apparates, dass Bernhard (87) die Anregung zu einer in feineren Abstufungen möglichen Lichtregulierung des Apparates gab, einmal dadurch, dass die Zeichenfläche durch zwei in vertikaler Richtung aneinander verschiebbare, je mit vier Rauchgläsern verschiedener Schattierung versehene Metallscheiben feiner abgeblendet werden kann, und zweitens dass auch für das Gesichtsfeld des Mikroskopes durch eine horizontal rotierende ähnliche Scheibe eine beliebige Abblendung möglich ist. Ein zweiter Mangel beruht in der Art der Befestigung des ganzen Apparates an dem Mikroskope, indem durch dieselbe ein rasches Abheben und Wiederaufsetzen des Apparates, was doch oft erwünscht ist, unmöglich ist. Es läge doch der Gedanke so nahe, den Apparat entweder, wie das von Heinsius (88) vorgeschlagen wird, mit Hilfe eines Charniergelenkes um die Horizontalachse, oder vermittels

eines Führungsstiftes in vertikaler Richtung drehbar zu gestalten. Und nun ein dritter Fehler. Ein richtiges, unverzerrtes Bild wird nur dann von dem Apparat entworfen werden, wenn der Spiegel in einem Winkel von 45° zur Horizontalen steht. Es ist deshalb an dem von Henking (89) beschriebenen Winkel'schen Zeichenapparat nur anzuerkennen, dass einmal der Spiegel in diese Stellung einschnappt und dass zweitens der Träger des Spiegels beliebig verlängert und verkürzt werden kann, wodurch bei fixierter richtiger Winkelstellung des Spiegels eine grössere Ausnutzung der Zeichenfläche möglich wird. Ich glaube, die Mängel, die ich hervorheben zu müssen glaubte, sind so in die Augen springend, dass die besprochenen neuen Modifikationen des Apparates einer allgemeinen Annahme von Seite der Werkstätten sicher sein dürfen. Dass zur bequemen Handhabung der Zeichenapparate auch eine passende Befestigung des Zeichenspapiere von nöten ist, ist selbstverständlich, und möchte ich für diesen Zweck das von Giesenhagen (90) empfohlene praktische Zeichenpult angelegentlichst empfehlen. Für das Zeichnen von Präparaten bei schwachen Vergrösserungen (topographisch-anatomische Präparate, Gehirn- und Rückenmarksschnitte etc.) hat Edinger (91) einen neuen Apparat konstruiert, der ja im grossen und ganzen recht bequem ist, aber doch nur eine etwas beschränkte Anwendbarkeit besitzt, da die Bilder in ihren Details nicht eben von besonderer Schärfe sind.

Noch habe ich hier einer Mitteilung Schaffer's (92) zu gedenken über: die Rekonstruktion mittels Zeichnung. Ich glaube, beim Durchlesen derselben fragt man billig, was nur den Autor veranlasst haben mag, der wissenschaftlichen Welt erkennen zu geben, dass auch er, wie so und so viele Mikroskopiker, sich unter Umständen mit Vorteil einer so naheliegenden und deshalb längst bekannten Methode bedient. Im übrigen sagt uns jedenfalls die Mitteilung Schaffers nichts Neues.

Und nun bliebe noch ein Punkt für eine Besprechung an dieser Stelle übrig, das ist der Versuch, für das Mikroskop eine künstliche Beleuchtungsquelle zu schaffen, welche das Arbeiten in den Abendstunden zu gestatten im stande ist. Fragen wir nach den Bedürfnissen, die eine solche künstliche Lichtquelle zu erfüllen hat, so sind es im wesentlichen drei: Das Licht muss eine genügende Intensität besitzen, es muss weiss sein und so eine Erkennung der Farbendifferenzen in dem Präparate ermöglichen und endlich darf das Licht nicht blenden, und dürfen die Augen des Arbeitenden nicht über Gebühr ermüdet werden. Nebenbei muss für einen Schutz gegen die strahlende Wärme des Leuchtkörpers Sorge getragen sein. Den beiden ersteren Bedürfnissen lässt sich leicht Rechnung tragen, wir haben neben den durch technische Verbesserungen sehr vervollkommenen

Petroleum- und Gasbrennern, das Auer'sche Glühlicht und das elektrische Licht zur Verfügung und auch die störenden gelben Strahlen, die mit Ausnahme des elektrischen Bogenlichtes alle unsere künstlichen Beleuchtungsquellen in geringerem oder stärkerem Grade besitzen, können durch passend gewählte blaue Gläser ausgeschaltet werden. So haben uns denn die letzten Jahre eine ganze Reihe von Mikroskopierlampen gebracht, die in der erwähnten Beziehung ihren Zweck mehr oder minder vollkommen erfüllen. Allen aber, mag das Licht durch eine Konvexlinse gesammelt werden oder mag, wie bei der neuen Zeiss'schen Mikroskopierlampe, eine mit ammoniakalischer Kupfersulfatlösung gefüllte sog. Schusterkugel vor dem Leuchtkörper sich befinden, klebt der grosse Mangel an: das Licht blendet, d. h. es ähnelt dem direkten Sonnen-, nicht dem diffusen Tageslicht. Nun wurde von Bonn aus unter dem Namen der Kochs-Wolz'schen eine Lampe empfohlen, welche, auf einem hierfür neuen Prinzip beruhend, das Licht durch einen Glasstab nach dem Mikroskope leitete; das war wirklich Licht, das einigermaßen dem diffusen Tageslichte ähnlich erschien. So darf denn im grossen und ganzen bei einfacherem mikroskopischem Arbeiten die Kochs-Wolz'sche Lampe zur Zeit als die beste Lichtquelle gelten und namentlich für den praktischen Arzt, der sich vielleicht in den Abendstunden mit Sputumuntersuchungen etc. zu beschäftigen hat, darf die Anschaffung dieses nebenbei noch relativ billigen Beleuchtungsapparates empfohlen werden. Für feinere Arbeiten mit Benutzung stärkerer Linsen aber genügt sie nicht, die Lichtintensität ist entschieden eine zu geringe. Man darf deshalb gewiss Schiefferdecker (93, 94) dankbar sein, dass durch seine Bemühungen die Kochs-Wolz'sche Lampe auch für den Mikroskopiker von Fach brauchbar geworden ist, dadurch, dass sie mit einem Leuchtkörper von genügender Intensität versehen werden. (Cirkonleuchtkörper mit Gas-Sauerstofflamme.) Nach den Versicherungen Schiefferdeckers — ich verfüge leider nicht über persönliche Erfahrungen — soll die neue Lampe gestatten, an gefärbten und ungefärbten Präparaten die schwierigsten und feinsten Details so gut wahrzunehmen, wie bei bestem Tageslicht. Einer allgemeinen Benutzung der neuen Mikroskopierlampe steht freilich auch etwas hindernd im Wege, der hohe Preis, einmal der Anschaffung (mit Sauerstoffballon Mk. 92) und zweitens der Bedienung (ca. 40 Pf. die Stunde), welches letzteres Hindernis allerdings durch eventuelle billigere Beschaffung des Sauerstoffes mit der Zeit zu beseitigen sein wird.

B. Makroskopische Technik.

Die Besprechung des Wenigen, was die Litteratur des vergangenen Jahres über makroskopisch-anatomische Technik geliefert, kann füglich als ein kleiner Anhang sich dem Referate über mikroskopische Technik zugesellen. Das wissenschaftliche Arbeitsfeld der Anatomen liegt ja doch vorwiegend im Gebiete der mikroskopischen Disziplinen der Anatomie, und wenn auch manche Fragen der sog. „groben“ Anatomie, namentlich in Bezug auf topographisch-anatomische Behandlung, in Bezug auf Lehrmethode etc. in den letzten Jahren eine Lösung entweder gefunden haben oder eine solche noch in der Zukunft erwarten, so können doch jedenfalls hier in Frage kommende Untersuchungen gemacht werden, ohne eines nur annähernd so komplizierten technischen Apparates zu bedürfen, wie die mikroskopische Anatomie. Die Technik ist eine einfache, seit langer Zeit bekannte; Messer und Säge, von kundiger und geschickter Hand geführt, genügen zumeist und kann es sich lediglich mehr darum handeln, die dargestellten Präparate entweder besser wie bisher üblich zu konservieren oder aber sie zum Zwecke des Lehrens zur Demonstration in geeigneter Weise zu montieren. In diesen beiden Richtungen bewegt sich auch vorwiegend das wenige, was die Litteratur des Jahres 1891 der makroskopisch-anatomischen Technik als neu zugebracht hat.

In ersterer Richtung hat sich das Bestreben, allerdings nicht mit durchschlagendem Erfolge, geltend gemacht, die wohl allgemein geübte Konservierungsmethode des Leichenmaterials durch die bekannte Glycerin-Karbolsäuremischung durch anderweitige Mittel zu ersetzen. Auf dem internationalen Kongress in Berlin hatte sich Dalla Rosa (95) bemüht, eine für spezielle Zwecke schon von anderen (Zander, Ruge etc.) benutzte Methode zur allgemeinen Verwendung zu empfehlen, nämlich eine Injektion der Leichen mit 200—300 g Chromsäure in 1 % Lösung. Wenn es auch wahr ist, dass der Chromsäure, als einem sehr fäulniswidrigem Mittel eine eminent konservierende Kraft innewohnt, und dass die Chromsäurebehandlung eine entschiedene Reduktion der Kosten des Konservierungsverfahrens unseres Leichenmaterials in sich schliesst, so trat doch gleich eine entschiedene Opposition gegen den Vorschlag Dalla Rosa's ein, indem die Methode nur sehr einseitige Vorteile bietet, während andererseits durch die eintretende Verfärbung die Präparate ein zu gleichmässiges Aussehen annehmen und so an Übersichtigkeit entschieden gegen das mit Glycerin-Karbolsäure behandelte Material zurückstehen. Ob die von Rosenthal (96) empfohlenen Chinolinlösungen als konservierende Mittel speziell für unsere Zwecke einer allgemeinen Anwendung zugänglich sind, ist bis jetzt noch nicht entschieden; kompakte

Organe (Leber, Niere, Muskeln etc.) werden allerdings trefflich konserviert, während andere Organe (Lunge, Gehirn) sich nur recht mangelhaft, bezw. garnicht für die Methode eignen. Eine Benutzung der Chinolinlösung zur Injektion ganzer Leichen ist meines Wissens noch nicht versucht worden.

Auch als Nachklang des Berliner internationalen Kongresses, lenkte eine neuerdings erschienene Brochüre (97) wieder die Aufmerksamkeit auf ein Konservierungsmittel, das schon längst wohl allgemein wieder ad acta gelegt worden war, die Wickersheimer'sche Flüssigkeit. Als Ende der siebziger Jahre diese Konservierungsmethode zuerst bekannt wurde und geschickt lanziert, sich in den Feuilletons selbst der bescheidensten Winkelblättchen beschrieben fand, da glaubte man, grosse Erwartungen von ihr hegen zu dürfen, ja man glaubte, wie ich mich damals in einer Zeitung gelesen zu haben erinnere, dass nun „den Leichen die Schrecken des Todes vollkommen genommen“ seien. Als freilich von seite der Anatomen Versuche mit der genannten Flüssigkeit angestellt wurden, machten diese Hoffnungen einer bitteren Enttäuschung Platz. Ob daran eine mangelhafte Ausführung bei der Herstellung der Flüssigkeit oder der Präparate von seite der Anatomen oder aber eine ungenaue Rezeptangabe von Seite des Autors schuld war, sei hier nicht entschieden, kurz, die Sache klappte nicht. Auch jetzt, nachdem Wickersheimer in seiner Brochüre ein neues Rezept, sowie eine genaue Anleitung zur Herstellung der Präparate angegeben hat, können erst erneute Versuche und Erfahrungen ein endgültiges Urteil gestatten. Neu ist, so viel ich mich entsinne, die Beimengung von Blut zur Flüssigkeit, um den eingelegten Organen ihre natürliche Färbung sicherer zu erhalten. Dies erreicht Thoma durch Anwendung starker Salzlösungen, die einerseits ein Auslaugen der roten Blutkörperchen hintanhaltend, andererseits den Geweben stark Wasser entziehen. Ich greife hier eines der Rezepte heraus, das die Natur der benutzten Salze zeigen soll:

Krist. schwefelsaures Natron	100,0
Kochsalz	100,0
Chlorkalium	100,0
Kalisalpeter	10,0
Wasser, soviel erforderlich	
zur Erzeugung von	1 l Flüssigkeit.

Für manche Gewebe empfiehlt sich die Wahl weniger konzentrierter Lösungen und möchte ich bezüglich der Zusammensetzung derselben auf das Original verweisen. Nach 18—24stündigem Verbleiben in diesen Salzlösungen, kommen die Präparate in 96% Alkohol, in dem sie Monate lang das Aussehen frischer Präparate beibehalten; nach längerer Zeit geht

allerdings die rote Farbe des Hämoglobins in die mehr bräunlichrote des Methämoglobins über. Auch die mikroskopische Struktur bleibt bei den nach Thoma behandelten Geweben und Organen erhalten.

Was nun die Verbesserungen in der Montierung makroskopischer Präparate betrifft, so hat sich namentlich das Bestreben geltend gemacht, die Demonstration derselben dadurch zu erleichtern, dass man die Organe, — namentlich kommt hier das Gehirn in Frage — durch passende Methoden trocknet. Neben dem Umstande, dass diese Präparate eine einfachere und billigere Aufbewahrung in den Sammlungen erlauben, bieten sie noch den hoch anzuschlagenden Vorteil, dass man dieselben während der Vorlesungen den Hörern in die Hand geben kann, und dass so jeder selbst im stande ist, an der Hand der Präparate den Ausführungen des Vortragenden zu folgen. Diese Methode der Herstellung von Trockenpräparaten ist ja keineswegs eine ganz neue und das Verfahren, mit dem uns Stieda (99) bekannt macht, lehnt sich an eine bereits früher von Teichmann benutzte Methode an. Die Gehirne kommen nach den Anweisungen Stiedas auf 2—3 Tage in eine kalt gesättigte Lösung von Chlorzink, hierauf nach Abpräparieren der Pia, auf ca. 14 Tage in 96% Alkohol und nun auf 2—4 Wochen in Terpentin. Soweit folgte Stieda ziemlich der Teichmann'schen Methode, bringt aber nun die Gehirne auf 14 Tage bis mehrere Wochen in Ölfirnis und erreicht dadurch, dass die Organe weniger schrumpfen, als wenn sie nach Teichmanns Vorgang mit Damarlack durchtränkt werden. Nebenbei gesagt, zeichnet sich das Stieda'sche Verfahren noch durch eine gewisse Billigkeit (1 kg Ölfirnis 80 Pf. gegen 5 Mk. für 1 kg Damarlack) vorteilhaft aus und besitzt gegen die ältere von Schwalbe (100) empfohlene Methode der Paraffindurchtränkung den Vorzug grösserer Einfachheit. So sehr gut ja die Resultate letzteren Verfahrens namentlich bei kleineren Präparaten sind, so wird doch der letzterwähnte Vorzug der Stieda'schen Methode vor allem dann sich geltend machen, wenn eine grössere Menge von Trockenpräparaten hergestellt werden müssen, da in diesem Falle die Schwalbe'sche Paraffinmethode doch eines recht komplizierten und kostspieligen Apparates (Thermostat etc.) bedarf.

Auf einem etwas anderen Prinzip beruht ein Verfahren zur Herstellung von Trockenpräparaten, das von Brunnotti (101) auf dem Berliner internationalen Kongress mit grosser Wärme und Begeisterung empfohlen wurde, nämlich die Tannisation der Gewebe. Das Verfahren zerfällt in vier einzelne Akte, indem zuerst zur Entfernung des Blutes eine Injektion der Gefässe mit Wasser, hierauf zur Entfernung des Fettes eine solche mit Schwefeläther gemacht wird. Eine weitere Injektion lauwarmer Tanninlösung

verwandelt die Gewebe in Leder und endlich ist eine vierte Injektion warmer komprimierter Luft bestimmt, die Gewebe auszutrocknen. So schön auch die von Brunotti ausgestellten Präparate waren, so dürfte doch die Methode einer allgemeineren Verwendung wohl nicht zugänglich sein.

Auch in Bezug auf die Aufstellung namentlich kleiner Spirituspräparate, die auf Glasplatten aufgeklebt werden müssen, hat uns das vergangene Jahr mit einer Methode beschenkt, die ich wegen ihrer praktischen Eigenschaften nur empfehlen kann. Brandes (102) empfiehlt nämlich zum Aufkleben der Präparate eine 1—2% Lösung von Photoxylin, einem in der Photographie angewendeten Kollodiumpräparat. Die auf die Glasplatte aufgelegten Alkoholpräparate werden einfach mit einigen Tropfen Photoxylin übergossen, das, rasch erstarrend, die Objekte als dünnes, durchsichtiges Häutchen vollständig einschliesst und so an die Glasplatte festklebt. Die Methode eignet sich namentlich für kleine Objekte und besitzt noch einen weiteren Vorteil in dem Umstand, dass statt der Glasplatten sich weisse Kartonstücke anwenden lassen, auf denen gleich eine Etikettierung, sowie auch schematische Zeichnungen, Erklärungen etc. angebracht werden können. Wie die Objekte werden dann die Kartonstücke einfach mit Photoxylinlösung übergossen und so von einem in Alkohol unlöslichen Häutchen überzogen.

Wenn auch aus gewissen Gründen in diesem Referate auf die Fortschritte der photographischen Technik zu gunsten anatomischer Forschung nicht eingegangen werden soll, so möchte ich trotzdem hier auf den Aufsatz von His (103) aufmerksam machen, da derselbe uns mit einer ganz neuen Anwendungsweise der Photographie für das Studium anatomischer Gegenstände bekannt macht. His bespricht eine Arbeit Fraser's (104), in der die zur Aufstellung von sogenannten Mitteltypen (Berufstypen, anthropologische Typen) angewendete Methode der Bildkombination in die anatomische Technik übertragen wird. Fraser nimmt z. B. die äussere Oberfläche des Kopfes, die Oberfläche des Gehirns, sowie einen Medianschnitt des Kopfes hintereinander auf ein und derselben photographischen Platte auf und bekommt dadurch Bilder, die gewissermassen den Kopf vollständig durchsichtig erscheinen lassen, und so eine ungemein genaue Darstellung der Relation tiefer gelegener Teile zur Oberfläche erlauben. Wenn mir auch leider der Atlas Fraser's nicht zugänglich gewesen ist, so sind doch die eminenten Vorteile, welche die topographisch-anatomische Forschung aus dieser photographischen Methode ziehen kann, von vorneherein in die Augen springende, indem dieselbe bei allgemeinerer Anwendung Resultate zu liefern im stande sein wird, für die namentlich die praktische Medizin und Chirurgie ihren Dank nicht wird vorenthalten können.

II. Z e l l e.

Von

W. Flemming, Kiel.

1. Auerbach, Über einen sexuellen Gegensatz in der Chromatophilie der Keimsubstanzen. Sitzungsber. der königl. preuss. Akad. d. Wiss., Berlin. Bd. 35. 1891.
2. Balbiani, Sur les régénérations successives du péristome etc. chez les Stentors et sur le rôle du noyau dans ce phénomène. Zool. Anzeiger Nr. 372—73. 1891.
3. Ballowitz, Über das Vorkommen der Ehrlich'schen granulierten Zellen („Mastzellen“) bei winterschlafenden Säugetieren. Anat. Anzeiger Nr. 5. 1891.
4. van Bambeke et van der Stricht, Extrait des Annales de la Soc. de Méd. de Gand, 1891. p. 14. (Caryomitose et division indirecte des cellules à noyau bourgeonnant.)
5. Barfurth, Zur Regeneration der Gewebe. Arch. f. mikr. Anat. 1891. 392.
6. Bergh, B. S., Kritik einer modernen Hypothese von der Übertragung erblicher Eigenschaften. Zool. Anzeiger Nr. 383, 1892 (Dat. Nov. 91).
- 6a. Bergonzini, Über das Vorkommen von granulierten basophilen und acidophilen Zellen im Bindegewebe und über die Art, sie sichtbar zu machen. Anat. Anzeiger, 1891, 595.
7. Brauer, Über die Entwicklung von Hydra. Zeitschr. f. wiss. Zoologie 1891.
8. Bürger, Attraktionssphären in den Zellkörpern einer Leibesflüssigkeit. Zoolog. Anzeiger 16. Juli 1891.
9. Bütschli, Über die sogenannten Centrialkörper der Zelle u. ihre Bedeutung. Naturhistor. med. Verein Heidelberg, 3. Juli 1891.
10. Celli e Sanfelice, Sui parassiti del globulo rosso. Estratti dagli Annali di agricoltura Nr. 83, Roma, 1891.
11. Dekhuysen, Über Emigration u. Leukocyten, Verh. der Anat. Gesellsch. München, Mai 1891, 231.
- 11a. Eberth, J., Kern- und Zellteilung während der Entzündung und Regeneration. Internationale Beitr. z. wissenschaft. Medizin, Berlin, Hirschwald 1891, Bd. II, S. 77.
12. Ehrlich, Zur Geschichte der Granula. Enthalten in: E., Farbenanalytische Untersuchungen zur Hist. u. Klinik des Blutes, Berlin, Hirschwald, 1891. 1. T.
13. Fayod, La structure du protoplasma vivant. Revue générale de Botanique T. 3, 293. 1891.

14. Firket, Note sur les corps colorables de Flemming observés dans les tissus pathologiques. Acad. Roy de Méd. de Belgique 1891.
15. Flemming, Referat „Über Zellteilung“ in Verhandl. der Anatom. Gesellschaft, 5. Versammlung München 1891, 19. Mai.
- 15a. Flemming, W., Über Teilung und Kernformen bei Leukocyten und über deren Attraktionssphären. Arch. f. mikr. Anat. 1891, S. 278.
16. Derselbe, Attraktionssphären u. Centralkörper in Gewebs- u. Wanderzellen, Anatom. Anzeiger 1891 Nr. 3.
17. Derselbe, Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Arch. f. mikr. Anat. 1891.
18. Derselbe, Zur Entwicklungsgeschichte der Bindegewebsfibrillen. Internationale Beitr. z. wiss. Med., Festschrift für Rud. Virchow, Bd. I, Hirschwald, Berlin 1891.
19. Fol, Le Quadrille des Centres. Un épisode nouveau dans l'histoire de la fécondation. Archives des sciences phys. et. nat., 15. Avril 1891.
20. Derselbe, Anatom. Anzeiger, 14. Mai 1891.
21. Frenzel, Unters. über d. mikr. Fauna Argentinien. Salinella salve nov. Gen. nov. Spec. Berlin, Nicolai, 1891.
22. Derselbe, Der Zellkern u. die Bakterienspore. Biol. Centralbl. 31. Dez. 1891.
23. Derselbe, Über den Bau und die Sporenbildung grüner Kaulquappenbacillen. Zeitschrift für Hygiene u. Infektionskrankh., B. 11. 1891.
24. Geberg, Zur Kenntnis der Flemming'schen Zwischenkörperchen. Anatom. Anzeiger 1891, Nr. 21.
- 24a. Gerlach, W., Über das Vorkommen spezifisch färbbarer Körner im menschl. Fettgewebe. Virch. Arch. Bd. 125, 1891.
- 24b. Göppert, E., Kernteilung durch indirekte Fragmentierung in der lymphatischen Randschicht der Salamandrinleber. Arch. für mikr. Anat. 1891, S. 375. (Ref. später bei Amitose.)
25. Grawitz, Über die schlummernden Zellen des Bindegewebes und ihr Verhalten bei progressiven Ernährungsstörungen. Virchow's Archiv. B. 127, 1892.
26. Greeff, Über den Organismus der Amöben, insbesondere über Anwesenheit motorischer Fibrillen im Ektoplasma von Amöba terricola. Verh. d. Ges. z. Beförderung der ges. Nat. zu Marburg, Dezember 1890.
27. Griesbach, Struktur und Plasmoschise der Amöboeyten. Verh. d. Anatom. Gesellsch., Versammlung München 1891, 222.
28. Derselbe, Beiträge zur Kenntnis des Blutes. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol. 1891. 473.
29. Guignard, Sur l'existence des „sphères attractives“ dans les cellules végétales. Comptes rend. Acad. d. Sc. 9. Mars 1891. (Ref. bei „Zeugung etc.)
30. Derselbe, Nouvelles études sur la fécondation. Annales d. sciences nat., Bot., 1891.
31. Hansemann, Über Zellteilung in der menschlichen Epidermis. Festschrift f. Rud. Virchow, Berlin, G. Reimer, 1891.
32. Derselbe, Karyokinese und Cellularpathologie. Virch. Archiv 189.
33. Derselbe, Ein Beitrag zur Entstehung und Vermehrung der Leukocyten. Verh. der Anat. Gesellsch. München, Mai 1891.
34. Haycraft, Termination of Nerves in the Nuclei of the epithelial cells of Tortoise Shell. Quart. Journ. of micr. Science, Nov. 1890.
35. Heidenhain, M., Über die Centralkörperchen u. Attraktionssphären der Zelle. Anat. Anzeiger 1891, 16. Juli.
36. Henneguy, Nouvelles recherches sur la division cellulaire indirecte. Journal de l'anat. et de la physiol. 1891.
37. Henking, Unters. über d. ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zoologie 1891. (Ref. bei „Zeugung etc.“)

38. Derselbe, Über plasmatische Strahlungen. Verh. der deutschen zoolog. Gesellschaft 1891.
39. Hertwig, O., Über pathologische Veränderungen des Kernteilungsprozesses infolge experimenteller Eingriffe. Internationale Beitr. z. wiss. Med., Festschrift für Rud. Virchow, Berlin, Hirschwald, 1891.
40. Derselbe, Vergleich der Ei- und Samenbildung bei den Nematoden. Arch. f. mikr. Anat. 1890. (Ref. bei „Zeugung etc.“)
41. Hermann, F., Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindel. Arch. f. mikr. Anat. B. 37, 1891.
42. Ide, Glandes cutanées à canaux intracellulaires chez les crustacés édriophthalmes. La cellule 1891. T. 7 f. 2.
43. Jshikawa, Konjugation von Noctiluca miliaris. Zoologischer Anzeiger, Jan. 1891.
44. Klien, Russell'sche Fuchsinkörperchen u. Altmann'sche Zellgranula. Ziegler's Beiträge B. 11, 1891.
45. Knoll, Über protoplasmaarme und protoplasmareiche Muskulatur. Wien. akadem. Denkschriften 1891.
46. v. Kostanecki, Über Centralspindelkörperchen bei karyokinetischer Zellteilung. Anatom. Hefte 1892, dat. 91.
47. Labbé, Sur les hématozoaires de la grenouille. Comptes rendus 12. Oct. 1891.
48. Löwit, Die Anordnung u. Neubildung von Leukoblasten und Erythroblasten in den Blutzellen bildenden Organen. Arch. f. mikr. Anat. 1891.
- 48a. Löwit, Die Anordnung von Erythroblasten und Leukoblasten in den Blutzellen bildenden Organen. Anat. Anzeiger 1891, Nr. 12 und (gleicher Titel): Arch. f. mikr. Anat. 1891, 524. (Bericht: bei Amitose.)
49. Lukjanow, Grundzüge einer allgemeinen Pathologie der Zelle. Leipzig 1891.
50. Mann, Gustav, Papers, Botan. Society of Edingburgh, 1889–91. (Die erste der Arbeiten enthält Angaben über die Struktur der Chlorophyllbänder bei Algen.)
- 50a. Mayer, S., Beiträge zur Histologie und Physiologie des Epithels. Lotos, Prag, Tempsky, 1892, dat. 91.
51. Meves, Über amitotische Kernteilung in den Spermatogonien des Salamanders, und das Verhalten der Attraktionssphären bei derselben. Anat. Anzeiger Nr. 22. 1891.
52. Müller, Erik, Untersuchungen über den Bau der Spinalganglien. Nordisk med. Arkiv B. 23, Nr. 36, 1891.
53. Müller, H. F., Ein Beitrag zur Lehre vom Verhalten der Kern- und Zellsubstanz während der Mitose. Wiener akadem. Sitzungsberichte math. nat. Kl., Mai 1891.
54. Derselbe, Über Mitose an eosinophilen Zellen. Archiv für exp. Pathol. und Pharmakol. 1891.
55. Nicolaides, Über intracelluläre Genese von roten Blutkörperchen im Mesenterium des Meerschweins. Arch. f. Anat. u. Phys., Physiol. Abt. 1891.
56. Prenant, Le „corps intermédiaire“ de Flemming dans les cellules séminales de la Scolopendre et de la Lithobie. Extrait des comptes rendus des Séances de la Société de Biologie. 27. Fevr. 1892.
57. vom Rath, Über die Reduktion der chromatischen Elemente bei der Samenbildung von Gryllotalpa vulgaris. Berichte der Naturf. Gesellsch. z. Freiburg i. B. 1891, B. 6, H. 2. (Ref. bei „Zeugung etc.“)
58. Retzius, Muskelfibrille und Sarkoplasma. Biologische Untersuchungen, Stockholm (Abgeschlossen noch 1890.)
59. Ribbert, Zur Konservierung der Kernteilungsfiguren. Ziegler's Centralbl. für allg. Pathol. u. path. Anat., 1. Band, 1890.
60. Rothstein, Zur Kenntnis des Nierenepithels. Biologiska Föreningens Förhandlingar, Stockholm 1891.

61. Sachs, Physiologische Notizen. II. Beiträge zur Zellentheorie. Flora oder Allgem. Botan. Zeitung, 1892, Dat. 91, Heft 1.
62. Sanfelice s. Celli.
63. Schäfer, E. A., Quain's Anatomy Vol. I. Part II. General Anatomy.
64. Derselbe, On the Structure of amoeboid protoplasm etc., Proceedings of the roy. society Vol. 49, 1891, Jan. 26.
65. Derselbe, On the minute structure of the muscle-columns etc., Proceedings of the Royal society, London Jan. 8. 1891.
66. Derselbe, On the structure of cross-striated muscle. Internat. Monatsschrift f. Anat. und Physiol. 1891 B. 8, H. 5. 6.
- 66a. Scarpateffi, Über die eosinophilen Zellen des Kaninchenknochenmarkes. Arch. f. mikr. Anat. 1891, 613.
67. Schaffer, J., Über das Vorkommen eosinophiler Zellen in der menschl. Thymus. Centralbl. f. d. med. Wiss. Nr. 22—23, 1891.
68. Schiefferdecker, Gewebelehre, II. Band, I. Abteilung. 1891.
69. Schneider, C., Über Zellstrukturen. Zoolog. Anzeiger 1891, Nr. 335.
70. Derselbe, Untersuchungen über die Zelle. Arbeiten des zool. Instituts in Wien, B. 9, H. 2, 1891.
71. Schütt, Sulla formazione scheletrica intracellulare i un dinoflagellato. Neptunia, Rivista mensile etc., Venezia 1891, 31. Ottobre.
72. Stroebe, Zur Kenntnis verschiedener cellularer Vorgänge u. Erscheinungen in Geschwülsten. Ziegler's Beiträge B. 11, 1891.
73. Schwarz, E., Zur Theorie der Kernteilung. Virchow's Arch. 1891.
74. R. Frhr. v. Seiller, Über die Zungendrüsen von Anguis, Pseudopus und Lacerta. Arch. f. mikr. Anat. 1891, 177.
75. Solger, Die radiären Strukturen der Zellkörper im Zustand der Ruhe und bei der Kernteilung. Berliner klin. Wochenschrift 1891, Nr. 20.
76. Derselbe, Zur Kenntnis des „Zwischenkörpers“ sich teilender Zellen. Anat. Anzeiger Nr. 17, 1891.
77. Strasburger, Das Protoplasma und die Reizbarkeit. Rektoratsrede, Bonn 18. Okt. 1891. Jena, Fischer.
78. van der Stricht, Division mitotique des érythroblastes et des leucoblastes à l'intérieur du foie embryonnaire. Anat. Anzeiger 1891, Nr. 20—21.
79. Derselbe, Le développement du sang dans le foie embryonnaire. Memoire couronné. Archives de Biologie, Vol. 11, 1891.
80. Vejdowsky, Bemerkungen zur Mitteilung H. Fol's „Contributions à l'histoire de la fécondation“. Anatom. Anzeiger 18. Juli 91. (Siehe Ref. über Zeugung etc.)
81. Verson e Bisson, Cellule glandolari ipostigmatiche nel Bombyx Mori. Pubblicazione della R. Stazione Bacologica di Padova, 1891.
82. Verworn, Die physiologische Bedeutung des Zellkerns. Pflüger's Arch. f. d. ges. Physiol. 1891, B. 51.
83. Viering, Über die Heilung von Sehnenwunden. Preisschrift, Greifswald. Virchow's Archiv, B. 125, S. 252.
84. Wiesner, J., Die Elementarstruktur u. das Wachstum der lebenden Substanz. Wien, Hölder, 1892 (ausgegeben 1891).
85. Weismann, Amphimixis, oder die Vermischung der Individuen. Jena, Fischer, 1891. (Ref. bei „Zeugung etc.“)
86. Zacharias, Über das Wachstum der Zellhaut bei Wurzelhaaren. Flora oder allg. botan. Zeitung 1891. H. 4. — Derselbe: Zellinhalt der Phycochromaceen. Bot. Zeitung 1891, Nr. 40.

87. L. e R. Zoja, *Intorno ai Plastiduli fucsino-fili (Bioplasti di Altmann)*. Estratte dalle *Memoire del R. Istituto Lombardo di Scienze e Lettere*. Vol. 16. Idella Serie 3, Milano 1891.

Nicht oder nicht rechtzeitig zugänglich war mir aus der Litteratur von 1891:

- Acqua, C., *Contribuzione alla conoscenza della cellula vegetale*. Malpighia, V, F. 1. 2, 1891.
 Nepveu, *Corps flagellés inclus dans les cellules blanches chez les paludiques*. *Comptes rend. hebdomad. d. l. soc. de biologie* 1891, Sér. 9, T. 3, Nr. 28.
 Weiss, J., *Das Vorkommen und die Bedeutung der eosinophilen Zellen und ihre Beziehung zur Bioplastentheorie Altmann's*. *Wiener med. Presse*, Jahrg. 32, 1891. Nr. 44.
 Peters, Th., *Unters. über d. Zellkern in den Samen während ihrer Entwicklung, Ruhe und Keimung*. Dissert. Rostock 1891.
 Bourne, A. G., *On Pelomyxa viridis sp. nov. and on the vesicular structure of protoplasm*. *Quart. Journ. of micr. science* 1891, S. 357.
 De Wildeman, *Sur les sphères attractives dans quelques cellules végétales*. *Bull. de l'Acad. roy. de Belg.* 1891, S. 3, T. 21, Nr. 5, p. 594.
 Cazin, *Sur un mode de dégénérescence hyaline des cellules du tissu conjonctif*. *Bull. d. l. société anatomique*, Paris 1891, S. 5, T. 5, p. 305.
 De Wildemann, *Les recherches récentes sur la structure cellulaire*. *Bull. de la société belge de microscopie* 1891/2, Nr. 2.
 Beal and Tounay, *The Continuity of Protoplasm through the Cell Walls of plants*. *Proceedings of the American Assoc. f. the Advancement of Science*, Indianapolis, Indiana, Salem 1891,

sowie noch einige andere Arbeiten, die vielleicht Hierhergehöriges enthalten und für deren Titel auf die Litteraturliste des Anatomischen Anzeigers verwiesen wird.

Da der Bericht über amitotische Teilung später gegeben wird, sind die darauf bezüglichen Arbeiten hier noch nicht mit aufgeführt.

Man hat sich jetzt ziemlich allgemein dahin beschieden, das Wort Zelle für den Begriff „kernhaltiger oder ausnahmsweise kernloser Elementarorganismus“ zu brauchen, obschon besonders unter den Zoo-Histologen längst empfunden wird, wie schlecht es auf diesen Begriff passt. Die gleiche Empfindung hat soeben auch von botanischer Seite, und zwar durch eine sehr gewichtige Stimme Ausdruck gefunden. Julius Sachs (61) wählt und empfiehlt den Namen „Energide“, um das wirkliche Wesen dessen zu bezeichnen, was man in der Botanik und überhaupt jetzt eine Zelle zu nennen pflegt; eine zu einem Zellkern gehörige und „von ihm beherrschte“ Protoplasmaportion. Sein leitender Gesichtspunkt hierbei ist besonders, dass es auch bei den Pflanzen vielkernige Zellen oder Syncytien, und unter sich zusammenhängende Zellen giebt. Aus letzterem Grunde hatte bekanntlich schon vor langer Zeit (1873) Heitzmann¹⁾ gegen den herrschenden Zellenbegriff opponiert, und ich habe²⁾ mit Rücksicht auf die

¹⁾ Untersuchungen über das Protoplasma. *Wiener Sitzungsberichte* B. 67, S. 100.

²⁾ Zellsubstanz, Kern und Zellteilung 1882, S. 71 ff.

vielfältigen gegenseitigen Zusammenhänge von Gewebszellen und die Syncytien betont, dass eine Zelle nicht mehr wie üblich als ein begrenzter Protoplasmakörper zu definieren sein könne, sondern als eine „räumlich centrierte Portion lebender Substanz“, als ein „Territorium“, dessen Centrum eben durch einen Kern bezeichnet wird. Der von Sachs jetzt für ein solches Territorium empfohlene Name *Energide* ist offenbar in physiologischem Sinne vortrefflich bezeichnend und glücklich gewählt; nur will mir scheinen, dass, wenn von einem „beherrschenden“ Moment darin die Rede sein soll, hierbei nach jetzigen Kenntnissen nicht sowohl der Kern allein, sondern sehr wesentlich auch die Attraktionssphäre in's Auge zu fassen sein wird. — Wenn Sachs vorschlägt, „um zu einer klaren Nomenklatur zu gelangen, das Wort Zelle in seinem ursprünglichen Sinne zu nehmen und damit nur die Zellhaut oder diese samt ihrem Inhalte zu bezeichnen; aber wenn man die lebendige Einheit, auf welcher das organische Leben beruht, bezeichnen wolle, das Wort *Energide* zu brauchen (S. 9)“, so muss man das gewiss logisch berechtigt finden; ob es auch praktisch durchführbar sein wird, muss die freie Gestaltung des Sprachgebrauchs zeigen. In der Botanik würde eine solche Unterscheidung vielleicht leichter sein als in der Zootomie, in der wir ja ungeheuer viel mehr *Energiden* als membranhaltige Zellen vor uns haben; es würde sich des Silbenverbrauchs wegen wohl schwerlich einführen lassen, den ersteren Namen ausschliesslich für die membranlosen Zellen zu brauchen und z. B. von Bindegewebs- oder Flimmerepithelenergiden zu sprechen. Damit ist aber nicht ausgeschlossen, dass das hübsche Wort in seinem biologischen Sinne auch bei uns Verwendung gewönne.

1. Zellsubstanz. Aggregatzustand und Bau. Die Anschauungen hierüber haben im letzten Jahre und den vorhergehenden keineswegs an Einheitlichkeit gewonnen. Man wird das in diesem Falle eher zu begrüßen als zu beklagen haben; denn auf einem noch sehr dunklen Gebiet pflegt anfängliche Divergenz der Meinungen immer ein deutlicher Ausdruck dafür zu sein, dass sich ihm ein reges Interesse und vielseitige Forschung zugewendet hat, und das ist es, was wir hier zunächst brauchen.

Die bis jetzt hauptsächlich hervorgetretenen Annahmen sind folgende:

1. Die Zellsubstanz ist in morphologischem Sinne homogen — eine Flüssigkeit, Körner oder Vakuolen enthaltend — also eine Art Emulsion (Berthold, Frank Schwarz und andere, meist botanische Forscher).

2. Sie besitzt allgemeine Strukturverhältnisse in der Art, dass eine geformte Substanz in Gestalt von Fäden, Strängen oder Gerüsten einerseits,

und daneben eine andere ausfüllende Masse im Zellenleib existiert (Frommann, Heitzmann, Kupffer, ich, Leydig u. A.).

3. Sie besitzt eine Struktur, aber eine andere als die soeben bezeichnete: eine dichtere Substanz ist als Fachwerk darin geformt, eine andere in dessen Maschen enthalten (Wabenbau, Bütschli).

4. Die Zelle ist eine Kolonie oder ein symbiotisches Aggregat von selbstlebenden Einzelorganismen (Körnchen, Granula; Plastidule, Maggi, Bioblasten, Altmann).

Nach jeder dieser Richtungen hin hat das Vorjahr Litteratur aufzuweisen.

1. Strasburger hat sich kürzlich in seinem schönen Vortrage „Das Protoplasma und die Reizbarkeit“ (77) in so weit auf den Boden der erstgenannten Ansicht gestellt, als er zwar Strukturen in manchen Zellenarten, namentlich in tierischen, anerkannt, solchen aber jede allgemeine Bedeutung abspricht (S. 9 ff. a. a. O.) und sie, wo sie vorkommen, als Einrichtungen betrachtet, die bestimmten Leistungen dienen. Als Grund hierfür gelten ihm besonders die Erscheinungen des Strömens in Plasmodien und pflanzlichen Zellen, die sich „mit der Vorstellung eines festen Gefüges nicht vereinigen lassen; es verhalte sich thatsächlich das strömende Plasma wie eine zähe Flüssigkeit und schliesse durch dies Verhalten die Vorstellung eines Baues aus, der demjenigen fester Körper entsprechen sollte“. — Es scheint mir hier aber etwas bestritten zu sein, was wohl niemals ernstlich behauptet worden ist. Meines Wissens hat niemand von denen, die der Zelle im allgemeinen Strukturen zuschreiben, damit einen „festen“ d. h. starren Bau gemeint; ich selbst wenigstens habe mich von vornherein gegen solche Auffassung, speziell auch mit Bezug auf die Pflanzenzellen, ausführlich verwahrt¹⁾ und erörtert, dass Zellstrukturen in sehr verschiedenem Grade flexibel und zugleich dem vitalen Wechsel unterworfen sein können. Jeder Biologe kennt ja die Beweglichkeit nicht nur pflanzlicher Protoplasmen, sondern auch z. B. der Leukocyten, und weiss, dass man eine so beschaffene Substanz oder etwas in ihr nicht im eigentlichen physikalischen Sinne fest nennen kann. Ebensowenig kann man sie aber eine Flüssigkeit nennen, bloss weil sie etwas thut, was man nun eben mit dem Ausdruck „strömen“ zu bezeichnen pflegt. Denn keine Flüssigkeit im Sinne der Physik fliesst doch entgegen der Schwerkraft in der Art und unter solchen Umständen bergauf, wie es vielfach bei mobilen Zellsubstanzen geschieht. Man sollte deshalb wohl am besten den Wortstreit über

¹⁾ Zellsubstanz, Kern und Zellteilung, S. 66—67 u. a. a. Orten daselbst.

Flüssigkeit oder Festheit der Zellsubstanz aufgeben und beide Worte für dies Objekt vermeiden.

Bei Beobachtung lebhaft kriechender Leukocyten kann man, wie ich früher beschrieb, in ihrem Zellenleib vielfach Streifen und Stränge erkennen, die zwar bewegt und verzogen werden, aber nicht verschwinden. Ein anderer einschlägiger Fall ist jetzt von Greeff beschrieben worden. Dieser schildert in seinem höchst interessanten Aufsatz über *Amoeba terricola* (26) kurz folgendes: Die kriechende Amöbe zeigt eine Aussenzone, die noch von einer dünnen kutikulaartigen Schicht umfasst wird, und anscheinend völlig hyalin und homogen ist; durch Behandlung mit Osmium-Alkohol aber und mittelst Herstellung von Schnittpräparaten gelang es Greeff, in dieser Schicht feine dichte Fibrillen zu ermitteln, welche sie in radiärer Richtung durchziehen, und sich äusserlich an die Kutikula ansetzen. Greeff fasst sie als muskulös-kontraktile Fäserchen auf. Diese Bildungen — durch welche man an die Stäbchenstrukturen der Plasmodienränder, wie bei *Aethalium septicum*¹⁾, erinnert werden kann — sind danach Bestandteile einer in lebhafter Bewegung begriffenen Zellsubstanz und zeigen, wie jene Stränge in den Leukocyten, dass eine solche auch in diesem Zustand sehr wohl Strukturen²⁾ besitzen kann, obschon dieselben hier am lebenden Objekt sogar durchaus unsichtbar bleiben. Man darf also wohl fragen, weshalb nicht auch der „strömende“ Leib einer Pflanzenzelle typische Bauverhältnisse in sich enthalten kann, welche den in Thierzellen gefundenen gleich oder doch homolog sind.

2. Über Zellstrukturen in Form von Fäden, Strängen, Balkenwerken (Filarmasse oder Mitom nach meinem Vorschlage) liegen aus dem Vorjahre zahlreiche Angaben vor³⁾. Für die Existenz solcher Strukturen als allgemeingültiger Eigenschaften der Zelle ist auch Schiefferdecker (68) in seinem neuen Lehrbuch der Histologie eingetreten und sieht, wie ich, die von botanischer Seite gekommenen Einwände als nicht durchschlagend an. Auch Schäfer (63) betrachtet solche Bildungen als weit verbreitet, wenn schon nicht als ganz allgemein und notwendige Bauverhältnisse der Zelle. Ähnlich, aber noch weiteren Spielraum lassend, spricht

1) Siehe Strasburger, Studien über das Protoplasma 1876, S. 406.

2) Auch für den Fall, dass man nach der Granula-Hypothese annehmen wollte, diese Fibrillen und Stränge beständen aus aufgereihten Körnchen, bleiben es doch natürlich Strukturen (vergl. unten).

3) Ich erlaube mir hier nur die spezieller auf den Gegenstand gerichteten zu besprechen, solche, in denen bei Gelegenheit anderer Arbeiten kurz von derartigen Bauverhältnissen die Rede ist, zu übergehen.

sich Lukjanow (49, p. 11) aus; es scheint ihm sicher zu sein, dass die Annahme von Zellstrukturen dieser Art auf realem Boden fusst, er hält es aber für irrtümlich, ihr eine universelle Bedeutung geben zu wollen¹⁾.

Camillo Schneider (69, 70) studierte den Bau der Zellsubstanz an feinen Durchschnitten, besonders an Eiern und Hodenzellen von Wirbellosen, nach Behandlung mit Eisessig-Alkohol, Pikrinsäure-Alkohol u. A. und Färbung. Er findet, dass solche Objekte die deutlichsten verschlungenen Fadenwerke in der Zellsubstanz zeigen, deren Anordnung im grossen und ganzen derjenigen ähnlich ist, wie ich sie früher von verschiedenen frischen und konservierten Objekten beschrieb (Zellsubstanz etc., 1882, Taf. I), aber von Schneider mit noch viel grösserer Schärfe und Dichtigkeit der Fäden dargestellt wird. Er konnte sich wie ich nicht sicher von netzartiger Verbindung dieser gewundenen Fasern überzeugen, noch weniger von einem Wabenbau, den er für Eier von Echinodermen bestimmt ausschliesst. Dass die Fäden reine Kunstprodukte der Behandlung sein könnten, schliesst Schneider aus demselben Grund aus, welcher auch mich gegen solchen Verdacht bestimmt hat: dass bei in Teilung stehenden Zellen die graden Fäden der Polstrahlungen und der Spindel, die doch gewiss keine Artefakte sind, in demselben Zellenleib in gleicher Art und Schärfe erhalten vorliegen, wie die geschlängelten Fadenwerke im übrigen Zellenleib, und zwar in Kontinuität mit diesen. Auffallen kann, dass in den sehr fein ausgeführten Abbildungen des Verfassers nur die ganz glatten Fibrillen und eine homogene Zwischenmasse, aber nichts von Körnchen dargestellt ist, welche ich an vielen meiner Objekte, gerade an Eiern, in oder an den Fäden sehr reichlich vorfinde. Ferner findet Schneider, dass die Fäden durch die Grenze des Kerns in diesen sich fortsetzen, und nimmt nach seinen Bildern bestimmt eine Kontinuität derselben mit den Lininsträngen des Kerns an; ebenso, bei wimpertragenden Zellen, mit den Cilien. Auf die Angaben des Verf. über den Kern und über die Sphären komme ich unten zurück.

Nach Griesbach (27, 28, Untersuchungen hauptsächlich an den amöboiden Blutzellen von Anodonta und Astacus) besteht der Leib dieser Amöbocyten aus zwei morphologisch deutlich unterschiedenen Substanzen, einer Gerüstsubstanz oder Spongiosa, und einer Zwischensubstanz, wie dies mit vielem in den Angaben der vom Verfasser citierten früheren Untersucher (Heitzmann, Frommann u. A.) stimmt. Erstere, die nach Griesbach die Anordnung eines zusammenhängenden Netzwerkes hat, ist

¹⁾ Auf den äusserst reichen Inhalt des Lukjanow'schen Werkes in Bezug auf pathologische Verhältnisse der Zelle kann hier nur verwiesen werden.

jedoch nach ihm bei den Bewegungserscheinungen der Zelle nicht direkt, aktiv beteiligt; in ihren Maschen lagert eine weiche kontraktile Zwischenmasse, „die selbständig, ohne Beihilfe der ersteren, Bewegungen auszuführen vermag“, bald Pseudopodien aussendet, bald sich in die Maschen des Gerüsts zurückzieht. Die Körner, die von anderen Autoren in den Krebsblutzellen beschrieben sind, ist der Verf. geneigt, nicht als selbstständige Gebilde zu betrachten, sondern auf Abschnürungen aus dem Gerüst, zum Teil auch (für Näheres vergl. S. 488) auf optische Durchschnittsbilder zurückzuführen. Über die Zerfallserscheinungen an Leukocyten, vom Verf. mit Löwits Ausdruck als „Plasmoschise“ bezeichnet, und über ihre Beziehungen zur Blutgerinnung hat der Verf. ausgedehnte Versuche angestellt, für die ich auf die Arbeit selbst verweise.

E. A. Schäfer (64) vertritt eine Auffassung der Zellstrukturen, die wesentlich mit der eben erwähnten zusammenfällt; rein morphologisch entspricht sie denjenigen Heitzmann's, Klein und Leydig's. Es besteht danach in der Zellsubstanz ein rein retikuläres Gitterwerk (intracellular network Klein, Spongionplasma Leydig), dessen Zwischenräume durch eine homogene hyaline Substanz (Hyaloplasma Leydig) gefüllt sind. Der Verfasser bezieht sich hierfür, ausser auf seine eigenen Arbeiten über Muskelfaserstruktur¹⁾, besonders auf seine neueren Erfahrungen an Leukocyten. Bei Abtötung von solchen im Kriechen begriffenen Zellen auf dem Objektglas durch einen Dampfstrahl bleiben sie ausgebreitet und es zeigt der Centralteil der Zelle dann eine ähnliche netzartige Struktur, wie sie Stricker an farblosen Blutzellen auf Grund photographischer Darstellung beschrieben hat, während die herausgelagerten Pseudopodien strukturlos erscheinen. Schäfer schliesst, dass das Hyaloplasma eine lebend-bewegliche Substanz ist, welche sich in die Maschen des Netzwerks zurückziehen, oder (bei der amöboiden Bewegung) aus ihnen hervorquellend Fortsätze bilden kann; er vergleicht das Netzwerk mit dem „Öcoid“, das Hyaloplasma mit dem „Zooïd“ Brücke's. Diese Anschauung ist im wesentlichen dieselbe, welche schon vor längerer Zeit von Leydig²⁾ und Brass³⁾ vertreten wurde und nach welcher der eigentlich lebendige Teil des Zellkörpers nicht durch dessen Struktur, sondern durch deren Zwischenmasse repräsentiert sein soll. — Schäfer weist noch darauf hin, dass sich auch die Flimmerbewegung als ein Ausdruck einer Art rhythmischen Fliessens von Hyaloplasma auffassen liesse, wenn man annimmt, dass die

1) Internat. Monatsschrift f. Anat. u. Phys. 1891, B. 8, H. 5. u. 6.

2) Leydig, Zelle und Gewebe, 1885, S. 34 ff., S. 41.

3) Brass, Die Organisation der tierischen Zelle. 1883 u. 1884.

Cilien blind endigende Röhren mit zarter elastischer Membran sind, und dass jene Substanz abwechselnd bald in diese hinein, bald aus ihnen teilweise wieder in den Zelleib zurückströmt.

Frenzel's (21) Angaben über Struktur der Zellen der von ihm entdeckten *Salinella salve* sind insofern noch von besonderem Interesse, als es sich um einen Organismus handelt, der nach dem Verf. als ein Mesozoon (vielzelliges infusorienartiges Tier) zu betrachten ist. Die Zellen, die bei *Salinella* einzig die einschichtige Leibeswand bilden, bestehen aus einer peripheren „Pellicula“, und aus einer darunter befindlichen ektoplastischen Lage, viel mächtiger als die entsprechend gelegene Alveolarschicht der ciliaten Infusorien, und nach des Verf. Beschreibung von einem Alveolen- oder Wabenbau. An der inneren Fläche der Zellen, welche Cilien trägt, befindet sich statt der Alveolenschicht eine breite gestrichelte Zone des Zelleibes, wie sie bei Wimperepithelien ja bekannt ist. Die innere Substanz der Zelle um den Kern her — Entoplasma — zeigt wiederum ein Alveolenwerk. Da der Körper der *Salinella*, der nur aus so gebauten Zellen besteht, wurmartige Biegungen und Streckungen macht und also kontraktile ist, muss Frenzel der Einzelzelle darin und insbesondere ihrem Entoplasma, das einen relativ grossen Teil einer solchen ausmacht, einen erheblichen Grad von eigener Kontraktilität zuschreiben.

Eine Arbeit Fayod's (13) beschäftigt sich mit der Struktur pflanzlichen Protoplasma's, dem der Verfasser einen höchst eigentümlichen und komplizierten Bau zuschreibt: es besteht nach einer Schilderung aus kanalisierten, spiraligen Fibrillen, einfachen (Spirofibrillen) und zusammengesetzten (Spirospartes), zu deren Darstellung der Verf. „Injektion“ mit aufgeschwemmtem feinpulverisierten Indigo verwendet hat; das Verfahren dabei besteht lediglich in Eintauchen der Schnittfläche auf einige Minuten in solche Substanz. Auch dem Zellkern schreibt Fayod ähnliche Strukturverhältnisse zu, nimmt übrigens an, dass solche in gleicher Weise auch in tierischen Zellen und Kernen vorkommen. Da ich derartige Präparate nicht kenne und zu eigenen Prüfungen nicht Zeit fand, und da mir manches in der Darstellung des Verf. nicht ganz verständlich ist, muss ich mich zunächst bescheiden, die Würdigung dieser überraschenden Befunde den Botanikern anheimzustellen.

Aus der Untersuchung Erik Müller's über den Bau der Spinalganglien (52) ist zu unserem Gegenstand zu erwähnen, dass der Verfasser in den Zellen derselben die Struktur aus körnertragenden Fäden bestätigt, die ich früher ¹⁾ beschrieb, ebenso die von mir und später von Helene

¹⁾ Festschrift für Jakob Henle, Bonn 1882.

Koneff gefundene auffallende Verschiedenheit in der Tinktionsfähigkeit und, dem entsprechend, in der Dichtigkeit des Fadenwerks bei verschiedenen Zellen. — Meine erwähnte Beschreibung hat übrigens, wie ich seither fand, insofern eine Lücke, als das Fadenwerk nur bei bestimmten und allerdings bei weitem den häufigsten Schnittrichtungen so gleichmässig und ohne bestimmte Anordnung durch die Zelle ausgebreitet ist, wie meine und auch E. Müller's Abbildungen es zeigen; bei geeignetem Fall des Schnittes zeigt es aber eine deutliche konzentrische oder genauer spiralige Anordnung um den Kern, wie dies schon in Abbildungen von Lenhossek's¹⁾ richtig zum Ausdruck gekommen ist.

Rothstein (60) studierte genauer die länger bekannten Stäbchenstrukturen des Epithels der Nierenkanälchen bei verschiedenen Tieren und mit verschiedenen Methoden, mit besonderer Berücksichtigung überlebender Objekte. Er bestätigt sie als vitale Struktur der Zelle, setzt aber als neuen Befund hinzu, dass die betreffenden Bildungen nicht starre, gerade und relativ dicke Stäbchen sind, sondern ziemlich dünne Fäden, welche reichlich bald kugelige, bald spindelförmige Anschwellungen tragen; an Isolations- und feinen Schnittpräparaten zeigt sich, dass letztere sicher nicht frei zwischen den Fäden liegen, sondern ihnen selbst angehören. In dem centralen Teil der Zellen findet sich statt dieser ziemlich parallel verlaufenden Fasern, aber in Kontinuität mit ihnen, ein in verschiedenen Richtungen disponiertes Fadenwerk; dieser centrale Teil ist also nicht bloss, wie häufig angegeben wird „körnig“. Übrigens ist der Bau der Zellen in verschiedenen Teilen des Nierenkanalsystems nicht ganz übereinstimmend, der angegebene Typus aber in sämtlichen Kanalabschnitten ausgesprochen.

3. Einen Wabenbau der Zellsubstanz, wie ihn Bütschli annimmt und wie er ihn vor drei Jahren bei Bakterien und Cyanophyceen beschrieb²⁾, findet auch Frenzel, wie schon oben erwähnt ist, bei *Salinella*, nimmt ihn aber hier nur für einen Teil der Zelle an, während er einen anderen Teil fibrillär-streifig gebaut nennt. Bütschli (9) selbst fand bei *Surirella* (Diatomee) eine im Leben sehr schön erkennbare Plasmastruktur, die er selbst als deutlich fibrillär bezeichnet: die Fasern strahlen von dem Centralkörper in das den Kern umgebende Plasma und dessen weitere Fortsätze aus, sind aber dabei — was Bütschli als mit seiner Ansicht über den Bau des Plasmas gut übereinstimmend bezeichnet — durch Querfädchen verbunden. Mir scheint aber doch, nach der ganzen Be-

¹⁾ Arch. f. mikr. Anat. 1886.

²⁾ Über den Bau der Bakterien und verwandter Organismen, Naturhist.-Med. Verein, Heidelberg, Dezbr. 1889.

schreibung und nach den Ausdrücken „Fibrillen und Fädchen“, dass man das hier Vorliegende eher eine Fadenstruktur, als eine Waben- oder Schaumstruktur zu nennen hätte. — Im allgemeinen möchte ich mich jedoch der Lehre von der Existenz letzterer Strukturen nicht in der Weise gegenüberstellen, wie es manche Andere gethan haben, sondern gern anerkennen, dass es Zellsubstanzen geben kann, welche keine andere Struktur haben, oder doch keine andere zeigen, als einen derartigen Fachwerkbau oder anders ausgedrückt, eine feine gleichmässige Vakuolisierung; und Beobachtungen, wie die eben erwähnten von Frenzel, weisen darauf hin, dass solcher Bau in einem Teil derselben Zelle vorliegen kann, welche im anderen einen Fibrillenbau hat.

Dass aber wahre Fädenstrukturen als typisch in der grossen Zahl von Zellenarten vorkommen, die ich selbst und andere darauf untersucht haben, daran muss ich allerdings festhalten; viele dieser Befunde zeigen aufs deutlichste durch die wirklichen oder optischen Querschnitte der Fibrillen, dass dieselben in der That solche sind, und nicht optische Durchschnittsbilder von Fachwerkwänden sein können. — Die Mitteilung Bütschli's ist auch für die Kenntniss der Centraalkörper wichtig (s. unten).

4. Die Körnchen in der Zellsubstanz haben seit den ersten bezüglichen Arbeiten Ehrlich's und seiner Schüler immer steigende Beachtung gefunden und besitzen jetzt bereits eine reiche Litteratur. Wenn hierzu auch gewiss in hohem Grade die kühne und interessante Hypothese mitgewirkt hat, die Altmann¹⁾ auf die Granula basierte, so darf doch nicht vergessen werden, dass wir Ehrlich nicht nur die erste Entdeckung und Darstellung sonst unsichtbarer Körnchen auf tinktoriellern Wege verdanken, sondern dass ihm auch das Verdienst gebührt, „dieses bedeutsame Arbeitsfeld von vornherein in zielbewusster Weise gepflegt zu haben“, wie er selbst dies in dem Aufsatz „Zur Geschichte der Granula“ (12) mit vollem Grund in Anspruch nimmt. Die Sammlung seiner eigenen Arbeiten und derer seiner Schüler, worin dieser Aufsatz enthalten ist, giebt hierfür den deutlichsten Ausweis, sowie auch dafür, dass Ehrlich's Methode für die Körnerfärbungen die Grundlage derjenigen gewesen ist, welche jetzt von Altmann und anderen für diesen Zweck verwendet werden. Ehrlich bezeichnet das Verfahren Altmann's sogar in biologischer Hinsicht insofern als einen Rückschritt, „als es geeignet sei, das Prinzip der spezifischen Eigenart jeder Körnung in verschiedenen Zellenarten zu verdecken“. Er

¹⁾ Und schon früher in ähnlichem Sinne Maggi, vergl. unten Zoja.

erkennt die Hypothese Altman n's, nach welcher bekanntlich die Körnchen als „Bioblasten“ die Träger der wichtigsten cellulären Lebensfunktionen sein würden, überhaupt nicht an und hebt dagegen unter anderem hervor, dass nach dieser Anschauung überhaupt in jeder Zelle Granula vorhanden sein müssten, während nach seinen eigenen Befunden im Blut sicher auch körnerfreie Zellen vorkommen.

Die neueste Erscheinung auf dem in Rede stehenden Gebiet ist Wiesner's gedankenreiches Buch (84); es wird an dieser Stelle erwähnt, weil es seiner Grundidee nach sich besonders nahe an die Körnchenhypothese anschliesst. Übrigens ist das Werk von solcher Vielseitigkeit namentlich nach pflanzenphysiologischer Seite hin, und von solchem Umfang, dass eine Besprechung auf dem hier gebotenen Raum ihm lange nicht gerecht werden kann ¹⁾.

Wiesner kritisiert in seinem ersten Kapitel ausführlich die bisherigen Versuche, den elementaren Bau und das Wachstum der lebenden Substanz zu erklären, von Nägeli's Micellartheorie bis heute, und findet keine derselben ganz befriedigend. Sein eigener Standpunkt wird durch die Worte gekennzeichnet: „Gleich Brücke sehe ich in der Zelle und in deren bis jetzt sichtbar gemachten Teilen das Wesen der Organisation nicht erschöpft. Zwischen dem jetzt schon erkennbaren Bau und der allen Substanzen zukommenden Molekularstruktur liegt eine Organisation einfachster Art und diese ist es, welche ich als Elementarstruktur bezeichne. Es wird also hier unter Organisation eine spezifische, nämlich nur den lebenden Wesen eigentümliche für Lebenszwecke bestimmte Struktur zu verstehen sein.“ — Diese Organisation besteht nun nach Wiesner in einer Zusammensetzung der Zelle und ihres Kernes aus selbstlebenden Einheiten, die er Plasomen (abgekürzt für Plasmatosomen) nennt. Unter einem solchen Plasom versteht er nicht eine blosse Molekülgruppe, wie sie das Nägeli'sche Micell sein soll, vielmehr einen Mechanismus, der während seiner mechanischen Thätigkeit auch chemisch wirksam ist. Zwischen solchem Plasom und einem Molekül setzt Wiesner den Unterschied, dass letzteres unter konstanten äusseren Bedingungen unveränderlich und unentwicklungsfähig bleibe, die Plasomen aber beides sind. — Aus derartigen Elementarteilen denkt Wiesner sich diejenigen geformten Teile (Strukturen) des Zelleibes und Kernes zusammengesetzt, welche bis jetzt morphologisch ermittelt worden sind; er erkennt also das vitale Vorhandensein solcher Strukturen völlig an, fasst die lebende Zell-

¹⁾ Ein genaueres Referat ist kürzlich von R. Keller im Biolog. Centralblatt, Nr. 23, 1891 gegeben worden.

substanz „als ein Gemenge von festen und flüssigen Stoffen“ auf, „welches unter Umständen so wasserreich ist, dass es sich wie eine Flüssigkeit verhalten kann; stellt sich aber demnach auch denen gegenüber, „die alle in der Zelle stattfindenden Vorgänge auf Kräfte zurückzuführen suchen, welche in einem flüssigen Charakter des Protoplasmas begründet wären (Berthold, Plateau, Errera); ebenso den Ideen Bütschli's, nach welchem ein Wabenbau des Protoplasmas anzunehmen und auf dieselben Molekularkräfte zurückzuführen wäre, die bei Schaumbildungen aus Emulsion thätig sind. Wiesner sieht hierin gleich Anderen nur eine äusserliche Ähnlichkeit. — Auf die vielfache Berührung zwischen seiner Lehre und derjenigen Altmann's weist Wiesner selbst hin; er ist mit diesem darin einig, dass der lebenden Substanz ein wesentliches Elementarorgan zukomme, betont aber die folgenden Differenzpunkte: er selbst schlägt nicht, wie Altmann, den Weg direkter Beobachtung ein, um die Elementarorgane ausfindig zu machen, sondern gelangt dazu durch theoretische Erwägungen, insbesondere über die begrenzte Teilungsfähigkeit der lebenden Substanz. Während Altmann die niedersten pflanzlichen Organismen (Schizophyten) als Bioblasten selbst hinstellt, betrachtet Wiesner sie als Kolonien von solchen. Andererseits, obwohl er das Plasom als ein viel kleineres Gebilde ansieht als die Granula Altmann's, betrachtet er es als ein viel komplexeres Organ als dessen Bioblasten sein sollen: als einen auch chemisch wirkenden Mechanismus, der wächst, sich teilt und assimiliert; während Altmann den Bioblasten als einen organisierten Krystall zu betrachten geneigt ist.

Die Begründung Wiesner's für die Annahme der Plasomen ist, wie gesagt, nicht so sehr eine direkte als vielmehr eine theoretische, ich habe ihr daher hier in einem anatomischen Bericht nicht näher nachzugehen. Zum Teil bezieht sie sich auf des Verfassers eigene Untersuchungen über das Wachstum der pflanzlichen Zellhaut, zum grossen Teil auf Erwägungen über das Wachstum überhaupt und die Grenzen der Teilungsfähigkeit der lebendigen Substanz, wofür auf Kap. 2—4 des Werkes verwiesen wird. Es tritt überall die Idee hervor, dass die letzte lebendige Einheit in den Teilen zu suchen sein muss, die noch teilfähig und assimilationsfähig, zugleich wachstumsfähig sind, und die Grenze dafür findet der Verfasser bei seinen, allerdings hypothetisch angenommenen Plasomen. Obzwar er geneigt ist, diese zum Teil für sichtbar zu halten, lautet doch einer seiner Schlusssätze (S. 257): „Die Existenz des Plasoms wurde nicht thatsächlich bewiesen und erscheint überhaupt direkt nicht beweisbar; es ist aber sein Bestand aus den Thatsachen in analoger Weise erschlossen worden, wie das Atom und das Molekül. Wie dieses die kleinste Substanz-

menge repräsentiert, die im freien Zustand existieren kann, jenes das kleinste materielle Teilchen vorstellt, welches im chemisch gebundenen Zustand existiert, so bezeichnet das Plasom den kleinsten, also letzten Teilungskörper des Organismus.“

So viele neue Gesichtspunkte durch die Arbeiten und Theoreme Altmann's und Wiesner's auch eröffnet werden, so habe ich doch den Eindruck, dass die Zellentheorie durch sie wohl keine Erschütterung, sondern nur eine Bereicherung und Vertiefung erfahren wird. Der Lehre Wiesner's kann man freilich nicht den Einwand entgegenstellen, den Ehrlich mit Grund gegen die Bioblastennatur der Altmann'schen Granula erhoben hat: dass ihr Vorkommen in sämtlichen Zellen nicht erwiesen ist; denn Wiesner bezeichnet die Existenz seiner Plasomen von vornherein als nicht bewiesen und beweisbar, sondern als nur theoretisch. Seinem Satze: „Die mehr oder minder konstante Anwesenheit organisierter Individualitäten (Kern, Chlorophyll, Plastiden u. s. w.) in der Zelle lehrt eindringlich, dass die Zelle nicht das letzte Elementarorgan der Lebewesen sein können“, wird niemand widersprechen wollen, der etwas von der Morphologie und Biologie der Zelle versteht. Aber die Zellentheorie in ihrer heutigen Form betrachtet ja auch die Zelle nicht als ein Elementarorgan, sondern als den Elementarorganismus der lebendigen Welt, und ein solcher bleibt sie, wie mir scheinen will, auch dann, wenn sie aus Plasomen besteht und ihre Funktionen ein Produkt aus denen der letzteren sind. — Altmann ist weiter gegangen als Wiesner, er hat den Körnchen in der That mit dem Namen Bioblasten die Eigenschaft von Elementarorganismen beigelegt. Dafür besteht so lange kein massgebender Grund, als nicht nachgewiesen wird, dass 1. die Granula in allen Zellen jederzeit vorkommen und überall die Träger der wesentlichen Funktionen derselben sind, und 2. dass Granula von derselben Art, wie die in den Zellen, frei für sich leben, wachsen, Stoffwechselvorgänge zeigen und sich fortpflanzen können¹⁾. Sobald dieses beides gezeigt würde, wäre ich der erste, die Zellentheorie in ihrer bisherigen Form aufzugeben; so lange es nicht gezeigt ist, besteht sie zu Recht. Denn darin liegt doch wohl ihre wesentliche Begründung, dass Dinge vom Wert einer Zelle, wie Protozoen und Amöbocyten, frei und unabhängig von anderen sich bewegen,

¹⁾ Die Zoogloeen, auf die Altmann sich mehrfach bezieht, können in dieser Beziehung wohl keinen Beleg geben, so lange nicht bestimmt bewiesen wird, dass ihre Kokken und Stäbchen denselben morphologischen und biologischen Wert haben, wie die Granula in einer Zelle; was Altmann auch keineswegs übersehen hat. Aus seinen Erörterungen auf S. 132 ff. seines Buches (die Elementarorganismen) vermag ich kein anderes Ergebnis zu ziehen, als dass eine solche Gleichwertigkeit für jetzt eine Hypothese ist.

sich ernähren und sich fortpflanzen können. Ganz etwas anderes aber ist es, wenn ein Körnchen innerhalb eines Zellkörpers diese drei Dinge leistet; denn damit bleibt es nur ein Bestandteil, im feineren ein Organ dieses Zellkörpers, sowie dies im gröberen ein Lininfaden, eine Cilie, oder der Zellkern ist.

In rein-morphologischer Hinsicht unterscheidet sich die Granula-Hypothese Altmann's und diejenige Wiesner's nicht so sehr, wie es auf den ersten Blick scheinen möchte, von den Ansichten über den Bau der Zelle, welche hier oben unter 2. erwähnt sind und welche u. A. auch ich vertreten habe. Ein Fäden- oder Fibrillenbau der Zelle wird von Altmann und Wiesner durchaus nicht in Abrede gestellt, vielmehr vielfach anerkannt, nur nicht als allgemeines Prinzip betrachtet; nach beiden Anschauungen würden die Zellfäden, wo sie vorkommen, Aufreihungen von Körnchen entsprechen, diese Gestaltung aber dem physiologischen Wechsel unterworfen sein. In diesem Sinne wüsste ich gegen die Körnchen- oder die Plasomenhypothese, vom Boden wenigstens meiner eigenen Befunde, morphologischerseits gar nichts einzuwenden; falls gezeigt werden kann, dass alle Faden-, Strang- oder Streifenbildungen, die in Zellenleibern zu beobachten sind, in der That lediglich aus aneinandergereihten Körnern oder Stäbchen bestehen und nicht noch ein besonderes Substrat besitzen, welches die Körner enthält, aber bei den betreffenden Granulafärbungen blass bleibt. Dieser Beweis steht, so viel ich sehe, aus.

Abgesehen von diesen allgemeineren Fragen, haben uns die Arbeiten Altmanns und anderer vor die anderen, interessante Frage gestellt, ob und in wie weit Stoffwechselprodukte der Zelle, wie Fett, Pigmente, Drüsensekretstoffe, Umwandlungsprodukte der Granula sein können. Für das Fett ist dies bekanntlich durch Altmann's und Metzner's Studien sehr wahrscheinlich gemacht, wenn nicht erwiesen; es liegt darin eine Bestätigung für den, von Toldt und mir früher auf Grund anderer Arbeiten gezogenen Schluss, dass die normale Fettbildung eine interne Angelegenheit der Zelle ist und nicht, oder doch nicht wesentlich, auf Infiltration von aussen beruhen kann, und dass demnach, wie ich lange betont habe, die beliebte Unterscheidung von Fettinfiltration und Fettdegeneration auf unsicheren Füßen steht. — Für die Ableitung der Mucinsekrete aus Umwandlung von Granulis ist die letztjährige Arbeit v. Seiller's über die Zungendrüsenzellen von Reptilien (74) von Belang. Nach ihren Ergebnissen erscheint der Inhalt der Theka dieser Becherzellen in der Form von Körnchen und einer gleichartigen Zwischensubstanz, oder homogen; der homogene Inhalt geht aus dem körnigen hervor und ist der Ausdruck eines älteren, der körnige des eines jüngeren Entwicklungszustandes. Die

Umsetzung der Sekretstoffe — als welche der Verfasser neben den Körnchen auch deren Zwischensubstanz begreift — beginnt am freien Ende der Zelle innerhalb einer centralen Zone, und schreitet von hier gegen die tieferen und peripheren Inhaltspartien fort. Das an gefärbten Präparaten sichtbare Netzwerk in den Mucinzellen entsteht nach dem Verfasser „durch das Zerfließen der Körnchen, entweder schon *intra vitam*, oder durch Einwirkung der Reagentien; es ist der Ausdruck eines vorgeschrittenen Stadiums der Sekretbildung.“ Diese Anschauung ist nach dem Verf. einer Verallgemeinerung für die Becherzellen aller Wirbeltiere fähig. Die frühere Litteratur über die Histologie der Mucinbildung ist in v. Seiller's Arbeit ausführlich berücksichtigt.

Ballowitz (3) hat ein winterschlafendes Säugetier (*Vesperugo noctula*) auf das Vorkommen der Ehrlich'schen granulierten Zellen (Mastzellen) geprüft. Bekanntlich hat Ehrlich den letzteren Namen in dem Gedanken gewählt, dass die basophilen Körnchen dieser Zellen, wie es nach seinen und Westphals früheren Arbeiten scheinen konnte, Erscheinungen einer Übernährung der betreffenden Bindegewebszellen seien. Beim Vergleich von Fledermäusen, die vor dem Winterschlaf standen und sehr wohlgenährt waren, und solchen, die nach dem Winterschlaf sich äusserst abgemagert befanden, fand Ballowitz die granulierten Zellen in allen untersuchten Organen (mit Ausnahme des Dünndarms) bei beiden in wesentlich gleicher Menge vor und schliesst demnach, im Einklang mit Friedländer und Neumann, dass sie mit Übernährung der Zelle nicht in Beziehung gesetzt werden können.

An diese Stelle gehört auch die Besprechung einer Arbeit von R. Nicolaides (55), welche die Entstehung von roten Blutkörpern des Säugetiers aus Zellgranulis abzuleiten versucht. Es ist bekannt, dass Ranvier, Schäfer, Kuborn und Minot¹⁾ eine intracelluläre Bildung roter Blutscheiben in den vasoformativen Zellen Ranvier's beim Embryo und jungen Tier angenommen haben, wonach Minot ein nur bei erwachsenen Säugetieren vorkommendes Plastidenblut („Plastiden“ = rote kernlose Blutscheiben) von einem zelligen, den übrigen Wirbeltieren zukommendem unterschied. Nicolaides hat jetzt die „vasoformativen Zellen“ im Mesenterium junger Säugetiere auf's Neue untersucht, besonders mittelst Vorbehandlung mit Sublimat oder Pikrinsäure, Hämatoxylin-Eosinfärbung

¹⁾ Anatom. Anzeiger 1890, S. 601; daselbst Citate der anderen genannten Autoren, und: Schäfer in Quain's Anatomy Vol. 1, P. 2, p. 218. — Vergl. übrigens auch Wissozky, Arch. f. mikr. Anat. 1877, 479, dessen Angaben sich auch auf Tiere mit kernhaltigen roten Blutzellen (Vögel) bezogen.

und dem Altmann'schen Verfahren; er gelangt zu der Annahme, dass Körner verschiedener Grösse in diesen Zellen, welche sich mit beiden Tinktionen rot färben, die Anfangs- und Bildungsformen roter Blutscheiben sind. Ich finde allerdings in den Äusserungen des Verf. (S. 376 a. a. O.) noch keine bestimmte Widerlegung der Ansicht Sigmund Mayer's, nach welcher die vasoformativen Zellen nicht als solche, sondern als Regressivformen schon gebildeter Gefässe zu betrachten sind.

L. e R. Zoja (87) weisen darauf hin, dass Maggi bereits seit 1868 eine der Altmann'schen nahestehende Lehre vertreten hat, nach welcher die Granulationen des Protoplasma, von M. „Plastiduli“ genannt, die biologischen Grundelemente der Zellen wären. Sie selbst teilen eine reichhaltige Untersuchung über das Vorkommen der (mit Altmann's Bioblasten identischen) fuchsinophilen Körnchen in vielen Zellenarten (Protisten, Coelenteraten, Würmer, Echinodermen, Mollusken, Arthropoden und Vertebraten) mit; nach den Ergebnissen halten sie das Vorkommen derartiger Körner für allgemein, und ihre Funktion für eine dem Stoffwechsel dienende („nutritive“). Für näheres Eingehen auf den Inhalt gelangte die Arbeit leider zu spät in meine Hand.

Für die Kenntnis der Körnchen und gröberer (auch parasitischer) Inhaltskörper in Zellen, insbesondere in Leukocyten, ist noch auf viele Arbeiten des Vorjahres hinzuweisen, die grösstenteils auf pathologischem Gebiete liegen: J. Schaffer (67), H. F. Müller (53 u. a.), Firket (14) Stroebe (72), Klien (44), Celli und Sanfelice (10), Alph. Labbé (47), Dekhuyzen (11).

Einen interessanten Beitrag zur allgemeinen Zellenlehre hat Schütt (71) durch die Beschreibung eines einzelligen, zu den Peridinien, Fam. Gymnodiniaceen gehörigen Organismus geliefert, den er bei Neapel fand und als *Gymnaster pentasterias* benannte; er ist eine nackte Zelle, die aber ein intracelluläres Kieselskelett besitzt, bestehend aus zwei grösseren hohlsternförmigen 5strahligen Gebilden und zwei kleineren. Im Innern liegt ein als Centralsphäre bezeichneter Körper, den Schütt als einen modifizierten Zellkern zu deuten geneigt ist.

Eine Arbeit von Manille Ide (42), die mir zu spät für einen näheren Bericht zugeht, giebt eine Beschreibung von Drüsenzellen verschiedener Krustaceen, zum Teil als einzellige Drüsen vorkommend, mit intracellulären verästelten Exkretionskanälen. Von diesem Gegenstand ist in der früheren Litteratur über Arthropoden schon vielfach gehandelt, wofür auf die Citate und die kritische Besprechung des Verfassers verwiesen wird.

Wenn auch eine Besprechung über die Struktur der gestreiften Muskel-

faser hier nicht ihren Ort findet, so soll doch auf die bedeutendsten Erscheinungen auf diesem Gebiet, die dem Vorjahre angehören (E. A. Schäfer [63 und 64], Retzius [58] und Knoll [45]), hingewiesen sein.

Es ist hier der Ort, auf die neuen Arbeiten von Grawitz (25) und Viering (83) hinzuweisen, welche, obzwar der Pathologie zugehörig, für die allgemeine Physiologie der Zelle grosse Aufmerksamkeit beanspruchen. Grawitz glaubt es als ihr Ergebnis bezeichnen zu können, dass im Bindegewebe des erwachsenen Tierkörpers eine grosse Menge von Zellen existieren, welche sich nach seinem Ausdruck in schlummerndem Zustand befinden; einem Zustand, „in welchem weder ihre Leiber sichtbar, noch ihre Kerne und Kernkörperchen durch Chromatingehalt färbbar sind“. Sowohl unter pathologischen Verhältnissen, als auch unter Ernährungssteigerungen, die noch unzweifelhaft dem Gebiet des Normalen angehören, können solche Zellen aus jenem Schlummerzustand heraustreten, ihre Kerne chromatinhaltig werden, ihre Leiber sich vergrössern und deutlich begrenzen, und ferner auch Mitosen bei ihnen auftreten. Viele Fälle von sogenannter „kleinzelliger Infiltration“ in Binde-substanzen führt Grawitz auf das massenhafte Hervortreten derartiger „erwachter“ Zellen zurück, auf Grund von Beobachtungen, die Viering an heilenden Sehnenwunden, und er selbst bei Furunkel, Phlegmonen, Abscessen und anderen Affektionen, sowie auch am normalen Bindegewebe gemacht hat. Mit Bezug auf die Befunde, die sich dabei über das Verhältnis der Zellen zu den Bindegewebsfibrillen ergaben, tritt Grawitz nicht nur meiner kürzlich veröffentlichten Auffassung (18, direkte Entstehung der Fibrillen aus dem Zellenleib) bei, sondern gelangt zu dem Schluss, dass auch umgekehrt eine rückläufige Umbildung von Fibrillensubstanz zu ihrem anfänglichen zelligen Stadium eintreten kann.

Attraktionssphären (Archoplasma) und Centrankörper (Centrosomen). Diese Dinge haben schon bald nach ihrer Entdeckung¹⁾ angefangen, grosse Anziehungskraft auf die Untersucher auszuüben. Das letzte Jahr allein hat, so weit meine Kenntnis geht, acht Arbeiten aufzu-

¹⁾ So viel mir bekannt, ist v. Kupffer der Erste gewesen, der an Leberzellen im wesentlichen dasselbe, was heute Sphäre oder Archoplasma genannt wird, gesehen und als „Centralmasse“ beschrieben hat. (Über Differenzierung des Protoplasma in den Zellen tierischer Gewebe. Schriften des naturw. Vereins für Schleswig-Holstein 1875, S. 232—33.) Die endgültige und eigentliche Entdeckung dieser Dinge in der Bedeutung, die sie jetzt für uns haben, darf man wohl von den Arbeiten van Beneden's und Boveris aus den Jahren 1886—87 datieren, ohne Anderen, die an ihrer Erforschung beteiligt waren, damit Unrecht zu thun.

weisen, die sich speziell mit diesen Dingen beschäftigen, und noch manche, die bei Gelegenheit anderer Untersuchungen zu ihrer Kenntnis beitragen.

Hauptsächlich durch die früheren Arbeiten van Beneden's und Boveri's, ist es bekanntlich festgestellt, dass die differenzierten Stellen des Zellenleibes, die van Beneden Attraktionssphären und Boveri Archoplasmata genannt hat, und die dichteren Centralkörper darin, welche bei der Zellteilung den Ort der Teilungspole einnehmen, bei dieser eine höchst wesentliche Rolle spielen, dass beide sich selbst teilen, wenn sich die Zelle verdoppelt und jeder Tochterzelle einen Halbtel mitgeben. Alle nachfolgenden Arbeiten an anderen Zellenarten haben dies bestätigt. Ein noch viel allgemeineres Interesse knüpft sich aber an den von van Beneden aufgestellten Satz: dass die Sphären und Centralkörper nicht bloss Erscheinungen des Teilungsvorganges, sondern permanente Organe der Zelle, typisch differenzierte Portionen ihres Leibes sind. Denn in diesem Falle haben wir — wie ich an anderem Orte ausführte — ausser mit dem Zellkern noch mit einem anderen Dinge im Zellenleib zu rechnen, zu welchem sich die innere Topographie dieses, seine Polarität und vielleicht ein grosser Teil seiner Lebenserscheinungen in dauernder Beziehung befinden kann und das vielleicht in dieser Hinsicht viel mehr biologische Wichtigkeit beanspruchen kann, als der Kern (siehe 17, pag. 701 ff.).

Es handelt sich also zunächst um die Entscheidung, ob die Sphären und ihre Centralkörper allen Zellen zukommen, und ob sie ausserhalb der Zellteilung, in jedem Zustand der Zelle, unzweifelhaft fortbestehen. Bei den untersuchten Eizellen war dieser Nachweis wohl mit grosser Wahrscheinlichkeit, doch noch nicht über allen Zweifel hinaus gegeben. Denn wenn bei der Furchung auch sicher die Sphären und Centralkörper während der Teilungsintervalle in den Tochterzellen niemals ausser Erscheinung treten, so handelt es sich doch hier um relativ rasch aufeinander folgende Mitosen, und es wäre möglich, dass der Zustand einer solchen Zelle während des Intervalles nicht der einer „vollen Teilungsruhe“ — wenn ich mich so ausdrücken darf — zu nennen ist. Zellen im letzteren Zustand müssen wir also hierfür aufsuchen.

Mehrere hier in Betracht kommende Befunde lagen Anfang 1891 schon vor. Nachdem Rabl¹⁾ in den polaren Buchten der Tochterkerne kurz nach der Mitose zuweilen dichtere Stellen gesehen hatte, die ohne Zweifel den Sphären entsprechen, fand Solger²⁾ letztere sehr deutlich an

¹⁾ Über Zellteilung. *Anatom. Anzeiger* 1889.

²⁾ Zur Struktur der Pigmentzellen, *Zool. Anzeiger* 1889, Nr. 324, 1890, Nr. 328. — Über pigmentierte Zellen und deren Centralmasse, *Mitt. d. nat. Vereins für Neuorpommern und Rügen*, 1890.

Pigmentzellen von Fischen, als helle, nahe den hier meist doppelten Kernen gelegene Flecke, von denen eine Strahlung in den pigmentierten Zellenleib hinausgreift. F. Hermann³⁾ beobachtete die Sphären an den Spermatocyten von Salamandra, wo sie ausserhalb der Mitose als plattlängliche Substanzportionen dem Kern anliegen. — Am Anfang des vorigen Jahres glückte es mir (16, weiteres siehe 15 und 17), die Sphären, sowie ihre Centralkörper, — welche letztere in den vorigen Befunden noch nicht gesehen waren — bei Leukocyten des Salamanders und bei fixen Gewebezellen, Endothelien, Bindegewebs- und Lungenepithelzellen der Larve desselben Tieres zu finden, und zwar an Zellen, deren Kerne keine Zeichen bevorstehender Mitose zeigten; und die Centralkörper durch Färbung zu verdeutlichen, welches letztere dann auch Solger bei den Fischpigmentzellen erzielte. Guignard (29, 30) gelang es ferner, auch bei Pflanzenzellen die Sphären und Centralkörper zu ermitteln, und zwar nicht nur während der Mitose, sondern nach ausdrücklicher Angabe des Verf. auch „pendant l'état de repos complet“.

Von ganz besonderer Wichtigkeit für die Bedeutung der Sphären und ihrer Centren ist die Arbeit H. Fols (19), die sich der Zeitfolge nach hier anschliesst; sie führt am Echinidenei den Nachweis, dass ein Gebilde dieser Art vom befruchtenden Spermatosom stammt, ein anderes der Eizelle angehört (Spermocentrum und Ovocentrum Fol), dass beide sich teilen, und je eine männliche plus weibliche Teilungshälfte zusammen-tretend zu je einem Polkörper (Astrocentrum, Fol) der ersten Einteilung werden. Ich habe auf diese Arbeit unten noch näher zurückzukommen.

Weiter hat Bütschli (9) Sphären und Centralkörper im Körper einer Diatomee (Surirella), und zwar als auch im lebendigen Zustand sichtbar, aufgefunden. Der Kern ist hier meistens nierenförmig, und der Centralkörper liegt, wie ich es ja auch bei solchen Kernformen fand (a. a. O.), in der Bucht desselben; von ihm geht eine sehr deutliche Strahlung durch das den Kern umgebende, centrale Plasma und greift in die feineren Züge hinaus, welche von diesem ausstrahlen. (Vergl. oben).

M. Heidenhain (35) untersuchte (nach Behandlung mit Sublimat und Biondischer Lösung) mit einem noch nicht mitgeteilten Verfahren in Bezug auf diese Dinge zunächst Wanderzellen der Darmwand von Salamandra, bei denen er an den sog. mehrkernigen Leukocyten im wesentlichen das Gleiche fand, wie ich (am o. a. Orte); bei den einkernigen Leukocyten war abweichend, dass der Centralkörper sehr klein war und

³⁾ Die Entstehung der karyokinetischen Spindelfigur. Münchener med. Wochenschrift Nr. 47, 1890; weiter in Nr. 37 a des hiesigen Lit.-Verz

ein radiärer Bau der Sphäre zu fehlen schien. Die Sphäre war — was ich ganz bestätigen kann — auch in den eosinophilen Wanderzellen als heller Fleck sichtbar. Ferner prüfte derselbe Autor beim Kaninchen die Zellen des Knochenmarks und ermittelte Sphären und Centralkörper sowohl in den kleinen Markzellen, als in Riesenzellen; letztere waren inzwischen auch schon von van Bambeke und van der Stricht auf diesen Punkt untersucht (4), die Befunde differieren darin, dass letztere Forscher in ruhenden Riesenzellen bald eine, bald mehrere Sphären sahen, Heidenhain in solchen nur eine fand. Endlich wurden von Heidenhain menschliche pneumonische Lungen untersucht, und die Sphären und Centralkörper vielfach in Leukocyten, sowie auch in den desquamierten gekernten Alveolenepithelzellen gefunden.

O. Bürger (7) beschreibt Attraktionsphären in den Rhynchocölo-m-körpern der Nemertinen (Zellen, die frei im flüssigen Inhalt des Rhynchocölo-m flottieren). Die Sphären liegen hier ganz nahe dem sehr kleinen Kern, haben bei *Amphiporus pulcher* die Form eines sehr kleinen Sterns mit starklichtbrechendem Centrum, bei *Amph. lactifloreus* sind sie grösser, bei *Amph. reticulatus* bilden sie eine sehr umfangreiche Strahlung, die sich in dem Gerüstwerk der Zelle auflöst; der Centralkörper (durch Färbung nachgewiesen) war in einem Falle sehr gross, sonst sehr viel (um das Vierfache) kleiner. Als Regel bezeichnet der Verf., dass die Sphäre in der Längsachse der Zelle liegt; und da wo der Kern Nierenform hat, in der Bucht desselben, wie dies ja auch nach meinen und sonstigen hier erwähnten Befunden der Fall ist. In zwei Fällen sah Bürger doppelte Sphären; in einer länglichen Zelle lagen beide nahezu, doch nicht genau in der Längsachse. Er bemerkt übrigens, dass er niemals Rhynchocölo-m-körper in Teilung gefunden habe und dass dieselben möglicherweise nur durch Nachschub erneuert werden. Er kann zwar nicht behaupten, dass jede dieser Zellen eine Sphäre besäße, aber versichern, dass in allen, die er zur Färbung fixierte, eine solche vorlag.

Sehr überraschende Ergebnisse über die Sphären enthält die Arbeit von Meves (51); ich konnte ihr durchweg folgen und mich von der vollen Genauigkeit aller darin mitgeteilten Beobachtungen überzeugen. Der Verfasser fand, bei Fixierung mit Osmiumgemischen und verschiedener Färbung, so auch meiner Dreifachbehandlung (siehe Nr. 15a und 17) in den grossen, rundkernigen Spermatogonien des Salamanderhodens neben dem Kern einen, offenbar der Sphäre entsprechenden Körper, wie er ähnlich an den Spermatocyten des gleichen Tiers schon von F. Hermann beschrieben

war; er ist auffallend scharf konturiert, um ihn her nicht selten eine radiäre Anordnung zu sehen, ein Centrankörper konnte bei ruhendem Zustand des Kerns nur in wenigen Fällen gesehen werden. — Es giebt nun bekanntlich (die Lit. s. bei Meves) unter diesen Spermatogonien auch solche mit polymorphen Kernen, die im Herbst häufig werden, im Winter oft sehr reichlich sind, im Frühling aber (wenn die Zeit der mitotischen Teilungsschübe herannaht) spärlich werden. Meves findet es aber unwahrscheinlich, dass die so beschaffenen Zellen dann degenerieren und untergehen, weil sich die dann erforderlichen Übergangs- und Endstadien solcher Degeneration nicht finden wollen, und noch aus anderen Gründen (s. S. 629 a. a. O.) Er nimmt deshalb an, dass im Frühjahr eine Rückverwandlung der polymorphen Kerne in runde geschieht, und findet auch um diese Zeit die dafür zu fordernden Zwischenformen. — Nun zeigt sich an den Zellen mit polymorphen Kernen keine Sphäre der oben beschriebenen Art, sondern eine, den Kern ganz oder teilweise umlagernde, dunkle, körnige Masse. Um die Zeit, wo im Frühling die Polymorphie zurückgeht, findet sich an den Zwischenformen zwischen polymorph- und rundkernigen Zellen eine Konsolidierung dieser Körnermassen nach einer Seite des Kerns hin, in den verschiedensten Übergangsstufen, und an solchen Formen, wo diese Masse einseitig am Kern liegt, sieht man in ihr einen abgegrenzten Körper, in verschiedenen Graden der Grösse und Deutlichkeit bis zu solchen, in denen er einer Sphäre der gewöhnlichen rundkernigen Zellen ähnlich ist. Meves schliesst also, dass die Sphären sich in diesem Falle aus den Körnermassen restituieren, in die sie vorher beim Eintritt der Kernpolymorphie zerlegt oder verwandelt worden waren. — (Über die sehr merkwürdigen Befunde des Verf. in Bezug auf amitotische Teilung s. in dem später zu gebenden Bericht über diese.)

Ich erwähne hier auch die noch anderweitig wichtige Mitteilung von Ishikawa (43), der Zeit nach die ersterschienene des Jahres 1891, welche Centrankörper betrifft; der Verf. fand solche in Zweizahl nach der Konjugation in kopulierten, zweikernigen Exemplaren von *Noctiluca miliaris*.

Die Arbeit F. Hermann's (41) enthält interessante Befunde über Bestandteile der Sphäre bei ruhenden Spermatocyten von *Proteus* und *Helix*. Bei Anwendung Pal'scher Färbung und Safraninbehandlung fanden sich in der Sphäre in bestimmter Zahl (*Helix* 12, *Proteus* 16—20) kurze, sförmige oder schleifenförmige tingierte Fädchen um den Centrankörper gelagert, von Hermann als „Archoplasmaschleifen“ bezeichnet. Er weist

auf die Beziehung dieser Strukturen zu der der Nebenkerne von *Helix* und *Limax* hin, welche Platner und Prenant beschrieben haben.

Bei Vergleichung aller dieser Ermittlungen ergibt sich wohl, dass Sphären und Centralkörper für viele Zellenarten sicher als persistente Organe des Zellenleibes gelten können, und dass sie dies möglicherweise in allen sind. Die citierten Beobachtungen Rabl's und Hermann's besitzen in dieser Hinsicht noch keine absolute Beweiskraft, insofern es sich hierbei um Zellen handelt, die im ersteren Falle erst kurz hinter einer Mitose stehen, im letzteren Falle in relativ kurzen Intervallen sich teilen; es wäre demnach noch der Einwurf möglich, dass die Sphären hier noch von der letzten Mitose her fortbeständen, aber dies nicht allgemein auch in der ruhenden Zelle zu thun brauchten. Die anderen erwähnten Befunde lassen aber einen solchen Zweifel nicht zu. Denn Solger hat bei den Pigmentzellen der betreffenden Orte überhaupt keine Teilungen gefunden; bei den von mir untersuchten Zellen musste angenommen werden, dass sie sich mit verhältnismässig grossen Intervallen teilen und wurden die Sphären und Centralkörper auch bei Tieren gefunden, die fast gar keine Mitosen zeigten; auch Guignard spricht aus, dass sie sich in Pflanzengewebe auch im Zustand voller Teilungsruhe vorfinden, M. Heidenhain's Befund an desquamierten Lungenepithelien und rundkernigen Leukocyten kann wohl auch nur auf den letzteren Zustand bezogen werden, ebenso, wie ich denke, derjenige Bütschli's; die Zellen mit Sphären, welche Meves untersuchte, gehörten zum Teil Hoden an, in denen es zur betreffenden Jahreszeit so gut wie gar keine Mitosen gab, und bei den von Bürger beschriebenen *Rhynchocyclomzellen* scheint überhaupt keine Fortpflanzung durch Teilung vorzukommen.

Ganz besonders aber fällt hier Fol's Entdeckung am Seeigellei in's Gewicht. Die Brüder Hertwig (Citate siehe in Nr. 39, S. 15) und Boveri¹⁾ haben bereits geschlossen, dass nicht bloss ein männlicher Kern, sondern auch ein männlicher Centralkörper mit dem Spermatozoon in's Ei gelange; dass das letztere überhaupt männliche Zellsubstanz ausser dem Kern mitbringt, war schon früher von Vejdowský an *Rhynchelmis* beschrieben worden²⁾. Fol hat beim Echinidenei nicht nur den Import eines Centralkörpers durch das Spermatozoon verfolgt, sondern auch gefunden, dass

1) Verhandlungen der Gesellschaft f. Morphol. u. Physiol., München 1887, u. folgende Arbeit 1888.

2) Vejdowský's „Periplast“; s. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen H. I, deutsch 1888, böhmisch 1887, als Manuskript eingereicht Nov. 1886. Vergl. auch hier 65.

dies männliche Centrum dann sich ebenso wie das weibliche des Eies teilt, und dass je eine männliche und weibliche Teilhälfte mit einander verschmelzen und als Produkt zusammen je eines der Polkörperchen abgeben, welche die Pole der ersten Eiteilungsfigur einnehmen. Angesichts dessen wird es wohl sehr schwer sein daran zu denken, dass die Centralkörper in den Zellen des entwickelten Körpers durchaus dem Untergang und der Neubildung unterworfenen Gebilde sein sollten, sondern man wird Fol Recht geben müssen, wenn er schliesst: „Da mutmasslich alle Astrocentren (= Centralkörper oder Polkörper) eines individuellen Wesens durch Teilung aus den beiden Centren des ersten Amphiasiers¹⁾ hervorgehen, so stammen sie alle zu gleichen Teilen vom Vater und der Mutter her“.

Dies alles giebt wohl Grund genug, mit van Beneden anzunehmen, dass Sphären und Centralkörper eigene und dauernde Bestandteile der Zelle sind.

Ein Einspruch hiergegen ist einzig von C. Schneider ausgegangen; dieser kommt in der schon erwähnten Arbeit (69) zu dem Schluss, „dass die Attraktionssphäre für eine Teilung nicht charakteristisch, und dass Sphären und „Binnenräume“ (d. i. Centralkörper) nicht als permanente Organe zu betrachten seien“; Schneider fasst die Sphäre als einen Teil der Zelle auf, in welchem die Fasern des Zellgerüsts durch eine homogene Verbindungsmasse fixiert seien, und den Centralkörper darin als eine Portion, in welcher dies in noch vollkommenerer Ausbildung der Fall sei. Ich kann aber einstweilen für eine Inkonstanz dieser Dinge in Schneider's Befunden keinen ausreichenden Beweis sehen; jedenfalls liegt ein solcher wohl nicht darin, dass (vergl. in der citierten Arbeit S. 41—42) mit seiner Methode in den jüngeren unreifen Ovarialeiern von *Ascaris* Sphäre und Centralkörper nicht zu bemerken waren. Denn wenn man z. B. meine Objekte: Leukocyten, Epithelien oder Endothelien von Vertebraten, mit dem von Schneider gebrauchten Verfahren studieren wollte, so würde man schwerlich etwas von diesen Dingen darin sehen, und doch sind sie da und mittelst meiner Methode aufs deutlichste erkennbar.

Wenn aber somit alles bis jetzt Ermittelte darauf zu weisen scheint, dass sie dauernd sind, so möchte ich dies Wort „dauernd“ nicht missverstanden wissen. Wir sehen ja schon aus mehreren Befunden, dass sie offenbar nicht, oder doch nicht in allen Zellenarten, in gleicher Form und

¹⁾ Amphiasier bedeutet nach Fol's Terminologie: die Gesamtheit der Kernfigur, Spindel, Pole und Polradialen in den Stadien der Metaphasen.

Beschaffenheit dauern können, sondern einen physiologischen Wechsel in ihrer Erscheinung bieten. Zunächst wissen wir, dass allgemein bei der mitotischen Teilung die Centrankörper sich vergrössern, nach dem Ablauf des Vorgangs wieder klein und undeutlicher werden. M. Heidenhain erwähnt ihre Kleinheit bei den einkernigen Leukocyten gegenüber mehr- oder polymorphkernigen. Besonders wichtig sind in dieser Hinsicht Meves' Befunde; sie zeigen ja, dass in den Zellen, die er untersuchte, die Sphären zu Zeiten höchst eingreifende Veränderungen erleiden und die Centrankörper völlig unerkennbar werden können. Damit ist aber durchaus nicht gesagt, dass dieselben während dieser Zustände völlig verschwunden sein müssten.

Es darf hier vielleicht die vorläufige Bemerkung Platz finden, dass ich nach eigenen neueren Arbeiten die bekannten „Dotterkerne“ der Ovarialeier für den Sphären entsprechend halten möchte; aber wie man weiss, präsentieren sich die Dotterkerne in sehr verschiedenem Zustand, und auch das weist auf eine physiologische Veränderlichkeit dieser Gebilde hin.

Um lieber zu viel Vorsicht als zu wenig anzuwenden, will ich sogar die Möglichkeit zulassen, dass es physiologische Zustände der Zellen geben kann, in denen diese Organe sich zu völliger Unscheinbarkeit und Unsichtbarkeit zurückbilden; ja es kann heute niemand behaupten, dass sie nicht zeitweise auch ganz verschwinden können, wenn auch nach den hier zusammengestellten Erfahrungen keine besondere Wahrscheinlichkeit dafür vorliegt.

Wie ich fand (16), sind die Centrankörper in Gewebszellen meistens sicher doppelt, und einer erscheint grösser als der andere (17, S. 709). Die Frage, ob sie, bzw. die Sphären, stets zweifach oder doch mit einem Doppelbau begabt, oder zu Zeiten einfach sind, habe ich dort besprochen. Guignard (29 und 30) vertritt ihre allgemeine Zweifachheit; doch sehen sie bei Fischpigmentzellen (Solger), bei vielen Leukocyten (ich), bei Spermatogonien (Meves) und bei Knorpelzellen (eigener Befund, noch nicht publiziert) durchaus einfach aus, und wenn sie hier trotzdem, was ich a. O. für wohl möglich erklärt habe, einen Doppelbau besitzen, müsste dieser bei den genannten Objekten morphologisch einstweilen unerkennbar sein.

Eine weitere Besprechung mancher der genannten Arbeiten und mehrerer anderer (Böhm, Oppel, Rückert, Blanc, Holl, Guignard), deren Inhalt vielfach in Bezug auf die Sphären und Centrankörper von

Interesse ist, gehört in das Kapitel über Zeugung und Befruchtung; auf dieses verweise ich auch hinsichtlich eines Aufsatzes von Vejdowský (80) und eines Teiles der citierten Fol'schen Arbeit, in denen die Geschichte der neueren Befunde über Befruchtung und Eiteilung, und die Frage nach deren Priorität besprochen ist.

Ein Aufsatz Solger's (75) giebt eine kurze und übersichtliche Zusammenstellung dessen, was bis zum April 1891 über die Sphären und ihre Centren bekannt war.

2. Zellkern. L. Auerbach berichtete bekanntlich im vorletzten Jahre¹⁾ über tinktorielle Befunde an Zellkernen, die ihn zu der Aufstellung von zweierlei verschiedenen chromatischen Substanzen im Kern führten: einer kyanophilen, welche für gewisse grüne und blaue Farbstoffe (Methylgrün, Anilinblau, Hämatoxylin), und einer erythrophilen, welche für gewisse rote und gelbe (Eosin, Fuchsin, Aurantia, Karmin) stärkeres Aufnahmevermögen zeigt. Die Kerne der meisten Zellenarten enthalten nach seinen Ergebnissen beiderlei Substanzen zugleich. In dem Gedanken, dass vielleicht die eine davon männliche, die andere weibliche Keimsubstanzen darstellen möchte, die Kerne der meisten Körperzellen hermaphroditisch seien, die der Fortpflanzungszellen aber, namentlich zur Zeit ihrer höchsten Reife, in der Art jener differenten Chromatophilie eine Einseitigkeit je in entgegengesetzter Richtung bekunden möchten, hat Auerbach jetzt (1) Untersuchungen mit den bezüglichen Färbungen an männlichen und weiblichen Geschlechtszellen, bezw. Geschlechtsdrüsen angestellt, wobei auch noch anderweitige Farbstoffe ausser den genannten verwendet wurden. Die Untersuchung bezog sich auf Ovarien und Hoden aller Wirbeltierklassen, besonders auf Fische und Amphibien. Durch die Ergebnisse findet der Verfasser seinen Grundgedanken in allem Wesentlichen bestätigt. „Der Kopf der reifen Spermien (Auerbach schlägt dies Wort als kurzen Ausdruck statt Spermatosomen vor) besteht überall ganz aus kyanophiler, ihr Schwanz samt dem Mittelstück aus erythrophiler Substanz. An den Eiern ist die Substanz des Keimbläschens entschieden erythrophiler Natur, in besonders hohem Masse die Nucleoli; ebenso hochgradig erythrophil sind alle eigentlichen Dotterkörperchen“. Da nun der Kopf der Spermien ihr wesentlichster, die Befruchtung bedingender Bestandteil sei, ja vielleicht allein in das Protoplasma des Eies eintrete, so sei, schliesst

¹⁾ Zur Kenntnis der tierischen Zellen, Sitzungsab. der k. preuss. Akad. d. Wiss. 1890, S. 735.

Auerbach, die männliche Befruchtungssubstanz eine kyanophile, die weibliche Zeugungssubstanz eine erythrophile. In Bezug auf diesen Schluss kommt freilich in Betracht, dass ja, wofür besonders die neuen Befunde Fol's (s. oben) Aufschluss geben, nicht bloss der Kopf, sondern auch die Zellsubstanz der Spermie in das Ei dringt und zwar insbesondere die Attraktionssphäre, und dass diese wohl nicht ohne weiteres von der Beteiligung an einer Übertragung väterlicher Eigenschaften auszuschliessen ist.

C. Schneider (69, 70) kommt nach seinen, oben (Zellsubstanz) schon teilweise besprochenen Arbeiten zu folgenden Annahmen über den Bau des Zellkerns: derselbe besitzt ein Fasergerüst, das ganz identisch mit dem der Zellsubstanz ist und mit diesem durch die Kernmembran hindurch zusammenhängt. Die letztere bedeutet eine Abkapselung des chromatinhaltigen Teiles der Zelle gegen den chromatinfreien. Diese Membran (wie auch z. B. Vakuolenmembranen und manche Zellmembranen) entstehen durch Verklebung von Faserabschnitten, Chromatinklumpen und Nukleolen sind Anhäufungen von Chromatinkörnern, die in den Gerüstmaschen und um die Fasern herum verschmelzen oder verkleben; ein Nukleolus wird durch die Anwesenheit einer aus Gerüst gebildeten Membran charakterisiert. Die Nukleolen sind nach Schneider demnach auch in ihrem Innern von Fasergerüsten durchsetzt. — Von der Methode, die der Verfasser benutzte, war oben die Rede. Ohne Kenntnis solcher Präparate vermag ich ihm zwar einstweilen nicht in alles Detail seiner Auffassung zu folgen; dieselbe steht ja aber insofern im Einklang mit der auch von mir und sonst vertretenen Ansicht, dass als Träger der Chromatinsubstanzen im Kern achromatische Fäden und Stränge (Lininsubstanzen, F. Schwarz) vorhanden sind.

Wichtig und interessant für die Beurteilung der physiologischen Rolle und Bedeutung des Zellkerns ist die Arbeit von M. Verworn (82). Der Verfasser giebt zunächst eine Zusammenstellung der Ergebnisse der früheren Autoren, die mittelst Elimination des Kerns oder Abtragung kernloser Protoplaststücke an lebenden Zellen experimentell gearbeitet haben¹⁾. Er selbst ging an besonders geeigneten, sehr grossen Protisten (mehreren Radiolarienarten, von denen *Thalassicolla nucleata* gegen 0,5 cm und

¹⁾ Die Versuche K. Brandt's, des ersten, der in dieser Weise untersucht hat, sind übrigens weit ausgedehnter gewesen als es Verworn bekannt war; eine nähere Mitteilung darüber ist soeben erfolgt (Physiologischer Verein in Kiel, 22. Febr. 92) und wird nächstens publiziert werden.

darüber Durchmesser hat, ferner einigen Polythalamien, darunter Orbitolites complanatus, aus dem roten Meer, sogar bis gegen 1 cm Durchmesser, ausserdem noch dem Infusor Bursaria truncatella) operativ vor, indem er zunächst bei den Radiolarien teils durch Halbierung Teilstücke ohne Centralkapsel herstellte, die Centralkapseln ganz enukleierte, und solche von einem Individuum in ein anderes, kapsellos gemachtes transplantierte: in diesem Falle wurde die fremde Kapsel von dem zweiten Individuum ohne weiteres angenommen und dieses lebte damit normal weiter. Isolierte und sich selbst überlassene Centralkapseln entwickelten sich wieder zu vollständigen Individuen mit Vakuolenhülle, Gallertschicht und Pseudopodienkranz, gingen aber nach verschiedener, oft erst langer Zeit zu Grunde. — Ferner wurde aus den isolierten Centralkapseln der Kern herauspräpariert; das Ergebnis war, dass die kernlosen Kapseln noch längere Zeit am Leben bleiben und die übrigen Teile der Gesamtzelle regenerieren können, schliesslich aber stets zu Grunde gehen. Die isolierten Kerne verfallen stets dem letzteren Schicksal, ohne die geringsten Regenerationerscheinungen zu zeigen. Der Verfasser experimentierte ferner auch an den genannten Polythalamien und Infusorien mit Exstirpationen der Kerne, sowie Abtrennungen kernloser Protoplasamassen. Als Resultate aller dieser Versuche, deren sehr interessante Einzelheiten auf dem hier gegebenen Raum nicht Unterkunft finden können, zieht der Verfasser die folgenden Hauptschlüsse: Der Kern ist nicht als automatisches, regulatorisches oder psychisches Centrum der Zelle anzusehen; seine physiologische Bedeutung liegt allein in seinen Stoffwechselbeziehungen zum übrigen Zellkörper, und durch diese besitzt er einen Einfluss auf die Funktionen des letzteren. Verworn wendet sich hierbei namentlich auch gegen die mehrfach vertretene Ansicht, dass der Kern allein der Träger der Vererbungsstoffe sei. Nach seinen Versuchen sei weder Protoplasma ohne Kern, noch Kern ohne Protoplasma lebensfähig, beide seien Träger der Vererbungssubstanzen; was sich vererbe, sei die für jeden Organismus eigentümliche Art des Stoffwechsels.

Der Satz, dass der Kern nicht der alleinige Überträger der Vererbungssubstanzen ist oder es zum mindesten nicht zu sein braucht, findet in den neuen Arbeiten H. Fol's (19), die schon oben im vorigen Abschnitt besprochen wurden, selbstverständlich eine Stütze. Wenn der Centrankörper des Spermatozoms bei der Befruchtung mit in das Ei eingeht, so kann er natürlich auch bei der Vererbung väterlicher Eigenschaften beteiligt sein. Fol selbst hat dies in dem vorletzten Satze seiner „Conclusions“ a. a. O. besonders hervorgehoben; und R. S. Bergh (6) hat

diesen Punkt zum Gegenstand eines kritischen Aufsatzes gemacht¹⁾, in dem er sich gegen diejenigen neueren Forscher wendet, welche die Übertragung erblicher Eigenschaften lediglich dem Kern vindizieren wollen.

Ich gestatte mir, bei diesem Anlass darauf hinzuweisen, dass ich selbst mich der Befruchtungslehre O. Hertwig's, auf Grund eigener bestätigender Arbeiten, nur unter dem Vorbehalt angeschlossen habe, dass der Kern nicht der alleinige Vererbungsträger sein müsse, indem ich hervorhob, dass das Spermatosom ausser seinem Kern ja auch noch männliche Zellsubstanz in's Ei hineinträgt²⁾. Von den Centrankörpern und ihrer Bedeutung im heutigen Sinne konnte man ja damals freilich noch nichts wissen.

Bei der Regeneration des Peristoms bei Infusorien (Stentor), welche Balbiani (2) näher studiert hat, zeigt nach seinem Befunde der Kern besondere Bewegungs- und Kontraktionserscheinungen, ähnlich denen, die er bei der Teilung durchmacht. Aus der Art dieser Erscheinungen und ihrem zeitlichen Verhalten zu der Peristombildung schliesst Balbiani auf einen aktiven, dirigierenden Einfluss des Kerns auf die Bewegungen des Plasma.

Ein Aufsatz von Verson und Bisson (81) enthält die Beschreibung eines, für die Physiologie des Kerns höchst interessanten Befundes bei der Seidenraupe: in den sog. hypostigmatischen Zellen sahen die Verfasser die Anlagen von Seidenfäden nicht nur in der Zellsubstanz, sondern auch im Kern auftreten. Eine dahin gehende Beobachtung ist auch von Gilson (la Cellule, T. 6 p. 152) mitgeteilt worden.

In der unter (23) citierten Arbeit kommt Frenzel mit Wahrscheinlichkeit zu dem Schluss, dass der von Bütschli bei Bakterien entdeckte „Centrankörper“ allen solchen zukomme und den Wert eines Zellkerns habe, obwohl er nicht immer im Zelleibe räumlich differenziert sei. Bei den von Frenzel untersuchten Kaulquappenbacillen entsteht die Spore im Centrankörper als ein kernartiger Körper, der sich vor der weiteren Ausbildung oft noch erst amitotisch teilen kann³⁾. — Ein weiterer Aufsatz

¹⁾ Da derselbe unter das Kapitel dieser Berichte fällt, das von den Zeugungstheorien handelt, erlaube ich mir hier nur diesen Hinweis.

²⁾ Arch. f. mikr. Anat. B. 20, 1882, S. 34, und: Biolog. Centralblatt 1884, S. 682—3.

³⁾ Würde es, wenn sich die wesentliche Identität der Bakterien-Centrankörper mit Zellkernen völlig herausstellt, nicht empfehlenswert sein diesen Namen zu ändern, da wir unter Centrankörpern oder Centrosomen doch jetzt etwas Anderes verstehen?

desselben Verfassers (22) enthält allgemein-kritische Betrachtungen über die Bedeutung der Bakterienspore im Vergleiche zum Zellkern. Frenzel spricht sich dahin aus, dass die Spore morphologisch wohl ein Kern zu nennen, nach den chemischen und biologischen Eigenschaften ihrer Substanz aber eher als eine kernlose Zelle aufzufassen sei.

Aus der Arbeit J. B. Haycraft's (34) über die Nervenendigung im Malpighi'schen Stratum der Schildkrötenschale ist für unseren Gegenstand zu bemerken, dass nach den Befunden des Verfassers die Endfasern der marklosen Nervenverästelungen, die in das Epithel dringen, in den Raum des Kerns selbst eindringen und hier mit keulen- oder becherförmigen Anschwellungen endigen sollen. Würde der Verf. diese Endigungen nicht in den Kern verlegen, so würden sie mit denen an Ranvier's ménisques tactiles und Merckels Tastzellen Ähnlichkeit bieten. Haycraft hat keine speziellen Nervenfärbungen, sondern nur Tinktion mit Hämatein benutzt.

3. Mitotische Zellteilung¹⁾. Da ein Bericht über die Litteratur der Mitose, welche bis zum Mai 1891 vorlag, schon an anderer leicht zugänglicher Stelle gegeben ist (15), darf der hiesige sich darüber wohl sehr kurz fassen und sich im wesentlichen auf die seitdem erschienenen Arbeiten beschränken.

Die Entdeckung Fol's (19), nach welcher die Polkörper der ersten Eiteilung Verschmelzungsprodukte aus je einer Teilhälfte des vom Spermatozoon und des vom Ei stammenden Centralkörpers sind, wurde schon oben im Abschnitt „Attraktionssphären etc.“ besprochen und es ist weiter dafür auf das Kapitel „Zeugung, Keimzellen, Befruchtung“ zu verweisen.

Alle Untersuchungen des Vorjahres²⁾, die sich näher mit der Morphologie und Mechanik der Mitose beschäftigen, sind bestätigend für van Beneden's und Boveri's Ansicht, dass die Sphären bzw. ihre Centralkörper in der That als dynamische Centren für die Bewegung der Chromosomen

¹⁾ Ich gestatte mir hier anzumerken, dass ich für die Formen der chromatischen Figur, die bisher (zuerst von Klein) Monaster oder Aster, und Dyaster genannt worden sind, die Worte Astroid (Monastroid) und Dyastroid brauchen werde, um nicht ferner mit Hermann Fol zu kollidieren, der als Asteren bekanntlich schon lange die Radiensysteme in der Zellsubstanz bezeichnet hat. — Die deutschen Ausdrücke „Sternform, Mutter- und Tochtersterne“ für die bezüglichen chromatischen Figuren können dabei der Kürze zu Liebe wohl unbedenklich weiter gebraucht werden (s. Anatom. Anzeiger, 25. Januar 1892).

²⁾ Wenn ich allenfalls diejenige Schneiders (59) ausnehme, der, wie oben besprochen ist, das konstante Mitwirken von Sphären und Centren bei der Teilung nicht anerkennt.

wirken; in der Art, dass Spindelfäden in grösserer Zahl von jedem Pol zu jedem Chromosom gehen, und die Spalthälften der letzteren durch direkten Zug dieser Spindelfäden gegen je einen Pol bewegt werden. Diese an den Chromosomen haftenden Fäden haben also natürlich keine Kontinuität von Pol zu Pol. Es giebt aber auch Spindelfäden, bei denen letzteres der Fall ist, was schon aus meinen Beobachtungen von 1887 hervorging; F. Hermann hat jetzt diesen Teil der achromatischen Figur „Centralspindel“ genannt. Ob das gleiche Verhalten bei allen Zellenarten durchgeht, muss sich noch ausweisen.

Über die Herkunft der Spindelfäden blieben noch verschiedene Meinungen vertreten. Während Henneguy (36) nach seinen Arbeiten am Forellenei glaubt, dass diese Fäden sämtlich als verstärkte Teile der Polstrahlung aus dem Zellenleib, d. h. von den Sphären herkommen, nimmt F. Hermann (41), der an Spermatocyten arbeitete, dies nur für einen Teil, freilich den grösseren, der Spindelfasern an. Ich (17) dagegen kann nach meinen an verschiedenen Zellenarten angestellten Studien über erste Anlage und weitere Ausbildung der Spindel nur annehmen, dass bei diesen Objekten zwar selbstverständlich die Enden der Spindel sich ausserhalb des Kerns von der Sphäre aus anlegen, dass aber ihr grösster Teil im Zusammenhang hiermit aus Lininbestandteilen des Kerns sowie aus der zerlegten Kernmembran gestreckt und geprägt wird¹⁾; und es scheint mir, dass auch die von Hermann beschriebenen Verhältnisse bei den Spermatocyten hiermit nicht unvereinbar sind. Diese meine Befunde sind im Einklang mit denjenigen Henking's (37) bei Hodenzellen von Arthropoden, und mit manchen anderen aus früherer Zeit. Auch weise ich darauf hin, dass nach Brauer's (7) letzthin erschienener Arbeit bei der Bildung der Richtungsfigur im Hydra-Ei der achromatische Teil der Richtungsspindel aus Bestandteilen des Kerns entsteht²⁾. — Ich möchte aber für diesen Gegenstand auch meinen früheren Ausspruch (1887) citieren: „dass es vielleicht gar keine so fundamentale Bedeutung haben mag, ob die Substanz, aus denen Spindelfasern gebildet werden, vorher dem Raum des

¹⁾ Es ist demnach Henneguy ein völliges Missverständnis begegnet, indem er annimmt (a. a. O. p. 419 Anm. 1.), ich hätte meine frühere Ansicht aufgegeben und gäbe zu, dass die Spindel fast ganz aus dem Zellprotoplasma stamme; grade im Gegenteil leite ich sie, wie früher, bei meinen Objekten zum grössten Teil aus dem Kern ab. Die Gründe hierfür sind auf S. 723—735 meiner Arbeit (16) erörtert.

²⁾ Brauer sagt sogar ausdrücklich, dass bei Hydra das Eiprotoplasma am Aufbau der Richtungsspindel keinen Anteil nehme (S. 184).

Kerns oder dem des Zellkörpers angehört hat“. Denen, welche eine Abstammung der ganzen Spindel „aus dem Protoplasma“ zu finden glauben und darin etwas prinzipiell sehr Wichtiges sehen, kann ich demnach weder thatsächlich noch theoretisch zustimmen; es ist nicht einzusehen, weswegen Lininsubstanz des Kerns nicht zu demselben Zwecke benutzt werden kann, wie Substanz der Zelle bezw. der Sphäre ausserhalb des Kerns.

Mit Bezug auf die Mechanik der Mitose waren durch die Arbeiten van Beneden's und Boveri's die Metaphasen und Anaphasen der Hauptsache nach verständlich gemacht; die Prophasen sind es noch nicht. Eine ansprechende Hypothese Rabl's hat gesucht sie zu erklären durch die Annahme, dass schon im ruhenden Kern die Spindelfasern in stark welligem Zustande vorhanden und mit den chromatischen Strängen in Verbindung sein, dass sie sich während der Knäuelbildung streckten, zugleich längsspalteten und dadurch die Längsspaltung der Chromosomen bedingten; dass ferner durch ihre weitere Streckung die Einstellung der Chromosomen in den Äquator veranlasst werde. Beim Suchen nach Bestätigung dieser Hypothese fand ich im Gegenteil, dass sie nicht durchführbar ist. Die Gründe hierfür sind in kurzem und ohne viele Abbildungen nicht anschaulich zu machen und ich habe dafür auf meine Arbeit selbst (17) und auf den kurzen vorläufigen Auszug in dem Münchener Bericht (15) zu verweisen. Über die Ursachen der Knäuelbildung wissen wir einstweilen nichts; die Chromosomenlängsspaltung steht möglicherweise damit in Beziehung, dass in diesem Stadium Lininsubstanz aus den chromatischen Strängen des Kerns herausgezogen wird, um zur Anlage von Spindelfäden verwendet zu werden. — Diese Längsspaltung tritt, wie ich übrigens schon vor längerer Zeit angab, weit frühzeitiger ein als es bisher angenommen zu werden pflegte.

Schneider (70) stellt den Satz auf: „die Chromosomen entstehen durch Anheftung der Chromatinkörner an einen aus vielen Faserabschnitten verklebten Träger.“ (Unter den Fasern sind Lininfasern des Kerns verstanden, s. o.) Zu dieser Auffassung und der näheren Beschreibung im Text kann ich mir kein Urteil gestatten, so lange ich betreffende Präparate nicht kenne und an meinen eigenen nichts in diesem Sinne Entscheidendes sehen kann. Die Längsspaltung und -Trennung der Chromosomen erklärt Schneider sich in ähnlicher Weise wie Rabl: die Spindelfasern, die von beiden Polen her in die Chromosomen, bezw. in ihre Trägerfasern eingehen, strecken und kontrahieren sich, und dadurch werden die Chromosomen zunächst in den Äquator verlagert und dann längs zerlegt, wobei

der Träger seinen Zusammenhang aufgibt. Hierbei ist aber, ebenso wie in Rabl's Hypothese, nicht berücksichtigt, dass die Längsspaltung der Chromosomen weit früher (frühe Knäuelform) erfolgt, als zu der Zeit, wo die Figur in den Äquator tritt und wo von einer gleichmässig nach beiden Polen ziehenden Wirkung der Spindelfasern die Rede sein kann. Mit dieser Erklärung geht es also nicht; ich verweise für Näheres auf das oben Gesagte und auf meine Arbeit (17).

Über den Zustand der chromatischen Figur in dem Teil der Anaphase, den ich Dispirem oder Tochterknäuel genannt habe, ist von vorzüglichen Beobachtern (van Beneden, v. Kolliker, Henneguy selbst, E. Schwarz) angegeben worden, dass bei Eiern und Blastomeren (nur um solche handelt es sich in all' diesen Fällen) in dieser Phase nicht eine Figur aus gewundenen Fäden, sondern ein Aggregat von Bläschen mit chromatischen Wänden vorliege; Henneguy (36), der jetzt mit meinem Osmiumgemisch gearbeitet hat, giebt von diesem Habitus S. 412 ff. eine genaue Beschreibung. Wäre dies Verhalten bei Eiern typisch und der Naturzustand, so würde der Satz von einer umgekehrten Wiederholung der Mutterformen durch die Tochterformen, den ich aufgestellt habe, hier eine Ausnahme erleiden. Ich muss es aber für möglich halten, dass bei Eiern die chromatische Figur in diesem Stadium besonders zu Veränderungen (Aufquellung der Chromosomen) geneigt ist und dass dadurch diese sonderbaren Formen entstehen. Denn es finden sich solche nach meiner Kenntnis an tierischen und pflanzlichen Gewebszellen (auch an männlichen Geschlechtszellen) bei guter Konservierung niemals, wohl aber hin und wieder bei schlechter; und nach dem, was ich am Ascaris-Ei gesehen habe, stände nichts im Wege, sie auch hier als Quellungsprodukte zu deuten.

Die Arbeiten E. Schwarz's (73) und H. F. Müller's (53) enthalten über einen bis heute streitigen Punkt gerade entgegengesetzte Ergebnisse; über die Frage nämlich, ob bei der Mitose die Kerngrenze, der Annahme Pfitzners gemäss, erhalten bleibt oder nicht. Schwarz, der am menschlichen Hautepithel (von Präputien) mit Anwendung von Chromosmiumessigsäure und Färbung arbeitete, fand ein Bestehenbleiben der Kerngrenze gegen die Zellsubstanz während des ganzen Verlaufs der Mitose. Müller untersuchte hämoglobinhaltige Blutzellen von Triton mit gleicher Behandlung; sein Resultat war im Einklang mit meinen und anderen früheren Beschreibungen an vielen anderen Objekten, dass während der Metaphasen die Kerngrenze völlig aufgegeben wird, indem

hier die hämoglobinhaltige Substanz des Zellkörpers während dieser Phasen mit den Chromosomen in Berührung tritt und keine hämoglobinnlose Stelle den Kernraum repräsentiert. Dies ist ganz in Übereinstimmung mit dem, was ich an Blutzellenmitosen finde; vergl. auch die Arbeit von Török (Arch. f. mikr. Anat. 1888 S. 603). — Wenn übrigens, wie es auch nach anderen Objekten den Anschein hat, wirklich Fälle vorkommen, wo der Umfang der Kerngrenze bei der Mitose erhalten bleibt, so müsste man wohl schliessen, dass ihr Schwinden oder Bestehenbleiben für das Wesen des Vorgangs nicht von absoluter Wichtigkeit ist. An den Polen wird sie ja jedenfalls schwinden müssen.

Hierzu möge aus der unten citierten Arbeit von Hansemann erwähnt sein, dass dieser, dessen Objekt ebenfalls die menschliche Epidermis war, hier ohne weiteres von einem Schwinden der Kernmembran spricht (S. 5) und nur, ganz meinen eigenen Beschreibungen entsprechend, einen hellen Raum um die Kernfigur beschreibt, der diese nebst den Polen enthält. Dieser Raum ist jedoch nach Hansemann's Beschreibung und Bildern an diesen Objekten relativ gross und glattbegrenzt, was vielleicht zur Aufklärung der Befunde von Schwarz und der obigen Differenz in Betracht kommen könnte.

O. Hertwig (39) stellt aus seinen und seines Bruders früheren Arbeiten die Befunde über abnorme, pluripolare Mitosen zusammen und bringt sie in lichtvoller Weise in Beziehung zu den atypischen Formen der Kernteilung, die neuerdings vielfach aus Wirbeltiergeweben, insbesondere auch aus pathologisch veränderten und aus Geschwülsten, beschrieben worden sind. Beiderlei Bildungen sind ihrer Ätiologie nach gleichartig zu nennen; bei beiden liegt eine abnorme Übervermehrung der Centrialkörper durch Teilung zu Grunde, wie sie Hertwig an Eiern experimentell durch Einwirkung verschiedener Agentien erzielt hat. Demgemäss ergeben sich auch entsprechende vielpolige Figuren bei den vom Verfasser früher beschriebenen Fällen von Befruchtung eines Eies durch mehrere Spermatozoen als bedingt durch die mehrfachen hierdurch eingeführten Centren. Die bekannten pluripolaren Teilungsfiguren, die bei Riesenzellen vorkommen, würden sich demnach durch die Annahme erklären, dass diese Zellen, den mehrfachen Abtheilungen ihrer polymorphen Kerne entsprechend, auch mehrfache Sphären besitzen.

Den Nachweis solcher mehrfachen Sphären bei Riesenzellen haben inzwischen van Bambeke und van der Stricht (4, p. 15) geliefert, und geben eine nähere Beschreibung von der multipolaren Mitose dieser Zellen,

sowie von ihrer amitotischen Teilung. — In van der Stricht's Arbeiten (78 und 79) über die Blutbildung in der embryonalen Leber finden sich viele genauere Angaben über Mitose bei Erythroblasten und Leukoblasten; nach seinen Befunden verhält sich der Vorgang bei beiden Zellenarten durchaus gleich und zeigt alle typischen Eigenschaften der Mitose anderer Zellenarten; eigentümlich ist, dass im Dispirem zwei Stadien existieren, in deren letztem, wo der Tochterkern nach aussen eine scharfe Grenze hat, die Chromosomen ganz im Umfang eines hellen Innenraums verteilt liegen. Dies ist genau die Wiederholung der Form, welche der Mutterkern im Anfang der Knäuelform hat.

H. F. Müller (54) fand, in Bestätigung der früheren Angabe Dekhuyzen's, in eosinophilen Zellen des Knochenmarkes (also in Zellen, die allgemein den Leukocyten zugerechnet werden und sich wohl keinesfalls als Vorstufen roter Blutzellen [Erythroblasten Löwit's] deuten lassen) reichliche Mitosen.

Van der Stricht beschreibt von seinen oben erwähnten Objekten, dass hier in der Phase der Tochtersterne eine deutliche Zellplatte, zuweilen statt dessen auch eine Abschnürung auftritt; das erstere scheint ihm aber die Regel zu sein.

Das Gebilde, das ich vor zwei Jahren bei verschiedenen Objekten fand¹⁾ und unter dem einstweiligen Namen „Zwischenkörper“ als Äquivalent der Zellplatte deutete, ist seitdem von mehreren Seiten studiert worden: Solger (76) fand einen Körper, der wohl offenbar jenem entspricht, bei Säugetierzellen (Amnion der Ratte); Geberg (24) sah einen solchen in einer Bindegewebszelle der Kornea von Triton, an der sich das Körperchen, abweichend von Solger's und meinem Befund, schon am Ende der Dyastroidphase zeigte; nach der obigen Angabe van der Stricht's würde das Auftreten der Zellplatte bei seinen Objekten ebenfalls in letzteres Stadium fallen. — Besondere Aufmerksamkeit hat diesen Bildungen v. Kostanecki (46) gewidmet; er fand sie bei Säugetierembryonen in Zellen der verschiedensten Gewebe, womit meine Vermutung, dass die Zellplatten in irgendwelcher Form allgemeine Verbreitung haben, wohl eine besonders gute Stütze bekommt. v. Kostanecki hat auch an seinen

1) Prenant (56) hat es schon 1887 bei Hodenzellen von Myriapoden gesehen und kurz beschrieben, (*Observ. s. les éléments séminaux de la Scolopendre et de la Lithobie, la Cellule* t. 3 f. 3, 1887, siehe: *Extract des Comptes rend. des séances de la Soc. d. Biologie, Paris, 27. Fevr. 1892*); ich bedaure, dass mir die Stelle zur Zeit meiner betr. Mitteilungen unbekannt war, wie sie es auch den anderen oben Genannten gewesen ist.

Objekten die Körnchen konstatiert, die ich in der Dyastroidphase als im Bereich der Verbindungsfasern vorkommend beschrieb und aus deren Vereinigung ich den Zwischenkörper ableitete. Der Verfasser nimmt an, dass diese Körner aus der den Pol umgebenden Sphäre (Archoplasma) stammen und darin bereits im Anfange der Mitose vorgebildet sind, und dass sie die Bestimmung haben, bei der Halbierung der Centralspindel, d. h. das Verbindungsfaserbündels, in eigener Art mitzuwirken.

In einem allgemein gehaltenen Aufsatz beleuchtet Hansemann (32) die verschiedentliche Bedeutung, welche die mitotischen Teilungen nach ihrem Vorkommen überhaupt, ihren Formen, ihrer Zahl, endlich nach ihren Fundorten für die heutige Pathologie besitzen. — In einer anderen Arbeit (31) untersucht derselbe näher das Vorkommen und die Formen der Mitose in der menschlichen Epidermis. Er stellt fest, dass die Zellteilungen hier, ebenso wie ich es früher am Schweinsrüssel fand, nur in den tiefsten Schichten, der ersten und zweiten beim Menschen, vorkommen, wonach also speziell eigentlich nur diese tiefsten Lagen auf den Namen „Keimschicht“ Anspruch haben; dass hingegen in pathologischen Zuständen auch in höheren Schichten Mitosen sich finden. Hieran geknüpfte und anderweitige Erwägungen führen den Verfasser zu dem Schluss, dass die stets in der Epidermis vorhandenen Mitosen im Grunde als der Ausdruck eines pathologischen Prozesses, hervorgerufen durch den schädigenden Einfluss der Aussenwelt, zu betrachten sind. — Derselbe Autor findet (33), dass in den Lymphdrüsen nicht nur Endothel- und Retikulumzellen (Baumgarten, Ribbert), sondern auch freie Lymphocyten sich mit Mitose teilen; es lassen sich nach seiner Schilderung die Mitosen beider Zellenarten an ihren Formen unterscheiden.

Eberth (11a) findet in einer Untersuchung über Kern- und Zellteilung an der entzündeten Hornhaut und an sich regenerierenden Kiemen von Würmern keine für Mitose bei Leukocyten überzeugenden Bilder. Inzwischen habe ich (15a) Mitose bei freien Zellen, die sich wandernden Leukocyten völlig gleich verhalten, im Bindegewebe der Salamanderlarve feststellen können.

Zur leichten Verdeutlichung von Mitosen empfiehlt S. Mayer in einer Arbeit (50a), die sich auch mit der Zellvermehrung in Epithelien beschäftigt, kurze Behandlung mit Essigsäuredampf. Nach der Menge der in Froschepithelien zu findenden Teilungen, und nach der Stellung ihrer Achsen schliesst er, dass nicht alle oder auch nur die meisten dadurch neugelieferten Zellen zum Vorrücken gegen die Oberfläche bestimmt sind,

und kommt zu dem besonders bemerkenswerten Schluss, dass viele von ihnen in der Tiefe des Epithels zu eckigen oder verästelten Formen umgewandelt werden, die nichts anderes sind, als die vielfach beschriebenen sternförmigen (Langerhans'schen) Zellen in geschichteten Epithelien.

Für die Fixierungstechnik der Kernteilungsfiguren ist eine Mitteilung von Ribbert (59) von grossem Belang. Nach mancherlei Erfahrungen machte ich früher darauf aufmerksam, dass in absterbenden Geweben, namentlich von Säugetieren, die Mitosen teils post mortem ablaufen, teils auch unkenntlich werden können, so dass man am besten thut für ihre Konservierung nur möglichst frische Objekte in die Reagentien zu bringen. Da sich jedoch herausstellte, dass man auch in länger abgestorbenen Geweben Mitosen erhalten finden kann, ist diese Empfehlung vielfach für allzu penibel gehalten worden. Ribbert und Schenck haben in dieser Beziehung jetzt experimentell vergleichende Prüfungen gemacht und dabei festgestellt, „dass die Mitosen sich nach dem Tode der Gewebe höchstens bis zu einem kleinen Teil, wahrscheinlich aber überhaupt nicht mehr typisch weiter entwickeln“, sondern der Verunstaltung verfallen; demnach um so deutlicher fixiert werden, je rascher nach dem Tode man die Gewebe einlegt. Ich erlaube mir dazu Amen zu sagen.

Aus dem Inhalt der zahlreichen Arbeiten, die in diesem Berichte unter das Kapitel „Zeugung“ fallen, möchte ich in Bezug auf die Morphologie der Mitose hier nur einen Punkt erwähnen. Bei der Bildung der Richtungskörper und bei den Reduktionsteilungen der Samenbildungszellen kommen, wie länger bekannt ist, Teilungsfiguren vor, die nach ihrem ganzen Wesen, nach dem Verhalten der Sphären und der Spindelfäden den mitotischen Teilungen zuzurechnen sind und deshalb als solche benannt werden können, bei denen aber die Chromosomen nicht die Form von Fäden oder längeren Stäbchen zeigen, sondern sehr kurz und nach der Trennung in Tochterhälften geradezu gleich lang und dick, von Körnerform sind, und bei denen diese Trennung nicht als Längsspaltung, sondern durch Querzerlegung erfolgt. Auf solche Formen und ihre Verallgemeinerung beziehen sich manche früheren Differenzen über Form und Wesen der Mitose. — Wir haben aber zu berücksichtigen, dass diese Formen nach jetzigem Wissen nur bei gewissen Teilungstypen von Geschlechtszellen normal vorzukommen scheinen; in wachsenden oder ausgebildeten Geweben sind ähnliche meines Wissens bisher nur als Varianten oder Atypien beobachtet. So höchst wichtig nun auch die Eigenart dieser Formen gerade für die Lehre von der Entwicklung und Reifung der Keimzellen ist, so würde es doch offenbar nicht richtig sein, sie für die Beurteilung des Typus der Zellteilung im allgemeinen zu grunde

zu legen, da sich dieser Typus bei den sonstigen somatischen Zellen, und auch bei den Genitalzellen selbst in anderen Generationen, nun einmal anders darstellt. Logischerweise sollte man vielmehr nach meinem Erachten sagen: Typisch ist der Teilungsvorgang zu nennen, den die weit überwiegende Majorität der Zellenarten zeigt. Dem gegenüber kommen bei bestimmten Generationen, möglicherweise auch noch anderweitig, gewisse abweichende Teilungsformen vor, welche jedenfalls hier ihre bestimmte und wichtige Bedeutung haben und darum gewiss nicht atypisch, aber heterotypisch genannt werden können.

Über die amitotische Teilung wird im folgenden Jahre berichtet werden, da sich vielleicht hoffen lässt, dass die sehr zahlreichen, und unter sich sehr divergierenden Angaben über diesen Gegenstand nach einem Jahre weiterer Arbeit sich übersichtlicher beurteilen lassen werden. Es ist deshalb die Litteratur von 1891, welche speziell diesen Gegenstand betrifft, hier nicht mit aufgeführt worden.

III a.

Allgemeine Anatomie.

Von

J. Disse, Göttingen.

1. Schiefferdecker und Kossel, Gewebelehre, I. Abteilung. Braunschweig, Harald Bruhn, 1891.
2. Schäfer, E. A., General Anatomy or Histology. Quain's Elements of Anatomy, Tenth Edition. Vol. I, Part II. London, Longmans, Green u. Co., 1891.
3. van Gehuchten, Le mécanisme de la Sécrétion, Anatomischer Anzeiger VI. Jahrgang Nr. I, 1891.
4. Nicolas, A., Recherches sur l'épithélium de l'intestin grêle. Internationale Monatschrift für Anatomie u. Physiologie. Bd. VIII, Heft 1, S. 1, 1891.
5. Nicolas, A., Contribution à l'étude des cellules glandulaires. Internationale Monatschrift für Anatomie u. Physiologie Bd. VIII, Heft 7, 8, 11, 12, 1891.
6. v. Seiller, Über die Zungendrüsen von Auguis, Pseudopus und Lacerta. Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. 38, S. 172, 1891.
7. Kaiser, Das Epithel der Cristae und Maculae acusticae. Archiv für Ohrenheilkunde, Bd. 32, S. 181, 1891.
8. Andrews, On the Formation and Calcification of the Enamel. Verhandlungen des X. internationalen medizinischen Kongresses in Berlin 1890, Bd. II, Abt. 14, (Zahnheilkunde), S. 44.
9. Ranvier, de l'Endothélium du Péritoine etc. Journal de Micrographie 1891, S. 171.
10. Rutherford, On the structure and Contraction of striped muscular fibre. Verhandlungen des X. internationalen medizinischen Kongresses Bd. II, Anatomie, S. 142.
11. Retzius, G., Muskelfibrille und Sarkoplasma. Biologische Untersuchungen, Neue Folge S. 51.
12. Schäfer, E. A., On the structure of cross striated muscle. Internationale Monatschrift für Anatomie u. Physiologie, Bd. VIII, S. 177, 1891.
13. Rollet, A., Über die Streifen N (Nebenscheiben), das Sarkoplasma und die Kontraktion der quergestreiften Muskelfasern. Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. 37, S. 654, 1891.
14. Barfurth, Über Zellbrücken glatter Muskelfasern. Archiv für mikroskop. Anatomie, Bd. 38, S. 39, 1891.

15. Solger, Über Kernreihen im Myokard. Mitteilungen des naturwissenschaftlichen Vereins für Neuvorpommern u. Rügen, 1891.
16. Ranvier, Les Éléments et les Tissus du système Conjonctif. Journal de Micrographie 1889, 1890, 1891.
17. Bergonzini, Über das Vorkommen von granulierten basophilen u. acidophilen Zellen im Bindegewebe und über die Art, sie sichtbar zu machen. Anatomischer Anzeiger, Bd. VI, 1891, Nr. 20 u. 21.
18. Ballowitz, Mastzellen bei winterschlafenden Säugetieren. Anatomischer Anzeiger, Bd. VI, 1891, S. 135.
19. Ranvier, Des Clasmatoctes. Journal de Micrographie 1890, S. 103.
20. Ranvier, Transformation in vitro des cellules lymphatiques en Clasmatoctes. Journal de Micrographie 1891, S. 169.
21. Mall, Das retikuläre Gewebe und seine Beziehung zu den Bindegewebsfibrillen. Abhandlungen der mathematisch-physikalischen Klasse der Kgl. Sächsischen Akademie der Wissenschaften. Bd. XVII, Nr. 4, S. 299.
22. Stöhr, Zur Entwicklung des adenoiden Gewebes etc. S. A. aus der Festschrift zur Feier des fünfzigjährigen Doktor-Jubiläums von v. Nägeli u. v. Kölliker, herausgegeben von der Universität, dem Polytechnikum u. der Tierarzneischule zu Zürich. 1891.
23. Flemming, W., Zur Entwicklungsgeschichte der Bindegewebsfibrillen. Internationale Beiträge zur wissenschaftlichen Medizin 1891, Bd. I, S. 213.
24. Oppel, Über Gitterfasern der menschlichen Leber und Milz. Anatomischer Anzeiger Bd. VI, 1891, S. 165.
25. Wolters, Zur Kenntnis der Grundsubstanz und der Saftbahnen des Knorpels. Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. 37, S. 491, 1891.
26. Omer van der Stricht, Le développement du sang dans le foie embryonnaire. Archives de Biologie. T. XI. 1891, S. 19.
27. Foá, Neue Untersuchungen über die Bildung der Elemente des Blutes. Internationale Beiträge zur wissenschaftlichen Medizin, Bd. I, S. 479, 1891.
28. Löwit, Die Anordnung und Neubildung von Leukoblasten und Erythroblasten in den Blutzellen bildenden Organen. Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. 38, S. 524, 1891.
29. Bizzozero, Über die Blutplättchen. Internationale Beiträge zur wissenschaftlichen Medizin, Bd. I, S. 457.
30. Ziegler, Über die Beteiligung der Leukocyten an der Gewebsneubildung. Verhandlungen des X. internationalen medizinischen Kongresses zu Berlin. Bd. II, Abt. 3, S. 9.
31. Marchand, Ebenda S. 6.
32. Grawitz, Ebenda S. 9.

Die hier nicht aufgeführten Arbeiten aus dem Jahre 1891, besonders die über Nervengewebe, sollen im nächsten Bericht berücksichtigt werden.

Fasst man die allgemeine Anatomie als die Lehre von den Mischungs- und Formbestandteilen des Organismus, so gehört in ihr Bereich ebenso die chemische, wie die morphologische Zusammensetzung der Elementarteile und der Gewebe. Demgemäss hat Henle seinem berühmten Werk über allgemeine Anatomie ein Kapitel über die Grundstoffe und die Verbindungen vorausgeschickt, die sich im Organismus finden. Seine Nachfolger haben die Exkurse auf chemisches Gebiet den Lehrbüchern der Physiologie überlassen, und sich auf die Schilderung der Formbestandteile

beschränkt; das neueste Werk (1) lenkt wieder in die zuerst eröffnete Bahn ein, und berücksichtigt ebenso den Stoff, wie die Form. Es ist anzuerkennen, dass diese Art der Darstellung durchgeführt worden ist. Schiefferdecker hat den morphologischen, Kossel den chemischen Abschnitt bearbeitet, und es ist ihrer vereinten Arbeit ein einheitliches Werk zu verdanken, das den Ansprüchen des Morphologen ebenso dient, wie denen des physiologischen Chemikers. Es wird im ersten Kapitel die Zelle anatomisch, im zweiten Kapitel die Chemie der Zelle behandelt; die Gewebe sind nach demselben Modus dargestellt und es schliesst die vorliegende Lieferung mit der Chemie der Lymphe und des Chylus ab. Als Anhang zu den morphologischen Kapiteln finden sich Notizen technischer Art; ein Verzeichnis der wichtigeren morphologischen Litteratur findet sich am Schluss.

Bei jedem Gewebe ist auf die Entwicklung, ebenso auf die Altersveränderungen Rücksicht genommen; besondere Sorgfalt ist auf die Abbildungen verwandt, die gut ausgewählt und schön wiedergegeben sind.

Die Arbeiten über **Epithelien** fördern unsere Kenntnis von den sichtbaren Vorgängen bei der Resorption und der Sekretion; die Resorption wurde an Darmepithelien von Tieren studiert, die mit Fett gefüttert waren. Krehl (Ein Beitrag zur Fettresorption, Archiv für Anatomie und Physiologie, anatomische Abteilung. 1890. S. 97) hatte beobachtet, dass in den Epithelzellen des Darmes eines hungernden Frosches sich dicht gedrängte, gleichmässig verteilte Körnchen vorfinden, die man durch Färbung mit Säurefuchsin sichtbar machen kann; sie entsprechen den „Granula“ von Altmann. Diese Granula erscheinen, wenn man das Tier mit Fett füttert, und den Darm in Kali bichrom. mit Osmiumzusatz fixiert, zum Teil grau, zum Teil schwärzlich; je längere Zeit nach der Fütterung verstrichen ist, desto grösser ist die Anzahl der schwarzen Körnchen. Die graue oder schwarze Färbung wird bewirkt durch einen Mantel von Fett, den die Granula bekommen; es ist aber wie Krehl annimmt, das Fett nicht einfach resorbiert, etwa in Tropfenform, sondern erst in den Epithelzellen durch Synthese gebildet worden, aus denjenigen Stoffen, die durch Verseifung des verfütterten Fettes im Darm des Frosches entstanden, und in gelöster Form von den Epithelzellen aufgenommen sind. Die Granula würden die Oberflächen bieten, auf die sich die kleinen Mengen von Fett in der Masse niederschlugen, wie sie durch die lebendige Thätigkeit der Zelle gebildet würden. Das centrale Granulum innerhalb einer grauen oder schwarzen Fettkugel konnte Krehl durch Färbung in Fuchsin nachweisen.

Auch Nicolas (4) schliesst sich der Ansicht an, dass die Epithelzellen des Dünndarms aus resorbierten Lösungen von Seife, Glycerin und Fettsäuren wieder Fett synthetisch darstellen. Es sollen die Fetttropfen sich auf der Oberfläche kugliger Gebilde niederschlagen, die in den Zellen des hungernden Tieres vorhanden sind und ein durch Safranin färbbares Körnchen enthalten. Aber diese körnigen Zelleinschlüsse sind nicht identisch mit den Granula von Altmann. Sie sind nicht Organe der Zelle, sondern Sekrete, Produkte des Protoplasma, deren Entstehung bei Amphibien (Triton, Frosch) und Reptilien (Lacerta) verfolgt werden kann. Sie haben die Form kleiner, von einem hellen Hof umgebener Kugeln, und sind unregelmässig im distalen Abschnitt der Epithelzelle, zwischen Stäbchensaum und Kern, verstreut. Ihre Anzahl nimmt zu, wenn man das Tier mit Pilokarpin vergiftet.

Nicht nur im Epithelüberzug der Darmzotten kommen derartige Körnchen vor; sie finden sich auch in Zellen innerhalb der Lieberkühnschen Drüsen (bei der Maus z. B.). Sie zeigen, wenn sie grösser sind, einen geschichteten Bau, und liegen oft nahe dem Kern. Da sie mit Safranin färbbar sind, kann man sie für Produkte des Kerns halten, und als „Nebenkerne“ auffassen, wie Ogata bei den Zellen des Pankreas gethan hat.

Über Bereitung und Ausstossung des Sekrets durch Drüsenzellen berichten Nicolas (5), van Gehuchten (3), v. Seiller (6). Nicolas studierte die Drüsenzellen in der Urniere von Säugerembryonen, van Gehuchten im Mitteldarm einer Dipterenlarve (*Ptychoptera contaminata*), v. Seiller an Becherzellen in der Zunge von *Anguis* und *Pseudopus*. Man muss den Begriff „Thätigkeit“ bei Drüsenzellen weiter fassen, als gewöhnlich geschieht; die Zelle ist thätig, so lange sie ihr Sekret bereitet, aufgespeichert hält, und wenn sie es aussösst; auf die Ausstossung kann eine kurze Ruhe der Zelle folgen.

Der Vorgang der Sekretausstossung ist am besten sichtbar, ebenso das Stadium, in dem die Zelle maximal angefüllt ist; beides aber sind Phasen der Zellsekretion.

In der Urniere der Säuger schliesst sich an die Kapsel des Glomerulus ein gewundener, weiter Abschnitt an, der mit dunklem Cylinderepithel ausgekleidet ist; ein engerer, mit hellem Epithel versehener Abschnitt verbindet denselben mit dem Wolff'schen Gang. Man findet die Bereitung und Ausstossung des Sekrets im Bereiche des dunkeln wie des hellen Epithels. Es tragen die Zellen des dunkeln Epithels einen deutlichen Bürstensaum; das Zellprotoplasma ist von unregelmässig verteilten Vakuolen durchsetzt, in denen helles Sekret liegt. Diese Vakuolen vergrössern sich,

rücken nach dem freien Ende der Zelle hin, und bewirken, dass die Zelle sich in das Lumen des Kanälchens hinein vorwölbt. Dann treten Sekretropfen durch den Bürstensaum hindurch und fallen in das Lumen; nach der Grösse der Tropfen richtet sich die Öffnung im Bürstensaum, die ihn passieren lässt, und wenn grosse Tropfen austreten, so sieht man den Bürstensaum nur an den Seitenflächen der secernierenden Zelle. An der Sekretion selbst ist der Bürstensaum ganz unbeteiligt; leere Zellen zeigen ihn am deutlichsten.

Die Sekrettropfen liegen im Lumen der gewundenen Kanälchen, die Härtung des Präparats erhält sie als Kugeln verschiedener Grösse, und Färbungen mit Kernschwarz oder Krystallviolett zeigen, dass die Tropfen von einem feinen Netzwerk durchsetzt sind. Sie wären also als Stücke des Zellenleibes aufzufassen, die mit Sekret durchtränkt ausgestossen worden sind.

Die Ansammlung des Sekrets in Tropfenform und die Ausstossung der Tropfen aus den Epithelzellen des Darmes der Larve von *Ptychoptera contaminata* geschehen auf ganz ähnliche Weise, wie van Gehuchten angiebt.

Die secernierenden Zellen gehen nicht zu Grunde, sondern bereiten neues Sekret. Das gleiche ist der Fall bei den Becherzellen, die man im Epithel der Zunge von Amphibien zahlreich antrifft (6). Sie entstehen durch Umwandlung des Protoplasmas gewöhnlicher Cylinderzellen in Mucinogen; man sieht dabei die feinen Körnchen des Protoplasmas quellen, zu grösseren, unregelmässigen Massen zusammenfliessen, endlich homogen werden. Das Sekret wird ausgestossen, und neues von dem erhaltenen Protoplasma der Zelle gebildet.

Kaiser (7) fand gelegentlich einer Untersuchung über die Nervenendigung im Epithel der *Cristae* und *Maculae acusticae*, dass die Inter-cellularräume, die zwischen den Zellen des Sinnesepithels sich vorfinden, in offener Verbindung stehen mit flachen Spalten, die innerhalb der bindegewebigen Grundlage des Epithels vorhanden sind. Man kann den Nachweis davon durch Behandlung mit Kali bichrom und Osmium und Einlegen in Lösung von Argent. nitr. führen; die Spalten wie die Inter-cellularräume werden durch den gebildeten Niederschlag von Chromsilber deutlich gemacht.

Andrews (8) wendet sich gegen die Annahme, dass die Schmelzprismen durch Verkalkung der verlängerten Zellen der inneren Lage des Schmelzorgans entstanden. Er ist der Meinung, der Schmelz entstehe durch Verkalkung eines aus den Schmelzzellen ausgestossenen Sekretes.

In den Zellen der inneren Lage des Schmelzorgans treten Körnchen auf, die zuerst in dem Abschnitt der Zelle liegen, der dem Dentin zugewandt ist. Diese Körnchen werden ausgestossen, geraten in eine Protoplasmaschicht hinein, die der Oberfläche des Dentins aufliegt, und treten zu kugeligen Massen zusammen. Später gruppieren sich diese zu Säulen und durch deren Verkalkung entstehen die Schmelzprismen.

Ranvier (9) fand Interellularbrücken bei einschichtigem Plattenepithel. Wenn man das Bauchfell mit 1% Lösung von Osmiumsäure fixiert, in Wasser abspült und mit Methylviolett 3 B färbt, so sieht man von dem Protoplasma um jeden Zellkern herum Stränge ausgehen, die mit denen benachbarter Zellen zusammenfliessen. So stehen alle Zellen in direkter Verbindung. Die Zellgrenzen, die man durch Silber darstellt, gehören einer die freie Fläche der Zelle bekleidenden Kutikula an.

Muskelgewebe. Die eingehenden Untersuchungen von Rollet (Wiener Denkschriften, Bd. 49, Bd. 51, 1885 und 1886) hatten gezeigt, dass diejenige Darstellung der quergestreiften Muskeln begründet sei, die eine jede Muskelfaser aus dem Sarkolemm, den quergestreiften, zu Muskelsäulchen vereinigten Fibrillen, und aus dem kernführenden, die Muskelsäulchen umhüllenden Sarkoplasma bestehen lässt. Die leichte Veränderlichkeit der quergestreiften Substanz in verdünnten Säuren war eingehend untersucht, und es hatte sich ergeben, dass darin die Muskelsäulchen homogen werden und sich aufhellen, wobei die doppelt brechende (anisotrope) Substanz stärker aufquillt als die isotrope, einfach brechende. Das Sarkoplasma wird bei Einwirkung verdünnter Säure dunkel, und erscheint in Form eines Netzwerkes, dessen Knoten da liegen, wo die Muskelsäulchen am wenigsten gequollen sind, also in der isotropen Substanz. Die Knoten bilden quere Reihen, und sind durch Längsfäden verbunden. Durch Behandlung mit Goldchlorid lässt sich das Sarkoplasmanetz färben, während die Muskelsäulchen die Färbung nicht annehmen.

Das einzige Reagens, das die Muskelsäulchen so erhält wie sie in der lebenden Faser erscheinen, ist der Alkohol. Die in Alkohol gehärteten Muskelfasern erlauben eine Isolierung der Muskelsäulchen, und es tritt deren Querstreifung, bewirkt durch Aufeinanderfolge verschieden stark das Licht brechender Schichten, deutlich hervor.

Bei den Muskelsäulchen vieler Arthropoden (Beinmuskeln und Thoraxmuskeln) folgen aufeinander die Schichten Q (anisotrop), J (isotrop), N (anisotrop), E (isotrop), Z (anisotrop), E, N, J, Q. Der Streifen N kann fehlen, so dass E und J zu einer einzigen Schichte zusammenfliessen. Die

Schichte Q bildet das dunkle Querband der Muskelfaser, die Schichten J, E, Z, E, J bilden das helle Querband, das durch die dunkle Linie Z geteilt erscheint.

Durch Färbung mit Hämatoxylin lassen sich die anisotropen Schichten darstellen, und die isotropen Schichten nehmen die Farbe nicht an. Es zeigt sich dabei deutlich, dass alle Schichten in den Muskelsäulchen selbst liegen; die gefärbten Partien bilden in der Schichte Q parallele Längsstreifen, und in den Schichten N und Z nebeneinander liegende Körner. Das deutet darauf hin, dass die Muskelsäulchen aus parallelen, dicht aneinanderliegenden Fibrillen bestehen, die durch wenig Sarkoplasma zum Säulchen verbunden sind. Die Körner der Schichten N und Z liegen in der Verlängerung der Stäbchen in der Schichte Q. Man darf diese Körner die anisotrop sind, nicht verwechseln mit den isotropen Körnern, welche an dem gleichen Abschnitt der Muskelsäulchen, in dem hellen Querbande, nach Einwirkung von Säuren auftreten, und dem Sarkoplasma angehören. Die vorstehende Schilderung gilt für die Muskelfasern im Zustande der Erschlaffung.

Es sind gegen diese Darstellung Rollet's in mehreren Punkten Einwürfe erhoben; sie beziehen sich 1. auf die Existenz der Nebenscheiben; 2. auf die Existenz der Fibrillen; 3. auf den Bau der Muskelsäulchen im ganzen. G. Retzius (10) und E. A. Schäfer (11) bestreiten, dass die Körnchen, die man als Nebenscheiben (N) bezeichnet, in den Muskelsäulchen selbst liegen; sie behaupten, dass die Nebenscheiben dem Sarkoplasma angehören, und dass die Körnchen, die die Nebenscheibe bilden, in den Zwischenräumen zwischen den Muskelsäulchen gelegen sind. Rollet (12) widerlegt diese Einwürfe durch die Untersuchung der Muskelsäulchen im polarisierten Licht; man erkennt bei Orientierung der Muskelfasern auf einer Gipsplatte und Beleuchtung durch spektral zerlegtes Licht (bei Anwendung des Spektro-Polarisators), dass alle anisotropen Schichten, Q, N, Z, in den gleichen Linien liegen, und dass sie durch regelmässige Abstände von einander getrennt erscheinen. Nur muss angenommen werden, dass der Streifen N kein wesentliches Element des Muskelsäulchens ist, da er bei vielen Arthropoden fehlt.

Schäfer (11) giebt die Existenz von Muskelsäulchen zu, die durch Sarkoplasma von einander getrennt, und durch das Sarkolemm zu Fasern vereinigt werden; aber er ist nicht der Meinung, dass diese Säulchen in Fibrillen spaltbar sind. Was die Beobachter, und auch Rollet, als „Fibrillen“ bezeichnen, seien kleine Muskelsäulchen, die im Arthropodenmuskel oft zu platten Bündeln vereinigt vorkämen. Das Muskelsäulchen

ist das letzte Element der Muskelfaser. Es ist aber, nach Untersuchungen an den Flügelmuskeln und auch an Beinmuskeln von Arthropoden, die übereinstimmend gebaut sind, etwas anders gebaut, als Rollet angiebt. Schäfer betrachtet das Muskelsäulchen als bestehend aus einer Reihe von Segmenten, die von einem Streifen Z zum nächsten reichen. Die Mitte des Segments wird durch das dunkle Querband Q eingenommen; den Endflächen von Q liegt helle, halbflüssige Substanz auf (J + E) und die Endfläche des Segments selbst, Z, ist eine Membran, und die Fortsetzung einer Hülle, welche das Muskelsäulchen umschliesst. Diese Fortsetzungen Z würden den von der Hülle umgebenen Raum in gleich grosse Kästchen zerlegen.

Diese Theorie ist bereits vor Jahren von Krause aufgestellt worden. Was Schäfer hinzufügt, ist die Angabe, dass das dunkle Querband Q von parallelen Kanälchen durchbohrt wird, die parallel der Längsachse des Muskelkästchens verlaufen. Die Existenz dieser Kanälchen erklärt die Angabe, dass die Schichte Q aus parallelen Stäbchen zusammengesetzt sei. Innerhalb der Kanälchen befindet sich immer ein Teil der hellen Substanz, die die Enden der dunkeln Querscheibe bespült; im Zustand der Kontraktion tritt sie mehr in die Kanälchen, als im Zustande der Ruhe, und darum nähern sich die dunkeln Querscheiben einander, wenn die Muskelfaser kontrahiert ist.

An Hypothesen mangelt es in der Darstellung von Schäfer nicht; zuerst ist es Hypothese, dass die Muskelsegmente Kästchen seien, die allseitig von einer Membran umgeben sind; dann ist es Hypothese, dass die helle Substanz, die Schichten J und E, in halbflüssigem Zustande sich befinden, und dass sie in die dunkle Querscheibe Q eindringen. Eine Membran, die das Muskelsäulchen einhüllt, ist auf keine Weise von Schäfer nachgewiesen; der Nachweis ist nicht einmal versucht worden. Es ignoriert Schäfer, der nur an Muskelfasern beobachtete, die nach Härtung in Alkohol mit Goldchlorid gefärbt waren, die Ergebnisse, die andere Behandlungsweisen der Muskelfaser liefern, und er berücksichtigt es nicht, dass die Schicht Z anisotrop ist, und bei Betrachtung im polarisierten Licht, wie nach Färbung als Reihe von Körnchen erscheint, und dass die Darstellung des Sarkoplasmas durch Einwirkung verdünnter Säuren eine Zerlegung der isotropen Schichte des Muskelsäulchens in nebeneinander gelegene Segmente ergibt, die durch Sarkoplasmakörner von einander getrennt werden. Die fibrilläre Struktur prägt sich auch in der isotropen Substanz aus.

Auch eine Erklärung der optischen Erscheinungen bei der Muskel-

kontraktion verspricht die Anschauung von Schäfer zu geben. Es ist seit den Untersuchungen von Flögel, Merkel und Engelmann bekannt, dass die Streifung des kontrahierten Muskels derjenigen Querstreifung nicht entspricht, die die ruhende Muskelfaser zeigt. Wenn eine Muskelfaser sich kontrahiert, so wird sie homogen, und erscheint auf der Höhe der Kontraktion wieder quergestreift, aber die dunkeln Streifen liegen da, wo im Ruhezustande die hellen Streifen waren, und umgekehrt. Die dunkeln „Kontraktionsstreifen“ sind isotrop; die hellen Streifen dazwischen sind anisotrop; das Brechungsvermögen der einzelnen Abteilungen der Muskelfaser hat sich nicht geändert, nur das Aussehen. Rollet (12) hat gefunden, dass bei kontrahierter Muskelfaser die dunkel aussehenden Partien sich mit Goldchlorid, oder mit Hämatoxylin dunkel färben, dass man also hier die isotropen Schichten mit den Mitteln darstellt, die bei erschlaffter Faser die anisotrope Substanz kenntlich machen.

Es sind also Veränderungen der Segmente der Muskelsäulchen selbst, welche die Kontraktion begleiten. Aber Schäfer hält dafür, dass die dunkeln Streifen, die die kontrahierte Muskelfaser zeigt, entstehen durch Anhäufung von Sarkoplasma, zwischen solchen Partien der Muskelsäulchen, die bei der Kontraktion dünn bleiben. Es geht, nach Schäfer, die Kontraktion vor sich durch Ansaugen der isotropen Substanz in die Kanälchen, die die anisotropen Scheiben durchsetzen; die anisotropen Scheiben werden dicker, und rücken einander näher; dann muss das Sarkoplasma ausweichen und sich zwischen den Muskelsäulchen da ansammeln, wo keine Verdickung stattfindet, also den Enden der Muskelkästchen entsprechend. Wäre diese Erklärung zutreffend, so müsste die quergestreifte kontrahierte Muskelfaser gleichmässig dunkel aussehen; in der Mitte der Segmente, wegen der dunkeln Querscheiben, und an den Enden, wegen des zusammengedrängten Sarkoplasma. Das ist nun nicht der Fall. Schäfer erwägt nicht, dass nicht nur die im erschlafften Zustande der Muskelfaser hell erscheinenden Streifen dunkel werden, wenn die Faser kontrahiert ist, sondern dass auch die vorher dunkeln Streifen hell werden; es geht daraus aber hervor, dass es sich um Veränderungen handelt, die nicht das Sarkoplasma betreffen, sondern die an den Muskelsäulchen selbst ablaufen. Diese Ansicht hat auch Rutherford (9) bestimmt ausgesprochen.

Die wachsende embryonale Muskelzelle ist ein Cylinder, dessen Mantelschicht in die quergestreiften Muskelsäulchen zerfallen ist, während die Achse eingenommen wird durch homogene Substanz, den Rest des Protoplasma der Muskelzelle, in der viele Kerne liegen. In der wachsenden embryonalen quergestreiften Muskelzelle also liegen viele Kerne, in einer

Reihe hintereinander. Ähnliche Verhältnisse fand Solger (15) im Herzmuskel junger Schweine. Bei zahlreichen Zellen wurde die Mitte der Zelle durch einen cylindrischen Kanal eingenommen, in dem eine Kernreihe lag, 6—18 Stück. Neben kürzeren waren längere Kerne vertreten; die kürzeren fand Solger zuweilen durch Fäden verbunden. Deshalb ist er geneigt, die Reihe entstanden zu denken durch amitotische Teilung eines Kerns; er lässt aber unentschieden, ob diese Kernvermehrung von einem Wachstum der Zelle veranlasst wird, oder ob die Zelle während derselben ihre Dimensionen nicht ändert.

Barfurth (14) beschreibt die Verbindungen der glatten Muskelzellen mit einander folgendermassen: „An der Oberfläche der glatten Muskelspindeln erheben sich langgestreckte Leisten, die mit entsprechenden Bildungen anstossender Muskelfasern direkt zusammenstossen; zwischen ihnen liegen langgestreckte, anastomosierende Interzellularräume, die ein vielfach verzweigtes Kanalsystem darstellen. Die Kittsubstanz zwischen den Muskelfasern ist sehr reduziert und kleidet in dünner Schicht die Interzellulargänge aus.“

Bei jungen Tieren sind diese Längsleisten, die auf Querschnitten wie Stäbchen erscheinen, welche die Zellen verbinden, noch nicht zu sehen; die Zellen werden durch Kittsubstanz mit einander verbunden.

2—3 Stunden nach der Fütterung sind bei erwachsenen Tieren die Zellbrücken am deutlichsten, also die Interzellularräume am weitesten, was wohl darauf zurückzuführen ist, dass um diese Zeit der Lymphstrom in der Darmwand am stärksten fliesst.

Die Zellbrücken fehlen den ganz dünnen, wie den von reichlichen Bindegewebszügen durchsetzten Muskelhäuten, weil in beiden besondere intercellulare Gänge für den Lymphstrom nicht erforderlich sind.

Bindesubstanzen. Die Vorlesungen, die Ranvier (16) über die Gruppe der Bindesubstanzen im Winter 1888/89 am Collège de France gehalten hat, sind von Dr. Pelletan stenographisch aufgezeichnet und werden im Journal de Micrographie seit 1888 veröffentlicht. Diejenigen Abschnitte, die die Jahrgänge 1889, 90, 91 gebracht haben, behandeln den Bau der Kornea, der Sehnen und Fascien; sie besprechen mit besonderer Ausführlichkeit die Knorpelbildungen in Sehnen, wie sie bei Amphibien und besonders bei Vögeln sich vorfinden. Ranvier hat diejenigen Punkte eingehend untersucht, die die Gemeinsamkeit des Bauplans der Gewebe der Bindesubstanzgruppe erkennen lassen; die Zellen, die Richtung der Fibrillenzüge, ihre Einwirkung auf die Form der Zellen, und die Beschaf-

fenheit der Hülle, welche die Sehnenbündel umgiebt, sind genau besprochen. Die in den Sehnen auftretenden Knorpelbildungen sind einer gründlichen Untersuchung gewürdigt, und besonders bei dieser, wie auch bei der Untersuchung der Hornhautzellen, tritt die Methode Ranvier's glänzend hervor, die erschöpfende Verwendung weniger, einfach zu handhabender, aber eine saubere Technik heischender Mittel der Untersuchung.

Die Zellen der Hornhaut zerfallen in zwei Typen; sie sind gestaltet wie die Knochenkörperchen, „type corpusculaire“, und senden die Ausläufer von den Flächen aus, oder sie sind platte Zellen, deren Ausläufer sämtlich in derselben Ebene liegen (type membraniforme).

Der korpuskuläre Typus ist vertreten bei Fröschen, Vögeln, Ochs, Pferd, der membranöse bei Selachiern, Ratten, Kaninchen, Menschen. Die Zellen stellte Ranvier entweder durch Silber dar nach der Methode von Coccus; die Kornea wird mit Argent. nitric. in Substanz bestrichen, dann in Wasser gelegt und durch Schaben vom Epithel befreit. Die Zellen treten dann als helle Gebilde hervor. Oder es färbt Ranvier die Zellen durch Behandlung der Kornea mit 1% Lösung von Goldchlorid 5 Minuten lang, und Reduktion in angesäuertem Wasser. Noch besser ist folgendes Verfahren: eine einprozentige Lösung von Goldchlorid wird mit Ameisensäure (dem vierten oder fünften Teile ihres Volumens) gekocht; wenn die Lösung erkaltet ist, bringt man kleine Stückchen des zu behandelnden Objekts in eine 1% Lösung von Goldchlorid und fügt die erste Lösung tropfenweise hinzu. Nach 10 Minuten nimmt man das Objekt heraus, spült in destillirtem Wasser ab und bringt es zur Reduktion in eine 25% Lösung von Ameisensäure auf 12 Stunden ins Dunkle.

In der feuchten Kammer treten an der frischen Kornea die Zellen nach einigen Stunden hervor.

Die Zellen liegen im Innern der Lamellen, und zwischen je zwei Lamellen; sie zeigen Druckleisten, deren Richtung mit der der Fibrillen zusammenfällt, zwischen denen die Zellen liegen. Die Druckleisten der intralamellären Zellen haben sämtlich die gleiche Richtung; die der interlamellären Zellen kreuzen sich unter rechten Winkeln. Die Fortsätze der Hornhautzellen berühren einander, und sind an der Berührungsstelle öfters durch eine Kittsubstanz verbunden.

Es nimmt Ranvier eine direkte Berührung der Zellen und der Fibrillen in der Kornea an; er ist nicht der Meinung, dass die Zellen in Hohlräumen einer „Kittsubstanz“ gelegen seien. Was durch den Silberniederschlag geschwärzt wird, ist eiweisshaltiges Plasma, das zwischen den Lamellen Lagen bildet.

Eine Kontraktilität der Hornhautzellen hat Ranvier ebensowenig konstatieren können, als einen Zusammenhang derselben mit Nerven.

Ganz ähnlich den fixen Zellen der Hornhaut sind die Zellen, die sich in der Fascia lata des Oberschenkels vom Frosch finden; sie zeigen besonders die Druckleisten gerade so. Die hintere Fläche dieser Fascie begrenzt an einer Stelle einen tiefen, zwischen ihr und dem Femur gelegenen Spaltraum, der mit dem Lymphspaltensystem des Frosches zusammenhängt; der Fascie liegt aber kein ununterbrochenes Endothel an dieser Fläche auf, sondern ein Überzug verästelter Zellen, die nur vermittelst ihrer Ausläufer zusammenstossen, wie die Hornhautzellen es thun.

In den Sehnen bilden die Zellen Scheiden um die Sehnenbündel, und stossen bei jungen Tieren unmittelbar zusammen, während sie bei alten Tieren sich von einander entfernen. Jede Zelle besteht aus dem centralen, kernhaltigen Abschnitt, und davon radienartig ausgehenden langen dünnen Platten; man könnte diese als sehr ausgeprägte Druckleisten ansehen. Die Sehnenbündel haben keine andere Scheide, als die durch diese Zellen gebildete; „die sternförmigen Figuren, die wir auf dem Sehnenquerschnitt sehen, die wir durch Färbung mit Pikrokarmine oder mit Goldchlorid darstellen können, entsprechen nur den Zellen.“ Diese Ansicht findet darin eine Stütze, dass nur da die Sehnenbündel eine Hülle haben, wo die Sehnenzellen aus Platten zusammengesetzt sind; wo die Sehnenzellen rundliche Formen annehmen, z. B. in den Sesamknoten, die in die Achillessehne des Frosches eingelagert sind, fehlt den Sehnenbündeln die Hülle.

An Einlagerungen finden sich in den Sehnen knorpelige und knöcherne Partien; die Knorpel sind in Form von Knötchen besonders in den Beugeschnen des Fusses der Vögel vertreten. Es werden hier die Knorpelpartien gebildet dadurch, dass die Sehnenzellen rundliche Form annehmen, sich mit einer Kapsel umgeben, und zu Gruppen zusammentreten, während die Substanz zwischen den Zellen fibrilläre Struktur behält, aber gegen Färbemittel so reagiert wie Knorpel. Sie färbt sich in wässriger Lösung von Chinoleinblau violett. Die Zellen enthalten, wie die Knorpelzellen, Fettropfen und Glykogen nicht in Körnchen, sondern diffus im Protoplasma verteilt. Das Glykogen wird in dieser Verteilung konserviert durch Osmium, auch durch konzentrierte wässrige Lösung von Pikrinsäure; es bleibt darauf durch Jod nachweisbar. Der Glykogengehalt der Knorpelzellen ist wechselnd; es bedarf immer einer gewissen Menge von Glykogen, um die Färbung mit Jod zu gestatten.

Wenn nun auch die Identität von Sehnenzellen und Knorpelzellen

erwiesen ist: wie kommt es zur Ausbildung der Knorpelkapsel? Ranvier findet, dass das Protoplasma der Sehnenzellen sich in Pikrokarmin rot färbt und in angesäuertem Glycerin (100 Glycerin, 1 Ameisensäure) die Farbe nicht abgibt. An der Übergangsstelle der Sehne in die knorpelige Einlagerung findet sich um die Knorpelkapseln herum ein rot gefärbter Hof; über die Knorpelkapsel selbst laufen der Länge nach Leisten herüber. Diese Leisten sind die freien Kanten der Platten, welche von den Sehnenzellen ausgehen; die Knorpelkapsel hat sich innerhalb der vergrößerten Sehnenzelle gebildet, und die peripheren Abschnitte der Zellplatten sind ausserhalb der Kapsel verblieben.

Um die Plasmazellen des Bindegewebes darzustellen, empfiehlt Bergonzini (17) Färbung durch ein Gemisch dreier Farben, einer basischen und zwei sauren; es werden je 0,2 g von Methylgrün, saurem Fuchsin (Weigert) und Goldorange (Griesbach) in je 100 ccm destilliertem Wasser gelöst; ein Teil der roten Lösung wird mit zwei Teilen der grünen und zwei Teilen der gelben gemischt, das ganze durch Baumwolle filtriert. Die mit absolutem Alkohol oder mit Sublimat fixierten Gewebe werden 3—4 Minuten in der Farbe gelassen, in Wasser abgespült, und in Alkohol absolut. entwässert. Es zeigen sich viele Zellen grün, andere rot, andere orange gefärbt, was der Annahme widerspricht, dass die Plasmazellen durch basische Farbstoffe allein darstellbar wären.

Ballowitz (18) ist gegen die Bezeichnung der genannten Gebilde als „Mastzellen“ aufgetreten; er fand, dass sie bei Fledermäusen zu Anfang des Winterschlafes, wo diese Tiere sehr fett sind, in eben derselben Häufigkeit und Grösse gefunden werden, als am Ende des Winters, wo die Tiere sehr stark abgemagert sind. Da die Plasmazellen sich nicht verändert haben, ist nicht anzunehmen, dass sie da vorzugsweise auftreten, wo eine Übernährung der Gewebe vorliegt.

Meines Erachtens darf man aus dieser Beobachtung nur folgern, dass die Mastzellen einmal assimiliertes Material schwer wieder abgeben, auch im Hungerzustande, möglich bleibt immer, dass sie ihren Stoffwechsel unterhalten mit Hilfe des Nährmaterials, das die im Hungerzustande zerfallenden Gewebe bereit stellen.

Ranvier (19, 20) hatte eine den Plasmazellen nahe stehende Art von Bindegewebszellen im Gewebe seröser Membranen (groses Netz der Säuger, Mesenterium der Amphibien) aufgefunden und als „Clasmatocyten“ benannt. Man findet sie, wenn man Stücke dieser Membranen mit 1% Osmiumsäure fixiert, und mit sehr verdünnter Lösung von Methylviolett 5 B färbt. Es sind grosse, spindelförmige Zellen, die Fortsätze treiben; die Fortsätze sind

von ungleicher Dicke, und die dicken Stellen derselben erscheinen, wie der Zellenleib, körnig. Einzelne Abschnitte dieser Zellen können sich vom Zelleibe abschnüren, und in der Nachbarschaft desselben, als körnige Haufen, liegen bleiben.

Sie sollen aus Leukocyten entstehen, die in das Bindegewebe einwandern, unbeweglich werden, wachsen und Fortsätze treiben. Zur Stütze dieser Annahme führt Ranvier die Beobachtung an, dass in der feuchten Kammer Leukocyten bei 25° C. unbeweglich werden, auf den Boden der Kammer sich ausbreiten und Fortsätze treiben. Diese Beobachtung giebt aber doch keinen Aufschluss über die Veränderungen, die Leukocyten im lebenden Gewebe eingehen; und so lange nicht durch direkte Beobachtung die Genese der „Clasmatocyten“ festgestellt ist, bleibt ihre Herkunft aus Leukocyten genau so unbekannt, wie sie vor der erwähnten „Züchtung“ durch Ranvier war.

Das Verhalten der Fasern des elastischen Gewebes, des fibrillären und des retikulären Bindegewebes in chemischer Hinsicht ist von Mall (21) einer eingehenden Untersuchung unterzogen worden. Seine Studien bringen neue Aufschlüsse über den Bau der elastischen Platten, und erlauben eine differentielle Diagnose zwischen elastischem Gewebe einerseits, Bindegewebe und retikuliertem Gewebe andererseits auf Grund chemischer Reaktionen zu stellen. Die elastischen Platten bestehen, wie die elastischen Fasern, aus einer Hülle und einem Inhalt, die Hülle widersteht kurzem Kochen in Essigsäure und in konzentrierter Salzsäure, während der Inhalt dabei gelöst wird; dem Kochen in 5—10% Kalilauge widersteht die Hülle ebenfalls. Die Hülle lässt sich, nachdem sie auf die erwähnte Weise isoliert hergestellt ist, in Magentarot oder in Pikrokarmine färben und sichtbar machen; man erkennt, wenn man elastische Platten derart behandelt, dass die Löcher derselben nur scheinbar sind, und dass ihnen entsprechend der Inhalt, nicht aber die Hülle fehlt.

Das fibrilläre und retikuläre Bindegewebe unterscheidet sich vom elastischen Gewebe auch durch sein Verhalten gegen Pankreatin (Trypsin).

Elastisches Gewebe wird in Pankreatin verdaut, retikuläres und fibrilläres Bindegewebe aber nicht.

Fibrilläres und retikuläres Bindegewebe lösen sich in kochenden verdünnten Säuren und verdünnter kochender Kalilauge, elastisches Gewebe aber nicht.

Durch Verdauen in Pankreatin kann man also das elastische Gewebe, durch Kochen in verdünnten Säuren das Bindegewebe entfernen.

Verdaulich in Pankreatin wird fibrilläres und retikuläres Bindegewebe erst durch Kochen.

Gegen verdünnte Säuren und verdünnte Alkalien bei gewöhnlicher Temperatur und bei Siedehitze verhält sich fibrilläres Bindegewebe ähnlich wie retikuläres Gewebe; es widersteht dieses aber der Einwirkung der genannten Agentien länger, als das fibrilläre Bindegewebe.

Das retikuläre Gewebe unterscheidet sich aber dadurch vom fibrillären Gewebe, dass es beim Kochen keinen Leim giebt.

Man erhält beim Kochen keinen Leim aus der isolierten Mukosa des Darms vom Hunde, aus dem Stroma der Leberläppchen, dem Gerüst der Milz und der Lymphdrüsen, dem interstitiellen Gewebe der Nieren, der Membrana propria der Lungenalveolen; das bindegewebige Gerüst der genannten Organe bezeichnet Mall daher als „retikuläres Gewebe“. Wenn man nun Gefrierschnitte durch die erwähnten Organe in Pankreatin verdaut, mit Pikrinsäure beizt, in alkoholischer Lösung von Säurefuchsin färbt, und nach nochmaligem Aufenthalt in Pikrinsäure im Alkohol absolut. überträgt, so kann man Fasernetze gefärbt darstellen, die Mall für vorgebildete Elemente, für die Fasern seines Retikulum erklärt. In Nierenschnitten z. B. erscheint nach derartiger Behandlung ein Netzwerk mit weiten rundlichen Maschen, welche den Lumina der Nierenkanälchen entsprechen.

Dass nun Färbungen an Schnitten, die einer so eingreifenden Behandlung unterzogen sind, noch zuverlässige Bilder der wirklichen Struktur liefern, darf nur dann behauptet werden, wenn schonendere Behandlung ähnliche oder gleiche Bilder liefert. Das ist nun für Niere und Leber nicht der Fall. Man kann das Leberstroma, wie Oppel gezeigt hat, durch Behandlung mit Kali monochrom. und Argent. nitr. darstellen, in Form eines Netzwerks, das Oppel (24) als „Gitterfasern“ beschrieben hat. Es sieht bei dieser Behandlung anders aus, als auf der Abbildung von Mall (Taf. VIII) und Referent, der anlässlich seiner Studien über die Lymphbahnen der Säugetierleber (Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. 36, S. 203) das Stroma genau untersucht hat, kann nur betonen, dass die Behandlung mit chromsaurem Kali und Höllenstein das Fasernetz so darstellt, wie es Schüttelpräparate bei Gefrierschnitten des frischen Organs zeigen, dass also die Behandlung nach Mall das Netzwerk stark verändert.

Die grosse Ähnlichkeit zwischen retikulärem und fibrillärem Bindegewebe in chemischer Beziehung erklärt sich aus der Entstehung des retikulären Bindegewebes; nach den Untersuchungen, die Stöhr (22) über die Entwicklung der Zungenbälge des Menschen anstellte, bildet sich das

Netzwerk der Follikel aus Fasern des jungen fibrillären Bindegewebes. In die Räume, die zwischen den Fibrillenbündeln jungen Bindegewebes liegen, wandern von den Venen aus Leukocyten ein, bilden Haufen, und drängen die Bindegewebsbündel da auseinander, wo sie liegen. So entsteht ein Netzwerk, in dessen Maschen die Leukocyten in Haufen gelegen sind; deren Zahl vermehrt sich fortwährend, indem die sesshaft gewordenen Leukocyten durch Teilung sich vermehren, und neue aus den Gefäßen hinzukommen. Das retikuläre Gewebe entsteht durch abschnittsweise stattfindende Umwandlung fibrillären Bindegewebes, und darum geht das retikuläre Gewebe allseitig in fibrilläres Gewebe über. Es handelt sich um ein Fasernetz, nicht, wie vielfach noch angenommen wird, um ein Netz sternförmiger Zellen.

Bei der Untersuchung dünner, bindegewebiger Platten bei Salamanderlarven hat Flemming (23) in den fixen Bindegewebszellen, besonders in solchen, die in Teilung begriffen waren, Fadenstrukturen gefunden, die der Aussenschichte des Zellenleibes angehörten, und in die Ausläufer der Zellen übergehen. Sie scheinen in Verbindung zu stehen mit den feinen Fibrillen, die in der Grundsubstanz zwischen den Zellen sichtbar sind. Freilich ist eine Täuschung über den wirklichen Zusammenhang nicht ausgeschlossen, da infolge der Erhärtung eine Verklebung stattgefunden haben kann. Wäre der Zusammenhang ein wirklicher, so würde sich die Bildung der Fibrillen nicht auf die Grundsubstanz allein beschränken, sondern auch die Aussenschichte der bleibenden Zellen des Bindegewebes ergreifen, und daraus würde die Thatsache sich erklären, dass vielfach die Form der Zelloberfläche durch den Verlauf vorbeiziehender Fasern bestimmt wird, was Ranvier als Wirkung des Druckes aufgefasst hat.

Bei hyalinen Knorpeln älterer Tiere und erwachsener Menschen kann man durch Doppelfärbungen die Umgebung der Zellen anders gefärbt erhalten als die zwischenliegende Grundsubstanz. Diese erscheint dann wie ein den Knorpel in Zellterritorien scheidendes Fachwerk. Das Aussehen dieses Fachwerks ist, nach der Art der angewandten Farbstoffe, verschieden; man erhält Bilder, die wohl ähnlich, aber nicht gleich sind.

Wolters (25) hat den hyalinen Knorpel mit Hämatoxylin und Pikrinsäure behandelt; dadurch erscheinen um die Knorpelzellen herum blau gefärbte Höfe, die durch gelbe Streifen mit einander in Verbindung gesetzt werden. Die Streifen erscheinen auf Durchschnitten, die in verschiedenen Richtungen geführt werden, gleich. Wenn man Schnitte frischer Knorpel mit Äther oder Kollodium behandelt, so treten ähnliche Streifensysteme auf.

Wolters ist nun geneigt, die gelb gefärbten Streifen für Partien der Grundsubstanz zu halten, die für gewöhnlich stärker mit Flüssigkeit durchtränkt sind, und als Saftbahnen fungieren. Es muss aber diese Vermutung durch weitere Untersuchungen gestützt werden.

Blut und Gefässe. Wenn das Blut und die Gefässanlagen im Embryo auftreten, findet man nur eine Zellart im Innern der Gefässe vor; die Zellen derselben entwickeln Hämoglobin in ihrem Protoplasma, und müssen dann als „rote Blutzellen“ bezeichnet werden. Mit dem Auftreten des Hämoglobins nimmt die Blutzelle bei Vögeln die charakteristische, elliptische Form an. Die Vermehrung der roten Blutzellen erfolgt durch mitotische Teilung; sie vollzieht sich anfangs überall im Innern der Gefässe, später nur innerhalb des Gefässgebiets einzelner Organe. Den Anstoss zu dieser Lokalisation der Bildung neuer Blutkörperchen giebt, nach den Untersuchungen von Omer van der Stricht (26) das Auftreten der Leber. Man kann sich bei Tieren, deren fertige Blutzellen elliptisch sind, davon überzeugen, dass die Zellen, die junge Blutzellen liefern, runde Zellen sind, mit homogenem Protoplasma und grossem rundem Kern, der im Stadium der Ruhe ein Chromatinnetz aufweist. Es sind diese Zellen von Löwit Erythroblasten benannt worden.

Die Erythroblasten enthalten öfters Hämoglobin in ihrem Protoplasma, aber sie können auch frei von Hämoglobin gefunden werden; dann erlaubt die Struktur des Kerns, sie von kleinen Leukocyten zu unterscheiden. Die Kapillaren der Leberanlage sind bei den Embryonen der Säuger (Kaninchen, Meerschweinchen, Maus, Rind, Schwein, Hund, Schaf, Maulwurf, Mensch sind untersucht) mit Ausbuchtungen besetzt, die in die Balken der Leber hineinragen. In diesen Ausbuchtungen, die die Anlagen des intralobulären Kapillarsystems sind, liegen die Erythroblasten, und vermehren sich lebhaft durch mitotische Teilung. Ihre Produkte, die neugebildeten Blutzellen, gelangen in das strömende Blut; sie werden dadurch zu den eigentlichen roten Blutzellen, dass der Kern homogen wird, an den Rand der Zelle rückt, austritt, und im strömenden Blut in Stücke zerfällt. Der zerfallende Kern kann von weissen Blutzellen, Endothelien der Gefässe, oder von Riesenzellen aufgenommen werden, die ebenfalls im Gefässsystem der Leber angetroffen werden. Da die im Zerfall begriffenen Kerne, sowie die Stücke* davon sich intensiv in Safranin färben, kann man sie leicht im Innern anderer Zellen nachweisen; und es kann die Deutung versucht werden, als seien die gefressenen Kernstücke Sprossen des Kerns derjenigen Zelle, in der sie gerade liegen.

Foà (27) hat diese Deutung aufrecht erhalten. Er ist der Ansicht,

dass es sich wirklich um Kernsprossung handelt, und dass auf die Kernsprossung Zerfall der Zelle in kernhaltige Stücke folgt, welche zu roten Blutzellen werden. Neben diesen, durch Knospung entstandenen roten Blutzellen finden sich andere, die aus Erythroblasten durch indirekte Teilung hervorgegangen sind; die roten Blutzellen hätten also verschiedene Quellen.

Zur Stütze dieser Theorie hat Foà Untersuchungen angestellt an Embryonen und erwachsenen Tieren; bei allen wurde das kreisende Blut untersucht, sowie Knochenmark, Milz und Leber. Um bei erwachsenen Tieren Blutbildungsstadien zu erhalten, wurde den Versuchstieren wiederholt Blut entzogen. Zur Färbung der Schnitte ist ein Gemisch von Safranin und Hämatoxylin verwendet worden. Foà glaubt, nach dem Verhalten gegen Farbstoffe verschiedene Kernarten unterscheiden zu können, und nach diesen verschiedene Zellarten; die Voraussetzung dabei ist, dass die Färbung des Kern eine chemische Reaktion sei.

Referent weiss wohl, dass diese Annahme vielfach gemacht wird; er weiss aber nicht warum. Die Kerne färben sich auf gleiche Weise mit den verschiedensten Farbstoffen; sie geben den Farbstoff unverändert wieder her, und auf der Extrahierbarkeit der Farbe beruhen die feinen Differenzierungen der einzelnen Strukturelemente beim Färbungsverfahren. Läge eine chemische Verbindung vor, so wäre die Extrahierung der Farbe, ohne jegliche sonstige Änderung nicht zu erklären. So leicht zerfallen chemische Verbindungen nicht. Bei einzelnen chemischen Prozessen entstehen allerdings Färbungen, oder es verschwinden solche. Beim Zusammenbringen von chromsauren Salzen und Lösungen von Argent. nitr. entsteht eine chemische Verbindung, welche feinste Fasern und Nerven färbt. Aber diese Färbung lässt sich auch nicht extrahieren. Auch durch Behandlung mit Indigkarmin und Oxalsäure kann man die roten Blutzellen färben, indem das Hämoglobin grün wird. Das ist eine Färbung durch chemische Reaktion. In diese Kategorie gehören die Erscheinungen nicht, welche bei Behandlung eines Gewebstückes mit einem Farbengemisch, mag es gleichzeitig oder nacheinander einwirken, auftreten, dass nämlich einzelne Zellen diese, andere jene Farbe bei Extraktion länger festhalten. Sie geben, wenn man nur lange genug extrahiert, die Farbe unverändert wieder her — ein Beweis, dass die Farbe nicht in eine chemische Verbindung eingegangen war.

Wenn Anilinfarbstoffe chemisch sich verändern, so verschwindet die Farbe, was man oft genug an den durch Methylenblau gefärbten Nerven zum eigenen Leidwesen wahrnimmt.

Es haben auch die schönen Untersuchungen von Hermann über die Entstehung der Samenkörper des Salamanders erwiesen, dass sich die chromatischen Fäden des Kernnetzes, wenn die Zelle in Teilung begriffen ist, bald rot, bald blau färben, wenn man doppelt färbt; es ist sehr wohl möglich, dass Dichtigkeitsunterschiede der Kernfäden die Imbibition bald des einen, bald des andern Farbstoffes bedingen. Weitere Beobachtungen von Hermann und von Nicolas (4) haben ergeben, dass die Kerne sekretgefüllter Zellen blaue, die sekretleerer Zellen rote Farbstoffe aufnehmen; es kann also ein und dasselbe Element gegen dieselben Farbstoffe ungleich sich verhalten. — Aus all dem folgt nur, dass Foà nicht berechtigt ist, auf Grund von Färbungen anzunehmen, dass die sich verschieden färbenden Zellen getrennten Kategorien angehören. Auf dieser Annahme aber basieren seine Schlüsse über die verschiedene Herkunft der Zellen, die rote Blutkörper liefern können.

Bizzozero (29) ist es gelungen, auf experimentelle Weise festzustellen, dass die Blutplättchen eines Ersatzes fähig sind, wie die Blutzellen selbst. Durch Schlagen des Blutes beraubt man dasselbe der Blutplättchen; man kann dadurch, dass man einem Hunde täglich eine grössere Blutmenge entzieht, defibriniert und wieder in die Jugularvene einspritzt, binnen kurzer Zeit das Blut von den Blutplättchen fast befreien. Nach wenigen Tagen schon findet man bei Untersuchung von Blutproben, dass die Anzahl der Blutplättchen so gross ist, wie sie vor der Operation war. Es muss also der Verlust ersetzt sein; wodurch die neuen Blutplättchen entstehen, ist zur Zeit nicht zu sagen.

Die Frage, ob die Leukocyten im stande seien, Gewebe neu zu bilden und Gewebsverluste zu ersetzen, ist auf dem X. internationalen medizinischen Kongress zu Berlin zur Diskussion gestellt; ihre Beantwortung findet sich in den Referaten, die Ziegler (30), Marchand (31), Grawitz (32) erstattet haben. Wie Ziegler feststellt, giebt es Wanderzellen, die sich an der Bildung von Bindegewebe beteiligen; aber diese sind nicht Leukocyten, sondern Abkömmlinge fixer Bindegewebszellen. Man unterscheidet sie von den Leukocyten durch ihren grossen, bläschenförmigen Kern und das relativ beträchtliche Protoplasma; gemeinsam mit den Leukocyten ist ihnen die Fähigkeit der Ortsveränderung. Sie treten aber später auf als die Leukocyten; wie Marchand fand, findet man sie in verletzten Geweben erst am zweiten Tage nach dem Trauma, während die Leukocyten schon nach zwei Stunden da sind. Er schlägt vor, die Abkömmlinge fixer Zellen als „Bildungszellen“ den Leukocyten oder „Exsudatzellen“ gegenüberzustellen.

Grawitz macht noch darauf aufmerksam, dass die Leukocyten (Exsudatzellen) zwar nicht durch die Art ihrer Teilung, aber durch die absolute Kleinheit der Kernfiguren von den Bildungszellen unterschieden sind. In den Leukocyten trifft man die kleinsten Kernfiguren, die es überhaupt in menschlichen Zellen giebt.

Wo also Gewebe neugebildet werden, sind es die Abkömmlinge fixer Zellen, die sich in die Gewebselemente umwandeln; die Leukocyten haben die Aufgabe, die Zerfallsprodukte lebensunfähig gewordener Gewebsteile wegzuschaffen.

III b.

Regeneration¹⁾.

Von

D. Barfurth, Dorpat.

1. Adamkiewicz, A., Über Knochentransplantation. Wiener med. Bl., 12. Bd., 1889.
2. Askanazy, M., Zur Regeneration der quergestreiften Muskelfasern. Mit 2 Tafeln. Virchow's Archiv, 125. Bd., 1891, p. 520—542.
3. Balbiani, Recherches expérimentales sur la mérotomie des Infusoires ciliés. Recueil Zool. Suisse, T. V, 1889.
4. Derselbe, Sur les régénérations successives du péristome comme caractère d'âge chez les Stentors et sur le rôle du noyau dans ce phénomène. Zoolog. Anzeiger 1891, Nr. 372, 373, p. 312 ff.
5. Barfurth, Die Regeneration des Amphibienschwanzes. Anatom. Anzeiger 1888, p. 403 ff.
6. Derselbe, Zur Entwicklung und Regeneration der Chorda dorsalis bei den urodelen Amphibien. Aus dem vergleichend-anatomischen Institut in Dorpat. Anat. Anzeiger 1891, p. 104—106.
7. Derselbe, Versuche zur funktionellen Anpassung. Mit 1 Tafel. Archiv für mikrosk. Anatomie. 37. Bd., 1891.
8. Derselbe, Zur Regeneration der Gewebe. Mit 3 Taf. Archiv f. mikrosk. Anatomie, Bd. 37, 1891, p. 392—491.

¹⁾ Die Dorpater Bibliotheksverhältnisse machten es mir nicht möglich, das nachfolgende Verzeichnis so vollständig zu gestalten, als ich gewünscht hätte; aus demselben Grunde konnte ich bei weitem nicht alle Arbeiten im Original einsehen. Ich habe deshalb vielfach andere Literaturverzeichnisse und Berichte, besonders die von Roux benutzt und verweise noch besonders in betreff der Litteratur von 1887—1889 auf Roux's „Entwicklungsmechanik“ im Jahresbericht von Hermann u. Schwalbe. Um in Zukunft das Verzeichnis vollständiger herstellen zu können, erlaube ich mir an die Herren Verfasser von Regenerationsarbeiten die Bitte um Zusendung eines Separatabdruckes. — Da ich das Verzeichnis alphabetisch geordnet habe, glaubte ich von Litteraturnachweisen im Text der Berichte in den meisten Fällen Abstand nehmen zu können.

9. Beltzow, Untersuchungen über Entwicklung und Regeneration der Sehnen. Archiv für mikr. Anat., 22. Bd., 1883. Mit 1 Tafel, p. 714 ff. Aus dem anatom. Institute zu Strassburg i. E.
10. Berthold, Überpflanzung von Cutis auf die Paukenhöhlenschleimhaut. Berliner klinische Wochenschrift 1891, p. 357.
11. Bizzozero, G., Über die Regeneration der Elemente der schlauchförmigen Drüsen und des Epithels des Magendarmkanals. Anatom. Anzeiger, 1888, p. 781 ff.
12. Bizzozero und Vassale, Über die Erzeugung und physiologische Regeneration der Drüsenzellen bei den Säugetieren. Virchow's Archiv, Bd. CX, p. 155 ff.
13. Boccardi, G., Sur les altérations anatomiques consécutives à l'exportation du pancréas chez les chiens. Institut anatomique de l'université de Naples. Archives italiennes de biologie, Tome XVI, 1891, p. 50—58.
14. Busachi, P., Über die Regeneration der glatten Muskeln. Centralblatt für die med. Wissenschaften, 1887.
15. Derselbe, Über die Neubildung von glattem Muskelgewebe. Ziegler und Nauwerck, Beiträge zur pathol. Anat. und zur allgem. Pathologie IV. Bd., 1888.
16. Büngner, O. v., Über Degenerations- und Regenerationsvorgänge am Nerven nach Verletzungen. Aus dem pathol. Institut zu Marburg. Ziegler's Beiträge zur pathol. Anat. und zur allg. Pathol., X. Bd., Tafel XVI und XVII, p. 321 ff.
17. Caporaso, Sulla rigenerazione del midollo spinale della coda, dei tritoni. Istituto Anatomico-Pathologico di Modena. Ziegler's Beiträge 5. Bd., p. 67—98.
18. Christensen, C., Re-, Trans- und Implantation. Journal für Zahnheilkunde. Jahrgang VI, 1891, p. 73—74.
19. Coën, E., Über die Heilung von Stichwunden des Gehirns. Ziegler und Nauwerck, Beiträge zur pathol. Anat. etc. etc. II. Bd., p. 107—128, Tafel VIII und IX.
20. Credé, Heilung der Stenosis vaginae durch Einnähen eines Hautlappens. Archiv für Gynäkologie, Bd. 22, p. 229 ff.
21. Czerny, A., Über Rückbildungsvorgänge an der Leber. Aus dem histol. Institut der deutschen Universität in Prag. Archiv für mikr. Anat. Bd. 35, p. 87 ff.
22. Dekhuyzen, M. C., Über das Endothel nach Untersuchungen, welche mittelst modifizierter Silbermethoden angestellt sind. Verhandlungen des X. internationalen medizinischen Kongresses in Berlin 1890.
23. Delius, Über die Regeneration der Lymphdrüsen. Dissertation, Bonn 1888. Aus dem pathologischen Institut in Bonn.
24. Djatschenko, Experimentelle Untersuchung über Transplantation der Schleimhäute. Centralblatt für die mediz. Wissenschaften 1890, p. 641 ff. und 657 ff.
25. Duval, De la régénération de l'épithélium des cornes utérines après la parturition. Comptes rendus de la société de biologie. Série IX, T. II, p. 697—698, 1890.
26. Eberth, Kern- und Zellteilung während der Entzündung und Regeneration. Internationale Beiträge zur wissenschaftlichen Medizin. Festschrift an R. Virchow, II. Bd., Berlin, 1891.
27. Derselbe, Über Regenerationsvorgänge in der Hornhaut. Verhandlungen der Sektion für allgemeine Pathologie und pathologische Anatomie auf der Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte zu Halle a. S., 1891. Referat im Centralblatt für allgemeine Pathologie und pathologische Anatomie, 1891, p. 810—811.
28. Egger, E., Ein Fall von Regeneration einer Extremität bei Reptilien. Mit 1 Tafel. Arbeiten aus dem zoologisch-zootomischen Institut in Würzburg, Bd. 8, 1889, p. 201 bis 211.
29. Falchi, F., Über Karyokinesen in der verwundeten Retina. Ziegler's Beiträge zur pathol. Anat. etc. etc., Bd. V, p. 522—524.
30. Fanton, R., Observations sur la réimplantation des dents. Paris 1891, 32 Stn.

31. Felix, W., Über Wachstum der quergestreiften Muskulatur nach Beobachtungen am Menschen. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, 48. Bd., p. 224 ff., 1889.
32. Fischer, O., Experimentelle Untersuchung über die Heilung von Schnittwunden der Haut unter dem Jodoformverband. Dissertation; Tübingen, 1888.
33. Flemming, W., Über Epihtelregeneration und sogenannte freie Kernbildung. Archiv für mikr. Anat. 18. Bd. p. 347—364.
34. Derselbe, Studien über Regeneration der Gewebe. I und II, p. 50—91. Mit 1 Tafel Fortsetzung III—IX (Drews, Möbius, Paulsen, Schedel, Flemming, Bockendahl), p. 338—398, Tafel XIX, Figg. 16 bis 37. Archiv für mikrosk. Anatomie, 24. Bd. Bonn 1885.
35. Derselbe, Über Teilung und Kernformen bei Leukocyten und über deren Attraktions-sphären. Archiv f. mikr. Anat., 37. Bd. 1891.
36. Derselbe, Über Zellteilung. Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft in München 1891, p. 125—143.
37. Fletcher, M. H., Some Notes on experimental Implantation of Teeth. Ohio Journal of Dental Science; Toledo, 1891, Vol. XI, p. 1—15.
38. Fraisse, P., Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbeltieren, besonders Amphibien und Reptilien. Mit 3 Tafeln. Kassel und Berlin, 1885.
39. Franque, O. von, Beiträge zur Kenntnis der Muskelknospen. Verhandlungen der physikalisch-medizinischen Gesellschaft in Würzburg, 1890. Mit 1 Tafel.
40. Frenzel, J., Über den Darmkanal der Krustaceen nebst Bemerkungen zur Epithel-regeneration. Aus dem Zoolog. Institut in Berlin. Mit 2 Tafeln. Archiv für mikrosk. Anat. 25. Bd., 1885, p. 137 ff.
41. Derselbe, Einiges über den Mitteldarm der Insekten, sowie über Epithelregeneration. (Aus dem zoologischen Institut in Berlin.) Mit 3 Tafeln. Archiv für mikr. Anatomie, 26. Bd., 1886, p. 229 ff.
42. Derselbe, Zur Bedeutung der amitotischen (direkten) Kernteilung. Biologisches Centralblatt, Bd. XI, 1891.
43. Friedmann, Über die histologischen Veränderungen bei den traumatischen Formen der Encephalitis. XI. Wanderversammlung süd-westdeutscher Neurologen und Irrenärzte. Citirt nach: Centralblatt für allgemeine Pathologie und path. Anatomie, 1891, p. 742, (von Kahlden).
44. Garcier, Beiträge zur Kenntnis des Haarwechsels bei menschlichen Embryonen und Neugeborenen. Morphologische Arbeiten, (Schwalbe). 1. Bd., 2. Heft, p. 136—206, Jena, 1891.
45. Garré, Über die histologischen Vorgänge bei der Anheilung der Thiersch'schen Trans-plantationen. Brun's Beiträge zur klin. Chirurgie, 1889, Bd. IV.
46. Giovannini, S., Des altérations des follicules dans la depilation et du mode de régénération des poils arrachés. Archives ital. de biologie, Tome XV, 1891, p. 50—58.
47. Gluck, Th., Referat über die durch das moderne chirurgische Experiment gewonnenen positiven Resultate, betreffend die Naht und den Ersatz von Defekten höherer Gewebe, sowie über die Verwertung resorbierbarer und lebendiger Tampons in der Chirurgie. Verhandlung der Deutschen Gesellschaft für Chirurgie. 19. Kongress 1890 in Berlin. Berlin 1890.
48. Gluck, Über Nervenplastik. Deutsche mediz. Wochenschrift, 1890, Nr. 18. Referat im Centralblatt für allgem. Path. u. path. Anatomie 1890, p. 785.
49. Griffini, L., Sulla riproduzione parziale del testicolo. Arch. per le scienze med. Vol. XI, p. 367—384, 1888.
50. Griffini, L. e G., Marchio, Sulla rigenerazione totale della retina nei tritoni. Comunicazione preventiva. Riforma Medica. Genuaio, 1889, 12 Stn. (Aus dem pathol. Institut zu Modena.)

51. Griffini, L., Vassale, G., Über die Reproduktion der Magenschleimhaut. (Aus dem Institut für pathol. Anat. in Modena), Ziegler's Beiträge, 3. Bd., p. 423—449.
52. Grawitz, Über die Beteiligung der Leukocyten bei der Gewebsneubildung. Verhandlungen des X. intern. medicin. Kongresses in Berlin, 1890.
53. Gruber, A., Untersuchungen über einige Protozoen, Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 38, p. 45 ff., (p. 63).
54. Gruber, A., Über künstliche Teilung bei Infusorien. Biol. Centralblatt IV, p. 717 bis 722 u. V p. 137—141, 1885.
55. Güngerich, Implantation künstlicher Zähne. Mit 2 Abbildungen. Deutsche Monatsschrift für Zahnheilkunde. Jahrg. IX. 1891, p. 223 ff.
56. Haasler, Über kompensatorische Lungenhypertrophie. Verh. der Sektion für allgem. Path. und path. Anatomie auf der Versammlung Deutscher Naturforscher und Ärzte zu Halle a. S., 1891, Referat: Centralblatt für allg. Path. und path. Anatomie 1891; p. 809.
57. Hackenbruch, P., Experimentelle u. histologische Untersuchungen über die kompensatorische Hypertrophie der Testikel. Dissertation, Bonn, 1888.
58. Hippel, v., Transplantation eines Korneallappens von einem jungen Kaninchen (mittels Trepan) in das Auge eines Mannes. Vortrag von v. Hippel im Verein für wiss. Heilkunde zu Königsberg i. P. 8. Dez. 1890, Referat: Berliner klinische Wochenschrift 1891, p. 357.
59. Hipple, A. H., Implantation of Teeth. Dominion Dental Journal, Toronto 1890, II. p. 143—147.
60. Hofer, Br., Experimentelle Untersuchungen über den Einfluss des Kern auf das Protoplasma. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaften. Bd. XXIV. p. 105—176. Mit 2 Tafeln 1889. (Habilitationsschrift.)
61. Horst, R., Zur Regenerationsliteratur. Zool. Anzeiger, 9. Bd. 1886, p. 50.
62. Ischikawa, Trembleys Umkehrungsversuche an Hydra nach neuen Versuchen erklärt. Zeitschrift f. wiss. Zool. p. 433 ff.
63. Jungengel, Dr. Max, Die Hauttransplantation nach Thiersch mit 2 Tafeln. Würzburg 1891. Separatabdruck aus den Verhandlungen der physikalisch-medizinischen Gesellschaft zu Würzburg. N. F. Bd. XXV.
64. Kahlden, v. C., Über die Heilung von Gehirnwunden. (Aus dem pathol. anatom. Institut der Universität Freiburg i. B.) Mit 1 Abbildung. Centralblatt f. allgem. Path. und path. Anat. 1891, II. Bd. p. 737—744.
65. Karg, Über Hautpigment und Ernährung der Epidermis. Anatom. Anzeiger 1887.
66. Derselbe, Studien über transplantierte Haut. Mit 3 Tafeln. Archiv für Anatomie und Entwicklungsgeschichte, 1888. Anat. Abteilung.
67. Kastschenko, N., Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierembryos. Anatom. Anzeiger, 1888, p. 445—467.
68. Kennel, J. von, Über Teilung und Knospung der Tiere. Festrede, Dorpat 1888.
69. Klaatsch, H., Über Stielneubildung bei Tubularia mesembryanthemum Allm. Mit 1 Tafel. Archiv f. mikr. Anatomie, 27. Bd., 1886, p. 632 ff.
70. Klein, G., Entwicklung und Rückbildung der Decidua. Aus der kgl. Univ.-Frauenklinik in Würzburg. Zeitschrift für Geburtshilfe und Gynäkologie, Bd. 22, 1891, p. 247—295.
71. Krahé, S., Experimentelle und histologische Untersuchungen über die kompensatorische Hypertrophie der Speicheldrüsen. Dissertation, Bonn, 1888.
72. Krapoll, C., Experimentelle und histologische Untersuchungen über die Regeneration der männlichen Mamilla. Dissertation, Bonn, 1890. (Aus dem pathol. Institut zu Bonn.)
73. Kümmel, H., Über Knochenimplantation. Deutsche medicin. Wochenschrift 1891, Nr. 11.

74. Küstner, O., Beitrag zur Therapie der Narbenstenosen der Vagina. Mit 2 Holzschnitten. Zeitschrift für Geburtshilfe und Gynäkologie, Bd. 1890, p. 145—152.
75. Landerer, Einheilung eines Kaninchenerven in einen Defekt des Nervus radialis. Deutsche Zeitschrift für Chirurgie, 28. Bd. p. 604 ff.
76. Leven, Experimentelle Untersuchungen über die Regeneration der quergestreiften Muskelfasern unter besonderer Berücksichtigung der Karyokinese. Dissertation. Halle, 1887 und: Deutsches Archiv für klinische Medizin, 43, Bd. 1888.
77. Lingnau, A., Über die Bedeutung der Muskelkörperchen für die Regeneration nach Verletzungen, Dissertation, Königsberg, 1890.
78. Lode, A., Untersuchungen über die Zahlen- und Regenerationsverhältnisse der Spermatozoiden bei Hund und Mensch. Pflüger's Archiv, 50. Bd. 1891, p. 278—292.
79. Loeb, J., Untersuchungen zur physiologischen Morphologie der Tiere. II. Organbildung und Wachstum. Würzburg, Hertz, 1891, 82 St. Mit 2 Tafeln und 9 Figuren im Text.
80. Loewit, M., Über amitotische Kernteilung. Biol. Centralblatt, XI. Bd., 1891.
81. Lothrop, Harriet E., Über Regenerationsvorgänge im Eierstocke. Dissertation, Zürich. Mit 2 Tafeln, 1890.
82. Ludwig, H., Berichtigung zu dem von Dr. R. Semon beschriebenen Falle von „Neubildung der Scheibe in der Mitte eines abgebrochenen Seesternarmes“. Zool. Anzeiger 1889, Nr. 315.
83. Marchand, Über die Beteiligung der Leukocyten an der Gewebsneubildung. Verhandl. des X. internat. mediz. Kongresses zu Berlin, 1890, Bd. II., Abteil. 3, Allgemeine Path. u. path. Anatomie, 1891, p. 6—9.
84. Martinotti, Sui fenomeni consecutivi all'esportazione totale e parziale del pancreas. Comm. fatta R. Acad. di Med. di Torino 1888.
85. Martinotti, Sugli effetti ferite dell cuore. Comm. fatta alla R. Acad. di Med. di Torino 1888.
86. Martinotti, Über Hyperplasie und Regeneration der drüsigen Elemente in Beziehung auf ihre Funktionsfähigkeit. (Aus dem anatomisch-pathologischen Institut der K. Universität zu Modena.) Centralblatt für allgem. Pathologie u. path. Anatomie, 1. Bd., p. 633—638, 1890.
87. Meister, v., Über die Regeneration der Leberdrüse nach Entfernung ganzer Lappen und über die Beteiligung der Leber an der Harnstoffbildung. (Aus Prof. W. Podwysozki's jun. Laboratorium für allgemeine Pathologie in Kiew.) Vorläufige Mitteilung. Centralblatt für allgemeine Pathologie etc. etc. 1891, p. 962—994.
88. Mazza, F., Sulla rigenerazione della pinna caudale in alcune pesci. Estratto d. Att. Soc. ligust. di scienze natur. Vol. 1, Fasc. 4, 6 Stn. mit Figuren.
89. Merkel, Fr., Bemerkungen über die Gewebe beim Altern. Verhandlungen des X. internationalen mediz. Kongresses zu Berlin, 1890.
90. Mingazzini, P., Über die Regeneration bei den Tunicaten. Bolletino della Società di Naturaliste in Napoli, 1891, Ser. I, Vol. V, p. 76. Auszug in der Naturwiss. Rundschau, 1891, p. 497.
91. Moos, Über Neubildung von Blutgefäßen im perilymphatischen Raum des häutigen Halbzirkelganges. Virchow's Archiv, 124. Bd., 1891, p. 558—561.
92. Morpurgo, B., Della Neoproduzione di Elementi cellulari nei tessuti di animali nutriti dopo un lungo digiuno. Archivio per le scienze med. Vol XIV., 1890, p. 29 bis 63.
93. Mossé, A., Recherches sur la greffe osseuse après la trépanation du crâne. Société de biologie 1888.
94. Derselbe, Recherches expérimentales sur la greffe osseuse après la trépanation du crâne. (Réimplantation, et transplantation des rondelles enlevées.) Gaz. hebdomadaire, XXXV. 1888.

95. Nauwerck, Über Muskelregeneration nach Verletzungen. Jena 1890. Mit 5 Tafeln.
96. Neese, Über das Verhalten des Epithels bei der Heilung von Linear- und Lanzenmesserwunden in der Hornhaut. Archiv für Ophthalmologie. Bd. 33, p. 1 ff.
97. Neumeister, Experimentelle und histologische Untersuchungen über die Regeneration der Glandula thyreidea. Dissertation, Bonn 1888. (Aus dem path. Institut in Bonn.)
98. Nussbaum, M., Über den Bau und die Thätigkeit der Drüsen. IV. Mitt. Archiv für mikrosk. Anatomie, 21. Bd. 1882. p. 296—351. Mit 4 Tafeln.
99. Derselbe, Über spontane und künstliche Zellteilung. Sitzungsbericht der Niederrheinischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde zu Bonn, 15. Dez. 1884.
100. Derselbe, Über die Teilbarkeit der lebendigen Materie. I. Mitt. Die spontane und künstliche Teilung der Infusorien. Archiv f. mikr. Anat., 26. Bd., 1886, p. 485—538. Mit 4 Tafeln.
101. Über die Teilbarkeit der lebendigen Materie. II. Mitt. Beiträge zur Naturgeschichte des Genus Hydra. Mit 8 Tafeln. Archiv f. mikr. Anat., 29. Bd., 1887.
102. Derselbe, Die Umstülpung der Polypen. Erklärung u. Bedeutung dieses Versuchs. Archiv f. mikr. Anat., 35. Bd. 1890. 111—120.
103. Derselbe, Mechanik des Trembley'schen Umstülpungsversuches. Tafel XXVI bis XXX und 1 Holzschnitt. Archiv f. mikr. Anat., 37. Bd. 1891, p. 513—568.
104. Derselbe, Umstülpung der Polypen. Verhandlungen der Anatom. Gesellschaft in München, 1891, p. 229.
105. Ochotin, S., Beiträge zur Lehre von der Transplantation toter Knochenteile. Virchow's Archiv f. path. Anat. u. Physiol. 124. Bd. p. 97—114.
106. Ollier, De l'osteogénèse chirurgicale (Rev. de Chirur. 1891).
107. Parona, C., L'autotomia e la rigenerazione delle appendici dorsali (Phönicurus) nella Tethys leporina. Zoolog. Anzeiger, 1891, Nr. 371, p. 293—295.
108. Pasewaldt, G., Experimentelle und histologische Untersuchungen über die kompensatorische Hypertrophie der Ovarien. Dissertation, Bonn 1888.
109. Pawlow u. Smirnow, Regeneration der Pankreasdrüse beim Kaninchen. Wratsch 12, Petersburger med. Wochenschrift N. F. Bd. 6, Litteraturübers. 4. 1889.
110. Penzo, R., Sull'influenza della temperatura nella rigenerazione cellulare. Giorn. d. r. Acad. di med. di Torino (3), XXXIX, p. 125. (Centralblatt für Physiologie 1891, p. 700.)
111. Penzo, R., Über den Einfluss der Temperatur auf die Regeneration der Zellen mit besonderer Rücksicht auf die Heilung von Wunden. Vorläufige Mitteilung. Gazzetta med. di Torino, 1891, fasc. II. p. 242, Referat im Centralbl. für allgem. Path. etc. 1891, p. 521—522.
112. Peters, A., Über die Regeneration des Epithels der Kornea. Dissertation. (Aus dem anatomischen Laboratorium in Bonn.) Bonn 1885.
113. Derselbe, Über die Regeneration des Endothels der Kornea. (Aus dem anatomischen Institute in Bonn.) Mit 2 Holzschnitten. Archiv f. mikr. Anatomie, p. 33. Bd. 1889, p. 153 ff.
114. Pflüger, E., Über die Kunst der Verlängerung des menschlichen Lebens. Rede am 27. Januar 1890, Bonn 1890.
115. Podwyssozki, W., Über die Regeneration der Leber, der Niere, der Speichel- und Meibom'schen Drüsen unter pathologischen Bedingungen. Fortschritte der Medizin. Bd. III, p. 630 ff.
116. Derselbe, Experimentelle Untersuchungen über die Regeneration des Lebergewebes. Mit Tafel VI—XV, p. 259—360. Ziegler's Beiträge, 1. Bd. 1886.
117. Derselbe, Experimentelle Untersuchungen über die Regeneration der Drüsengewebe. 2. Teil. Ziegler's Beiträge zur pathol. Anatomie etc. Bd. II, p. 1 ff.
118. Derselbe, Die Gesetze der Regeneration der Drüsenepithelen unter physiologischen und pathologischen Bedingungen. Fortschritte der Medizin. 1887, p. 443 ff.

1119. Ponfick, Über Rekreation der Leber. Verhandlung des X. internat. Kongresses zu Berlin. 1890, Bd. II, Abteil. 3. Allgemeine Pathol. und path. Anat. Berlin 1891, p. 126—127.
1120. Raehlmann, E., Primäre Haarneubildung auf der intermarginalen Kantenfläche der Augenlider als die gewöhnliche Ursache der Trichiasis. Mit 4 Tafeln. von Graefe's Archiv für Ophthalmologie, Bd. 27, 1891.
1121. Rath, vom, Über die Bedeutung der amitotischen Kernteilung im Hoden. Zoolog. Anzeiger 1891, p. 331 ff.
1122. Ribbert, H., Über die Regeneration des Schilddrüsengewebes. Virchow's Archiv, 117. Bd.
1123. Derselbe, Über Regeneration und Entzündung der Lymphdrüsen. Ziegler's Beiträge zur pathol. Anatomie etc., 6. Bd., 1889, p. 185—224.
1124. Derselbe, Über die Beteiligung der Leukocyten an der Neubildung des Bindegewebes. Centralblatt für allgemeine Pathologie etc., 1. Bd., 1890, p. 667—671.
1125. Derselbe, Über die kompensatorische Hypertrophie der Geschlechtsdrüsen. Virchow's Archiv, 120. Bd., 1890, p. 247 ff.
1126. Derselbe, Über die Regeneration der Mamilla nebst Bemerkungen über ihre Entwicklung. Mit 1 Tafel. Archiv für mikr. Anat. 37. Bd., 1891, p. 139 ff.
1127. Ritschl, Alex., Über Heilung von Wunden des Magens, Darmes und Uterus, mit besonderer Berücksichtigung des Verhaltens der glatten Muskeln. Virchow's Archiv, Bd. 109, 1887.
1128. Robert, Friedrich, Über Wiederbildung quergestreifter Muskelfasern. Dissertation. Kiel, 1890.
1129. Roux, Wilhelm, Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. I. Zur Orientierung über einige Probleme der embryonalen Entwicklung. Zeitschrift für Biologie. 21. Bd. 1885, p. 411—526.
1130. Derselbe, Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. II. Über die Entwicklung der Froscheier bei Aufhebung der richtenden Wirkung der Schwere. Breslauer ärztliche Zeitschrift 1884; und 62. Jahresbericht der Schlesischen Gesellschaft für vaterländische Kultur, 1884, p. 84.
1131. Derselbe, Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. V. Über die künstliche Hervorbringung halber Embryonen durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln, sowie über die Nachentwicklung (Postgeneration) der fehlenden Körperhälfte. Virchow's Archiv, Bd. 114, 1888.
1132. Derselbe, Über die Entwicklung des Extraovats der Froscheier. Jahresbericht der Schles. Gesellschaft für vaterländische Kultur, 1889. Selbstbericht in Hermann und Schwalbe's Jahresbericht 1889, p. 605.
1133. Derselbe, Die Entwicklungsmechanik der Organismen, eine anatomische Wissenschaft der Zukunft. Festrede. Wien, 1890.
1134. Rumler, Über Regeneration und Narbenbildung des Trommelfells. Archiv für Ohrenheilkunde, 30. Bd. p. 142—157. Mit 1 Tafel.
1135. Samuel, S., Das Gewebswachstum bei Störungen der Innervation. Virchow's Archiv Bd. 113, p. 272—314.
1136. Sanarelli, G., Die Reparationsvorgänge im Gross- und Kleinhirn. Atti della R. Acad. dei Lyncei, Serie IV, Vol. VII. 1890. Referat: Centralblatt für allgem. Pathol. und pathol. Anat. 1891, p. 429—430.
1137. Santesson, A. G., Einige Worte über Neubildung von Muskelfasern und über die sogenannten „Muskelspindeln“. Verhandlungen des histol. Vereins in Stockholm, 3. Bd. 3. Heft, 1890, p. 26—30.
1138. Scheff, J., Die Replantation der Zähne. Eine historische und experimentelle Studie. Wien 1890, 104 Stn. 5 Tafeln.

139. Scheff, J., jr., Schicksal des Periosts und der Pulpa bei replantierten Zähnen. Oesterreichisch-ungarische Vierteljahrsschrift für Zahnheilkunde, 1890, p. 235—245.
140. Schiefferdecker, Über Regeneration, Degeneration und Architektur des Rückenmarkes. Virchow's Archiv, 67. Bd., p. 542 ff.
141. Schmidt, Viktor, Die Entwicklung des Hinterendes der Chorda dorsalis bei Siredon pissiformis. Dissertation, St. Petersburg 1891. Aus dem vergleichend-anatomischen Institut in Dorpat.
142. Schmitz, Experimentelle und histologische Untersuchungen über die Regeneration der Ovarien. Dissertation. Bonn 1889. Aus dem patholog. Institut in Bonn.
143. Schreiber, A., Über Transplantation grosser Hautlappen zur Verhütung von Deformitäten. Wiener mediz. Wochenschrift. Jahrgang 41, 1891.
144. Semon, R., Neubildung der Scheibe in der Mitte eines abgebrochenen Seesternarmes. Jenaische Zeitschrift für Naturwiss. 23. Bd., 1889, p. 585—594. Tafel XXIX.
145. Severin, Untersuchungen über das Mundepithel bei Säugetieren, mit Bezug auf Verhornung, Regeneration und Art der Nervenendigung. Aus dem anatom. Institut in Kiel. Mit 1 Tafel. Archiv für mikr. Anat., 26. Bd., 1886, p. 81 ff.
146. Sieveking, H., Beiträge zur Kenntnis des Wachstums und der Regeneration des Knorpels nach Beobachtungen am Kaninchen und Mäuseohr. Mit 2 Tafeln. Schwalbe's Morphologische Arbeiten, 1. Bd., 1891. (Auch Dissertation, Naumburg, 1891.)
147. Simanowsky, Über die Regeneration des Epithels der wahren Stimmbänder. Archiv für mikr. Anat. 22. Bd., 1883, p. 710 ff.
148. Senn, N., On the healing of aseptic bone cavities by implantation of antiseptic decalcified bone. Americ. Journal of the med. science. XCVIII, 3, p. 219, 1889.
149. Somya, Über die Regeneration des Epithels der Kornea. Dissertation. Bonn 1889.
150. Steudel, Zur Kenntnis der Regeneration der quergestreiften Muskulatur. Dissertation, Tübingen 1887.
151. Stilling, A., Über die kompensatorische Hypertrophie der Nebennieren, Virchow's Archiv, 118. Bd.
152. Stilling und Pfitzner, Über die Regeneration der glatten Muskeln. Archiv für mikrosk. Anatomie, 28. Bd., p. 306 ff.
153. Struiken, H., Untersuchungen über die Resorption der Milchzähne und die Odontoklasten. Deutsche Monatsschrift für Zahnheilkunde. Jahrgang IX., 1891, p. 227—238.
154. Teuscher, Über Degeneration an normalen peripheren Nerven. Archiv für mikr. Anatomie, Bd., 36, p. 579 ff.
155. Trauttsch, H., Anmerkungen zu den Versuchen des Herrn Dr. Loeb über Heteromorphose. Biol. Centralblatt, 1891, p. 200—212.
156. Trostorff, Experimentelle und histologische Untersuchungen über die kompensatorische Hypertrophie der Mammae. Dissertation, Bonn 1888.
157. Tuffier, Experimentelle Resektion von Lungengewebe beim Hunde. Sitzungsberichte der anatom. Gesellschaft in Paris, Centralblatt für allgem. Path. und pathol. Anatomie, 1891, p. 769 (ohne Referat).
158. Vanlair, Nouvelles recherches expérimentales sur la régénération des nerfs. Archives de Biologie, T. VI. 1887.
159. Verson, E., Zur Beurteilung der amitotischen Kernteilung. Biolog. Centralblatt, XI. Bd., 1891.
160. Verworn, M., Biologische Protistenstudien. Zeitschrift für wiss. Zoologie, 46. Bd., 1888, p. 455 ff. Mit 1 Tafel und 3 Holzschnitten.
161. Viering, Experimentelle Untersuchung über die Regeneration des Sehnengewebes. Aus dem pathol. Institut zu Greifswald. Virchow's Archiv, Bd. 125, p. 252 ff.
162. Wagenmann, Zur Anatomie des dünnhäutigen Nachstaars nebst Bemerkungen über die Heilung von Wunden der Descemet'schen Membran. A. von Graefe's Archiv für Ophthalmologie 1891, 37. Bd., Abth. II, p. 19—36.

163. Weismann, A., Bemerkungen zu Ischikawa's Umkehrungsversuchen an Hydra. Mit 8 Holzschnitten. Archiv für mikrosk. Anatomie, 36 Bd., 1890, p. 627—638.
164. Wicherkiwicz, Über eine neue blepharoplastische Methode zur Deckung des Substanzverlustes nach Entfernung einer das ganze Lid einnehmenden Geschwulst. Vortrag, gehalten in der ophthalmologischen Sektion des X. internat. med. Kongresses in Berlin, 1890. Klinische Monatsblätter für Augenheilkunde. XXIX. Jahrgang, 1891, p. 20—24.
165. Zaborowski, Experimentelle Untersuchungen über die Regeneration der quergestreiften Muskeln. Mit 1 Tafel. Inaugural-Dissertation, Leipzig 1889.
166. Zehnder, Über regenerative Neubildung von Lymphdrüsen. Virchow's Archiv, Bd. 120, p. 294 ff.
167. Ziegler, Über die Beteiligung der Leukocyten an der Gewebsneubildung. Verhandl. des X. intern. med. Kongresses zu Berlin 1890, Bd. II. Abteil. f. Allgemeine Pathologie und path. Anatomie 1891, p. 1—6.
168. Ziegler, H. E. und O. vom Rath, Die amitotische Kernteilung bei den Arthropoden. Biologisches Centralblatt 1891, Nr. 24.
169. Ziegler, H. E., Die biologische Bedeutung der amitotischen (direkten) Kernteilung im Tierreich. Biol. Centralblatt, XI. Bd., 1891.
170. Znamensky, N. N., Implantation künstlicher Zähne. Vortrag, gehalten im IV. Pirogoff'schen ärztlichen Kongress in Moskau, 8.—20. Jan. 1891. Deutsche Monatschrift für Zahnheilkunde, Jahrgang IX., 1891, p. 87—107.
171. Aus älterer Zeit citiere ich noch: Spallanzani, Physikalische und mathematische Abhandlungen. Mit Kupfern. Leipzig 1769.

Die Behandlung des biologischen Problems der Regeneration hat eine ähnliche Entwicklung durchgemacht, wie die der Anatomie überhaupt. Nachdem die erste Neugier durch Beobachtung der bekanntesten Regenerationserscheinungen an Stücken zerschnittener Würmer, Krebscheren, Schneckenfühlern und -Augen, Eidechsenschwänzen u. s. w. befriedigt war, entstand die deskriptive Richtung, die in ausgezeichneten Arbeiten den Umfang und den Modus der Regeneration bei den Versuchstieren, sowie den anatomischen Bau der regenerierten Teile feststellte (Réaumur, Spallanzani, Bonnet, Trembley, Dugés, Gachet u. a.). Als dann die Entwicklungsgeschichte mehr und mehr die anatomische Forschung zu beherrschen anfang, wurden auch die Untersuchungen über Regeneration durch die nahe liegenden Vergleichen mit der ersten Entwicklung vertieft. Diese Richtung finden wir vertreten in den Forschungen von A. Müller, Leydig, Gegenbauer, H. Müller, Götte, Carrière, Podwyssozki u. a.; auch gehören hierher viele Arbeiten von Klinikern und Pathologen über Regeneration einzelner Gewebe.

Wie nun die deskriptive Anatomie eine fördernde und belebende Bundesgenossin in der Physiologie und die Embryologie dasselbe bei der vergleichenden Anatomie fand, so sehen wir auch bei den Studien über Regeneration die physiologische und die vergleichend-anatomische Richtung vertreten. So wurde z. B. die Abhängigkeit der Re-

generation von der Jahreszeit und von der Temperatur, die Unabhängigkeit derselben von der Ernährung frühzeitig erkannt; H. Müller prüfte die automatischen Bewegungen und die Reflexbewegungen nach mechanischer Reizung im regenerierten Eidechschwanz; Schiefferdecker fand, dass eine funktionelle Regeneration des Rückenmarks bei Säugetieren nicht eintritt u. s. w. Vergleichend-regeneratorische Untersuchungen in grösserem Umfange stellten Spallanzani an Wirbellosen und Wirbeltieren, Gachet an Reptilien, H. Müller und Fraisse an Amphibien und Reptilien an. Wie die Phylogenie den Regenerationsprozess beeinflussen kann, zeigten die schönen Beobachtungen von Fritz Müller an einigen Krebsen. Bei einer Garneele (*Atyoida Potimirim*) hat z. B. die regenerierte Schere eine deutliche Hand, die der normalen fasst vollständig fehlt, und die der einer verwandten Gattung (*Caridina*) ähnlich ist.

In der Embryologie machte sich nun frühzeitig das Bestreben geltend, nicht nur das Werden aufzudecken, sondern auch über die Ursachen des Werdens etwas in Erfahrung zu bringen. Das geschah und geschieht durch sorgfältige Beobachtung, Vergleichung, Messung, oder auch durch zielbewusst angestellte Experimente. Diese letztere Richtung, die vorzugsweise experimentelle, ist neuerdings von Roux als die „Entwickelungsmechanik der Organismen“ bezeichnet worden und sie ist es ganz besonders, die den neuesten Arbeiten über Regeneration (Fraisse, Roux, Nussbaum, Gruber, Balbiani, Verworn, Hofer, Ribbert, Nauwerck, Barfurth u. a.) ihren Stempel aufgedrückt hat. Diese Thatsache erklärt sich aus zwei Gründen: zuerst aus der grossen Ähnlichkeit der zu beobachtenden Vorgänge, dem Parallelismus zwischen Entwicklung und Regeneration, und dann aus der Übereinstimmung der angewandten Methode des Experiments. Die „Regeneration“ im gewöhnlichen Sinne des Wortes, d. i. die pathologische Regeneration setzt der Regel nach einen experimentellen Eingriff voraus. Da lag es denn sehr nahe, die Fragestellung an die Natur so zu wählen, dass sie mehr oder weniger bestimmte Aufklärung über den Einfluss äusserer Kräfte und die Wirkung der dem Organismus selber innewohnenden Gestaltungsfähigkeiten geben musste. Die hierbei zu überwindenden Schwierigkeiten sind dieselben, wie sie entwicklungsmechanischen Forschungen überhaupt entgegen stehen. Wir werden, wie Roux (133) bemerkt, der Zerlegung dieser Vorgänge in ursächliche Komponenten nur allmählich näher kommen, und zwar zunächst durch Beantwortung der Vorfragen nach der Zeit der ursächlichen Bestimmung einer Gestaltung und nach dem Ort der Ursachen derselben.

Wenn ich nun im folgenden versuche einen Überblick über den

gegenwärtigen Stand der Regenerationsfrage zu geben, so rechtfertigt es sich von selber, wenn ich mit den Versuchen an den einfachsten Lebewesen (Zelle, Furchungskugel) beginne und dann die komplizierteren Regenerationserscheinungen an Organen und Geweben höherer Tiere (Metazoen) bespreche; ebenso wird man es erklärlich finden, wenn ich mir kein bestimmtes Litteraturjahr als Grenze setze, sondern einzelne charakteristische Arbeiten auch aus früheren Jahren heranziehe. Um endlich den Leser über den Umfang der Arbeit, die ich vornehme, keinen Augenblick im Zweifel zu lassen und mein Gebiet gegen das benachbarte der Zeugung und ersten Entwicklung abzugrenzen, definiere ich „Regeneration“ als Wiederherstellung eines organisierten Ganzen aus einem Teil desselben. Ist dieser „Teil“ von der Natur gegeben, z. B. die Keimschicht eines geschichteten Plattenepithels, so haben wir eine physiologische, ist er ein durch das Experiment künstlich hergestellter Rest, so haben wir eine pathologische Regeneration. Das kleinste organisierte Ganze bleibt aber für uns die Zelle; denn wenn wir auch durch viele neuere Untersuchungen wissen, dass die Zelle nicht die letzte physiologische Einheit ist, so ist sie doch die morphologische (Nussbaum).

1. Regenerationserscheinungen an einzelnen Zellen (Ei) und einzelligen Organismen (Protozoen). Roux untersuchte das Verhalten von Amphibieneiern vor und nach der Befruchtung, denen durch Einstich mit einer Nadel Substanzverluste (Extraovate) appliziert waren. Eier, die unmittelbar vor der Befruchtung angestochen wurden, fürchten sich nur äusserst selten und dann atypisch; von befruchteten Eiern, die etwa eine Stunde vor dem präsumptiven Eintritt der ersten Furchung angestochen waren, entwickelte sich der grösste Teil und zwar eine Anzahl normal, eine andere abnorm. Aus diesen Versuchen darf man schliessen, dass sowohl im unbefruchteten, als im befruchteten Ei Regenerationsvorgänge möglich sind. Die Substanzverluste werden unter günstigen Umständen vom Ei selber so weit repariert, dass ein Absterben nicht erfolgt, vielmehr die spätere Entwicklung, wenn auch in vielen Fällen atypisch, eintritt (129, p. 441). Und wenn die Resultate nach der Befruchtung günstiger waren, so liegt der Grund wohl darin, dass durch die Aufnahme der männlichen Zelle die vitale Energie des Eies und somit auch die regenerative Fähigkeit erheblich gesteigert wurde. Hervorzuheben ist noch, dass es sich bei diesen Verletzungen nur um Austritt von Dottermaterial handelte, während der Eikern intakt blieb. Das ergibt sich mit Sicherheit aus späteren Untersuchungen Roux's über die Entwicklung des Extraovats (132). Trat keine Entwicklung desselben ein, so war ein Zellkern nicht nachweisbar; enthielt das Extraovat aber

nur einen einzigen Kern, und zwar die Hälfte oder ein Viertel des Furchungskerns, so war es in hohem Masse und in einer an normale Bildung erinnernden Weise entwicklungsfähig. Diese Beobachtungen sind von sehr grossem Interesse, weil sie für die Zelle (Ei) dieselbe Thatsache feststellen, die schon früher für einzellige Organismen bekannt geworden war, dass nämlich nur kernhaltiges Protoplasma dauernd lebensfähig ist. Wir wenden uns jetzt zur Besprechung dieser Versuche an einzelligen Lebewesen (Protozoen).

Dass Teilstücke einzelliger Wesen lebensfähig sein können, war schon lange durch Versuche von Eichhorn, Haeckel und Greeff bewiesen worden. Die Arbeiten der letzten Dezennien suchten nun weiter die wichtige Frage zu lösen, welche Rolle Protoplasma und Kern der Zelle bei der Regeneration eines Teilstückes zu einem neuen einzelligen Organismus spielen. Der Botaniker Schmitz war 1879 durch Versuche an den vielkernigen Zellen der Siphoniocladaceen zu dem Resultat gelangt, dass die Lebensfähigkeit eines aliquoten Teils einer Zelle von dem Vorhandensein mindestens eines Kernes abhängt. Abweichend davon ergaben die Beobachtungen Gruber's am Sonnentierchen, „dass abgetrennte Stücke von Aktinophrys oder auch kleine Individuen ohne Kern normal zu funktionieren imstande sind“ (53). Dieser Widerspruch wurde dadurch gelöst, dass Nussbaum als der erste durch systematisch angestellte künstliche Teilungsversuche an Infusorien (Oxytrichinen) den Nachweis führte, dass kernlose Stücke zwar bis zum zweiten Tage nach der Operation am Leben blieben, dass aber eine Regeneration zum kernhaltigen und mit den verschiedenen Wimperorganen ausgestatteten Tiere in der Zeit, wo dies bei kernhaltigen Teilstücken geschieht, nicht eintritt (100). Später setzte Gruber diese Versuche an einem reicheren Materiale fort und gelangte dann im wesentlichen zu demselben Resultat, wie Nussbaum, stellte aber fest, dass ein Wundheilungsprozess bei Infusorien auch ohne Gegenwart des Kernes eintreten kann und dass ein Bildungsprozess, wenn er einmal in Gang gesetzt ist (Bildung eines neuen Peristomfeldes mit adoraler Wimperzone), ebenfalls ohne Zuthun des Kernes ungestört weiter gehen kann; die einmal in Gang gesetzte Bildung läuft ab, wäre aber ohne Kern nicht in Gang gekommen (54).

Eine Bestätigung des Nussbaum'schen Ergebnisses lieferten auch die Versuche von Balbiani an Ciliaten (3) und die von Verworn an der Rhizopodenspecies *Polystomella crispa*. An einem Teilstück traten Regenerationserscheinungen ein, wenn der Kern in demselben enthalten war, blieben aber stets aus, wenn er fehlte (159, p. 467). Auch die Experimente Hofer's an Amöben bewiesen den hervorragenden Einfluss des

Kernes auf die normalen Funktionen des Protoplasmas; kernlose Stücke konnten zwar sehr lange (bis zu 14 Tagen) lebendig erhalten werden, gingen aber schliesslich zu Grunde (60). Während diese Versuche bewiesen, dass die Regeneration von Teilstücken einzelliger Organismen an das Vorhandensein eines Kernes gebunden ist, lehrten andere Beobachtungen, dass Kerne allein ohne Protoplasma ebenso wenig ein normales Individuum rekonstruieren können. Nussbaum führten seine Versuche zu dem Satze: „Kern und Protoplasma sind nur vereint lebensfähig; beide sterben isoliert nach kürzerer oder längerer Zeit ab“ (100, p. 516), und ebenso machte Verworn die Erfahrung, dass nach der Isolierung des Kernes vom Protoplasma dieser ebenfalls zu Grunde geht (160, p. 466).

Als erstes Beispiel einer physiologischen Regenerationserscheinung am einzelligen Organismus kann die von Balbiani beobachtete Regeneration des Peristoms bei den Stentoren dienen. An Stelle und in der Nachbarschaft des alten abgenutzten Peristoms bildet sich einmal oder wiederholt ein neues; dabei werden am Kern eigentümliche Erscheinungen beobachtet (4).

Seitdem wir nun durch van Beneden's und Boveri's fundamentale Entdeckung ein drittes Formelement in der Zelle, die Attraktionssphäre mit dem Centalkörper, kennen gelernt haben und durch die Untersuchungen von Kölliker, Rabl, Solger, Hermann, Flemming u. a. die allgemeine Verbreitung desselben wahrscheinlich gemacht ist, werden weitere Experimente über Regeneration einzelliger Wesen zu prüfen haben, welche Rolle dieses Element dabei spielt.

2. Regeneration von einer der beiden ersten Furchungskugeln aus (Postgeneration). Roux lieferte durch seine schnell berühmt gewordenen Versuche am befruchteten Amphibienei den Nachweis, dass nach Zerstörung einer der beiden ersten Furchungszellen die andere sich auf dem normalen Wege zu einem im wesentlichen normalen halben Embryo (Semimorula, Semiblastula, Semigastrula, Hemiembryo) zu entwickeln vermag¹⁾. Roux zeigte dann weiter, dass die durch die Operation

¹⁾ Versuche von Chabry, Driesch und Fiedler, bei welchen durch Schütteln eine der ersten Furchungskugeln befruchteter Echinodermenëier vollständig isoliert wurde, führten zu dem Ergebnis, dass sich nicht wie bei den Roux'schen Experimenten nur eine Hälfte des Embryo, sondern dass sich ein ganzer Embryo von halber Grösse entwickelte. Es ist aber dabei zu beachten, dass es sich hier um Versuchsreihen mit verschiedener Versuchsanordnung handelt, da bei Roux's Versuchen ein Rest der operierten Furchungskugel sitzen blieb. Ob dieser Rest, wie Fiedler vermutet, nicht ganz tot war und dadurch das Resultat des Versuches modifizierte, muss durch weitere Studien entschieden werden. Es ist klar, dass Roux's Versuche ihren unvergänglichen

(mittels einer feinen heissen Nadel) ihrer Entwicklungsfähigkeit beraubte Furchungszelle allmählich wieder belebt und endlich sogar befähigt werden kann, durch nachträgliche Entwicklung die fehlenden Körperteile in ganz oder fast normaler Vollkommenheit herzustellen. Letzteren Vorgang nennt Roux Postgeneration, um ihn von der Regeneration in Verlust geratener Körperteile zu unterscheiden. Die Wichtigkeit dieser Entdeckung rechtfertigt es, wenn ich bei den von Roux beobachteten Erscheinungen noch etwas verweile. Roux bemerkte an der operierten Zelle drei Gruppen von Vorgängen. Zuerst Zersetzungs Vorgänge, die sich hauptsächlich in einer Vakuolisierung des Dotters und dem Auftreten zahlreicher abnormer Kernbildungen kund thun; diese Kerne stammen vom Furchungskern der operierten Furchungskugel ab. Eine zweite Gruppe von Erscheinungen bewerkstelligt die Wiederbelebung des Dotterrestes in der operierten Zelle; Roux nennt diesen Prozess Reorganisation. Bei geringer Veränderung des operierten Materials geschieht die Wiederbelebung direkt durch Kerne, die vom Furchungskern der operierten Eihälfte abstammen, oder aus der entwickelten in die operierte Hälfte hinübergewandert sind (Nucleitransmigration). Der Bekernung folgt die Zellulation des Dotters, und zwar charakteristischer Weise stets unmittelbar neben der entwickelten Hälfte beginnend. Ist der durch die Operation erzeugte Rest der einen Furchungskugel hochgradiger verändert, so erfolgt die Reorganisation entweder durch wenige kleinere Zellen der Blastulastufe, die von der entwickelten Hälfte in das Innere der desorganisierten Substanz langsam vordringen oder durch Umwachsung der toten Hälfte von der äusseren Schicht der entwickelten Hälfte aus. An den wiederbelebten Massen der operierten Furchungskugel vollziehen sich dann drittens die Vorgänge der Nacherzeugung, Postgeneration, durch welche die fehlende Körperhälfte hergestellt wird. Sie wurde von Roux zunächst nur als auf die erste Reorganisationsweise folgend, beobachtet und beschrieben (131).

Bei diesem merkwürdigen Vorgänge bilden sich in der operierten Furchungskugel alle drei Keimblätter, und zwar von den schon differenzierten Keimblättern der normal entwickelten Eihälfte aus. Voraussetzung zur Postgeneration eines Keimblattes ist, dass dasselbe mit einer „Unterbrechungsfläche“ an die nachträglich zellulierte

Wert auf jeden Fall — und zwar ganz besonders für die Regenerationsfrage — behalten. Vgl. Hans Driesch, Entwicklungsmechanische Studien. Zeitschrift f. wiss. Zoologie, 53. Bd., p. 160 ff.

Dottermasse stösst; so findet z. B. eine Nacherzeugung des Ektoblastes von der dorsalen Seite (der Medullarplatte) des Embryo aus zunächst nur im Bereich desjenigen Teils derselben statt, an dem bereits Ekto- und Entoblast sich geschieden haben und die Keimblätter also mit einem freien seitlichen Rande, wie an einem künstlichen Defekt, endigen. Die an diesen Stellen begonnene Bildung setzt sich kontinuierlich in der Dottermasse fort, und da am freien Rande sich stets allmähliche Übergangsstufen zwischen den indifferenten Dotterzellen und den Zellen des bereits vollkommen differenzierten Keimblattes finden, so ist anzunehmen, dass sich diese Differenzierung im ruhenden Dotterzellenmaterial durch direkte Umbildung der Dotterzellen vollzieht. Die Ursache für diese Weiterbildung der Keimblätter liegt aber in Kräften, die von den Blättern der entwickelten Hälfte ausgehen.

Es ist nun für uns notwendig, die Beziehungen der „Postgeneration“ zu der „Regeneration“ und die Unterschiede beider Vorgänge festzustellen. Die neueren Arbeiten über Regeneration stellten durchweg fest, dass verletzte Gewebe sich nur aus den übrig gebliebenen Elementen derselben Gewebsart regenerieren. Gilt nun, wie Roux mit Recht hervorhebt, dieser Satz auch „für frühzeitige embryonale Regeneration, so ist dadurch ein fundamentaler Unterschied von der Postgeneration ausgesprochen, bei welcher ja, wie wir gesehen haben, das Zellenmaterial nicht von den Elementen des sich postgenerierenden Blattes abstammt, sondern zum Teil durch das sehr durcheinander gekommene Kern- und Dottermaterial der operierten Eihälfte, zum Teil durch nur an zufälligen Stellen übergetretenes und dann verteiltes Kernmaterial der primär entwickelten Hälfte gebildet wird. Eine wichtige Übereinstimmung zwischen Postgeneration und Regeneration spricht sich jedoch darin aus, dass beide nur von den schon präexistierenden Gewebsschichten und nur nach Herstellung von Unterbrechungsflächen vor sich gehen.“ (130, p. 79.) Demnach kann man die Postgeneration als eine durch die Umstände modifizierte Regeneration ansehen, bei welcher der regenerative Antrieb von präexistierenden Gewebsschichten ausgeht, aber das reorganisierte Material der operierten Eihälfte direkt zum Neubau verwandt wird. Die Grundvorgänge bei der Postgeneration, Regeneration und normalen Entwicklung sind demnach im wesentlichen dieselben. Hervorzuheben ist noch, dass bei der Postgeneration das Kernmaterial eine ähnliche hervorragende Rolle spielt, wie bei der Regeneration (131, p. 82).

3. Regeneration von ganzen Körperteilen und Organen bei Metazoen. Die Unterschiede zwischen den regenerativen Vorgängen an einzelligen und mehrzelligen Wesen sind dadurch bedingt, dass

bei letzteren eine Differenzierung der Zellen und Zellgebiete eingetreten ist, die man mit Roux als auf qualitativer Teilung beruhend, mit Nussbaum als mit Arbeitsteilung verbunden ansehen kann. Ist diese Teilung eingetreten, so kann nicht mehr jede Zelle vikariierend für eine andere eintreten; das beweisen ontogenetisch die Versuche Roux's am gefurchten Froschei, phylogenetisch die Studien Nussbaum's und Ischikawa's an Süßwasserpolyphen (Hydra).

Als Roux z. B. eine der vier Zellen des zweimal gefurchten Eies von *Rana fusca* oben grob aufschlitzte, trat sehr viel Eiinhalt aus, aber das Ei entwickelte sich weiter und liess einen deutlichen Acephalus hervorgehen (129, p. 445). In ähnlicher Weise wurde die weiter entwickelte Morula und die Blastula behandelt, und es ergab sich, „dass die cirkumskripten Defekte der Eisubstanz häufig cirkumskripte Defekte oder cirkumskripte Verbildungen an dem sonst wohlgestalteten Embryo zur Folge hatten“ (p. 458).

Ob nun und in welcher Weise an solchen Eiern eine Regeneration (Postgeneration?) späterhin eintritt, ist noch nicht entschieden; ebenso wenig wissen wir etwas genaueres über eine etwaige Regeneration der Keimblätter, obgleich die Experimente von Roux und Kastschenko den Weg zu weitem Studien über diese Dinge gebahnt haben. Kastschenko experimentierte an Selachierembryonen. Wurden im VII. Stadium (Ausbildung der Primitivwülste und des unpaarigen Höckers, Lanzettform des Embryo) die Randwülste durchschnitten, so entwickelte sich trotzdem der Embryo bis durch das VIII. Stadium; wurde der hintere Rand des Blastoderms zerstört, so entwickelte sich normal die vordere Hälfte des Embryo, aber die hintere fehlte; wurde der ganze Embryo ausser dem vorderen unpaarigen Höcker der Länge nach geteilt, so entwickelte sich jede Seite des Embryo eine Zeit lang unabhängig; in einigen Fällen aber trat auch Wiederverwachsung der beiden Hälften ein. Genauere Angaben über das Verhalten der Keimblätter und ihre Regeneration fehlen, weil es Kastschenko nur auf die allgemeine Bildungsweise des Embryo ankam.

Es ist deshalb von Interesse, die phylogenetische Parallele einer (hypothetischen) Regeneration der Keimblätter kennen zu lernen: die Regenerationserscheinungen an einem tiefstehenden Metazoon (Hydra), welches im wesentlichen nur aus zwei Schichten, dem Ektoderm und Entoderm besteht; beide sind durch eine Stützlamelle getrennt und das Ektoderm besitzt eine „intermediäre“ Keimschicht. Da die Regenerationskraft der Hydra eine schier unglaubliche ist, hat sie von jeher zu ein-

schlägigen Versuchen gereizt. Hier sind, als der neuesten Zeit angehörig, nur die Untersuchungen von Nussbaum und Ischikawa zu besprechen, von welchen namentlich ersterer uns mit wichtigen Thatsachen bekannt gemacht hat.

Nussbaum schnitt z. B. aus einer *Hydra grisea* einen Leibesring quer heraus und teilte diesen dann noch in 2—4 Stücke; jedes Stück regenerierte einen normalen Polypen mit Fuss, Tentakelkranz und Mund nach dem Modus der embryonalen Entwicklung; dasselbe geschah an der Länge nach geteilten Polypen: jedes Längsstück, deren einmal fünf gewonnen wurden, regenerierte einen Polypen. Besondere Erwähnung verdient noch folgende Beobachtung. Ein Polypenteilstück hatte eine Knospe getrieben, bevor die Regeneration des Mutterstückes (Bildung des Tentakelkranzes) begann. Vergleicht man damit die von mir mitgeteilte Beobachtung, dass durch Abschneiden des Schwanzes die Metamorphose der Froschlarven nicht beschleunigt, sondern dass vorher die Schwanzspitze regeneriert wird, so ergibt sich aus beiden Thatsachen, wie schwer es ist, normale Entwicklungsvorgänge durch künstliche Verletzungen zu unterbrechen; es wird dadurch verständlicher, warum künstlich erzeugte Defekte sich nicht vererben.

Nussbaum untersuchte dann auch die Regenerationsfähigkeit abgeschnittener Tentakel und gelangte wie Trembley, Meyer und später Ischikawa zu negativen Resultaten, während Roesel, Engelmann und W. Marshall die Umwandlung eines Tentakelstückes zum ganzen Tier beobachteten. Nussbaum erklärt den Widerspruch daraus, dass in seinen Objekten die intermediären Zellen, von deren Zusammenwirken mit Ektoderm und Entoderm die Regeneration überhaupt abhängig sei, fehlten, während sie bei den Versuchen mit positivem Resultat vielleicht vorhanden gewesen seien. Weismann dagegen meint, die Verschiedenheit der Ergebnisse erkläre sich aus der grösseren oder geringeren Masse des abgeschnittenen Tentakelstückes, da die Regeneration überhaupt nur möglich sei, wenn das abgeschnittene Stück eine gewisse Minimalgrösse nicht überschritte. Die Entscheidung darüber bleibt also weiteren Versuchen vorbehalten.

Nussbaum gelangte bei seinen Studien zu dem Ergebnis, dass nach definitiver Arbeitsteilung in Form einer strengen Sonderung von Entoderm und Ektoderm zur Reproduktion eines Ganzen nicht nur Entoderm und Ektoderm, sondern auch indifferente Ersatzzellen nötig seien. Dass in der That das Zusammenwirken aller drei Zellarten zur Regeneration erforderlich ist, wurde später von Ischikawa noch durch ein interessantes

Experiment als richtig erwiesen. Er zerstörte an einem der Länge nach aufgeschnittenen Polypen das Entoderm durch Essigsäuredämpfe und fand dann, dass eine Regeneration nicht mehr eintrat, obgleich Ektoderm- und Intermedialzellen lebendig geblieben waren (101, p. 443 ff.).

Die wichtige Thatsache, dass nach qualitativer Trennung von Ektoderm und Entoderm eine Stellvertretung der einen Schicht durch die andere ausgeschlossen ist, wurde weiterhin von Nussbaum an solchen Polypen bewiesen, die nach Trembley's Vorgang umgestülpt waren. Trembley nahm an, dass ein umgestülpter und an der Wiederumkehr gehinderter Polyp sein Ektoderm einfach in Entoderm verwandle und umgekehrt. Nussbaum zeigte dagegen, dass, wenn ein durchbohrender Draht die gröbere ohne weiteres sichtbare Umstülpung hindert, an den Wundstellen eine gewissermassen heimliche Rückkehr zur normalen Lagerung von Ektoderm und Entoderm erfolgt, dass aber nicht Ektoderm in Entoderm und umgekehrt verwandelt wird. Dieser merkwürdige Vorgang vollzieht sich in der Weise, dass an den Stichöffnungen das Ektoderm gleichsam hervorkriecht und in seiner normalen Lage nach aussen hin eine zusammenhängende Schicht herstellt. Aber nicht das Ektoderm allein bewerkstelligt die Verlagerung: die Untersuchung von Schnitten zeigt, dass das Ektoderm mit der Stützlamelle und, wie man annehmen muss, auch mit dem zugehörigen Entoderm über das vorher nach aussen verlagerte Entoderm sich hinzieht. Es findet also, wie Weismann treffend sagt, eine „Umkrempelung“ statt.

Bald nach Nussbaum's Arbeit erschien die Mitteilung von Ischikawa über die Umkehrungsversuche an Hydra. Ischikawa gelangte zu demselben Ergebnis, wie Nussbaum, dass nämlich nicht eine Verwandlung vom Ektoderm in Entoderm, sondern eine Rückstülpung erfolgt; er nahm Anstoss an Nussbaum's „Rückwanderung“ und „Verlagerung“ von Zellen und suchte das wesentliche des Vorganges in einem „Zurück-schnappen der Schichten in toto“ durch Elasticität (62, p. 448). Auf eine Replik Nussbaum's trat Weismann für seinen Schüler Ischikawa ein (162) und Nussbaum demonstrierte dann noch einmal ausführlich die Mechanik des Trembley'schen Umstülpungsversuches (103, 104). Ein genaueres Eingehen auf diese Auseinandersetzungen würde den Rahmen dieses Berichtes weit überschreiten. Meine persönliche Ansicht geht dahin, dass Nussbaum den Rückstülpungsvorgang in den wesentlichen Punkten richtig und erschöpfend dargestellt hatte. Die Diskussion hat das Gute gehabt, dass manche Einzelheiten präziser dargestellt worden sind; sie veranlasste Nussbaum den Vorgang der Rückstülpung an einem Modell (Handschuhfinger) anschaulich zu machen und weitere Beobachtungen an

sich zurückstülpenden und zurückgestülpten Hydren zu machen. Diese Beobachtungen zeigten z. B., dass ein umgestülpter Polyp sich gleichzeitig von mehreren (zwei) Stellen aus zurückstülpen kann und dass die ursprüngliche Orientierung (vorn und hinten) dabei erhalten blieb; dass ein umgestülpter Polyp sechs Tage lang am Leben bleiben kann, ohne sich zurückzustülpen, dass er aber dabei von seinem Leibe zehrt und schliesslich verhungert, weil die Nahrungsaufnahme unmöglich ist, wenn das Entoderm nicht innen liegt (103, p. 553 und 563).

Die Versuche von Nussbaum und Ischikawa hatten ergeben, dass der Ort der Neubildung durch die Orientierung des Teilstückes im unverletzten Organismus bestimmt war; ein Tentakelkranz entstand also am vorderen, ein Fuss am hinteren Ende. Dieses Gesetz wurde von Jaques Loeb durch Experimente an *Hydra* bestätigt, und gilt nach seinen Beobachtungen auch für Aktinien und für mehrere von ihm untersuchte Seeesterne, Würmer, Schnecken, Krebse und noch höhere Tiere. Loeb's Experimente ergaben aber weiter, dass es Tiere und Pflanzen giebt, bei welchen durch äussere Umstände der Ort der Organbildung beherrscht werden kann, also die „Orientierung“ nicht mehr gilt. Schneidet man z. B. aus dem Stamm einer *Tubularia mesembryanthemum* (Hydroidpolyp) ein kleines Stück heraus und lässt beide Enden allseitig vom Wasser umspülen, so bildet sich an jedem Ende ein Kopf. Diese Erscheinung, bei welcher an Stelle eines Organs ein nach Form und Lebenserscheinungen typisch anderes Organ wächst, bezeichnet Loeb als Heteromorphose und unterscheidet sie von der gewöhnlichen Regeneration, bei welcher das verlorene Organ durch ein dem verlorenen gleichartiges ersetzt wird. Die äusseren Einflüsse, durch welche die Orientierung der Organe bestimmt wird, sind: Kontakt, Sonnenlicht und Schwerkraft der Erde. So heftet sich z. B. bei einer Reihe von Hydroidpolypen die Wurzel, sobald sie mit festen Körpern in Kontakt kommt, an der Oberfläche derselben fest, um in strengster Adhäsion mit derselben weiter zu wachsen; da *Tubularia* die entgegengesetzte Kontaktreizbarkeit zukommt, krümmt sie sich von der Oberfläche fester Körper weg, und es ist dadurch möglich, dauernde (stereotropische) Krümmungen des *Tubularia*stammes zu erzielen. Bei *Sertularia* sind die Sprosse positiv, die Wurzeln negativ heliotropisch. Ein geotropischer Einfluss wurde bei *Cerianthus membranaceus* bemerkt. Dieser Polyp stellt sich, wenn die Möglichkeit vorhanden ist, stets so ein, dass die Längsachse vertikal, der orale Pol nach oben, der aborale nach unten steht. Giebt man dem Tiere eine andere Stellung, so versucht zunächst der Fuss durch vertikale Abwärtskrümmung die normale Orientierung wieder zu gewinnen. Bemerkenswert ist noch die Beobachtung, dass nur

im Wachstum begriffene Teile Kontaktreizbarkeit und Heliotropismus zeigen. Gegenüber Loeb betont nun Trauttsch die Möglichkeit, dass die Heteromorphose nicht sowohl auf Regeneration als auf Fortpflanzung (Knospung) beruhe. Eine Entscheidung darüber wird die genauere histologische Untersuchung bringen müssen.

Die bekannte grosse Reproduktionskraft der Echinodermen wird neuerdings durch einen von Semon und Ludwig mitgeteilten Fall bestätigt. Wenn es sich dabei auch nicht um „Neubildung der Scheibe in der Mitte eines abgebrochenen Seesternarmes“ handelte (Semon), so war doch nach Ludwig's Untersuchung von dem Tier (einer nicht ganz ausgewachsenen *Ophiopsila aranea*), die bis auf das Peristom verloren gegangene Scheibe, drei Arme, und von den zwei übrigen Armen auch noch die Spitze regeneriert worden.

Die neueren Arbeiten über Regenerationsvorgänge bei Würmern, Arthropoden und Mollusken gehören mit wenigen Ausnahmen nicht dem letzten Decennium an und sind schon in dem Werke von Fraisse (37) besprochen worden. Um nicht zu weit zurückgreifen zu müssen, verweise ich deshalb auf Fraisse's Bericht über diese Untersuchungen. Es sei nur auf die Beobachtung von Parona, betreffend die freiwillige Abstossung und Regeneration der Rückenanhänge bei einer Schleierschnecke (*Tethys leporina*), aufmerksam gemacht, da sie ein Seitenstück zu der bei anderen Tieren vorkommenden Selbstverstümmelung liefert (107, p. 293 ff.). So stiessen z. B. gefangene Holothurien den Darmkanal mit den Geschlechtsorganen, Gefässen und der linken Lunge völlig aus und hatten diese Organe mit Ausnahme der Geschlechtsteile am 9. Tage schon regeneriert (Semper); Krabben und Flusskrebse warfen spontan Beine und Scheren ab und regenerierten sie (Huxley, Frédéricq, Dewitz). Über die Regeneration bei den Tunicaten berichtet Mingazzini, der in der zoologischen Station zu Neapel an jugendlichen Exemplaren von *Ciona intestinalis* experimentierte. Die abgeschnittenen oberen Enden der Siphonen, sowohl das der Kloaken-, wie das der Mundröhre wurde in 10 Tagen regeneriert und zwar war der regenerierte Siphon etwas länger als die normalen. Die Operation konnte beliebig oft an demselben Siphon wiederholt werden und wenn das drei- bis viermal geschehen war, so bekam das Exemplar eine grosse Ähnlichkeit mit der als „makrosiphonica“ beschriebenen Varietät der *Ciona intestinalis*. Diese merkwürdige Beobachtung lässt vermuten, dass die erwähnte Varietät in der Natur gleichfalls entstanden sei durch successive Regeneration der Siphonen, welche durch andere Tiere amputiert worden. Freilich würde es sich dann um keine echte „Varietät“, sondern nur um eine Anzahl

Tiere mit mehrmals regeneriertem Siphon handeln. Mingazzini durchschnitt ferner die Tiere unterhalb des Ganglion, welches das Centralnervensystem bildet und beobachtete nach einem Monat die gänzliche Restituierung des Tieres. Die anatomische Untersuchung mittels Serienschritte ergab, dass sich das ganze Gehirn mit all seinen Anhängen und Nervenfortsätzen vollständig regeneriert hatte. Dieses Resultat ist deshalb bemerkenswert, weil Carrière bei Mollusken (Schnecken) fand, dass mit dem Schlundring abgetrennte Köpfe nicht regeneriert wurden.

Was die Wirbeltiere anbetrifft, so verdanken wir Fraisse eine grössere experimentelle Untersuchung über die Regeneration von Geweben und Organen bei Amphibien und Reptilien. Da ich die Gewebe im Zusammenhang später besprechen will, so berichte ich hier nur kurz über die Organe.

Fraisse bestätigt die älteren Erfahrungen über die Regeneration des Schwanzes bei Amphibien und Reptilien. Bei ersteren geschah, wie schon H. Müller angab, die Bildung der regenerierten Wirbel in derselben Weise, wie im normal wachsenden Schwanzende desselben Tieres. Der regenerierte Eidechsenschwanz besteht nicht aus Wirbeln, sondern einem kontinuierlichen Knorpelrohre, welches schon seit langer Zeit bekannt ist; dieses Knorpelrohr ist morphologisch ein ganz anderes Gebilde als die Wirbelsäule und muss als eine funktionelle Anpassung betrachtet werden.

Was die Extremitäten anbetrifft, so fand Fraisse, dass sich dieselben bei Anuren nicht regenerieren; dies gilt für jüngere und ältere Tiere (Larven). Fraisse bemerkt, dass dies um so auffälliger ist, als ja Frösche mit drei Hinterbeinen vorkommen (p. 104). Auch will ich an die Angabe von Spallanzani erinnern: „Die jungen Frösche und Kröten thaten meiner Erwartung eine Genüge, indem sie neue Beine wieder bekamen“ (171, p. 65); nachher fügt er hinzu, dass diese Reproduktion nicht so schnell, wie beim Salamander, erfolgt und „nicht allemal“ (p. 66). Fraisse findet, wie früher Philippeaux, dass bei älteren Amphibien überhaupt nur dann die Extremitäten vollständig wieder nachwachsen, wenn ein oder mehrere Knochen bei der Amputation verletzt waren, nicht aber nach vollständiger Exstirpation (Exartikulation). Der Wundreiz ist also erforderlich zur Reproduktion und ebenso das Verbleiben eines als Matrix dienenden Gewebsrestes (Periost). Dementsprechend findet bei jüngeren Salamandrinen und besonders deren Larven fast stets eine Regeneration der Extremitäten statt, weil hier die Gelenke noch wenig ausgebildet sind und eine Knochenverletzung immer erfolgt; Bedingung dabei ist aber, dass Schulter- und Beckengürtel intakt bleiben. Die ihrer Gliedmassen beraubten Reptilien zeigten kein höheres Regenerations-

vermögen als die Säugetiere und Vögel, so dass Neubildung einer Extremität nicht eintrat.

Die Regeneration abgeschnittener Kiemen erfolgte regelmässig; exstirpierte Bulbi wuchsen dagegen, wie die Versuchsprotokolle am Schluss des Werkes lehren, in der Regel nicht wieder nach. Nur in einem Falle wurde der operierte (exstirpierte oder amputierte?) Bulbus dexter in ca. zwei Monaten so weit regeneriert, dass der Bulbus mit goldfarbigem Pigment „noch etwas kleiner wie normal erschien“ (p. 159).

Die Regeneration der abgeschnittenen Schwanzspitze bei einheimischen Amphibien und ihren Larven erfolgt nach der Beobachtung von Barfurth (7) eigentümlicherweise immer so, dass sich die Achse des Regenerationsstückes senkrecht auf die Schnittebene stellt, also gerade, schief oben oder schief unten. Da sich nun weiter herausstellte, dass die schief regenerierte Schwanzspitze im Verlauf des Wachstums gestreckt wird, so benutzte Barfurth dieses Objekt zu einer Studie über funktionelle Anpassung, indem ein Teil der schief amputierten Larven in tiefem, ein anderer in sehr seichtem Wasser gehalten wurde, so dass die Schwimmfunktion des Schwanzes ihren Einfluss geltend machen konnte, oder fast ganz aufgehoben war. Es ergab sich beim Abschluss der Versuche, dass unter den Schwimmern sich doppelt so viel Tiere mit ganz gerader Schwanzspitze befanden, als unter den Nichtschwimmern; die Funktion hatte im ganzen eine grössere Streckung von 21° erzielt. Während also die Versuche deutlich die „funktionelle Orthopädie“ (Roux) demonstrierten, ergab sich doch auch, dass bei der Streckung noch andere Kräfte wirksam waren; als solche sieht Barfurth die Schwerkraft und in letzter Instanz die dem Organismus immanente Fähigkeit der Selbstdifferenzierung an. Die Untersuchung von Barfurth zeigt, dass die Regenerationsvorgänge sich ebenso für entwicklungsmechanische Forschungen verwerten lassen, wie die der Entwicklung und der Postgeneration.

Abweichend von Fraisse sprach sich Egger nach Untersuchung einer eigentümlichen regenerativen Bildung an der linken hinteren Extremität einer *Zootoca vivipara* dahin aus, dass auch bei Reptilien die Regeneration von Extremitäten wenigstens möglich sei. Das linke Hinterbein dieses Tieres lief in ein „schwanzähnliches Gebilde“ aus, wie der erste Beobachter (Eiffe) angab. Die Untersuchung durch Egger zeigte, dass Oberschenkel und der grössere Teil des Unterschenkels normal waren. An letzteren setzte sich in stumpfem Winkel ein einfacher Stummel an, der 6 mm weit nach unten in derselben Stärke und Richtung verlief, um dann nochmals in einem kurzen konischen Endstück nach aussen abzubiegen. Dieses Endstück war von dem Tiere als Fuss benutzt worden und die

Knickung, die es gewissermassen schuf, trat in dem ursprünglich weichen und biegsamen Beinstummel erst ein, als eine fortwährende Anstemmung auf den Boden stattfand. Es handelt sich also um eine funktionelle Anpassung, die wohl nicht das Homologon, sondern das Analogon eines Fusses oder einer Phalange herstellte.

Über Regenerationen von Organen bei Fischen, Vögeln und Säugern liegen keine neueren Mitteilungen vor. Ich selber habe im anatomischen Laboratorium zu Bonn vor mehreren Jahren jungen Forellen Stücke der Schwanzflosse exstirpiert, aber nur eine Wundheilung, keine Neubildung erzielt. Es hat also auch jetzt noch der Fraisse'sche Satz Geltung, dass sich die pathologische Regeneration bei den genannten Tierklassen auf einfache Wundheilung und Vernarbung beschränkt. (Die Arbeit von Mazza [88] über Regeneration der Schwanzflosse bei einigen Fischen war mir leider nicht zugänglich.)

4. Regeneration von Geweben. a) Physiologische Regeneration. Die Frage des physiologischen Ersatzes verbrauchter Gewebelemente hat trotz ihrer Wichtigkeit eine zusammenhängende Bearbeitung bis jetzt nicht gefunden. Durch die verdienstvollen Arbeiten Flemming's und seiner Schüler haben wir zwar über den Ort und den Modus (Karyokinese) der Neubildung in den Geweben wertvolle Angaben bekommen, aber viele Fragen harren noch der Bearbeitung. Über die Lebensdauer der Elemente, die Verwendung der neugebildeten, den Verbleib der untergehenden Zellen wissen wir noch recht wenig; nur gelegentlich macht ein Forscher einmal eine Mitteilung darüber. Und doch drängt die heutige Biologie nach umfassenden Arbeiten über diese Vorgänge; Histologie, Embryologie, Physiologie und Regenerationslehre haben ein gleiches Interesse daran. So hat Pflüger neuerdings darauf hingewiesen, dass das Altern des menschlichen Organismus abhängig ist von der Abnahme der bildenden Thätigkeit, die in unserm Körper wirkt; jedes Organ nutzt sich fortwährend ab, weil es lebt, und besteht nur weiter, weil die abgenutzten Teile wieder gebildet werden. Während der Jugend und des Wachstums überwiegt die Neubildung den Verbrauch, im Alter schrumpft der Körper, weil die Neubildung kleiner als der Verbrauch ist. Die bildende Thätigkeit, welche die Ursache des Wachstums ist, nimmt schon vom Beginn des Lebens an stetig ab; sie kann nicht, wie die Kraft eines ermüdeten Muskels durch Ruhe und Nahrung erneuert werden. Nur ein Vorgang vermag bei den höheren Tieren diese schöpferische Triebkraft auf den Gipfel zu erheben, von dem sie dann sofort wieder herabsinkt: die Befruchtung (114, p. 5 ff).

Die Abhängigkeit des Alterns vom Verhalten der Gewebe

hat Merkel dargelegt. Die einzelnen Teile des Körpers altern nicht gleich schnell; ganze Organe schwinden schon vor der Geburt, oder altern in den Kindesjahren; so entstehen z. B. die Nebenhöhlen der Nase nur auf Grund einer ganz regelrechten Altersatrophie der betreffenden Knochen. Das Altern eines Gewebes ist nicht abhängig von seiner Abstammung, vom Keimblatt, sondern nur von seiner Beschaffenheit im Leben; diese letztere aber wird dadurch bestimmt, dass einzelne Gewebe sich den ursprünglichen embryonalen Charakter bewahren, andere sich von ihm in ihrer Struktur mehr oder weniger weit entfernt haben. Ersteres ist in hervorragendem Masse beim Epithelgewebe der Fall, welches durch schnelle Regeneration unbrauchbar gewordener Zellindividuen seine Integrität und seine jugendliche Leistungsfähigkeit am längsten bewahrt. Ihm nahe steht die glatte Muskulatur, weniger günstig sind die quergestreiften, am schlechtesten unter den Muskeln ist das Herz gestellt. Im Herzmuskel finden wir dementsprechend schon von der Kinderzeit an Produkte einer regressiven Metamorphose in den um den Kern gehäuften Pigmentmassen (Maass) und es wundert uns nicht, wenn wir auch physiologischen Alterserscheinungen, besonders einer Abnahme der Herzkraft begegnen. Bei den Binde- und Stützsubstanzen ist die Reproduktionskraft sehr gering. Selbst bei den Rundzellen, die sich wenig von ihrem ursprünglichen Charakter entfernen, erreicht die Leichtigkeit der physiologischen Regeneration die der Epithelzellen keineswegs; so nehmen z. B. im höheren Alter besonders die roten Blutkörperchen an Menge ab (Dupérié). Die Interzellulärsubstanzen und die ihnen ähnlichen Gebilde vollends, die Produkte der Zellthätigkeit, können aus eigener Kraft gar nichts thun, sie können nur immer starrer und funktionsunfähiger werden. Die Nervenzellen endlich entfernen sich mehr, wie alle andern, von ihrer frühesten Struktur und Anordnung. Die Thätigkeit der mitotischen Teilung ist ihnen verloren gegangen; sie entsprechen nicht gewöhnlichen Zellen, sondern eher Primitivorganen, die mit zunehmendem Alter wachsen und in höheren Lebensjahren durch ihren Pigmentgehalt zeigen, dass ihr Stoffwechsel gelitten hat.

Merkel hat gewiss Recht, wenn er die Fähigkeit zu altern in dem Sinne, in welchem wir sie vom Menschen verstehen, nur den Warmblütern zuschreibt; kaltblütige Tiere und wahrscheinlich auch Wirbellose gelangen nur bis zu der Grenze, welche wir Menschen mit dem Ende der Jugend erreichen, d. h. bis zum Ausgewachsensein, um dann sofort dem Tode zu verfallen. Wenn man aber Pflüger's Anschauung zu Grunde legt, so könnte auch bei Kaltblütern und Wirbellosen insofern von Altern die Rede sein, als ein Wachstum möglich ist, während gleichzeitig doch

die schnelle und leichte Regeneration abnimmt; es läge dann im Sinne von H. E. Ziegler und vom Rath (167) ein Gewebswachstum, nicht aber eine Gewebserneuerung vor. Wie schwierig es aber ist, so allgemeine Begriffe, wie „Altern“, zu definieren, beweist die Thatsache, dass auch bei Protozoen Erscheinungen zunehmenden Alters — um mich vorsichtig auszudrücken — vorkommen. Balbiani berichtet, dass bei dem bekannten *Stentor coeruleus* wiederholte Regenerationen am Peristom auftreten und dass man aus der Zahl derselben, die durch verschiedene Streifung erkennbar ist, auf das Alter des Tieres schliessen kann (4). Ob hier ein „Altern“ vorliegt, lässt sich wohl schwer entscheiden, immerhin aber ist die erwähnte Erscheinung ein „*caractère d'âge*“.

Auf die grosse Ähnlichkeit der physiologischen und pathologischen Gewebsregeneration wies Barfurth hin (8, p. 484). Er sieht in der „pathologischen“ Gewebsregeneration eine gesteigerte und durch Herstellung einer „Unterbrechungsfläche“ (Roux) modifizierte „physiologische“ Regeneration.

Was nun die physiologische Regeneration der einzelnen Gewebe anbetrifft, so wurde dieselbe bekanntlich vorzugsweise im Interesse der Karyokinese studiert, und die Jagd auf Mitosen brachte ja auch überall reiche Beute. Man kann mit Flemming (18, p. 347) das Resultat dieser Untersuchungen in den „Wahrscheinlichkeitsschluss“ zusammenfassen, dass die Regeneration der Epithelien, wie aller Gewebszellen, durch mitotische Zellteilung in den tiefen Schichten geschieht. Diese „tiefen Schichten“ wurden durch weitere Studien von Pfitzner, Nussbaum, Flemming und seinen Schülern, Drasch, von la Valette St. George, Bizzozero und Vassale, Neumann, Arnold, Löwit, Denys, Fraisse, Frenzel, Felix, Sieveking, E. H. Ziegler, O. vom Rath, Mewes u. a. in den verschiedenen Organen und Geweben näher bestimmt. Es fand sich, dass überall Zellkomplexe (Lymphknoten), einzelne Zellen (Drüsen), oder auch Zellkerne (quergestreifte Muskeln) ihren embryonalen Charakter soweit festhalten, dass sie zur Regeneration geschickt bleiben. Dass Rückbildung und Neubildung der Gewebelemente nebeneinander verlaufen können, wurde in neuerer Zeit z. B. durch Pflüger, von Brunn, Nussbaum, Sigmund Mayer, Barfurth u. a. betont. Nussbaum machte ausserdem darauf aufmerksam, dass alternde Drüsenzellen ausgestossen werden, und versuchte die Lebensdauer einer Generation von Drüsenzellen zu bestimmen (98, p. 334).

Dem von Flemming als „wahrscheinlich“ aufgestellten Satz, dass die Mitose der normale Modus der Kernteilung bei der physiologischen Gewebsregeneration ist, wird von der grossen Mehrzahl der Forscher, aber

nicht von allen, zugestimmt. Indem ich bezüglich dieser Frage auf die bekannte Arbeit von Waldeyer über Karyokinese, auf den Vortrag von Flemming über Zellteilung, auf die Arbeiten Arnold's und endlich auf die Kontroverse zwischen H. E. Ziegler und O. vom Rath einerseits und Löwit, Frenzel und Verson andererseits verweise, bemerke ich nur kurz, dass das Vorkommen der Amitose mit nachfolgender Zellteilung in manchen Geweben als sicher gelten kann, dass aber der physiologisch-regenerative Charakter derselben nicht bewiesen ist, während die Mitose an der erdrückenden Mehrzahl der Objekte mit Sicherheit als normaler regenerativer Teilungsvorgang dargethan ist. Man wird in Zukunft mehr, als es bisher geschah, zwischen Zellvermehrung und Regeneration unterscheiden müssen, wie H. E. Ziegler und vom Rath mit Recht hervorheben; erstere kann amitotisch durch Zellen erfolgen, die sich auf der Neige des Lebens befinden, letztere geschieht durch jugendkräftige Gewebselemente auf mitotischem Wege und verjüngt das Gewebe. Wenn freilich die genannten Forscher den Satz, dass die Regeneration stets auf Mitosen beruht, als per definitionem zum Begriff der physiologischen Regeneration hinzugehörig ausgeben wollen, so sehe ich darin eine *petitio principii*. Die physiologische Regeneration wäre auch durch Amitose möglich; dass sie durch Mitose vor sich geht, muss induktiv bewiesen werden und ist thatsächlich durch die Beobachtung zu einem hohen Grade von Wahrscheinlichkeit erhoben.

b) Pathologische Regeneration. Die Gewebsregeneration nach Verletzungen ist in umfassender Weise von Fraisse und Barfurth studiert worden. Als Objekte dienten Amphibien und besonders deren Larven, sowie bei Fraisse auch Reptilien; die gewonnenen wichtigsten Resultate gelten aber auch, wie wir durch viele Beobachtungen wissen, für höhere Wirbeltiere. Beide Autoren gelangten übereinstimmend zu folgenden Sätzen:

1. Alle Gewebsarten der Amphibienlarven besitzen die Fähigkeit der Regeneration.
2. Jedes Gewebe kann nur gleichartiges Gewebe wieder erzeugen.
3. Alle Regenerationen gehen aus von präexistierenden Elementen und zwar von solchen, die einen embryonalen Charakter bewahrt haben.
4. Die Leukocyten spielen bei den Regenerationen selber keine Rolle.

Was den letzten Satz anbetrifft, so hatte sich Ziegler auf dem X. internationalen medizinischen Kongress in Berlin ganz ähnlich dahin ausgesprochen, dass die Leukocyten an der Gewebsneubildung keinen Anteil nehmen und Marchand hatte ihm zugestimmt. Ebenso wies Eberth ganz neuerdings nach, dass die Leukocyten am Aufbau des sich regene-

rierenden Kornealgewebes keinen Anteil haben. Grawitz entschied sich nicht ganz bestimmt für oder gegen eine Beteiligung der Leukocyten an der Gewebsneubildung und Ribbert lässt die Möglichkeit offen, dass die einkernigen lymphogenen Leukocyten die Lymphspalten und Saftlücken des neuen Bindegewebes als Endothelien auskleiden helfen (124).

Den angegebenen Sätzen fügte Barfurth auf Grund seiner Beobachtungen noch folgende hinzu:

1. Die regenerativen Kernteilungen verlaufen nach der typischen Karyokinese.
2. Die „pathologische“ Gewebsregeneration ist eine gesteigerte und durch Herstellung einer Unterbrechungsfläche (Roux) modifizierte „physiologische“ Regeneration.
3. Das Produkt der Regeneration ist abhängig vom jeweiligen Entwicklungsstadium; die Regeneration wiederholt im allgemeinen die diesem Stadium entsprechenden normalen Entwicklungsvorgänge.
4. Die Grundvorgänge bei der Postgeneration, der Regeneration und der normalen Entwicklung (Wachstum) sind dieselben (Roux).
5. Die einfachen Gewebe werden schneller regeneriert als die höher differenzierten; dies ist eine Analogie zu der Thatsache, dass auch bei der ersten Entwicklung die primitiven Gewebe (Epithelien) früher ausgebildet sind, als die komplizierten (quergestreifte Muskeln).
6. Dem entsprechend wird bei der zeitlichen Aufeinanderfolge der Regeneration der Gewebe die primäre Entwicklung im allgemeinen wiederholt. Die Gewebe regenerieren sich in dieser Reihenfolge: a) Epidermis; b) Rückenmark; c) Chorda und skeletogenes Gewebe; d) Bindegewebe, Cutis und Kapillaren; e) Quergestreifte Muskulatur; f) Peripheres Nervensystem.

Der Modus der Kernteilung bei der pathologischen Regeneration ist freilich noch eine viel umstrittene Frage. Seit Mayzel und Eberth bei derselben zuerst Mitosen beobachteten, haben andere Forscher im Anschluss an J. Arnold das häufige Vorkommen der amitotischen Kernteilung betont. Im allgemeinen lässt sich darüber sagen, dass amitotische Teilung von den Autoren in der ersten Zeit (4.—24. Stunde) nach Anlage der Verletzung beobachtet wird, während später die mitotische Kernteilung vorwiegt. Diese Thatsache giebt zu denken. Wie Robert hervorhebt, hat man seit langer Zeit eine Kernwucherung in den quergestreiften Muskeln in allen möglichen Zuständen pathologischer Art gekannt und man hat deshalb von „degenerativer“ und „atrophischer“ Kern- und Zellwucherung gesprochen. Da nun die Gewebe durch die Verletzung offenbar unter abnorme Ernährungsverhältnisse gebracht werden,

so habe ich z. B. mit Robert die am ersten Tage nach einem operativen Eingriff in den quergestreiften Muskelfasern auftretende „direkte Segmentierung“, „indirekte Fragmentierung“ etc. etc. der Muskelkerne als Degenerationerscheinungen aufgefasst und in den später bemerkbaren Mitosen die eigentliche regenerative Kernteilungsform gesehen. Es muss also zugestanden werden, dass gerade bei der pathologischen Gewebsregeneration die Amitose sehr häufig ist; dass dieselbe aber eine Bedeutung für die Regeneration hat, darf nach dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse bezweifelt werden.

Was nun das Verhalten der einzelnen Gewebe nach Verletzungen anbetrifft, so bekenne ich mich zunächst unfähig, auch nur im entferntesten die hier einschlägige Litteratur vollständig zu berücksichtigen. Es gehören hierher nicht nur die zu Regenerationsstudien speziell unternommenen Versuche, sondern auch die plastischen Operationen, Transplantationen etc. etc. der Chirurgen, Ophthalmologen und Gynäkologen. Ich bin deshalb Roux sehr dankbar, dass er in Hermann und Schwalbe's Jahresbericht für 1888 und 1889 eine ganze Zahl dieser Arbeiten besprochen hat, und ich verweise ausdrücklich auf seine Referate. Für meine Zwecke mag es genügen, eine sehr kurze Übersicht der wichtigsten und interessantesten Beobachtungen zu liefern.

Die Epithelien haben zahlreiche Forscher zu Studien veranlasst. Allgemein ist zu sagen, dass man nach dem Vorgange der Chirurgen mehr und mehr zwischen der ersten provisorischen Bedeckung der Wunde und ihrer definitiven regenerativen Heilung zu unterscheiden gelernt hat. Erstere geschieht bei den auf dem Lande lebenden Wirbeltieren wohl durchweg durch einen Schorf, während bei den Wassertieren eine ausserordentlich schnelle provisorische Bedeckung durch sich vorschiebende Epithelzellen von den Wundrändern aus stattfindet. Den Schorf fand Ribbert bei der Regeneration der Mamilla nach 24 Stunden fest mit der Wundfläche zusammenhängend; er liegt dem mit mehrkernigen Leukocyten infiltrierten Bindegewebe dicht auf. Die Regeneration beginnt dann mit dem von Klebs und Peters beobachteten Vordringen des Epithels auf die Wundfläche, so dass nach 48 Stunden der Schorf nirgends mehr dem Bindegewebe, sondern überall dem vorgeschobenen Deckepithel aufsitzt. Bei dem in Wasser lebenden Siredon fand Fraisse, dass nach Verlauf von 5—6 Stunden eine Wunde von 2 mm Breite und beliebiger Länge von Epithelzellen völlig bedeckt war. Die eigentliche Regeneration, der Ersatz von Epithelzellen, beginnt nach übereinstimmenden Berichten der Beobachter erst einige Zeit nach Anlage des Defekts, und zwar durch mitotische Kernteilung in den präexistierenden Epithel-

zellen. Die Zeitangaben sind freilich sehr verschieden und müssen es wohl auch sein, da die Objekte, die Temperatur, Jahreszeit etc. verschieden sind. Am frühesten sind Mitosen von Neese (in der 4. Stunde) an der Hornhaut beobachtet worden; Rumler fand sie im Trommelfell des Kaninchens schon 6 Stunden nach der Paracentese; Ribbert und Somya sahen sie am ersten Tage schon während der Bedeckung des Epitheldefekts (Kornea, Mamilla); Ritschl am 1. Tage; Peters nach Bedeckung der Wunde (Kornea), im Endothel erst am 6. Tage; Simanowsky nach 24 Stunden, Beltzow am 3.—4 Tage; O. Fischer nach 30 Stunden; Stilling und Pfitzner nach mehreren Tagen u. s. w.

In geradezu wunderbarer Weise wird die regenerative Kraft des Organismus bei der modernen chirurgischen Plastik und Transplantation ausgenutzt, welche letztere in theoretischer Beziehung besonders an die Namen Reverdin und Thiersch geknüpft ist. Die ersten Mitteilungen über die feineren Vorgänge bei der Anheilung der Thiersch'schen Transplantationen auf granulierende Wunden stammen von Karg, dessen Aufsehen erregende Versuche noch in frischer Erinnerung sind. Er verpflanzte weisse Haut auf den Neger und schwarze auf den Weissen. Nach 12—14 Wochen war die weisse Haut auf dem Neger schwarz geworden, die schwarze auf dem Weissen hatte ihr Pigment verloren. Die Methode hat dann zahllose Anwendung gefunden, und die Transplantation blieb nicht auf die Haut beschränkt. v. Hippel transplantierte einen Korneallappen eines jungen Kaninchens erfolgreich in das Auge eines jungen Mannes. Gluck machte in seinem Vortrage auf dem 19. Kongress der Deutschen Gesellschaft für Chirurgie folgende Mitteilungen: Vanlair hat in Nervendefekte entkalkte Knochendrains, Arsaki Katguttampons nach Gluck eingesetzt; Helferich hat Tiermuskel in Muskeldefekte eingeheilt; Wölfler hat Sehnen vom Tier transplantiert zum Ausgleich von Sehnendefekten. In Bezug auf die Nerven hält Gluck Einheilung per primam intentionem für bewiesen. Die transplantierten Stücke passen sich dabei in merkwürdiger Weise ihrer Umgebung an. Berthold pflanzte ein Stückchen Kutis auf die Paukenhöhlenschleimhaut; Credé heilte die Stenosis vaginæ durch Einnähen eines Hautlappens von den grossen Schamlippen, Küstner durch Transplantation eines Stückes frisch operierter menschlicher Dünndarmschleimhaut. Eine zusammenfassende Darstellung der Hauttransplantation mit Angabe der neuesten Litteratur hat Jungengel gegeben.

Während die Regeneration der einfachen Epithelien verhältnismässig schnell erfolgt, werden die komplizierteren Epithelbildungen und -derivate viel langsamer wieder hergestellt. Das gilt nach den Beobachtungen von Fraisse und Barfurth für die Zellbrücken, die Kutikula

und die epithelialen Drüsen in der Haut von Amphibienlarven, das gilt auch von den Federn der Vögel und von den Haaren der Säugetiere. Die Regeneration der Federn wurde von Samuel sorgfältig bearbeitet; ich verweise auf das Referat Roux's über diese Untersuchung. Die umfassenden Versuche von Giovannini ergaben, dass die Regeneration menschlicher Haare 41 bis 72 Tage nach der Epilation beginnt und auf karyokinetischem Wege von den im Innern des atrophierten Follikels zurückgebliebenen Epithelzellen ausgeht. Entwicklungsmechanisches Interesse hat die Beobachtung Raehlmann's, nach welcher auf der intermarginalen Hautpartie des menschlichen Augenlides, welche gesundheitsgemäss haarlos ist, unter pathologischen Verhältnissen eine primäre Haarbildung nach embryonalem Typus auftreten kann.

An den gemeinsamen Ursprung vom Ektoderm erinnert die Ähnlichkeit der Regeneration beim Epithel der Haut und beim Centralorgan der Amphibienlarven, auf die Barfurth hinwies. Bei beiden ist die Regeneration schneller, als bei den übrigen Geweben; bei beiden erlangen die Zellen die Fähigkeit amöboider Bewegung, die beim durchschnittenen Rückenmark der Amphibienlarven auf einen schnellen provisorischen Verschluss des Epithelrohres (Centralkanal) hinzielt. Dass das Epithel des Centralkanals den ursprünglichen Charakter am besten festhält, beweist auch die Beobachtung von Caporaso, nach welcher es bei der Regeneration des Rückenmarks erwachsener Tritonen ebenfalls eine Hauptrolle spielt. Die Wiederherstellung der Funktion des regenerierten Rückenmarks wurde von Barfurth bei Amphibienlarven konstatiert; bei Reptilien scheint nach den Beobachtungen von H. Müller, Fraisse u. a. zwar eine morphologische, nicht aber eine physiologische Regeneration einzutreten. Bei den Säugetieren hat nach den vorliegenden Untersuchungen das Centralorgan die Fähigkeit der Regeneration überhaupt verloren. Nach den übereinstimmenden Angaben von Coën, Sanarelli, Friedmann und von Kahlden heilten Defekte des Gross- und Kleinhirns nur durch Bindegewebsbildung. Die Ganglienzellen antworten auf den traumatischen Eingriff früh und in erheblicher Ausdehnung durch Mitosen, aber diese Neigung hört bald auf; eine Reproduktion der Hirnsubstanz bleibt aus (Coën). Diese Resultate entsprechen also den früheren negativen Befunden Schiefferdecker's über Regeneration des Rückenmarks bei Säugern.

Die Regeneration des peripheren Nervensystems bei Amphibienlarven wurde von Barfurth untersucht. Sie erfolgt sehr langsam, langsamer als die aller übrigen Gewebe. Am 12. Tage nach Amputation des Schwanzes war erst ein Spinalganglion regeneriert; auch angeschnittene

Ganglien wurden wieder hergestellt. Die Achsencylinder der Nervenfasern regenerieren sich durch centrifugales Auswachsen der centralen Stümpfe nach Analogie der primären Bildung (His). Zu einem ähnlichen Resultat war Vanlair bei Versuchen an Hunden gekommen; er konstatierte „une régénération complète par drageonnement central, des nerfs périphériques sectionnés“. von Büngner fand dagegen bei Experimenten an Hunden und Meerschweinchen, dass es sich nicht um ein Auswachsen der alten intakten Achsencylinder vom Centrum nach der Peripherie handelt, sondern dass die Regeneration in allen Abschnitten des Nerven in unmittelbarer Verbindung mit den vermehrten Kernen der alten Schwann'schen Scheide erfolgt; es wird dabei wiederholt betont, dass die Kerne der Schwann'schen Scheide die Regeneration einleiten; dieselben vermehren sich mitotisch vom dritten Tage an. Das Verhalten der centralen Achsencylinder ist also noch kontrovers und wird durch weitere Untersuchungen zu prüfen sein. Über frühere Arbeiten von Hanken, von Hochwart, Albrecht u. s. w. findet man ein Referat in Hermann und Schwalbe's Jahresbericht für 1887. Hier seien noch kurz die erfolgreichen Nerventransplantationen der Chirurgen erwähnt. So heilte z. B. Landerer bei einem 18jährigen Bauernmädchen ein Stück vom Ischiadicus des Kaninchens in einen Defekt des Nervus radialis mit vollkommener Wiederherstellung der Funktion ein.

Eine vollständige Regeneration der Retina nach Durchschneidung des Optikus beobachteten Griffini und Marchio bei Tritonen.

Über die Regeneration der Chorda und des skeletogenen Gewebes liegen umfassendere Versuche von Fraisse und Barfurth vor. Die Wiederherstellung der Chorda fanden beide bei Anuren, Barfurth auch bei Urodelen. Bei älteren Larven der letzteren wird ein eigentümliches Gebilde regeneriert, in welchem Barfurth und V. Schmidt die knorpelige Fortsetzung des echten Chordagewebes sehen; es wurde deshalb von Barfurth „Chordastab“ genannt und dem „Chordastäbchen“ von Rosenberg und Braun homologisiert. Noch ältere Larven, bei denen das skeletogene Gewebe um die Chorda schon überall entwickelt ist, regenerieren aus skeletogenem und Chordagewebe (Chordaepithel) den „Knorpelstab“ (H. Müller, Fraisse, Flesch). Es folgt also hieraus, dass die Art der Regeneration dieser Gewebe durchaus abhängig ist vom jeweiligen Entwicklungsstadium des Stützapparates.

Die Regeneration des Knorpels wurde von Sieveking unter Schwalbe's Leitung studiert. Lochmarken in Kaninchen- und Mäuseohren schlossen sich nach längerer Zeit, und die mikroskopische Untersuchung zeigte, dass die Knorpelregeneration durch appositionelles Wachs-

tum vom Perichondrium aus (in Analogie mit dem Wachstum des Netzknorpels nach dem zweiten Lebensmonat) erfolgt war. Dies entspricht also früheren Beobachtungen z. B. von Bardenheuer, nach welchem auch der ossifizierende Knorpel vom Perichondrium aus verheilt; freilich kommt es in letzterem Falle nicht zur Bildung von echtem Knorpel, sondern der vom Perichondrium aus gelieferte poröse Kallus verknöchert, entsprechend dem oben formulierten Gesetze, dass das Produkt der Regeneration durch das vorliegende Entwicklungsstadium bestimmt wird.

Direkte Einheilung transplanterter Knochenstücke ist vielfach beschrieben worden. Nach Adamkiewicz geschieht die Verwachsung, auch wenn vorher das Periost ganz entfernt wurde. Mossé verpflanzte trepanierte Schädelknochenstücke in entsprechende Defekte anderer Tiere mit vollem Heilerfolge. Senn heilte sogar antiseptische, entkalkte Knochen in aseptische Knochenhöhlen ein. Amerikanische und europäische Zahnärzte setzen natürliche Zähne in künstlich gebohrte Alveolen ein. Der Zahn sitzt von selbst fest oder wird an die benachbarten Zähne angebunden. Nach der Einheilung scheint sich der atrophiierte Alveolarfortsatz gleichsam zu regenerieren.

Die Regeneration des Bindegewebes erfolgt bei Amphibienlarven nach den Untersuchungen von Fraisse und Barfurth von den restierenden Elementen. Barfurth sah die ersten Mitosen in fixen Bindegewebszellen am 3. Tage. Kapillaren regenerieren sich in der durch Arnold, Ziegler, Rouget, Mayer, Bobritzki, Fraisse und Kölliker beschriebenen Weise durch Bildung einer protoplasmatischen Anastomose von einer Endothelzelle aus mit nachfolgender Kanalisierung. Die Kernteilung ist mitotisch.

Die Regeneration der Elemente des Blutes ist identisch mit ihrer Entwicklung. Da bei der Wichtigkeit dieser Frage und dem beängstigenden Umfang ihrer Litteratur ein kurzes Referat unmöglich ist, so verweise ich auf die spezielle Behandlung des Gegenstandes in diesem Bericht.

Was die Regeneration der Drüsen anbetrifft, so mögen hier zuerst die Lymphknoten erwähnt werden, deren Wiederherstellung nach Verletzungen Ribbert (123) untersuchte. Es fand sich das bemerkenswerte Ergebnis, dass bei der Regeneration die Lymphzellen keine Rolle spielen, sondern dass dieselbe von den Endothelien und fixen Retikulumzellen ausgeht. Eine regenerative Neubildung von Lymphknoten wurde von Zehnder in der Umgebung erkrankter Drüsen nachgewiesen; es entstanden Herdchen lymphadenoiden Gewebes nach embryonalem Modus, in denen später Keimcentra auftraten.

Auch an der Thyreoidea (122) beobachtete Ribbert eine Regeneration funktioneller Bestandteile; sie geht aus von den Epithelien der alten Alveolen, und die Neubildung von Alveolen erfolgt nach embryonalem Typus in der Weise, dass sich zuerst solide Sprossen bilden, die dann in kleinere Gruppen von Zellen zerfallen; diese bekommen ein Lumen und secernieren Kolloid in dasselbe. Die Regenerationsvorgänge laufen verhältnismässig langsam ab; Mitosen fanden sich erst am zweiten Tage.

Auch in der Magenschleimhaut beobachteten Griffini und Vassale nach Excision von Schleimhautstücken bei Hunden eine vollkommene Regeneration funktioneller Bestandteile von den restierenden Elementen aus. Aus den Drüsenzellen der Wundränder entstand ein „Überzugsepithel“, welches die ganze Wunde deckte; dieses Überzugsepithel lieferte dann echte Labdrüsen, in denen Pepsinzellen sich durch Differenzierung der Drüsenzellen selber vom Grunde des Schlauches aus bildeten. Der Reproduktionsprozess der Labdrüsen verlief also nach dem Muster der embryonalen Entwicklung.

Ganz entsprechende Erfahrungen machte Martinotti nach partieller Extirpation des Pankreas bei Hunden. Während in dem zurückgebliebenen Teile der Drüse Zeichen von kompensatorischer Hyperplasie auftraten, zeigte sich eine Reproduktion pankreatischen Gewebes von den überlebenden Zellen der Wundränder aus. Ausserdem wurden Erscheinungen kompensatorischer Hyperplasie in den Magendrüsen und den Lieberkühn'schen Drüsen beobachtet.

Über die älteren Regenerationsstudien Podwyssozki's an der Leber, der Niere, den Speichel- und Meibom'schen Drüsen sei hier nur kurz bemerkt, dass überall eine mitotische Proliferation an den funktionellen restierenden Elementen beobachtet wurde. Der Anfang der Karyomitose trat bei den einzelnen Drüsen zu verschiedener Zeit ein und wechselte auch je nach der Species; bei gut genährten und jungen Tieren war die Drüsenzellenteilung viel energischer als bei alten und hungernden Tieren. In der Niere war die Regeneration unvollkommener als in den anderen Drüsen: neue Glomeruli und neue Harnkanälchen bildeten sich nicht.

Aufsehen haben die Experimente Ponfick's an der Kaninchenleber gemacht. Die Tiere ertrugen z. B. die Entfernung des ganzen linken Lappens oder der beiden vorderen Teile der Leber ganz gut. Als die Lebersubstanz bis zu 74% der Gesamtmasse entfernt wurde, überstanden von 36 Tieren 11 die Operation und nahmen zum Teil erheblich an Gewicht zu. Schon nach wenigen Tagen trat ein gewaltiger Ersatz von Lebergewebe ein. Diese Experimente wurden von von Meister an Kaninchen wiederholt und auch auf Hunde und Katzen mit dem-

selben Erfolge ausgedehnt; 36 Tage nach Entfernung von $\frac{3}{4}$ der Leber war dieselbe bis zum Gewicht der normalen Leber regeneriert.

Regenerationstudien an Eierstöcken des Kaninchens machte Harriet E. Lothrop. Ein gequetschtes Ovarium zeigte oft starke Volumszunahme, die auf Eindringen von Wanderzellen und auf Wucherung der fixen Zellen, der Primordialeier und der Grundzellen beruhte.

Am Hoden von Fröschen beobachtete Griffini nach keilförmigen Excisionen eine Regeneration von drüsigen Bestandteilen, die aus dem präexistierenden Parenchym am Defektrande entsprangen; es wurden Spermatogonien und junge Ampullen gebildet. Entsprechende Resultate erhielt San Felice am Hoden des Meerschweinchens. Hier mögen auch die entwickelungsmechanisch bedeutsamen Versuche von Ribbert und seinen Schülern über kompensatorische Hypertrophie der Ovarien (Pasewaldt), der Testikel (Hackenbruch), der Speicheldrüsen (Krahé) und der Mammæ (Trostorff) nach Exstirpation der betreffenden Organe an einer Seite bezw. von 4 Mammæ der 6 vorhandenen beim Kaninchen, erwähnt werden. Da die Ovarien, Testikel und Mammæ der Versuchstiere noch nicht funktionierten, so kann es sich, wie Roux bemerkt, nicht um „funktionelle Anpassung“ handeln, sondern diese kompensatorischen Hypertrophien müssen auf besonderen, uns noch unbekannten Korrelationen im Organismus beruhen. Ausserdem kommt es in den Organen aber noch zu einer „funktionellen Hypertrophie“ (vielleicht die Ovarien ausgenommen). Dagegen fällt die Hypertrophie der Speicheldrüsen und die von Haasler beobachtete kompensatorische Lungenhypertrophie nach Exstirpation einer Lunge unter die „funktionelle Anpassung“, als Anpassung an ein grösseres Mass der Funktion durch verstärkte Ausübung der Funktion im Sinne von Roux.

Nach Exstirpation einer Nebenniere bei jungen Kaninchen sah Stilling eine kompensatorische Hypertrophie der andern eintreten. Zurückgebliebene Reste der Nebennieren entwickelten sich im Laufe der Zeit zur Grösse eines normalen Organes. Nach Entfernung der Nebennieren entwickelten sich sehr häufig accessorische Nebennieren auf der Vena cava oder in der Nähe der Niere.

Sehr auffallend ist die Angabe von Duval, dass der im Uterus der Ratte und Maus durch die Ablösung der Placenta entstandene Epitheldefekt durch Bindegewebszellen der Schleimhaut, die sich in Epithelzellen umwandeln, gedeckt wird (Referat von O. Schultze in Hermann und Schwalbe's Jahresbericht für 1890). Da ich mir das Original nicht verschaffen konnte, muss ich mir vorläufig kritische Bemerkungen über diese Arbeit versagen. Ebenso reserviert muss ich

mich verhalten in Bezug auf die Angabe von Dekhuyzen (und Ranvier) über Regeneration des Peritonealepithels; letzterem „scheint“ es, dass durch Einschiebung von Zellen aus dem Bindegewebe die Regeneration oder das Wachstum des Endothels zu Stande kommt. Ich verweise dem gegenüber auf die Untersuchung von Stilling und Pfitzner, welche die Anschauung vertreten, dass die Regeneration des Peritonealepithels auf karyokinetischem Wege vom Epithel des Wundrandes aus erfolgt (152).

Die glatten Muskelfasern regenerieren sich nach den Beobachtungen Ritschl's und Busachi's an Säugetieren, Stilling's und Pfitzner's an Tritonen von den vorhandenen Elementen des Wundrandes aus. Die Faser teilt sich in der Mitte ihrer Länge, nachdem sich vorher der Kern mitotisch geteilt hat.

Die Regeneration des Herzmuskels studierte Martinotti, indem er glühende Nadeln in das Herz von Ratten einstieß. In den ersten Stunden nach der Verwundung fanden sich zahlreiche Mitosen in den angrenzenden Muskelfasern, die sich teilweise regenerierten; zum grössten Teil wurde aber der Substanzverlust durch Wucherung des interstitiellen Gewebes gedeckt (Bericht von Roux, 1888, p. 522).

Am spätesten von allen Geweben — das periphere Nervensystem ausgenommen — regeneriert sich nach Fraisse und Barfurth die quergestreifte Muskulatur. Dass dies mit der komplizierten Struktur der Fasern zusammenhängt, lehrt die Thatsache, dass die zelligen Elemente, aus denen bei ganz jungen Amphibienlarven dieselben hervorgehen, schon längst vorhanden sind, ehe die Differenzierung derselben zu quergestreiften Muskelfasern nachweisbar ist. Nach den neuesten Untersuchungen kann es als sicher gelten, dass die Bildung der jungen Muskelfasern weder von weissen Blutkörperchen, noch von Bindegewebszellen, sondern ganz allein vom präexistierenden Muskelgewebe ausgeht. Hier aber stehen sich zwei Theorien gegenüber. Nach der einen, die besonders von C. O. Weber, C. E. E. Hoffmann und P. Kraske vertreten wird, lösen sich die alten Muskelfasern gewissermassen erst in ihre Elemente, die Muskelkörperchen, Sarkoblasten, auf; diese vermehren sich und entwickeln sich zu jungen Muskelfasern (Sarkoblastentheorie); nach der andern, hauptsächlich durch Neumann und Nauwerck verfochtenen Lehre wachsen von den angeschnittenen Muskelfasern Knospen oder Sprossen heraus, die proliferierende Kerne enthalten und junge Muskelfasern bilden (Knospentheorie). Indem ich bezüglich aller Einzelheiten auf die jüngsten Arbeiten über diesen schwierigen Gegenstand von Nauwerck, Robert und Barfurth verweise, hebe ich hier nur einige charakteristische Punkte

hervor. Nauwerck hat das Verdienst, die Neumann'schen Muskelknospen wieder zur Anerkennung gebracht zu haben; Robert betont, dass die mitotische Teilungsform der Kerne es allein ist, welche zur Neubildung von Muskelfasern zu führen vermag; Barfurth betrat, wie vorher Fraisse, den Weg der vergleichend- und embryologisch-regenerativen Forschung, um eine bessere Einsicht in die komplizierten Vorgänge der Muskelregeneration zu gewinnen. Er fand den Modus dieser Regeneration verschieden, je nach dem Entwicklungsstadium des Versuchstieres und suchte unter Zuhilfenahme der Beobachtungen Neumann's, Nauwerck's und Felix' die Beziehung zwischen Regeneration und Entwicklung in folgenden Sätzen klarzustellen:

1. Primäre Entwicklung der Muskelfasern aus einzelnen Zellen der Ursegmente, die den Sarkoblasten (Klebs) gleichwertig sind. Ihr entspricht der erste und einfachste Modus der Regeneration bei ganz jungen Amphibienlarven: nach mitotischer Vermehrung der Muskelkörperchen treten einzelne (Sarkoblasten) unter knospenähnlichen Bildungen aus dem Verbande der Muskelfasern heraus, rücken vor und bilden junge Muskelfasern.
2. Postembryonale Entwicklung der Muskelfasern aus Sarkoblasten, durch Längsteilung alter Muskelfasern, sowie durch Längen- und Dickenwachstum der einzelnen Fasern (Felix). Diesem Übergangsstadium entspricht die Regeneration bei älteren Larven (Amphibien) und bei erwachsenen Tieren (Säuger, Nauwerck): Die Neubildung geschieht durch Spaltungsprodukte und Knospen präexistierender Muskelfasern (Neumann, Nauwerck), ausserdem aber durch Sarkoblasten, die sich bei diesen Vorgängen freimachen.
3. Postembryonale Neubildung von Muskelfasern nur durch Längsteilung vorhandener Fasern (Felix). Ihr entsprechen die bei der Regeneration älterer Larven und erwachsener Tiere vorkommenden „Spaltungen und Abfurchungen“ (Nauwerck), die wie in dem vorher besprochenen Stadium zur Neubildung von Muskelfasern Veranlassung geben. Dieses Stadium unterscheidet sich also von dem vorigen wesentlich dadurch, dass weder bei der physiologischen Neubildung (Felix), noch bei der Regeneration (Nauwerck) eine Bildung von Muskelfasern aus Muskelzellen (Sarkoblasten) vorkommt.

Die Regeneration des Sehnengewebes hat im letzten Jahre eine sorgfältige Bearbeitung durch Viering erfahren. In den die Stümpfe umgebenden Abschnitten der operierten Achillessehne des Kaninchens zeigten sich nach 2–3 Tagen zahlreiche Mitosen. Erst vom vierten Tage an begann die eigentliche Regeneration durch Proliferation der Sehnen-

zellen; hierbei beteiligten sich auch „schlummernde“ Sehnenzellen, die normalerweise nicht in die Erscheinung treten.

Überblickt man die mitgeteilten Angaben über die Regeneration der einzelnen Gewebe, so ergibt sich, dass sämtliche Gewebsarten und fast alle von denselben gebildeten Organe auf ihre Reproduktionsfähigkeit geprüft sind. Das klinische Bedürfnis und das pathologische Interesse schuf eine ungeheure Menge von fleissigen Arbeiten auf diesem Gebiet, während die rein theoretische Erörterung in der Regel bei dem kurzen Hinweis auf die Analogie der primären Entwicklung stehen blieb. Zahlreiche neue Untersuchungen beweisen aber, dass auch die Lehre von der Regeneration erst durch die vergleichende und entwicklungsmechanische Richtung einem wissenschaftlichen Verständnis näher geführt werden kann. Nur auf dieser Basis wird es gelingen, durch Beobachtung und Reflexion das eigentliche Wesen der Regeneration so weit zu ergründen, als es dem menschlichen Geiste überhaupt möglich ist. Die wichtigsten Erfahrungen, die wir bis jetzt gemacht haben, lassen sich etwa so formulieren:

1. Die Fähigkeit der Regeneration kommt allen Tierklassen zu.
2. Das Individuum hat diese Fähigkeit in allen Phasen seiner Entwicklung vom Ei an.
3. Die Tiere regenerieren um so leichter, je weniger sie sich ontogenetisch und phylogenetisch vom Elementarorganismus (Ei, Zelle) entfernt haben, also je jünger sie sind und je tiefer sie stehen.
4. Alle Gewebe vermögen sich zu regenerieren.
5. Beim Modus und der zeitlichen Aufeinanderfolge der Regenerationen wird im allgemeinen die normale Entwicklung wiederholt.
6. Das Produkt der Regeneration entspricht dem jeweiligen Entwicklungsstadium des Tieres.
7. Die „pathologische“ Gewebsregeneration ist eine gesteigerte und durch Herstellung einer Unterbrechungsfläche (Roux) modifizierte „physiologische“ Regeneration.
8. Die Kern- und Zellteilungen verlaufen bei der normalen Entwicklung wie bei der Regeneration sehr wahrscheinlich nur nach der typischen Karyokinese.
9. Die Grundvorgänge bei der Postgeneration, der Regeneration und der normalen Entwicklung (Wachstum) sind dieselben (Roux).

Alle diese Beobachtungen berechtigen zu der Anschauung, dass primäre und spätere Entwicklung, Postgeneration, physiologische und pathologische Regeneration nur verschiedenartige Äusserungen eines und

desselben schöpferischen Vermögens im Organismus sind, welches ich mit Roux als die Fähigkeit der Selbstdifferenzierung bezeichne. Wenn man mir entgegenhält, dass dadurch die Lösung der Frage nur um einen Schritt zurückgeschoben sei, weil wir über das Wesen dieser Selbstdifferenzierung so gut wie nichts wissen, so will ich das zugeben. Aber in der Biologie ist es wie in jeder anderen Disziplin ein wissenschaftlicher Fortschritt, wenn man zwei Probleme auf ein einziges zu reduzieren vermag, und wenn ich die Regeneration mit der Entwicklung verkoppeln kann, so kommt sie damit in gute Gesellschaft. Über das Grundproblem der Selbstdifferenzierung und einige andere von gleichem Range, z. B. die Vererbung, wollen wir dann weiter nachdenken.

IV.

Knochen, Bänder, Muskeln.

Von

Karl von Bardeleben, Jena.

1. Alezais, Note sur le mode de communication du sinus frontal avec le méat moyen. Comptes rendus hebdomadaires de la société de biologie, Série IX, Tome III, 1891, Nr. 28, S. 702—705.
2. Baraldi, G., Ancora sull' osso sfenotico nell' uomo. Atti della società toscana di scienze naturali. Processi verbali, Vol. VII, 1889/91, S. 12—16.
3. Bellini, La face externe du fémur est aussi libre d'insertion musculaire que la face interne. Bulletins de la société anatomique de Paris, Année LXVI, Série V, Tome VI, 1891, Fasc. 12 et 13.
4. Bennett, E. H., On the Variability of the Upper End of the Fibula. Read before the Section of Anatomy and Physiology of the Royal Academy of Medicine in Ireland on Friday, January, 9. 1891. The Dublin Journal of medical Science, Series III, Nr. 236, 1891, S. 97—100. With 3 Plates.
5. Bianchi, S., Sopra un raro caso di os trigonum del Bardeleben. Monitore Zoolog. italiano, Siena 1890. T. I, S. 171—176.
6. Bianchi, St., Ancora sull' osso sfenotico nell' uomo. Risposta alla Nota dell prof. Baraldi. Estratto dal processo verbale della Società toscana di scienze naturali, Luglio 1890, 4. SS.
7. Bianchi, S., Sullo sviluppo della squama occipitale e sul modo di originarsi delle varie forme delle ossa interparietale e preinterparietale nel cranio umano. (Con figure.) Estratto dal Monitore zoologico italiano, Firenze, Anno II, Nr. 4—5, 30. Aprile e 31. Maggio 1891.
8. Bianchi, S., Sur le développement de la squame occipitale et sur le mode d'origine des diverses formes des os interpariétaux et préinterpariétaux dans le crâne humain. Résumé. Archives italiennes de biologie, Tome XVI, 1891, Fasc. 1. S. 103—105.
9. Bianchi, S., Ossificazioni accessorie (squamo-condiloidee) dello occipitale umano. Sperimentale, Firenze, 1890, Vol. LXVI, S. 256—262.
10. Birmingham, Ambrose, Variability in the Level of Attachment of the lower Limb to the vertebral Axis in Man. The Journal of Anatomy and Physiology, Vol. XXV, New Series Vol. V, 1891, Part IV. S. 526—534.

11. von Brunn, A. Das Foramen pterygospinosum (Civinini) u. der Porus crotaphitico-buccinatorius (Hyrtl). Mit 7 Abbildungen, Anatomischer Anzeiger, Jahrg. VI. 1891, Nr. 4, S. 96—104.
12. Brunner, Konrad, Über Genese, kongenitalen Mangel und rudimentäre Bildung der Patella. Mit 1 Figur. Virchow's Archiv für pathologische Anatomie, Band 124, Folge XII, Band IV, Heft 2, 1891, S. 358—373.
13. Buscalioni, L., La curva dorsale nella colonna vertebrale dell' uomo e degli animali. Giornale d. R. Accad. di med. di Torino, 1891. Ser. 3, Tom. XXXIX, S. 199 bis 216. Con. 1 tavola.
14. Carlsson, Albertina, Untersuchungen über die weichen Teile der sog. überzähligen Strahlen an Hand u. Fuss. Mit 4 Taf. Bihang till K. Svenska Vet.-Akad. Handlingar, Band 16, Afd. IV, Nr. 8. Stockholm 1891, 40 SS.
15. Carlsson, Albertina, Verhandlungen des Biolog. Vereins in Stockholm, 1890, Nr. 13, S. 117—124. (Vorläufige Mitteilung zu obigem.)
16. Centonze, Michele, L'osso bregmatico (Antiepilepticum) Con 1 Tavola. Memorie della Società Italiana delle scienze. Serie terza, Tomo VII, 1890, Nr. 3, 4^o. SS. 12.
17. Costa, Pietro, Il terzo trocantere, la fossa ipotrocanterica, la cresta ipotrocanterica nell' femore dell' uomo. Tesi di laurea. Archivio per l'antropologia e la etnologia, Vol. XX, Fascicolo 3, 1890, S. 269—298. Con 1 tavola.
18. Damourette, Vice de conformation de la main droite. Deux index supplémentaires au lieu de pouce. Archives générales de médecine, décembre 1890, S. 666—675.
19. Ficalbi, E., Considerazioni riassuntive sulle ossa accessorie del cranio dei Mammiferi e dell' uomo. Con 3 figure. Monitore zoolog. italiano, Anno I, Nr. 7, S. 119—135; Nr. 8 S. 114—157.
20. Focken, H., Un cas de polydactylie. Revue biologique du Nord de la France, Année III, 1891, Nr. 6.
21. Goldmann, Edwin E., Beitrag zur Lehre von den Missbildungen der Extremitäten. Beiträge zur klinischen Chirurgie, Bd. VII, Heft 2, S. 239—256. 2 Tafeln.
22. Hasse, C., Die Ungleichheit der beiden Hälften des erwachsenen menschlichen Beckens. Archiv f. Anat. u. Physiol., Anat. Abt., 1891, S. 244—252. 1 Tafel (S.-A.)
23. Hennig, C., Über Polydaktylie. Sitzungsbericht der Naturforschenden Gesellschaft zu Leipzig, Jahrg. XV und XVI, Leipzig 1890, S. 1—3, Zusatz S. 6—9.
24. Holl, M., Über die Entwicklung der Stellung der Gliedmassen des Menschen. Mit 1 Tafel. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wissensch. in Wien, Math.-naturw. Klasse, Band C, Abt. III, Febr. 1891, S. 12—61. Wien 1891, Komm. Tempsky.
25. Holl, M., Anz. d. Kais. Akad. d. Wiss. in Wien, Jahrg. 1891, Nr. IV, 5. Febr., S. 29 bis 31. (Vorläufige Mitteilung zu 24.)
26. Hopmann, Weitere Beiträge zur Beantwortung der Frage: Kommen Difformitäten der Choanen vor oder sind sie ungemein selten? Verhandlungen der Gesellschaft deutscher Naturforscher und Ärzte, 63. Versammlung zu Bremen, 15—20. Sept. 1890, Leipzig 1891, S. 371—378.
27. Jaboulay, La situation du trou nourricier de l'humérus et sa valeur comme point de repère dans les mensurations de cet os. Province médicale, Lyon 1891, Tome V, S. 64—66.
28. Jaboulay et Tournier, Les anomalies des côtes. Province médicale, Lyon, 1890, Tome IV, 423, 433.
29. Jaboulay, Les modifications extérieures des os du membre inférieur pendant la vie. Province médicale, Lyon 1891, Bd. V, S. 145—147.
30. Jolly, F., Über Polydaktylie mit Missbildung des Armes. Internationale Beiträge zur wissenschaftlichen Medizin, Band I, S. 617—630.

31. Körner, O., Untersuchungen über Wachstumsstörung und Missgestaltung des Oberkiefers und des Nasengerüsts infolge von Behinderung der Nasenatmung. Leipzig, F. C. Vogel, 1891, 8°, 20 SS. mit 3 Tafeln. 1,50 Mark.
32. Maggi, Leop., Il canale craniofaringeo negli antropoidi. Reale Istituto Lombardo di scienze e lettere. Rendiconti, Serie II, Vol. XXIV, Fasc. 3, 1891, S. 138—149.
33. Mingazzini, G., Sul processus basilaris ossis occipitis. Con 4 figure. Anatomischer Anzeiger, Jahrg. VI, 1891, Nr. 14 u. 15, S. 391—400.
34. Nicolas, A., Nouvelles observations d'apophyse susépitrocléenne chez l'homme. Revue biologique du nord de la France, Lille 1890/91. T. III, S. 132—134. Avec 2 planches.
35. Pfitzner, W., Beiträge zur Kenntnis des menschlichen Extremitätenskeletts. Mit 7 Tafeln. Morphologische Arbeiten, herausgegeben von Dr. Gustav Schwalbe. Band I, Heft 1.
36. Pfitzner, Über Variationen im Aufbau des menschlichen Hand- und Fuss skeletts. Verhandlungen der anatom. Gesellschaft auf der 5. Versammlung 1891, S. 181—187; mit Demonstration S. 269. — Diskussion: Waldeyer S. 187.
37. Pfitzner, Fall von durch nachweislich 4 Generationen zu verfolgender Vererbung von überzähligen Fingern und Zehen; direkte Mitteilung. Allgemeine medizinische Centralzeitung, Jahrg. LX, 1881, Nr. 53, S. 1221.
38. Romiti, Guglielmo, La fossetta faringea nell' osso occipitale dell' uomo. Con 1 tavola. Atti della società toscana di scienze naturali, Memorie, Vol. XI, 1891, S. 27—35.
39. Rosenberg, E., Über einige Entwicklungsstadien des Handskeletts der Emys lutaria Marsili. Morphol. Jahrbuch. Bd. XVIII, Heft 1, S. 1—34, 1 Tafel.
40. Rossi, Umberto, Il canale cranio-faringeo e la fossetta faringea. Ricerche antropologiche. (Istit. anatom. di Firenze.) Monitore zoolog. italiano, Firenze. Anno II, Nr. 6, 30, Giugno 1891, 8 SS.
41. Schuberg, A., Über sogenannte „überzählige“ Phalangen bei Amphibien. Arbeiten aus dem zoologisch-zootomischen Institut in Würzburg, Band 10, Heft 1, 1891, S. 119—124.
42. Solger, Proc. supracondyloideus hum. (anterior s. medius.) Greifswalder medizinischer Verein, Sitzung am 4. Juli 1891. Deutsche medizinische Wochenschrift, Jahrgang 17, 1891, Nr. 43, S. 1205.
43. Staurenghi, Cesare, Dell' inesistenza di ossa pre- e postfrontali nel cranio umano e dei mammiferi. Con tavole e figure, Milano 1891.
44. Sternberg, Maximilian, Ein bisher nicht beschriebener Kanal im Keilbein des Menschen und mancher Säugetiere. Ein Beitrag zur Morphologie der Sphenoidalregion. Mit 1 Tafel. Archiv für Anatomie u. Physiologie, Jahrg. 1890, Anatomische Abteilung, Heft 5, 6, S. 304—331.
45. Stieda, L., Über den Sulcus ethmoidalis der Lamina cribrosa des Siebbeins. Mit 2 Abbildungen. Anatomischer Anzeiger, Jahrg. VI, 1891, Nr. 8, S. 232—237.
46. Stieda, Über den knöchernen Gaumen. Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft auf der 5. Versammlung 1891, S. 242. Diskussion: Rüdinger, Merkel, S. 242 bis 243.
47. Stieda, Ludwig, Der Gaumenwulst (Torus palatinus). Ein Beitrag zur Anatomie des knöchernen Gaumens. Mit 2 Tafeln. Internationale Beiträge zur wissenschaftlichen Medizin, Band I, S. 145—176.
48. Tedeschi, A., Contributo alla conoscenza delle ossa sesamoidee. Rassegna di scienze med., Modena, 1890, Vol. V, S. 444—450.
49. Tenchini, Lorenzo, Contributo alle ricerche sul terzo trocantere raccolta nell' Istituto di anatomia umana nella R. Università di Parma diretto dal Lorenzo Tenchini. Archivio per l' antropologia et la etnologia, Vol. XX, Fasc. 3, 1890, S. 298—304. Con una tav.

50. Tornier, G., Gibt es ein Prähallux-Rudiment? Sitzungsab. d. Ges. nat. Freunde zu Berlin 1889, S. 175 ff.
 51. Tornier, G., Über den Säugetier-Prähallux. Ein dritter Beitrag zur Phylogenese des Säugetierfusses. 92, SS. Mit 1 Tafel. Archiv für Naturgeschichte 1891.
 52. Turner, Sir William, Double right parietal Bone in an Australian Skull. The Journal of Anatomy and Physiology, Vol. XXV, New Series, Vol. V, 1891, Part IV, S. 473—474.
 53. Valenti, G., Ossa soprannumerarie del naso. Con figure. Monit. zoolog. italiano. Firenze, Anno II, Nr. 8, 31. Ag. 1891.
 54. von Wichert, Paul, Über den Canalis ethmoidalis. Inaugural-Dissertation Königsberg i. Pr. 1891, 8°, 38 SS. Mit 1 Tafel. Koch's Antiquariat.
 55. Windle, Bertram C. A., The Occurrence of an additional Phalanx in human Pollex. Journ. of Anatomy, Vol. XXVI, S. 100—116. 1 Tafel.
 56. Zander, R., Ist die Polydaktylie als theromorphe Varietät oder als Missbildung anzusehen? Beitrag zur Kenntnis des Wesens und Entstehens der Polydaktylie. Archiv für pathologische Anatomie und Physiologie, Band 125, Heft 3, 1891, S. 453—487.
-
57. Bellini, Ligaments coraco-claviculaires. Bulletins de la société anatomique de Paris, Année LXVI, Série V, Tome V, 1891, Fasc. 8, S. 215—218.
 58. Bellini, M., Sur un ligament non décrit de l'articulation coxo-fémorale. Bulletins de la société anatomique de Paris, Année LXVI, 1891, Série V, Tome V, Fasc. Nr. 11, S. 299—300.
 59. Braune, W. u. Fischer, O., Über eine Methode, die Gelenkbewegungen am Lebenden zu messen. Verhandlungen des X. internat. mediz. Kongresses, Berlin 1890, Band II, Abt. 1, Anatomie, S. 53—56. (S. u.)
 60. Braune, W., und Fischer, O., Die Bewegungen des Kniegelenkes nach einer neuen Methode am lebenden Menschen gemessen. Des XVII. Bandes d. Abhandlgn. d. math.-phys. Kl. d. Kgl. Sächs. Gesellsch. d. Wissenschaft Nr. II. Mit 19 Tafeln u. 6 Fig. Leipzig bei S. Hirzel, 1891, S. 77—150. Einzelpreis 5 Mk.
 61. Braune, W. und Fischer, O., Nachträgliche Notiz über das Kniegelenk. Anatom. Anzeiger, Jahrg. VI, 1891, Nr. 14 u. 15, S. 431—432. (S. o.)
 62. Chiarurgi, G., Per la storia dell' articolazione occipito-atlo-assoidea. (1. Noduli ossei o cartilaginei nel lig. occipito-odontoideo. 2. Ligg. alaria minora. 3. Significato morfologico della sinostosi occipito-atloidea.) Siena 1890. Monit. Zoolog. Ital., Firenze, Anno I, Nr. 5, 11, 12. 11 SS.
 63. Fick, Rudolf, Über die Form der Gelenkflächen. Aus dem anatom. Institut zu Würzburg. Mit 1 Tafel. Archiv f. Anatomie u. Physiologie, Jahrg. 1890. Anatomische Abteilung, Heft 5, 6, S. 391—402.
 64. Klein, Gustav, Zur Mechanik des Ileosakralgelenkes. Mit 9 Holzschnitten u. 1 Tafel. Aus der Universitäts-Frauenklinik in Würzburg. Zeitschrift für Geburtshilfe u. Gynäkologie, Band XXI, Heft 1. 1891, S. 74—118.
 65. von Meyer, Hermann, Die Bestimmungsmethoden der Gelenkkurven. Siebzehnter Beitrag zur Mechanik des menschlichen Knochengerüsts. Archiv für Anatomie und Physiologie, Jahrgang 1890, Anatomische Abteilung, Supplement-Band, S. 52—61. — Vorläufige Mitteilung: Verhandlungen des X. internat. mediz. Kongresses, Berlin 1890, Band II, Abt. 1, Anatomie, S. 56—57.
 66. Moser, E., Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung der Knieschleimbeutel beim Menschen. Schwalbe's Morphologische Arbeiten. Band I, Heft 2, 1891, S. 267—288.
 67. Solger, Bernhard, Zur Kenntnis des Kniegelenkes. Mit 1 Tafel. Archiv für Anatomie und Physiologie. Anatomische Abteilung, Jahrgang 1891, Heft 1, S. 33—38.

68. Shepherd Francis, J., A Note on the radio-carpal Articulation. Read at the Meeting of the Association of American Anatomists held in Boston U. S. A., December 1890. The Journal of Anatomy and Physiology, Vol. XXV, New Series Vol. V, 1891, Part III, S. 349—351.
 69. Graf Spee, Ferdinand, Die Verschiebungsbahn des Unterkiefers am Schädel. Mit 1 Tafel. Archiv für Anatomie und Physiologie, Jahrg. 1890, Anatomische Abteilung, Heft 5, 6, S. 285—294.
 70. Tschaussow, M., Zur Frage über die Sternokostalgelenke und den Respirations-typus. Mit 3 Abbildungen. Anatomischer Anzeiger, Jahrg. VI, 1891, Nr. 18, S. 512 bis 524.
-
71. Bardeleben, Karl, Über die Hand- u. Fussmuskeln der Säugetiere, besonders die des Präpollex (Prähallux) und Postminimus. Verhandlungen d. X. internationalen med. Kongresses, Berlin 1890, Band II. Abt. 1, Anatomie S. 140—141. (Discussion; Kadyi, Cunningham.) — Ferner (ausführlicher): Anatom. Anzeiger, Jahrg. V, 1890, Nr. 15, S. 535—444.
 72. Bardeleben, Karl, Über Innervierung, Entstehung und Homologie der distalen Gliedmassenmuskeln bei den Säugetieren. Verhandlungen der Anatom. Gesellschaft auf der 5. Versammlung 1891, S. 243—240. (Diskussion: Rüdinger, Bardeleben S. 246.)
 73. Breglia, A., Osservazione e considerazioni sullo sterno-cleido-mastoideo dell' uomo. Riforma medica, 1890, T. VI, S. 1286—1293, 1298, 1304.
 74. Demény, G., De la forme extérieure des muscles de l'homme dans ses rapports avec les mouvements exécutés. Expériences faites par la chromophotographie. Comptes rendus hebdomadaires de l'académie des sciences à Paris, Tome CXIII, 1891, Nr. 19, S. 657—659.
 75. Fick, Rudolf, Drei Fälle von Musculus sternalis. Mit 3 Fig. Anatom. Anzeiger, Jahrg. VI, 1891, Nr. 20 u. 21, S. 601—606.
 76. Gilis, P., Note sur l'anatomie des muscles scalènes. Memoires de la société de biologie, Série IX, Tome III, 1891, S. 223—226. Avec Figures. — Comptes rendus hebdomadaires de la société de biologie, Serie IX, Tome III, 1891, Nr. 38, S. 869—870.
 77. Kazzander, Julius, Beitrag zur Lehre über die Entwicklung der Kaumuskeln. Mit 4 Abbildungen. Anatomischer Anzeiger, Jahrg. VI, 1891, Nr. 8, S. 224—227.
 78. von Kostanecki, K., Zur Morphologie der Tubengaugenmuskulatur. Aus dem I. anatomischen Institute zu Berlin. Mit 2 Tafeln. Archiv für Anatomie u. Physiologie, Anatomische Abteilung, Jahrg. 1891, Heft 2, 3, S. 145—181.
 79. Le Double, A., Sur trente-trois muscles présternaux. Bulletins de la société d'anthropologie de Paris, Série IV, Tome I. 1890, Fascicule 3, S. 533—554. Diskussion.
 80. Le Double, R., Muscles présternaux. Bulletins de la société d'anthropologie de Paris, Serie IV, Tome II, 1891, Fasc. 2, S. 150—154.
 81. Maurer, F., Der Aufbau und die Entwicklung der ventralen Rumpfmuskulatur bei den urodelen Amphibien und deren Beziehung zu den gleichen Muskeln der Selachier und Teleostier. Mit 3 Tafeln und 6 Figuren im Text. Morphologisches Jahrbuch, Band 18, 1891, Heft 1, S. 76—179.
 82. Merkel, Fr., Über die Halsfascie. A. d. anat. Institut in Göttingen. Anatomische Hefte, herausgeg. von Merkel und Bonnet. Wiesbaden, Bergmann, S. 79—111, 2 Taf. (Referat s. Topographie).
 83. Parigi, G., Sulle inserzioni dei muscoli masticatori alla mandibola e sulla morfologia del condilo nell' uomo. Archivio per l'antropologia. Firenze 1890, Vol. XX, S. 189 bis 266. Con 1 tav.
 84. Paterson, Pectineus Muscle and its Nerve-supply. The Journal of Anatomy and Physiology, Vol. XXVI, New Series Vol. VI, Part 1, 1891, S. 43—47.

85. Sebileau, Pierre, Le muscle scalène. Memoires de la société de biologie de Paris 1891, S. 201—221. Avec des figures.
86. Smith, W., Ramsay, The muscular Mechanism of Walking. The Journal of Anatomy and Physiology, Vol. XXV, New Serie, Vol. V, 1891, Part IV, S. 556—570.

Knochen. Dass selbst in der viel durchforschten Osteologie des Menschen, ganz abgesehen von der Entwicklungsgeschichte, noch manches unbekannt ist, zeigen die noch immer alljährlich erscheinenden Arbeiten, welche sich, um sie von vornherein in zwei Gruppen zu scheiden, einmal mit dem Schädel, andererseits mit dem Extremitätenskelett, zumal Hand und Fuss, beschäftigen.

Beginnen wir mit dem

1. Schädel. Das 1835 von Civinini (und seitdem öfter als neu) beschriebene Foramen pterygospinosum — entstanden durch Verknöcherung eines vom „Processus Civinini“ der Lamina lateralis des Proc. pterygoideus zur Spina angularis ziehenden normal vorhandenen Bandes — fand von Brunn (11) unter 406 Schädeln (236 Rostock, 170 Greifswald) 21 mal völlig geschlossen, darunter 3 mal doppelseitig. Form und Grösse des Loches waren sehr verschieden. — Wie Hyrtl 1862 nachwies, kann ausser der Knochenspange, welche das genannte Foramen begrenzt, noch eine zweite vorkommen, welche vom obersten Teile des Randes der Lamina lat. proc. pteryg. entspringend vor dem For. ovale nach aussen geht und sich vor der Spina angularis und dem For. spinosum an der Unterfläche des grossen Keilbeinflügels ansetzt und so einen kurzen, sagittal gerichteten Kanal begrenzt, den Porus crotaphiticobuccinatorius für den gleichnamigen Nerven. v. Brunn fand diesen Porus bei 7 Schädeln, davon 2 mal doppelseitig. Die ausnahmslose Anwesenheit des Ligamentum pterygospinosum konnte Verfasser bestätigen, — ebenso nachweisen, dass auch die von Hyrtl entdeckte variable Knochenspange normal durch ein Band vorgebildet ist. — Da nun, wie von Brunn an Affen der alten Welt (*Inuus*, *Cynocephalus*, *Cercopithecus*) nachweisen konnte, hier die oben genannten Löcher normal vorhanden sind, dürften diese Varietäten in die Klasse der Theromorphien zu stellen sein.

Einen bisher völlig unbekannt gebliebenen Kanal im Keilbein des Menschen und vieler Säugetiere beschrieb Maximilian Sternberg (44). Er nennt denselben Canalis craniopharyngeus lateralis, während der inkonstante, von Landzert gefundene „Canalis craniopharyngeus“ nunmehr als Can. craniopharyngeus medius zu bezeichnen wäre. Der neue Kanal Sternberg's ist bei 3—4jährigen Kindern konstant. Seine Eingangsöffnung liegt im inneren Winkel der Fissura orbitalis superior, unmit-

telbar am Ansatz der äusseren Wurzel des Orbitalflügels, der Ausgang an der Seite der unteren Fläche des Keilbeinkörpers in der Furche unter dem Proc. vaginalis. Aus den Angaben des Verfassers über die Entwicklung und die Altersveränderungen des Kanales, sowie über seine vergleichend-anatomische Bedeutung.

Der Kanal entwickelt sich aus dem hinteren Teile der Furche oder Spalte, welche beim Neugeborenen und Fötus der letzten Monate die Temporalflügel vom Körper des vorderen Keilbeins trennt. Er zeigt somit die Linie an, in welcher Präsphänoide, Basisphenoid und Alisphenoid zusammenstossen. — Beim Neugeborenen enthält der Kanal Bindegewebe (mit kleinen Gefässen und Nerven), welches eine Verbindung der Dura mit Bindegewebsmassen am Schlundgewölbe herstellt. Durch die Ausbildung der Keilbeinhöhlen wird der Kanal später eröffnet und schliesslich mehr und mehr resorbiert. Danach sind die Formen beim Erwachsenen sehr verschiedene. Sehr selten bleibt er vollständig, wenn auch verengt, erhalten, ebenso selten verschwindet er spurlos; meist bleibt eine in der Keilbeinhöhle verlaufende oder doch in diese führende Rinne erhalten oder er endet blind im Knochen als Kanal oder als Grübchen.

Wenn schon die Variabilität des Kanales beim Erwachsenen ebenso wie die ontogenetische Entwicklung dafür sprechen, dass hier eine rudimentäre Bildung vorliegt, so wird dies durch die Vergleichung mit dem Verhalten bei den Säugetieren und den ihnen zunächst stehenden Wirbeltieren, den Reptilien zur Gewissheit. Verfasser hat eine sehr grosse Anzahl von Tieren daraufhin untersucht und kommt zu dem Ergebnisse, dass man hier bei Säugern drei Typen unterscheiden kann. Bei den einen, wozu die niedrigsten Formen (Cetaceen u. a.) gehören, bestehen beiderseits grosse Öffnungen am Boden des knöchernen Schädels zwischen den beiden Keilbeinen, durch welche die Gebilde der Orbita den Binnenraum des Kraniums verlassen. Die Zwischenräume zwischen den Nerven und Gefässen sind mit Bindegewebe ausgefüllt. Diese Öffnungen sind somit häutige Lücken — „Fontanellen“ — im Osteokranium. — Bei höheren Formen (Nager, Wiederkäuer, Elefanten, Primaten) wachsen vom Alisphenoid aus Knochenfortsätze in diese grossen häutigen Defekte hinein, welche „Löcher“ für den Durchgang der einzelnen Gebilde abschneiden. — Bei einer dritten Gruppe (Lemuren, Karnivoren, Edentaten) wird die Fontanelle durch das Wachstum der umgebenden Knochen geschlossen. — Auch das Verhalten bei den Sauriern — ein grosser häutiger Defekt, der den der Säugetiere mit einschliesst — spricht für die Auffassung des Canalis cranio-pharyngeus lateralis als des letzten Restes der grossen Lücke zwischen Prä-, Ali- und Basisphenoid.

Auch mit dem „Foramen“ ethmoidale anterius wird es wohl noch seine besondere Bewandtnis haben. Jedenfalls kann es, wie wir aus einer unter Stieda geschriebenen Dissertation von von Wichert (54) und aus einer Mitteilung des Königsberger Anatomen selbst (45) erfahren, nur als Anfang eines zwischen Sieb- und Stirnbein hinziehenden Kanals bezeichnet werden. Von der medialen (cerebralen) Öffnung des Canalis ethmoidalis aus verläuft über den vorderen Teil der Siebbeinplatte — mitunter hart an deren lateralen Grenze — von hinten nach vorn medianwärts eine deutliche Furche, der Sulcus ethmoidalis. Die Länge desselben schwankt zwischen 4 und 16 mm, die Breite gewöhnlich zwischen 1,5 und 2 mm. Das Ende der Furche befindet sich in dem lateralen, kleineren der beiden Löcher, welche neben der Crista galli liegen. Hier verlässt der Nervus ethmoidalis die Schädelhöhle, um in die Nasenhöhle zu treten.

Ein zuerst von von Kupffer (damals in Königsberg) beschriebener und als spezifisches Merkmal ostpreussischer Schädel betrachteter Vorsprung am Gaumen, der Gaumenwulst (Torus palatinus) kommt, wie ausgedehnte Untersuchungen von Stieda (46, 47) lehren, an den Schädeln aller Völker und Rassen vor. Die Häufigkeit des Vorkommens ist allerdings je nach der Rasse verschieden (zwischen 18,9% und 56,3%). Der Torus stellt eine mal mehr spindelförmige, mal breitere flache Erhöhung in der Nähe der medianen Gaumennaht vor. Die Länge schwankt zwischen 20 und 30 mm, die Breite kann bis zu 15 mm betragen, die Höhe bis auf 8 mm steigen. Bemerkenswert ist noch, dass im Bereiche des Torus keine Drüsen liegen; diese füllen die daneben befindlichen Vertiefungen aus. — Bei der Durchsicht einer grossen Anzahl von Schädeln in Deutschland, Frankreich und Russland fand Stieda noch einige andere, bisher unbeachtete Dinge am harten Gaumen. Ausser der bisher allein beschriebenen Gefässfurche ist noch eine zweite für einen grossen Ast der Arterie vorhanden. — Ferner findet sich am hinteren Abschnitt des harten Gaumens, an der horizontalen Platte des Gaumenbeins, konstant eine kleine Leiste, die sich oft zu einem Kamm — Crista marginalis — erhebt. In der Grube vor der Crista liegen Drüsen, dahinter inseriert der Tensor veli palatini, dessen Sehnenfasern bis an die Crista heranreichen.

2. Gliedmassen. Die viel diskutierte Frage von der Stellung der Gliedmassen hat speziell für den Menschen einen neuen Bearbeiter in Holl (24) gefunden. Holl meint, im Gegensatze zu Martins und Gegenbaur in Übereinstimmung mit Hatschek, die Drehung (Torsion) des Humerus sei zum Zwecke der Vergleichung zwischen oberer und unterer Extremität nicht verwertbar. Auch bei anderen Knochen wird bekanntlich spiralförmige Drehung angetroffen, wie das die — von Holl übrigens nicht

erwähnten — weitgehenden, vielleicht zu weit gehenden Arbeiten von E. Fischer in Strassburg neuerdings wieder erwiesen haben. Auch die untere Extremität, so führt Verfasser ferner aus, kann als Vergleichungsobjekt nicht dienen, da ihre Stellung beim Erwachsenen eine andere ist als beim Embryo. Werden nun die Gliedmassen in ihrer frühesten embryonalen Form und Lage zum Ausgangspunkt genommen, so ergibt sich zunächst die bekannte dorsale Lage der Streckseite und proximale Lage des radialen bzw. tibialen Randes. Dann folgen die Beugungen im Knie- und Ellbogengelenk, darauf die oben distalwärts, unten proximalwärts gerichtete Drehung der ganzen Extremität, oben mit dem Schultergürtel, unten gegen den Beckengürtel, im Hüftgelenk. Dadurch kommt es hier zu einer Torsion der Kapsel und des Lig. teres, oben zu einer solchen des Lig. coraco-claviculare. Beide Erscheinungen werden beim Erwachsenen wieder aufgehoben. Oben werden die gesamten Nerven von Plexus brachialis fast bis zur Wirbelsäule hin torquiert, — unten ist die Torsion geringer, hauptsächlich auf den freien Teil der Gliedmassen beschränkt. — Eine Folge des aufrechten Ganges beim Menschen ist nun eine Streckung im Hüftgelenke. Die Pronationsstellung der Vorderarmknochen führt Holl auf die Entwicklung des Proc. coronoideus ulnae, die der Hand auf diejenige der Leber zurück, deren Wölbung ja die Gliedmassen des Embryo anliegen. — Die Stellung von Tibia und Fibula zu einander, welche Verf. der allgemeinen Annahme einer parallelen Lage entgegen als „Kreuzungsstellung“ auffasst, entwickelt sich in der Weise, dass das sich mächtig entfaltende proximale Ende der Tibia das gleiche Ende der Fibula nach hinten und aussen drängt. Am Fusse entsteht während des embryonalen Lebens eine Supinationsstellung durch Drehung im unteren Sprunggelenke, bedingt durch die Leberentwicklung (vergl. oben). Postembryonal erfolgt dann bekanntlich Rückdrehung in Pronation im unteren, Dorsalflexion im oberen Sprunggelenke.

Zum Beweise dafür, dass es sich nicht um eine Torsion des Humerus, sondern um eine Stellungsveränderung des Schultergürtels handelt, giebt Holl eine Abbildung der Nerven des Plexus brachialis von hinten, bei embryonaler Stellung des Armes und des Schulterblattes. In dieser verlaufen alle Nerven nicht torquiert, sondern in Reihen hintereinander, so dass die radiale Seite der Extremität von den proximalen, die ulnare von den distalen Nerven versorgt wird, worauf Schwalbe (Neurologie, 1881) bereits hingewiesen hat. Holl stellt eine eingehendere Behandlung der Nervenverhältnisse in Aussicht.

Pfitzner's Beiträge zur Kenntnis des menschlichen Extremitätenskeletts (34) bestehen aus drei äusserlich und innerlich zusammengehörigen

Abschnitten. In dem ersten Beitrag werden allgemeine Fragen erörtert, wie die Bedeutung der osteologischen Varietäten, der Wert der Vergleichung des Variierens identischer Skelettstücke bei den verschiedenen Spezies, Analogien zwischen dem Variieren vollausgebildeter und rudimentärer Teile, die Entwicklungsgesetze des Variierens beim Skelettsystem etc. Darauf werden die Untersuchungsmethoden (Maceration, Entfettung) mitgeteilt. — Der zweite Beitrag bezieht sich auf die Massverhältnisse des Handskeletts, der dritte auf die des Fuss skeletts. In beiden werden zunächst die direkten Messungsergebnisse für die einzelnen Skelettstücke mitgeteilt, dann die Stücke nach ihrer Länge geordnet; es folgen Untersuchungen über das verschiedene Verhalten bei beiden Geschlechtern, nach den Körperseiten, die Beziehungen zwischen den Maassen von Hand bzw. Fuss zur Körpergrösse; — bei der Hand wird die relative Länge des Daumens, der Einfluss von Alter, Ernährung, Beschäftigung, sowie der Muskulatur auf die Konfiguration der Knochen besonders besprochen, beim Fusse die abnorme Verschmelzung von Phalangen an der vierten Zehe (5 Fälle), nachdem Verfasser früher (1890) die relativ häufige Verschmelzung des Mittel- und Endphalanx der fünften Zehe ausführlich behandelt hatte. Bei dem umfangreichen, hauptsächlich in Zahlentabellen und graphischen Darstellungen niedergelegten thatsächlichen Material ist ein eingehenderes Referat selbstverständlich ganz unmöglich, so dass Interessenten auf das Original zu verweisen sind, in dem dieselben auch noch eine Anleitung für die richtige Zusammensetzung des Hand- und Fuss skeletts nach der Maceration finden.

Über die vielen bei diesen systematischen, auch für die Anthropologie wichtigen Forschungen am menschlichen Hand- und Fuss skelett gefundenen Varietäten hat Verfasser sodann auf der letzten Anatomen-Versammlung in München Mitteilungen gemacht, über welche hier im Anschlusse an obiges gleich berichtet werden soll.

Variationen im Skelett können, wie Pfitzner dies besonders für das menschliche Hand- und Fuss skelett ausführt, gegeben sein: 1. in Zahlvermehrung oder Zahlverminderung der einzelnen Skelettstücke; 2. in Abweichungen von den gewöhnlichen Beziehungen je zweier Stücke zu einander. Die Zahlverminderung, welche allein bei der Annahme einer Palingenese (Atavismus) in Betracht kommt, kann a) durch Schwund eines Skelettstückes, b) durch Verschmelzung mit benachbarten Stücken zustande kommen. Verfasser schildert nun nach seinen ausgedehnten Erfahrungen, die durch eigenhändig ausgeführte Macerationen ganz besonderen Wert besitzen, diese beiden Prozesse in ihren verschiedenen, allmählich ineinander übergehenden Stadien. Bei dem einfachen Schwunde

können Veränderungen an den Nachbarteilen ausbleiben und so Lücken zwischen den Elementen des Karpus oder Tarsus entstehen. Die Koalescenz kann durch Syndesmose oder Synchondrose oder Synostose erfolgen, welch' letztere dann unvollständig bleiben kann. Beide Arten der Verminderung, Schwund wie Verschmelzung, können an identischen Skelettstücken eintreten, so beim Centrale carpi, Os hamuli proprium, Os praetrapezium, Os tibiale externum (Sesambein des Musc. tibialis posticus). Wenn ein Skelettstück mit mehr als einem Nachbar in Berührung steht, hat es gewissermassen die Wahl, mit welchem es sich verbinden will, — ja in manchen Fällen bleibt es sozusagen unschlüssig, wohin es sich wenden soll und sucht mit beiden Nachbarn Verschmelzung.

Die von Pfitzner gefundenen Varietäten hier alle einzeln aufzuführen, würde über den Rahmen dieser Berichte hinausgehen. — Es sind am Handskelett 12 verschiedene Knochen- und 7 Gelenkvarietäten, am Fusse 8 Skelett- und 9 Gelenkvarietäten. — Nur die häufiger vorkommenden Varietäten seien hier genannt. Unter 300 Händen und 300 Füßen fand Pfitzner als selbständige Skelettstücke 19 Ossa styloidea (Abtrennung des Proc. styloideus metacarpi III), 12 Ossa hamuli propria (Abtrennung des Hamulus des Hamatum), 24 Trigona (Bardleben), 19 Intermetatarsa (zwischen I. und II. Metatarsus). Das so häufig als konstant oder annähernd konstant aufgeführte Sesambein des Musc. tibialis posticus und das des M. peroneus longus kamen dagegen auch nur 25 bzw. 27mal vor. Rechnet man die Fälle hinzu, in denen das betreffende Skelettstück mit einem benachbarten verschmolzen, aber noch gut erkennbar ist, so bekommt man ganz beträchtliche Prozentsätze (Styloideum etwa 20%, Trigonum 25–30%, Intermetatarsium 10%), welche wohl verbieten, diese Vorkommnisse als blosse Kuriositäten anzusehen. Referent hatte für das Trigonum bereits vor einigen Jahren angegeben, dass es sich — je nach verschiedenen Gegenden Europas verschieden — in einem Viertel bis zu einem Drittel der Fälle bestimmt nachweisen lasse.

Einen sehr merkwürdigen Fall, der nach des Verfassers Ansicht auch für die Präpollex-Frage (s. u.) und zwar in positivem Sinne von Bedeutung sei, teilt Windle in Birmingham mit (55). Ein Mann hatte an der linken Hand einen überzähligen Finger am Daumen, der aus zwei Gliedern besteht und an dem Metacarpale I artikuliert. Der Daumen selbst besteht ausser dem Metacarpale aus drei Phalangen. An der rechten Hand sind zwar fünf Finger vorhanden, aber der Daumen besitzt gleichfalls ein Metacarpale und drei Phalangen. Die Länge des 3. Phalanx des Daumens betrug links 2,3, rechts 3,0 cm.

Eine grössere Reihe von Arbeiten des letzten und der vorhergehenden

Jahre bezieht sich auf die Frage der überzähligen Finger und Zehen (Poly- oder besser Hyperdaktylie) beim Menschen und den Säugetieren, speziell mit den an den beiden Rändern der fünffingerigen Hand und des fünfzehigen Fusses der Säuger, zumal an der inneren Seite weit verbreitet vorkommenden Knöchelchen, welche Referent zuerst als Reste eines radialen bzw. tibialen und ulnaren bzw. fibularen Digitus angesprochen hat (Präpollex bzw. Prähallux und Postminimus). Die Diskussion drehte sich eine Zeit lang darum, ob ein Präpollex oder Prähallux überhaupt existiere, oder ob die nicht wegzuleugnenden Skeletteile nur Sehnenverknöcherungen oder dergleichen darstellten. 1888 kam Gegenbaur zu dem Ergebnis: es giebt bei Säugetieren keinen Präpollex.

Von anderer Seite (Kollmann, zum Teil Emery) wurde darauf hingewiesen, dass bei keinem Säugetier ein wirklich ausgebildeter sechster Finger normal vorkomme, und dass es sich auch bei höchster Entwicklung dieser Bildungen (niedere Tiere), nur um rudimentäre Bildungen — Fingerrudimente — handle, die bei höheren Klassen reduzierte (Rückschlag) Präpollexrudimente vorstellten. Wieder andere Anatomen betrachten die betreffenden Skeletteile als Varietäten oder Abnormitäten, d. h. als „Missbildungen“.

Ausgedehnte eigene Untersuchungen über den Präpollex und Prähallux, und zwar nicht nur an Skeletten, sondern an ganzen Tieren, mit besonderer Berücksichtigung der weichen Teile, haben ausser dem Referenten noch Tornier (50, 51) und Albertina Carlsson angestellt.

Tornier kommt auf Grund von Forschungen am Säugetierfusse (Affen, Karnivoren, Nagetiere, Insektivoren, Beuteltiere, Edentaten) zu dem Ergebnis, dass der Prähallux des Referenten ein einen *Musc. hallucis abductor*-Abschnitt vertretender überzähliger Knochen sei, der nicht bei allen Tieren die gleiche Lage zu den benachbarten Tarsalknochen habe. Bei einigen Arten artikuliert er an dem im *Lig. calcaneo-naviculare mediale* entstandenen überzähligen Fussknochen, bei anderen an der *Tuberositas navicularis* etc. Nach Tornier ist der Prähallux also ein „Sesambein“.

A. Carlsson (14, 15) macht gegen Gegenbaur und Tornier geltend, dass der „tibiale Randknochen“, wie Verfasserin sich vorsichtig ausdrückt, beim Embryo von *Ursus arctos*, sowie von *Halichoerus grypus* knorpelig angelegt ist, andererseits müsse man zugeben, dass sich diese Bildungen bisweilen vollkommen wie wirkliche Sesamknochen verhalten. Carlsson ist somit von keiner der beiden oben gegenübergestellten Ansichten, der Bardeleben'schen (der sich Wiedersheim, Baur, Kehrler, Pfitzner, Kukenthal u. a. angeschlossen haben) noch der Gegenbaur'schen (Tornier) befriedigt, sondern hat sich eine vermittelnde Ansicht gebildet, aber in anderer Weise wie Kollmann.

Carlsson sieht keine unübersteigliche Kluft zwischen einem Sesambein und einem gewöhnlichen Skelettknochen. Ontogenetisch und in Bezug auf Gelenkverbindungen verhalten sich beide gleich. Es steht also nichts der Annahme entgegen, dass Hand und Fuss durch Einverleibung von, ursprünglich als Sesamknochen entstandenen, Bildungen sich vergrössern können — und meint Verfasserin, dass ein Auftreten der sog. überzähligen Knochen (Präpollex, Prähallux, Postminimus) so zu erklären sei. — Jedenfalls aber sind nach den sehr gründlichen Untersuchungen der Verfasserin (die sich nicht nur auf das Skelett, sondern auch auf Muskeln, Gefässe und Nerven erstrecken und zwölf Säugetiere betreffen) Präpollex etc. als normale Skeletteile, d. h. als Karpal- und Tarsal-Elemente, bisweilen als Finger- und Zehenanlagen zu betrachten. Hierfür sprechen, wie dies Bardeleben gleichfalls wiederholt hervorgehoben hat 1. die Beziehungen zu den übrigen Skeletteilen; 2. die konstanten Beziehungen zu der Muskulatur. „Wenn die fraglichen Knochen Sesambeine wären, stände wohl nur ein Muskel resp. eine Sehne oder ein Ligament in Verbindung mit denselben.“ Bardeleben sowohl wie Carlsson haben aber 2, 4, ja 5 Muskeln in Beziehung zum Präpollex und Prähallux gefunden. 3. Auch die Verhältnisse der Hautnerven sprechen für die Bardeleben'sche Theorie. Dieselben spalten sich gabelförmig am proximalen Teile des Präpollex resp. Prähallux und verlaufen längs den beiden Rändern dieser Bildungen bis zur Spitze. Ein rudimentärer Finger (Zehe) bekommt also, selbst wenn nur noch ein Karpal-, resp. Tarsalknochen vorhanden ist, Hautnerven wie entwickelte Finger und Zehen. 4. Schliesslich verhalten sich auch die zum Präpollex und Prähallux gehenden Arterienäste vor der A. radialis bzw. Aae. tibiales antica und postica ganz wie bei anderen Fingern. — Trotz dieser Thatsachen hält C. die überzähligen Finger der Säugetiere nicht für eine regressive, sondern für eine progressive Erscheinung.

Zander (56) hält auf Grund der Untersuchung eines alten Präparates der Königsberger Sammlung und einer kritischen Durchsicht der Litteratur, die Bardeleben'sche Theorie vom Rückschlag auf eine heptadaktyle Urform, wie auch die Rudimenttheorie Kollmanns für „verfrüht“, — „da es gegenwärtig weder als allgemein anerkannt, noch viel weniger als sicher erwiesen betrachtet werden darf, dass die fraglichen Knochen am inneren und äusseren Rande von Hand und Fuss Rudimente von Fingern und Zehen darstellen.“ Betreffs der beim Menschen bekanntlich nicht selten vorkommenden, gewöhnlich in den Familien erblichen Polydactylie weist Zander darauf hin, dass die überzähligen Finger gar nicht gerade an der Stelle liegen, wo sich die Rudimente befinden. In den „meisten Fällen“ sind überzählige Finger und Zehen nur

in den distalen Abschnitten ausgebildet, von denen Rudimente nicht existieren. Es ist Zander nicht gelungen, in der Litteratur auch nur einen Fall aufzufinden, in dem die Rudimente zu selbständigen Teilen der überzähligen Finger sich entwickelt hätten.

Verfasser betrachtet sonach die „Polydaktilie“ nicht als theromorphe Varietät, sondern als Missbildung, welche intra uterum durch Amnionfäden veranlasst, also individuell erworben werde. Die oft vorhandene Symmetrie, sowie das (vom Verfasser nicht erwähnte) gleichzeitige Vorkommen von sechs Fingern und sechs Zehen — ferner die Heredität in den Familien haben für den Verfasser keine Bedeutung im Sinne des Atavismus. Zander hält es sogar für wahrscheinlich, dass sich die intra vitam (uterinam) erworbene Missbildung direkt weiter vererbe.

Des Referenten neuere Arbeiten zu diesen Fragen beziehen sich auf die Muskeln nebst den dazu gehörigen Nerven und werden unter „Muskeln“ (s. u.) referiert.

Einen ausführlichen Bericht über manche, oben nur kurz berührte, oder ganz übergangene Punkte gedenkt Referent in einem späteren Jahrgange, nach dem Erscheinen seiner Monographie, zu geben.

Bänder, Gelenke, Gelenkmechanik. Seit einigen Jahren hat Braune in Verbindung mit dem Mathematiker O. Fischer die Mechanik der Gelenke des menschlichen Körpers an Leichen wie am Lebenden studiert. Sowohl die Methoden wie die Ergebnisse dieser Untersuchungen waren grösstenteils neu, ja überraschend. Auch die neueste Arbeit, welche das menschliche Kniegelenk zum Gegenstande hat (59 bis 61) bietet des Interessanten und Unerwarteten viel. Zunächst fand sich bei der Vergleichung tierischer Gelenke, dass der Knorpelüberzug dann dünn ist, wenn die Knochenformen nur wenig von den reinen Formen der Flächenarten abweichen, die eine kongruente Verschiebung auf sich selbst zulassen, — dagegen sehr stark angelegt, wenn die Abweichung der Knochenform von einer dieser Flächenarten eine sehr grosse ist, wie z. B. an dem oberen Ende der Tibia beim menschlichen Kniegelenk. — Da der Knorpel nun eine biegsame elastische Masse darstellt, so kann durch Druck die Form der Gelenkfläche verändert, d. h. der reinen Form genähert werden. So zeigten durch Schrauben sehr fest aneinandergedrückte und in Gips eingegossene Gelenke beim Durchsägen eine starke gegenseitige Abplattung der Gelenkflächen — ein Aufhören des Klaffens im Innern des Gelenkes. Die Formen, welche das abgelöste — oder das ohne Druck befindliche Gelenk der Leiche zeigt, sind sonach von den unter natürlichen Bedingungen auftretenden wesentlich verschieden.

Und der seitens der Muskeln ausgeübte Druck ist intra vitam bei den Bewegungen schon z. B. im Ellbogengelenke, noch mehr im Kniegelenke ein ungeheurer. Die Muskeln arbeiten sich also bei der Bewegung aus dem Knorpel eine Pfanne heraus und erzeugen durch die Gestaltsveränderung des Knorpels die gleitenden Flächen. In der Ruhe, also bei horizontaler Lagerung des Körpers, federn die Gelenkknorpel in ihre ursprüngliche Form zurück, treten ausser Kontakt und schaffen damit andere Bedingungen für die Strömung der Gewebsflüssigkeit im Knorpel, als bei der Bewegung. Mit Recht macht Braune auf die Bedeutung dieser Verhältnisse für die Ernährung des Knorpels unter normalen und pathologischen Verhältnissen aufmerksam.

Mit diesen Voraussetzungen gingen die Verfasser an die Untersuchung eines einzelnen Gelenkes, des menschlichen Kniegelenkes, am Lebenden. Die bisherigen Untersucher geben an, dass dasselbe zwei Grade der Freiheit (Beugung, Rotation) besitze, Sappey und Testut sprechen sogar von drei Graden. Man nimmt allgemein an, dass man im Kniegelenk nicht nur beugen, sondern auch, in Beugestellung desselben den Unterschenkel bis zu 39° rotieren könne. Als die Verfasser die Rotationen am Lebenden kontrollieren wollten, zeigte sich aber, dass man wohl passiv den in rechtwinkliger Beugestellung befindlichen Unterschenkel um nahezu 30° drehen kann, dass jedoch das betreffende Individuum selbst durch eigene Muskelwirkung keine Drehung zu stande brachte. (Natürlich war der Fuss mit dem Unterschenkel durch Gips verbunden und der Oberschenkel fixiert.) Bei weiteren Versuchen an anderen Individuen fand sich zwar eine Spur von aktiver Rotation, dieselbe war indes gegenüber der passiven sehr geringfügig. Mittels eines ausserordentlich sinnreichen komplizierten Apparates (Photographische Aufnahme der Kurven von Funken, welche an drei Stellen, an den Enden von drei, am Unterschenkel fixierten Stäben durch Überspringen entstehen, in kurzen Intervallen, etwa 30 Funken während der 1—2 Sekunden dauernden Bewegung) wurden wiederholte Untersuchungen an verschiedenen Individuen angestellt. Das Ergebnis war, dass die Bewegung im Kniegelenk eine zwangsläufige ist, dass das Gelenk nur **einen** Grad der Freiheit besitzt! Die Beugung im Knie geht um eine nahezu feststehende Achse vor sich; sie ist aber begleitet von einer gleichzeitigen Rollung des Unterschenkels. Im Anfang der Beugung geschieht die Rollung nach innen, und ist ziemlich stark; sie beträgt auf jeden Winkelgrad der Beugung etwa 30 Minuten. Die Einwärtsrollung nimmt dann schnell ab, um bei ungefähr 20° Beugung ganz aufzuhören. Von da an beginnt eine Auswärtsrollung des Unterschenkels, welche erheblich geringer ist, als die nach

innen (in maximo 7 Minuten auf 1° , zwischen 30° und 55° Beugung) und bei stärkerer Beugung noch weiter abnimmt. Bei rechtwinkliger Beugstellung ist der Effekt der vorausgegangenen Einwärtsrollung wieder aufgehoben.

Rudolf Fick (63) studierte theoretisch und experimentell das Zustandekommen der Form der Gelenkflächen. Er kommt zu folgendem Gesetz für die Beziehungen zwischen Muskelansatz und Gelenkform: Dasjenige Gelenkende, bei welchem die Muskeln nahe am Gelenke ansetzen, wird zur Pfanne; dasjenige an dem sie entfernt angreifen, zum Kopf. Dieser Satz lässt sich experimentell an schleifbarem Material bestätigen. Ferner entspricht bei sämtlichen Gelenken des Menschen die Gelenkform im grossen und ganzen diesem Gesetze. Eine scheinbare Ausnahme bildet z. B. das Schultergelenk, aber hier sind die Muskeln mit nahem Ansatz wesentlich Rotatoren, welche erst spät in häufigeren Gebrauch kommen. — Abgesehen von den mechanischen Momenten spielt aber natürlich auch die Vererbung der Knochenformen und Muskelansätze eine grosse Rolle. Jedenfalls sei die ganze Anordnung, so schliesst Verfasser, eine kausal und final „zweckmässige“, zur Vererbung durch natürliche Zuchtwahl geeignete.

Bei dem Studium der Mechanik des Kiefergelenks ist von den bisherigen Untersuchern (Langer, H. v. Meyer, Henke) die sagittale Verschiebung des Unterkiefers, bei deren Ausführung die Kauflächen der Zahnreihen in Kontakt oder Aneinanderpressung, eventuell unter Zwischenlegung dünner Speiseschichten aneinander verschoben werden, so gut wie garnicht berücksichtigt worden. Graf Ferdinand Spee (69) konnte mit Hilfe der Gestaltung der Kauflächen der Zähne, wenigstens in der grossen Mehrzahl der Fälle, eine festliegende Achse ermitteln, um welche sich der Unterkiefer bei einfacher Verschiebung in sagittaler oder seitlich davon nach links oder rechts etwas abweichender Richtung auf einer Kreisbahn bewegt. Gewöhnlich verlaufen, wie man bei Betrachtung eines Schädels von der Seite sieht, die Kauflächen der Mahlzähne jederseits zusammen in einem am Oberkiefer abwärts konvexen, am Unterkiefer aufwärts konkaven Bogen. Die Profilansicht zeigt bei stärker abgeschliffenen Zahnkronen, dass die ganze sichtbare Kontaktlinie der Kauflächen der Molarzähne annähernd genau auf Punkte desselben Kreisbogens fällt, — ferner, dass dieser die Sagittalansicht der Kauflächen bestreichende Kreisbogen in seiner Fortsetzung nach hinten den vordersten Punkt des Unterkieferkopfes streift. Somit liegen gerade diejenigen Punkte des Unterkiefers, welche sich an dem übrigen Schädel in Kontakt verschieben, auf demselben Cylindermantel. Die Lage der Krümmungs-, also auch Bewegungsachse, wurde in der horizontalen Halbierungsebene der Augenhöhle, hinter

der Crista lacrymalis posterior bestimmt. — Übrigens kommen zahlreiche individuelle Abweichungen vor.

Muskeln und Fascien. Referent (71) hat sich 1890 und 1891 auf Grund von Untersuchungen an allen hier in Betracht kommenden Säugetierklassen über die Theorie vom Präpollex (Prähallux) und Postminimus, sowie damit zusammenhängende Fragen geäußert. Von den Ergebnissen sei Folgendes erwähnt. I. Der Palmaris longus und der Plantaris sind die Reste eines bei niederen Säugern mächtiger entwickelten dritten, oberflächlichen Fingerbeugers, des Flexor digitorum „superficialis“, wie ihn Referent bezeichnet. Die Anheftung des Plantaris am Calcaneus kommt erst bei sekundärer Reduktion zu stande. Die zu den einzelnen Fingern bzw. Zehen gehenden Streifen der Fascia palmaris und plantaris sind bekanntlich noch beim Menschen deutlich unterscheidbar und weiter nach den Fingern und Zehen hin verfolgbar, als man gewöhnlich glaubt. — II. Das Zustandekommen der bisher rätselhaften Durchbohrung der oberflächlichen Sehnen durch die tiefen lässt sich durch die Vergleichung verstehen, welche die einzelnen Stadien des Prozesses neben einander stellt. Es liegen hier Spaltungen von oberflächlicher gelegenen Sehnen vor, die eine Teilerscheinung der Reduktion darstellen und die auch ohne „Durchbohrung“ seitens tiefer gelegener Sehnen vorkommen und mannigfache Variationen zeigen können. Derartige Veränderungen gehen, wie die Vergleichung durch die ganze Säugetierreihe hindurch lehrt, bei verschiedenen Muskeln vor sich, sie sind insbesondere am Flexor digitorum superficialis (Palmaris, Plantaris) und am Flexor digitorum sublimis, aber auch manchmal am Flexor profundus nachweisbar. Bei letzterem bleibt es dann bei der „Spaltung“, da nichts tieferes da ist, um ihn zu „durchbohren“. — Wir dürfen nun den Flexor brevis am Fusse nicht mit einem Fl. longus an der Hand vergleichen, sondern nur mit einem — bei vielen Säugetieren, in Spuren auch noch beim Menschen vorhandenen — Fl. brevis der Hand. Dem Flexor (longus) sublimis der oberen Gliedmasse entspricht der Flexor digitorum longus der unteren, während der Fl. profundus des Unterarms dem sogenannten Fl. „hallucis“ longus gleich zu setzen ist. Der „sublimis“ oben entspringt wesentlich an Humerus und Radius, der Fl. digit. longus an der Tibia, dem homologen Knochen; der Fl. digit. profundus entspringt an der Ulna, der Fl. „hallucis“ longus an der Fibula. Bei vielen Säugern ist der letztere Muskel ebenso oder noch mehr Beuger für alle Zehen, öfter sogar gerade für die lateralen Zehen, nicht für die erste. Auch beim Menschen geht der Fl. „hallucis“ gewöhnlich ausser zur grossen auch noch zur 2. und 3. Zehe.

Kurze Fingerbeuger müssen wir an Hand und Fuss vier, bezw. fünf Schichten unterscheiden, von denen beim Menschen allerdings nur drei Schichten gut entwickelt sind, während sich von den beiden anderen nur die Spuren noch finden. Hierher gehören die Reste der ganz oberflächlichen kurzen Beuger und die zwischen Lumbricales und Interossei lagernde „tiefe Fascie“. Die Interossei volares (plantares) oder interni und die dorsales oder externi sind ursprünglich eine Muskelmasse, die sich erst bei höheren Säugern trennt, ferner sind sie ursprünglich reine Beuger, die ausschliesslich auf der Beugeseite der Metakarpal-(tarsal-) Knochen liegen und erst bei weiterer Differenzierung in die Zwischenräume der Mittelhand und des Mittelfusses wandern, um schliesslich an der dorsalen Fläche von Hand und Fuss zum Vorschein zu kommen. Die zwischen dem Daumen oder Hallux und dem Präpollex resp. Prähallux, sowie die zwischen dem fünften Digitus und dem Postminimus liegenden Muskeln fasst Referent als Interossei auf.

Als „Randmuskeln“ bezeichnet Referent die an dem inneren und äusseren Rande von Hand und Fuss gelegenen oder für die marginalen Finger bestimmten Muskeln. Sie zeichnen sich allgemein durch besonders kräftige Entwicklung aus. Die auffallende Stärke der Abduktoren der Randfinger, und zwar gerade dort, wo die Rudimente von Präpollex und Postminimus mehr und mehr verschwinden, ist eine interessante Erscheinung. Aber auch die langen Randmuskeln sind auffallend stark. — Als Muskeln, welche ursprünglich den uns für gewöhnlich „abhanden“ gekommenen Fingern und Zehen angehörten und sich in auffallender Stärke bis zum Menschen hin erhalten haben, betrachtet Referent z. B. den Radialis internus und sein Homologon, den Tibialis posticus, ferner den Ulnaris internus und den ihm entsprechenden, bekanntlich beim aufrecht stehenden Menschen, zumal bei den höheren Rassen so kolossal entwickelten Gastrocnemius.

Über die Fortsetzung seiner Untersuchungen über die Gliedmassen-Muskulatur der Säugetiere hat Referent (72) vorläufig auf der Anatomen-Versammlung in München berichtet. Besonderes Gewicht wurde wiederum auf die Innervierung der Muskeln gelegt. So fand sich, was zur Erklärung der Verhältnisse beim Menschen wichtig ist, die doppelte Versorgung von Medianus und Ulnaris bei niederen Säugetieren nicht nur für den Flexor profundus, sondern auch für den Flexor sublimis und den Flexor superficialis-subcutaneus (= „Palmaris longus“).

Ausser dieser doppelten Innervierung scheint eine zweite Thatsache zur Beurteilung und Schlichtung aller hier bestehenden Streitfragen von Wert, das ist eine Anastomose oder eine Plexus-Bildung zwischen

Medianus und Ulnaris am proximalen Ende des Vorderarms, vor oder beim Abgang der Muskeläste.

Von beiden Nerven werden ferner versorgt die kurzen Beuger der Hand, der Flexor brevis superficialis, ferner, wie vom Menschen u. a. bekannt ist, die Lumbricales — schliesslich die Interossei, indem der zwischen Daumen und Präpollex gelegene vom Medianus, die übrigen vom Ulnaris Äste erhalten.

Die Schlüsse, welche Ref. aus dem Verhalten der Nerven und der Muskeln am Vorderarm für die Entstehung des letzteren zieht, sind folgende: Die bei den Säugern vielfach in zwei oder drei Schichten getrennten Beuger sind aus einer einzigen Schicht entstanden, welche ihre Nerven vom Medianus (radial) und Ulnaris (ulnar) erhielt.

Diese einheitliche Muskelmasse zerfiel durch Abspaltung in:

- | | | |
|---------------------------------------|-------------------------|-----------|
| 1. oberflächliche und tiefe Schichten | } sowie Kombination von | |
| 2. radiale und ulnare Muskeln | | 1. und 2. |
| 3. proximale und distale Muskeln. | | |

Im allgemeinen lässt sich Ähnliches auch für die Strecker zeigen, nur dass hier die Verhältnisse einfacher liegen (N. radialis).

Wollten wir nun rationelle morphologische Namen für die Muskeln an den distalen Gliedmassenabschnitten einführen, so müssten wir sie als Recti, Obliqui, Transversi volares (ventrales) und dorsales bezeichnen, denn es kann sich doch nur um Derivate der Seitenrumpf-Muskulatur handeln, um Somiten oder „Somitoide“.

Die Homologie der langen und kurzen Beuger und Strecker für Hand und Fuss ist nunmehr — mit wenigen Unsicherheiten — vollständig festgestellt und giebt Ref. hierfür folgende Tabelle, zunächst allerdings nur als Ausdruck seiner auf die eigenen Untersuchungen in den letzten Jahren gegründeten Ansichten:

Vorderarm und Hand.	Unterschenkel und Fuss.
Pronator teres, tiefer Kopf	Popliteus
Radialis internus	Tibialis posticus
{ Palmaris longus (ulnaris, radialis) = Fl.	{
digit. subcutaneus =	Plantaris
{ Ulnaris internus { humeralis (radialis)	{ Gastrocnemius
ulnaris	(Soleus)
Flexor digitorum sublimis (radialis)	Flexor sublimis mihi = „digitorum longus“ (tibialis)
{ Flexor digitorum profundus (ulnaris) + Fl.	{ Flexor digit. profundus (mihi)
pollicis longus	= fibularis = „hallucis longus“
{ Lumbricales	{ Lumbricales

Vorderarm und Hand.	Unterschenkel und Fuss.
Pronator „quadratus“	„Pronator tibiae“, Humphry (Membrana interossea)
(Reste des) Flexor digitorum brevis (superfic.) (Palmaris brevis, Fl. poll. brevis)	Flexor digitorum brevis (superfic.)
„Supinator longus“ s. „Brachioradialis“	Tibialis medialis (mihi)
Radialis externus longus + brevis (bei den meisten Säugern nur ein Muskel)	Tibialis anticus
Extensor digitorum communis longus (radialis s. sublimis)	Extensor digitorum communis longus (tibialis s. sublimis)
Extensor digiti V ⁱ	Peroneus V ⁱ
Ulnaris externus	Peroneus „brevis“ (longus?)
Supinator brevis	?
Extensor metacarpi pollicis (Abd. longus)	} Extensor hallucis longus
Extensor phalangis I pollicis (Ext. brevis)	
Extensor phalangis II pollicis (Ext. longus)	
Extensor indicis	
Extensor brevis (Varietät)	Extensor hallucis + digitorum brevis
Abductor pollicis brevis = Interosseus 0 =	Abductor hallucis

Vor einigen Jahren (1888) hatte Ref. neuerdings über eine grössere Anzahl von Musculi „sternales“ berichtet, deren Innervierung er untersucht hatte. Die Mehrzahl dieser Muskeln wurde von Interkostalnerven versorgt. Dagegen hatte Cunningham auf das entschiedenste behauptet, die Sternales würden von Nervi thoracici anteriores, nicht von Interkostalnerven versorgt; in Dublin war nur ein Fall — an einer Missbildung — vorgekommen, der Interkostal-Innervierung zeigte.

R. Fick hat nun (75) wieder drei neue Fälle beschrieben, welche nach zwei Richtungen hin besonderes Interesse bieten; erstens wurden sie alle von Interkostalnerven (2., 3. und 4.) versorgt, zweitens waren sie vorher intra vitam beobachtet und diagnostiziert worden. Zwei von diesen Fällen kontrahierten sich mit den Sternocleidomastoidei, der dritte nur beim Perkutieren (idiomuskulärer Wulst). Alle drei Fälle betrafen Männer und alle kreuzten die Mittellinie. Zwei waren einseitig, einer doppelseitig.

Eine endgültige Entscheidung über die Bedeutung der Sternales, deren es bekanntlich mehrere differente Arten giebt, steht immer noch aus.

V.

Cirkulationsorgane, sog. Blutgefäßdrüsen.

Von

C. Eberth, Halle a/S.

1. Bonnet, R., Grundriss der Entwicklungsgeschichte der Haussäugetiere. Mit 221 Abbildungen, Berlin 1891.
2. Marchand, F., Beiträge zur Kenntnis der normalen und patholog. Anatomie der Glandula carotica und der Nebennieren. Mit 4 Tafeln. Internationale Beiträge zur wissenschaftlichen Medizin, Bd. 1, 1891.
3. von Zwingmann, Alf., Das elastische Gewebe der Aortenwand und seine Veränderungen bei Sklerose und Aneurysma. Inauguraldissertation, Dorpat 1891.
4. Flatau, Über den Zusammenhang der nasalen Lymphbahnen mit dem Subarachnoidalraum. Berliner kl. Wochenschrift, Jahrgang 38, 1891.
5. Kromayer, Lymphbahnen und Lymphcirkulation der Haut. Monatshefte für praktische Dermatologie 1891, Bd. XIII.
6. Stöhr, Philipp, Die Entwicklung des adenoiden Gewebes der Zungenbälge und der Mandeln des Menschen. Festschrift zur Feier des 50jährigen Doktorjubiläums der Herrn Professoren K. W. von Nägeli und Geh.-Rat Professor Dr. A. v. Kölliker, Zürich 1891, G. Q. Mit 1 Tafel. Anatomischer Anzeiger 1891.
7. Mall, F., Das retikulierte Gewebe in seinen Beziehungen zu den Bindegewebsfibrillen. Sitzungsbericht der Kgl. sächs. Akademie der Wissenschaften, Mathem.-naturw. Klasse 1891, Bd. 17.
8. Oppel, A., Über Gitterfasern der menschl. Leber und Milz. Mit 4 Abbildungen. Anatomischer Anzeiger 1891.
Darstellung der Gerüstfasern mit der Golgischen Methode.
9. Grünberg, Mos., Experimentelle Untersuchungen über die Regeneration der Blutkörperchen in den Lymphknoten. Inaugural-Dissertation, Dorpat 1891.
10. Braunschweig, Richard, v., Experimentelle Untersuchungen über das Verhalten der Thymus bei der Regeneration der Blutkörperchen. Inaugural-Dissertation, Dorpat 1891.
11. Enderlen, Eug., Fasern im Knochenmark. Mit 2 Abbildungen. Anatomischer Anzeiger, 1891, VI. Jahrgang.
12. Laguesse, E., Le tissu splénique et son développement. Anatom. Anzeiger 1891.
Anatomische Hefte. II. Abteilung. „Ergebnisse“ 1891.

13. Bannwarth, Untersuchungen über die Milz. Mit 2 Tafeln. Archiv für mikroskopische Anatomie 1891, Bd. 38.
14. Löwit, M., Die Anordnung u. Neubildung von Leukoblasten u. Erythroblasten in den Blutzellen bildenden Organen. Archiv für mikroskopische Anatomie 1891, Bd. 38.
15. Van der Stricht, Le developpement du sang dans la foie embryonnaire. Travail du laboratoire d'histologie le l'Université de Gand. Avec 2 planches. Archives de biologie, Tom XI, 1891. Anatomischer Anzeiger 1891.
16. Müller, N. F., Zur Leukämiefrage. Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der Zellen und Zellteilungen des Knochenmarkes. Deutsches Archiv für klinische Medizin, 48. Bd., 1891.
17. Troje, Über Leukämie und Pseudoleukämie. Berliner kl. Wochenschrift Nr. 12, 1892.
18. Foa, Neue Untersuchungen über die Bildung der Elemente des Blutes. Internationale Beiträge zur wiss. Medizin, Bd. I, 1891.
19. Scarpatetti, J. von, Über die eosinophilen Zellen des Kaninchenknochenmarks. Archiv für mikroskopische Anatomie 1891, Bd. 38.
20. Weibgen, Karl, Zur Morphologie der Schilddrüse des Menschen. Inauguraldissertation, München 1891.
21. Horsley, Die Funktion der Schilddrüse. Eine historisch kritische Studie. Internationale Beiträge zur wissenschaftlichen Medizin. Bd. I, 1891.
Wesentlich experimentell.
22. Mertens, Franz, Zur Kenntnis der Schilddrüse. Inaugural-Dissertation, Göttingen 1891.
23. Lustig, Alessandro, Contribution à la connaissance de l'histogenese de la glande thyroïde. Archives italiennes de biologie, Tom XV, 1891.
24. Montandon, G., Contributo all' istologia della glandola tiroide nei vertebrati. Con due tavole. Laboratorio di istologia e fisiologia generale della R. Università di Napoli, 1891.
25. Lindemann, W., Zur Frage über die Innervation der Schilddrüse. Mit einer Abbildung. Centralblatt für allg. Pathologie und patholog. Anatomie, Nr. 8, 1891.
Versorgung der Schilddrüse ausschliesslich durch den Vagosymphaticus. An die Schilddrüse treten nur 2 Nerven, der eine vom Laryngeus recurrens, der andere vom Laryngeus sup.
26. Baum, Hermann, Die Thymusdrüse des Hundes. Aus dem anatomischen Institut der tierärztlichen Hochschule zu Dresden. Mit 1 Abbildung. Deutsche Zeitschrift für Tiermedizin und vergl. Pathologie, Bd. 17, 1891.
27. Schaffer, J., Über das Vorkommen eosinophiler Zellen in der menschl. Thymus. Centralblatt für die med. Wissenschaften 1891, Nr. 22.
28. Guillaud, The development of adenoid tissue. with special reference to the tonsil and thymus. Vol. III, of Laboratory, Reports, R. Coll of Physicians, Edinburgh 1891, 1 Tafel.
29. Rabl, Hans, Die Entwicklung und Struktur der Nebennieren bei den Vögeln. Mit 3 Tafeln. Archiv für mikroskopische Anatomie 1891, Bd. 38.
30. Alexander, Karl, Untersuchungen über die Nebennieren und ihre Beziehungen zum Nervensystem. Beiträge zur patholog. Anatomie und zur allgem. Pathologie von Ziegler 1891, Bd. IX.
31. Inaba, Mahamaro, Notes on the development of the suprarenal bodies in the Mouse. With 2 Plates. Journal of the College of Science Imperial, University Japan 1891.

Gefäße. Über die ersten Gefässanlagen bei den Säugern waren die Angaben bisher sehr unvollständig. Bonnet (1) hat diese Lücke durch Untersuchungen an den besonders geeigneten Schafembryonen ausgefüllt. Die erste Anlage der Blutgefäße erscheint hier ausserhalb des Embryo in Gestalt von Lücken, die zwischen dem einschichtigen Nabelblasentoblast und dem ebenfalls einschichtigen, die Nabelblasenwand bildenden visceralen Mesoblast ausgespart und von den Mesenchymzellen allmählich umschnürt werden.

Im Embryo selbst treten die Gefäße erst später auf, zuerst in Gestalt vereinzelter, vielgestaltiger, rundlicher oder verästelter Zellen, die wahrscheinlich in loco entstehend, dem visceralen Mesoblast (oder der Herzplatte) entstammen. Indem sich diese Zellen zu Gruppen verbinden, bilden sie in derselben Weise wie in der Nabelblase den Endothelschlauch des Herzens und die Endothelwand der primitiven Blutgefäße des Embryo.

Weitere Gefässanlagen mögen später als solide und dann sich aushöhlende Zellsprossen entstehen, obgleich bei dem Schaf, wo die Verhältnisse sehr klar liegen, dieser Bildungsmodus nicht der gewöhnliche ist.

Die roten Blutkörper bilden sich von den Endothelien aus und zwar zuerst im Gebiete des Gefässhofes. Indem die Endothelzellen sich teilen, liefern sie vereinzelt kleine kugelige Zellen, die anfangs farblos, durch Bildung von Blutfarbstoff einen gelblichen Schimmer annehmen. Bald werden sie durch die in den Gefässen cirkulierende Flüssigkeit von ihren Bildungsstellen abgeschwemmt und in die Gefässbahn durch den Kreislauf verteilt, wo sie durch Teilung sich vermehren. Das Blut ist demnach ein Produkt des Endothels, d. h. der embryonalen Binde substanz.

Die Lymphgefäße entwickeln sich aus Spalträumen im Mesenchym, die entweder nur eine Endothelwand (Lymphkapillaren) oder eine schwache Muscularis und Adventitia erhalten.

Bei menschlichen Früchten aus der zweiten Hälfte der Schwangerschaft besteht nach Marchand (2) die Glandula carotica aus Haufen und Strängen von rundlichen und etwas eckigen Zellen, die jedoch keine abgeschlossenen Massen bilden, sondern auch zerstreut im Bindegewebe liegen. Sie stehen öfter in näherer Verbindung mit Blutgefässen, welche in jene Zellgruppen eintreten, die konzentrisch oder nur einseitig ein Gefäss umgeben, oder die schmalen Zwischenräume zwischen den Kapillaren ausfüllen. Ein Teil der Zellen hat deutlich polyedrische Form. Da das Organ nichts anderes als ein Gefässgeflecht darstellt, bezeichnet es Marchand als Nodulus caroticus.

Lymphdrüsen, Tonsillen. Die Lymphknötchen, sowohl die einfachen wie die zusammengesetzten, gehen nach Bonnet (1) aus einem kernreichen, die Wandung von Lymphräumen bildenden Mesenchym hervor, durch dessen Wucherung die Lichtung der Lymphräume unregelmässig und bald von Trabekeln durchzogen wird. Im Centrum der Lymphknötchen beginnt alsbald die Leukocytenproduktion. Diese gehen durch Teilung der fixen Bindegewebszellen hervor, da wo retikuläres Gewebe sich findet (Lymphknoten, Uterinschleimhaut, Darmschleimhaut).

Stöhr (6) dagegen führt die Bildung des adenoiden Gewebes der Zungenbälge und Tonsillen auf eine steigende Auswanderung von Leukocyten aus den Venen zurück, welche das fibrilläre Gewebe in retikuläres umgestalten. Die auf diese Weise zersprengten Bindegewebsbündel werden zu Netzbalken des retikulierten Bindegewebes, welches demnach nicht nur aus einem Netz sternförmiger Zellen besteht. Platte Bindegewebszellen liegen jenem Netzwerk auf. An der weiteren Entwicklung des adenoiden Gewebes sind die mehrkernigen Leukocyten unbeteiligt, während einkernige Wanderzellen dafür in Anspruch genommen werden. Dass diese, soweit sie aus den Blutgefässen stammen, am Aufbau des retikulären Gewebes sich beteiligen, ist dem Verfasser mit Rücksicht auf die Spezificität des Gewebes nicht wahrscheinlich. Dagegen kann aus den Bindegewebszellen hervorgegangenen Wanderzellen ein Anteil an der Bildung eines retikulären Gewebes schwerlich abgesprochen werden. Für die Bezeichnung Endothelzelle, schlägt Stöhr die Bezeichnung „Gefässepithelzelle“ und „platte Bindegewebszelle“ vor. Nicht alle Leukocyten der Zungenbälge etc. stammen aus den Blutgefässen, ein Teil ist aus Mitose ausgetretener Leukocyten hervorgegangen.

Bezüglich der Tonsillenanlage verwirft Verfasser die Ansicht Retterers, wonach die Follikel ursprünglich epitheliale Massen und das adenoide Gewebe aus einer Durchwachsung von Zellen des Mundhöhlenepithels und Mesodermzellen hervorginge.

Das eigentliche Gewebe der Mandeln bildet sich vielmehr um verzweigte, anfangs solide, später durch den Verhornungsprozess sich aushöhlende Epithelsprossen durch den schon geschilderten Auswanderungsprozess. Später sondern sich die eigentlichen Follikel ab.

Die meisten der ausserhalb der Lymphgefässe in den Lymphknoten gelegenen Leukocyten scheinen Vermittler von Resorptionsvorgängen zu sein, mögen diese im Dienste von Ernährungsprozessen stehen oder zur Entfernung von in Rückbildung begriffenen Gewebsteilen bestimmt sein.

Die durch das Epithel wandernden Leukocyten sind wahrscheinlich mit Entfernung des sich rückbildenden Körpermateriels betraut, bei welcher

Thätigkeit sie zu Grunde gehen und auf dem kürzesten Wege nach aussen gelangen.

Nach Mall (7) ist das retikulierte Gewebe nicht nur auf Lymphdrüsen, Milz- und Darm-schleimhaut beschränkt, sondern findet sich auch in der Leber, Niere, Lunge, nur Nervensystem, Knorpel und Knochen, Thymus- und Pankreas entbehren desselben. Die Fibrillen der Lymphdrüse werden in Pankreatin nicht verdaut, sie sind deshalb keine elastischen, auch geben sie beim Kochen nicht Leim, wie das einfache fibröse Gewebe. Da Mall eigentlich nichts über die feineren morphologischen Verhältnisse des retikulierten Gewebes in den verschiedenen Organen berichtet, so ist der Zweifel nicht beseitigt, dass von ihm morphologisch verschiedene Gewebe zusammengeworfen wurden. So hat doch, nur um Eines zu erwähnen, das retikulierte Gewebe der Niere ein ganz anderes Aussehen, als das der Milz oder Lymphdrüsen. Eigene Kerne und Zellen fehlen in der Niere dem Retikulum oder sind sehr selten, während sie daselbst in den Lymphdrüsen und der Milz sehr häufig sind.

Bei der Schwierigkeit, Blutgefäßdrüsen in Fällen gleichzeitiger Blut-erkrankung hinreichend frisch für die Untersuchung zu gewinnen, ist die Verbindung der experimentellen mit der mikroskopischen Forschung von ganz besonderem Wert.

Grünberg (9), R. von Braunschweig (10) und Foa (18) haben diesen Weg betreten, indem sie die Veränderungen in den Lymphdrüsen, dem Knochenmark, Milz, Leber, speziell den Vorgang der Blutbildung nach vorausgegangenen Venäsektionen, Zerstörung der Blutkörper durch Blutgifte (Jodecyan und Toluylendiamin) und nach Milzexstirpation studierten. Auf diese Eingriffe, welche den Anstoss zu gesteigerter Blutbildung geben, sah Grünberg die Lymphdrüsen mit Vergrößerung und zuweilen mit Rötung reagieren. Erstere ist veranlasst durch eine Vermehrung der Drüsenelemente in den Rinden- und Marksträngen, wie durch Erweiterung aller Lymphbahnen. Die Rötung ist bedingt durch die Füllung der erweiterten Lymphbahnen und des peripherischen Lymphsinus mit einer an Blut- und blutkörperhaltigen Zellen reichen Lymphe¹⁾. Daher auch die stärkere Succulenz der Lymphdrüsen.

Farblose Blutkörper entstehen durch Mitose aus den frei in den Maschen des Retikulums gelegenen Lymphzellen und den Endothelzellen des Retikulums, sowohl der Keimcentren wie der Markstränge. Dem Auftreten zahlreicher Mitosen nach Aderlässen und Milzexstirpation entspricht die Zunahme der Leukocyten im cirkulierenden Blut.

Nach stärkeren Aderlässen, nach Milzexstirpation beteiligen sich die Lymphknoten bei erwachsenen Tieren auch an der Bildung roter Blutkörper durch Teilung kernhaltiger roter Blutzellen in den Lymphsinus. Vermutlich stammen diese Körper von den Endothelzellen des

1) Letzteres ist besonders nach Milzexstirpation der Fall.

Lymphsinus ab. Näheres über die Art ihrer Bildung, ob durch Mitose, ob durch Segmentierung, ist noch festzustellen.

Ein ganz anderes Verhalten zeigt, wie R. v. Braunschweig (10) fand, dagegen die Thymus nach Eingriffen, welche eine Regeneration der Blutkörperchen zur Folge haben, wie Aderlässe und Milzexstirpation. Schon makroskopisch ist weder bei jungen noch bei erwachsenen Tieren eine Vergrösserung und mikroskopisch keine nennenswerte Zellvermehrung wahrzunehmen, indem die Zahl der Mitosen nicht das physiologische Mass übersteigt. Demnach scheint die Thymus im extrauterinen Leben keine grosse Bedeutung für die Regeneration der weissen Blutkörper zu haben. Foas (18) Ergebnisse sollen bei der Milz Erwähnung finden.

Milz. Nach Bonnet (1) entsteht die Milz aus einer Epithelverdickung am Mesogastrium, die in das Epithel der Magenserosa übergeht. In jene Verdickung wachsen Blutgefässe und ihr Gewebe differenziert sich in ein bindegewebiges gefässreiches Gerüstwerk, in dessen Maschen dann die Pulpa liegt. Stärkere Kernanhäufungen bilden die ersten Anlagen der malpigh. Körperchen.

Laguesse (12), dessen ausführliche Arbeit, weil eben erst erschienen, nicht mehr eingehender besprochen werden konnte, betrachtet das Reticulum der Milz als das primitive Netzwerk des Mesenchyms, das (Schaf und Hai) während des ganzen Lebens aus sternförmigen Zellen besteht. Er giebt jedoch zu, dass die Zellen wegen Verschwinden des Kerns, Bildung und Solidwerden der Fortsätze undeutlich werden, doch entstünden niemals eigentliche Bindegewebsfäserchen.

Die Blutgefässe bilden ein reiches Netz, welches das zwischen ihnen befindliche Mesenchym verdrängt, so dass die Gefässe nur durch endotheliale Zellen getrennt werden.

Eine erneute Untersuchung der Säugetiermilz mit unseren verbesserten Methoden war schon lange Bedürfnis. Bannwarth (13) hat sich dieser schwierigen Aufgabe und zunächst an einem sehr geeigneten Objekt, der Katzenmilz unterzogen, zugleich aber auch andere kleine Säuger dabei berücksichtigt. Das grobe Gerüstwerk der Milz, welches auch Muskeln und elastische Fasern enthält, erstere auch in den Gefässscheiden, geht wenigstens bei der Katze nicht in das feine retikuläre Gerüst über. Dieses, in dessen Maschen lymphoide Elemente und unter Umständen rote Blutkörper sich finden, entbehrt eines Endothelbelags und bildet (Katze) eine offene Blutbahn, die in den Lymphspalten und Lymphsinus ihre Analoga findet.

Die Venen öffnen sich direkt in die Pulpalücken, deren Zellenausläufer unmittelbar mit den letzten Partien der Gefässwand in Verbindung

treten. Seitliche Öffnungen der Vene existieren ebenso wenig wie ein Auseinanderweichen der Endothelzellen. In gleicher Weise münden die arteriellen Kapillaren direkt in das Pulpanetz, indem das Kapillarrohr sich in mehrere sich verjüngende Fasern spaltet, die kontinuierlich in das Pulpanetz sich fortsetzen.

Die Keimlager (Malpighische Körperchen), welche an den Arterien bald als abgegrenzte Follikel, bald als kontinuierliche lymphadenoide Scheiden und Hyperplasien auftreten, erscheinen zuerst im periarteriellen Bindegewebe und entwickeln sich weiter entweder in der Arterienhülle oder in der Pulpa, im letzteren Fall unter Mitbeteiligung der ersteren, besonders der Scheide und Adventitia.

Die Bildung der Kapillaren in den Keimlagern erfolgt teils von aussen, teils von der Arterie her. Das Gerüste der Keimlager ist nur etwas zarter als jenes der Pulpa, Teilungsstadien der Gerüstzellen finden sich besonders in den Keimcentren.

Der Lymphabfluss aus den Keimlagern geschieht nicht immer durch die Pulpa zu den Milzvenen, sondern wie in anderen Organen auch in Lymphbahnen, die erst ausserhalb des Organs in die Blutbahn mit Umgehung der Pulpalücken einmünden.

Die Kapillarröhren oder Kapillarscheiden finden sich, wo die arteriellen Zweige in die Kapillarbahn übergehen — die Arterienhülle wird zu derjenigen der Kapillaren. Diese Hülse besteht aus einem Netze¹⁾, welches in das der Pulpa sich fortsetzt. Neben den von Endothel ausgekleideten Kapillaren — den Hauptbahnen — sind aber noch endothellose Kanäle (Nebenbahnen), die ihren Anfang als Lücken zwischen dem Endothel der Kapillaren nehmen, in den Kapillarscheiden vorhanden. Wahrscheinlich kommunizieren auch grössere Lücken mit den wandungslosen Nebenbahnen, wenigstens sind die Kapillarröhren manchmal mit roten Blutteilen gefüllt. Sie bilden jedoch keine Brutstätte roter Blutkörper, denn gewöhnlich sind sie blutleer und auch frei von Lymphkörpern. Kernteilungsfiguren, die manchmal in ihnen vorkommen, scheinen den fixen Zellen des Retikulums anzugehören, wenigstens fanden sich keine Jugendformen roter Blutkörper.

Die Kapillarröhren sind als Wachstumssprossen aufzufassen, von denen aus das Pulpagewebe sich bildet, als Proliferationsherde, welche durch die hindurchgehende Filtration kanalisiert und unter Umständen von der Peri-

1) Bei künstlicher Füllung ist die Anordnung der Injektionsmasse in den Kapillarröhren auch dieselbe, wie in der Pulpa.

perie her gesprengt und in Pulpagewebe aufgelöst werden, während central und an gewissen Stellen der Peripherie die Wucherung weiter gehen kann.

Leukocyten. Bannwarth bestätigt das Vorkommen typischer Leukoblasten, für welche Löwit als charakteristisch erwähnt, dass ihr Kern radiär gestellte Stützstrahlen besitzt, die von einem in der Mitte liegenden Chromatinhaufen ausgehen und nach der Kernperipherie zu in kleinen Chromatinhäufchen enden. Ihr Kernkörperchen färbt sich distinkt.

Über die andere Art von Leukocyten — die eigentlichen Erythroblasten — mit netzförmigem Kerngerüste und ohne Nukleolen, gelangt Bannwarth betreffs ihrer Beziehungen zu roten Blutelementen zu keiner bestimmten Ansicht. Er betont gegenüber Löwit, dass er gerade diejenige Art von Zellen, welche sich nach Löwit direkt teilen soll, — nämlich die Leukoblasten mit Nukleolen — indirekt sich teilen sah.

Schicksale der in den Keimcentren gebildeten Leukocyten. Diese werden zum grossen Teil in der Pulpa zu Zellen, die den Ehrlich'schen eosinophilen Zellen und den Schmidt-Simon'schen Leukocyten gleich zu setzen sind. Die Körner dieser Zellen tingieren sich mit den von Ehrlich als Reagentien für Hämoglobin angegebenen Farbstoffen. An nicht tingierten Präparaten zeigt der Zelleib eine ähnliche grünliche Tinktion wie die roten Blutscheiben.

Die um die Keimlager gelegenen Zellen mit polymorphem Kern und Kernkörperchen stimmen ihrer Struktur nach mit den Elementen der Keimlager überein. Auch ihre Granula färben sich mit den Reagentien für Hämoglobin, und darum vermutet Bannwarth, dass ihre Granula aus Hämoglobin oder einem Derivat derselben bestehen. Dass sie in den Keimlagern gebildet, dafür spricht ihre dichte Lagerung um diese. Ob sie aber wirklich direkt oder auf Umwegen in rote Blutkörper übergehen, vermag Verfasser nicht zu sagen.

In der gleichzeitig mit den Mitteilungen Bannwarth's veröffentlichten, an Wiederholungen allzureichen Arbeit bestreitet Löwit (14) zunächst die Entstehung leukoblastärer Elemente aus fixen Zellen, denn es müsste dann das Kernchromatin (Nukleïn) dieser eine Umwandlung zu dem Nukleolin (Pyrenin) durchmachen, wofür Löwit keine Belege finden konnte. Ebensowenig ist eine Bildung der Erythroblasten aus den fixen Zellen wegen der zwischen beiden bestehenden Unterschiede s. w. a. anzunehmen.

Fixe Zellen. Bei den von Löwit benutzten Färbeverfahren (Platinchlorid und Safranin) erscheint der Kern der fixen Zellen, welcher denjenigen der Leukoblasten und Erythroblasten an Grösse übertrifft, meist gelb, sein

Gerüst in der Ruhe chromatin(nuklein)arm mehrere kernkörperchenartige Gebilde einschliessend und eingeschnürt. Die Mitosen dieser fixen Zellen unterscheiden sich durch ihre bedeutendere Grösse von denen der anderen Zellen. Ein feingranulierter, mit Fortsätzen versehener oder rundlicher Zelleib umschliesst den Kern der fixen Zelle. Viele Kerne scheinen nackt dem Gerüste anzuliegen.

Für die kleinsten, durch das Retikulärgewebe der Lymphdrüsen gebildeten Spalten der Follikel nimmt Löwit eine Auskleidung durch die Endothelmembran an, ebenso für die solitären und Peyer'schen Follikel, wie für das Knochenmark. Weniger ausgeprägt tritt dieses Endothel in der Milz hervor.

Erythroblasten. Unter diesen versteht Löwit die hämoglobinfreien Vorstufen der roten Blutkörper, nicht aber (Bizzozero und van der Stricht) die hämoglobinhaltigen Jugendformen der roten Blutzellen, die bereits ein weiteres Entwicklungsstadium der ersteren darstellen.

Die Erythroblasten sind in allen blutbildenden Organen von der gleichen Beschaffenheit — runde Zellen, deren Kern den grössten Teil des Zellenleibes einnimmt; während der Teilung, die ausschliesslich durch Mitose erfolgt, wird das granuliertes Protoplasma deutlicher, das höchstens nur schwache Bewegungen ausführt. Das Kernchromatin ist netzförmig und besteht aus Chromatin (Nuklein).

Leukoblasten. Charakteristisch bei der Färbemethode des Verfassers (Platinchlorid) ist für diese Gebilde die homogen gelbe Färbung des Kerns, die undeutliche Kernstruktur, die Anwesenheit einzelner Nukleolin-(Pyrenin) Körner, die direkte Vermehrung.

Markzellen. Löwit bezweifelt die Abstammung der von H. F. Müller bei Leukämie gefundenen, hämoglobinfreien Zellen mit grossem Kern- und chromatischem Gitterwerk, von dem Knochenmark, da mancherlei Veränderungen in der Form, wie der Beschaffenheit der Zelle sich erst im leukämischen Blut entwickeln haben können. Jedenfalls entspricht nicht der Befund demjenigen der Markzellen bei denen nach Löwit, wie bei den Leukocyten die Struktur des leicht eingeschnürten nahezu gelben Kerns ausgelöscht ist, neben dem zarten Gerüstwerk verschieden grosse Nukleolin-(Pyrenin-)Haufen sich finden, und das Zellprotoplasma grob granuliert ist. Ebensowenig wie die Leukoblasten vermehren sich diese Zellen durch Mitose. Wo solche sonst noch vorkommen oder ruhende Zellen mit zartem relativ chromatin(nuklein-)armen Kerngerüst, gehören sie den fixen Zellen an, welche mit den Markzellen keine Beziehungen haben.

Löwit, bestätigt das überwiegende Vorkommen der eosinophilen Substanz in den Markzellen. Einigemale traf er auch die α Körnung Ehrlichs in fixen Zellen.

Sowohl in den Lymphdrüsen wie in Milz- und Knochenmark scheinen Erythroblasten und Leukoblasten oft auf besondere Räume beschränkt zu sein. Die Mehrzahl der in den Keimcentren vorkommenden Mitosen gehören den fixen Zellen an, Mitosen der Erythroblasten und Leukoblasten gehören dort zu den Seltenheiten. Für die ersteren giebt es keine besonderen

Keimcentren, sie vermehren sich mitotisch an all' den Stellen der blutbildenden Organe, wo überhaupt Erythroblasten vorkommen. Lymphdrüsen und Knochenmark stehen bezüglich des Reichtums an Erythroblastenmitosen ziemlich gleich. Die Hämoglobinbildung der Erythroblasten findet erst im Gefäß-Systeme der Organe statt.

Sämtliche dem Blute zufließende Leukocyten sind nach Löwit Abkömmlinge der amitotisch sich teilenden Leukoblasten, die auch im Blut sich ohne Mitose vermehren. In den von Flemming und anderen (Dehuyzen, van der Stricht) beschriebenen Mitosen von Wanderzellen vermutet Löwit aus den Gefäßen getretene Erythroblasten oder beweglich gewordene Abkömmlinge fixer Zellen.

Foa beschäftigt sich hauptsächlich mit der Blutbildung, die er nach vorausgegangenen Aderlässen am Knochenmark der Säugetiere, der Milz des Meerschweinchens, der embryonalen Leber und dem Knochenmark der Vögel verfolgt. Nach ihm sind die kreisenden roten Blutkörper keine histologische Einheit, sondern werden von Zellen verschiedener Gattung gebildet. Diese Verschiedenheiten bestehen in dem chemischen Verhalten des Kernplasmas, dem verschiedenen Ursprunge der einzelnen Varietäten und der verschiedenen Art der Vermehrung. Ein Teil der Blutkörper entsteht aus Erythroblasten, die sich durch Karyokinese vermehren, andere (Karyoblasten) entstammen Kernteilen (Nukleolin, Plasmosomen), die sich zu Zellen umformen, oder sie entstehen aus Elementen mit stark cyanophilem, mit vielem Nukleolin versehenen Kern, der sich durch Knospung vermehrt (Blastoblasten).

Die verschiedenen Arten von Blutkörpern, die bei schweren Anämien vorkommen (Riesenblutkörperchen, Zwergblutkörperchen, Poikilocyten) sind vielleicht nicht Alterationen von Blutkörperchen ein und derselben, sondern verschiedener Gattung. Die grossen Blutkörperchen entstammen den Erythroblasten, die Poikilocyten den Karyoblasten.

Die mikrochemischen Reaktionen, welche Scarpetetti mit den eosinophilen Zellen α des Knochenmarks vom Kaninchen anstellte, lassen einen bestimmten Schluss auf die chemische Bedeutung der α Substanz vorläufig nicht zu und es wäre unstatthaft dieselben als globulinbildende einzellige Eiweissdrüsen anzusprechen, wie dieses Löwit für die Krebsblutzellen thun konnte.

Nach van der Stricht gehört auch die embryonale Leber mit zu den Organen in denen eine Neubildung von Blutkörpern stattfindet. Er fand in den Leberkapillaren sowohl Leukoblasten in Mitose mit granuliertem Protoplasma wie Erythroblasten mit homogenem Protoplasma.

In pathologischen Fällen scheinen in der Leber zahlreicher, wie an anderen Orten, die Leukocyten kinetisch sich zu teilen (Troje, Müller). Noch bevor diese in den blutbildenden Organen vor ihrem Übertritt in die Blutbahn eine Umwandlung erfahren — in Milz und Knochenmark zu den grossen mononukleären und polynukleären Leukocyten, in den Lymphdrüsen zu den Lymphocyten — gelangen sie bei Leukämie in noch unfertigem Zustand in den Kreislauf. Darum teilen sie sich auch noch karyokinetisch.

Auch die hämoglobinhaltigen Blutkörper teilen sich nach Troje bei Leukämie in der Leber mitotisch und in den metastatischen Lebertumoren kommen Leukocytenmitosen vor (Troje, Müller). Troje vermutet, dass die Leukocyten normal um sich karyokinetisch zu teilen, einer gewissen Ruhigstellung bedürfen, die sie im Retikulum der blutbildenden Organe finden. Auf diese Weise liessen sich vielleicht auch die Leukocytenmitosen in den Gefäßen der leukämischen Leber und den leukämischen Tumoren erklären.

Normal scheinen nur ausnahmsweise innerhalb der Blutbahn und den Geweben Leukocytenmitosen vorzukommen. Spronck und Prins sahen solche in der Vena cava des Kaninchens. Löwit hielt diese Zellen jedoch für sich teilende Erythroblasten, da er selbst in der Portalvene des ausgewachsenen Kaninchens Erythroblasten in einer Menge, die zwischen 2,7 und 16,2% schwankte, fand, unter 5000 gezählten farblosen Zellen, Leukocyten und Erythroblasten aber nicht eine einzige Mitose traf, während die obengenannten Forscher die Zahl der mitotisch sich teilenden farblosen Zellen auf 0,19 und 0,18% bei ausgedehnten Eitermengen auf 0,26–0,54% schätzen.

Nebenniere. Die Nebenniere entsteht bei den Vögeln nach Rabl (27) aus zwei verschiedenen Geweben, von denen das eine, die Rinde aus dem Cölomepithel (Vornierenkanäle), das andere aus den Anlagen sympathischer Ganglien stammt. Indem die proximalen Kanälchen der Vorniere bei beginnender Atrophie das Lumen verlieren und sich in Zellenkomplexe auflösen, die aber rasch zu Grunde gehen, schnüren sich die distalen Kanälchen vom Epithel ab und werden, während sich ihr Lumen erweitert, zu geschlossenen Bläschen. Durch Sprossung der abgeschnürten Epithelstränge und spätere Abschnürung dieser entstehen neue Stränge und Haufen.

Die Marksubstanz der Nebenniere bildet sich etwas später aus abgetrennten Ganglienzellen des Sympathicus, die aber grossenteils auf einer embryonalen Stufe stehen bleiben und keine Nervenfortsätze entwickeln.

Die Epithelstränge der Rinde (Hauptstränge) sind mit den regellos angeordneten nervösen Zellen (Zwischenstränge) innig verschlungen, deshalb ist die von den Verhältnissen der Säugetiere entnommene Trennung in Rinde und Mark nicht zutreffend.

Das in den Zellen der Hauptstränge vorhandene Fett ist mit dem normalen Körperfett nicht identisch, denn es löst sich, wenn auch osmiert, in Chloroform und Bergamottöl.

Die Hauptstränge bewahren später noch mehr oder weniger den Bau von Drüsenschläuchen mit senkrecht zur Achse gerichteten cylindrischen Zellen, jedoch fehlt den Schläuchen, mit Ausnahme der am meisten peripherisch gelegenen ein Lumen (Taube¹).

Eine Membrana propria fehlt den Hauptsträngen, ihre Zellen liegen dem Epithel der weiten Kapillaren scheinbar direkt auf, nur durch eine Lage feinsten Fibrillen von ihnen getrennt.

Erst bei älteren Tieren nimmt die Vermehrung der Nebennierenzellen, die bei noch jugendlichen Tieren eine beträchtliche ist, ab. Da trotzdem keine merkbare Vergrösserung des Organs erfolgt, muss während des ganzen Lebens ein Ersatz für die verbrauchten Zellen stattfinden. Während bei den Säugern diese Neubildung (Canalis und Gottschau) sich aus-

¹) Die Zellen der äussersten Schläuche enthalten auch bei der Taube mehr Pigment wie die soliden centralen Stränge.

schliesslich auf die Rinde beschränkt, spielt sie sich bei Vögeln im ganzen Organ ab.

Bei Härtung in Chromsäure treten in den Hauptsträngen zwei Zellarten hervor, eine weitbauchige Form mit wenig Protoplasma (Blasenzelle) und eine schmale Form, die gelbbraun gefärbt erscheint. Die Verteilung beider ist eine sehr wechselnde.

Die Zellen der Zwischenstränge liegen derart in Maschen lockeren Bindegewebes, dass jede eine eigene bindegewebige Hülle besitzt, bald finden sie sich vereinzelt, bald in grossen Komplexen zwischen den Hauptsträngen und bilden in der Peripherie eine 1—3 Zellen breite Zone. Hier finden sich auch Zellen, die als Zwischenstadien zwischen Ganglien und Markzellen aufgefasst werden müssen.

Die echten Markzellen sind rund bis polygonal, der Kern klein, der Zelleib färbt sich intensiv mit Kernfärbemitteln und gelblich braun in Chromsäure und chromsauren Salzen. Solche Zellen finden sich aber nicht nur im Innern des Organs, sondern auch zwischen den Ganglienzellen der Kapsel.

Marchand (2) beschreibt einen Fall von Hyperplasie beider Nebennieren neben einer accessorischen Nebenniere im rechten Ligamentum latum, welche die Grösse eines ausgebildeten Hodens besass. Die letztere bestand sowohl in den oberflächlichen, wie den inneren Schichten aus Häufchen und Schläuchen von Nebennierenzellen, die in einem zarten Netzwerk eingelagert sind, deren Maschen nur ein Kapillargefäss enthalten.

Marchand macht noch besonders auf die Beziehungen der Hyperplasie der Nebennieren mit Einschluss der accessorischen zu der rudimentären Entwicklung der beiden Ovarien, die in seinem Fall bei gleichzeitigem Hermaphroditismus gefunden wurde, aufmerksam.

VI a.

Verdauungs - Apparat.

Von

Ph. Stöhr, Zürich.

Über das Darmepithel.

Das Darmrohr ist vom Pylorus bis zum Anus mit einem einschichtigen Cylinderepithel ausgekleidet. Die cylindrischen Elemente desselben bestehen aus einem feinkörnigen Protoplasma und einem Kern; ob eine Membran vorhanden ist oder nicht, darüber sind die Ansichten verschieden. Nicolas (1), einer der neuesten Bearbeiter des Darmepithels, leugnet eine Membran und steht damit auf der Seite Arnstein's (33), Schäfer's (23) und R. Heidenhain's (20) u. a.; Kölliker (14) dagegen hält noch an dem Vorhandensein einer Membran fest und stützt sich dabei auf die leicht zu konstatierende Thatsache, dass bei Wasserzusatz sich eine deutlich sichtbare Membran vom Protoplasma abhebt. Heidenhain hält diese für eine erst durch die Einwirkung des Wassers auf die Albuminate der Zelle erzeugte Traube'sche Niederschlagsmembran, denn das Vorhandensein von Protoplasmaabriden, welche benachbarte Zellen miteinander verbinden, schliesse die Anwesenheit einer Membran aus. Abgesehen davon, dass dieses Argument nicht unbedingte Zustimmung findet¹⁾, abgesehen davon, dass diese nur auf Flachschnitten

¹⁾ Nach Manile Ide (17) schliesst die Anwesenheit selbst echter Intercellularbrücken eine Zellmembran nicht aus; dieselben sollen sogar Abkömmlinge der Membran sein.

sichtbaren Protoplasmabrücken nicht mit den gewöhnlichen Interzellularbrücken identifiziert werden können — Heidenhain bezeichnet die zwischen ihnen gelegenen Lücken selbst der Hauptsache nach als durch Leukocyten ausgefüllt — spricht doch das Vorhandensein von Membranen an Becherzellen zu sehr zu Gunsten der Auffassung Kölliker's. Die Membran des Darmepithels kann also nicht als beseitigt angesehen werden.

Die freie, dem Darmlumen zugekehrte Fläche der Cylinderzelle ist mit einem Kutikularsaum überzogen.

Alle Cylinderzellen des Darmes besitzen die Fähigkeit Schleim zu produzieren, wodurch sie zu Becherzellen werden. Dieser Sekretionsprozess hat von jeher die Aufmerksamkeit vieler Forscher auf sich gezogen und ist, auch nachdem die augenblicklich vorliegenden Fragen gründlich erörtert worden waren, doch immer wieder Gegenstand neuer Bearbeitung geworden; dabei war die Fragestellung keine neue, der Mangel an wirklichen Resultaten wurde durch umfangreichen Text und bunte Tafeln bemäntelt, im günstigsten Falle war es ein neuer Ort, an dem die alten Becherzellen beschrieben wurden, heute die Blase des Frosches, morgen die Kloake der Plagiostomen u. s. w. Da es noch viele Orte vieler Tiere giebt, wo Becherzellen noch unbeschrieben ihres Chronisten harren, so werden wir auf Jahre hinaus mit dem unnötigen Bedarf versehen sein. In diesem Jahre ist v. Seiller (2) auf den Plan getreten; seine an der Zunge von *Anguis fragilis* und *Pseudopus* gemachten Beobachtungen, die nach der Meinung des Autors der Verallgemeinerung für die Becherzellen aller Wirbeltiere fähig sind, haben ergeben, dass der Inhalt der Becherzellen zuerst körnig und dann homogen ist. Man kann nicht gerade sagen, dass das etwas neues sei. Die Sekretbildung beginnt an dem der Epitheloberfläche zugekehrten Ende der Zelle innerhalb einer centralen Zone und schreitet von hier aus gegen die tiefer gelegenen und peripherischen Inhaltspartien weiter. Damit stellt sich nun v. Seiller in Gegensatz zu Lukjanow (7) und Steinhaus (18), welche die Schleimmetamorphose in unmittelbarer Nachbarschaft des Zellkerns beginnen lassen. Es würde sich doch empfehlen, die auffallenden Angaben dieser beiden Forscher einer kleinen Prüfung zu unterziehen, Angaben, die darin gipfeln, dass der Becherinhalt nichts anderes als die eigenartig modifizierte Kernsubstanz sei. Es ist nach den interessanten Mitteilungen Hermann's (19) kein Zweifel, dass bei der Sekretbildung der Kern nicht nur eine passive, sondern auch eine aktive Rolle spielt, — das Chromatingerüst des Kerns verändert sich in ganz charakteristischer Weise — aber von hier bis zu der merkwürdigen Rolle, welche Lukjanow und Steinhaus dem Kern zuerteilen, ist ein ganz gewaltiger Schritt.

Wenn wir van Gehuchten (3) Glauben schenken, so ist die Becherzelle überhaupt kein so günstiges Objekt zur Erforschung des Sekretionsmechanismus; ein vorzügliches Objekt dagegen ist das Mitteldarmepithel einer Diptere, der *Ptychoptera contaminata*. Hören wir seine wesentlichsten Resultate: Der Kutikularsaum ist bei der Sekretion nicht beteiligt, er ist ein einfacher Schutzapparat; die Zellen gehen bei der Sekretion nicht zu Grunde; der Kern spielt bei der Sekretbereitung keine Rolle; für die (nicht infolge der Sekretion) abgestorbenen Zellen treten Ersatzzellen ein. Wir erfahren damit einmal längst Bekanntes und dann sehen wir, dass van Gehuchten die Rolle des Kernes nicht genügend berücksichtigt hat, das ist zum Teil seine Schuld, denn er hat die ansehnlichen Differenzen der Kerne in den verschiedenen Sekretionsstadien wohl abgebildet (vergleiche Tafel IV, Fig. 77 und Fig. 92), aber im Text nirgends erwähnt, zum andern Teil vielleicht die Ungunst des Objektes. Diese letzte Vermutung wird dadurch veranlasst, dass van Gehuchten weder über die erste Bildung des Sekretes, das nicht schleimig ist und deshalb nicht leicht im Innern der Zelle erkannt werden kann, noch auch näheres über den Mechanismus der Sekretion angiebt, der kurzweg mit dem Ausdruck „die intracelluläre Spannung vermehrt sich“ abgethan wird. Demnach vermag ich die Ansicht van Gehuchten's von der besonderen Günstigkeit der *Ptychoptera contaminata* nicht zu teilen. Ich bin vielmehr in dieser Beziehung auf der Seite von Seiller's, der seine diesbezügliche Meinung aber in einer Form äussert, die nicht gerade musterhaft genannt werden kann.

Die ihres schleimigen Inhaltes entledigte Becherzelle kann wieder zu einer gewöhnlichen Epithelzelle werden; das lehren die Pilocarpin-injektionen, nach welchen der grösste Teil der Becherzellen verschwunden ist und ein einfaches Cylinderepithel die Darminnenfläche deckt; der Gedanke, dass diese Cylinderzellen etwa junge Zellen seien, ist nicht haltbar, da es an der hierzu nötigen Menge von Teilungserscheinungen der Zellen fehlt.

Ähnlich wie das Oberflächenepithel des Darmes verhält sich auch dasjenige der Lieberkühn'schen Krypten; auch hier haben wir cylindrische Zellen, welche die Fähigkeit besitzen, zu Becherzellen zu werden und diese Becherzellen stimmen — das wird ausdrücklich betont — mit jenen des Oberflächenepithels vollkommen überein. So liegt der Gedanke nahe, dass die Epithelzellen der Darmsurface und jene der Lieberkühn'schen Krypten identische Elemente seien; diese Auffassung erhält durch die Physiologie eine gewichtige Stütze. „Ein irgendwie gesicherter Nachweis, dass eine Sekretion von Darmsaft existiere und dass dieselbe von den Lieberkühn'schen Drüsen ausgeführt werde, ist nicht erbracht.“ Dieser

vor elf Jahren von Hoppe-Seyler (25) niedergelegte Satz besteht heute noch zu Recht und auch die Bedenken, welche R. Heidenhain (20) und andere in morphologischer Beziehung geltend machten, schliessen die Giltigkeit dieses Satzes nicht aus, seitdem Bizzozero (13) die interessante Entdeckung gemacht hat, dass die Neubildung des Darmepithels nur in den Lieberkühn'schen Krypten erfolgt. Die Thatsache, dass Mitosen nur in den Krypten, nicht dagegen im Oberflächenepithel¹⁾ gefunden werden, verbunden mit dem Nachweis, dass von einer Beziehung der Mitosen zur Verdauung und zur Sekretion keine Rede sein kann, kann nur in dem Sinne gedeutet werden, dass in den Lieberkühn'schen Krypten der Ersatz für die an der Darmoberfläche zu Grunde gehenden Epithelzellen stattfindet, die jungen Epithelzellen rücken allmählich in die Höhe und gestalten sich während dieses Hinaufgeschobenwerdens zu den typischen Oberflächenzellen. Damit unterliegen auch die morphologischen Unterschiede zwischen den Cylinderzellen der Lieberkühn'schen Drüsen und jenen der Oberfläche einer anderen Beurteilung. Das mehr körnige Aussehen (Schwalbe 32), die grössere Tinktionsfähigkeit (Heidenhain 20), die schärferen Zellgrenzen (Paneth 21), der Zottenepithelzellen, das andere Verhalten des Kutikularsaumes, über dessen Sein oder Nichtsein am Kryptenepithel so viel gestritten wird, das alles beruht nur auf Altersdifferenzen ein und derselben Zellenart. Die Anwesenheit eines Kutikularsaumes auf dem Kryptenepithel hängt offenbar ab von der Schnelligkeit der Zellenneubildung in den Krypten, die wiederum in Beziehung zum Zellenverbrauch an der Darmoberfläche steht. Werden viele Zellen verbraucht, so erfolgt die Verschiebung der jungen Zellen gegen die Oberfläche schneller als die Zellen ihre Ausbildung vollendet haben: — dann wird dem Kryptenepithel ein Kutikularsaum fehlen. Werden wenig Zellen verbraucht, dann erfolgt die Verschiebung langsamer, die Zellen haben Zeit, zu reifen: — ein mehr oder minder ausgebildeter Kutikularsaum wird dann auch das Kryptenepithel decken.

Der gleichen Beurteilung unterliegt das Vorkommen von Becherzellen in den Krypten. Untersuchungen, welche Klose (28) in Heidenhain's Laboratorium angestellt hatte, haben ergeben, dass die Zahl der Becherzellen in den Dickdarmdrüsen eine sehr grosse ist, während in den Dünndarmdrüsen nur vereinzelte Becherzellen vorkommen; auf diesen Befund gründete sich die Einteilung: die Lieberkühn'schen Krypten sind Darmschleimdrüsen im Dickdarm, Darmsaftdrüsen im Dün-

1) Einzelne Mitosen sind im Oberflächenepithel in ganz seltenen Fällen gefunden worden.

darm. Diese Auffassung ist jetzt, nachdem wir von der Entdeckung Bizzozero's Kenntnis genommen haben, nicht mehr haltbar. Die Sache stellt sich vielmehr so: im Dickdarm, dessen Oberfläche in Folge des Fehlens der Zotten eine viel kleinere ist, reifen die Zellen noch innerhalb der Krypten und bilden schon hier Schleim; daher die grössere Menge von Becherzellen in den Dickdarmkrypten. Im Lichte dieser Auffassung vermindert sich auch das Gewicht der Thatfachen, welche eine Identifizierung der Dünn- und Dickdarmkrypten erschwerte hatte (27). Es ist nämlich unmöglich, durch lange Ruhe des Darms die Zellen der Dünndarmkrypten zu Becherzellen umzugestalten, wie das bei den Mastdarmdrüsen gelingt. Dieser Umstand ist lediglich durch das Vorhandensein der Zotten, deren gesammte Epitheldecke vom Kryptenepithel aus erneuert werden muss, bedingt.

Ein weiterer Bundesgenosse endlich erwächst der Darstellung Bizzozero's in der vergleichenden Anatomie. Es ist seit langem bekannt, dass viele Wirbeltiere keine Lieberkühn'schen Krypten besitzen. Die innere Oberfläche des Darmrohres der ältesten Wirbeltiere und der Embryonen höherer Tiere ist glatt. Erst im Verlaufe der Phylogenese treten dann zuerst Längsfalten und später Querspalte auf, welche den Übergang zur Bildung der Lieberkühn'schen Krypten vermitteln¹⁾. Ob auch die ontogenetische Entwicklung der Lieberkühn'schen Krypten eine andere ist, als diejenige echter Darmdrüsen, der Magendrüsen, ist nicht ganz sicher. Kölliker (30) giebt an, dass die Lieberkühn'schen Krypten als hohle Auswüchse des Epithels entstehen. Die Magendrüsen wachsen dagegen erst später als solide Zellstränge in die Tiefe (31).

Das Gewicht des bis jetzt Festgestellten ist ein so grosses, die durch Herbeiziehung der verwandten Disziplinen erzielte Übereinstimmung, sowie die mit dieser Auffassung ermöglichte Versöhnung sich feindlich gegenüberstehender Ansichten ist derartig, dass zu hoffen ist, dass künftige Arbeiten die Bedenken beseitigen, welche sich bei der Berücksichtigung neuerer Arbeiten erheben, die in folgendem referiert werden sollen. Zuerst ist Bizzozero (13) selbst zu nennen, der in den Mastdarmkrypten des Kaninchens zweierlei Arten von Zellen gefunden hat, die nicht durch Übergänge mit einander verbunden sein sollen. Die einen sind die gewöhnlichen Cylinderzellen, die anderen, welche B. die chromatophilen nennt, würde jeder beim ersten Anblick für Becherzellen halten, die Differenz besteht nur darin, dass man vom Grunde der Krypten an die Entwicklung dieser chromatophilen Zellen verfolgen kann, dass man sieht,

¹⁾ Vergl. in dieser Beziehung die Abhandlung Edinger's (31).

wie diese Zellen je höher oben sie in der Krypte liegen, desto reifer, desto stärker mit Sekret gefüllt sind, wie endlich diese Zellen, an der Darmoberfläche angelangt, ihr Sekret entleert haben und gewöhnlichen Cylinderzellen ähnlich werden. Man findet also in bestimmten Höhen der Krypten nur bestimmte Reifestadien der Becherzellen. Die Arbeit Bizzozero's stellt sich damit nicht nur in Widerspruch zu R. Heidenhain (27) und Klose (28), sondern zwingt uns zu dem Schlusse, dass jede Becherzelle nur einmal sezernieren kann und das ist nach den oben geschilderten Experimenten höchst unwahrscheinlich. Hier ist eine Nachuntersuchung dringend geboten, die um so lohnender sein dürfte, als Bizzozero die Frage, in welcher Weise die Epithelzellen zu Grunde gehen, nicht weiter berücksichtigt. Und Zellen müssen hier absterben, die Spuren zu Grunde gegangener Elemente müssen an der Oberfläche zwischen den Mündungen der Krypten zu finden sein. Welcher Art diese Spuren sind, darüber fehlen zur Zeit genauere Angaben, zweifellos werden die schmalen, dunklen Zellen, die in den neueren Abbildungen von Darm- und Drüsenepithel so oft figurieren und gewöhnlich als entleerte Becherzellen erklärt werden, ein gewisses Kontingent dazu liefern, vielleicht gehören auch die mehrkernigen Cylinderzellen¹⁾ hierher, die von verschiedenen Autoren an der Darmoberfläche beschrieben worden sind. Die Erscheinungen, unter welchen die Zellen absterben, sind überhaupt noch wenig Gegenstand eingehender Untersuchungen gewesen; erst in der letzten Zeit hat Martin Heidenhain (9) dieselben studiert und ist dabei zu Resultaten gekommen, die zur Aufklärung manches bis dahin dunklen Punktes geeignet sind; ich werde weiter unten noch einmal auf dieselben zurückkommen.

Eine weitere Schwierigkeit für die einheitliche Beurteilung des Darmepithels wird durch die Mitteilungen Paneth's (21) geschaffen. Paneth hat im Grunde der Lieberkühn'schen Krypten von Mäusen und Ratten Zellen gefunden mit Körnchen, die kein Fett, keine Parasiten, kein Schleim sind; sie haben nichts mit den Zymogenkörnchen des Pankreas zu thun und lösen sich in Alkohol und verdünnten Säuren. P. hält diese Körnerzellen für besondere Drüsenzellen, welche bei der Sekretion zu Grunde gehen sollen — in einer gewissen Periode sieht man keinen Kern mehr — und zu deren Ersatz möglicherweise die Mitosen, die ja nach dem oben Erwähnten eine ganz andere Verwendung haben, dienen sollen.

¹⁾ Diese mehrfachen Kerne sind wohl kaum auf mitotischem Wege entstanden und es könnte die Frage aufgeworfen werden, ob hier nicht amitotische Kernteilungen im Zusammenhange mit degenerativen Prozessen vorliegen, wie das für das Epithel der Harnblase unzweifelhaft der Fall ist.

Paneth war übrigens hinsichtlich dieses letzten Punktes seiner Sache nicht ganz sicher und es hat sich dann auch durch die neueren Untersuchungen von Nicolas (1) herausgestellt, dass die Körnchenzellen bei der Sekretion nicht zu Grunde gehen. Auch Nicolas konnte feststellen, dass die Körnchenzellen nicht bei allen Säugetieren vorkommen, sie sind bis jetzt bei Mäusen, Ratten, Meerschweinchen, Eichhörnchen, Fledermäusen und beim Menschen gesehen worden; ferner glaubt sie N. in der Tiefe der Dünndarmfalten von Lacerta und im Zottenepithel bei Frosch und Triton gefunden zu haben.

Die Körnchen stehen hier bei diesen beiden letztgenannten Tieren nicht in Beziehung zur Schleimbereitung, wie Paneth ausdrücklich angiebt, sondern sie spielen eine gewisse Rolle bei der Resorption. Die Gegend fängt an romantisch zu werden. Die Körnchen werden hier nicht, wie bei den höheren Wirbeltieren, ausgestossen, sondern sie verbleiben in der Zelle; bei denjenigen Tieren, die lange fasten, wachsen sie zu grösseren Kugeln heran, bei den Tieren, die häufig fressen, bleiben die Körnchen klein. Sie bilden das Substrat, auf dem sich die Substanzen, welche durch Imbibition in die Zelle gelangen (vorzüglich das gelöste Fett), sich ablagern. Nicolas steht also auf dem Boden Altmann's (16) und seiner Schüler Krehl (11) und Metzner (10), welche, entgegen der herrschenden Meinung von der korpuskulären Aufnahme des Fettes in Form kleinster Tröpfchen, für die Aufnahme des Fettes in gelöster Form plaidieren. Die Vertreter dieser Ansicht werden sich wohl nach besseren Beweisen als den bisher gelieferten umsehen müssen; es wäre zu wünschen, dass sie der Erklärung gewisser Erscheinungen nicht wie bisher aus dem Wege gingen, welche — wenn wir ihrer Anschauung uns anbequemen — völlig unverständlich sind. Ich meine die Anlagerung von Fett um die Körnchen; einmal bleiben sie klein, das andere Mal schwellen sie an, ein drittes Mal fließen sie mit ihren Nachbarn zu einem grösseren Gebilde zusammen; dabei scheint die Selbständigkeit der Körnchen doch gewahrt zu sein, denn das Zellprotoplasma soll nach Abgabe des Fettes seine Struktur doch behalten, eine Struktur, die nach den bekannten Darstellungen Altmann's eine körnige, „granuläre“ ist. Soweit sind wir doch noch lange nicht, dass der stolze Satz „Nachdem der Nachweis erbracht worden war, dass die Zelle kein Elementarorganismus ist, sondern eine Kolonie kleinster Organismen“ etc. (16) auch nur einigermaßen berechtigt erschiene.

Darüber, dass in den Darmepithelien — ich sehe jetzt von allen anderen Zellen ab — Körnchen vorkommen, darüber kann so wenig ein Zweifel bestehen, wie über die Thatsache, dass diese Körnchen ausserordentlich verschiedener Natur sind. Ein Teil dieser intracellularen Einschlüsse ist

parasitärer Natur (Heidenhain 20), ein anderer Teil stammt von Resten zu Grunde gegangener Leukocyten oder Epithelzellen, wieder ein anderer Teil der Einschlüsse besteht aus resorbiertem Material, noch ein anderer ist Sekret. All diese Dinge haben den Boden abgeben müssen, auf dem von ungeschulten Geistern ein üppiges Unkraut von Plasm-, Karyo-Hyalo- und anderen Somen grossgezogen worden ist, die dann zur Konstruktion wunderbarer Theorien über Zellengnese verwendet worden sind, die keinen anderen Wert als den der Originalität — und oft nicht einmal den — besitzen.

Es wird die nächste Aufgabe sein, hier einmal gründlich aufzuräumen, und das reichhaltige Material in kritischer Weise zu sichten. In dieser Weise scheinen die Untersuchungen Martin Heidenhain's (9) über Degeneration und Chromatolyse besonders wertvoll, indem aus denselben hervorgeht, dass mancher schöne „Nebenkern“, der mitten in der Zelle zu liegen schien, nichts anderes als eine chromatolytische Kernfigur ist, die nicht einmal in der Zelle selbst liegt, sondern nur von aussen her in die Zelle eingedrückt ist.

So ungeordnet, wie die Verhältnisse in dieser Beziehung jetzt noch liegen, sind sie nicht geeignet, unsere Vorstellungen über die Beschaffenheit des Darmepithels zu beeinflussen, wir müssen uns vorläufig da abwartend verhalten. Das gleiche gilt aber auch von den Mitteilungen Bizzozero's über die Mastdarmdrüsen, die in mehrfacher Beziehung weiterer Aufklärung bedürftig sind.

In so vielen Epithelien auch Nervenendigungen gefunden worden sind, das Darmepithel machte hierin eine Ausnahme. Drasch (29) hatte mit Hilfe der Goldmethode den Nachweis geliefert, dass von dem Nervenplexus der Schleimhaut sich feine, die Drüsen umspinnende Fasern erheben, deren Fortsetzungen bis in die Zotten reichen. Die letzten Fasern konnten bis zur Grenze zwischen bindegewebiger Schleimhaut und Epithel verfolgt werden; dort entzogen sie sich weiterer Betrachtung. Auch Ramon y Cajal (15) scheint mit der Golgi'schen Methode nicht weiter gekommen zu sein, denn die als schwarze Knotenpunkte erscheinenden Ganglienzellen waren auch schon früher in dem Zottenplexus beobachtet worden. Da erscheint denn die Mitteilung Capparelli's (4) als ein Fortschritt, da es ihm gelang vermittlest der Golgi'schen Methode an der Magenschleimhaut des Frosches zarte variköse Fäden bis tief in das Epithel hinein zu verfolgen. Dieses Resultat kommt nicht überraschend, denn interepitheliale Nervenendigungen sind ja auch in der jüngsten Zeit mit Hilfe der Ehrlich'schen Methylenblaumethode an secernierenden Epithelien nachgewiesen worden, so von Retzius (22) und neuerdings von Marinescu (5), welch

letzterer an den Eiweissdrüsen der Zungenwurzel ganz feine Fibrillen durch die Membrana propria zwischen die Drüsenzellen treten sah¹⁾.

Trotzdem, dass es somit sehr wahrscheinlich ist, dass die Angaben Capparelli's richtig sind, fehlt zur vollen Glaubhaftigkeit der Nachweis eines Zusammenhanges der schwarzen Fäden mit zweifellosen Nervenfasern und dieser Nachweis erscheint um so wünschenswerter, als die weiteren Mitteilungen Capparelli's sehr sonderbar klingen. Capparelli hat nämlich beim Frosch und ebenso in der Magenschleimhaut des Hundes geschwärzte Becherzellen gesehen, von denen feine variköse Fortsätze in das nervöse Netz eindringen. Obwohl nun Capparelli die Vereinigung dieser Fortsätze mit den Nervenfasern nicht sehen konnte, so zweifelt er doch nicht, dass die Becherzellen in direkter Verbindung mit den Nervenfasern stehen. Da wären denn die Becherzellen wieder einmal zu einer Rolle gekommen, die kaum wunderbarer ist, als jene, die ihnen Letzerich (37) zuerteilte, der die Becherzellen für die trompetenförmigen Mündungen der Chylusgefäße erklärte! Denn aus den Schlussbemerkungen Capparelli's geht hervor, dass er geneigt ist, die Becherzellen für Sinneszellen oder Ganglienzellen zu halten. — Der überraschte Leser möge sich aber zweierlei ins Gedächtnis zurückrufen: 1. Es ist nicht alles Nerv, was sich schwärzt; diese schon so oft betonte Warnung ist auch hier ausser Acht gelassen worden, und 2. für die Frage nach dem Zusammenhang der Elemente — ich meine hier der Sinneszellen und Nervenfasern — ist die Golgi'sche Methode nicht geschaffen, man mutet ihr Leistungen zu, die sie nie wird erfüllen können. Es ist durch die sorgfältigen Untersuchungen von Retzius (24, 26) festgestellt worden, dass die Fasern des Hörnerven an und nicht in den Haarzellen enden, und die erneuten Untersuchungen Kaisers (6) haben diese Thatsache aufs neue bestätigt — und doch täuscht die Golgi'sche Methode einen Zusammenhang beider Elemente vor. So werden alle Angaben über den direkten Zusammenhang von Zelle und Nerv, die einzig allein auf der Golgi'schen Methode fussen, nie einwurfsfrei bleiben.

1. Nicolas, Recherches sur l'épithélium de l'intestin grêle. Internation. Monatsschrift Bd. VIII, Heft 1, 1891.
2. von Seiller, Über die Zungendrüsen von Anguis, Pseudopus und Lacerta. Archiv für mikroskop. Anatomie, Bd. 38, 1891.
3. van Gehuchten, Le mécanisme de la sécrétion. Anatom. Anzeiger, 1891.
4. Capparelli, Die nervösen Endigungen in der Magenschleimhaut. Biolog. Centralbl. Bd. 11, pag. 27, 1891.

¹⁾ Damit erfahren auch die diesbezügl. Mitteilungen Fusari's und Panasci's (12), welche mit der Golgi'schen Methode gearbeitet hatten, die erwünschte Bestätigung.

5. Marinescu, Über die Innervation der Drüsen der Zungenbasis. Archiv f. Anat. u. Physiol., Physiol. Abteil. Heft 3, 4, p. 357, 1891.
6. Kaiser, Das Epithel der Cristae und Maculae acusticae. Archiv f. Ohrenheilkunde, Bd. 32, 1891.
7. Lukjanow, Grundzüge einer allgem. Pathologie der Zelle. Leipzig 1891.
8. van Gehuchten, Recherches histologiques sur l'appareil digestif de la larve de la Ptychoptera contaminata. „La Cellule“ t. VI, fasc. 1, Louvain 1890.
9. Martin Heidenhain, Beiträge zur Kenntnis der Topographie und Histologie der Kloake und ihrer drüsigen Adnexa bei den einheimischen Tritonen. Arch. f. mikrosk. Anatom. Bd. 35, 1890.
10. Metzner, Über die Beziehungen der Granula zum Fettansatz. Archiv f. Anat. u. Entwicklungsgesch., 1890.
11. Krehl, Ein Beitrag zur Fettresorption. Ebenda, 1890.
12. Fusari, R. e Panasci, G., Sulla terminazione dei nervi nella mucosa della lingua dei mammiferi. Monitore zoolog. italiano I Nr. 4, 1890.
13. Bizzozzero, Über die schlauchförmigen Drüsen des Magendarmkanals und die Beziehungen ihres Epithels zu dem Oberflächenepithel der Schleimhaut. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 33, 1889.
14. Kölliker, Handbuch der Gewebelehre des Menschen. Leipzig 1889.
15. Ramon y Cajal, Nuevas aplicaciones de metodo de coloración de Golgi. Barcelona 1889.
16. Altmann, Über Fettumsetzungen im Organismus. Arch. f. Anatomie und Entwicklungsgesch. 1889.
17. Manille Ide, La membrane des cellules du corps muqueux de Malpighi. „La Cellule“, Tom IV, 1888.
18. Steinhaus, Über Becherzellen im Dünndarmepithel der Salamandra maculosa. Archiv von Dubois Reymond, 1888.
19. Hermann, Über regressive Metamorphose des Zellkerns. Anatom. Anzeiger 1888.
20. Heidenhain, Rudolf, Beiträge zur Histologie und Physiologie der Dünndarmschleimhaut. Arch. f. d. gesammte Physiologie. Bd. 43. Supplementheft, Bonn 1888.
21. Paneth, Über die secernierenden Zellen des Dünndarmepithels. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. 31, 1888.
22. Retzius, Über Drüsenerven. Verhandl. des biolog. Vereins in Stockholm 1888.
23. Schäfer, On the part played by amoeboid cells in the process of intestinal absorption. Physiological Laboratory, univers. College London, Coll. pap. V, 1885.
24. Retzius, Das Gehörorgan der Wirbeltiere. II. Reptilien, Vögel, Säugetiere. Stockholm 1884.
25. Hoppe-Seyler, Physiologische Chemie, pag. 275. Berlin 1881.
26. Retzius, Das Gehörorgan der Wirbeltiere, I. Fische und Amphibien. Stockholm 1881 und „Über die periph. Endigungsweise des Gehörnerven“. Biologische Untersuchungen 1881.
27. Heidenhain, R., Physiologie der Absonderungsvorgänge. Hermann's Handb. der Physiol. Bd. V, 1. Teil 1880.
28. Klose, Beitrag zur Kenntnis der tubulösen Darmdrüsen. J.-D., Breslau 1880.
29. Drasch, Beiträge zur Kenntnis des feineren Baues des Dünndarms, insbes. der Nerven desselben. Sitzungsber. der Kaiserl. Akad. der Wissensch. in Wien. Bd. 84, Abt. 3.
30. Kölliker, Entwicklungsgeschichte des Menschen u. der höheren Tiere. Leipzig 1879.
31. Edinger, Über die Schleimhaut des Fischdarmes nebst Bemerkungen zur Phylogenie der Drüsen des Darmrohres. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. 13, 1877.
32. Schwalbe, Beiträge zur Kenntnis der Drüsen in den Darmwandungen, insbesondere der Brunner'schen Drüsen. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. 8, 1872.

33. Arnstein, Über Becherzellen u. ihre Beziehungen zur Fettresorption u. Sekretion. Virchow's Bd. Bd. 39, p. 535, 1867.
 34. Letzerich, Über die Resorption der verdauten Nährstoffe im Dünndarm. Virchow's Archiv, Bd. 37, 1866.

Über die peripherischen Lymphknoten.

Die Bedeutung der unter diesem Namen bekannten lymphoiden Bildungen der gesamten Darmschleimhaut ist noch immer eine zweifelhafte. Wenn auch durch die Entdeckung Flemming's (59) die alte Anschauung, dass diese Knoten Brutstätten junger Leukocyten seien, wieder in ihre alten Rechte eingesetzt wurde, so war doch die von dort aus stattfindende starke Leukocytenwanderung durch das Epithel, sowie die Thatsache, dass die vor (distal von) den wahren Lymphknoten liegenden Chylusgefäße sehr wenig Leukocyten enthalten (54, 61), wenig geeignet, die Zuteilung der peripherischen Lymphknoten zu den wahren Lymphknoten zu rechtfertigen. So musste jeder neue anatomische Beitrag willkommen sein. Die Aufgaben, welche sich die neuesten Arbeiter auf diesem Felde gestellt hatten, waren in erster Linie entwicklungsgeschichtliche. Man hoffte einerseits durch Schilderung einer Lebensgeschichte der Leukocyten, andererseits durch das Studium der Entwicklung peripherischer Lymphdrüsen selbst, speziell der Tonsillen und der Zungenbälge die Lösung der schwebenden Fragen zu fördern, denn es ist klar, dass nur nach einer genauen Kenntnis der Herkunft und der Eigentümlichkeiten der Elemente Deutungsversuche erfolgversprechend sein konnten.

Zuerst muss hier einer Abhandlung Gulland's (38) gedacht werden, welche gestützt auf eigene Untersuchungen, angelehnt an die zahlreichen Mitteilungen anderer Autoren den Versuch macht, eine Lebensgeschichte der Leukocyten zu entwerfen. Der beste Platz zur Erforschung einer solchen ist nach Gulland die Tonsille. 1. Die jüngsten Leukocyten sind Zellen, deren kleiner runder Kern von sehr wenig Protoplasma umgeben wird, dem entsprechend ist ihre aktive Beweglichkeit gering. Sie liegen in Massen in der Peripherie der Keimcentren — das sind jene hellen, rundlichen Flecke, die so häufig in den kompakteren Massen des adenoiden Gewebes gefunden werden und nach der Entdeckung Flemming's (59) vorzugsweise die Bildungsstätte neuer Leukocyten sind — und bilden so einen dunklen Ring, der das Keimcentrum¹⁾ von dem übrigen, diffus verteilten, adenoiden Gewebe abgrenzt. Die jüngsten Leukocyten finden

¹⁾ Keimcentrum und Ring bilden das „Sekundärknötchen“ (den „Follikel“) der Autoren.

sich ferner im diffusen adenoiden Gewebe und im Epithel, hier aber nur auf breiten, schon von anderen Leukocyten gebahnten Wegen. 2. Im nächsten Stadium sind Kern und Protoplasma vergrößert. Solche Zellen sind nur bei genügender Ernährung vorhanden, man sieht sie im Blut, zwischen den Keimcentren, vorzugsweise aber im Dünndarm, woselbst sie oft Mikroorganismen enthalten; daher der Name „Mikrophagen“. Aus diesen können zweierlei Formen entstehen: 3. a) Zellen mit grösseren Protoplasamengen, ihre deshalb grössere Bewegungsfähigkeit wird weniger zu Ortsveränderungen, als vielmehr zur Aufnahme von Fremdkörpern benutzt. Ihr Kern ist 2—3mal so gross, als der jüngster Leukocyten, ihr grobkörniges Protoplasma enthält Mikroorganismen, Staub- und Kohlepartikelchen, rote Blutkörperchen, Pigment und degenerierende Leukocyten (die sog. tingiblen Körper Flemmings¹⁾). Solche „Makrophagen“²⁾ kommen im Darmkanal und in Lymphknoten, nicht aber im Blut- und im Lymphstrom vor. Da sie nur wenig wandern, nennt sie Gulland stationäre Leukocyten³⁾. b) Zellen, die aktiv wandern; hier wird der Kern in Anpassung an die Formveränderung des Protoplasma polymorph⁴⁾ (nicht mehrkernig), und zwar ist die Formveränderung des Kernes um so bedeutender, je grösser die Schwierigkeit bei der Erzwingung des Weges wird. Solche „wandernden Leukocyten“ finden sich im Granulationsgewebe, im Entzündungsstadium, im Eiter, sehr häufig im Blut (77% aller Blutleukocyten nach Hayem), sie fehlen in den lymphatischen Organen, woselbst die Ernährungsbedingungen günstige sind. 4. Der zur (mitotischen) Teilung sich anschickende Leukocyt; er ist durch seinen runden, den Kernumfang jüngster Leukocyten 4—5mal übertreffenden Kern und durch eine schmale Protoplasmaschale charakterisiert. Diese Zellen sollen, nicht, wie Flemming (59) meint, vorzugsweise aus den lymphatischen Organen, sondern vielmehr aus den Blutgefässen stammen. Den Vorgang stellt sich Gulland so vor: Durch die aus den zahlreichen feinen Kapillaren der Keimcentren austretende Flüssigkeit besteht daselbst eine centrifugale

¹⁾ Heilbrunn, ein Schüler Flemming's glaubt, dass die tingiblen Körper wahrscheinlich Produkte intracellulären Stoffwechsels seien.

²⁾ Die Makrophagen sind auch Phagocyten genannt worden; nun sind aber doch auch die Mikrophagen Phagocyten im eigentlichen Sinne des Wortes; es wird sich demnach empfehlen, den Namen auf beide Zellenarten auszudehnen.

³⁾ G. rechnet hierzu auch die grossen Zellen des Granulationsgewebes, was wohl den Widerspruch der pathol. Anatomen, die mit Nikiforoff (46) diese Zellen für Bindegewebszellen halten, hervorrufen wird.

⁴⁾ Die Eigenthümlichkeiten des Protoplasma dieser Zellen werden von Gulland nicht weiter beschrieben. So kommt es, dass der Körnchenzellen Heidenhain's (52), die doch mindestens zum Teil hierher gehören, nicht gedacht wird.

Strömung, welche die meisten der kleinen Tochterzellen aus den hier groben Maschen des adenoiden Gewebes gegen die Peripherie spült¹⁾, nur wenige bleiben zurück und wachsen bei der reichlichen Säftezufuhr zu sich zur Teilung anschickenden Leukocyten heran. Ihre Zahl ist aber gering im Verhältnis zu jenen Zellen, die aus den Blutgefässen der Keimcentren heraustreten; diese sind schon an sich grösser als die kleinen Tochterzellen, bleiben also leichter in den Maschen hängen, auch kommen sie wegen der dicht aufgehäuften Zellen nicht so leicht vorwärts; so bleiben sie zunächst liegen, finden hinreichende Nahrung und werden so zu den stationären grosskernigen Leukocyten, die vor der Teilung stehen. Einen Beweis für diese Darstellung erblickt Gulland vor allem in der Entwicklung der Tonsille, die zuerst gefundenen Formen sind alle gelapptkernige²⁾, also von der wandernden Form, erst wenn sie sich angehäuft haben, werden ihre Kerne rund, die Leukocyten sind damit zu stationären geworden. Die mitotischen Zellen der Keimcentren sollen also hauptsächlich, wenn nicht sogar ausschliesslich, aus dem Blute stammen. 5. Der degenerierende Leukocyt. Er ist oft zu erkennen durch die besondere tiefe und gleichmässige Tinktionsfähigkeit seines Protoplasma, wie das ja schon von Heidenhain (52) und Hoyer (50) angegeben worden ist; der Kern verhält sich verschieden; zuweilen verliert er sein Färbungsvermögen, in anderen Fällen ist er zerbrochen und die Fragmente sind durch ihre tiefe inhomogene Färbung ausgezeichnet; letzteres ist vorzugsweise der Fall bei degenerierenden wandernden Leukocyten. In besonderem Gegensatz zu Arnold (57) will Gulland den fragmentierten Kernen keine Rolle bei der Zellteilung zuerkennen; solche Fragmentierungen seien vielfach durch die Bewegung der Zelle hervorgerufene Abschnürungen, die häufig die Vorläufer einer Degeneration sind. Degeneration fehlt all den Zellen, die einen Überfluss von Lebenskraft besitzen, also den jüngsten Tochterzellen, den vor der Teilung stehenden ruhenden Leukocyten und den Makrophagen; Degeneration kommt vor bei den kleinen stationären und bei den wandernden Leukocyten.

Wir dürfen nicht vergessen, dass diese ganze Lebensgeschichte eine Zusammenstellung nebeneinander liegender Formen ist und dass das Entstehen der einen Form aus der andern nicht direkt beobachtet, sondern nur erschlossen ist. Die wichtigsten Differenzen mit den bisherigen Anschauungen liegen 1. in der strengen Scheidung der gelapptkernigen Wanderform von

¹⁾ Das ist schon von Flemming (59) angegeben worden.

²⁾ Ich kann das bestätigen und habe auch die Thatsache kurz mitgeteilt, ohne weitere Schlüsse zu ziehen. (43).

der fragmentiertkernigen Degenerationsform, und 2. in der fast ausschliesslichen Ableitung der Leukocyten vom Blute. Die Berechtigung zu dieser letzteren Annahme schöpft Gulland ferner noch aus Untersuchungen, welche er über die Entwicklung angestellt hat (38) und welche ergeben haben, dass die ersten Leukocyten des adenoiden Gewebes aus den Blutgefässen auswandern. Zu dem gleichen Resultate bin ich gelegentlich von Untersuchungen über die Entwicklung der menschlichen Zungenbälge gekommen (43 und 49), Untersuchungen, die noch andere, von Gulland nicht weiter verfolgte Ziele im Auge hatten.

In erster Linie suchte ich Stellung zu nehmen zu der noch immer bestehenden Streitfrage, ob das retikuläre Bindegewebe ein Netz von Zellen oder ein Netz von Faserbündeln sei. Letzterer Auffassung neigen die meisten neueren Arbeiten zu und ich hoffe eine weitere Stütze geliefert zu haben, indem ich zeigte, dass durch die Einwanderung zahlreicher Leukocyten in das fibrilläre Bindegewebe dieses zersprengt und zu retikulärem Bindegewebe umgewandelt wird. Das retikuläre Bindegewebe ist also eine Abart des fibrillären Bindegewebes. Leukocyten und retikuläres Bindegewebe zusammen bilden das adenoide Gewebe, welches somit eine Mischform von Abkömmlingen des Blutes und Abkömmlingen des Mesenchyms ist. Diese Darstellung versucht eine strengere Scheidung von Elementen des Blutes und jenen des Bindegewebes, die im Hinblick auf die neueren Erfahrungen über die Entwicklung des Blutgefäss-Systems berechtigt erscheint, denn die Blutgefässe entstehen auf einem anderen Boden als das Bindegewebe.

In zweiter Linie handelte es sich um die Zurückweisung eines neuen Versuches, die Leukocyten vom Darmepithel abzuleiten. Vor drei Jahren war eine grosse Abhandlung von Retterer (53) erschienen, welche die Abstammung der Follikel (Sekundärknötchen) der Tonsillen vom Mundhöhlenepithel proklamierte. Epitheliale Sprossen sollten in das unterliegende Bindegewebe eindringen, sich abschnüren und schliesslich vom Bindegewebe durchwachsen werden. Die dadurch auseinandergesprengten Epithelzellen sind nach Retterer das, was man bis jetzt als Leukocyten auffasste. Das gesammte adenoide Gewebe der Mandeln sollte also das Resultat einer gegenseitigen Durchwachsung von Epithel und Bindegewebe sein, eine Mischform, welche Retterer das „angiotheliale“ Gewebe nannte. Es war klar, dass diese Angabe — wenn sie sich bewahrheitete — einen grossen Umschwung, besonders in der pathologischen Anatomie, einleiten musste; auch lag die Gefahr eines solchen um so näher, als schon einmal von anderer Seite die Abstammung der Leukocyten

vom Epithel behauptet worden war¹⁾. Mit dem von mir erbrachten Nachweis, dass die Quelle der Leukocyten die Blutgefäße seien, war der Behauptung Retterer's der Boden entzogen, es erübrigte nur noch aufzuklären, wieso Retterer zu seiner irrtümlichen Auffassung gekommen war. Mein Versuch, diesen Autor zu überzeugen, dass neben methodischen und technischen Fehlern eine Verkenennung des Durch- resp. Einwanderungsvorganges, sowie eine direkte Verwechslung jungen Epithels mit Leukocyten die Quellen seines Irrtumes gewesen, kann indessen nicht als gelungen bezeichnet werden, denn Retterer hält an seiner Deutung fest. Er beruft sich in einer Entgegnung (35) darauf, dass er 64 Entwicklungsstadien der Mandeln verschiedener Säugetiere untersucht habe und hält mir vor, dass mir der Kernpunkt der ganzen Frage vollkommen entgangen sei: nämlich die epitheliale Abkunft der Follikelelemente (d. s. die Leukocyten). Ich muss diesen Vorwurf auch heute noch hinnehmen, denn ich kann mich immer noch nicht von der epithelialen Natur dieser Gebilde überzeugen. Ebenso wenig bin ich im Stande, weiteren diesbezüglichen Mitteilungen Retterers (36) beizupflichten. Dieselben betreffen die Entwicklung der Peyer'schen Platten bei Kaninchen und Meerschweinchen. Hier sollen auch vom Epithel der Darmoberfläche Sprossen in die Tiefe wachsen, welche sich abschnürend isoliert in der bindegewebigen Schleimhaut liegen und nun von Bindegewebe durchwachsen werden. Das Bindegewebe liefert das Netz, die in den Maschen liegenden Zellen, die Leukocyten, sind die zersprengten Elemente der erwähnten Epithelsprossen. Epithelzellen und Bindegewebsnetz bilden zusammen die Follikel. Diese Darstellung stimmt also vollkommen mit der von Retterer geschilderten Entwicklungsweise der Mandeln überein, steht aber in direktem Widerspruch mit der von mir gegebenen Beschreibung (51). Es ist hier nicht der Ort zu speziellen Auseinandersetzungen. Wer sich über diese Frage durch eigene Studien orientieren will, dem sei das Meerschweinchen empfohlen, bei dem nach Retterer (35, pag. 9) die Verhältnisse so einfach liegen, dass selbst Anfänger sich von der Richtigkeit seiner Meinung überzeugen können.

Die bisher mitgeteilten Resultate sind derart, dass sie dem von vielen

¹⁾ Ich meine die Abhandlung v. Davidoff's (58), gegen welche ich Stellung genommen hatte; in dieser Schrift (51) hatte ich gleichfalls Untersuchungen über die Entwicklung von Lymphknötchen (des Darmes) veröffentlicht, deren Resultate in einem scheinbaren Gegensatz zu meinen letzten Mitteilungen (43) stehen. Es war mir damals nur um den Nachweis zu thun, dass die Leukocyten nicht aus Epithelzellen entstehen; die Frage, ob Blut oder Bindegewebe die Quelle der ersten Leukocyten sei, schien mir damals von geringerer Wichtigkeit.

Seiten her unternommenen Streben, die Leukocyten ihrer Rolle als „Allerweltzellen“ zu entkleiden und sie als spezifische Gebilde mit besonderer Entwicklung und Funktion zu betrachten, neue Stützen bieten. Es fragt sich nur, welcher Art diese Funktion ist, ob sie wirklich so vielseitig ist oder ob sich auch die Funktionen der Leukocyten reduzieren lassen, eine Frage, die in innigem Zusammenhang mit der Frage nach der Bedeutung der Leukocytenhaufen der peripherischen Lymphknoten steht.

Diese Fragen sind auch im vergangenen Jahre in sehr verschiedener Weise beantwortet worden. Gönnen wir auch hier wieder das erste Wort Gulland (38), der eine auch die Durchwanderungsfrage berührende originelle Erklärung giebt. Die Leukocyten wandern in die Thymus, um die Entfernung dieses weiterhin unnützen Organs zu vermitteln, was ihnen ja auch gelingt. Zu gleichem Zwecke wandern die Leukocyten in das Tonsillenepithel, aber da die Tonsillenfalten hohl sind, kommen die Leukocyten plötzlich ins Freie, d. i. in die Mundhöhle, ohne ihre Aufgabe recht erfüllt zu haben; darum bleibt auch die Tonsille erhalten (d. h. das Epithel derselben). Nach dieser Auffassung wäre die erste Durchwanderung gewissermassen durch einen Zufall bedingt. Ich muss gestehen, ich selbst neige jetzt mehr zu der Meinung, dass man das Hauptgewicht nicht auf die Durchwanderung, sondern auf die Einwanderung legen sollte, deren Zweck ist, der Rückbildung anheimfallendes Körpermateriale (rudimentäre Organe, abgestorbene Gewebsteile etc.) zu entfernen. In diesem Sinne habe ich mich auch schon ausgesprochen (43, 49). Wären die Tonsillenfalten nicht hohl, sondern solid, so würde es zu keiner Durchwanderung, sondern nur zu einer Einwanderung kommen. Dass bei dieser Gelegenheit die Leukocyten durchfallen, den Körper verlassen, kann nur als ein Vorteil betrachtet werden, denn damit wird einer Überladung des Körpers mit Abfallstoffen vorgebeugt. Ich habe aber — ich muss gestehen mit Widerstreben — noch eine andere Möglichkeit offen gelassen; nämlich die, dass den Ausgewanderten auch ausserhalb des direkten Körperverbandes gewisse Funktionen zufallen können; welcher Art diese Funktionen seien, darüber habe ich kein Urteil gewagt, das besorgen, oft mehr als gut ist, andere Autoren. Als jüngsten solcher Versuche haben wir wiederum eine Mitteilung von Gulland (39) zu verzeichnen. Gulland geht hier auf seinen oben angeführten ersten Erklärungsversuch nicht mehr ein. Die Idee, dass die Tonsille ein funktionsloses Überbleibsel eines früher dagewesenen Organes sei, müsse von der Hand gewiesen werden. Gulland meint, die Tonsillen seien ein Teil eines grossen Schutzapparates; die Pharynxtonsille bilde am Respirationstraktus, die Gaumen- und Zungentonsille (d. i. die Summe der Zungenbälge am Eingang des Nahrungs-

kanales einen Schutzring, indem von da austretende Leukocyten die Mikroorganismen inkorporieren. Diese Deutung ist nicht neu, sie ist z. B. schon von Killian (54) für den Pharynx gemacht worden, aber sie gewinnt auch durchaus nicht, sobald man die vergleichenden Ausführungen Gulland's näher prüft. Gulland sagt, dass Kaninchen und Meerschweinchen, die ein sauberes ausgewähltes (also an Mikroorganismen armes) Futter haben, deswegen nur kleine Tonsillen besitzen, während Hund und Schwein mit ihrer unreinen Nahrung im Besitze grosser Tonsillen seien. Wie verträgt sich mit solchen Auffassungen die Ratte, der gewiss kein sauberes Futter zuerkannt werden kann, die nach Asverus' (60) Ermittlungen gar keine Tonsille, überhaupt keine lymphoide Infiltration besitzt? — Den noch immer sich wiederholenden Angaben über die absorbierende Thätigkeit der Tonsillen¹⁾ gegenüber wertvoll sind die Resultate von Hodenpyl (40), der Öl, Fett, geschmolzenes Lanolin, eine Reihe von Farbstoffen, Eisensalze und Atropinlösungen auf die Tonsillen gebracht hatte und keine Absorption konstatieren konnte. Über den Durchwanderungsprozess dagegen scheint sich dieser Autor nicht klar zu sein, denn er führt die Destruktion des Epithels, die doch eine Folge des aktiven Durchtretens der Leukocyten ist, auf einen Druck von unten her zurück.

Ich bin geneigt (43), die Anhäufungen von Leukocyten in anderer Weise zu erklären: ihr gleichzeitiges Vorkommen an rudimentären embryonalen Organen, die durch viele Arbeiten aus dem Gebiete der normalen wie pathologischen Anatomie bekannten innigen Beziehungen der Leukocyten zu Rückbildungsvorgängen lassen es doch naheliegend erscheinen, auch andere der unter dem Namen der „peripherischen Lymphdrüsen“ bekannten Gebilde, die bis dahin ein rätselhaftes Dasein geführt hatten, in dem gleichen Sinne zu erklären, sie mit Rückbildung, und zwar von Drüsen, in Zusammenhang zu bringen. Dass Leukocytenhaufen an Drüsen vorkommen, ist eine bekannte Thatsache, ich erinnere nur an die Beobachtung von Flesch (56) an den Ösophagusdrüsen des Menschen und des Schweines. Die Erklärung, die Flesch daran knüpfte, fiel freilich in anderem Sinne aus; Flesch glaubt, dass die auswandernden Leukocyten direkt die Beschaffenheit des Drüsensekretes, ehe es auf die Oberfläche gelangt, beeinflusse; den Einfluss könne man sich so vorstellen, dass durch die Beimengung von Eiweiss entweder die Resorption des ausgeschiedenen Sekretes verhindert oder die benetzten Gewebelemente reizende che-

1) So führt Scanes Spicer (55) aus, dass die Pharynxtonsille Nasen- u. Thränen-drüsensekrete bei liegendem Körper absorbiere, während bei aufrechtem Körper diese Funktion der Zungentonsille zufalle. (Die Flüssigkeit tropfe dann von der Uvula herunter.)

mische Beschaffenheit des Sekretes vermindert würde. Rubeli (48) hat dagegen erkannt, dass hier Rückbildungsprozesse vorliegen; die Beobachtungen, die ich an der menschlichen Zungenwurzel (43) und neuerdings an den Brunner'schen Drüsen der Katze gemacht habe, lassen mir nicht den geringsten Zweifel, dass die hier vorkommenden Leukocytenhaufen zu sich rückbildenden Drüsenläppchen Beziehungen haben. Die Zahl der diesbezüglichen Beobachtungen wird noch vermehrt durch eine Mitteilung Waldeyers über die Trachealdrüsen (44); auch S. Mayer scheint etwas derartiges gesehen zu haben (45). Über Rückbildung Lieberkühn'scher Drüsen war dagegen bis jetzt noch nichts bekannt geworden. Rüdinger (41, 42) hat nun durch seine Beobachtungen am Wurmfortsatz des Menschen diese Lücke ausgefüllt: indem Leukocyten in die Lieberkühn'schen Drüsen eindringen, lockern sich deren Elemente und gehen zu Grunde; am Ende ist an die Stelle der Drüse ein Nest von Kernen (Leukocyten) getreten.

Wiederholen wir jetzt die obengestellte Frage nach der Bedeutung, nach der Funktion der Leukocytenhaufen, so sind wir zwar nicht in der Lage, jetzt eine völlig zufriedenstellende Antwort zu geben, wenn wir aber die anerkannte Bedeutung der Leukocyten als resorbierende Elemente berücksichtigen, wenn wir damit erkennen, dass in dieser Resorptionsthätigkeit eine Eigenschaft vorliegt, welche die Leukocyten zu Diensten der Nahrungsaufnahme, zum Schutz gegen Mikroorganismen, als Helfer bei normalen wie pathologischen Rückbildungsprozessen befähigt, so ist uns ein wichtiger Fingerzeig gegeben, von welcher Richtung her wir eine Lösung der schwebenden Fragen erwarten dürfen.

35. Retterer, Du tissu angiothélial des amygdales et des plaques de Peyer. Memoire de la Société de Biologie. Sitzung vom 9. Januar 1892.
36. Retterer, Origine et developpement des plaques de Peyer chez le lapin et le cobaye. Comptes rendus hebdom. des seances de la Société de Biologie 9 Ser. T. III., 1892. Sitzung vom 26. Dezember 1891.
37. Gulland, G. Lovell, The Nature and Varieties of Leucocytes. (Reprinted from Volume Third of Laboratory Reports issued by the Royal College of Physicians Edinburgh 1891.
38. Gulland, G. Lovell, The Development of Adenoid Tissue, with special reference to the Tonsil and Thymus. ibidem.
39. Gulland, G. Lovell, On the Function of the Tonsils. Read before the Medico-Chirurgical Society of Edinburgh. Oliver und Boyd, Edinburgh 1891.
40. Hodenpyl, E., The Anatomy and Physiology of the Faucial Tonsils, with reference to the Absorption of Infections Material. Internat. Journ. of the Medic. Sciences. New Series, Vol. VII, 1891.
41. Rüdinger, N., Über die Umbildung der Lieberkühn'schen Drüsen durch die Follikel im Wurmfortsatze des Menschen. Verhandl. der anatom. Gesellsch. 5. Versamml. in München 1891.

442. Rüdinger, N., Über die Umbildung der Lieberkühn'schen Drüsen durch die Solitär-follikel im Wurmfortsatz des Menschen. Sitz-Ber. der mathem. physik. Klasse der k. b. Akademie der Wissenschaften zu München, Heft 1, 1891.
443. Stöhr, Ph., Die Entwicklung des adenoiden Gewebes, der Zungenbälge und der Mandeln des Menschen. Festschrift zur Feier des 50jähr. Doktorjubiläums, v. Nägeli und v. Kolliker, gewidmet von der Universität, dem Polytechnikum und der Tierarzneischule in Zürich, Albert Müller's Verlag 1891.
444. Waldeyer, Diskussion zu Nr. 41, 1891.
445. S. Mayer, ibidem (Mitteilung von Rüdinger).
446. Nikiforoff, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte des Granulationsgewebes. Ziegler's Beiträge zur pathol. Anatomie, Bd. VIII, 1890.
447. Heilbrunn, Ein Beitrag zur Histologie der Milz. Diss. Kiel 1890.
448. Rubeli, Über den Oesophagus des Menschen und verschiedener Haustiere. Dissertation. Bern 1890 (od. 89?).
449. Stöhr, Über Mandeln und deren Entwicklung. Korrespondenzblatt für Schweizer Ärzte, Jahrg. XX, 1890.
550. Hoyer, H., Beitrag zur Kenntnis der Lymphdrüsen. Archiv für mikrosk. Anatomie, Bd. 34, 1889.
551. Stöhr, Über die Lymphknötchen des Darmes. Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. 33, 1889.
552. Heidenhain, R., Beiträge zur Histologie und Physiologie der Dünndarmschleimhaut. Pflüger's Archiv, Bd. 43. Suppl. Heft 1888.
553. Retterer, Origine et évolution des amygdales chez les mammifères. Journal de l'anatomie et de la physiologie, Robin-Pouchet, 24. Jahrg. 1888.
554. Killian, Über die Bursa und Tonsilla pharyngea. Morph. Jahrb. Bd. 14, 1888.
555. Scanes Spicer, The Tonsils, their Functions and Relations to Affections of the Throat and Nose. Lancet 1888, Vol. II.
556. Flesch, Über Beziehungen zwischen Lymphfollikeln und secernierenden Drüsen im Oesophagus. Anatom. Anzeiger 1888, Nr. 10.
557. Arnold, J., Über Teilungsvorgänge an den Wanderzellen, ihre progressiven und regressiven Metamorphosen. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 30, 1887.
558. v. Davidoff, Untersuchungen über die Beziehungen des Darmepithels zum lymphoiden Gewebe. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. 29, 1887.
559. Flemming, Studien über Regeneration der Gewebe. I. Die Zellvermehrung in den Lymphdrüsen und ihr Einfluss auf deren Bau und VII. Schlussbemerkungen über die Zellvermehrung in den lymphoiden Drüsen. Archiv für mikroskopische Anatomie, Bd. 24, 1885.
560. Asverus, Über die verschiedenen Tonsillenformen und das Vorkommen der Tonsillen in der Tierreihe. Verhandl. der kaiserl. Leop.-Car. Akad. Bd. 29, 1862.
561. Kolliker, Mikroskopische Anatomie, II. Bd., 2. Hälfte, Leipzig 1850 (pag. 191).

Über das Pankreas und dessen Entwicklung.

Das Pankreas ist eine röhrenförmige, zusammengesetzte Drüse, deren Drüsenzellen bekanntlich durch besondere Körnchen, die Zymogenkörnchen, ausgezeichnet sind. Es ist das eine Eigentümlichkeit, die anderen Drüsenzellen nicht zukommt; nur eine einzige Ausnahme scheint beim Kaninchen zu bestehen. Ein Teil der kleinen verästelten Duodenaldrüsen (Brunner'sche Drüsen) dieses Tieres soll nach Kuczyński (66) denselben Bau wie das

Pankreas besitzen, eine Angabe, die durch die Abbildungen dieses Autors nicht gerade gestützt wird, denn da fehlen die Zymogenkörnchen. So möchte man eher geneigt sein, auf die Seite Dekhuyzens (69) zu treten, der die verschiedenen Zellformen als zwei verschiedene Sekretionsstadien derselben Drüsenelemente auffasst, wenn nicht auch von anderer Seite die Pankreasnatur der fraglichen Drüsen betont worden wäre. Schwalbe (75) hatte jene Drüsen auch gesehen, auf seiner Abbildung (Fig. 1 Tafel 5) sind auch die charakteristischen Körnchen wiedergegeben und Claude Bernhard (77) giebt an, dass beim Kaninchen zwischen Muscularis und Serosa kleine Drüsen liegen, deren chemisches Verhalten sie als Pankreasdrüsen kennzeichnet. Wir stehen also hier scheinbar vor einer Ausnahme: es scheint, als ob die Zymogenkörnchen doch keine absoluten Characteristica des Pankreas seien.

Auch in anderer Beziehung beansprucht das Pankreas unser Interesse. Während das Pankreas allen Wirbeltieren zukommt, soll es einer Anzahl von Knochenfischen fehlen, statt dessen sollen die bei vielen Teleostiern vorhandenen Appendices pyloricae den pankreatischen Saft sezernieren. Diese Angabe stellt sich jedoch nach den Untersuchungen von Legouis (74) als unrichtig heraus. Auch die betreffenden Knochenfische besitzen ein Pankreas, aber eines von besonderer Form. Es stellt sich nämlich hier nicht als kompakte Drüse dar, sondern ist in Form feiner, zwischen den Platten des Mesenterium eingeschlossener Züge durch die ganze Bauchhöhle verteilt. Diese Entdeckung hatte sich nun keiner sympathischen Aufnahme zu erfreuen; viele Autoren schenken den Angaben Legouis keinen Glauben und das war wohl dadurch veranlasst, dass Legouis versäumt hatte, den Nachweis zu liefern, dass wirklich die charakteristischen Pankreaszellen vorlagen. So erscheint es denn begreiflich, dass noch in der letzten Auflage des Lehrbuches der Entwicklungsgeschichte von Hertwig zu lesen ist, dass Knochenfischen ein Pankreas fehle.

Und doch hatte Legouis Recht gehabt. Im vergangenen Jahre hat Laguesse (62) die Frage wieder aufgenommen und in all' den zerstreuten Zügen die typischen mit Zymogenkörnchen versehenen Pankreaszellen nachgewiesen. Auch die merkwürdige, von Legouis beim Karpfen gemachte Beobachtung, dass ein Teil des Pankreas in der Leber liegt¹⁾, konnte Laguesse bestätigen und auch für andere Teleostier (Labrus, Gobius²⁾ und Syngnathus) nachweisen.

¹⁾ Weber (80) hatte schon etwas derartiges gesehen; Meckel (79) vermochte jedoch nicht die Angaben Webers zu bestätigen.

²⁾ Auffallend ist nur die Angabe, dass die Pankreasschläuche mit einander anasto-

So besitzen denn alle Wirbeltiere ein Pankreas¹⁾. Im einzelnen bestanden aber noch zahlreiche Verschiedenheiten, welche eine einheitliche Auffassung recht erschwerten. Dieselben betreffen die Form und Ausdehnung der Drüse, sowie die Zahl der Drüsenausführungsgänge. Bei den Fischen ist das Pankreas entweder eine kompakte Drüse (Selachier, manche Teleostier) oder es ist diffus verteilt (andere Teleostier); es scheint nur ein Ausführungsgang zu bestehen. Unter den Dipnoern sollte das Pankreas bei Protopterus fehlen; es ist aber vor kurzem Laguesse (65) gelungen, dasselbe eingeschlossen zwischen Muscularis und Serosa aufzufinden. Bei den Amphibien ist das Pankreas in mehrere Lappen geteilt, der eine Teil ist im dorsalen, der andere im ventralen Mesenterium (in der zwischen Leber- und Duodenum ausgespannten Bauchfellfalte) eingeschlossen und zeigt ähnlich, wie bei Teleostiern, eine enge Verbindung mit der Leber. Ausführungsgänge kommen hier in der Mehrzahl vor. Nachdem zuerst Oppel (67) gezeigt hatte, dass bei *Proteus* zwei gesondert mündende Ausführungsgänge des Pankreas vorhanden sind, hat Göppert (63) in weiterer Verfolgung dieser Frage gezeigt, dass *Proteus* in dieser Beziehung nicht allein steht. Alle daraufhin untersuchten geschwänzten Amphibien besitzen zwei, oft weit von einander getrennte Mündungsstellen von Ausführungsgängen, eine vordere, dicht hinter dem Pylorus gelegene, und eine hintere, in welcher Ductus pancreatici in wechselnder Kombination mit dem Ductus choledochus münden. Bei den ungeschwänzten Amphibien hat sich die vordere Mündung zurückgebildet, so dass nur mehr eine einzige besteht. Ähnliche Verhältnisse wie bei den Urodelen scheinen unter den Reptilien bei Schildkröten und Krokodilen zu bestehen. Auch hier sind zwei Ausführungsgänge vorhanden, von denen der eine mit dem Ductus choledochus vereint mündet. Bei den Vögeln sind zwei, manchmal sogar drei (bei *Otis*, bei *Anas boschas* und bei *Cygnus*) Ausführungsgänge vorhanden. Bei *Picus viridis* ist die Bauchspeicheldrüse in drei getrennte Lappen, jeder mit eigenem Ausführungsgang, geteilt. Nicht immer bestehen innige Beziehungen zwischen Ductus choledochus und D. pancreaticus, so sind bei *Struthio* die beiden Gänge drei Fuss von einander entfernt. Bei Säugetieren endlich sind entweder zwei Ductus pancreatici vorhanden (Pferd, Hund), von denen einer dem Ductus choledochus angeschlossen ist, der andere selbständig mündet — oder der eine fehlt, und zwar

osieren, was besonders bei *Gobius* leicht sichtbar sein soll. Es handelt sich wohl hier nicht um eine wahre netzförmige Drüse, sondern nur um eine Aneinanderlagerung und um eine Wiederauseinandertreten der Drüsenschläuche.

¹⁾ Von den Cyklostomen fehlen diesbezügliche Angaben: *Petromyzon* besitzt am Anfang des Mitteldarms eine siegelringförmige Drüsenmasse, die vielleicht ein Pankreas ist.

entweder der selbständige (Schaf) oder der mit dem Ductus choledochus vereinte Gang (Rind, Schwein)¹⁾. Dass hier vom Fehlen des einen Ganges gesprochen werden darf, erscheint durch die Thatsache berechtigt, dass ausnahmsweise auch da ein zweiter Gang gefunden wird. So wird beim Schaf ein zweiter Pankreasgang als seltene Varietät beschrieben, beim Menschen ist ein zweiter Ausführungsgang (Ductus pancreaticus superior Santorini) bekanntlich sehr häufig vorhanden.

Es ergibt sich aus alledem, dass die Mehrzahl von Ausführungsgängen das häufigere Vorkommen ist. Wie die Mehrzahl zu stande kommt, darüber kann nur die Entwicklungsgeschichte Auskunft geben.

Bekanntlich hat Reichert (78) angegeben, dass Leber und Pankreas aus einer gemeinschaftlichen Anlage hervorgehen, und diese Angabe klingt um so annehmbarer, als wir jetzt von den innigen Beziehungen zwischen Leber und Pankreas bei Fischen und Amphibien wissen. Trotzdem ist diese Angabe nicht richtig, es geht vielmehr aus den neueren Untersuchungen mit aller Sicherheit hervor, dass die Beziehungen zwischen beiden Drüsen sekundärer Natur sind. Auch die Betrachtung erwachsener Individuen zeigt, dass trotz nächster Nachbarschaft niemals Lebergewebe in Pankreasgewebe übergeht, sondern dass stets eine, wenn auch zarte bindegewebige Grenzschrift beide voneinander scheidet.

Über die Entwicklung des Pankreas der Selachier fehlen neuere Untersuchungen. Nach Balfour (10) entsteht dasselbe als dorsaler Auswuchs der Darmwand gegenüber der Leberanlage. Über Teleostier existieren neuere, aber gleichfalls nur sehr kurz gefasste Angaben von Laguesse (68); die erste Pankreasanlage verhält sich ähnlich derjenigen der Selachier.

Dagegen ist über die Entwicklung des Pankreas der Amphibien eine ausführlichere Abhandlung im letzten Jahre von Göppert (63) veröffentlicht worden. Hier entsteht das Pankreas aus drei isolierten Ausstülpungen einer dorsalen und zwei ventralen (wie es schon Götte [73] bei der Unke gezeigt hatte) bei Anuren sowohl wie bei Urodelen. Später ändert sich das. Bei den Urodelen verwachsen die rechte ventrale und die dorsale Anlage miteinander und werden zu dem vorderen (dem Pylorus näher ge-

¹⁾ Ich würde gern die Ausdrücke vordere und hintere Mündungsstelle auch hier angewendet haben, allein es bestehen hier Varianten, welche eine solche Nomenklatur verbieten. Nicht immer nämlich ist die hintere Pankreasmündung die mit dem Ductus choledochus verbundene, es kommt auch, z. B. beim Kaninchen, vor, dass vorne gegen den Pylorus zu der Ductus choledochus mündet, während der selbständige Ductus pancreaticus ca. 40 cm von diesem entfernt, weiter analwärts liegt; diese Differenzen werden auch nicht durch die weiter unten mitzuteilenden entwicklungsgeschichtlichen Ergebnisse hinreichend aufgeklärt.

gelegenen) Lappen, die linke ventrale, deren Ausführungsgang in verschiedener Verbindung mit dem Ductus choledochus tritt, wird zum hinteren Lappen. Bei den Anuren bildet sich der aus der Verschmelzung der rechten ventralen und der dorsalen Anlage hervorgegangene Abschnitt zurück, so dass schliesslich nur mehr eine Pankreasmündungsstelle vorhanden ist.

Dass auch bei den Vögeln eine mehrfache Anlage des Pankreas da ist, geht aus einer älteren Arbeit Götte's (76) hervor. Nach der am dritten Bruttage erschienenen ersten Pankreasanlage entwickelt sich am sechsten Tage ein Nebenpankreas, das näher dem Magen gelegen ist. Beide Anlagen rücken einander entgegen und verschmelzen miteinander. Über den beim erwachsenen Huhne vorhandenen dritten Pankreasgang kann Götte nur die Vermutung äussern, dass er ähnlich wie das „Nebenpankreas“ entstanden sei.

Ebenso verhalten sich die Säugetiere. Nachdem schon Köl liker (72) beim Kaninchen Verhältnisse aufgedeckt hatte, die er als Anlage eines oberen und unteren Pankreas zu deuten geneigt war, hat Stoss (64) in allerneuester Zeit beim Schaf gefunden, dass auch hier eine mehrfache Pankreasanlage stattfindet. Zuerst tritt eine dorsale, an den Enden paarige Ausstülpung auf, am nächsten Tage erscheinen zu den Seiten der Leberanlage zwei ventrale Pankreasanlagen; dann erfolgt eine Verschmelzung derselben. Beim Schaf bildet sich der „vordere“ Ausführungsgang zurück — bekanntlich besitzt das Schaf nur einen Ductus pancreaticus, der mit dem Ductus choledochus vereint mündet; gerade so verhält es sich beim Menschen. Zuweilen aber findet sich bei beiden Typen ein zweiter Gang; es ist der beim Menschen so häufige Ductus secundarius Santorini. Wir erkennen in ihm den „vorderen“ Ausführungsgang und erblicken in dem Vorhandensein desselben ein Stehenbleiben auf einer früheren Entwicklungsstufe. Beim Pferd und beim Hund persistiert der embryonale Zustand auch beim Erwachsenen, sie haben zwei Ausführungsgänge. Beim Rind und beim Schwein ist nur ein Gang vorhanden, aber derselbe mündet nicht zusammen mit dem Ductus choledochus, sondern von ihm entfernt. Stoss ist nun der Meinung, dass offenbar hier der Santorini'sche Gang erhalten, der ventrale („hintere“) aber zurückgebildet sei. Nun mündet aber beim Rind der Pankreasgang sechs Zoll (Meckel) analwärts vom Gallengang. Hier besteht noch eine Unklarheit, die indessen wohl in der zu erwartenden ausführlichen Abhandlung Stoss' beseitigt werden wird.

Mit der Erkenntnis, dass die Anlage des Pankreas eine mehrfache ist, sind wir im stande, all die oben erwähnten Differenzen zu lösen. Die Vielzahl des Pankreas, die bald einfachen, bald mehrfachen, oft weit ab

voneinander liegenden Mündungsstellen des Pankreas, das alles findet nach dem jetzt Erkannten eine befriedigende Erklärung. Aber wir verstehen noch andere Daten, denen man bis jetzt geradezu misstrauisch entgegengetreten ist. Wenn wir jetzt hören, dass beim Kaninchen die Duodenaldrüsen einen zum Teil pankreatischen Bau besitzen, so lässt sich vermuten, dass hier ähnliche entwicklungsgeschichtliche Verhältnisse, wie sie oben beim Schaf geschildert worden, vorliegen. Die Angabe von Claude Bernard, dass beim Kaninchen als Varietät ein zweiter in den Ductus choledochus mündender Pankreasgang vorkomme, würde jetzt wohl nicht mehr als von vorneherein unwahrscheinlich, als eine Verwechselung mit einer Arterie erklärt werden (70). Mit der Erkenntnis aber, dass in diesen Drüsen des Kaninchens wirkliche Pankreasreste vorliegen, fällt auch das Misstrauen, das wir gegen Zymogenkörnchen gehegt haben. Die Körnchen sind doch absolut bezeichnend für die Drüsenzellen des Pankreas.

62. Laguesse, E., Structure du pancréas et pancréas intrahépatique chez les poissons. Comptes rendus de l'Académie des sciences. Paris 1891 T. CXII, p. 440.
63. Göppert, E., Die Entwicklung und das spätere Verhalten des Pankreas der Amphibien. Morphol. Jahrbuch 1891, Bd. 17, p. 100.
64. Stoss, Zur Entwicklungsgeschichte des Pankreas. Anatomischer Anzeiger 1891, 6. Jahrg., p. 666.
65. Laguesse, E., Comptes rendus de la Société de Biologie 1890. pag. 425.
66. Kuczyński, Beitrag zur Histologie der Brunner'schen Drüsen. Internat. Monatschrift für Anatomie und Physiologie 1890, Bd. VII, p. 419.
67. Oppel, Beiträge zur Anatomie des Proteus anguineus. Archiv f. mikrosk. Anatomie, 1889, Bd. 34.
68. Laguesse, E., Développement du pancreas chez les poissons osseux. Comptes rendus hebdomadaires de la Société de Biologie 1889, Jahrg. 1889, Bd. 1.
69. Dekhuyzen, M. C., Über die Brunner'schen Drüsen des Kaninchens. Tydschrift d. Nederl. Dierk. Vereen 1888.
70. Krause, Die Anatomie des Kaninchens. 2. Aufl., Leipzig 1884, p. 225.
71. Balfour, Handbuch der vergl. Embryologie. Übers. von B. Vetter, Jena 1881, Bd. II, p. 693.
72. Kölliker, Entwicklungsgeschichte d. Menschen und der höheren Tiere. 2. Auflage, Leipzig 1879, p. 897.
73. Götte, Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.
74. Legouis, Recherches sur les tubes de Weber et sur le pancréas des poissons osseux. Annales des sciences naturelles. Zoologie, T. XVII u. XVIII. 1873.
75. Schwalbe, Beitrag zur Kenntnis der Drüsen in den Darmwandungen, insbesondere der Brunner'schen Drüsen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. VIII, 1872.
76. Götte, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Darmkanals im Hühnchen. Tübingen 1867.
77. Claude Bernard, Memoire sur le pancréas. Paris 1856.
78. Reichert, Entwicklungsleben im Tierreich. Berlin 1840.
79. Meckel, System der vergl. Anatomie 4 Teil. Halle 1829, pag. 225.
80. Weber, Über die Leber von Cyprinus carpio, die zugleich die Stelle des Pankreas zu vertreten scheint. Meckels Archiv für Anatomie und Physiol. Bd. II, p. 294.

VI b.

Respirations - Apparat.

Von

Fr. Merkel, Göttingen.

1. Schultze, C., Über Anomalien des Schildknorpels. Kiel 1890. Diss., 24 S.
Beschreibung von 20 Kehlköpfen an deren Cart. thyreoid. ein oberes Horn fehlt, nebst Bemerkungen über die Verbindung des Cart. thyr. mit dem Zungenbein in diesen Fällen.
2. Michelson, P., Über das Vorhandensein von Geschmacksempfindung im Kehlkopf Ausgearb. nach einem Vortrag. Archiv für patholog. Anatomie, Bd. 123, S. 389.
Die angestellten physiolog. Versuche hatten ein positives Resultat.
3. Lejars, La forme et le calibre physiologiques de la trachée. Revue de chirurgie. Année XI, No. 4, S. 336.
4. Bianchi e Cocchi, s. Referat über topogr. Anat.
Einige Bemerkungen über die Verästelung der Bronchien sind nicht neu.
5. Hasse, C., Der Bau der Lunge des Menschen, bedingt durch die Bewegung der Brustwände bei der Atmung. Verhandlungen d. X. internat. mediz. Kongresses Berlin 1890, Bd. II, Abt. 1, Anatomie S. 52.
6. Tanja, T., Über die Grenzen der Pleurahöhlen bei den Primaten und bei einigen anderen Säugetieren. 4 Tfl. Morpholog. Jahrb. Bd. 17, S. 145.
7. Sébilleau, P., L'appareil suspenseur de la plèvre. Bulletins de la société anatom. de Paris. Année LXVI, Sér. V, T. VI, Fasc. 17, S. 410.

In erfreulicher Weise tritt auf den verschiedensten Gebieten der Anatomie das Bestreben hervor, den Zustand der lebenden Menschen kennen zu lernen und sich nicht mit dem zu begnügen, was die Leiche lehrt. Es giebt kaum ein Organsystem, bei welcher dies nötiger wäre, als bei dem so ungemein beweglichen Respirationsapparat. Lejars (3) sagt, dass im Leben die Muskeln, welche in dem hinteren häutigen Teil der Trachea vorhanden sind, bei ihrer Kontraktion die Knorpelringe einander

bis zur Berührung näherten, und dass sie in das Lumen der Luftröhre hinein als Wülste prominierten. Dies ist der Zustand der Luftröhre bei ruhiger Atmung. Bei heftiger Expiration, wie Schreien, Singen u. dergl. dehnt sie sich aus. An der Leiche ahmt er ersteren Zustand dadurch nach, dass er die hinteren Enden der Knorpelringe durch Fäden zusammenzieht, und vergisst auch nicht zu erwähnen, dass sich die Trachea, aus dem Körper entfernt, vermöge ihrer grossen Elasticität beträchtlich verkürzt. Er macht nun einen Ausguss der Trachea, löst sodann die Fäden und macht von dem sich selbst überlassenen Organ einen zweiten Ausguss, welcher nun den Zustand an der Leiche darstellt. Natürlich ist das Lumen des lebenden Organes geringer als das des toten; sodann ist erstere oben weiter, letztere unten. Der sagittale Durchmesser der lebenden Luftröhre beträgt im Mittel 11 mm, der Querdurchmesser 12,5 mm. Die weibliche Luftröhre ist mehr gerundet, der knorpelfreie hintere Teil schmaler, die Durchmesser 2—4 mm geringer, die Differenzen zwischen Kontraktion und „Diastole“ weniger ausgesprochen als beim Mann.

Hasse (5) machte in einem Vortrag auf dem internationalen medicinischen Kongress in Berlin darauf aufmerksam, dass die Hauptarme des Bronchialbaumes im linken oberen, im rechten, eparteriellen oberen, sowie im mittleren rechten Lungenlappen eine Krümmung nach vorne aufwärts zeigen, während die des unteren Lappens der beiden Lungen wesentlich nach abwärts, seitwärts und hinten, im ganzen der Richtung des Stammbronchus entsprechend, sich erstrecken.

Diese Anordnung stimmt genau mit den bei der Brustatmung an den Brustwänden vor sich gehenden Veränderungen überein, ist also gleichsam von der Zugrichtung der Brustwände bedingt. Es dürfte demnach beim Menschen die Brustatmung die ursprüngliche Atmungsweise sein. Da nun der Bronchialbaum schon beim Neugeborenen in der Grundgestalt auftritt, wie wir ihn beim Erwachsenen finden, so meint der Verfasser, das anatomische Verhalten sei eine Vererbungserscheinung.

Tanja (6) behandelt die Grenzen der Pleurahöhlen vergleichend anatomisch. Bei den niederen Säugetieren liegt das Herz in der Tiefe und die symmetrischen Pleurasäcke berühren sich in der Mittellinie hinter dem Brustbein. Durch Annahme der aufrechten Stellung ändern sich bei den Primaten die Verhältnisse bedeutend. Der Thorax verkürzt sich im sagittalen Durchmesser und ersetzt, was er in dieser Richtung verliert, durch Zunahme in der Breite. „Bei der erheblichen Verkürzung des dorso-ventralen Durchmessers des Thorax, welcher im Vergleich mit niederen Säugetieren beim Menschen sich darthut, müssen natürlich die Mittelfelle sich von einander entfernen, damit die im Mediastinum gelegenen Organe

Platz finden. So erklärt es sich wohl auch, dass die Brustfelle am hinteren Mediastinum des Menschen sich nirgendwo mehr berühren. Es bleibt ein Teil der Vorderfläche der Wirbelsäule von der Pleura unbedeckt.“ Durch die Verbreiterung und Abflachung des Thorax muss auch das Herz seine Lage ändern; es wird gezwungen, nach links abzuweichen und dadurch eine mehr quere Lage einzunehmen, wie es beim Menschen die Regel ist. „Bei der eintretenden Verringerung des Raumes zwischen Herz und Brustwand muss der vordere linke Lungenrand sich aus jenem Raum allmählich zurückziehen, dem zufolge eine Incisura cardiaca am vorderen Lungenrand entsteht. Wo die Lunge ihren Rückzug antrat, müssen Pleura costalis und Pleura pericardiaca einander unmittelbar berühren.“ Aus den Einzelheiten der Arbeit geht hervor, dass in den vorderen und unteren Pleuragrenzen bedeutende Schwankungen vorkommen, während die oberen konstanter sind. Der Verfasser vermag aus seinen Beobachtungen ein Tertium comparationis nicht zu ziehen; denn seine Sätze, dass einmal die Pleuragrenze weiter links, das andere Mal weiter rechts an der Brustwand herabzieht, ist ja nur die Konstatierung einer Tatsache. Interessenten müssen daher die Tabelle, in welcher alle Befunde eingetragen sind, im Original einsehen und mit den kaum den bescheidensten Anforderungen genügenden Abbildungen vergleichen.

In einem Anhang werden einige Ergebnisse von praktischer Bedeutung zusammengestellt. Es kommt vor, dass fast das ganze Manubrium sterni von der Pleura bekleidet ist, während es in anderen Fällen ganz oder fast ganz frei bleibt. Bei Eröffnung der Perikardialhöhle kann man sich nirgends vor einer Verletzung der Pleura sicher fühlen. Ich meinerseits möchte mich hierbei auch lieber auf die Perkussion, als auf theoretische Erwägung verlassen. Bei Nephrotomie ist es möglich, das unterste Ende des Pleurasackes zu eröffnen.

VII.

Urogenitalsystem.

Von

Prof. Dr. **F. Hermann**, Erlangen.

1. Etzold, F., Die Entwicklung der Testikel von *Fringilla domestica* von der Winter-
ruhe bis zum Eintritte der Brunst. Zeitschrift f. wiss. Zoologie, Bd. 52.
2. Bertacchini, La spermatogenesi nella rana temporaria. Internat. Monatsschrift f.
Anatomie u. Physiologie, Bd. VIII, Heft 4.
3. Pictet, C., Recherches sur la spermatogénèse chez quelques Invertébrés de la Médi-
terrannée. Mitteilungen aus der zoolog. Station zu Neapel, Bd. 10, Heft 1.
4. Russo, A., Ricerche citologiche sugli elementi seminali delle Ophiureae (spermato-
genesi-oogenesi). Morphologia dell' apparecchio riproduttore. Internat. Monatsschrift
f. Anatomie u. Physiologie, Bd. VIII, Heft 8.
5. Lode, A., Untersuchungen über die Zahlen- und Regenerationsverhältnisse der Sper-
matozoiden bei Hund und Mensch. Pflüger's Archiv, Bd. 50.
6. Ballowitz, E., Weitere Beobachtungen über den feineren Bau der Säugetiersperma-
tozoen. Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 52.
7. — Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen. Archiv f. mikroskop. Ana-
tomie, Bd. 36.
8. Auerbach, L., Über einen sexuellen Gegensatz in der Chromatophilie der Keimsub-
stanzen. Sitzungsberichte der kgl. preuss. Akademie der Wissenschaften zu Berlin.
Bd. XXXV, Sitzung vom 15. Juni 1891.
9. Schottländer, J., Beitrag zur Kenntnis der Follikelatresie nebst einigen Bemerkungen
über die unveränderten Follikel in den Eierstöcken der Säugetiere. Archiv f. mikr.
Anatomie, Bd. 37.
10. Alexenko, N., Contribution à l'histologie normale et pathologique des ovaires de la
femme. Annales de Gynécologie. Bd. XXXV, Juni 1891.
11. Holl, M., Über die menschliche Eizelle. Anatom. Anzeiger, VI, Nr. 19.
12. Riese, H., Die feinsten Nervenfasern und ihre Endigungen im Ovarium der Säugetiere
und des Menschen. Anatom. Anzeiger, VI, Nr. 14, 15.
13. Sobotta, J., Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der
Uterusmuskulatur. Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. 38, Heft 1.

14. Kazzander, J., Über die Pigmentation der Uterusschleimhaut des Schafes. Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. 36.
15. Keilmann, A., Zur Klärung der Cervixfrage. Zeitschrift für Geburtshilfe und Gynäkologie, Bd. 22.
16. Dührssen, A., Beitrag zur Anatomie, Physiologie und Pathologie der Portio vaginalis uteri. Archiv f. Gynäkologie. Bd. 41.

Histologie des Hodens und Spermatogenese. Als Waldeyer auf dem Anatomenkongress in Leipzig in der ihm eigenen klaren Weise durch sein Referat etwas Ordnung gebracht hatte in den Wirrwarr, der bislang in Bezug auf die Litteratur über die Spermatogenese geherrscht hatte, da konnte man über das Wesen dieses Prozesses selbst doch noch verschiedener Meinung sein und auch die histologischen Lehrbücher (Stöhr, Toldt etc.) waren genötigt, den verschiedenen Ansichten Rechnung zu tragen. Seit der Zeit aber hat sich die ganze Frage der Spermatogenese wesentlich abgeklärt und vereinfacht, indem durch eine Reihe von Untersuchungen — ich nenne hier Benda, v. Ebner, Hermann etc. — gezeigt wurde, dass es im Prinzip lediglich zweierlei Zellelemente sind, welche beim Aufbau der Wandung des Hodenkanälchens Verwendung finden; eine Stützzelle (Benda'sche Fusszelle, Follikelzelle [La Valette St. George] Sertoli'sche Zelle) auf der einen, die eigentliche Drüsenzelle auf der anderen Seite. Während erstere bis zu einem gewissen Zeitpunkt ein stabiles, relativ unthätiges Element darstellt, spielen sich an der eigentlichen Drüsenzelle, für die wir nun den Namen Spermatogonie einsetzen können, sehr komplizierte Vorgänge, die wir als Wachstums- und Teilungserscheinungen auffassen können, ab, durch welche diese Zelle allmählich in das charakteristische Drüsensekret, die Samenelemente oder Spermatozoonen, übergeführt werden soll. Wachstumserscheinungen sind es, welche die Spermatogonie zur Spermatozyte werden, Teilungsvorgänge, welche aus letzteren die Samenzellen, Spermatozoen, entstehen lässt.

Nun erst tritt die Stützzelle recht eigentlich in Funktion, indem Gruppen solcher Spermatozoen mit derselben durch einen gewissen Kopulationsvorgang (Spermatoblast im Sinne von v. Ebner) in Zusammenhang treten, um hier einen Prozess der Reifung durchzumachen, der die Spermatozoen unter Veränderung ihrer Gestalt sowohl als auch ihrer intimeren Struktur in die fertigen Spermatozoonen überzuführen befähigt ist. Rege Stoffwechselvorgänge, die sich zu dieser Zeit in den Stützzellen abspielen, geben zur Bildung von Körnchenströmungen Veranlassung, welche die stützenden Elemente durchsetzen. Mag man sich nun die fertigen Spermatozoonen als volle Zellen, mag man sie sich als blosse Zellabkömmlinge

vorstellen, jedenfalls findet die Sekretion im Hoden unter einem äusserst lebhaften Zellverbrauche statt, und so wird sich das Bedürfnis nach einem gewissen Ersatz der eigentlichen Drüsenzellen gebieterisch einstellen. So sehen wir denn zu gewissen Phasen an den Spermatogonien einen regen Regenerationsprozess sich einstellen, wodurch natürlich in den Vorgang der ganzen Spermatogenese ein neues komplizierendes Moment eintritt. Wir können demnach in der Wandung des secernierenden Hodenkanälchens erstens unterscheiden eine Regenerationszone (Bildung neuer Spermatogonien), zweitens eine Keimzone (Spermatocyten — Spermatiden) und drittens eine Reifungszone (Spermatiden — Spermatozoonen). Zu diesem eben in flüchtigen Strichen im grossen skizzierten Bilde der Spermatogenese hat die Litteratur des vergangenen Jahres eigentlich neues nicht zu bringen vermocht, dagegen begrüßen wir in einigen Arbeiten weitere stützende Beweise für die Richtigkeit der geäusserten Ansichten.

Etzold (1) benutzte zu seinen Untersuchungen eine Klasse der Wirbeltiere, die in histologischen Arbeiten, wegen der Kleinheit des Zellenmaterials allerdings mit einiger Berechtigung, stiefmütterlich behandelt wird, die Klasse der Vögel. Doch ist die Aussicht, in den Prozess der Spermatogenese gerade bei diesen Tieren einen besonders klaren Einblick zu bekommen, eine sehr gerechtfertigte, da wenigstens bei gewissen Familien aus der Klasse der Vögel, vor allem bei den Singvögeln, bekanntlich nur ein bis zweimal im Jahre eine Brunftperiode, dann aber auch mit kolossaler Macht eintritt, während in den Zwischenpausen sich diese Tiere geschlechtlich vollständig indifferent verhalten. Auf in physiologischer Beziehung ganz interessante Befunde Etzold's, welche die angedeuteten Geschlechtsverhältnisse zu illustrieren vermögen, soll weiter unten aufmerksam gemacht werden; in Bezug auf die histologischen Verhältnisse berichtet Etzold, dass sich der Hoden eines im Winter getöteten Sperlings fast kaum mikroskopisch von dem eines halbflüggen Nestlings unterscheidet, es finden sich lappige Zellelemente als Stützzellen, welche wohlkonturierte ruhende Drüsenzellen, die Spermatogonien zwischen sich fassen. Sobald sich nun wärmere Tage als Vorboten des nahenden Frühjahres einstellen, tritt in dem Lager der Drüsenzellen eine ungemein lebhaft Vermehrung ein, während die Stützzellen vollständig in Ruhe verharren; es werden so reichliche Schübe von Spermatogonien gebildet, gegen die natürlich die völlig inaktiven Stützzellen numerisch zurückbleiben. Damit endet nun der erste Hauptabschnitt in der Entwicklung des Hodenkanälchens, jene Phase, die oben als Regenerationszone bezeichnet wurde. Bald wachsen diese neugebildeten Spermatogonien zu Spermatocyten aus, durch Teilungserscheinungen bilden diese die Spermatiden

und so sehen wir Ende März beim Sperling die sog. Keimzone abgeschlossen; das im funktionierenden Hodenkanälchen notwendige Zellmaterial ist damit ausgebildet. Es decken sich diese Resultate vollständig mit denen von Untersuchungen, die von Benda und von meiner Seite über die postfötale Histogenese des Säugetierhodens unternommen worden sind, welche Arbeiten freilich Etzold nicht bekannt geworden zu sein scheinen. Auch der Umstand, dass bei dem Sperling in jedem Jahre eine vollständige Histogenese des Hodengewebes stattfindet, dürfte nicht neu sein und einzeln dastehen; für den Frosch hat schon Grünhagen darauf hingewiesen, für den Salamander habe ich in sehr ausführlicher Weise diesen alljährlich sich vollziehenden Regenerationsprozess beschrieben und ich darf wohl beifügen, dass derselbe sich auch bei den Selachiern sehr exquisit beobachten lässt.

Was nun das funktionierende Hodenkanälchen betrifft, so scheint mir eine Angabe Etzold's recht auffallend zu sein; es soll nämlich das Protoplasma der Fusszellen schon die Spermatocyten umfliessen (Kopulation nach Benda) und sollen sich diese hier erst in die Spermatiden umbilden. Nach allem dem, was ich von der Histologie des Hodens kenne, will mir diese Beobachtung Etzolds nicht recht wahrscheinlich erscheinen, jedenfalls bedarf die Sache, vielleicht unter Anwendung feinerer technischer Methoden, als sie Etzold zu Gebote standen, einer genauen Kontrolle. Thatsache dagegen dürfte nach den beigegebenen Zeichnungen sein, dass zum Unterschied von sonstigen Wirbeltierklassen im Vogelhoden sich mit einer Fusszelle nicht nur eine grössere oder kleinere Gruppe von Spermatiden verbindet, die dann in deren Protoplasma ihrer Ausreifung in die Spermatozoonen entgegengehen, sondern dass, während dieselbe erfolgt, schon wieder neue Spermatidengruppen an die betreffende Fusszelle sich anlegen. Es muss durch diesen Umstand das histologische Bild, welches das funktionierende Hodenkanälchen bietet, ein überall gleichmässiges sein und wir bekommen dadurch einen deutlichen Einblick in die enorme Energie, mit der die Spermatogenese während der kurzen Brunftperiode der Vögel erfolgt.

Eine Arbeit von Bertacchini (2), die sich mit der Spermatogenese bei *Rana temporaria* beschäftigt, bringt lediglich eine Bestätigung dessen, was schon durch Arbeiten von Flemming und anderen bekannt sein dürfte und was der Autor über intracelluläre Vorgänge, die sich an dem Zellmaterial des Froschhodens abspielen sollen, bringt, scheint mir etwas dürftig zu sein; wer sich in diese komplizierten, oft überhaupt gerade an der Grenze des mit unseren Mikroskopen sichtbaren liegenden Verhältnisse einen Einblick verschaffen will, der muss doch in etwas aus-

gedehnterem Grade mit den feinsten Massnahmen unserer mikroskopischen Technik vertraut sein, als es aus der von Bertacchini gegebenen Beschreibung und namentlich aus den beigegebenen Tafeln ersichtlich ist.

Bezüglich des ausgedehnten Reiches der Evertibraten haben wir eine Arbeit von Pictet (3) zu begrüßen, die die einschlägigen Verhältnisse in sehr ausführlicher Weise behandelt und auch den feineren histologischen Strukturen gebührend Rechnung trägt. Auch die Arbeit Pictets kann im grossen und ganzen als Stütze für die oben angegebenen Ansichten über Spermatogenese angesehen werden; bezüglich der feineren intracellulären Vorgänge, die sich beim Prozess der Reifung der Spermatozomen abspielen, scheint mir der Hinweis des Verfassers, das Studium dieser Verhältnisse stets in Relation zum Befruchtungsprozess vorzunehmen, besonders dankenswert zu sein, da ich glauben möchte, dass gerade die Beobachtung der Veränderungen, die das Spermatozom im Ei erleidet, uns vielfaches Licht zu werfen vermag auf die Zusammensetzung des Spermatozoms selbst als auch auf die Provenienz und Dignität seiner einzelnen Bestandteile. Dem Postulate, das Pictet stellt, kann an dem Material, an dem er seine Untersuchungen anstellte (Echiniden, Siphonophoren, Cephalopoden, Anneliden etc.) in relativ leichter Weise Rechnung getragen werden, während freilich für die Vertebraten namentlich in technischer Beziehung sich manche Bedenken entgegenstellen dürften. Wie mir scheint, macht Pictet mit Recht darauf aufmerksam, dass man sich allgemein viel zu viel daran gewöhnt hat, den Spermatozomenkopf nur aus Nuklein (Chromatin) bestehen zu lassen und dass man auch bei dem Befruchtungsprozess lediglich an diese Substanz das befruchtende Prinzip geknüpft denkt; entsteht, wie allgemein angenommen, der Spermatozomenkopf durch Umwandlung eines Spermatidenkernes, so, folgert Pictet, muss er auch neben dem Chromatin das Karyoplasma enthalten und dieses muss dann bei dem Befruchtungsprozess ebenfalls eine gewisse Rolle spielen. Wenn während der Reifung der Spermatozomenkopf mehr und mehr homogen wird, so darf dies nicht auf eine gewisse Kondensierung der Chromatinbestandteile des Spermatidenkernes, sondern muss vielmehr auf einen Lösungsprozess des Nukleins in dem Karyoplasma zurückgeführt werden. Und zwar dauert dieser Zustand bis zum Eintritt des Spermatozoms in das Ei, dann nimmt der Kern wieder seine strukturierte Form an, um sich mit dem weiblichen Kern zu vereinigen. Was das Protoplasma der Spermatide betrifft, so äussert sich Pictet dahin, dass aus demselben der Schwanzfaden des Spermatozoms hervorgeht und schliesst er dies aus der direkten Beobachtung sowohl, als auch aus theoretischen Reflexionen. Man sieht nämlich, dass beim Eindringen des Spermatozoms in das Ei der

Schwanz abgestossen wird und sich in den peripheren Partien des Eidotters auflöst; würde der Schwanzfaden Kernbestandteilen seinen Ursprung verdanken, so würden bei der beobachteten Auflösung des Schwanzfadens eben Teile des Kernes vollständig zu Grunde gehen, was wenig wahrscheinlich ist. Auch über die Bedeutung des Nebenkerns in den Samenzellen finden wir in der Pictet'schen Arbeit einige Aufzeichnungen, indem der Verfasser den Nebenkern als ein Körperchen bezeichnet, das jene Substanzen der Samenzellen zu eliminieren bestimmt ist, welche für das Spermatosom keine Bedeutung mehr besitzen. Darnämlich das Spermatosom eine nicht mehr teilungsfähige Zelle darstellt, so besitzen alle die Bestandteile, die früher (Teilung der Spermatocyten) für den Prozess der Zellteilung Verwendung fanden, keine Wichtigkeit mehr für den sich bildenden Spermatozoen, sie ballen sich zu kleinen Körperchen, den Nebenkernen, zusammen und gehen weiterhin zu Grunde. Ein Körnchen Wahrheit lässt sich diesem Raisonement Pictet's nicht absprechen, wovon man sich beim Studium der Spermatogenese bei den Pulmonaten sicher überzeugen kann, allein trotzdem dürfte die Bestimmtheit, mit der sich Pictet über die Rolle des Nebenkerns ausspricht, nicht zu rechtfertigen sein; dazu sind doch unsere Kenntnisse über diesen Zellbestandteil, trotz alledem, was wir in den letzten Jahren darüber erfahren, noch zu wenig abgeklärte und es dürfte gerade als eine Aufgabe der modernen Histologie zu betrachten sein, durch ausgedehnte Untersuchungen Licht in die Frage nach dem Wesen und der Bedeutung der Nekenkerne zu werfen.

Auf eine Untersuchung Russo's (4) über die Spermatogenese bei den Ophiuren sei hier nur in Kürze hingewiesen; auch sie kann als eine Stütze oben geäußelter Ansichten betrachtet werden, die Beobachtungen über die intracellulären Vorgänge bei der Ausreifung der Spermatosomen sind zu wenig scharfe, um eine besondere Erwähnung zu rechtfertigen.

Wie oben bemerkt, soll hier nochmals auf die Arbeit Etzold's zurückgegriffen werden; der Verfasser beschränkt sich nämlich nicht darauf, am histologischen Bilde zu zeigen, mit welcher Energie die Spermatogenese am Beginne der Brunftperiode des Sperlings einsetzt, sondern er bemüht sich, das Wachstum des Hodens auch durch Angabe von Mass- und Gewichtsbestimmungen zu illustrieren. Die beste Einsicht in diese Verhältnisse dürfte eine kleine Tabelle geben, die hier aus der Etzold'schen Arbeit direkt übertragen werden möge.

	Winterhoden	Brunsthoden	Zunahme
Gewicht	0,002 g	0,6 g	um das 300 fache
% vom Körpergewicht	0,00001 %	2 %	
Mass nach Länge, Breite, Höhe	0,75—0,80 mm	10 : 8 : 7 mm	„ „ 10 „
Volumen	0,268 cmm	302 cmm	„ „ 1125 „
Kanälchendurchmesser	0,04 mm	0,4 mm	„ „ 10 „
Kanälchenlänge	106 mm	1675 mm	„ „ 16 „
Kanälchenfläche	13 qmm	2300 qmm	„ „ 175 „

Untersuchungen ähnlicher Natur sind es, die in der Arbeit von Lode (5) niedergelegt sind; derselbe suchte nämlich unter Benutzung des Thoma'schen Blutkörperchenzählapparates die Menge der durch eine Ejakulation entleerten Spermatozoen, sowie die Zeit zu bestimmen, welche nach Samenentziehung zur Reproduktion notwendig ist, und zwar werden diese Versuche am Hund und am Menschen angestellt. Aus der tabellarischen Zusammenstellung, die Lode für den Hund giebt, geht hervor, dass bei in mehreren aufeinanderfolgenden Tagen ausgeführten Samenentziehungen die Menge der Spermatozoen stetig sinkt, welches Sinken dann, wenn diese Samenentziehungen innerhalb mehrerer Stunden erfolgen, ein so rapides wird, dass schon bei der 4. Ejakulation die Flüssigkeit vollständig spermatozoenfrei gefunden wird. Im allgemeinen lässt sich für die Menge der Spermatozoen als Mittelzahl 61,795 im cmm und 55,778000 für das gesamte Ejakulat annehmen. Es dürfte jedoch die Spermaproduktion durch sexuelle Reize beträchtlich erhöht werden können; wenn man nämlich ca. 2 Tage nach rasch hintereinander innerhalb weniger Stunden ausgeführten Samenentleerungen wiederum eine Spermaprobe untersucht, so zeigt sich regelmässig eine ganz enorme Vermehrung der Samenkörperchen, die das 5—8fache des angegebenen Mittelwertes erreichen kann. Die nötige Reproduktionsdauer berechnet Lode für normale Verhältnisse beim Hunde auf 3—4 Tage. Für den Menschen ist der Mittelwert pro cmm mit 60,876 ziemlich der beim Hunde gefundenen Zahl gleich, für das Gesamtejakulat jedoch beträgt die Spermatozoenzahl des Menschen 226,257,900 gegen 55,778,000 des Hundes. Im übrigen liess sich auch für den Menschen das Gesetz des Sinkens der Werte durch rasch wiederholte Samenejakulationen, sowie der Vermehrung der Produktion durch sexuelle Reize feststellen, eine Zahl für die Reproduktionsdauer liess sich jedoch nicht mit Sicherheit eruieren. Noch eine andere prinzipiell wichtige Frage zog Lode in den Kreis seiner Untersuchungen, nämlich die Hypertrophie des Hodens nach einseitiger Kastration, und

stützt er dabei vollständig eine von Nothnagel geäußerte Ansicht, dass eine solche Hypertrophie des restierenden Hodens nicht eintreten pflegt. Während, wie wir sahen, die Körperchenmenge für das Gesamtejakulat des Hundes 55,778,000 betrug, sank dieselbe bei einseitiger Kastration auf 21,229,680 und auch anatomisch liess sich eine Hypertrophie des restierenden Hodens in keinem Falle nachweisen. Zum Schlusse bringt Lode noch einen ganz interessanten Vergleich zwischen den Angaben der Botaniker über die relative Menge des Pollens und der Eichen und den korrespondierenden Verhältnissen beim Menschen. Für eine Pflanze (*Hibiscus*) fand Kölreuter, dass 81mal mehr Pollenkörner gebildet werden, als zur Befruchtung sämtlicher Eichen einer Blüte notwendig wären; für den Menschen kommen wir auf unendlich höhere Zahlen. Von den ca. 72000 im Ovarium vorgebildeten Eichen kommen während der Geschlechtsperiode vielleicht 400 zur Entwicklung, dagegen stellt sich die Menge der Spermatozoen, welche während des Zeniths der Zeugungsfähigkeit gebildet werden, auf 389,385,500,000, so dass auf ein entwickeltes Eichen eines geplatzten Graaf'schen Follikels 8,484,637,500 Spermatozoen treffen würden.

In Bezug auf die feineren Strukturverhältnisse der fertigen Spermatozoen sind zwei umfangreichere Arbeiten von Ballowitz (6, 7) erschienen, welche sich mit diesem schwierigen Kapitel beschäftigen. Wenn ich hier auf diese Untersuchungen, die wieder mit all' der peinlichen Genauigkeit, welche die Arbeiten des genannten Autors so vorteilhaft auszeichnen, durchgeführt sind, des näheren nicht eingehe, so liegt der Grund darin, dass die Fülle des Materiales, welches in derselben geborgen ist, in kürzerer Weise sich kaum referieren lassen möchte, und darf ich wohl hoffen, bei dem nächstjährigen Erscheinen dieser Jahresberichte die ganze Frage über die Zusammensetzung der Spermatosomen einer zusammenfassenden Besprechung unterziehen zu dürfen.

Auf eine Arbeit Auerbach's (8) aber glaube ich etwas näher hier eingehen zu sollen, schon deshalb, weil dieselbe schon vermöge ihres Titels: „Über einen sexuellen Gegensatz in der Chromatophilie der Keimsubstanzen“, eventuell das gesteigerte Interesse anderer weiterer Kreise, als bloss der Anatomen zu entfachen im stande sein könnte. Sieht man freilich die Untersuchungen Auerbach's etwas genauer sich an, so ist wohl nicht zu viel gesagt, wenn ich behaupte, dass dieselben ein solches Interesse für sich nicht in Anspruch nehmen dürfen. Um dies zu beweisen, möchte ich zuvörderst dem Autor folgen in den histologisch-technischen Exkurs, den er seiner Arbeit voranschickt. Auerbach untersuchte Keimdrüsen verschiedener Wirbeltiere (Fisch, Amphibien, Reptilien, Vögel, Kaninchen), und zwar sowohl weibliche als männliche, die er in Sublimat, eventuell

auch Pikrinsäure und $\frac{1}{4}\%$ Chromsäure erhärtet hatte; um nun alle Fehlerquellen bei der Vergleichung der männlichen und weiblichen Keimdrüsensubstanzen auszuschliessen, werden diese nicht nur einer gemeinsamen Härtung unterzogen, sondern auch die ganze weitere Präparation bis zum fertigen Schnitte war eine durchaus gemeinsame. Die auf einem Objektträger aufgeklebten Organschnitte (♀ und ♂) werden dann einer identischen Färbung unterworfen, und zwar handelt es sich dabei um Doppeltinktionen mit blauen und roten Farbstoffen, welche von Auerbach unter zwei Reihen angegeben werden.

Blaue Reihe.

Methylgrün
Smaragdgrün
Viktoriablau
Metylenblau
(Hämatoxylin)

Rote Reihe.

Karmin
Eosin
Echtrot
Fuchsin
Orange
Orange mit Fuchsin
Rosanilin.

Mit Viktoriablau und Echtrot habe ich nie gearbeitet, ich kann deshalb darüber auch kein Urteil abgeben; beurteilt man jedoch die übrigen Farbstoffe näher, so finden sich in der blauen Reihe lauter Kernfarbstoffe, in der roten Reihe jedoch nur sogenannte Protoplasmafarbstoffe. Unter letzteren verstehe ich solche Farbstoffe, mit denen wir den Schnitten eine allgemeine Grundfärbung je nach den Gewebebestandteilen in grösserer oder geringerer Intensität zu verleihen vermögen, entweder nach vorausgegangener, oder mit nachträglicher Kernfärbung; Kombination solcher Farben mit Kerntinktionsmitteln sind ja (Hämatoxylin-Eosin, Methylgrün-Eosin etc.) schon längst zu Kontrastfärbungen in der Histologie gebräuchlich und erhalten wird dadurch z. B. blaue (resp. grüne) Kernfärbung auf rotem Grund (Protoplasma). Dass ich in Bezug auf die Untersuchungen Auerbach's auch das Karmin unter die Protoplasmafarbstoffe subsumiere, bedarf einer näheren Begründung. Bekanntlich wirken die verschiedenen Karminsolutionen mit Ausnahme des Alaunkarmins so ein, dass wir erst eine diffuse Färbung erzielen; wir differenzieren nun, eventuell durch Anwendung schwacher Säurelösungen, und beobachten nun, dass die Karminfärbung lediglich auf das Chromatin des Kernes, zu dem der Farbstoff die grösste Affinität zeigt, beschränkt geblieben ist. Lasse ich nun nach dem Modus Auerbach's auf einen diffus mit Karmin gefärbten Schnitt einen Anilinkernfarbstoff (basischen Farbstoff), der zum Chromatin eine viel energischere Affinität zeigt als das Karmin, einwirken,

so wird die Karminfärbung einfach durch den äusserst intensiv wirkenden Anilinfarbstoff zugedeckt¹⁾ oder umgekehrt färbe ich ein schon mit einem Anilinkernfarbstoff tingiertes Präparat in Karminlösungen nach, so werden dieselben nur an den Stellen des Schnittes einzuwirken vermögen, die nicht schon vorher von dem Anilinfarbstoff gewissermassen occupiert sind. Gehen wir nun auf die Resultate Auerbach's, die er seinen Doppeltinktionen verdankt, näher ein. „Mit unbewaffnetem Auge betrachtet, erscheinen die Schnitte des Ovariums (Fische) ganz rot, eventuell gelb, diejenigen des Hodens hingegen ganz blau oder blaugrün.“ Unter Benutzung des Mikroskops „besteht der Kopf der reifen Spermien überall (d. h. bei allen untersuchten Species) ganz aus kyanophiler, der Schwanz samt dem Mittelstück aus erythrophiler Substanz. An den Eiern ist die Substanz des Keimbläschens entschieden erythrophiler Natur, in besonders hohem Masse diejenige seiner Nukleoli und ebenso hochgradig erythrophil sind alle eigentlichen Dotterkörperchen? Was ist nun des Rätsels Lösung? Ist es wirklich ein „sexueller Gegensatz, begründet auf zwei Substanzen, die sich qualitativ dadurch unterscheiden, dass die männliche kyanophiler, die weibliche erythrophiler Natur ist“ oder aber lässt sich die ganze Frage auf einfachere, lediglich auf die Tinktionstechnik zurückzuführende Weise beantworten? Ich glaube, letzteres als möglich beweisen zu können. Das Wesen unserer Kerntinktionen mit Anilinfarben ist doch dahin zu deuten, dass wir unter Benutzung fast gesättigter Farblösungen das Gewebe zuerst überfärben, und weiterhin durch absoluten Alkohol den Farbstoff aus all' den Teilen extrahieren, zu denen er eine geringere Attraktion zeigt, als zum Chromatin. Nun besitzen aber die Chromatinbestandteile der Kerne selbst wieder, je nach dem Stadium, in dem sie uns zur Untersuchung vorliegen, eine verschieden intensive Affinität zu den Anilinkernfärbemitteln und es lässt sich daraufhin folgende Reihenfolge aufstellen. Bei protrahierter Alkoholeinwirkung entfärbt sich zuerst das Nuklein (chromatisches Kerngerüste), dann die wahren Nukleolen (Paranuklein), hierauf die karyomitotischen Figuren (unter diesen zuletzt die Stadien der Metakinese), ihnen folgen die sogenannten karyolutischen Figuren und am resistantesten gegen Alkoholextraktion erweisen sich die Köpfe der reifen oder fast reifen Spermatozoen, ja ihre Resistenz ist eine so grosse, dass man, namentlich nach Härtung in Sublimat, Alkohol etc. (ungenügend in Osmiumgemischen) das Gewebe vollständig entfärben kann, während die Köpfe der Spermatozoen ausschliesslich noch den Farbstoff an sich halten und sich so gewissermassen verhalten wie in einem Gewebsschnitt tingierte

¹⁾ Diese Beobachtung wird von Auerbach selbst angegeben (pag. 26 d. Sep.-Abdr.).
Anatomische Hefte. II. Abteilung. „Ergebnisse“ 1891.

Bacillen. Auch die Nukleolen wiederum zeigen in den verschiedenen Gewebskernen einen verschiedenen Affinitätsgrad den Farbstoffen gegenüber; so dürfte es bekannt sein, dass die Nukleolen der Ganglienzellen, Eizellen, Muskelzellen, sowie auch gewisser Epithelien (5) leichter anfärben als z. B. die von Bindegewebszellen. Mit Berücksichtigung dieser Verhältnisse dürfte sich der scheinbare „sexuelle Gegensatz in der Chromatophilie der Keimsubstanzen“ in sehr einfacher Weise erklären lassen. Bis in den Hodenschnitten eine distinkte, wohl differenzierte Färbung der Spermatozoenköpfe eingetreten war, sind die chromatischen Bestandteile der anderen Gewebsformationen schon längst ihrer charakteristischen Färbung (blaue Reihe) beraubt worden und erstrahlen nun lediglich in dem Tone der Grundfärbung des gewählten Protoplasmafärbstoffes, von denen bekannt sein dürfte, dass sie sich gegen die extrahierende Einwirkung des Alkohol resistenter erweisen als sämtliche Anilinkernfarbstoffe. Damit dürfte auch die auf ähnlichen Tinktionsresultaten beruhende „Anerkennung eines hermaphroditischen Charakters der Gewebezellen“ fallen, damit fällt auch der Schluss, den Auerbach auf Grund seiner Untersuchung zieht, dass „die männliche Befruchtungssubstanz eine kyanophile, die weibliche Zeugungssubstanz eine erythrophile ist.“ In Bezug darauf hält der Autor Untersuchungen notwendig, ob die beiden tinktionell gegensätzlichen Substanzen auch in den beiden Pronukleis, die im befruchteten Ei auftreten und verschmelzen, wiederzufinden sind; unterlässt er dieselben, so dürfte er sich dadurch vor einer argen Enttäuschung bewahren.

Ovarium und Oogenese. Bezüglich der Arbeiten, welche sich mit den Bauverhältnissen der weiblichen Keimdrüse beschäftigen, glaube ich mich kurz fassen zu können, da es nur sehr wenig ist, was das vergangene Jahr neues gebracht hat. Im Vordergrund des Interesses mögen Untersuchungen stehen, welche über die Vorgänge der Atrophie, die sich in dem Ovarialgewebe abspielen, berichten. Wir müssen unter dem Gesichtspunkte, dass von den 72000 von Henle berechneten Eiern, welche die menschlichen Ovarien bergen, nur etwa 400 zur Reife kommen, annehmen, dass unter normalen Verhältnissen sehr ausgiebige Rückbildungsvorgänge sich in dem Ovarialgewebe abspielen müssen, und zwar dürfen wir wohl von vornherein erwarten, dass dieselben gerade sich auf die kleineren, im Wachsen begriffenen Eifollikel erstrecken werden, indem dieselben durch die Nachbarschaft am leichtesten unter ungünstige Ernährungsbedingungen gesetzt werden und so zu Grunde gehen können. Wir haben jedenfalls diesen Vorgang als einen rein physiologischen zu betrachten, wobei jedoch nicht geleugnet werden darf, dass eventuell die Atresie eines Eifollikels Ver-

anlassung zu pathologischen Verhältnissen geben kann. Es ist dieser Prozess der Atresie nach der neuesten Arbeit Schottländers (9) durchaus kein so einfacher, wie man sich das vielleicht von verschiedenen Seiten vorgestellt hat, es sind vielmehr eine ganze Reihe von Vorgängen, die, bald mehr, bald minder sich in den Vordergrund drängend, zur Beobachtung gelangen. Es lassen sich dieselben einteilen in solche, die sich am Ei selbst, und solche, die sich an dem Granulosaepithel resp. der Theka des Eifollikels abspielen. Der erste Anstoss zur Rückbildung des Follikels scheint vom Ei auszugehen, dessen Zona pellucida unter partieller Verdickung und Verlust der glatten Kontur eine hyaline Verquellung erleidet; das Keimbläschen folgt der Zone bald nach, indem dasselbe unter Bildung chromatolytischer Figuren entartet. Bekanntlich hat Flemming in solchen entartenden Eiern Richtungsfiguren, d. h. mitotische Figuren nachweisen können; auch Schottländer beschreibt solche Figuren, hält aber ihr Auftreten nicht für etwas beim Vorgange der Atresie des Keimbläschens notwendiges, indem solche Mitosen nur in wenigen Fällen zur Beobachtung gelangen. Schottländer fand nur zwei verfrühte Richtungs-spindeln, ich habe gelegentlich in einer Serienreihe durch das Ovarium des Kaninchens dieselben dort in relativ reicheren Mengen angetroffen. Der Eidotter verfällt einer fettigen Degeneration, der sich auch noch in gewissen Fällen unter Schollenbildung eine fibrinös-hyaline Form der Atrophie anschliessen kann. Jedenfalls aber wird das durch den ange-deuteten Prozess in einen für die Abfuhr geeigneten Zustand gesetzte Dottermaterial teils von den hereinwuchernden Granulosazellen (Nagelzellen Pflüger's) teils von neugebildeten Gefässen aufgenommen, so dass schliesslich nur die leere und zusammengeklappte Zona pellucida erhalten bleibt, die aber auch ihrerseits mit der Zeit einer Auflösung entgegengeht.

Auch am Granulosaepithel stellen sich verschiedene Formen der Atrophie ein, entweder es löst sich dasselbe unter Bildung chromatolytischer Figuren auf, oder aber es greift eine reine Fettdegeneration in der Granulosa Platz, welch' beide Prozesse auch gleichzeitig sich abspielen können, oder endlich es fallen die Granulosazellen unter dem Drucke einwandernder Gefässe einer einfachen Atrophie anheim. Noch bevor aber Ei und Granulosa zerstört sind, gerät das Gewebe der Theka in Wucherung, indem sich von ihm aus in den Follikelraum eine Gefäss- und später auch fettführende Bindegewebsschichte einsenkt, an deren Bildung neben den fixen Thekazellen eventuell auch Wanderzellen, sowie eine Wucherung der Endothelzellen der Membrana propria folliculi (Köl liker-Slavjansky'sche Membran) beteiligt sein mögen. Unter je nach der Grösse des dem Untergange verfallenden Follikel verschiedener Weise er-

folgt in dem eingedrungenen Gewebe eine Narbenbildung, wodurch die Atresie des Follikels abgeschlossen wird. Wir haben durch die sorgfältige Arbeit Schottländer's jedenfalls einen ziemlich genauen Blick in die Atresie des Ovarialfollikel werfen können, um so mehr hat es mich gewundert, eine in neuerer Zeit erschienene, recht umfangreiche Arbeit von Löwenthal absolut unerwähnt zu finden. Schottländer hat, wie mir dünkt, mit vollem Recht, die sogenannten Epithelvakuolen Flemming's mit dem Vorgange der Atresie nicht, oder kaum in Verbindung gebracht; Alexenko (10) jedoch verlegt den Beginn der physiologischen Atresie des Graaf'schen Follikel gerade in das Auftreten solcher Epithelvakuolen, die er als das Produkt einer albuminösen Degeneration der Granulosa ansieht. All' die feineren Vorgänge, die am Ei sowohl als an den Granulosa-zellen bei der Atresie zur Beobachtung gelangen, scheinen dem Autor unbekannt geblieben zu sein, nur in einem Punkte stimmt er mit den Untersuchungen Schottländer's ein, dass die Narbenbildung in einem der Atresie anheimgefallenen Follikel lediglich von dem fibrösen Gewebe der Theka aus erfolgt. Die übrigen Beobachtungen Alexenko's, soweit sie sich nicht auf pathologische Verhältnisse beziehen, scheinen mir ein näheres Eingehen auf dieselben nicht zu verlangen.

Die menschliche Eizelle wurde von Holl (11) an Ovarien, die wegen Myoma uteri durch Laparotomie operativ entfernt worden waren, des näheren untersucht, und zwar konnten dazu vier Follikel, von denen einer nahe dem Platzen war, Verwendung finden. Darf ich auf die in Form einer vorläufigen Mitteilung gegebenen Befunde Holl's hier näher eingehen, so wäre das erste Bemerkenswerte, was wir finden, der Nachweis einer Mikropyle, welche in schiefer Richtung die Zona pellucida, die keine radiäre, sondern eine konzentrische Streifung und keine Porenkanäle besitzt, durchsetzen soll, und zwar fand sich diese Mikropyle in dem Ei des grössten, dem Platzen nahen Follikels. Sieht man sich die beigegebene Abbildung näher an, so dürfte man sich kaum des Gedankens erwehren können, dass die gezeichnete Mikropyle vielleicht doch auf irgend eine Zufälligkeit im Präparate zurückgeführt werden muss; denn dieselbe durchsetzt als feines, schiefes Kanälchen die Zona pellucida gerade an einer Stelle, an der sich der Dotter in beträchtlicher Ausdehnung zurückgezogen hat und Holl lässt es selbst dahingestellt, ob diese Lücke eine normale Bildung oder Wirkung der Reagentien ist. Bei dieser Eventualität scheint mir denn doch die gezeichnete Mikropyle auch etwas problematisch zu sein, jedenfalls dürfte es bedenklich erscheinen, das Vorhandensein einer Mikropyle lediglich auf ein einziges und dazu nicht vollständig einwandfreies Präparat zu basieren. Auch in Bezug auf den anfangs runden und

central, später leicht ovalen und exzentrisch gelagerten Kern der menschlichen Eizelle begegnen wir in der Holl'schen Mitteilung recht auffallenden Deutungen. Es besitzt nämlich das Keimbläschen anfangs ein Kernkörperchen, ein blasses Kerngerüste, sowie in die Balken desselben eingestreute, unregelmässig höckerige, chromatische Kugeln. Diese wandern in der weiteren Entwicklung aus dem Ei aus und erscheinen als chromatische Brocken im Zellleib, während das Kerngerüste sich mehr und mehr auflöst. So bleibt dann das Kernkörperchen allein erhalten, welches sich weiterhin in einen Haufen von regelmässigen, fast gleich grossen chromatischen Kugeln umwandelt. Holl kommt nun zu dem Endresultate, dass das Kernkörperchen, resp. sein Umwandlungsprodukt der bei der Befruchtung wichtigste Teil des Kernes ist und legt die Vermutung nahe, dass demselben auch bei der männlichen Geschlechtszelle die gleiche Wichtigkeit zukomme. Für diese Ansicht, die ja weder mit unserem bislang über den Befruchtungsvorgang, noch über den Prozess der Spermatogenese gemachten Beobachtungen übereinzustimmen vermag, steht einstweilen ein Beweis vollkommen aus; vielleicht erbringt Holl denselben in der angekündigten ausführlicheren Arbeit, die aber jedenfalls auf dem breiteren Grunde eines reicheren Untersuchungsmateriales, als es vier menschliche Eier zu bieten vermögen, fundiert sein müsste.

Auf ein von dem Besprochenen weit entferntes Arbeitsgebiet führen uns die Untersuchungen Riese's (12), indem dieselben sich mit den Verhältnissen der Nerven des Ovarialgewebes befassen. Unter Benutzung der Golgi'schen Methode, namentlich aber der vitalen Methylenblauinjektion gelang es Riese innerhalb des Ovariums einen bislang ungeahnten Reichtum nervöser Fasern nachzuweisen, so dass man sagen kann, dass ein grosser Teil des Ovarialstromas aus Nerven besteht. Das Gros derselben findet zur Innervation der Gefässe Verwendung, die sich bis in die feinsten Kapillaren eng von Nerven umspinnen zeigen, und zwar finden die Endfäserchen an den grösseren Gefässen in den motorischen Bezirken der Gefässwand ihr Ende, während wohl die Kapillarennerven als solche sensibler Natur aufzufassen sein dürften. Wichtig werden die letzteren jedenfalls in der Wand der grossen Follikel sein, wo sie in grösserem Reichtum an den Kapillaren der Tunica propria anzutreffen sind. Ein Teil zieht aber, wenigstens an den grossen Follikeln, weiter, es finden sich zwischen dem Zellbestande des Granulosaepithels feinste variköse Fäserchen, die sich mehrfach teilen und endlich zwischen den Zellen, vielleicht unter Bildung feiner Endknöpfchen enden. In Follikeln kleinerer Gattung gelang es Riese nicht, solche intrafollikuläre Fäserchen nachzuweisen und legt er sich deshalb mit Recht die Frage vor, ob die nachgewiesenen Fäserchen

nicht etwa an intrafollikulär gelegenen Kapillaren endigen möchten, solche finden sich aber, wie wir ja auch aus der Arbeit Schottländer's ersahen, lediglich in atresierenden Follikeln und so kommt Riese doch wohl zu dem Schlusse, dass die feinen Nervenfasern in den Granulosa doch wirklich für die Epithelien selbst bestimmt sind. Nimmt man dies an, so liegt natürlich die Frage nach der physiologischen Dignität der Nervenfasern im Granulosaepithel nahe; sind sie trophischer, oder aber sind sie sensibler Natur? Für ersteres würde ja der Umstand sprechen, dass Nervenfasern lediglich in grossen Follikeln angetroffen werden, d. h. in solchen, die, dadurch, dass ihre Zellen Follikelflüssigkeit abzusondern beginnen, gewissermassen drüsenartigen Charakter angenommen haben. Allein Bestimmtes lässt sich darüber nicht aussagen, indem der Nachweis eigentümlicher kolbenförmiger, spezifischer Endorgane, wie es Riese am Ovarium des Schafes gelang, der sensiblen Natur der intrafollikulären Fasern Wahrscheinlichkeit verleihen würde. Ich kann jedoch nicht umhin, zu bemerken, dass mir, wenigstens nach der beigegebenen Zeichnung — persönliche Erfahrungen besitze ich darüber nicht — die beschriebenen Endkolben des Schafovariums etwas problematischer Natur zu sein scheinen; hoffentlich gelingt es noch weiteren Untersuchungen, uns über diese von Riese mit berechtigter Reserve behandelten Fragen die nötige Belehrung zu bringen.

Bezüglich der Eibildung habe ich nur über eine Untersuchung von Russo (4) kurz zu berichten, der die einschlägigen Verhältnisse bei den Ophiuren verfolgte. Wie schon von übrigen Tierklassen her bekannt, entstehen durch karyokinetische Prozesse in den Ovarialschläuchen der Ophiuren zwei Arten durch ihre Grösse, sowie ihre Struktur verschiedene Zellelemente, die Primordialeier, und in geringerer Anzahl, indifferent bleibende Zellen. In den Eiern zeigt das Keimbläschen zuerst ein weitmaschiges Chromatinnetz mit chromatischen Netzknoten, während sich erst später ein Nukleolus entwickelt, der, anfangs nur ein Chromatinklümpehen, später aber eine spezielle Struktur aufweist. In dem anfangs klaren Protoplasma entwickelt sich bald, vom Kern aus speichenartig ausstrahlend, eine fädige, sich stark färbende Zone, die sich von dem übrigen netzförmig angeordneten und farblos bleibenden Protoplasma scharf abhebt. Dieser Zustand dauert aber nicht lange, insoferne als sich bald in dem Protoplasmanetz die Dotterkügelchen entwickeln. Auch in den Ovarialschläuchen der Ophiuren findet eine ausgiebige Degeneration des angesammelten Eimaterials statt, indem die gebildeten Eier wieder durch eine hyaline oder auch fettige Degeneration, die zuerst das Keimbläschen befällt und sich weiterhin auch unter Lösung des Dotterkügelchens auf die Zellsubstanz

erstreckt, zu Grunde gehen. In gleicher Zeit aber findet von Seite des Ovarialfollikel wiederum eine palingenetische Regeneration statt.

Uterus. Überblicken wir die Arbeiten, welche im Jahre 1891 über die Anatomie des Uterus erschienen sind, so sind es, wenn wir die so zahlreichen Beschreibungen von Missbildungen an diesem Organ hier ausser Rechnung stellen, vornehmlich zwei Punkte, die eine Bearbeitung und eine gewisse Erledigung fanden, die Uterusmuskulatur und die sogenannte Cervixfrage. Was zuerst die Muskulatur der Gebärmutter betrifft, so dürfte nicht geleugnet werden, dass wir im allgemeinen über diesen Punkt nicht eben besonders gut unterrichtet sind, und dürfte der Grund dafür vielleicht darin gemacht werden dürfen, dass man zuviel bestrebt war, die einschlägigen Verhältnisse an dem Organe des Menschen zu eruieren. Hier liegen aber die Verhältnisse viel zu kompliziert, um uns einen Einblick in den muskulösen Bau der Gebärmutter zu eröffnen und es ist vielleicht nicht übertrieben, wenn gesagt wird, dass in den verschiedenen anatomischen Lehrbüchern sich über diesen Gegenstand fast ebenso viele verschiedene Ansichten als Namen von Untersuchern finden. Das Ziel, eine Einsicht in den komplizierten Muskelverlauf der Uteruswand zu bekommen, lässt sich wohl nur auf dem Wege der vergleichenden anatomischen Forschung, durch aufsteigend von niederen Formen zu höheren angestellten Untersuchungen erreichen; dieser Weg wurde unter der Aegide Waldeyers von Sobotta (13) eingeschlagen und an der Hand dieser Arbeit können wir die Frage nach der Uterusmuskulatur einer ziemlich befriedigenden Lösung entgegenführen. Zur Untersuchung lagen vor Rodentia (Uterus bipartitus, und bicornis), Karnivoren, Artiodaktyla, Prosimiæ, Chiroptera, Primates und der Mensch. Die einfachste Uterusform bieten die Nagetiere dar und waren hier die Verhältnisse beim Kaninchen (U. bipartitus) und Maus (Uterus bicornis) in Bezug auf die Muskulatur nahezu dieselben. Bei beiden fand sich die muskulöse Wandung der ursprünglichen Müller'schen Gänge noch vollständig erhalten, als eine cirkuläre, dicke Schichte, die sich kontinuierlich von den Tuben auf den Uterus und von diesen auf die Scheide fortsetzt und als die eigentlich fundamentale Uterusmuskulatur zu betrachten ist. Dazu gesellt sich aber nun eine Längsmuskulatur, welche dem Ligamentum latum angehört, sich schon seitwärts vom Uterus entwickelt hat und nun mit der Serosa die Gebärmutter überzieht, während die Tuben nur in sehr geringem Grade, die Scheide überhaupt nicht mit ihr in Beziehung steht. Doch findet zwischen diesen beiden Muskelschichten dadurch eine scharfe Trennung statt, dass sich zwischen Längs- und Cirkularschichte eine von spärlichen

Muskelzügen durchsetzte Bindegewebslage, eine Subserosa einfügt, welche die den Uterus versorgenden Gefässe in sich birgt. Gehen wir nun von diesen einfachen Formen zu den Karnivoren und Huftieren über, so finden wir im wesentlichen auch hier wieder die angedeuteten Verhältnisse, nur die gefässführende Schichte hat insofern einen anderen Bau bekommen, als sich in ihr namentlich bei den Karnivoren ziemlich starke, teils longitudinal, teils schräg verlaufende Muskelbündel entwickelt haben, welche die beiden primären Muskellagen untereinander in Verbindung setzen. In dem Uterus der Halbaffen und Fledermäuse nun erleidet die Cirkulärmuskulatur eine bedeutende Verstärkung, so dass sie bedeutend über die Längsmuskulatur überwiegt, während eine eigentliche Zwischenschichte vollständig in Wegfall kommt und die Uteringefässe sich direkt in die peripheren Teile der Cirkulärschichte einbetten.

Bezüglich der Affen muss zwischen den anthropoiden und nicht anthropoiden Formen streng unterschieden werden. Bei den letzteren erfolgt eine weitere Entwicklung der Cirkulärmuskulatur, die sich nun in Lamellen zu zerlegen anfängt, welche die von queren oder auch längs verlaufenden Muskelbündeln umgebenen Gefässe zwischen sich fassen; fest verwachsen mit der Cirkulärschichte zeigt sich weiterhin die seröse Längsmuskulatur, so dass die Subserosa vollständig verschwunden ist. Zwei Dinge sind es fernerhin, die nun am Chimpanse-Uterus als neu sich einstellen, einmal verschwindet die seröse Längsmuskulatur vollständig, die ganze Uterusmuskulatur besteht aus einem Gewirr von unter den verschiedensten Richtungen verlaufenden Muskelzügen, welches Gewirr wir als die modifizierte Ringmuskelschichte auffassen müssen, und zweitens hat sich eine neue Schichte, eine direkt unter der Mukosa gelegene Längsmuskulatur gebildet, doch erinnern die Verhältnisse in der Cervix uteri noch vollständig an frühere Formen. Einer ganz schwach entwickelten submukösen Längsschichte folgt die starke, in Lamellen zerfallene Cirkulärmuskulatur, die endlich, namentlich an den Seitenteilen, einen peripheren Abschluss durch Längsmuskelschichten empfängt. Dem Chimpanse-Uterus schliesst sich unmittelbar das Organ des Menschen an; auch hier treffen wir die stark modifizierte primäre Cirkulärschichte, auch hier ist die seröse Längsmuskulatur vollständig verschwunden und hat sich statt dieser eine submuköse Längsschichte entwickelt.

Bezüglich der Uterinschleimhaut sei hier auf die gelegentlich beobachtete Pigmentierung derselben aufmerksam gemacht, da Kazzander (14) die Genese des Pigmentes beim Schaf einer Untersuchung unterzog. Solche Pigmentierung der Uterusschleimhaut wurde von A. Solowjeff und Altmann bei Hunden, von Bonnet beim Schaf beschrieben, und auch

Sobotta weist in der oben besprochenen Arbeit auf den Pigmentreichtum des Fledermausuterus hin. Bonnet lies nun das Pigment durch Extravasation an den Kapillaren in der Tiefe der Schleimhaut entstehen, und hier wird es von wandernden Zellen, und zwar eosinophilen Zellen aufgenommen und an die Oberfläche der Schleimhaut transportiert, wo die Transportzellen zerfallen und nun das Pigment frei im Schleimhautgewebe liegt. Gegen diese Ansicht wendet sich nun die Untersuchung Kazzander's. Makroskopisch lassen sich nämlich an den Karunkeln des Uterus namentlich junger Schafe, ganz kleine, grünliche Fleckchen, an anderen, namentlich von schon trächtig gewesenen Tieren, eine rötlich-braune Sprenkelung wahrnehmen, die sich auf die ganze Karunkel erstreckt, oder man findet endlich den ganzen Tragsack fast vollständig schwarz gefärbt. Im ersteren Falle zeigt die mikroskopische Untersuchung, dass es sich um kleine, direkt unter dem Epithel sitzende Hämorrhagien handelt, die gegen das Schleimhautgewebe mit verwaschenen Grenzen übergehen. Bei den schwarz gefärbten Stellen aber handelt es sich um eine direkte Umwandlung dieser hämorrhagischen Infiltrationen in Pigment, das demnach nicht, wie Bonnet glaubt, in zelligen Elementen eingeschlossen, sondern ebenso wie die Blutkörperchen, die zur Entstehung der Pigmentierung Veranlassung geben, frei im Gewebe liegt. Einer Entscheidung, ob diese von Kazzander gegen die Meinung Bonnet's vorgebrachten Ansichten, zu rechtfertigen sind, muss ich mich entschlagen, da mir über den fraglichen Gegenstand eigene Erfahrungen nicht zur Seite stehen.

Übergehend zu jenen Arbeiten, die sich mit der in geburtshilflicher Beziehung so wichtigen Anatomie der Cervix uteri befassen, so sei zuerst auf eine ganz vortreffliche Arbeit von Keilmann (15) hingewiesen, welche diese Frage in sehr erschöpfender Weise sowohl an menschlichem Material als auch auf vergleichend anatomischem Wege durch Untersuchung gravider und puerperaler Fledermaus-Uteri behandelt. Wenn ich nicht näher auf die Arbeit Keilmann's eingehe, so geschieht dies lediglich deshalb, weil ich sicher sein kann, dass dieselbe in diesen Jahresberichten an anderer Stelle eine Besprechung von berufenerer Seite finden wird. In ebenfalls sehr eingehender Weise beschäftigen sich die Untersuchungen Dührsen's (16) mit der Portio vaginalis der Cervix. Wenn dieselben auch wohl in ausgedehnterem Masse klinisch-geburtshilflichen Zwecken dienen sollen, so sind doch gewisse Angaben auch in rein anatomischer Hinsicht von Interesse, indem nämlich die Untersuchungen Dührsen's lehren, dass die portio vaginalis in zwei ziemlich scharf von einander getrennte Abschnitte zerfällt, einen centralen, also das Cervixlumen begrenzenden,

und einen peripheren, welche in Bezug auf ihre histologische Struktur erhebliche Verschiedenheiten zeigen. Während nämlich der centrale Teil der Portio vorwiegend ein muskulöser ist, prävaliert in dem peripheren Teil mehr das Bindegewebe, vor allen aber die elastischen Fasern, die mit Hilfe färbender Methoden als ein oberflächliches, direkt unter dem Plattenepithel gelegenes, und als ein tieferes, die Gefässe umspinnendes Netzwerk dargestellt werden konnten, und steht dieses Netzwerk in unmittelbarer Kontinuität mit dem erwachsenen Faserwerk der Vagina. Bei Kindern sowohl als alten Individuen fehlt dieses elastische Faserwerk, namentlich in seinem tieferen Teile, und führt Dührsen die Rigidität bei alten Erstgebärenden auf einen solchen Mangel des elastischen Anteils der Portio zurück, der entweder auf mangelhafte Entwicklung oder aber auf Alterschwund der Fasern zurückgeführt werden kann. Das Vorhandensein elastischer Substanz in der Portio wird namentlich für den Geburtsakt von weittragender physiologischer Wichtigkeit sein müssen. Es lässt sich nämlich die Erweiterung des Muttermundes durch eine vollständige Auseinanderfaltung der Portio erklären, so zwar, dass unter dem Einflusse der von oben her ziehenden Uterusmuskulatur der centrale, muskulöse Abschnitt mit in den Uterus einbezogen wird (unteres Uterinsegment), während der periphere, vorwiegend elastische Teil unter dem horizontalen Druck der Fruchtblase, bzw. des vorliegenden Teils gewissermassen zur Seite gepresst wird und dadurch mit der Vaginalwand verschmilzt. Die Bedeutung des elastischen Teils der Portio in praktisch klinischer Hinsicht liegt ausserhalb des Rahmens dieser Berichte.

VIII a.

H a u t .

Von

Fr. Merkel, Göttingen.

1. Kromayer, Vorschlag zu einer neuen Einteilung der Haut. Monatshefte f. praktische Dermatologie, Bd. XIII, Nr. 10, S. 431.
2. Niemeyer, H., Ein Fall von periodischem Pigmentwechsel bei einem Kaffern. Monatshefte für prakt. Dermatol., Bd. XIII, Nr. 3, S. 100.

Es entstehen auf der Haut langsam sich vergrößernde weisse Flecken, dann werden sie wieder braun. Hell und dunkel wechseln an einer und derselben Stelle im Zeitraum von 3–12 Monaten. Die Haut wird dabei nicht pigmentlos, sondern erscheint, wie beim Europäer. Der Wechsel vollzieht sich nur an den dem Tageslicht ausgesetzten Stellen, bedeckte Körperteile bleiben weiss, wenn sie einmal gebleicht sind. Die Iris ist stets ganz dunkel geblieben.

3. Caspary, J., Über den Ort der Bildung des Hauptpigments. 1 Tafel. Arch. für Dermatologie und Syphilis. Jahrg. 23, S. 1.
4. Kaposi, M., Über Pathogenese der Pigmentierungen und Entfärbungen der Haut. Nach einem in der Sektion für Dermatologie des X. internat. mediz. Kongresses gehaltenen Vortrage. Wiener medicin. Blätter. Jahrgang 14, Nr. 13, S. 193, Nr. 14, Seite 213.

Dasselbe: Archiv für Dermatologie und Syph., XXIII. Jahrg., S. 191.

5. Jarisch, Über die Anatomie und Entwicklung des Oberhautpigmentes beim Frosche. 1 Tafel. Arch. f. Dermatolog. u. Syphilis, Jahrg. XXIII, S. 559.
6. Halpern, J., Über das Verhalten des Pigmentes in der Oberhaut des Menschen. Archiv f. Dermatologie und Syphil., XXIII. Jahrg., S. 887.
7. Jarisch, Zur Anatomie und Herkunft des Oberhaut- und Haarpigmentes beim Menschen und den Säugetieren. 1 Taf. Ergänzungshefte zum Arch. für Dermatologie und Syphilis, Heft 2, S. 35.
8. Rieke, A., Über die Formen und Entwicklung der Pigmentzellen der Chorioidea. Gräfe's Arch. f. Ophthalm., Bd. 37, I. Abt., S. 62.
9. Thomson, A., Note on the Skin and Skalp of the Negro-Foetus. 1 Pl. Journ. of anat. and physiol., Vol XXV, N. S., Vol V. P. II, S. 282.

10. Eigenmann, C. H., On the Genesis of the Chromatophores in Fishes. Notes from the San Diego Biol. Labor. American. Naturalist. Vol. XXV, Febr., Nr. 291, Seite 112, 4 Pl.
Entstehen aus dem Mesoblast, was nicht neu ist.
11. Plüschkow, J., Beiträge zur Histologie der Haut etc., Russisch. (S. Anatom. Anz., VI. Jahrg., Nr. 9, 10, S. 244).
Pigment, Eleidin.
12. Ornstein, B., Silberfarbiges Haar. Verhandl. der Berliner Ges. für Anthropologie, Ethnol. u. Urgesch., Jahrg. 23, Heft 3, S. 347.
Nichts wesentliches.
13. Selhorsf, S. B., Über das Keratohyalin und den Fettgehalt der Haut. Inaug.-Diss., Berlin 1890. (Unter Leitung von Dr. M. Friedländer).
14. Grote, G., Über die Glandulae anales des Kaninchens. Diss. Königsberg, 1891. 1 Tfl., 30 S.
Gehören der äusseren Haut an und sind vielleicht als modifizierte Schweissdrüsen anzusehen, obwohl solche sonst beim Kaninchen nicht vorkommen.
15. Seeck, Oskar, Über die Hautdrüsen einiger Amphibien. Dorpat, Karow, 1 Tafel, Inaug.-Diss.
16. Garcia, A., Beiträge zur Kenntnis des Haarwechsels bei menschlichen Embryonen und Neugeborenen. Schwalbe's Morphol. Arbeiten, Bd. I, Heft 2, S. 136.
17. Giovannini, S., Des altérations des follicules dans la dépilation et du mode de régénération des poils arrachés. Archives italiennes de biologie, Tome XV, Fasc. 1, S. 50.
18. Reeker, H., Eine Nachlese zu Erdl's und Waldeyer's Untersuchungen über die Haare. 19. Jahresber. der westfäl. Ges. f. Kunst und Wissenschaft für 1890. Münster 1891, S. 67.
Mir nicht zugänglich.
19. Ficalbi, E., Sulla architettura istologica di alcuni peli degli uccelli con considerazioni sulla filogenia dei peli e delle penne. Atti della società toscana di scienze naturali. Vol XI, S. 227, 1 Tfl.
„Non si tratta nel tegumento degli uccelli mai dunque di peli nel senso stretto e proprio della parola“.
20. Schuberg, A., Über den Bau und die Funktion der Haftapparate des Laubfrosches. 2 Tfl. Arbeiten a. d. zool.-zootom. Institut, Würzburg, Bd. 10, S. 57.
Spitze Fortsätze der untersten Epidermiszellenlage hängen mit den protoplasmatischen Ausläufern der verästelten Bindegewebszellen der darunter liegenden Cutisschichte zusammen; die Ausläufer der Epidermis- und Bindegewebszellen bilden mit einander gewissermassen ein zusammenhängendes Netzwerk — (Sehr seltsam!).
21. Schmidt, M. B., Über die Altersveränderungen der elastischen Fasern in der Haut. Arch. f. pathol. Anat. u. Phys., Bd. 125, S. 239.
Die Fasern quellen hyalin und erfahren an umschriebenen Stellen schollige Auftreibungen. Unter Schwund des Bindegewebes können unter Confluenz der Fasern grössere homogene Bezirke in der Haut entstehen.
22. Gastreich, J., Die Durchsichtigkeit der menschlichen Haut. Inaugural-Dissertation, Erlangen, 14 S.
Blau und dunkelblaurot schimmern bei einer Hautdicke von $1\frac{3}{4}$ — $1\frac{1}{2}$ mm eben durch, hellrot schimmert bis $\frac{1}{2}$ mm rötlich, bis $1\frac{1}{4}$ matt bläulich. Dunkelrot erscheint bis $\frac{1}{4}$ mm in seiner Farbe, bis $1\frac{1}{2}$ mm eben bläulich, braun und gelb schimmern bis $\frac{1}{2}$ mm durch.
23. Löwy, J., Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Oberhaut. Arch. für mikrosk. Anatomie, Bd. 57, S. 159.

24. Kromayer, Lymphbahnen und Lymphcirkulation der Haut. Monatshefte f. prakt. Dermatologie, Bd. XIII, Nr. 9, S. 359.
25. Galton, F., The patterns in thumb and finger marks; on their arrangement into naturally distinct classes, the permanence of the papillary ridges that make them and the resemblance of their classes to ordinary genera. Proceedings of the royal Soc. Vol XLVIII, S. 455.
26. Webster, J. C., The nerve-endings in the Labia minora and Clitoris with spezial reference to the pathology of Pruritus vulvae. The Edingburgh medic. Journal No. CDXXXIII, July, S. 35.
27. Pianese, G., La natura della clava centrale e le diverse forme di terminazione della fibra nervosa ne' corpuscoli Pacini-Vater del mesentere del gatto ricercate con l' iniezione nell' animale vivente della soluzione di bleu di metilene. Giorn. internaz. d. science mediche. 1890, N. Ser. T. XII, S. 911.
28. Dogiel, A. S., Die Nervenendigungen in Tastkörperchen. Archiv für Anatomie und Phys., Anatom. Abt. 1891, II. und III. Heft, S. 182.
29. Dogiel, A. S., Die Nerven der Hornhaut des Menschen. Westnik, Oftalmologii. Jan. Febr.
30. Dogiel, A. S., Die Nervenendkörperchen (Endkolben W. Krause) in der Cornea und Conjunctiva bulbi des Menschen. 2 Tfl. Archiv für mikr. Anat., Bd. 37, S. 602.
31. Williams, W. R., Polymastism with special Reference to Mammae erratae and the Development of Neoplasms from supernumerary mammary structures. Journ. of anat. and physiol. Vol. XXV, N. S., Vol. V, P. II, S. 225.
32. Bardeleben, K., Die Häufigkeit überzähliger Brustwarzen (Hyperthelie), bes. beim Manne. Verhandl. 5. Versamml. d. anat. Gesellsch. 1891, S. 247.
33. Evelt, E., Ein Fall von Polymastie beim Mann. A. d. path. Institut München. 1 Tfl. Archiv f. Anthropol. Bd. 20, S. 105.
34. Natalucci, G., Polythelia. Raccoglitore medic. Forli. 1891. Ser. 5, Vol. XI, S. 226.
Hat mir nicht vorgelegen.
35. Kuroiwa, T., On the Polythelie. Sci-i-Kwai Medical Journal, Tokyo 1891, Vol. X, S. 156.
36. Williams, W. B., Mammary variations per defectum. Journ. of anat. and physiol. Vol. XXV, N. Ser. Vol. V, P. III, S. 304.
37. Ribbert, Über die Regeneration der Mamilla nebst Bemerkungen über ihre Entwicklung. 1 Taf. Archiv für mikrosk. Anatomie, Bd. 37, S. 139.
Diese Arbeit sei hier nur erwähnt, ihre Besprechung gehört in ein anderes Referat.

Kromayer's (1) Vorschlag zu einer neuen Einteilung der Haut geht von der Thatsache aus, dass Epidermis und äusserster Teil der Cutis funktionell zusammengehören. Er sagt, dass die Beziehungen dieser Teile unter einander dieselben seien, wie die der parenchymatösen Organe. Aus diesem Grund nennt er sie „Parenchymhaut“, zugleich aber auch, „um deutlich auszudrücken, dass in derselben zwei Bestandteile sind (Parenchym und Haut)“. Dieser letztere Satz ist mir ganz unverständlich geblieben. Das, was man Papillarkörper zu nennen pflegt, möchte Kromayer lieber mit dem Ausdruck „Cutis vasculosa“ bezeichnen, da die Papillen an vielen Teilen fehlen. Mit Recht hebt er scharf hervor, dass dieser Teil der Haut nicht nur viele Blut- und Lymphgefässe hat, sondern dass dieselben auch bis zu einem gewissen Grad in sich abge-

geschlossen sind. Auch die Regenerationskraft dieser zu oberst gelegenen Teile ist nach Kromayer so gross, dass Narben erst dann entstehen, wenn die tieferen Schichten der Kutis verletzt sind.

Er unterscheidet somit

1. Parenchymhaut
 - a) Epidermis,
 - b) Cutis vasculosa.
2. Cutis propria.
3. Subkutanes Bindegewebe.

In der Anatomie der Haut steht schon seit Jahren die Herkunft des Pigmentes der Epidermis im Mittelpunkt des Interesses. In der That knüpft sich auch die Behandlung von Fragen allgemeiner Art an eine Lösung dieser speziellen Frage. Früher war man der Ansicht, dass das Pigment an Ort und Stelle in den Epidermiszellen entstehe; nachdem man aber in der Epidermis aller daraufhin untersuchter Wirbeltiere, auch des Menschen, verästelte Zellen gefunden hatte, welche man als Wanderzellen deutete, glaubte man die Sache anders auffassen zu sollen, und neigte der Annahme zu, dass man in ihnen die Transportmittel gefunden habe, welche vom Corium her das Pigment heranholen und den Epidermiszellen abgeben. Am extremsten sprach sich Aeby (1885) aus, welcher dem Epithel die Fähigkeit, Pigment zu bilden, gänzlich absprach und nur eine Einwanderung pigmentbeladener Wanderzellen zuliess. Die späteren Untersucher gehen keineswegs alle so weit und ohne eine genaue Litteraturübersicht geben zu wollen, welche man übrigens in Halpern's (6) Arbeit findet, sei nur Kölliker's Äusserung über den Gegenstand in seiner Gewebelehre (1889) reproduziert. Er sagt S. 202: „Allem diesem zufolge scheint es sich in der That als richtig herauszustellen, dass in vielen pigmentierten Oberhautgebilden die Farbkörnchen nicht selbständig entstehen, sondern durch gefärbte Bindegewebskörperchen eingeführt werden. Immerhin möchte ich, so lange als nicht noch ausgedehntere Untersuchungen vorliegen, den Satz von Aeby nicht unterschreiben, dass im Epithel niemals Pigment gebildet werde.“ Wie sehr die interessante Frage die Gelehrten beschäftigt, geht daraus hervor, dass dieselbe auf Caspary's Anregung in der dermatologischen Abteilung des internationalen Kongresses zu Berlin als Thema zur Besprechung aufgestellt wurde. Diese Besprechung ist wohl auch der Grund, warum die Frage im letzten Jahr von Seite der praktischen Dermatologen eine eingehendere Behandlung erfuhr. Caspary (3) und Kaposi (4) nehmen eine vermittelnde Stellung ein. Der erstere sieht bei Addison'scher Krankheit allerdings, wie er sagt, direkt eine Einwanderung verästelter Zellen aus dem Korium in die Epi-

dermis, in anderen Fällen gelang ihm dies nicht, trotzdem, dass die Epithelzellen selbst reichlich Pigment enthielten, er glaubt also, dass doch wohl die basalen Epithelzellen die Fähigkeit besitzen dürften, selbständig Pigment zu erzeugen.

In Kaposi's Arbeit, welche keine eigenen histologischen Untersuchungen enthält, sind die reichen praktischen Erfahrungen des Autors geschickt dazu verwandt, um zu beweisen, dass die grössere oder geringere Blutzufuhr zur Haut von ausschlaggebendem Einfluss auf die Entstehung des Pigmentes ist, dass also dasselbe hämatogen genannt werden muss. Auf welche Art der Blutfarbstoff in die Epithelzellen gelangt, darüber spricht sich Kaposi nicht aus. Es ist ihm aber nicht möglich, alle seine klinischen Beobachtungen in so einfacher Art zu erklären, er wird vielmehr darauf hingeführt, dass nicht aller Farbstoff dem Blut entstammt, sondern dass auch eine farbstoffbildende Fähigkeit der basalen Retezellen angenommen werden muss. Abgesehen von pathologischen Fällen scheint ihm schon für die normale Pigmentation die Erklärung durch rein hämatogene Entstehung des Pigmentes lückenhaft, da dort gar keine oder nur äusserst spärliche Chromatophoren zu finden sind, welche man als Transportmittel für das Pigment ansehen könne. Was den Pigmenteschwund anlangt, der bei gewissen Krankheiten beobachtet wird, so erklären manche Bilder, dass der Farbstoff durch Zellen und den stets wirkenden Lymphstrom verschleppt werden. Mit solchen Annahmen aber kommt man durchaus nicht zum Ziel bei Vitiligo, dem Altersergrauen, dem Albinismus und den hereditären Pigmentosen. Hier weiss der Autor eine Menge von Gründen anzuführen, welche ihn zwingen, an eine farbstoffbildende Funktion der Retezellen selbst zu denken, die vorhanden, resp. verloren gegangen ist.

Im Gegensatz zu diesen beiden vermittelnden Arbeiten stehen die von Halpern (6) und Jarisch (5 und 7), welche die beiden Extreme vertreten. Der erstere steht ganz auf Äby's Standpunkt und erlangt die Vorstellung, dass die Retezellen 1. durch Zerfliessen der Wanderzellen und ihrer Ausläufer, und 2. durch Aufnahme von Teilen des Protoplasmas dieser Zellen, vielleicht sogar ein Verschmelzen ganzer Zellen mit Epidermiszellen ihr Pigment aufnehmen. Diese Vorstellung erinnert sehr an die Angaben von Karg (1888), unter den Histologen dürften den zweiten Satz wohl nur sehr wenig annehmen, ohne dass ihnen noch weitere, ganz unzweideutige Beweise geliefert werden.

Jarisch studiert in seiner ersten Arbeit das Pigment der Froschhaut, in der zweiten das der Säugetiere und des Menschen. Er giebt an, dass das Pigment der Froschhaut nicht dem Blutfarbstoff entstamme, und dass

bei Larven wie beim ausgewachsenen Tier das Epithel selbst Pigment erzeuge. Die verzweigten pigmentierten Zellen in der Epidermis hält er nicht für Wanderzellen aus dem Corium, sondern für umgewandelte Epidermiszellen. Sollte sich dies bestätigen, dann wäre die Untersuchung des Pigmentes um ein gutes Stück weiter gerückt¹⁾. In seiner zweiten Arbeit findet er die Befunde an der Ochsenkonjunktiva ganz in Analogie mit dem beim Frosch Beobachteten. „Hier wie dort gehen verzweigte Pigmentzellen aus der Metamorphose von Epithelzellen hervor, hier wie dort bildet sich körniges Pigment unter Verhältnissen, die eine Einschleppung desselben von vornherein ausschliessen.“ Auch beim Haarpigment ist ihm die bisherige Darstellung verdächtig. Wenn er hier auch zu keinem endgültigen Resultat über die Herkunft der Chromatophoren kommt, so stellt er doch den Satz auf, dass das Pigment nicht aus der Haarpapille in die Haarmatrix aufsteigen könne, da man in diesem Falle doch auch pigmenthaltigen Zellen in jener begegnen müsse, was aber niemals geschehe. Giovannini (17) steht ihm gegenüber noch auf dem alten Standpunkt. Bei seinen Studien über die Neubildung von Haaren nach dem Ausreißen findet er, dass pigmentierte Wanderzellen mit dem Erwachen der Kernteilung im Innern des Follikels auftreten. Die thatsächlichen Angaben über ihr Auftreten und ihr Aussehen sind aber so unsicher, dass man sich kein ganz klares Bild machen kann; auch sagt der Verfasser selbst, dass man nicht immer in der Lage sei, sicher zu entscheiden, ob die Pigmentkörperchen in Zellen lägen, oder frei zwischen den Epithelzellen verstreut seien. Dass er in der Papille Pigmentzellen gefunden habe, sagt Giovannini nicht, wohl aber etwas höher oben im Bindegewebe des Follikels. Sie liegen dort meist um die Gefässe. Vielleicht revidiert der Verfasser nach Einsicht in die Arbeiten von Jarisch seine Präparate noch einmal in Bezug auf die Pigmentfrage. Obgleich sie nicht eigentlich hierhergehört, muss doch des Zusammenhanges wegen auch der Arbeit von Rieke (8) Erwähnung gethan werden, welcher die Entstehung des Pigmentes in der Choroidea untersucht. Er erklärt sich durchaus dafür, dass die Bildung an Ort und Stelle, in den vorhandenen Bindegewebszellen vor sich geht, niemals findet er, dass pigmentbeladene Wanderzellen irgend eine Rolle spielen. Auch einen bestimmten Einfluss der Blutgefässe auf die erste Entwicklung des Pigmentes

¹⁾ Jarisch und ebenso Ehrmann (1885) möchte ich in Bezug auf die pigmentierten Hautwarzen des Frosches auf meine Arbeit: Fr. Merkel, Über die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbeltiere, Rostock 1880, S. 108 hinweisen, wo Genaueres über ihre Bedeutung zu finden ist.

vermag er nicht zu erkennen. „Die Pigmentzellen sind vielleicht kontraktile, wodurch einerseits die mannigfachen Formen ihre Erklärung finden würden, andererseits zum Teil wenigstens die später häufig zu beobachtenden isolierten pigmentierten Ausläufer, die ihren Zusammenhang mit der Mutterzelle verloren haben.“

Erwähnt sei, dass Thomson (9) behauptet, bei gefärbten Rassen — er untersuchte besonders einen 5monatlichen Negerfötus — liege das Pigment in den tiefsten Schichten der Haarwurzelscheide, nicht in Chromatophoren eingeschlossen, sondern frei zwischen den Retezellen. — Die alte Streitfrage, ob die Negerkinder schwarz oder weiss geboren würden, beantwortet er, wie Morison (1889) dahin, dass das Pigment deutlich nachzuweisen sei.

Die vorhandenen, schroffen Gegensätze scheinen mir mit den bisher üblichen Untersuchungsmethoden wohl kaum ausgeglichen werden zu können. Wenn der eine Beobachter sagt, die Chromatophoren wandern bestimmt von innen nach aussen, ein anderer vielleicht, sie wandern sicher von aussen nach innen, so kann keiner eines Irrtums überführt werden, so lange man fixierte Zellen auf Schnitten untersucht. Da es aber wohl niemals möglich sein wird, sie auf der Wanderung selbst zu beobachten, so muss man in anderer Weise vorgehen. Man wird sich der Aufgabe nicht entziehen können, die chemische Zusammensetzung des Pigmentes, seine Vorstufen und die Erscheinungen bei seinem Verschwinden näher zu studieren. Man darf die Körnchen nicht als unveränderliche Gebilde, wie etwa Tuschekörnchen ansehen, sondern muss sie im Zusammenhang mit dem ganzen Stoffwechsel betrachten. Anfänge dazu sind auch für das Hautpigment schon gemacht (vergl. z. B. Mertsching 1889), doch reichen die bisherigen Untersuchungen noch nicht aus; für Pigmente an anderen Körperstellen ist in der Arbeit von Maas (1889), welcher nachweist, dass dasselbe einmal dem Blut, ein andermal aber dem Fett entstammt, ein guter Schritt vorwärts gethan.

In Bezug auf die Keratohyalinfrage, welche mit der Pigmentfrage mancherlei Berührungspunkte hat, entscheidet sich Selhorst (13) dahin, dass dasselbe in der That zur Verhornung in nächster Beziehung steht. An normaler, wie pathologischer Haut konnte er überall die Menge der Keratohyalinkörnchen, in geradem Verhältnis zum Verhornungsgrade stehend, finden. In umgekehrtem Verhältnis zur Keratohyalinmenge steht dagegen die Menge des in der Epidermis enthaltenen Fettes. Dieses letztere erklärt er nach der von ihm ausgeführten Essigsäureanhydrid-Schwefelsäurereaktion für Lanolin. Er hält dasselbe für ein Produkt des Zellprotoplasmas, das Keratohyalin für ein solches des Zellkernes.

Die Arbeiten, welche die Derivate der Epidermisdrüsen und Haare behandeln, sind nicht eben zahlreich. Was die Drüsen anlangt, so ist hier nur einer Arbeit Erwähnung zu thun, der von Seeck (15). Dieselbe behandelt zwar die Hautdrüsen von Amphibien, interessiert hier aber deshalb, weil sie sich unter anderem mit den Spindelzellen beschäftigt, welche unter den Drüsenepithelien liegen. Viele halten sie für Muskelzellen. Da ihre Abstammung vom äusseren Keimblatt unzweifelhaft ist, so wäre damit ein Fall gegeben, in welchem dieses fähig wäre, Gebilde zu erzeugen, welche sonst allenthalben nur vom mittleren Keimblatt geliefert werden. Seeck deutet sie anders; er sieht in ihnen Ersatzzellen für die bei der Sekretion zu Grunde gehenden Drüsenzellen. Ihre Spindelform erklärt er für unerheblich.

Was die Haare betrifft, so ist die ausgedehnteste Arbeit die von Garcia (16), welche den Haarwechsel bei Embryonen und Neugeborenen behandelt. Die Methode ist etwas einseitig, Müller'sche Lösung, Alaunkarmin, Paraffineinbettung, Serienschritte. Hätte der Verfasser auch Gebrauch von Anilinfarben gemacht, so hätte er eine Anzahl schwächerer Punkte zweifellos mit stärkeren Stützen versehen können. Es giebt wohl kaum ein Körpergebilde, welches sich besser für die reiche Skala der Teerfarben eignet, wie Haar und Haarbalg. Am meisten interessiert des Verfassers Auseinandersetzung über die Vorgänge bei der Ausstossung des mit seiner Wurzel zu einem Kolben geschlossenen Haares. Wenn die produktive Thätigkeit der die Papille deckenden Matrixzellen erlischt, bilden die auf dem Gipfel befindlichen noch neue Elemente, welche sich nicht mehr in Haarsubstanz umwandeln, sondern einen Cylinder herstellen, der das Haar von der Papille abhebt. Endlich hört die Neubildung von Zellen gänzlich auf, die vorhandenen vergrössern sich jedoch noch etwas, so dass sich also der Cylinder im ganzen doch noch ein wenig verlängert. Dann aber schrumpfen die Zellen des Cylinders ein und die Vorschübung des Haarkolbens geschieht jetzt durch Zellwucherung in der äusseren Wurzelscheide, während die innere schon etwas früher, schneller wie das Haar selbst, emporgestiegen ist.

Bezüglich der Neubildung des jungen Haares schliesst sich der Verfasser denen an, welche dasselbe von der Papille des alten Haares ableiten (Unna, v. Ebner, Kölliker). „Die Atrophie des epithelialen Cylinders schreitet weiter fort, die Papille mit sich nach oben schleppend, bis dieselbe das untere Ende der produktiven Region erreicht hat. Ist die Papille bis an diese Stelle gelangt, so umgiebt die äussere Wurzelscheide ihre Kuppe mit aktiven Cylinderepithelzellen und der Boden des jungen Haares ist entstanden.“

Giovannini (17) studiert ebenfalls die Neubildung des Haares, aber nicht unter normalen Umständen, sondern nach dem Ausreissen. Sein Material ist insofern durchaus einwandfrei, als er gesunden Menschen die Stückchen Kopfhaut, an welchen experimentiert wurde, ausschnitt und sogleich mit Flemming'scher Mischung fixierte. Es wurden dann Querschnitte angefertigt und diese in Methylviolett gefärbt. Seine Resultate sind in einer langen Reihe von Publikationen mitgeteilt¹⁾, unter welchen die im Arch. de biol. de Gand (Bd. 10) und im Arch. f. mikr. Anat. (Bd. 36) die ausführlichsten und langatmigsten sind. Das Ausreissen nimmt weder die ganze epitheliale Wurzelscheide fort (Köl liker), noch lässt das Haar nennenswerte Mengen freien Pigmentes (Werthheim) zurück. Die Neubildung beginnt sehr spät, 41—72 Tage nach der Entfernung des Haares; und zwar treten zuerst Mitosen in der zurückgebliebenen epithelialen Wurzelscheide oberhalb der Papille auf, welche sich dann weiter nach unten bis zum Gipfel dieser letzteren ausbreiten. Interessant ist die Beobachtung, dass ganz gleichzeitig mit dem Epithel auch der bindegewebige Haarbalg sich regt, und wenn die Mitosen die Papille erreicht haben, bedeckt diese ihren Gipfel mit einer Schichte jungen Bindegewebes. Der Verfasser lässt demnach eine neue Papille auf der Basis der alten entstehen. Allmählich erheben sich die Zellen, welche das neue Haar bilden sollen, als Kegel mit leicht welliger Oberfläche auf der Papille und es werden die ersten Spuren der Henle'schen und Huxley'schen Schichte bemerklich. Nun widmet der Verfasser den verschiedenen Phasen der Verhornung in der epithelialen Wurzelscheide sowohl wie am Haar selbst ein sehr genaues Studium und führt auch eine Anzahl neuer Namen ein, ohne welche es nun einmal nicht abgeht. Er fasst die sich abspielenden Vorgänge rein mechanisch auf und lässt die Verhornung durch Druck der einzelnen epithelialen Schichten auf einander zu stande kommen. Das Haar mark hat keine besondere Matrix, die in der Achse des Haares gelegenen Zellen, welche an sich den Rindenzellen gleich sind, machen nur ihrer centralen Lage wegen den Prozess der Verhornung langsamer und unvollständiger durch als die peripherisch gelegenen. Ich meine aber, dass gerade sie den stärksten Seitendruck auszuhalten hätten. Und wie soll man sich bei einer solchen Drucktheorie die Verhornung der freien Epidermisfläche erklären?

Das Verhältnis von Epidermis und Cutis macht Löwy (23) zum

¹⁾ Wie wenig Giovannini sein Licht unter den Scheffel stellt, beweist, dass er seit 1887 über denselben Gegenstand, so viel ich zähle, an sieben verschiedenen Stellen publiziert hat.

Gegenstand einer Untersuchung. Er arbeitet in Blaschko's Laboratorium und mit dessen Methoden und man darf seine Arbeit als eine Ergänzung von der seines Lehrers (1887) auffassen. Er zieht die durch Maceration in Säuren erweichte Epidermis ab und studiert deren Unterfläche, sowie die entsprechende Oberfläche des Coriums. Selbstverständlich muss dabei am meisten in Bezug auf das Relief der Cutisoberfläche herauskommen, von welcher die ihr aufsitzende Epidermis nur das Negativ darstellt, und man kann als das bemerkenswerteste Resultat der Untersuchung anführen, dass Leisten und Papillen der Haut über den ganzen Körper hin ganz den gleichen Verlauf haben, wie die Bindegewebsfasern, es stimmt daher die Spaltbarkeitsrichtung der Haut ebenfalls mit deren Verlauf überein. Nur an den Lippen ist gerade das umgekehrte Verhältnis vorhanden. Die Gründe für diese auffallende Thatsache sind dem Verfasser noch nicht klar.

Die Lymphbahnen des Coriums untersucht Kromayer (24), wobei er bestrebt ist, aus seinen anatomischen Beobachtungen sogleich die praktischen Folgerungen zu ziehen. „Sowie die Pars papillaris eigene Arterien und Venen, also ein eigenes in sich abgeschlossenes Blutgefäßsystem besitzt, so besitzt es auch ein eigenes Lymphgefäßsystem. Dasselbe sammelt die Lymphe aus den Gewebsspalten und steht nur durch wenige Gefäße, welche die Cutis durchsetzen mit den tiefen Stämmen in Verbindung; sie haben nicht die Fähigkeit, eine etwas stärkere Transsudation aus den Blutgefäßen durch stärkeren Abfluss der Lymphe auszugleichen. Der Lymphstrom in der Haut selbst ist augenscheinlich ein ganz geringer. Bei Kindern lassen sich die Lymphgefäße besser injizieren, als bei Erwachsenen. „Das oberflächliche Lymphkapillarnetz ist meines Erachtens einer der Hauptwege, auf welchem sich besonders die entzündlichen Krankheiten der Haut verbreiten. In ihm liegt der Grund, warum die meisten Hautkrankheiten oberflächliche bleiben und nicht in die Tiefe sich ausdehnen.“ Erwähnt muss noch werden, dass Kromayer den Wandungen der Lymphkapillaren zahlreiche derbe elastische Fasern angelagert findet.

Zum Schluss sei der Mitteilung von Galton (25) mit einigen Worten gedacht, welcher die auf der Fingerbeere sichtbaren Leisten, die, wie bekannt, durch die Stellung der Papillen erzeugt werden, studiert. Über dem Gelenk der letzten Phalanx laufen sie quer, an der Spitze machen sie parallel dem Nagel Bogen, der Raum zwischen beiden Systemen wird von gekrümmten Zügen eingenommen. Es giebt überhaupt nur neun Möglichkeiten der Zeichnung und alle lassen sich auf eine Primärform zurückführen. Die Zeichnung ist sehr beständig, wie dadurch erwiesen

wird, dass Fingerabdrücke, welche in Zwischenräumen von 9 und 30 Jahren bei ein und derselben Person gemacht wurden, identisch waren.

Bezüglich der Erforschung der Tastnervenendigungen ist ein gewisser Stillstand eingetreten, obgleich noch mancherlei zu thun wäre, wie die Abhandlung von Webster (26) zeigt, aus welcher hervorgeht, dass über deren Bau die Ansichten noch wenig geklärt sind. Diese Arbeit behandelt übrigens denselben nicht näher, sondern beschäftigt sich nur mit der Verteilung der verschiedenen Endorgane in den Nymphen und der Clitoris, welche der Autor auf Serienschnitten untersucht. Pianese (27) dagegen studiert mit Hilfe der Ehrlich'schen Methylenblaumethode den Bau der Vater-Pacinischen Körperchen bei Säugetieren, hauptsächlich am Katzenmesenterium. Er injiziert dem lebenden Tier Methylenblau, welches in Hydrocelenflüssigkeit gelöst ist, wartet die Färbung der Nerven ab und untersucht die frischen Präparate. Über den Achsencylinder wird uns nichts Neues gesagt; er ist längsstreifig, leicht abgeplattet und löst sich zuletzt in Fibrillen auf, welche knöpfchenförmig endigen. Begrenzt ist er von einem deutlichen doppelten Kontur. Der aus einer zart granulierten Substanz bestehende Innenkolben ist eine direkte Fortsetzung der Markscheide. Er ist umgeben von der Schwann'schen Scheide, welche ihn in seiner ganzen Länge bedeckt. Ich möchte glauben, dass der Verfasser in Bezug auf die Struktur des Innenkolbens weniger weit gekommen ist, als seine Vorgänger. Auch Dogiel (28) studiert die Vater-Pacinischen Körperchen, und zwar am Entenschnabel. Dieselben sind mit einer Endverdickung des Achsencylinders versehen, welche aus einem Bündelchen kurzer, zuweilen umgebogener Fäden besteht, zwischen die sich eine gewisse Menge schwachkörniger Substanz einlagert. „Somit werden die Beobachtungen von Grandry, Merkel, Retzius und anderen Forschern fast vollständig bestätigt.“ Bezüglich der von Grandry entdeckten, von mir zuerst genauer beschriebenen Tastkörperchen des Entenschnabels wird bestätigt, dass der Achsencylinder zwischen den Zellen derselben in eine Scheibe übergeht, doch umkreist er nach Dogiel's Darstellung nur deren Rand. „Das ist der Grund, warum der Rand einer jeden Scheibe ziemlich dick in longitudinaler Richtung gestreift und ebenso intensiv gefärbt erscheint, wie die Fibrillen, die den Achsencylinder der Nervenfasern ausmachen. Im übrigen besteht die Scheibe wahrscheinlich ganz aus der interfibrillären Substanz der Achsencylinder. Was die Zellen der Tastkörperchen anlangt, so scheinen ihm dieselben ohne unmittelbare Verbindung mit den nervösen Scheiben zu sein, und nur deren Fläche dicht anzuliegen. Dogiel kommt demnach also eigentlich dahin, die wirkliche Nervenendigung noch weiter einzuschränken, als dies schon bisher geschehen

ist. Ich sehe davon ab, dass man von einer Verdickung des Randes der Scheibe niemals etwas sehen kann, auch an des Verfassers Bildern nicht, und betrachte nur den Zusammenhang zwischen den einzelnen Teilen des kleinen Tastapparates. Ich muss trotz aller Einwände dabei bleiben, dass die Zellen der Tastkörperchen die eigentlichen Endorgane sind. Sie verhalten sich ihrer Herkunft nach ganz ebenso, wie die Zellen anderer Sinnesorgane, sie stammen aus dem äusseren Keimblatt und erhalten durch den Zusammentritt mit Nerven ihre ganze eigenartige, von der ursprünglichen Form abweichende Gestalt und Struktur. Was die letztere anlangt, so ist in meiner Monographie über Tastorgane (1880) bereits ausgeführt, dass die Zellen auf der Profilansicht eine deutliche Längsstreifung zeigen, welche genau soweit seitlich reicht, wie die Platte des Achsencylinders, dass also zwischen beiden ein deutlicher topographischer Zusammenhang besteht. Wollte man diesen Zellen ihre Bedeutung als nervöse Endorgane absprechen, dann dürfte man auch die Haarzellen in den Ampullen und Säckchen des Gehörorgans, die Geschmackszellen u. dgl., welche sich zu den herantretenden Nervenfasern genau ebenso verhalten, wie die Tastzellen, nicht als nervöse Endzellen ansehen. Ob dabei ein Zusammenfliessen von Achsencylinder und Zelle oder eine Verlötung beider vorhanden ist, scheint mir im Grunde ganz gleichgiltig zu sein, ebenso wie es für die Wirkung eines elektrischen Apparates gleichgiltig ist, ob die Drähte eine ununterbrochene Kontinuität bilden, oder durch Klemmschrauben verbunden sind. Die neueren Forschungen über das Centralnervensystem scheinen überdies zu beweisen, dass ein Zusammenhang durch Kontiguität auch dort als Regel angesehen werden muss. Das Eintreten oder Ausbleiben der Methylenblau-Reaktion beweist für diese Fragen gar nichts und nichts ist verkehrter als die dogmatische Annahme, der man leider nicht selten begegnet, dass alles, was sich färbt, nervös sei, und alles, was sich nicht färbt, mit Nerven nichts zu thun habe. Tastzellen und Achsencylinder stammen ursprünglich aus verschiedenen entwicklungsgeschichtlichen Quellen, die ersteren aus der äusseren Haut, der letztere vom Centralnervensystem; warum sollen sie sich nicht trotz ihrer Zusammengehörigkeit verschieden gegen Reagentien verhalten können? So vortrefflich und schätzenswert also die Methylenblaufärbung ist, so grosse Resultate wir von ihrer Anwendung schon erlangt haben und noch erhoffen dürfen, so können wir doch von ihr ebensowenig, wie von einer anderen anatomischen Methode das alleinige Heil erwarten und nur eine sorgfältige Vergleichung der in verschiedenster Art gewonnenen Bilder wird uns schliesslich die volle Wahrheit kennen lehren.

In einer Arbeit über die Nervenkörperchen der Conjunctiva (30)

spricht sich Dogiel, dem eine grosse Erfahrung in der Methylenblau-methode zur Seite steht, selbst dahin aus, dass man die Bilder mit grosser Vorsicht zu beurteilen habe, da man nur schwer sagen könne, wann der richtige Moment für die Fixierung eingetreten sei. In dieser Arbeit werden in aller Stille wieder die altherwürdigen Endschlingen eingeführt, mit welchen vor fünfzig Jahren alle Nerven endigten. Die Fasern bilden einen Knäuel, in dem sie aber nicht etwa frei endigen, sondern von dem wieder Fäserchen abgehen, die in andere Endkörperchen eindringen und hier auf's neue an der Bildung von Knäueln teilnehmen. Der Verfasser wird Mühe haben, seiner Meinung Geltung zu verschaffen, welche so wenig mit unseren neueren Anschauungen über die Anatomie der Nervenendigungen harmoniert, um so mehr, als er in der benachbarten Hornhaut eine Endigung von Nerven in eigentümlichen Endplättchen ohne Schlingenbildung beschreibt.

Obgleich die Brustdrüsen ganz in die Reihe der übrigen Drüsen der Haut gehören, so beanspruchen sie doch anderseits eine solche Ausnahmestellung unter den Drüsen, dass es gerechtfertigt scheint, sie als besonderen Anhang an den Schluss des Referates über die Haut zu stellen. In diesem Jahre hat die normale Anatomie der Mamma keine Bearbeitung erfahren, dagegen sind die Anomalien mehrfach Gegenstand der Behandlung gewesen. Williams (31) veröffentlicht über Polymastie eine monographische Arbeit, welche die erste derartige von Leichtenstern (1878) in mehrfacher Hinsicht ergänzt und einige neue Gesichtspunkte bringt. Er glaubt annehmen zu sollen, dass eine Brustdrüse trotz der mehrfachen Mündungen von Milchgängen auf der Spitze der Papille doch immer als Homologon einer einzigen Talgdrüse anzusehen sei.

Die Brustwarzen fehlen den Monotremen und sind auch in frühen Entwicklungsstadien höher stehender Tiere noch nicht vorhanden. Dieser Zustand kann während des ganzen Lebens persistieren. Der Ort, an welchem die Brustdrüsen stehen, ist bei den tiefstehenden Säugern die Inguinalgegend; sie schieben sich im Laufe der phylogenetischen Entwicklung mehr und mehr nach oben, bis sie bei den höchsten Tieren in der Pektoralgegend anlangen. Die Zahl der Brustdrüsen unserer Voreltern war sieben, von welchen drei ober, drei unter der jetzigen Mamma standen. Es wird von der Stellung derselben eine Zeichnung beigegeben.

Bardeleben (32) spricht sich ebenfalls dahin aus, dass sie in zwei nach unten konvergierenden Reihen von der Achselhöhle aus bis zur Inguinalgegend hin gelegen seien, was mit dieser Zeichnung stimmt, nur lässt Williams dieselben schon etwa in der Mitte des Bauches endigen. Dieser Gelehrte erklärt die Brustdrüsen für ursprüngliche Segmentalorgane.

Die überzähligen Drüsen stehen nur sehr selten über den normalen, meist darunter und dann meist nicht sehr weit unter ihnen. Auch das Vorkommen am Bauch ist ein recht seltenes.

Bardeleben (32), welchem 151 Fälle von überzähligen Warzen zu Gebote standen, fand dieselben sämtlich unter den normalen stehen. An anderen Stellen, als an der Bauchseite des Körpers finden sich accessorische Brustdrüsen ganz ausserordentlich selten (*Mammae erraticae*) und Williams glaubt, dass eine ganze Anzahl von Fällen einer strengeren Kritik nicht Stand halten. Er betrachtet die *Mammae erraticae* ebenfalls nur als Rückschlag zu einer besonders frühen Stufe, wenn sie in der Nähe des Akromion oder anderseits in den Schamlippen vorkommen, oder wenn sie unpaarig in der Mittellinie von Brust und Bauch stehen. Den Schluss von Williams' Arbeit bilden Bemerkungen über die nicht geringe Häufigkeit von Neubildungen in accessorischen Brustdrüsen.

Unter 2430 Mann, welche bei der Aushebung untersucht wurden, fanden sich, wie Bardeleben berichtet, in 6,21% überzählige Brustwarzen vor, eine unerwartet grosse Zahl. Evelt (32) beschreibt einen Fall von überzähligen Warzen, der nichts Auffallendes bietet.

In einer zweiten Abhandlung bespricht Williams (36) den Mangel der Brustdrüsen und -Warzen, und zwar zuerst den ungemein seltenen Fall, in welchem beide total fehlen, sodann rudimentär entwickelte Drüsen; Fehlen der Warze (*Athelia*), was etwas häufiger vorkommt, und vorzeitige Involution. Mehrfach wurde bei den erwähnten Missbildungen auch eine mangelhafte Entwicklung der unterliegenden Brustmuskulatur beobachtet.

VIIIb.

Sinnesorgane.

Von

Fr. Merkel, Göttingen.

A. Sehorgan.

1. Krotoschin, Al., Anatomischer Beitrag zur Entstehung der Myopie. Archiv für Augenheilkunde, Bd. XXII, S. 393.
2. Stuart, T. P. A., A mode of demonstrating the gross-structure of the Eyeball. Journ. of anat. and physiol. Vol. XXV, N. Ser. Vol. V, P. III, S. 295.
Empfiehlt den „Augenkern“ ausgewachsener Rinder mit starker Prikrokarminlösung zu färben, um Glaskörper, Zonula, Linse gut demonstrieren zu können.
3. Rieke, A., Über die Formen und Entwicklung der Pigmentzellen der Chorioidea. Gräfe's Arch. für Ophthalmol., Bd. 37, I. Abt., S. 62.
4. Hosch, F., Ehrlich's Methylenblaumethode und ihre Anwendung auf das Auge. A. d. anat. Inst. Basel. Archiv für Ophthalmologie, Bd. 37, 1891, Abt. 3, S. 37.
5. Russo, A., Contribuzione alla morfologia dell' occhio della pecora (ovis aries L.) e del bove (bostaurus L.) Note preliminare. 1 Tav. Internat. Monatsschr. f. Anat. und Physiol., Bd. VIII, S. 169.
6. Ziem, Über das Schwellgewebe des Auges. Virchow's Arch. f. pathol. Anat., Bd. 126, S. 467.
7. Ritter, C., Zur Histologie der Zapfen der Fischretina. 1 Tfl. Internat. Monatsschrift f. Anatomie und Physiol., Bd. VIII, 1891, S. 128.
8. Ritter, C., Studien über die Stäbchenschicht der Vögel. 1 Taf. Internat. Monatsschrift für Anat. u. Physiol., Bd. VIII, S. 241.
9. Krause, W., Die Retina. Vorl. Mitt. Internat. Monatsschrift f. Anatomie u. Physiol. Bd. VIII, Heft 9, 10, S. 414.
10. Dogiel, A. S., Über die nervösen Elemente in der Retina des Menschen. I. Mitteilung. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. 38, S. 317.
11. Prokopenko, P., Contribution à l'étude de la structure histologique de la rétine. Travaux de la section méd. de la soc. des sciences expér. Kharkow. Russisch.
12. Martin, P., Zur Entwicklung der Netzhaut bei der Katze. Zeitschrift f. vergl. Augenheilk., Bd. VII, S. 25.

13. Dimmer, F., Die ophthalmoskopischen Lichtreflexe der Netzhaut. Nebst Beiträgen zur norm. Anat. der Netzhaut. Wien, Deuticke VIII, 240 S., 1 Tfl.
14. Gerloff, O., Über die Photographie des Augenhintergrundes. Mit 1 Photographie. Klinische Monatsblätter für Augenheilkunde, Jahrg. XIX, S. 397.
Papille und Centralgefäße sind auf der Photographie ganz scharf sichtbar.
15. Fick, E., Untersuchungen über die Pigmentwanderung in der Netzhaut des Frosches. 2 Tfl. Gräfe's Archiv f. Ophthalmologie, Bd. 37, Abt. 2, S. 1.
16. Szczawinska, W., Contribution à l'étude des yeux de quelques crustacés et recherches expérimentales sur les mouvements du pigment granuleux et des cellules pigmentaires sous influence de la lumière et de l'obscurité dans des yeux des crustacés et des arachnides. 2 Pl. Archives de biologie, Tome X, Fasc. 4, S. 523.
17. Rawitz, B., Über Pigmentverschiebungen im Cephalopodenauge unter dem Einfluss der Dunkelheit. Vorl. Mitt. Zoolog. Anzeiger, Jahrg. XIV, Nr. 363, S. 157.
18. Wickerkiewicz, B., Beitrag zur Kenntnis des Ektropion uveae congenitum. Arch. f. Ophthalmol., Bd. 37, Abt. I, S. 204.
Pigmentlappen, wie sie an der Pupille des Pferdes immer vorkommen. Vielleicht Reste der Pupillarmembran.
19. Schoen, W., Noch einmal: Die Konkavität des vorderen Zonulablattes. Archiv für Augenheilkunde, Bd. XXII, S. 422.
Polemisch. Ohne Interesse für weitere Kreise.
20. Topolanski, A., Über den Bau der Zonula und Umgebung nebst Bemerkungen über das albinotische Auge. (Augenlinik von Fuchs) 2 Tfl., Arch. f. Ophthalmol., Bd. 37, Abt. I, S. 28.
21. Garnier, R. von, Über den normalen und pathologischen Zustand der Zonula Zinnii. Archiv f. Augenheilk., Bd. XXIV, S. 32.
22. Stuart, T. P. A., On the Connexion between the suspensory Ligament of the crystalline lens and the lens capsule. Proceedings of the Royal Soc. Vol. XLIX, N. 298, S. 141.
23. Stuart, T. P. A., On a Membrane lining the Fossa patellaris of the Corpus vitreum. Proceedings of the Royal Soc. Vol. XLIX, No. 298, S. 137.
24. Hirschberg, Über das Auge des Kätzchens. Verhandl. der Berliner physiol. Gesellschaft, XII. Sitzung vom 22. Mai 1891, Archiv für Anatomie und Physiol., Physiol. Abteil., Jahrg. 1891, S. 351.
Zeichnungen des Augenhintergrundes zweier Augen eines Menschen mit Art. hyaloidea.
25. Merian, K., Versuche über die Lymphwege des Auges. Herausgegeben von W. His. Arch. f. Anat. u. Physiol., Anatom. Abt., 1891, S. 109.
26. Staderini, C., Über die Abflusswege des Humor aqueus. Aus dem Labor. von Sattler. Arch. f. Ophthalm., Bd. 37, 1891. Abt. 3, S. 86.
27. Langer, Fr., Beitrag zur normalen Anatomie des menschlichen Auges. „Ist man berechtigt, den Perichoroidealraum und den Tenon'schen Raum als Lymphräume aufzufassen?“ A. d. anat. Institut von Zuckerkandl in Wien. Wiener Sitzungsber. Bd. 99, Abt. III, Okt. 1890, Wien 1891.

In der Diskussion über die Ursachen der Myopie haben in den letzten Jahren besonders Weiss, Stilling und Schmidt-Rimpler das Wort ergriffen. Der erstere nimmt an, dass ein zu kurzer Sehnerv bei den Drehungen des Bulbus an diesem zerzt und ihn verlängert. Nach Stilling sind die Zerrungserscheinungen, welche er auch anerkennt, unabhängig von der Länge des Opticus, es kommt vielmehr auf den steilen, resp. flachen Verlauf der Sehne des M. obliquus superior an, welche

wieder abhängig ist von der Höhe, resp. Niederkeit der Orbita. Schmidt-Rimpler fand bei seinen Messungen der Orbita dies nicht bestätigt und glaubt die Myopie auf sehr verschiedene Ursachen zurückführen zu dürfen. „Sicherlich können sehr verschiedenartige, in der Wirkung und Lage der Augenmuskeln, Kürze des Sehnerven, Resistenzlosigkeit der Sklera u. s. f. liegende, prädisponierende Verhältnisse bei der Entwicklung des Langbaues im jugendlichen Lebensalter eine Rolle spielen.“ Da auch Weiss sich gegen Stillings Annahme ausgesprochen hatte, so war die Position ernstlich gefährdet. Stilling liess deshalb durch Krotoschin (1) die Sache noch einmal untersuchen, welcher denn auch zu dem Resultat kommt, dass er glaubt, mit Bestimmtheit die Behauptung aufrecht erhalten zu können, dass bei hypsiconchen Orbitæ in der Regel keine Kompression des Bulbus und damit auch nicht die Bedingung für die Entstehung der Myopie vorhanden ist. — Die Zukunft wird lehren, ob nunmehr die Stilling'sche Annahme durchdringt.

Was die Augenhäute betrifft, so äussert sich über die Hornhaut nur Dogiel (Haut, 30) in seiner oben citierten Arbeit. Bezüglich der mittleren Augenhaut ist der Untersuchung Rieke's (3) über die Pigmentzellen der Chorioidea zu gedenken, über welche schon oben bei Besprechung der Haut einige Bemerkungen gemacht wurden. Beim Menschen findet er das erste Auftreten von Pigment in der mittleren Augenhaut im siebenten Fötalmonat, doch enthalten keineswegs die Gefässhäute aller Individuen um diese Zeit schon Pigment, es kommen vielmehr im Zeitpunkt von dessen Auftreten ausserordentliche Schwankungen vor. „Bezüglich des Ortes der Entstehung der Pigmentzellen werden die Gegend des hinteren Poles und hier wieder die Suprachorioidea und die äussersten Lamellen der Chorioidea bevorzugt.“ Aus der Arbeit von Russo (5) ist mitzuteilen, dass beim Schaf die cirkulären Fasern des Ciliarmuskels ganz fehlen, beim Rind sehr schlecht entwickelt sind. Er glaubt, dass sie bei der Accommodation ersetzt werden können durch die sehr entwickelten und blutreichen Ciliarfortsätze. Ziem (6) untersucht den Kamm des Vogelauges im ophthalmoskopischen Bild und weist nach, dass derselbe aus Schwellgewebe besteht. Da der Bau der Ciliarfortsätze bei Säugern ganz ähnlich ist, so glaubt er auch in ihnen Schwellgewebe sehen zu sollen. Er denkt sie sich im Leben so gefüllt, dass die hintere Augenkammer nur einen kapillaren Spalt darstellt. Hosch (4) findet in der mit Methylenblau behandelten Iris albinotischer Kaninchen in dem nervösen Netz der Sphinkterzone Zellen, welche er für Nervenzellen hält.

Über die Retina schreiben drei Gelehrte. Ritter (7, 8), welcher sich seit dem Jahr 1859 mit der Retina beschäftigt, untersucht in diesem Jahr

die Stäbchenschichte der Fisch- und Vogelretina. Mit Hilfe der alten Methoden (Härtung in chromsaurem Kali) findet er in den Zapfen von *Leuciscus*, *Abramis* und *Esox* spiralig gewundene Fäden, welche sich bei den ersteren Species durch das Aussenglied und Innenglied hinziehen, beim Hecht nur im Innenglied nachweisen liessen. Bei einer Reihe von Vögeln (*Fringilla* dom., *Perdix* cin., *Anas* dom., *Crex* prat., *Corvus* frugil. *Charadrius* pluv.) wurden in Zapfen und Stäbchen ganz die gleichen Spiralfäden entdeckt. Die farbigen Öltropfen der ersteren werden ganz und gar von den Windungen dieses Fadens gebildet und stellen nichts als einen Knäuel derselben dar. Sehr merkwürdige Beobachtungen! Krause (9) stellt grosse Arbeiten über die Retina in Aussicht, sagt aber für diesmal nur, dass man in Netzhäuten, welche unter sorgfältiger Beachtung der topographischen Beziehungen in Serienschritte zerlegt sind, Riesenganglienzellen fände. „Am wichtigsten ist wohl die Erfahrung, dass die nächste chorioidealwärts von einer Riesenganglienzelle, und zwar dicht an der spongiösen (oder inneren granulierten) Schicht gelegene Zelle der (inneren) Körnerschicht, welche Zellen mitunter als Spongioblasten bezeichnet werden, ebenfalls sehr viel grösser ist, und zwar in allen Tierklassen, etwa mit Ausnahme der Fische.“ Auch die Anastomosen der protoplasmatischen Ausläufer benachbarter Ganglienzellen vermag Krause nach der Methode von Cox (1890) z. B. beim Kalbe sehr elegant darzustellen.

Dogiel (10) endlich konnte an einer „ziemlich grossen Anzahl“ frischer menschlicher Augäpfel Untersuchungen mit der Methylenblaumethode anstellen und kommt dabei zu Resultaten, welche in sehr wesentlichen Punkten von den landläufigen Anschauungen über die nervösen Elemente der Netzhaut abweichen. Am Schluss seines Aufsatzes sagt er: „Auf Grund alles Mitgeteilten glaube ich alle Nerven-elemente der Netzhaut des Menschen in drei besondere gangliöse Schichten gruppieren zu können, nämlich die äussere, mittlere und innere Schicht, wobei die erste wieder aus subepithelialen, sternförmigen und bipolaren Nervenzellen besteht. Somit können bei dem Durchmustern der Netzhautschnitte der Reihe nach folgende Schichten wahrgenommen werden:

	Pigmentepithel (I)								
Membrana limitans externa	→ Neuroepithelschicht (II)								
Äussere retikuläre Schicht	<table> <tr> <td>{</td><td>Subepitheliale Nervenzellen (a)</td><td rowspan="3">} A. Äussere gangliöse Schicht</td></tr> <tr> <td></td><td>Sternförmige Nervenzellen (b)</td></tr> <tr> <td></td><td>Bipolare Nervenzellen (c)</td></tr> </table>	{	Subepitheliale Nervenzellen (a)	} A. Äussere gangliöse Schicht		Sternförmige Nervenzellen (b)		Bipolare Nervenzellen (c)	
{	Subepitheliale Nervenzellen (a)	} A. Äussere gangliöse Schicht							
	Sternförmige Nervenzellen (b)								
	Bipolare Nervenzellen (c)								

Innere retikuläre Schicht	{ Mittlere gangliöse Schicht — B. Schicht der Spongioblasten
	{ Innere gangliöse Schicht — C.
	Nervenfaserschicht — D.
Membrana limitans interna. →	

Ein Blick auf die sehr sauber und farbenreich ausgeführten Abbildungen zeigt eine wahrhaft verwirrende Masse von Zellfortsätzen und Nervenfasern. Auch er stellt Anastomosen zwischen den Ganglienzellen in reicher Zahl und vermutlich ebenso elegant, wie Krause dar. Die sogenannten Spongioblasten findet er, wie das kleine Tableau erweist, nervös, was ebenfalls gut mit Krause's Beobachtungen stimmt. Vergleicht man mit den Methylenblaubildern die, welche erst Tartuferi (1887) und dann R. y Cajal (1889) mit Hilfe der Golgi'schen Silbermethode gewonnen haben, so wird man mancherlei Verwandtes finden. Ebenso wie diese beiden Elemente der äusseren gangliösen Schichte (inneren Körnerschichte) nach innen zu in einer Menge feinsten variköser Fäserchen endigen sahen, zeichnet dies auch Dogiel; ebenso wie Cajal feine Nervenfasern in die Neuroepithelschichte aufsteigen und dort knopf-förmig endigen sah, finden wir dies in Dogiel's Bildern. Ich muss gestehen, dass mir eine Sicherheit darüber, was in der Retina für nervös zu halten ist, was nicht, augenblicklich ganz abhanden gekommen ist. Das Alte stürzt, es ändert sich die Zeit, hoffentlich wird auch bald neues Leben aus den Ruinen blühen und wird es möglich sein, dem Leser ein zusammenfassendes Bild von dem Aufbau der Netzhaut zu geben, wie er sich im Lichte der neuen Methoden darstellt. Heute aber halte ich die Zeit dazu noch nicht für gekommen.

Vielleicht ergibt eine ausgedehnte Untersuchung embryonaler Netzhäute mit Hilfe dieser Methoden den Schlüssel für ein Verständnis. Martin (12) macht hierin den Anfang und gelangt zu der Anschauung, dass auch in der Retina, wie es vom Gehirn beschrieben wird, ein eigentlicher Zusammenhang zwischen den Nervenzellenausläufern nicht vorkommt, sondern, dass es sich nur um eine innige gegenseitige Durchflechtung der Fasern handelt.

Zum Zweck der Erklärung ophthalmoskopischer Bilder untersuchte Dimmer (13) die besonders sorgfältig gehärteten Netzhäute von fünf beim Lebenden enukleirten Augen. Er fand die Fovea um sehr vieles grösser als gewöhnlich angegeben wird, im horizontalen Meridian nicht unter 1,1 mm und wenn bloss die Resultate an zwei gar nicht gefalteten und senkrecht zur Oberfläche geschnittenen Netzhäuten berücksichtigt werden,

sogar 1,8—2,0 mm Auch über die einzelnen Schichten der Retina fallen einige Bemerkungen ab, unter welchen hervorzuheben ist, dass die Limitans, wie ich selbst (1869) angegeben habe, in der Fovea geradlinig verläuft, ferner, dass die Zapfen in der Fovea nicht länger sind, als ausserhalb.

Wenn Verfasser sagt, in der Mitte der Fovea fehlt die Zapfenfaserschicht, so meint er wohl eine dickere Schichte, denn die zu den dort stehenden Zapfen gehörigen Fasern können ja nicht fehlen.

Ein seit längerer Zeit bekanntes Phänomen ist es, dass das Pigment, welches die Endorgane in der Retina umgibt, unter dem Einfluss der Belichtung, resp. der Dunkelheit wandert. Fick (15) stellt an Fröschen hierüber ausgedehnte Versuche an und kommt zu dem Resultat, dass das Pigment auf Lichtreiz zweifellos nach innen wandert, dass dagegen die Aussenstellung keineswegs bei allen Dunkelfröschen gefunden wird und in der ganzen Netzhaut überhaupt nur selten. Er glaubt mit Recht, dass mancherlei Verschiedenheiten in den vorhandenen Angaben darauf zurückzuführen sind, dass die Beobachter nicht die gleiche Netzhautstelle der Untersuchung unterzogen haben. Nachdem schon im Vorjahr W. Szczawinska (16) nachgewiesen hatte, dass bei Crustaceen und Arachniden die Endorgane der Augen in der Dunkelheit weniger von Pigment bedeckt sind, als bei Belichtung, zeigt in diesem Jahre Rawitz (17) auch für Cephalopoden, dass sich das Pigment in der Dunkelheit nach der Basis der Stäbchen zurückzieht. Man muss also die Erscheinung wohl für ein allgemein giltiges Gesetz ansehen.

Der „Augenkern“, das heisst, diejenigen Gebilde, welche in der von den Augenhäuten gebildeten Hohlkugel enthalten sind, also Linse, Zonula und Glaskörper, giebt an Schwierigkeit der Behandlung den Häuten keineswegs etwas nach und es war in der letzten Zeit wesentlich die Zonula, welche die Untersucher beschäftigte. Kurz hintereinander erschienen 1870 die Arbeiten von Schwalbe und mir selbst über das Strahlenband, welche zu diametral entgegengesetzten Resultaten kamen. Schwalbe beschrieb in der althergebrachten Weise einen dreiseitig prismatischen Ringkanal, den Canalis Petiti, welcher sich um den Äquator der Linse herumzieht, ich selbst leugnete den Kanal entschieden und machte die Angabe, dass der Raum des angeblichen Kanals von Fasern erfüllt sei, dass also die Zonula ein auf dem Durchschnitt dreieckiges Band darstelle. Mit grosser Hartnäckigkeit blieben wir beide bis auf den heutigen Tag bei unserer Ansicht, abgesehen von einigen Modifikationen, welche jedoch den Hauptpunkt nicht berührten. In diesem Jahre äussern sich zwei Forscher über den Gegenstand, Topolanski (20) und Garnier (21). Der erstere sagt: „Giebt es eine membranöse Zonula, dann giebt es einen

Canalis Petiti; giebt es dagegen eine Zonula als Sammelbegriff unzähliger, kleinster Fäserchen von der beschriebenen Anordnung, dann fällt die Idee eines Canalis Petiti. Zwischen den Fasern kann man sich keinen Kanal denken, da ja jede Divergenz-Stellung, sowie ja auch die Äquatorfasern dieses Lumen immer wieder aufheben; hinter den Fäserchen aber einen Kanal zu suchen, wo einerseits die Divergenz der Bündel, andererseits der innige Anschluss des gefalteten Glaskörpers keinen „Raum“ freilassen, wo es überhaupt kein cirkuläres — auch noch so kurzes Lumen giebt? Ich glaube, wir können den Canalis Petiti als einen durch die falsche Vorstellung von der „Zonulamembran“ bedingten Raum, ruhig — der Geschichte übergeben.“ Garnier sagt: „Die Zonula ist also ein netzartiges Gebilde, aus meridional und radial verlaufenden Fasern bestehend, ihre Spalten sind nur von hinten durch die äussere Glaskörpermembran verschlossen. Ein Petit'scher Kanal existiert nicht, aber ein ganzes System von grösseren und kleineren Spalträumen. Der Flüssigkeitsströmung aus dem Orbikularraum (der von der Zonula eingenommene Raum zwischen Ciliar- und Glaskörper) in die hintere Augenkammer kann die Zonula Widerstand leisten, insofern ein dichtfaseriges Netz es vermag.“ Ich kann mich diesen im wesentlichen gleichartigen Äusserungen sehr wohl anschliessen.

Stuart (22) kommt durch Befunde an angefaulten Rinderaugen zu der Ansicht, dass die Zonulafasern mit der Linsenkapsel nur verlötet, aber nicht verschmolzen sind.

Derselbe Gelehrte (23) beschreibt ferner eine Membran, welche die Fossa patellaris des Glaskörpers auskleiden soll. Auch Merian (25) beschäftigt sich mit dem Glaskörper. Er sagt, dass der Canalis hyaloideus nicht, wie man bisher annahm, der Kanal sei, in welchem beim Embryo die A. hyaloidea durch den Glaskörper hindurch zur Linse lief, sondern dass vielmehr diese Arterie neben dem Kanal nach vorne geht. Injektionen haben ihm erwiesen, dass der Kanal mit Lymphräumen nicht in Verbindung zu bringen ist.

Mit dieser letzten Arbeit sind wir zur Frage von der Flüssigkeitsbewegung im Auge gelangt, mit welcher ja auch diejenige nach Zonula und Canalis Petiti in nächstem Zusammenhang steht. Auch mit ihr ist Schwabe's Namen eng verknüpft. Wir müssen es ihm zum Verdienst anrechnen, dass er die Anregung zu einer Revision (1869, 1870) gegeben hat, wenn auch von seiner ursprünglichen Beschreibung nur wenig übrig bleibt. Eine in diesem Jahre erschienene Arbeit liegt ihrer Entstehung nach weit zurück. Die eben schon erwähnte Abhandlung Merians ist im Jahre 1871 beschrieben, aber nicht zur Veröffentlichung gekommen. Wir müssen

Hier dankbar sein, dass er sie nach dem Tode des Verfassers noch der Vergessenheit entreisst. Bezüglich der vorderen Lymphbahnen konnte er die Resultate Schwalbe's nicht recht bestätigen und dass er mit der Publikation zögerte und immer wieder untersuchte, erklärt sich daraus leicht, dass er gut gerüstet sein wollte, um den Aufsehen erregenden Mitteilungen des älteren Beobachters entgegenzutreten. Besonders waren seine Bemühungen, wie Schwalbe den Schlemm'schen Kanal und dann die benachbarten Venen durch Einstich in die vordere Kammer zu füllen, in der Mehrzahl der Fälle fruchtlos. Auch seine theoretischen Einwände gegen eine offene Kommunikation zwischen Kammer und Venensystem sind selbst heute noch beachtenswert und schwerwiegend. Die Sache scheint ihm mit einem Wort „trotz der Arbeit Schwalbe's noch keineswegs zu beweiskräftiger Klarheit gediehen“ zu sein.

Im Gegensatz zu dieser Arbeit, welche noch die einfachen Methoden früherer Tage benützte, operiert Staderini (26) mit allen Mitteln neuester Technik. Er injiziert unter antiseptischen Kautelen Tusche in die vordere Augenkammer albinotischer Kaninchen und beobachtet, dass die Körnchen zuerst im Bereich der Pupille verschwinden, eine Bestätigung der bekannten Thatsache, dass das Kammerwasser aus der hinteren Kammer kommt und durch die Pupille in die vordere Kammer eintritt. Dann erweist ihm weiter die Beobachtung der Tuschebewegung, dass die Strömung des Kammerwassers langsam und gleichmässig in radiärer Richtung nach dem Kammerwinkel hin erfolgt. Am Iriswinkel selbst (Fontanascher Raum) findet ferner durch Filtration der Abfluss des Humor aqueus in venöse Gefässe an der Korneoskleralgrenze statt. Mit diesem Satz stellt sich der Verfasser auf das Bestimmteste auf Seite Leber's gegen Schwalbe. Er kommt zu seinem Resultat nicht nur durch seine Tuscheversuche, sondern auch durch Injektion von Berliner Blau oder Asphalt-Chloroform in die Augenkammer. Nur an enukleirten Augen, wo Zerreissungen der zarten Gefässwand sehr leicht entstanden, gelang es ihm, wie Schwalbe, durch Einstich in die vordere Kammer die benachbarten Venen zu füllen. Ausser dem beschriebenen wichtigsten Abflussweg nimmt Staderini auch noch die Möglichkeit eines Abflusses für das Kammerwasser durch Lymphspalten an, welche vom Fontana'schen Raum in die Sklera hineinführen, doch legt er ihnen eine wesentliche Bedeutung nicht bei. Auch die Iris beteiligt sich vielleicht an der Resorption von Kammerwasser. Erwähnung muss schliesslich seine Beobachtung finden, dass die Resorptionsvorgänge am lebenden Tier durch die Einwirkung von Physostigmin erheblich befördert werden.

Ebenso, wie Schwalbe's Darstellung von den vorderen Lymph-

wegen des Auges durch Vorstehendes als endgültig widerlegt gelten darf, ist seine Beschreibung der hinteren Räume, Suprachoroidealraum und Tenon'scher Raum durch Langer (27) auf das Bedenklichste erschüttert. Die interessanten Ausführungen Langer's gipfeln in dem Nachweis, dass beide Räume unmöglich als Lymphräume bezeichnet werden können. Beide entstehen nach Bedürfnis bei der Thätigkeit der betreffenden Muskeln, sie fehlen deshalb bei jungen Embryonen und bei Tieren, bei welchen die Vorbedingungen für ihre Bildung nicht vorhanden sind. Was den Suprachoroidealraum anlangt, so verdankt derselbe sein Dasein dem Spiel des M. ciliaris, welcher durch seinen Zug an der Chorioidea das Gewebe zwischen ihr und der festen Sklera lockert. Igel und Maulwurf, welche kaum einen Ciliarmuskel haben, lassen auch den Raum vermissen. Injektionen geben, wie seit Schwalbe bekannt ist, das Resultat, dass die eingespritzte Flüssigkeit in der Umgebung der Venæ vorticosæ austritt. Langer weist nun nach, dass es sich hierbei immer um künstlich gebahnte Wege handelt, da die Venen mit der Sklera ohne trennenden Zwischenraum verwachsen sind. Abflusswege des Raumes existieren überhaupt nicht; auch in der Umgebung der Ciliarnerven und -Arterien sind solche nicht vorhanden. — Der Tenon'sche Raum entsteht durch die Bewegung der Augenmuskeln. Er ist deshalb auch nur da ausgebildet, wo sich diese letzteren bei ihrer Bewegung vom Bulbus abwickeln, d. h. von ihrem Ansatz ab bis hinter den Äquator. Am hintern Umfang des Augapfels ist ein Spaltraum überhaupt nicht nachzuweisen. Dass dies wirklich so ist, weiss man längst, doch wirft erst Langer's Erklärung helles Licht auf die Thatsache. Injektionsmassen, welche auf dem künstlich gebahnten Weg an der Venæ vorticosæ entlang in den Tenon'schen Raum gelangt sind, bewegen sich am Bulbus hin ebenfalls in einem künstlich erzeugten Raume rückwärts, sie verhalten sich also wie ein Extravasat. Am wenigsten glücklich scheint es mir, dass Langer es versucht, beide Räume mit Gelenkräumen zu vergleichen. Sind seine Untersuchungen richtig, dann müssen wir, wie ich glaube, die alte und bequeme Vergleichung des Tenon'schen Raumes mit einem Gelenkraum sogar ganz verlassen, oder wir müssen z. B. den Supraperiostalraum des Schädels unter der Galea, den mit lockerem Bindegewebe erfüllten Raum unter dem Subcutaneus colli u. dergl. ebenfalls als Gelenkräume bezeichnen, was doch wohl kaum angängig sein dürfte.

B. Gehörorgan.

1. Randall, B. A., The Corrosion Method in the Study of the Anatomy of the Ear. American. Journ. of medical Science, Vol. CI, No. 1, No. 225, S. 58.

Durch Siebenmann's Präparate angeregt, macht er Ausgüsse mit Wood'schem Anatomische Hefte. II. Abteilung. „Ergebnisse“ 1891.

Metall. Abgebildet sind zwei Corrosionspräparate des äusseren Gehörganges und ein Ausguss der Mund- und Rachenhöhle von der durchschnittenen Trachea aus. Sich an letzterem Bild zu orientieren, dürfte sehr schwierig sein.

2. Siebenmann, F., Die Metallcorrosion. Archiv für Ohrenheilkunde, Bd. 31, 2. u. 3. Heft, S. 287.

Polemik gegen Eichler.

3. Schwalbe, G., Über Auricularhöcker bei Reptilien. Ein Beitrag zur Phylogenie des äusseren Ohres. Anatom. Anzeiger, Jahrg. VI, N. 2, S. 43.
4. Schwalbe, G., Beiträge zur Anthropologie des Ohres. Internat. Beiträge zur wiss. Medizin. Festschrift für Virchow, I. Bd.
5. Schwendt, A., Über kongenitale Missbildungen des Gehörorgans in Verbindung mit branchiogenen Cysten und Fisteln. Arch. f. Ohrenheilkunde, Bd. 32, S. 37.

Mikrotie.

6. Eyle, P., Die Bildungsanomalien der Ohrmuschel. Inaug.-Diss., Zürich, 80 S., 4 Tfl.
7. Váli, E., Die morpholog. Veränderungen der Ohrmuschel bei Gesunden, Geisteskranken und Idioten. Mitteil. a. d. Ohrenabteil. v. J. Böke im St. Rochus-Spitale in Budapest. Allgem. Wiener med. Zeitung. Jahrg. XXXVI, Nr. 11, S. 121.
8. Gradenigo, G., Beitrag zur Morphologie des Anthelix der menschlichen Ohrmuschel. Zeitschr. f. Ohrenheilkunde, Bd. 21, S. 289.
9. Gradenigo, C., La conformazione del padiglione nell' orecchio nei normali, negli alienati e nei delinquenti. Archivio di psichiatria, Torino 1890, Vol. XI, S. 258.
10. Gradenigo, G., Über die Formanomalien der Ohrmuschel. Anthropol. Studie, Arch. für Ohrenheilk. Bd. 32, S. 202; Bd. 33, S. 1.
11. Variot, G., Un cas de malformation congénitale et un cas d'anomalie du pavillon de l'oreille chez des enfants. Gazette médicale de Paris, Année 62, Sér. VII, T. VIII, Nr. 46, S. 541.

Helix endigt nicht in der Fossa conchae, sondern geht ohne Kleinerwerden in d. Anthelix über.

12. Gruber, J., Ein Fall von Missbildung der Ohrmuschel. Aus der Klinik für Ohrenkranke d. k. k. Allg. Krankenh. zu Wien, Wiener medizinische Blätter, Jahrg. XIV, Nr. 33, S. 512.

Mir nicht zugänglich.

13. Gruber, J., Missbildungen der Ohrmuschel. Bericht des k. k. allgem. Krankenhauses zu Wien für 1889. 1891, S. 184.
14. Garrison, H. D., Form of the human Ear. Abstract. Proceedings of the American Association for the Advancement of Science. 33. Meeting, Indianapolis, Salem 1891.

Nicht zugänglich.

15. Bertelli, D., Contribution à la structure de la couche moyenne de la membrane tympanique chez le cobaye. Archiv italienne de biologie, T. XVI, Fasc. 1.

Er findet mittelst der Metallimprägnation nach Tartuferi zahlreiche elastische Netze auf der ganzen Oberfläche des Trommelfelles.

16. Budde, K., Über Dehiscenzen in der unteren Wand der Paukenhöhle. Dissertation. Göttingen 1891.

Unter Bürkners Leitung.

17. Hartmann, A., Die Freilegung des Kuppelraumes. Die anatom. Verhältnisse, welche bei der Aufmeisselung des Warzenfortsatzes bezüglich der Möglichkeit einer Verletzung d. N. facial. und des Labyrinthes in Betracht kommen. Berlin 1891, Fischer, 78 S. nebst Atlas.
18. Klingel, C., Messungen über die Höhenverhältnisse des Kuppelraumes der Trommelföhle. Zeitschrift f. Ohrenheilkunde, Bd. 21, S. 193.
19. Birmingham, A., Some practical considerations on the anatomy of the mastoid region, with guides for operating. Dublin Journ. of med. Scienc., Febr. 1891.

220. Bryant, W. S., Bemerkungen zur Topographie der normalen menschlichen Paukenhöhle. Übers. von Truckenbrod., Zeitschr. für Ohrenheilk., Bd. XXII, S. 91.
221. Bryant, W. S., Observations on the Topography of the Normal Human Tympanum. Arch. Otol., New-York 1890, Vol. XIX.
222. Blake, Cl. J., Neubildung von Schleimhaut in der normalen Paukenhöhle. Ihre klin. Bedeutung. Übersetzt von Truckenbrod. Zeitschrift für Ohrenheilkunde, Bd. XXII, S. 104.
223. Bistrzycki, A. u. K. von Kostanecki, K., Das Gewicht menschlicher Gehörknöchelchen. Monatsschrift für Ohrenheilkunde. Jahrg. XXV, Nr. 3, S. 65.
224. Larsen-Utke, P. C., An anatomical physiol. contribution on the ossicula auditus. The Lancet, No. 3545.
225. Ayers, H., The Ear of Man: its past, its present, and its future. Reprinted from Vol. I of Lectures delivered at the Marine biological Laboratory, Lect. IX, Aug. 1890. Boston U. S. A. 1891, S. 188.
226. Ayers, H., On the Origin of the internat. Ear and the function of the semi-circular Canals and Cochlea. Milwaukee, Wisc. 1890, 8°, 9 S.
227. Buck, A. H., A revised Description of the Anatomy of the Elephant's Ear. Transact. of the American Otol. Soc. New Bedford 1890. Vol. IV, Pt. 4, S. 574.
228. Richards, H., A further Report on the Anatomy of the Elephant's Ear. Transact. of the American. Otol. Soc. New Bedford 1890. Vol. IV, Pt. 4, S. 587.
229. Coggi, A. J., Sacchetti calcari ganglionari e l'acquedotto del vestibolo nelle rane. Atti d. Accad. Lincei 1890, 1 Taf.
230. Vescovi, P. de Ricerche anatomo-fisiologiche intorno all'apparato uditivo dei Teleostei. Atti della R. Accad. di Torino, Vol. XXVI, Disp.-S. 1890/1, S. 386.
231. Thompson, W., On the auditory Labyrinth of Orthogoriscus. Studies from the Museum of Zoolog. in University College Dundee, Vol. 1, 1891, Nr. 4, 4 S.
232. Kaiser, O., Das Epithel der Cristae u. Maculae acusticae. A. d. anat. Instit. in Göttingen. 2 Tfl. Archiv für Ohrenheilkunde, Bd. 32, S. 181.
233. Ayers, H., Die Membrana tectoria — was sie ist, und die Membrana basilaris — was sie verrichtet. Anatom. Anzeiger, VI. Jahrg., Nr. 8, S. 219.
234. Katz, L., Über einige Streitpunkte in der Histologie des Gehörganges. Verhandl. des X. internat. mediz. Kongresses, Berlin 1890, Bd. II, Abt. 1, Anatomie S. 70.
235. Ihering, v. von, Bemerkungen über die zoologisch-systematische Bedeutung der Fischotolithen. Sitzber. d. Gesellsch. naturforschend. Freunde zu Berlin, 12. Febr. 1891, Nr. 2, S. 23.
236. Ihering, H. von, Über die zoologisch-systemat. Bedeutung der Gehörorgane der Teleostier. 1 Tfl. Zeitschr. f. wissensch. Zool., Bd. 52, S. 477.
237. Koken, E., Neue Untersuchungen an tertiären Fisch-Otolithen. II. 10 Tfl. Zeitsch. d. deutsch. geolog. Gesellschaft, Bd. XLIII, Heft I, S. 77.

Die bis dahin so wenig beachtete Ohrmuschel hat in den letzten Jahren die Aufmerksamkeit der Gelehrten in bedeutendem Masse auf sich gezogen und es ist seit länger als einem Lustrum eine kleine Litteratur entstanden, welche die Entwicklungsgeschichte, den Bau, die Varietäten und Anomalien, die vergleichende Anatomie und die Anthropologie der Ohrmuschel behandeln. Was die Entwicklung betrifft, so unterscheidet His (1885) bei jungen Embryonen in der gewulsteten Umrandung der ersten Kiemenspalte, die bekanntlich den äusseren Gehörgang liefert, sechs Höcker, welche sich zu Teilen des äusseren Ohres umbilden, der erste

wird zum Tragus, der zweite und dritte zum Helix, der vierte zum Antihelix, der fünfte zum Antitragus, der sechste zum Ohrläppchen. Gradenigo (1888) lässt diese sechs Höcker nicht zur Ohrmuschel, sondern zum äusseren Gehörgang werden. Die Muschel soll aus der Vereinigung zweier Erhebungen entstehen, welche unmittelbar neben jenen Höckern sich bilden, er bezeichnet sie als Helix hyoidalis, resp. mandibularis. Aus diesem Jahre liegt eine Äusserung Schwalbe's (3) vor, welche allerdings nicht den Menschen betrifft, welche sich vielmehr mit den entsprechenden Höckern bei Reptilien beschäftigt. Er findet vier Höcker, von welchen er den ersten für eine Kiemendeckelbildung ansieht, während er die übrigen für neu bei den Reptilien auftretende Bildungen erklärt und geneigt ist, sie mit dem Helixsystem des Säugetierohres in stammesgeschichtlichen Zusammenhang zu bringen.

In einer zweiten grösseren Arbeit bringt Schwalbe (4) Beiträge zur Anatomie des fertigen Ohres. Erst reproduziert er in derselben seine früheren (1889) Ausführungen über die Art, wie man das menschliche Ohr zu beurteilen habe, um es mit den Ohren der Säugetiere vergleichen zu können. Er trägt dadurch viel zur Klarheit der Sachlage bei und schafft eine sichere Grundlage für eine Vergleichen. Schon Darwin hatte in seinem bekannten Buch von der Abstammung des Menschen auf eine spinöse Hervorragung am Helixrand aufmerksam gemacht, welche er für die reduzierte und umgelegte Spitze der Ohrmuschel hält, wie man sie bei zahlreichen Säugern so ausgeprägt findet¹⁾. Diese Deutung war von verschiedenen Seiten (L. Meyer, Langer) angegriffen worden. Durch Schwalbe's Untersuchungen darf aber wohl Darwins Ansicht für erwiesen angesehen werden. Schwalbe sagt nun logisch, dass man die Länge des Ohres für Vergleichen nicht vom oberen Umfang des Helix bis zum Ende des Ohrläppchens nehmen dürfe, sondern von der Anheftung der Muschel am Kopf zu jener Darwin'schen Spitze zu messen habe, welche eben der Spitze des Ohres z. B. von Pferd oder Hund identisch ist. Sie ist nach seinen Beobachtungen beim männlichen Geschlecht keineswegs selten, sie stellt vielmehr den gewöhnlichen Befund dar. Beim weiblichen Geschlecht findet sie sich ungleich seltener. Das linke Ohr ist bei beiden Geschlechtern durchschnittlich reduzierter als das rechte. Auf „Ohrbasis“ und „Ohrlänge“ begründet er ein System von 16 Massen, durch welche er zu einer Anzahl von anthropologischen Resultaten kommt, deren Reproduktion hier zu weit führen würde. Wohl aber

¹⁾ Man darf sie nicht verwechseln mit der „Satyrspitze“ (Schwalbe), welche darin besteht, dass sich der sonst rund verlaufende obere Umfang der Ohrmuschel zuspitzt.

Es muss der bemerkenswerten Beobachtung gedacht werden, dass das Greisenohr durchschnittlich absolut länger und breiter, aber relativ schmaler ist, als das Ohr jugendlicher erwachsener Personen. „Die Zunahme der Ohrdimensionen wird verständlich, wenn man von einer Abflachung der einzelnen Krümmungen der Ohrmuschel ausgeht.“ Dieselbe erklärt sich dadurch, dass die elastischen Fasern der die Ohrmuschel bekleidenden Haut, sowie des Ohrknorpels selbst, in höherem Alter von ihrer Elasticität einbüßen.

Die grösste Beachtung haben in diesem Jahr Varietäten und Anomalien der Ohrmuschel gefunden und es muss ganz besonders Gradenigo's (10) Arbeit hervorgehoben werden, welcher die ungeheure Zahl von 15000 Männern und 10000 Weibern auf ihre Ohren untersuchte. Vali (7) untersuchte 1000 normale Individuen.

Gradenigo findet, dass „die grössere Reduktion der einzelnen Abschnitte der menschlichen Ohrmuschel im Vergleich mit der der Säugetiere einen Charakter von Vervollkommenung und höherer Entwicklung repräsentiert, und dass deshalb als Zeichen von Degradation der Ohrmuschel eine abnorme Grösse, eine excessiv Entwicklung gegeben ist“. Zu dieser Bemerkung kommt noch eine zweite, welche Beachtung verdient. Er weist darauf hin (8), dass die Leistensysteme auf der Ohrmuschel der Säugetiere in zwei Hauptrichtungen verlaufen, der Länge nach von der Spitze zur Basis und der Basis parallel, in konzentrischer Anordnung; letztere werden als Anthelices bezeichnet. Die Längsstreifen finden sich beim Menschen nur im embryonalen Zustand transitorisch vor, postembryonal beobachtet man sie nur als seltene Anomalien. Diesen letzteren ist überhaupt der weitaus grösste Teil von Gradenigo's Arbeit gewidmet und er bespricht die Asymmetrie der Ohrmuscheln, die Heterotopie derselben, ihre Adhärenz an der lateralen Schädelfläche, die abstehenden Ohrmuscheln, schiefe Ohren, Krümmungsanomalien, Anomalien der Dimension. Was die einzelnen Teile betrifft, so werden die Anomalien des Helix, Anthelix, des Ohrläppchens, der Fossa scaphoidea besprochen. Auch Vali (1. c.) und Eyle (6) beschäftigen sich mit dem gleichen Gegenstand. Es ist hier nicht der Platz auf alle diese Anomalien einzugehen, nur der Dinge sei gedacht, welche in der letzten Zeit mehr von sich reden gemacht haben. Die Darwin'sche Spitze unterscheidet Gradenigo nach ihrer Ausbildung, als Spitze oder als Höcker und findet erstere bei normalen Männern in 1,5 (Vali 0,6), letzteren in 2 (Vali 2,4) Prozenten. Bei Weibern lauten die Zahlen 1,7 (Vali 0,4) und 1,3 (Vali 0,4). Diese Zahlen stimmen mit Schwalbe's oben reproduzierten Angaben nicht eben gut überein, was zweifellos darauf zurückzuführen ist, dass es noch an einer klaren Definition dessen

fehlt, was man alles unter dem Ausdruck „Darwin'sche Spitze“ zu subsummieren hat.

Eine zweite Sache, welche die Gemüter erregt hat, ist das Kolobom oder die Fissur des Ohrläppchens. Bei dem Bestehen derselben sieht das Läppchen aus, als sei es von einem ungeeigneten Ohrgehänge durchschnitten worden. Da es nun vorkam, dass Kinder von Müttern, welche eine traumatische Teilung des Läppchens hatten, mit einem solchen Kolobom geboren wurden, so verwertete man diese Thatsache für eine Vererbung erworbener Eigenschaften (Schmidt und Ornstein 1888. Swiecicki (1890) ist zweifelhaft). His (1889) erkannte, dass dies nicht der Fall sein konnte, da die traumatische Teilung und die angeborene an ungleichwertigen Stellen sassen und fand, dass es sich vielmehr um eine unvollkommene Verwachsung der erwähnten Höcker handelt, aus welchen sich entwicklungsgeschichtlich die Muschel bildet. Auch Israel (1889) und Gradenigo beobachten solche Fissuren und schliessen sich bezüglich der Deutung ganz an His an.

Alle Anomalien sind bei Verbrechern, wie auch bei Geisteskranken häufiger zu beobachten, als bei Gesunden, wie Gradenigo, Vali und Eyle übereinstimmend berichten.

Die das Mittelohr betreffenden Arbeiten beschäftigen sich mit dessen Wand, Schleimhaut und Inhalt. Über die erstere spricht Budde (16). Er untersucht die Dehiscenzen der unteren Wand am Material der Göttinger anatomischen Sammlung, wozu er durch zwei kürzlich publizierte Fälle angeregt wurde, in welchen bei Paracentese des Trommelfelles der Bulbus der Vena jugularis angeschnitten wurde. Auf Grund seiner Beobachtungen kommt Verfasser zu der Annahme, dass sich beim Wachstum des Kindes die beiden Fossae jugulares verschieden entwickeln. Es handelt sich darum, in welchen Sinus transversus der Sinus longitudinalis einmündet, was sich erst nach der Geburt entscheidet. Die betreffende Fossa jugularis erweitert sich mehr als die andere und dringt vor. Apponiert sich nun an der Paukenhöhlenseite der trennenden Knochenlamelle neuer Knochen, dann wird der Boden des Cavum tympani vorgetrieben. Geschieht dies nicht, dann wird der Knochen verdünnt und es entsteht eine Dehiscenz. Er fand solche bei Erwachsenen: rechts in 4,3%, links in 2,1%, davon beidseitig 0,75%; bei Kindern rechts in 6,4%, links in 11,3%, davon beidseitig in 3,2%. „Rechnen wir hierzu noch die Fälle, in denen der Boden der Paukenhöhle nach der Jugularvene zu stark durchscheint, so ergibt sich, dass besonders Kinder der Gefahr ausgesetzt sind, bei Paracentese des Trommelfells eine Blutung aus der Drosselader zu er-

leiden.“ Bemerkt sei, dass Budde zweimal Dehiscenzen der Fossa nach dem Aquaeductus vestibuli gesehen hat.

Hartmann's (17) Arbeit ist mir nicht zugänglich, doch ist zu vermuten, dass sie denselben Inhalt hat, wie die unter ganz gleichem Titel den Mitgliedern des Berliner internationalen Kongresses überreichte Druckschrift. In derselben giebt er Masse an, welche er an 50 horizontal durchschnittenen Schläfenbeinen gewonnen hat: Entfernung von der Spina supra meatum bis zum Facialkanal 18 mal 15 mm und weniger; 2 mal 12 mm; 2 mal 13 mm. Die Entfernung von der genannten Spina zum äusseren Halbzirkelkanal 8 mal 15 mm und weniger, 5 mal 14 mm. Die Entfernung von der Operationsstelle (1 cm hinter der Spina supra meatum) bis zum Facialkanal 10 mal 20 mm und weniger, 4 mal 18 mm; die Entfernung bis zum äusseren Halbzirkelkanal 11 mal 20 mm und weniger, 3 mal 18 mm. „Für die Ausführung der Aufmeisselung des Warzenfortsatzes ergibt sich somit, dass man schon in einer Tiefe von 12–14 mm von der Spina supra meatum aus, oder in einer solchen von 18 mm von der Operationsstelle aus auf Facialkanal oder Halbzirkelkanal stossen kann.“ Canalis facialis oder Bogengang standen ferner 15 mal in der Richtung nach aussen in gleicher Höhe mit dem hinteren Teil des Sulcus tympanicus, und können beide schon verletzt werden, wenn sich eine Abmeisselung der hinteren Gehörgangswand 1–4 mm nach hinten von Sulcus tympanicus erstreckt.

Hartmann's Schüler, Klingel (18) vervollständigt, vermutlich an demselben Material, die Untersuchungen seines Lehrers durch Messungen der Höhe des Kuppelraumes der Paukenhöhle. „Kuppelraum“¹⁾ ist ein von Hartmann eingeführter Ausdruck, der mir recht praktisch zu sein scheint. Er bezeichnet den Raum über dem Ende des Gehörgangs, dessen Dach vom Tegmen tympani gebildet wird und der den Hammerkopf und Amboskörper beherbergt. Er misst die Entfernung vom höchsten Punkt der Gehörgangsöffnung bis zum Tegmen und erhielt am häufigsten eine Höhe von 4 mm.

Auch Birmingham (19) beschäftigt sich mit der Topographie der Paukenhöhle. Er sagt, dass man das Antrum mastoideum eröffnen könne, ohne den vorbeiziehenden Sinus und die Schädelhöhle zu eröffnen, wenn man das Trepanloch so nahe als möglich hinter dem knöchernen Gehörgang, und zwar nicht höher als $\frac{1}{12}$ Zoll (2 mm) über der Verlängerung des oberen Randes derselben macht. Was die übrigen Angaben dieses

¹⁾ Attic Sexton, Recessus epitympanicus Schwalbe, oberer Trommelhöhlenraum Politzer.

Gelehrten anlangt, so sind sie durch die Arbeiten von Bezold, Schwartze, Hartmann u. a. überholt und bedürfen daher keiner ausführlicheren Berichterstattung¹⁾.

Mit Untersuchung der Falten der Paukenhöhlenschleimhaut beschäftigt sich Bryant (20). Da er sich begnügt, dieselben aufzuzählen, ohne allgemeinere Gesichtspunkte aufzustellen und da er überdies sagt: „Wer sich über die Paukenhöhle noch eingehender informieren will, als dies in diesem Aufsätze der Fall, dem rate ich, Dr. Politzer's Zergliederung des menschlichen Gehörorganes 1890 zu lesen, welches das einzige komplette Werk über diesen Gegenstand ist“ — so genügt es wohl, die Arbeit für solche, welche sich für den Gegenstand speziell interessieren, erwähnt zu haben.

Aus der Arbeit von Blake (22), die sich ebenfalls mit den Schleimhautfalten der Paukenhöhle — allerdings fast ganz mit pathologischen Fällen — beschäftigt, ist hervorzuheben, dass er sie einteilt in horizontale, welche die Ventilation in der Paukenhöhle verhindern und vertikale, oder unregelmässige, zwischen Steigbügel und rundem Fenster gelegene, welche die Beweglichkeit dieser Teile stören und drittens in solche von Strängen und Verdoppelungen in der Nähe des Antrum.

Bistrzycki und v. Kostanecki (23) nahmen Wägungen von Gehörknöchelchen vor, und zwar in einfach maceriertem Zustand, sowie nach dem Glühen im Platintiegel. Sie bestätigen die Angabe Eitelberg's (1884), dass Hammer und Ambos beim Kind leichter wiegen, als beim Erwachsenen. Da sie aber im frühesten Kindesalter schon ebenso gross sind, wie beim Erwachsenen (Urbantschitsch, Arch. f. Ohrenhk. XI), so geht daraus hervor, dass sie im Laufe der Jugend noch kompakter werden müssen. Beim Steigbügel macht sich ein solcher Unterschied nicht geltend, er hat vielmehr schon beim 8 monatlichen Embryo sein definitives Gewicht erreicht. Die Thatsache illustriert nach meiner Meinung gut die Beobachtung, dass der Steigbügel seine Entstehung aus einer anderen Quelle nimmt, als die beiden anderen Gehörknöchelchen, welche sich in engster Anlehnung an einander entwickeln.

Wenden wir uns zum inneren Ohr, dann ist zuerst eines Vortrages von Ayers (25) zu gedenken, in welchem er die Vergangenheit, Gegenwart und Zukunft des menschlichen Ohres behandelt. Es entsteht aus einem Organ der Seitenlinie. Diese letztere, welche bei Fischen vorhanden ist, zeigt sich auch beim menschlichen Embryo noch in reduzierter Ge-

¹⁾ Vergl. über diese Arbeit auch das Kapitel: Topographische Anatomie.

gestalt. Wenn sich das Gehörorgan in das Innere des Körpers zurückzieht, umgiebt es sich mit besseren Schutzmitteln gegen Schädlichkeiten und erhält eine grössere Empfindlichkeit. Zwischen den Gehörapparaten der Wirbellosen und dem Gehörorgan der Wirbeltiere besteht keine Verbindung. In der Gegenwart ist das menschliche Ohr ein Komplex von Kanalorganen, nach einem einfachen und symmetrischen Plan gebaut, dessen Ontogenie vielfach eine Rekapitulation der Phylogenie darstellt. Der Verfasser zeichnet die ursprüngliche symmetrische Form so, dass jede der beiden Abteilungen des Labyrinthbläschens Utriculus und Sacculus zwei Bogengänge und einen Recessus produziert. Der eine Bogengang des Sacculus verschwindet, von ihm bleibt nur die Macula acust. neglecta (Retzius) übrig. Der Recessus sacculi bildet die Schnecke, der Recessus utriculi geht mit in die Bildung des Macula acust. dieser Abteilung über. Was die Zukunft des Ohres anlangt, so wird es sich physiologisch wahrscheinlich weiter entwickeln, als anatomisch. Die Bogengänge werden eine Reduktion erfahren, die Säckchen werden an Grösse und Feinheit der Struktur wachsen.

Die Histologie der Endigungen des Gehörnervens hat in diesem Jahre nur wenige Untersucher beschäftigt. Die Cristae und maculae acusticae untersuchte Kaiser (32) unter meiner Leitung. Wie es natürlich ist, kommen seine Studien im wesentlichen auf eine Bestätigung der ausgezeichneten Arbeiten von Retzius (1884) hinaus, doch weicht er in einem nicht unwesentlichen Punkt von ihm ab. Retzius sagt, dass sich die in das Epithel eintretende Nervenfasern in variköse Fibrillen teilen, welche die Haarzelle umstricken. Kaiser kommt ebenfalls zu der Ansicht, dass der Achsencylinder und Zelle nicht mit einander in kontinuierliche Verbindung treten, sondern dass beide nur in Kontakt stehen, aber er findet nicht isolierte Fibrillen, sondern sagt, dass sich der Achsencylinder ausbreite, um einen nervösen Kelch zu bilden, in welchem die Sinneszelle steckt. Er besteht aus derselben hyalinen Grundsubstanz, wie der Achsencylinder selbst, in welche Granula eingelagert sind. Nach den Präparaten, welche ich gesehen habe, kann ich an der Richtigkeit dieser Vorstellung nicht zweifeln. Ich meine, dass auch bei der Annahme vom fibrillären Baue des Achsencylinders die Beobachtung von Retzius mit der Kaisers sich ganz wohl vereinigen lassen. Die Limitans, welche merkwürdigerweise auch von Retzius nicht beschrieben wird, schildert Kaiser genau und endlich konnte er mit der Golgi'schen Silbermethode ein Saftlückensystem in Säckchen und Ampullen darstellen, welches man noch nicht kennt. Bezüglich der Schnecke ist die Mitteilung von Ayers (33) zu erwähnen, in welcher er von der Membrana tectoria sagt, sie sei ein Kunst-

produkt, welches aus den sehr langen Gehörhaaren entstände, die auf dem Cortischen Organ vorhanden seien. „Die Membrana tectoria auct. gehört in eine Kategorie mit den Cupulae terminales.“ Mag dies letztere nun zutreffen oder nicht, jedenfalls kann die Cupula nicht als Umwandlungsprodukt von Gehörhaaren angesehen werden, wofür ich als Beweis Retzius' Bemerkungen (Gehörorgan der Wirbeltiere II. 1884 S. 364) anführen möchte. Von der Membrana basilaris leugnet er, dass sie eine vibrationsfähige Membran im Sinn Hensen-Helmholtz' sei. Er verspricht eine grössere Arbeit, welche wir abwarten wollen, ehe wir weiter Stellung nehmen. Auch die Mitteilung von Katz (34) trägt einen provisorischen Charakter, und es fehlt ihr ein rechter Abschluss. Wenn ich den Autor recht verstehe, dann sagt er, dass im Corti'schen Organ die Haarzellen in becherartigen Vertiefungen der Stützzellen sitzen. Seine Beschreibung scheint mir im wesentlichen mit der s. Z. von Waldeyer in Stricker's Gewebelehre gegebenen übereinzustimmen.

Die Arbeiten von Ihering (35, 36) und Koken (37) seien hier nur erwähnt. Sie benützen ein ausgedehntes Material von Otolithen zur systematischen Unterscheidung lebender und geologischer Fischformen.

C. Geruchsorgan.

1. Siebenmann, F., Ein Ausguss vom pneumatischen Höhlensystem der Nase. Beiträge zur Chirurgie, Festschrift für Kocher in Bern. Wiesbaden 1891.
2. Seydel, O., Über die Nasenhöhle der höheren Säugetiere und des Menschen. 3 Tfl. Morphologisches Jahrbuch, Bd. 17, S. 45.
3. Pilliet, A. H., Note sur le tissu erectile des fosses nasales. Bulletins de la société anatomique de Paris. Année LXVI, Sér. V, Tome V, Fas. 8, S. 209.
4. De la Jarrige, Le nez, ses rapports anatomiques, physiol. et pathol. avec la cavité buccale. Odontologie Paris, Bd. XI, S. 61.
5. Hopmann, Weitere Beiträge zur Beantwortung der Frage: Kommen Difformitäten der Choanen vor oder sind sie ungemein selten? Verhandl. d. Gesellsch. deutscher Naturforscher und Ärzte zu Bremen. Leipzig 1891, S. 371.
Nicht vorh.
6. Preobraschensky, S. S., Zur Kenntnis des Baues der Regio olfactoria. Aus dem embryol. Instit. in Wien. Vorl. Mitteilung. Wiener klin. Wochenschr. Jahrg. IV, Nr. 7, S. 123.
7. Suchanek, H., Beitrag zur Frage der Spezificität der Zellen in der tierischen und menschlichen Riechschleimhaut. Anatom. Anzeiger, Jahrg. VI, Nr. 7, S. 201.
8. Suchanek, H., Differential-diagnostische Merkmale zur Unterscheidung zwischen normalem und pathologischem menschlichen Riechepithel resp. respiratorischem Flimmerepithel. Zeitschr. f. Ohrenheilk., Bd. XXII, S. 4.
9. v. Brunn, Über die Ausbreitung der menschlichen Riechschleimhaut. Sitzung der naturforsch. Gesellsch. zu Rostock, 26. Juni 1891. Rostocker Zeitung Nr. 317.
10. v. Brunn, Zusatz hierzu. Naturf.-Gesellsch. zu Rostock, Sitzung vom 30. Juli 1891.
11. A. van Gehuchten, Contributions à l'étude de la muqueuse olfactive chez les mammifères. La cellule Tome VI, Fasc. 2, 1890, S. 395.

12. Piana, G. P., Dei denti incisivi e canini superiori nei bovini e negli ovini e dell' organo di Jacobson nell' uomo. *Monitore zoolog. italiano*. Vol. II, S. 44.
13. Howes, G. B., On the probable existence of a Jacobson's Organ among the reptilia. With Observations upon the Skeleton of that Organ in the mammalia, and upon the Basi-mandibular elements in the vertebrata. *Proceed. of the Zoolog. Soc., London*, S. 148, 1 Tfl.

A cartilaginous sac in intimate relations ship with the prepalatine foramen of a Reptile. (*Caiman niger*).

Eine langwierige und mühevollen Prozedur ist nötig, um einen Ausguss der Nase und ihrer Nebenhöhlen herzustellen, wie ihn Siebenmann (1) abbildet. Eine Beschreibung kann nur einen geringen Begriff vom Präparat selbst geben, man muss vielmehr die dem Aufsatz beigegebene Abbildung ansehen, um sich zu überzeugen, welches Kunststück der Autor fertig gebracht hat und — er mag es mir verzeihen, wie wenig man doch im ganzen damit anfangen kann. Eine nicht unwichtige Bemerkung ist übrigens im Capitel für topographische Anatomie referiert.

Seydel (2) bringt in seiner Abhandlung über die vergleichende Anatomie der Nasenhöhle der höheren Säugetiere und des Menschen im wesentlichen eine Bestätigung der Angaben von Schwalbe (1882) und Zuckerkandl (1887). Er kommt zu dem Schluss, dass die von ihm beschriebene Umlagerung der Muscheln bedingt ist durch die im Laufe der phylogenetischen Entwicklung entstehenden Verschiebungen an der Schädelbasis; die eintretende Änderung der Form wird hervorgerufen durch die abnehmende Dignität des Geruchsinnes und durch das veränderte räumliche Verhalten der Nasenhöhle; die Form der Muscheln wird vereinfacht, oder Teile derselben kommen zur Rückbildung.

Was die Verschiebungen an der Schädelbasis betrifft, so ist es wesentlich, dass mit der Ausbildung des Grosshirns eine Knickung derselben erfolgt, welche mit einer Erhöhung des Keilbeinkörpers einhergeht; Dadurch entsteht aus dem nach hinten offenen, nahezu rechten Winkel, welchen die Oberfläche des Wespenbeinkörpers und die Lamina cribrosa machen, der gestreckte, wie man ihn auch beim Menschen findet. Die Abnahme des Geruchssinnes bringt es bei den niederen Affen zwar mit sich, dass Siebplatte und Nasenraum klein werden, die immer weitere Entfaltung des Stirnhirnes bei Anthropoiden und dem Menschen aber bedingt wieder eine Verlängerung und Verbreiterung der Lamina cribrosa. Das Geruchsorgan passt sich den veränderten Verhältnissen nicht an, sondern behält den Charakter, der ihm durch die geringe Breitenentwicklung bei den niederen Affen aufgedrückt wurde. Die Nasenhöhle bleibt gleichmal, die Gestalt der Muscheln ist, wie bekannt, beim Menschen einfach wie einer gebogenen Platte. Die Siebbeinmuscheln nun, welchen die mitt-

lere, obere, eventuell oberste Muschel des Menschen entsprechen, stehen alle mit der Lamina cribrosa in Verbindung und verlaufen, mit ihrer Anheftungslinie (Basallamelle) an der lateralen Wand der Nasenhöhle entlang. Die Änderungen, welche die Konfiguration der Nase erleidet, bringt es mit sich, dass die ursprünglich von hinten nach vorne, und zwar einander ziemlich parallel verlaufenden Linien beim Menschen sogar umgekehrt von vorn nach hinten, und zwar mit ihrem unteren Ende konvergierend, verlaufen. Das Nasoturbinale der Säugetiere nimmt eine besondere Stellung ein, es steht an der Übergangsstelle der seitlichen Nasenwand in das Dach der Nasenhöhle. Von ihr bleibt beim Menschen nur ein inkonstantes dreieckiges Wülstchen am vorderen Ende des Ursprunges der mittleren Muschel übrig (Agger nasi, H. Meyer). Als weiterer Rest dieser Muschel ist der Processus uncinatus anzusehen, welcher von unten her den Zugang zur Kieferhöhle umzieht. Von oben her begrenzt den Spalt eine wulstartige Erhebung, das Rudiment einer der bei Säugetieren vorkommenden Siebbeinmuscheln. Die untere Muschel hat weder mit dem Siebbein noch mit der Geruchsempfindung etwas zu thun und beansprucht daher eine besondere Stellung. Sie legt sich beim Menschen mit einer wenig ausgebildeten, vertikalen Fussplatte über die Öffnung der Kieferhöhle.

Als dem Menschen eigentümliche Bildungen sind die Siebbeinzellen zu betrachten; ihre Entwicklung geht von den Spalten zwischen je zwei (auch rudimentären) Muscheln aus. Es lassen sich, wenn eine Concha Santorini vorhanden ist, vier, sonst drei solcher Reihen aufstellen. Doch sagt Verfasser selbst, dass allerdings die Verhältnisse gewöhnlich keineswegs ganz übersichtlich seien.

Die Sinus sind ursprünglich Räume, in welche Muscheln aus dem Nasenraum hineinragen. „In dem Masse, als der Geruchssinn an Dignität verliert, schwinden die Muschelbildungen in den Sinus. Diese schwinden gleichfalls (niedere Affen), oder aber sie bleiben als leere Kavitäten erhalten und können sogar noch weiter ausgebildet werden; schliessen sich aber dann bis auf kleine Öffnungen gegen die Nasenhöhle ab (Platyrhini, anthropoide Affen, Mensch). Diese Erwägungen finden auf den Sinus maxillaris keine Anwendung. — „Die Frage, was den Anstoss gegeben hat zur Bildung der Kieferhöhle, ist als eine offene zu bezeichnen.“

Die Regio olfactoria beschäftigt Preobraschensky (6), welcher im Laboratorium von Schenk in Wien die Geruchsschleimhaut vom Hühnchen untersuchte. Am achten Tage der Entwicklung findet er ein Netz, an dessen Aufbau sich die veränderten Epithelzellen der Regio olfactoria, das anliegende Bindegewebe und die Fasern des Olfactorius beteiligen.

„Wir sehen somit, dass sämtliche Zellen der Regio olfactoria in gleicher Weise mit dem Olfactorius durch das soeben beschriebene Netz in Verbindung treten, und es ist deshalb vom embryologischen Standpunkte aus beiden Zellenarten die gleiche physiologische Dignität zuzuschreiben.“ Es ist wunderbar, dass der Verfasser angesichts der neuen Untersuchungen wieder auf diese alte Exner'sche Auffassung (1871, 1872) zurückgreift.

Suchannek (7) glaubt deshalb auch, dass Preobraschensky nicht gerade zahlreiche Anhänger gewinnen dürfte, eine Prophezeiung, welche ich für sehr richtig halte. Dieser letztere Gelehrte bestätigt durch seine Untersuchungen die bekannte Thatsache, dass bei Erwachsenen das Geruchsepithel nicht in zusammenhängender Schichte, sondern in Inseln bestehend, vorkommt. Um das Riechepithel von dem respiratorischen Epithel zu unterscheiden, giebt Suchannek (8) folgende Merkmale an: In der Regio olfactoria sind die Basalzellen weniger dicht gefügt, ihre Kerne sind rundlich oder queroval. Die Basalmembran, wie man sie unter dem respiratorischen Epithel sieht, fehlt unter dem olfaktorischen. In etwas höherem Alter ist als treffliches Unterscheidungsmerkmal eine intensive Pigmentierung der Stützzellen anzusehen. Am respiratorischen Epithel erhält sich der Flimmersaum sehr gut, während bekanntlich die Riechhärchen äusserst vergänglich sind und statt ihrer sehr gewöhnlich Eiweisskugeln die Oberfläche des Epithels bedecken. Über einen Zusammenhang der Riechzellen mit Nervenfasern vermag Suchannek nichts auszusagen, da er die Methoden von Ehrlich und Golgi nicht angewandt hat. v. Brunns (9) Mitteilungen bewegen sich auf ganz ähnlichem Gebiet. Er untersuchte die Nasenschleimhaut von drei Hingerichteten. Bei dem einen fand er überhaupt kein Sinnesepithel, bei einem anderen wurde die ganze Nasenhöhle in Serienschnitte zerlegt, um die genaue Vorbereitung des Geruchsepithels festzustellen. „Dabei hat sich gezeigt, dass die von Riechepithel bekleidete Fläche an der Seitenwand, wie an der Scheidewand circa 1 qcm beträgt, im ganzen also in beiden Nasenhöhlen circa 4 qcm. Oben stösst die Riechschleimhaut des Septum an die der lateralen Wand, nach hinten reicht sie circa 5 mm über die vordere Spitze der oberen Nasenmuschel hinaus, nach vorne ungefähr ebenso weit, nach unten kam sie nirgends bis an den Rand dieser Muschel. Ihre Begrenzung nach hinten ist ziemlich glatt, äusserst unregelmässig dagegen nach vorn, indem hier zahlreiche Flimmerepithelinseln inmitten des Riechepithels und ebenso Sinnesepithelinseln im Flimmerepithel liegen und Streifen der einen Epithelart in die Flächen der anderen eindringen. Nach unten war die Grenze auch eine ziemlich glatte.“ Ebenso wie v. Brunn in dieser letzten Beobachtung mit Suchannek übereinstimmt, ist dies auch der

Fall mit anderem. Wie dieser vermisst auch er unter dem Riechepithel die Basalmembran, und nennt ein hohes Flimmerepithel charakteristisch für die Respirationsschleimhaut. Dagegen hielt sich in der in eine Schnittserie zerlegten Nasenhöhle die Pigmentierung nicht an die Grenzen des Riechepithels. Dieses Unterscheidungsmerkmal Suchanneks dürfte deshalb wohl zu streichen sein.

Zur Untersuchung des Riechepithels und seines Verhältnisses zum N. olfactorius bediente sich van Gehuchten (11) der schnellen Golgi'schen Methode und bestätigte vollständig die Mitteilungen von R. y Cajal (1889, 1890) und von Ehrlich (1886), welcher letzterer mit der Methylenblaumethode arbeitete. Alle diese Untersuchungen „beweisen mit voller Sicherheit den direkten Zusammenhang der Geruchsfasern mit den bipolaren Zellen der Schleimhaut und die gänzliche Abwesenheit von Nervenplexus an der Basis der Epithelschichte, wie sie von Ranvier und Exner angenommen werden.“ Man sieht, dass Preobraschensky prompt widerlegt wird. Ohne weiter auf die ganz mit R. y Cajal übereinstimmende Beschreibung einzugehen, will ich nur noch auf einen Wink bezüglich der Methode aufmerksam machen. Van Gehuchten erhält weit bessere Resultate mit der schnellen Golgi'schen Methode, wenn er das Silbernitrat im Dunkeln eine längere Reihe von Tagen einwirken lässt, als wenn er sich auf 36—48 Stunden beschränkt.

v. Brunn (10) untersuchte bei seinen schon erwähnten Beobachtungen ebenfalls mit der Golgi'schen Methode die Riechschleimhaut des Menschen. Es gelang ihm auch hier, ganz die gleichen Bilder, wie Cajal, v. Gehuchten u. a. zu erhalten, und er verfolgte die von der Riechzelle abgehende Nervenfasern bis zum Olfactoriusstämmchen hin.

Ausser diesen Fasern stiegen noch andere Fasern in's Epithel auf, welche dicht unter der Oberfläche endigten, ähnlich denen im Epithel der Cornea.

Das Jacobson'sche Organ des Menschen wird von Piana (12) besprochen. Er sagt, dass sein inkonstantes Vorkommen, seine kleinen Dimensionen, das Fehlen des Riechepithels ihn veranlassten, das Organ für rudimentär und abortiv zu halten. Dies thut man bekanntlich allgemein. Er bringt in Anregung, doch auch einmal farbige Rassen darauf hin zu untersuchen, ob vielleicht bei ihnen eine bessere Entwicklung des kleinen Organs zu finden ist.

D. Geschmacksorgan.

11. Tuckerman, Fr., On the gustatory Organs of the Mammalia. Proceedings of the Boston Soc. of Nat. History. Vol. XXIV, 1890, S. 470.
12. Tuckerman, Fr., On the gustatory Organs of *Sciurus hudsonius*. 1. Pl. Internation. Monatsschr. f. Anat. u. Physiol., Bd. VIII, S. 137.
Beschreibung der Geschmacksknospen dieses Tieres; nichts von Bedeutung.
13. Tuckermann, Fr., On some mammalian taste-organs. Journ. of anat. and phys., Vol. XXV. N. S. Vol. V, S. 505.
Untersucht die Geschmacksorgane bei *Mus musculus* und *Aretomys monax* (neugeboren) und bei *Mephitis mephitis*. (Embryo.) Ohne weitergehendes Interesse.
14. Tavernari, L., Contributo all' anatomia degli organi del gusto. La lingua del *Cercopithecus diana*. Estratto dagli Atti della soc. dei naturalisti di Modena. Memor. originali, Ser. III, Vol. X, Modena, ann. XXV, Fasc. 1, S. 23.
15. Guitel, Fr., Sur les organes gustatifs de la Baudroie (*Lophius piscatorius*). Revue scientifique, T. 47, No. 18, S. 569.

Die Untersuchungen über das Geschmacksorgan sind zu einem gewissen Abschluss gelangt, was daraus hervorgeht, dass sich die vorliegenden Untersuchungen wesentlich mit der Topographie der Geschmacksknospen beschäftigen. Über Tavernaris Arbeit kann ich nichts aussagen, da sie mir noch nicht vorgelegen hat.

IX.

Nervensystem.

Von

Cam. Golgi, Pavia.

A. Allgemeine Histologie des Nervensystems (Nervenfasern und Nervenzellen). Beziehungen der beiden zu einander. Neuroglia.

1. Marenghi, G. e L. Villa, Des quelques particularités de structure des fibres nerveuses médullaires. Archives Italiennes de biologie. Tome XV 1891, fasc. III, pag. 404, Riforme mediche Vol. VII, 212.
2. Johansson, Dr., Die Ringbänder der Nervenfasern (mitgeteilt von Justus Gaule). Centralblatt für Physiologie 1891, Nr. 11, pag. 299.
3. de Moor, D. S., Contribution à l'étude de la fibre nerveuse cerebro-spinale — (travail fait à l'Institut Solvay Université de Bruxelles). — Editeur Lamartin, Bruxelles 1891.
4. Epow, Bau und Eigenschaften des Achsencylinders, des Axolemmas und der Markhüllen, ihre gegenseitigen Beziehungen, die Bedeutung der Markhülle, die Remak'schen Fasern. (Tageblatt des IV. Kongresses russischer Ärzte zu Moskau H. 4.—10. Januar 1891, Sektion f. Nervenheilk. u. Psych.). (Diese Veröffentlichung ist dem Referenten nicht zugegangen.)
5. Owsjannikow, P., Zur Struktur der Nervenfasern. Mélanges biologiques de l'Académie Imp. de Sciences de St. Petersburg 1891, Bd. XIII, pag. 101—112.
6. Paladino, G., Contribuzione alla migliore conoscenza dei componenti i centri nervosi, mercè il processo del joduro di Palladio — Estratto dal Rendiconto della R. Accademia delle Scienze fisiche e matematiche Fasc. 9. 12. 1891.
7. Magini, D. G., La diversa ubicazione del carioplasma e del nucleolo nella cellula nervosa motoria. Atti della R. Accademia dei Lincei Maggio 1890.
8. Coggi, D. A., A proposito degli spostamenti del carioplasma e del nucleolo nelle cellule nervose. Atti della R. Accademia dei Lincei Ottobre 1890.
9. Magini, D. G., Ancora Sulla ubicazione del nucleolo nella cellula nervosa motoria. Atti della R. Accademia dei Lincei, Aprile 1891.
10. Waldeyer, W., Ueber einige neuere Forschungen im Gebiete der Anatomie des Centralnervensystems. Sonderabdruck aus der „Deutschen medizinischen Wochenschrift“ 1891, 44 u. ff.

111. Kölliker, A. v., Die Beziehungen der nervösen Elemente zu einander. Eröffnungsrede bei d. 5. Versammlung der Anatom. Gesellsch. — Verhandl. der Anat. Gesellsch. in München 1891, pag. 2—22.
112. Lenhossék, M. v., Neuere Forschungen über den feineren Bau des Nervensystems. Separatabdruck a. d. Korrespondenz-Blatt für Schweizer Ärzte. Jahrgang XX, 1891.
113. Gehuchten, A. v., L'anatomie et l'histologie du Système nerveux central. Extrait des Annales de la Société belge de microscopie —. Memoires. Bd. XV, 1891.
114. Ramón y Cajal, Significación fisiologica de las expansiones protoplasmáticas y nerviosas de las células de la sustancia gris. Revista de ciencias médicas de Barcelona 1891, Nr. 22 y 23; Mem. leído en el Congreso méd. de Valencia 24 Junio 1891.
115. Golgi, C., La rete nervosa diffusa degli organi centrali del sistema nervoso. Suo significato fisiologico. Rendiconti del R. Istituto Lombardo di Scienza e Lettere. Sedute del 2.—16. Aprile 1891. Tomo XXIV. — La réseau nerveux diffus etc. — Archives Italiennes de Biologie. Tome XV. Fas. III, pag. 434, 1891.
116. Lenhossék, Mich. v., Zur Kenntnis der Neuroglia des menschlichen Rückenmarkes. Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft in München vom 18.—20. Mai 1891.
117. Valenti, G., Contributo alla istogenesi della cellula nervosa e della neuroglia nel cervello di alcuni pesci condrostei. — Atti della Società toscana dei Scienze Naturali, Vol. XII, 1891.
118. Retzius, G., Zur Kenntnis der Ependymzellen der Centralorgane. Verhandlungen des Biologischen Vereins zu Stockholm 1891.
119. Magini, G., Sui filamenti dell' epitelio ependimale nel bulbo dell' Uomo. — Bollettino delle R. Accademia medica di Roma, Febbrajo e Marzo 1891.

B. Grosshirn, Kleinhirn und sogenannte Gehirnganglien.

1. Auerbach, Leopold, Beitrag zur Kenntnis der ascendierenden Degeneration des Rückenmarks und zur Anatomie der Kleinhirn-Seitenstrangbahn. Arch. f. pathol. Anat. Bd. 124. Zwölfte Folge. Bd. 4, H. I, 1891, S. 149—174.
2. Baginsky, B., Zur Kenntnis des Verlaufes der hinteren Wurzel des Acusticus und des Verhaltens der Striae medullares. Arch. f. Psych. und Nervenkrank. Bd. 23, 1891, H. I, S. 39—58.
3. von Bechterew, Zur Frage über die äusseren Associationsfasern der Hirnrinde. Neurol. Centralbl., Bd. X, 1891, Nr. 22, S. 682—684.
4. Beddard, Frank E., On the Pouch and Brain of the male Thylacine. Proceedings of the Zool. Society of London for the year 1891, Part. I, S. 138—145.
5. Benedict, Moriz, Some Points of the Surfaces-Anatomy of the Brain. An open letter to Sir William Turner. Journ. of Anat. a. Phys., Vol. 25, New Series, Vol. V, part. II, 1891, S. 210—221.
6. Bernheimer, Stephan, Über die Sehnervenwurzeln des Menschen, Ursprung, Entwicklung und Verlauf ihrer Markfasern. Mit 3 farb. Taf. Wiesbaden, J. F. Bergmann, 1891, 92 S.
7. Bernheimer, S., Zur Kenntnis der Anatomie der Sehnervenwurzeln des Menschen. Verhand. des X. Intern. Med. Kongress. zu Berlin, 4.—9. Aug. 1890, Bd. IV, Abt. 10, Augenheilk., 1891, S. 149—151.
8. Bertelli, Dante, Rapporti della piamadre con i solchi del midollo spinale umano. Estrat. dagli Atti d. Soc. Toscana di Scienze Nat., Vol. XII, con 1 Tav., 12 pag.
9. Blumenau, Leonidas, Zur Entwicklungsgeschichte und zum feineren Bau des Hirnbalkens. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 37, H. I, 1891, S. 1—15.
10. Blumenau, Leonidas, Über den äusseren Kern des Keilstranges im verlängerten Mark. Neurol. Centralbl., Bd. X, 1891, S. 226—232.

11. Blumenau, Leonidas, Einige Bemerkungen über den äusseren Kern des Keilstranges. *Neurol. Centralbl.*, Bd. X, 1891, S. 589—590.
12. Blumenau, Leonidas, Untersuchungen über die Entwicklung und Struktur des Sulcus s. Ventriculus corporis callosi. *Vestnik Klin. i Sudebuoi psichiat. i nevropat.* St. Petersburg 1891, Bd. 8, Nr. 2, S. 147—158.
13. Brosset, J., Contribution a l'étude des connexions du Cervelet. Lyon 1891, 114 pag., 1 Tav. Tesi.
14. Bruce, A., On the Segmentation of the Nucleus of the third Cranial Nerve. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh* 1891, S. 168—176, mit 2 Tafeln.
15. Bruce, A., On the Connections of the inferior Olivary Body. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh* 1891, S. 23—27, mit 2 Tafeln.
16. Courmont, Le Cervelet et ses fonctions. Paris 1891, S. 605.
17. Cramer, A., Einseitige Kleinhirnatrophie mit leichter Atrophie der gekreuzten Grosshirnhemisphäre nebst einem Beitrage zur Anatomie der Kleinhirnstiele. *Beitr. zur pathol. Anat. u. Allg. Pathol.*, Bd. XI, 1891, H. I, S. 39—58, 1 Taf.
18. Cunningham, J., The Sylvian Fissure and the Island of Reil in the Primate Brain. *Journ. of Anat. a. Phys.*, Vol. 25, New Series Vol. 5, Part. II, 1891, S. 286.
19. Darkschewitsch, L., u. Pribytkow, G., Über die Fasersysteme am Boden des dritten Hirnventrikels. *Neurol. Centralbl.*, Bd. X, 1891, S. 417—429.
20. Falcone, Cesare, Contributo all' Anatomia dell' Insula di Reil. *Giorn. dell' Associaz. dei Nat. e Medici*, anno II, Puntata I 1891.
21. Fish, J. A., The Epithelium of the Brain Cavities. *Proceedings of the American Society of Mikroskopy* 1890, Washington 1891, Vol. XII, S. 140—145.
22. van Gehuchten, A., La structure des Centres Nerveux; la Moelle épinière et le Cervelet. *La Cellule*, Tome VII, fasc. I, S. 79—122, 4 Taf.
23. van Gehuchten, A., et J. Martin, Le Bulbe olfactif chez quelques mammifères. *La cellule*, Tome VII, fasc. 2.
24. Gudden, Hans, Beitrag zur Kenntnis der Wurzeln des Trigemini-nerven. Mit 1 Taf. *Allg. Zeitschr. f. Psych. u. psych.-gerichtl. Medizin*, Bd. 48, 1891, S. 16—32.
25. Hadden, W. R., and Ballance, C. H., Experimental Observations on the Brain of the Monkey. *St. Thomas Hospital Reports* 1889—90—1891. New Series, Vol. 19, S. 273—285.
26. Jelgersma, Noch einmal die Entstehung von Gehirnwindungen. *Centralbl. f. Nervenheilk. u. Psychiatrie*, Jahrg. XIV, neue Folge, Bd. 1891, S. 1—10.
27. Kaes, Theodor, Die Anwendung der Wolter'schen Methode auf die feinen Fasern der Hirnrinde. *Neurol. Centralbl.*, Bd. X, 1891, S. 456.
28. von Kölliker, A., Über den feineren Bau des Bulbus olfactorius. *Physikalisch-medizinische Gesellsch. zu Würzburg*, Sitzung vom 19. Dez. 1891; *Wien. klin. Wochenschr.* Jahrg. V, 1892, Nr. 1, S. 15; *Münchener medicin. Wochenschr.*, Jahrg. 39, 1892, Nr. 2 S. 30.
29. Langdon, J. W., The Arachnoid of the Brain. *The New York med. Record*, 15. Aug. 1891, the *Journ. of Comparative Neurologie*, Vol. I, 1891, S. 205—210, mit Figuren.
30. Marchi, Vittorio, Sull' Origine e decorso dei Peduncoli Cerebellari e sui loro rapporti cogli altri centri nervosi. *Publicaz. del R. Istituto di Stud. Sup. in Firenze*, Sezione Scienze fisiche e nat., 1891, 38 S., Con 5 Tav. — *Riv. di Freniatria e Med. Legale*, Vol. 17, 1891, fasc. 3, S. 357—368.
31. Mingazzini, G., Recherches complémentaires sur le trajet du pedunculus medius cerebelli. Mit 3 Taf. *Internat. Monatschr. f. Anat. u. Physiol.*, Bd. VIII, 1891, H. 7, S. 266—278.
32. Mouret, S., Sur la toile choroidienne du 4^{ème} Ventricule et les communications des espaces sous-arachnoidiens avec les ventricules cérébraux. *Montpellier Medical* 1891, Serie V. Tome 17, S. 32—40.

33. Pemberton, Henry Russel, Recent Investigations on the structure and relations of the optic thalami. The Journ. of Comparative Neurology, Vol. I, 1891, S. 135—149.
34. Perlia, Über die Beziehungen des Optikus zum Centralnervensystem. Nach einem Vortrag im Ärzte-Verein zu Frankfurt a/M., mit 1 Abb. Klin. Monatschr. f. Augenheilk. Jahrg. 29, 1891, S. 191—202.
35. Popescu, G., Cercetări asupra mădurei prelungite. Untersuchungen über die Medulla oblongata. Institut de Chirurg. Bucaresci 1891, S. 112—122.
36. Ramón y Cajal S. Pedro, Sur la structure de l'écorce cérébrale de quelques mammifères. La cellule Tome VII, fasc. I, S. 123—176, 3 Taf.
37. Retzius, Gustaf, Über den Bau der Oberflächenschicht der Grosshirnrinde beim Menschen und bei den Säugetieren. Biologiska Föreningens Förhandlingar, Bd. III, Jan.-März. 1891, Nr. 4, 6, 12, S. 92—102.
38. Retzius, Gustaf, Zur Kenntnis der Ependymzellen der Centralorgane. Biologiska Föreningens Förhandlingar, Bd. III, Jan.-März. 1891, Nr. 4, 6, 13, S. 103—116.
39. Romano, A., Sull' origine del Nervo Oculomotor. comune con osservazioni sulla funzione delle bigemine. Annali di Ottalmoiatria, Pavia 1890—91, XX Vol., S. 50—56.
40. Sala, Luigi, Zur feineren Anatomie des grossen Seepferdefusses. Mit 3 Taf. Zeitschr. f. micr. Zool., Bd. 52, 1891, Heft 1, S. 18—45.
Sulla fina Anatomia del Gran piede d'Ippocampo. Arch. p. le Scienze Med., Vol. XV.
41. Schütz, H., Anatomische Untersuchungen über den Faserverlauf im centralen Höhlengrau und den Nervenfasernschwund in demselben bei der progressiven Paralyse der Irren. Arch. f. Psych. u. Nervenkrankh., Bd. 12, 1891, S. 527—587.
42. Targowla, Contribution à l'étude de la structure de l'écorce du Cerveau et du Cervelet. Bull. de la Société Anatomique de Paris. Ann. 46, Serie V, Tome V, 1891, fasc. 6, S. 175—176.
43. Toison, S., et Lenoble, E., Note sur la structure et sur la composition du liquide cephalo-rachidien chez l'homme. Compt. Rend. hebdom. de la Soc. de Biol., Serie IX, Tom. III, 1891, Nr. 18, S. 373—379.
44. Trolard, P., De l'appareil nerveux de l'olfaction.
45. Turner, Sir W., Human Cerebellum with a remarkably modified fronto-parietal lobe. The Journ. of Anat. a. Phys., Vol. 25, New Series, Vol. 5, 1891, Part. III, S. 327—337.
46. Turner, Sir William, On the minute Anatomy of the Pes hippocampi by Luigi Sala, and some general Anatomical facts brought out by Golgi's method. The Journal of Anat. a. Phys., Vol. XXV, New Series, Vol. V, 1891, Part. IV, S. 578—581.
47. Valenti, Giulio, Sullo sviluppo dei prolungamenti della pia madre nelle scissure cerebrali. Atti Soc. Toscana di Scienze Nat., Vol. XII, con 1 Tav., 12 pag.
48. Valenti, Giulio, Contributo allo studio delle scissure cerebrali. Atti Soc. Tosc. di Scienze Naturali, Vol. XI, 1891, S. 137—172, con 1 Tav.
49. Vanhersecke, G., La morphologie des circonvolutions cerebrales, origine, développement, valeur morphologique, physiologique et medical des plis corticaux du cerveau. Lille 1891, 145 S. mit Figuren in Schwarz und in Farben.
50. Waldeyer, W., Sylvi'sche Furche und Reil'sche Insel des Genus Hylobates. Mit 1 Taf. Sitzungsab. d. Kgl. Preuss. Akad. der Wissensch. Berlin 1891, XVI, S. 265—277.
51. Zacher, Theodor, Beiträge zur Kenntnis des Faserverlaufes im Pes pedunculi, sowie über die corticalen Beziehungen des Corpus geniculatum internum. Arch. f. Psychiatrie u. Nervenhe., Bd. 12, 1891, S. 654—698.
52. Held, H., Die centralen Bahnen des Nervus acusticus bei der Katze. 2 Taf. Arch. f. Anat. u. Phys., Jahrg. 1891. Anat. Abt. H. 4—6, S. 271—291.
53. Honneger, S., Vergleichend anatomische Untersuchungen über den Fornix und die zu ihm in Beziehung gebrachten Gebilde im Gehirn des Menschen und der Säugetiere. Zürich 1891, 8°, 284 S. mit 10 Taf.

54. Wilder, Burt G., Exhibition of Diagrams illustrating the Formation of the human Sylvian Fissure. Proceedings of the American Association for the Advancement of Science for the 33 Meeting held at Indianapolis. Indiana, August 1890, Salem 1891, S. 346—347.
55. Wilder, Burt G., Exhibition of Diagrams of the Brain and medisectioned Heads of Man and a Chimpanzee. Ebendasselbst.
56. Waldeyer, W., Über die Insel des Gehirns der Anthropoiden. Bericht über die XXII. allg. Versamml. d. Deutsch. Anthropol. Gesellsch. zu Danzig vom 3.—14. Aug. 1891, Korrespondenzbl. d. Deutsch. Gesellsch. f. Anthropol., Ethnol. u. Urgesch., Jahrg. XXII, 1891, Nr. 10, S. 110—112, mit 4 Abbild.

C. Verlängertes Mark und Rückenmark. Nervenwurzeln. Spinalganglien. Sympathicus.

1. Arloing, S., Des rapports fonctionelles du cordon sympathique cervical avec l'épiderme et les glandes. Arch. de phys. Année 23, 1891, S. 160—171.
2. Bechterew, von, W., Nachtrag zu der Arbeit „Über die verschiedenen Lagen und Dimensionen der Pyramidenbahn beim Menschen und den Tieren und über das Vorkommen von Fasern in derselben, welche sich durch eine frühere Entwicklung auszeichnen“. Neurol. Centralbl. Bd. X, 1891, S. 107.
3. Bertelli, Dante, Il Solco intermediario anteriore del Midollo spinale Umano. Atti Soc. Toscana Scienze Naturali, Vol. XI, 1891, S. 213—225.
4. Forel, August, unter Mitwirkung von Dr. Mayser u. Ganser, Ueber das Verhältnis der experimentellen Atrophie- und Degenerationsmethode zur Anatomie u. Histologie des Centralnervensystems, Ursprung der IX., X., XI. Hirnnerven. Separat-Abdr. a. d. Festschrift z. Feier des 50jährigen Doktor-Jubiläums der Herren von Nägeli u. von Kölliker, Zürich 1891.
5. van Gehuchten, A., La structure des Centres Nerveux, la Moelle Épinrière et le Cervelet. La Cellule, Tome VII, Fasc. I, S. 79—122, 4 Taf. v. Kapitel B.
6. Fürstner u. Knoblauch, Über Faserschwund in der grauen Substanz und über Kerntheilungsvorgänge im Rückenmarke unter pathologischen Verhältnissen. Mit 1 Taf. Arch. f. Psych. u. Nervenhe., Bd. XXIII, 1891, H. 1, S. 135—152.
7. Hoche, A., Beiträge zur Kenntnis des anatomischen Verhaltens der menschlichen Rückenmarksnerven im normalen und krankhaft veränderten Zustande (bei der Dementia paralytica). Heidelberg, Hönnig 1891, 8°, 46 S.
8. Hoche, A., Über die Verteilung der Ganglienzellen im untersten Abschnitte des Wirbelkanals beim Menschen. Neurol. Centralbl., Bd. X, 1891, S. 100—102.
9. Hoche, A., Über die Ganglienzellen der vorderen Wurzeln im menschlichen Rückenmark. Autorref. XVI. Wanderversamml. d. südwestdeutsch. Neurol. u. Irrenärzte am 6. u. 7. Juni in Baden-Baden. Münch. med. Wochenschr., Jahrg. 38, 1891, Nr. 26, S. 423.
10. Kazzander, Giulio, Sulla radice dorsale del nervo ipoglosso nell' uomo e nei mammiferi domestici. Anat. Anzeiger, Bd. VI, 1891, S. 444—450.
11. Kölliker, von A., Der feinere Bau des verlängerten Markes. Anat. Anzeig., Bd. VI, 1891, S. 427—431.
12. Langendorff, O., Die Beziehungen der Nervenfasern des Halssympathikus zu den Ganglienzellen des oberen Halsknotens. Centralbl. f. Physiol., Bd. V, 1891, Nr. 5, S. 129—131.
13. Lawdowsky, M., Vom Aufbau des Rückenmarkes. Histologisches über die Neuroglia u. Nervensubstanz. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 38, 1891, S. 264—301.

44. Mingazzini, G., Intorno alle origini del Nervo Ipoglosso. *Ann. di Freniatria*, Vol. II, 1891, S. 3—10.
45. Müller, Erik, Untersuchungen über den Bau der Spinalganglien. 2 Taf. *Nordiskt Medicinskt Arkiv*, Ny-Folge, Bd. I, 1891, H. 5; Bd. 3, 23. Nr. 26, 55 S.
46. Oddi, R., e. Rossi, U., Sul decorso delle vie afferenti del Midollo Spinale. Con 4 Tavole e 3 Figure. Publicaz. del R. Istituto di Studi Sup. prat. e di perfez., in Firenze, 1891, S. 47.
47. Pouchet, G., Sur la moelle épinière du Cachalot. *Compt. Rend. Hebdom. de la Soc. de Biologie*, Serie 9, Tome III, 1891, Nr. 1, S. 11—14.
48. Ramón y Cajal, S., Notas preventivas sobre la Retina y gran simpático de los mamíferos. *Gaceta Sanitaria* de 10 die. Barcelona 1891, 16 pag. con 7 fig.
49. Rossolimo, Gregoire, Recherche expérimentale sur les voies motrices de la moelle épinière. *Arch. de Neurologie*, Vol. 22, No. 64, S. 52—69, No. 65, S. 189—203.
50. Sala, Luigi, Sull' Origine del Nervo Acustico. — *Monit. Zoolog.*, Vol. II, 1891, No. 11, und auch *Archiv. Italien. de Biologie*, Tome XVI, S. 196—208.
51. Sakhargewsky, N., Sur les faisceaux pyramidaux dans la moelle épinière. *Travaux de la Section méd. de la Soc. de Scienc. expériment. annexée à l'Université de Charkow* 1891. Russisch mit französ. Titel. 31 Seiten und 4 Tafeln.
52. Schaffer, Karl, Vergleichende-anatomische Untersuchungen über Rückenmarksfaserung. *Arch. f. mikrosk. Anat.*, Bd. 38, 1891, H. 1, S. 157—176.
53. Sherrington, Ch. S., On out-lying Nerve-cells in the Mammalian spinalcord. Mit 2 Taf. *Philosoph. Transact. of the Royal Society of London*, Vol. 181, B. London 1891, S. 33—48.
54. Singer u. Münzer, Beiträge zur Anatomie des Centralnervensystems, insbesondere des Rückenmarks. *Denkschr. d. kaiserl. Akad. d. Wissensch., mathem.-naturw. Klasse* Bd. 57, 1891, S. 569—590. S. a, Leipzig 1891, 22 S. mit 3 farb. Tafeln.
55. Kazzander, J., Über den Nervus accessorius Willisii und seine Beziehungen zu den oberen Cervicalnerven beim Menschen und einigen Haussäugetieren. 2 Taf. *Arch. f. Anat. u. Phys.*, Jahrg. 1891, Anat. Abt. H. 4—6, S. 212—243.
56. Masius, Jean, Études sur la fine Anatomie de la moelle épinière. Notice préliminaire. *Bull. de l'Acad. Roy. des Scienc. des lettres et des beaux arts de Belgique*, Année 62 Serie III. Tome 23, 1891, No. 1, S. 13—19.

D. Peripherisches Nervensystem. Nervenendigungen.

1. Alexander, Karl, Untersuchungen über die Nebennieren und ihre Beziehungen zum Nervensystem. Beiträge z. path. Anat. u. allg. Pathol., Bd. XI—1891, H. I, S. 145—197.
2. Axenfeld, D., La Corda del Timpano provvede di fibre specifiche il margine e la punta della lingua. *Atti e Rend. Accad. Medico-Chirurg. di Perugia* 1891, Vol. IV, S. 33.
3. Bartiniéff, Sur la distribution des nerfs dans les parois des intestins grêles. *Travaux de la Section médicale de la Société des Sciences expérimentales, annexée à l'Université de Charkow* [russisch mit französ. Titel], 31 S., mit 1 Tafel.
4. Bernheimer, Über einen Befund am Optikus. *Verhand. d. X. intern. med. Kongr. zu Berlin*, 4—9. Aug. 1890, Bd. IV, Abt. 10. Augenheilk. 1891, S. 148—149.
5. Boucheron, Nerfs ciliaires superficielles chez l'homme. *Memoire de la Société de Biologie*, Serie IX. Tome III 1891, No. 14, S. 59—64.
6. Capparelli, Andrea, Die nervösen Endigungen in der Magenschleimhaut. *Biolog. Centralbl.* Bd. XI, 1891, No. 1, S. 27—30.
7. Darkschewitsch, Über die Kreuzung von Sehnervenfäsern. Mit 6 Fig. *Arch. f. Ophthalmologie*, Bd. 37, 1891, S. 1—27.

8. Doyon, Maurice, Recherches sur les nerfs vasomoteurs de la rétine et en particulier sur le nerf trijumeau. Arch. de Phys., Anno 23, 1891, No. 1, S. 154—159.
9. Eisler, P., Der Plexus lumbo-sacralis beim Menschen. Vorläufige Mitteilung Anat. Anzeiger, Bd. VI, 1891, S. 274—281.
10. Eisler, P., Der Plexus lumbo-sacralis beim Menschen. Verhand. d. Gesellsch. deutsch. Naturforsch. und Ärzte, 64. Versamml. zu Halle a. S., 21.—25. Sept. 1891.
11. Ferguson, John, The Phrenic Nerve. The Brain 1891. Parts LIV u. LV, S. 282—283.
12. Griffin, Montagu, Some Varieties of the last dorsal and first lumbar Nerves. The Journ. of Anat. a. Phys., Vol. 26. New Series Vol. VI, Parts I. 1891, S. 48—55.
13. Hebold, O., Der Faserverlauf im Sehnerven. Neurol. Centralbl. Bd. X, 1891, S. 167 bis 169.
14. Hebold, O., Über die Sehnervenkreuzung beim Menschen. Phys. Verein zu Berlin, Original-Vereinsbericht, Dienstag den 15. Dezember 1891. Mit 10 Fig. auf 2 Tafeln, Arch. f. Ophthalmologie, Bd. 38, Abt. I, S. 221—226.
15. Janosik, S., Cérvy Krevíú a nervy torni Končtiny u člověka a nekterýck zvířat. Sur les vaisseaux sanguins et les nerfs des membres supérieurs chez l'homme et chez quelques autres animaux. Aus Sbonika lékařsky, Serie IV, Sc. 2, Prag 1891, 125 S.
16. Fusari, Romeo, De la termination des fibres nerveuses dans les capsules surrénales des mammifères, avec 1 planche. Arch. Italien de Biol. Tome XVI, 1891, fasc. II et III, S. 265—275.)
17. Marniescu, G., Über die Innervation der Drüsen der Zungenbasis. Verhand. d. phys. Gesellsch. zu Berlin, XIII. Sitz. am 5. Juni 1891, Arch. f. Anat. u. Phys., Phys. Abt., Jahrg. 1891, H. 3—4, S. 357—359.
18. Morat, S. P. Recherches sur les nerfs vasomoteurs de la tête. Trajet intra-cranien des vasomoteurs auriculaires. Arch. de phys. An. 23, 1891, S. 87—95.
19. Nawrocki, J. u. Przybylski, Die pupillenerweiternden Nerven der Katze, Arch. f. die gesam. Phys., Bd. 50. 1891, Heft 5—6, S. 234—277.
20. Penzo, Rodolfo, Sul Ganglio gienicolato e sui nervi che gli sono connessi. Atti del R. Istituto Veneto di Scienze lettere ed Arti, Tomo 38, Serie 7, Tome II, Dispense 2, 5, 6, 8, 10, 1891.
21. Ramón y Cajal, S. y Sala Claudio, Terminacion de los nervios y tubas glandulares del pancreas de los vertebrados, 28 de die. Barcelona 1891.
22. Riese, H., Die feinsten Nervenfasern und ihre Endigungen im Ovarium der Säugetiere und des Menschen Anat. Anzeig., Bd. VI, 1891, S. 401—420.
23. Spence, Thomas B., A Support for the Chorda Tympany Nerve in the felidae. Proceedings of the American Association for the advancement of Science for the 33 meeting held at Indianapolis Indiana, August 1890, Salem 1891, S. 339.
24. Staurenghi, Cesare, Contribuzione alla ricerca del decorso delle fibre midollate nel chiasma ottico. Rend. Reale Istituto Lombardo di Scienze e lettere, Vol. XVI, Serie III, Vol. VII, 1891.
25. Stowel, T. B., The Lumbar, the Sacral and the Coccygeal nervs in the domestic Cat. The Journ. of Comparative neurol. Vol. I. 1891, Decemb. S. 287—313.

E. Nervensystem der Vögel, Reptilien, Amphibien und Fische.

I. Vögel.

1. Klinckowström, Les lobes olfactoires du Helmarus Glacialis. Biologiska Föreningh. Förhandlingar, Bd. III, H. 1, Stockholm 1890. 91.
2. Perlia, Bemerkungen zur medialen Optikuswurzel bei Vögeln. Neurol. Centralbl. Bd. X, 1891, No. 13, S. 390—391.

3. Ramon y Cajal, S., Sur la fine structure du lobe optique des oiseaux et sur l'origine réelle des nerfs optiques. Avec 2 pl. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Phys., Bd. VIII, 1891, S. 337—366.
4. Turner, C. H., Morphology of the Oviparous Brain. (Journ. of Comparative Neurol., Cincinnati 1891, Vol. I, S. 39—49, S. 107—133 und 265—286.

II. Reptilien.

5. Ramón y Cajal, Pedro, El encefalo de los reptiles. Barcelona 24. Sept. 1891, 31 S. 8 Fig.
6. Herrich, C. L., Contribution to the comparative morphology of the Central Nervous System. I. Illustration of the Architecture of the Cerebellum. With 4 plates, II Topography and Histology of the Brain of certain Reptiles. With 2 plates. The Journ. of Comp. Neurology, Vol. I, 1891, S. 1—37.

III. Amphibien.

7. Burckhardt, Rudolf, Die Zirbel von Ichthyophis glutinosus und Protopterus annectens Anat. Anzeig., Bd. VI, 1891, S. 348—349.
8. Burckhardt, Rudolf, Untersuchungen am Hirn und Geruchsorgan von Triton und Ichthyophis. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 52, 1891, S. 369—403.
9. Smirnow, A., Materialien zur Histologie des peripheren Nervensystems der Batrachier. Mit 1 Taf. Kasan 1891, russisch, S. S. 1 + 5—106 + I—X + I—VIII.

IV. Fische.

10. Chévril René, Sur l'anatomie du Système nerveux grand sympathique des elasmobranches et des poissons osseux. Paris 1891, S. 203, Thèse.
11. Guitel, Frédéric, Recherches sur les boutons nerveux bucco-pharyngiens de la Baudoire (Lophius piscatorius). Arch. de Zool. expérimentale et générale, Serie II, Tome IX, 1891, No. 4, S. 671—697. Mit 1 Taf.
12. Haller, B., Über das Centralnervensystem, insbesondere über das Rückenmark von Orthogoriscus mola. Morph. Jahrb. Bd. 17, 1891, S. 198—270.
13. Herrich, C. L., Contribution to the Comparative Morphology of the Central nervous-Systeme. Topography and Histology of the Brain of Certain Ganoid Fishes. The Journ. of Comp. Neurol., Vol. I, 1891, S. 149—183.
14. Herrich, C. L. a. Judson, C., Contribution to the morphology of the Brain of Bony Fishes — I, Siluridae, mit 1 Taf. The Journ. of Comp. Neurol., Vol. I, 1891, Oktober, S. 211—228.
15. Herrich, C. L., II. Studies of the Brain of some American fresh water Fishes. The Journ. of Comp. Neurol., Vol. I, 1891, Oktober, S. 229—245, 3 Taf., Dez., S. 333—358.
16. Herrich, C. L., The Commissures and Histology of the Teleost Brain. Anat. Anzeiger Bd. VII, 1891, S. 676—681.

F. Nervensystem der Evertibraten.

1. Biedermann, W., Über den Ursprung und die Endigungsweise der Nerven in den Ganglien wirbelloser Tiere. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. 25, neue Folge 18, S. 429—466, 7 Taf.

2. Binet, Alfred, Sur la chaîne nerveuse sous-intestinale du Hanneton (*Melolontha vulgaris*). Compt. Rend. hebdom. de la Soc. de Biologie, Serie IX, Tome III, 1891, No. 22, S. 489–490.
3. Bürger, O., Beiträge zur Kenntnis des Nervensystems der Wirbellosen. (Neue Untersuchungen über das Nervensystem der Nemertinen.) Mitteilungen a. d. zool. Station zu Neapel, X. Bd., 2. H., 1891.
4. Packard, Alpheus, Further Studies on the Brain of *Limulus polyphemus*. Zool. Anzeiger, Jahrg. XIV, 1891, S. 129–133.
5. Retzius, Gustaf, Zur Kenntnis des Nervensystems der Krustaceen. Biologische Untersuchungen, Neue Folge, I, 1891, S. 1–50.
6. Rohde, Emil, Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Hirudineen. Sitzungsber. des kgl. Preuss. Akad. der Wiss. zu Berlin, 1891, III, S. 21–32.
7. Samassa, Paul, Über eigentümliche Zellen im Gehirn von *Leptodora*. Anat. Anzeiger, No. 2, 1891, Bd. VI, S. 54–56.

Die Untersuchungen von Marenghi und Villa (1) treffen mit denen von Ewald und Kühne über die Gegenwart von Neurokeratin in den Elementen des Nervengewebes zusammen, sowie mit denen von Golgi über die Art und Weise, in der sich dasselbe morphologisch in den Nervenfasern darstellt. (Golgi: Sulla struttura delle fibre nervose midollate periferiche e cerebrali. Arch. p. le science mediche 1880; noch eingehender behandeln die Nervenfasern des Rückenmarks die unter Leitung von Golgi ausgeführten Untersuchungen des Stud. Rezzonico: Arch. per le science med. 1880.) Bekanntlich konnte Golgi, indem er diese Dinge mit seinen Silbernitrat- und anderen Methoden studierte, eine Struktureigentümlichkeit der markhaltigen Nervenfasern in Centrum und Peripherie nachweisen; im besonderen beschreibt er als spezielle Stützapparate des Myelins eine Reihe von konisch geformten Spiralen, welche aus sehr feinen Fasern zusammengesetzt sind. Sie umkreisen den Achsencylinder mit Windungen, welche, während sie sich langsam vergrössern, so in der Längsrichtung der Faser abrücken, dass sie eine Art von Trichter bilden, dessen Spitze den Achsencylinder eng umgiebt, dessen Basis der Innenfläche der Schwann'schen Scheide entspricht. Während eine Reihe von italienischen Beobachtern (Mondino, Sala, Cattani, Galli, Petrone) in besonderen Arbeiten mit verschiedenen Methoden die Existenz dieser Organisationseigentümlichkeit bestätigen, nehmen dagegen die Histologen anderer Länder nur unvollkommen oder gar keine Notiz davon, oder betrachten doch Golgi's Beschreibung nur mit grosser Reserve. — Indes auch von seiten derjenigen Beobachter, welche Golgi's Untersuchungen bestätigen, wurden einige Abweichungen konstatiert, so beschränkt z. B. Cattani das Vorhandensein der Fibrillentrichter lediglich auf die Schmidt-Lantermann'schen Einkerbungen, während Golgi behauptet hatte, dass das System der den Achsencylinder umkreisenden Spiralfasern sich manch-

mal noch weiter über beträchtliche Strecken der Nervenfasern hin ausdehnt. Marenghi und Villa beabsichtigen nun in ihrer Arbeit, manche Eigentümlichkeiten näher zu präzisieren und auch genauere technische Angaben für deren Demonstration zu machen. Was die Methoden anlangt, so haben sie mit denjenigen die grösste Sicherheit und Feinheit der Resultate erlangt, welche in successiver Anwendung von Osmium-Bichromat-Mischung und Silbernitrat bestehen. (1. Einlegen für 4—6 Tage in eine Mischung von doppeltchromsaurem Kali 4% 6 Teile, Lösung von Osmiumsäure 1% 2 Teile. 2. Einlegen für 24 bis 48 Stunden und länger in eine Lösung von Silbernitrat 0,75%. Aufhellen in Terpentin.) Präparate nach dieser Methode sind nicht dauerhaft. Weniger sicher, aber dauerhafter ist die zweite Methode von Golgi, welche von Marenghi und Villa genauer präzisiert ist. (1. Lösung von Bichromat 3% für 1—7 Tage. 2. Einlegen in Silbernitrat von 1% für 24 bis 48 Stunden. 3. Zerzupfen und Einschluss in Damar. 4. Einwirkung einer Temperatur von 37—40° für mehrere Tage.) — Recht befriedigende Kontrollresultate kann man auch mit verschiedenen der gebräuchlichen Färbungsmethoden erhalten. (Methylenblau, Säurefuchsin, Hämapoxylin etc.)

Die beiden Autoren benützten zu ihren Untersuchungen hauptsächlich den N. ischiadicus des Kaninchens und fassen ihre Resultate zusammen wie folgt:

1. Abgesehen von den fibrillären Trichterformen zeigt sich das Neurokeratin in manchen peripherischen Nervenfasern in Form einer fortlaufenden Spirale: Ein feinsten Faden durchzieht in einer Spiralwindung innerhalb der Markscheide lange Strecken der Nervenfasern ohne jede Unterbrechung, wobei die Breite jeder Spiralwindung in transversalem Sinn fast konstant ist, eine Breite, welche manchmal die ganze Faser, manchmal auch etwas weniger einnimmt. Diese besondere Form der Spirale hat gewiss die gleiche Funktion, wie die Trichter Golgi's.
2. Auf der äusseren Oberfläche der Nervenfasern verlaufen in longitudinaler Richtung zahlreiche Fibrillen, welche die Reaktionen elastischer Fasern geben. Wahrscheinlich stehen sie in Zusammenhang mit dem inneren Neurokeratinapparat und werden bei der Zusammensetzung der Schwann'schen Scheide betrachtet.
3. Mit den Methoden von Golgi kann man leicht sowohl die Scheide des Achsencylinders, wie die des Myelins darstellen.
4. Der Zusammenhang zwischen den Trichtern und der Achsencylinderscheide wird bestätigt.
5. Die Frommann'schen Streifen sind nicht sowohl der Ausdruck einer

besonderen Streifung des Achsencylinders als vielmehr durch die Färbung der Neurokeratinringe bedingt.

6. Die Trichterbildungen sind nicht allein auf die Einkerbungen beschränkt, sondern es erstrecken sich die cylindro-conischen Segmente häufig weithin.

Dr. Johansohn von Stockholm hat — so schreibt wenigstens Professor Gaule, der Autor der oben angeführten (2) Mitteilung — in solchen Nervenfasern, welche 14 Tage lang in Erlickischer Flüssigkeit in der Wärme fixiert, dann in Wasser gewaschen und endlich mit Hämatoxylin behandelt waren, einen neuen wesentlichen Bestandteil entdeckt. Derselbe soll aus einer Reihe von Ringbändern bestehen, welche den Incisuren von Schmidt-Lantermann entsprechen und sich an das Ende der trichterförmig gestalteten sogenannten „Cylinderkegel“ des Markes anlegen, so dass diese Ringbänder genau die Form von Trichtern zeigen, welche die Markscheide schief von aussen nach innen durchsetzen. Professor Gaule, der Autor der Notiz, bemerkt, dass Ranvier die Existenz von Fibrillen beschrieben hat, welche zwischen den aneinanderstossenden Oberflächen zweier Cylinderkegel ausgespannt sind. Wir wollen die Hypothese bei Seite lassen, welche Professor Gaule für nicht unbegründet hält: dass nämlich die Substanz, welche sich auf die beschriebene Weise färbt, nuklearer Natur sei, eine Hypothese, die mit seiner Ansicht harmoniert, „dass die Markstulpen einer allerdings modifizierten zelligen Gliederung der Nerven entsprechen“, — und nur den neuen wesentlichen Bestandteil, welcher den Gegenstand der Mitteilung Gaule's bildet, betrachten. Bezüglich desselben liegt doch die Vermutung zu nahe, dass die Beobachtung Johansohns in die Kategorie derjenigen gehört, welche sich mit der Stüchsubstanz des Myelins beschäftigen, und man muss sich wundern, wie dies von Prof. Gaule hat übersehen werden können. Im Interesse historischer Genauigkeit muss übrigens bemerkt werden, dass Ranvier allerdings von einem Fibrillensystem gesprochen hat, welches den schrägen Einkerbungen entspricht, allein er hat die Beobachtungen von Golgi nur erwähnt, um sie zu bekämpfen, und es wird der spezielle Apparat, der in den Arbeiten von Golgi beschrieben ist, von Ranvier als eine Zerstörungserscheinung des Myelins gedeutet. Die gleiche Ansicht kommt noch deutlicher zum Ausdruck in einer Arbeit aus dem Laboratorium von Ranvier, in welcher präzise gesagt wird, dass „Golgi regarde comme constitués par la substance cornée les entonnoirs formés d'un filament spiral, qu'il crut trouver au niveau des incisures“, (Waldstein-Weber, *Études histochimiques sur les tubes nerveux a myéline*. *Archive de Physiologie* X). Jedenfalls enthält die

Mitteilung Gaule's ein weiteres nützliches Hilfsmittel für den Nachweis der strittigen Struktureigentümlichkeit.

Die feine Organisation der markhaltigen Nervenfasern hat auch dem Dr. Demoor (3) Veranlassung zu einer eingehenden und nicht kurzen (57 Seiten) Publikation gegeben. Aber obwohl es bei jeder wissenschaftlichen Untersuchung notwendig ist, sich vorher über die von anderen über den gleichen Gegenstand gemachten Studien Rechenschaft zu geben, um entweder zu bestätigen, oder Irrtümer zu beweisen, hat dies Dr. De Moor nicht gethan. In dem langen Litteraturverzeichnis, welches seine Arbeit begleitet, fehlt eine Reihe von Arbeiten, in denen gerade die von ihm behandelten Punkte besprochen sind. Die Studien von De Moor betreffen besonders:

1. Die Struktur der Ranvier'schen Einschnürungen.
2. Die Gebilde, welche den Achsenylinder unmittelbar umgeben.
3. Bau und Bedeutung des Achsencylinders.

I. Ranvier'sche Einschnürungen. Sie sind nicht einheitlich und unveränderlich, sondern zeigen in ein und demselben Nerven sehr verschiedene Bilder. Die Einschnürung kann lang und schmal sein. Die Gegend der Einschnürung ist also morphologischen Modifikationen unterworfen; sie ist gerade der Ort, wo lineare Veränderungen der Nervenfasern stattfinden können. In der Beobachtung, dass die Endpunkte der interanulären Segmente in das jenseits der nächsten Einschnürung liegende Stück der Faser fallen, sieht der Verfasser einen Beweis für die Continuität der Schwann'schen Scheide an der Einschnürungsstelle und um seine Ansicht zu unterstützen, führt er auch mikrochemische Thatsachen an.

II. Die Gebilde, welche den Achsencylinder unmittelbar umgeben. Der Autor sagt, dass er das innere Neurokeratin-Netz von Ewald und Kühne nicht habe entdecken können und schliesst daraus mit Gedoelst, dass es nicht existiert. Er sagt statt dessen, dass zwischen dem Achsencylinder und der Myelinschichte ein „periaxialer“ Raum oder eine intermediäre Zone existiere. Er wirft die Frage auf, ob diese Zone mit der von Mauthner zuerst beschriebenen Scheide homolog sei und ob deren optische und chemische Eigenschaften derart seien, dass man sie mit Ranvier als eine Protoplasmaschichte betrachten könne, welche den Achsencylinder umgiebt in derselben Weise, wie die Schwann'sche Scheide von einer zarten Protoplasmaschichte überzogen ist, und erklärt, dass er sich über diesen Punkt nicht ganz entschieden aussprechen könne.

III. Achsencylinder. Er betrachtet dessen feineren Bau und behandelt getrennt den Teil desselben, welcher im Bereich der Ranvier'schen Einschnürung liegt, und denjenigen, welcher den interanulären Segmenten entspricht. Bei Besprechung der bekannten Frage, ob der

Achsencylinder an Stelle der Einschnürung kontinuierlich sei oder nicht, stützt er sich auf seine Resultate der Behandlung der Fasern mit Osmiumsäure und Silbernitrat, nach vorgängiger Auflösung des Myelins mit Äther und Chloroform; er kommt dabei zu dem Schlusse, dass der Achsencylinder an dieser Stelle chemisch von dem Teil zwischen den Einschnürungen verschieden ist, während dagegen eine anatomische Diskontinuität nicht existiert. Er nennt diesen Teil die intermediäre Region des Achsencylinders.

Beim Studium der zwischen den Einschnürungen befindlichen Teile des Achsencylinders und bei Berücksichtigung der Erfahrungen Boveri's über die Behandlung von Kapillaren, welche mit Eiweiss gefüllt sind, mit Silbernitrat, kommt er zum Schluss, dass die Frommann'schen Streifen wirklich einer bestimmten Struktur des Achsencylinders entsprechen, während die Längsstreifen Schultze's, wenigstens zum Teil, vom mechanischen Prozess des Eindringens des Reagens in kapillare Räume des Achsencylinders herrühren. Den Beweis dafür kann man auch durch Querschnitte führen, welche durch Nerven gelegt sind, die mit Safranin, Hämatoxylin, Methylenblau behandelt sind. Nach De Moor ist der Achsencylinder ein kapillares System, in welchem der periphere Teil dichter ist, als der centrale; der letztere könnte auch flüssig oder halbflüssig sein. In der „intermediären Region“ sei das kapillare System enger und die Substanzen, welche dort in seine Zusammensetzung eingehen, seien chemisch von denen verschieden, welche die interannulären Teile bilden. Hierdurch erhält die Zellentheorie Ranvier's, wie der Autor glaubt, eine neue Stütze und ist in Bezug auf die ganze Zusammensetzung des Achsencylinders besser zu verstehen. Nach seiner Ansicht könnte man den Achsencylinder betrachten „comme formé des fragments dont chacun correspond à un cellule différenciée, c'est à dire à un segment interannulaire; la région intermediaire représente le point d'union de deux de ces fragments, de meme que l'étranglement de Ranvier dans son ensemble représente la jonction ou la soudure de deux cellules primitives, génératrices.“

Der Verfasser glaubt endlich, dass die Verschiedenheit der beiden intermediären Regionen des Achsencylinders eine unerlässliche Bedingung der physiologischen Theorie der elektrischen Eigenschaften der Nerven sei.

Paladino (6) richtet unter Anwendung besonderer Präparationsmethoden die Aufmerksamkeit der Beobachter auf gewisse Punkte der feineren Organisation der Nervencentren. Seine Methode besteht aus folgendem: 1. Einlegen in Palladiumchlorür 1 pro mille (kleine Stücke des Nervengewebes bleiben in der mehrmals zu erneuernden Lösung von zwei Tagen bis zu mehreren Wochen). 2. Hervorrufung von Palladiumjodür mittels Jodkaliums in einer Lösung von 4 zu 100 (1—2 Stunden lang).

In so behandelten Präparaten sah der Verfasser eine eigentümliche Knäuelbildung (*disposizione a gomito*) des Achsencylinders (4—5 mehr oder weniger übereinanderliegende Spiralwindungen) und diese Struktur wurde von ihm nicht nur in den Fasern der vorderen Wurzeln gefunden, sondern auch in deren im Mark selbst gelegenen Teil, sowie in den Vorder- und Seitensträngen der weissen Substanz. — Der Verfasser ist überzeugt, dass es sich nicht um ein Kunstprodukt handelt, sondern um eine wirkliche Struktureigentümlichkeit der Nervenfasern, und sagt, dass die genannten Knäuel eine Verstärkung der Leitungsfasern darstellen.

Mit derselben Methode hat Paladino auch die Neuroglia des Rückenmarks studiert und teilt einige neue Struktureigentümlichkeiten desselben mit; darunter z. B. diejenige „des Neurokeratingerüsts der Markscheide der Nervenfasern und die Anwesenheit eines spinnwebenartigen Neuroglianetzes um die Nervenzellen“. — Der Verfasser unterscheidet verschiedene Arten von Neurogliazellen; von einigen sagt er, dass es sich um Zellformen ohne Kern handle, und zwar „um solche, welche sich in einer vorgeschrittenen Phase des Lebens befinden“.

Was die Fortsätze der Neurogliazellen anlangt, so nimmt Paladino proximale und distale direkte Verbindungen an, und sagt, dass einige von den Fortsätzen sich direkt mit den nächst benachbarten Zellen verbinden, während andere mit entfernter liegenden Zellen zusammenhängen. Im ganzen würde hieraus ein zusammenhängendes Neurogliagerüst resultieren, gebildet aus Zellen mit Fortsätzen und ihren proximalen und distalen Verbindungen, welches demnach sich abweichend verhielte, sowohl von dem Netz, welches Schultze, Frey u. A. als auch von dem mehr oder weniger derben Geflecht, welches Golgi und zuletzt Kölliker, Ramón y Cajal etc.“ beschreiben.

Die drei Publikationen unter Nr. 7, 8, 9 enthalten eine Kontroverse über einen Versuch, die Beziehungen zwischen einer feinen Bildungseigentümlichkeit der centralen Nervenzellen und ihrer besonderen inneren Funktion festzustellen. In den grossen Nervenzellen der *Lobi electrici* des ausgewachsenen Torpedo, welche nach der Vivisektion ganz frisch in verschiedene Fixationsflüssigkeiten eingelegt wurden, hat Magini gefunden, dass das Kernkörperchen aller Nervenzellen des motorischen Feldes excentrisch nach dem Nervenfortsatz der Zelle hin liegt, d. h. also sich nach dem elektrischen Nerven hin bewegt hat, und dass ausserdem auch das Karyoplasma in allen Zellen nach derselben Richtung hin gelegen ist und einen meniskusförmigen Hohlraum zeigt, welcher in demjenigen Kernpol liegt, der dem das Kernkörperchen enthaltenden Pole gerade entgegengesetzt ist. — Die Nervenzellen des sensitiven Feldes zeigen dagegen Kern und Kernkörperchen cen-

tral gelegen. Gleicherweise fand Magini das Kernkörperchen in den Nervenzellen des Lobus electricus ganz junger Zitterrochen, deren elektrisches Organ noch kaum ausgebildet war, central gelegen. Angesichts dieser Thatsachen hat dieser Autor geglaubt, die Hypothese aufstellen zu können, „dass es sich wahrscheinlich um eine funktionelle Verlagerung des Kernkörperchens handle, welche mit dem Beginn des psychomotorischen Impulses eintritt, der sich längs der elektrischen Nerven bis zu den elektrischen Säulchen hinzieht, um die Entladung zu bewerkstelligen.“ — Es schien Magini, dass die Wanderung des Kernkörperchens aus seiner centralen Ruhelage nach dem Nervenfortsatz der motorischen Zelle hin ein genügender mechanischer Reiz sein könne, um die nervöse Erregungswelle hervorzurufen. — Der Verfasser sucht seine Hypothese auch experimentell zu stützen, und macht zu diesem Zweck einmal Versuche, um vielleicht Karyoplasma und Kernkörperchen in der Mitte der Zelle zu erhalten (leichte Vergiftung mit Chloroform, Äther, Morphinum) und dann solche, welche bezweckten, die erwähnten Gebilde aus ihrer centralen Lage zu entfernen (Vergiftung mit Strychnin, energische direkte und indirekte Reize der Nervencentren mit Induktionsströmen). Auch diese Versuche bestärkten ihn in der Annahme eines Zusammenhanges zwischen der excentrischen Lage des Karyoplasmas und Kernkörperchens der motorischen Nervenzelle und ihrer krafterzeugenden Thätigkeit. —

Diese theoretischen Schlüsse scheinen Coggi zu gewagt, der in einer besonderen Note (8) Magini vorhält, die Untersuchung der Nervenzellen in frischem Zustande vernachlässigt zu haben. Coggi hat bei solchen niemals einen Platzwechsel oder Kontraktionen des Karyoplasmas beobachtet. — Er bemerkte dagegen, dass ein Platzwechsel und eine Zusammenziehung unter dem Mikroskop beobachtet werden können, wenn man die Zellen mit Alkohol oder Flemming'scher Mischung, oder anderen Fixationsflüssigkeiten behandelt; ja dass man sogar den Platzwechsel in jeder gewünschten Richtung hervorrufen kann, je nach dem Punkt der Zellen, den man zuerst der Einwirkung des Reagens aussetzt. Der Platzwechsel findet stets nach dem, dem Beginn der Einwirkung entgegengesetzten Punkte hin statt. Angesichts dieser und ähnlicher Beobachtungen von Bellonci und Meyer steht Coggi nicht an, anzunehmen, dass das von Magini beschriebene besondere Verhalten von Karyoplasma und Kern auf die Art und Weise der Einwirkung der Fixationsmethode zurückzuführen sei. Auf diesen Einwurf von Coggi antwortet Magini (9), es sei nicht anzunehmen, dass die excentrische Lage des Kernkörperchens ein Kunstprodukt sei, 1. weil diese Thatsache allgemein, beständig und ausnahmslos sei; 2. weil da, wo die Fixationsflüssigkeit zuerst eindringt, nämlich in dem peripherischen Teil des Lobus electricus die Kernkörperchen anders gelegen sein müssten, als

sie wirklich sind, und nicht alle gegen die elektrischen Nerven gekehrt sein könnten; 3. weil das jugendliche und darum leichter veränderliche Karyoplasma der ganz jungen motorischen Zellen durch die Fixierungsmittel mindestens ebenso verändert werden müsste, wie das der ausgewachsenen, während dagegen das Kernkörperchen der jugendlichen Zellen beständig im Centrum des Kernes bleibt. — So beharrt denn Magini darauf, dass die excentrische Lage aller Kernkörperchen in den motorischen Zellen ein morphologisches Faktum und kein Produkt der Einwirkung der Reagentien sei.

Der mächtige Impuls, welcher durch die Entdeckung neuer Untersuchungsmethoden im letzten Jahrhundert den Untersuchungen in der feinen Anatomie des Nervensystems gegeben worden ist, hat eine solche Flut von Veröffentlichungen und neuen Anschauungen hervorgerufen, dass es ein schwieriges und mühevolleres Unternehmen ist, selbst nur auf diesem umschriebenen Felde die ganze litterarische Bewegung in ihren verschiedenen Äusserungen und Richtungen zu verfolgen. Es ist darum ein sehr verdienstliches Werk von hervorragenden Männern der Wissenschaft, wenn sie mit der ihnen eigenen hohen Geltung die Arbeit unternommen haben, zusammenfassende Übersichten der neuen Studien zu geben, Übersichten, nicht allein chronologisch geordnet, sondern auch mit jener synthetischen Auffassung, die eine Annäherung und Zusammenfassung solcher Arbeiten erlaubt, die wegen ihrer durchaus analytischen Natur, wenig miteinander verbunden erscheinen.

Von den neuesten Veröffentlichungen scheinen einige von dieser Absicht geleitet zu sein, und unter ihnen ragen natürlich die von Waldeyer (10) und die von Kölliker (11) hervor.

Waldeyer hat in gewisser Art die Studien von Golgi zum Ausgangspunkt seiner zusammenfassenden Auseinandersetzung machen wollen; aber damit die Arbeiten jener Zeit im besseren Licht erschienen, hat der berühmte Verfasser es für nötig gehalten, ein zusammenfassendes Bild von den Kenntnissen der vorhergehenden Periode zu geben, in welchen die bekannten Studien von Remak, Deiters, Gerlach u. a. die tonangebenden sind. Danach geht er zu einer Zusammenfassung dessen über, was er die fundamentalen Punkte der Studien Golgi's nennt; ebenso bespricht er die Veröffentlichungen Ramón y Cajal's, indem er die That-sachen hervorhebt, in welchen die Resultate dieses Beobachters die von Golgi bestätigen, oder von ihnen abweichen. Besonders eingehend beschäftigt er sich mit dem so vielumstrittenen und immer noch schwebenden Punkt über die Bestimmung und Bedeutung der Protoplasmafortsätze und führt zur Erläuterung die Argumente an, welche nach Kölliker für und wider die von Golgi veröffentlichte Meinung sprechen. — Er

bespricht die Resultate der Studien Kölliker's über das Rückenmark, die Rinde des Kleinhirns und die Med. oblongata und die von Lenhossék, von dem er besonders die Beschreibung der Zellen der Vorderhörner hervorhebt, deren Nervenfortsatz direkt in die hinteren Wurzeln eintreten soll, indem er das Spinalganglion durchsetzt, ohne sich mit dessen Zellen zu verbinden. Flüchtig werden die Arbeiten von Martinotti, Sala, Flechsig und Retzius erwähnt. Er betont, wie die vorher erwähnten Thatsachen eine Stütze in neuen und wichtigen, vergleichend anatomischen Studien finden und glaubt auf diesem Felde besonders auf die Studien von Bela Haller, Nansen, Fusari, Biedermann und Retzius hinweisen zu sollen, von welch' letzterem er vornehmlich die ausgezeichnete Monographie des Nervensystems der Krustaceen betrachtet. Er versäumt auch nicht, die alten und neuen Studien über die Neuroglia zusammenzustellen; indem er letztere bespricht, schreibt er irrtümlich Ramón y Cajal, Kölliker und Lenhossék die Darstellung der Ependymschichte zu, während es Golgi war, welcher zuerst beim Hühnerembryo gezeigt hat, dass die Zellen des Ependymepithels eine fortlaufende Schichte bilden, welche sich in jeder Richtung, vom Centralkanal bis zum äusseren Rand des Rückenmarkes erstreckt. — An den Schluss seiner Ausführungen setzt er eine Reihe von physiologischen Betrachtungen; hierbei befolgt er die gewöhnliche Tendenz, aus den noch so unvollkommenen Thatsachen allgemeine Gesetze ableiten zu wollen, und findet es passend, die Schemas wiederzugeben, in welchen die verschiedenen Beobachter die wirklichen oder vermeintlichen Gesetze niedergelegt haben. Mit diesen Schemas können wir uns nicht unbedingt einverstanden erklären, weil sie den Zusammenhang der Thatsachen nur unvollständig wiedergeben, und deshalb notwendigerweise der anatomischen Hypothese einen zu weiten Spielraum lassen, und wir wissen wohl, wie hinderlich dies einer ruhigen Erforschung der Thatsachen gewesen ist. Mit Rücksicht auf die historische Genauigkeit verlangen einige Punkte der interessanten Arbeit Waldeyer's eine Berichtigung. Pag. 12 sagt er von Golgi, „anfangs benutzte er eine Sublimatimprägnation, dann die Bildung von Niederschlägen chromsauren Silbers.“ Abgesehen von der chemischen Erklärung und der ungenauen Wiedergabe der Verhältnisse muss zur Steuer der Wahrheit daran erinnert werden, dass die fundamentalen Methoden, welche Golgi vom Beginn seiner Untersuchungen an gebraucht hat, die mit Silbernitrat waren. Dies hat er in seinen Arbeiten stets hervorgehoben. Schon 1873 gab Golgi einen kurzen Bericht über die Methode, die in demselben Jahre von ihm gefunden war und in einer Arbeit über die Hirnrinde (*Sulla struttura della sostanza grigia del cervello* — Guzze. *La medica Lombarda* T. VI. Ser. VI.),

in der die Hauptthatsachen mitgeteilt sind, welche man erst in den letzten Jahren der Beachtung wert hielt. Einen andern, zusammenfassenden Bericht giebt Golgi von dieser Methode im Jahre 1874, in welchem er über die neuen, mit derselben am Kleinhirn gewonnenen Resultate spricht (*Sulla fina anatomia del cervello umano. Rendiconto del R. Istit. Lombardo di scienze e lettere, seduta dell' 8. Gennajo 1874. — Arch. per le Malattie nervose 1874*). Eine genaue Beschreibung der Methode hat er dann in seiner 1875 veröffentlichten Arbeit über die *Bulbi olfactorii* gegeben (*Sulla struttura dei bulbi olfattorii. Rivista sperimentale di Freniatria Vol. 1875*). Wenn seine Methode und seine Resultate nur Misstrauen gefunden haben, so ist damit nicht gesagt, dass der Autor sich nicht Mühe gegeben hätte, sie beide bekannt zu machen. Die Methode mit Sublimat wurde von Golgi erfunden und 1879 beschrieben (*Di un nuovo metodo di colorazione apparentemente nera delle cellule nervose centrali. Archivio per le Scienze med. Vol. III*), dieser Methode hat er sich übrigens nur zur Kontrolle bedient, und um haltbarere Präparate zu erzielen; man kann von der Sublimatmethode sagen, dass sie bloss bei den neuerdings angestellten Untersuchungen über das diffuse Nervennetz, und nur für dieses Untersuchungsobjekt, feinere Resultate erzielt habe, welche gegen die Vorhergehenden einen Fortschritt bedeuten. — Von allen diesen Methoden, einschliesslich derjenigen der Mischung von Osmiumbichromat mit Silbernitrat findet sich die genaueste Beschreibung in „*Studi sulla fina anatomia degli organi centrali del sistema nervoso*“ (*Rivista sperimentale di Freniatria 1882, 1883, 1884*).

Ebenso kann man es nicht als genau anerkennen, was Waldeyer (p. 24) über die Fibrillen geschrieben hat, welche aus den verschiedenen Kategorien der Spinalnervenfaser hervorgehen, nämlich, dass Golgi die Kollateralen der longitudinalen Fasern des Rückenmarks „nicht in der grossen Verbreitung und Zahl, wie Ramón y Cajal beschrieben“ habe. Er beschrieb die sogenannten Kollateralen der Nervenfaser von Gross- und Kleinhirn in den erwähnten Arbeiten von 1873, 1874, 1875, und behandelte in der ersten der genannten Arbeiten (1873) die Abgabe der Fibrillen auch seitens der Spinalnervenfaser, hob sodann in einer Reihe aufeinanderfolgender Arbeiten, und zwar besonders in denjenigen über das Rückenmark ausdrücklich hervor, dass die fortlaufende Abgabe von Fibrillen, von allen Systemen des Rückenmarks, der Med. oblongata des Gehirns etc. ein allgemeines Gesetz sei. Ferner legte er bezüglich des Rückenmarks klar, dass ein beständiger Eintritt aus den Vertikalfasern aller Markstränge abstammen der Fibrillen, in die graue Substanz erfolgt, welche Fibrillen dazu bestimmt sind, ein Netz zu bilden, das

ohne genaue Begrenzung die ganze graue Substanz erfüllt; nach diesem allem ist es nicht zu verstehen, was für eine grössere Verbreitung beschrieben sein könne, als die, welche aus den Schriften Golgi's hervorgeht. Aber noch weiter! Golgi hat auch eine besondere Arbeit publiziert, die nur den Zweck hat, die neuen Kenntnisse der feinen Anatomie der Nervencentren auf das Studium der so viel diskutierten Frage von der funktionellen Lokalisation anzuwenden, und zwar hat die Tatsache des fortdauernden Abgangs der Kollateralfibrillen gerade das Hauptargument geliefert, das von ihm gegen die strenge Lokalisation geltend gemacht wurde, welche man damals anzunehmen geneigt war. Nach all' diesem können die obenerwähnten Beschreibungen nur als Bestätigungen, sogar nur teilweise Bestätigungen, des von Golgi bezüglich aller oben erwähnten Kategorien von Nervenfasern Beschriebenen angesehen werden. — Einige andere Punkte verlangen in Rücksicht auf die historische Genauigkeit eine Berichtigung, z. B. folgende: Nachdem Waldeyer gesagt hat, dass die Körnerschichtzellen des Kleinhirns von Gerlach und ihm vor 30 Jahren (p. 32) für nervös erklärt worden wären, fährt er fort: „Die neueren Untersuchungen S. Ramón's und Köllikers, dessen ausführlichen Mitteilungen ich besonders folge, haben bestätigt, dass der grösste Teil dieser Zellen in der That nervöser Natur ist.“ Hierzu ist zu bemerken, dass die Darstellung der nervösen Natur dieser Elemente durch das allein durchschlagende Kriterium der Existenz eines nervösen Fortsatzes, von Golgi schon 1875 (l. c.) geliefert wurde und verschiedene seiner Tafeln (*Studi sulla fina anat. etc.*) stellen gerade solche Körner mit ihren nervösen Fortsätzen dar. — Auch in Rücksicht auf das „sehr merkwürdige, insbesondere von Ramón y Cajal und Kölliker erforschte Verhalten“ der Nervenzellen der Molekularschichte, ist berichtend zu bemerken, dass der Aufmerksamkeit Waldeyer's die Beschreibung und die zugehörige spezielle Tafel von Golgi entgangen ist, und dass auch die genaue Arbeit von Fusari über den Gegenstand (*Sull' origine delle fibre nervose nello strato moleculare delle circonvoluzioni cerebellari dell' uomo. Atti delle R. Accademia delle scienze di Torino, Löscher 1883*) übersehen wurde.

Die spezielle Tatsache, auf welche er in den Beschreibungen von Ramón y Cajal und Kölliker hinweist, bezieht sich nur auf die reichere Teilung der Fasern, welche aus der Molekularschichte absteigen, den Körper der Purkinje'schen Zellen umgeben und die von Cajal sogenannten „Nester“, von Kölliker sogenannten „Faserkörbe“ bilden.

Trotz der Fortschritte, welche wir den neuen und alten Untersuchungen verdanken, bleibt in der feinen Anatomie des Nervensystemes uns

noch vieles dunkel und ungewiss. Um das Ziel für künftige Untersuchungen genauer zu bestimmen, ist es gewiss von höchster Wichtigkeit, das was man heute als sicheren Besitz betrachten kann, von dem zu trennen, was noch zweifelhaft ist. Diese Scheidung zu machen, hat sich Kölliker (9) bei Eröffnung des 5. Kongresses der anatomischen Gesellschaft zur Aufgabe gesetzt. Und da die Hauptpunkte, um die es sich heute handelt, sind: „Die Art und Weise, wie die Nervenfasern entspringen, und wie dieselben in den Centralorganen endigen, oder anders ausgedrückt: Die Beziehungen der wesentlichen Elemente des Nervensystems zu einander“, so löst er diese Fragen in ihre Komponenten auf und erörtert folgende Punkte:

1. Entspringen Nervenfasern nur von Zellen oder auch ohne direkte Beteiligung solcher?
2. Wie viele nervöse Fortsätze besitzen die Nervenzellen und sind die sogenannten Protoplasmafortsätze auch nervöse leitende Elemente?
3. Bilden die Fortsätze der Zellen oder die Nervenfasern irgendwo wirkliche Netze?
4. Wie kommt die Einwirkung der Elemente des Nervensystems auf einander zu stande und welches ist die Bedeutung der Zellen und der Fasern?

I. Nachdem er über den ersten Punkt die hauptsächlichsten Meinungen der verschiedenen Autoren erwähnt hat, betont er besonders die Meinung von Golgi und Kölliker, und bemerkt, „diese allbekannten alten Beobachtungen hätten wohl genügen sollen, um die Annahme eines Ursprunges sensibler Fasern ohne direkte Beteiligung von Zellen als wenig wahrscheinlich erscheinen zu lassen, und in der That ist nun auch für die höheren Wirbeltiere durch die Entdeckung der Beziehungen der unipolaren Spinalganglienzellen zu den sensiblen Wurzelfasern durch Schramm, Ranvier, (Tubes en T.), Freud, Retzius, Lenhossék und vor allem von His, die Lehre von dem Entspringen sensibler Fasern in einem centralen Nervengeflecht so erschüttert worden, dass dieselbe alle Basis verloren hat.“

Es scheint nicht, dass die Frage auf diese Weise in helleres Licht gestellt ist. Golgi hat in seinen „*Studi sulla fina Anatomia degli organi centrali nervosi*“ die eigenen Beobachtungen auf das Verhalten der Zellen der Nervenfasern in den Nervencentren beschränkt und besonderen Wert auf das gelegt, was er über die Beschaffenheit der Bewegungsnerven (vordere Wurzeln) und der Gefühlsnerven (hintere Wurzeln) im Rückenmark festgestellt hat. Er erörtert dabei genau, dass die ersteren bei ihrem Eintritt in das Rückenmark sich sofort (nachdem sie nur wenige Fasern abgegeben haben) mit den Nervenzellen des Vorderhorns und anderen Punkten der grauen Substanz in Verbindung setzen, während die

letzteren sich in der grauen Substanz des Rückenmarks in's Unendliche teilen, und in toto an der Bildung des diffusen Nervennetzes teilnehmen. Ferner betrachtet er die Frage nur in Rücksicht auf die Centren, insofern diese allgemein als Ausgangspunkt der Nerven angesehen werden.

Golgi hat die Meinung ausgesprochen (es handelt sich hier nicht darum, worin diese Meinung von der früherer Beobachter abweicht), dass bei den Wirbeltieren im allgemeinen die Bewegungsnerven direkt aus den Nervenzellen kommen, während dagegen die sensiblen Nerven einen indirekten Ursprung aus dem diffusen Netz haben. Es muss deshalb festgehalten werden, dass sich dieser Ausdruck nur auf das Verhalten der Nervenfasern in der grauen Substanz oder auf die centralen Verbindungen zwischen Nervenfasern und Nervenzellen bezieht. — Die Frage nach den bekannten Verbindungen der Gefühlsnervenfasern mit den Nervenzellen der Spinal-Ganglien oder mit anderen peripherischen Nervenzellen hat Golgi immer bei Seite gelassen, da sie eine ganz andere ist und mit der nach dem Zusammenhange zwischen Nervenzellen und Nervenfasern im Centrum nichts zu thun hat. — Durch die Studien von His, welche mit den bekannten von Retzius, Ranvier und mit den Resultaten zusammenstimmen, welche die Physiologie und die experimentelle Pathologie mittels Durchschneidung der Nervenwurzeln oberhalb und unterhalb der Ganglien längst gewonnen hat, durch diese Studien ist es klar gelegt, dass der Ursprung der sensiblen Nervenfasern in die Zellen der Spinalganglien zu verlegen ist. Natürlich muss man den Ausdruck ändern, wenn man von den centralen Verbindungen der sensiblen Fasern spricht; denn um diese Beziehungen zu bezeichnen, ist das Wort Ursprung gewiss nicht am Platz. Damit ist aber die anatomische Frage über die Beziehungen der beiden Arten von Nervenfasern zu den das Centralnervensystem bildenden Theilen nicht wesentlich geändert.

Zur Beleuchtung des ersten Punktes seiner Behauptung betrachtet Kölliker die Resultate seiner Studien über das centrale Verhalten der sensiblen Hirnnerven (Vagus, Glossopharyngeus, Trigeminus, Acusticus etc.) und ferner die von Golgi und Ramón y Cajal über die Geruchsfasern und die von Ramón y Cajal allein über die Retina. Letzterer hat von den Vögeln bewiesen, dass die optischen Fasern, welche aus dem Ganglion opticum entspringen, frei im Lobus opticus endigen, während wieder andere Fasern des Sehnerven frei in der Retina endigen; dies bestätigt die Meinung von Müller über die centripetal verlaufende erste Entwicklung und ebenso die Meinungen von His und Kölliker selbst über die centrifugale Entwicklung der optischen Fasern. Kölliker fasst nun die Thatsachen dieser Untersuchungen dahin zusammen, dass

man in den beiden genauer studierten Sinnesorganen folgende drei Arten von sensiblen Zellen und Fasern annehmen kann:

- a) Sensible, den Reiz aufnehmende Zellen und sensible, von denselben entspringende Leitungsfasern I. Ordnung.
- b) Sensible Zellen II. Ordnung, die von den Enden der Fasern I. Ordnung erregt werden und ihrerseits wiederum durch sensible von denselben entspringende Leitungsfasern II. Ordnung auf Zellen einwirken, die als Sitz der bewussten Empfindung anzusehen sind.
- c) Sensible Fasern I. Ordnung, die von Gehirnzellen entspringen und peripherisch frei auslaufen, Elemente, deren Bedeutung noch vollkommen dunkel ist.

Er erinnert endlich daran, dass durch die Studien von Fusari und Panasci die direkte Verbindung der Geschmackszellen innerhalb der Geschmackssbecher mit den Nervenendigungen bewiesen wird, wonach für die Gefühlsnerven noch ein anderer Ursprung aus peripherischen Zellen vermutet werden darf; auch hieraus leitet Kölliker die Berechtigung her, gegen Golgi zu wiederholen, dass es keine erwiesenen Fälle giebt, in welchen die sensiblen Nervenfasern ohne Verbindung mit Zellen seien; aber auch hier muss man bemerken, dass Golgi seine Beobachtungen auf die centralen Zusammenhänge der Gefühlsnerven beschränkt hat.

Soviel über die Vertebraten. Über die Wirbellosen bemerkt Kölliker

I., dass die Untersuchungen von Hannover, Owsjannikow, Buchholz, Stieda, Lang, Spengel, Claus, Freud, Rohr und besonders die von Retzius mit Methylenblau bewiesen haben, dass auch hier die Nervenfasern stets ihren Ursprung aus Zellen nehmen.

Die Antwort auf die erste der von Kölliker formulierten Fragen ist natürlich diese: Ein Ursprung von Nervenfasern ohne direkte Beteiligung von Zellen ist nirgends beobachtet.

II. Wie viele nervöse Fortsätze besitzen die Nervenzellen, und sind die sogenannten Protoplasmafortsätze auch an den nervösen Funktionen unmittelbar beteiligte Elemente?

Deiters hatte (1865) für einige Arten von Nervenzellen (Nervenzellen des Vorderhornes vom Rückenmark; einige Zellengruppen des verlängerten Markes) den Beweis für die Existenz seines Achsencylinderfortsatzes geführt, und die allgemeine Aufmerksamkeit der Anatomen auf ihn gelenkt; sodann hatten die Untersuchungen von Koschewnikow, Gerlach, Hadlich, Obersteiner, Boll, Laura einstimmig behauptet, dass sie in einer Anzahl von Fällen den direkten Übergang jenes Fortsatzes in den Achsencylinder einer markhaltigen Faser gesehen hätten. Die Beobachtungen von Deiters betrachten jedoch nur einzelne Arten von

Nervenfasern, die der citierten anderen Autoren nur einzelne Fälle. Ausserdem bemerkt Deiters ausdrücklich, dass es „ein zweites System von Achsencylindern giebt, welches aus den Ganglienzellen her stammt, jedoch von dem Achsencylinderfortsatz ganz verschieden ist.“ Dieses zweite Achsencylindersystem beschreibt er als dargestellt durch Fasern, welche sich mittelst einer dreieckigen Verdickung an die Protoplasmafortsätze anheften und sich vom Achsencylinder anderer feiner Fasern gar nicht unterscheiden. In einigen Fällen soll es sogar gelungen sein, sie mit einer zarten Markscheide umkleidet zu sehen. Die allgemeine Ansicht ging dahin (s. die Arbeiten von Gerlach, Boll u. a.), dass nervöse Zellen ohne jeden Nervenfortsatz existierten. Man erlangte erst eine bessere Kenntnis hiervon, als Golgi auf Grund der mit seinen Methoden erhaltenen Resultate klar legte, dass für die centralen Nervenzellen (durch die Beschreibung wollte er eine fundamentale Verschiedenheit zwischen centralen und peripherischen Nervenzellen statuieren) die Existenz des Nervenfortsatzes nicht nur ein konstantes Gesetz ist, sondern dass auch die Feststellung eines solchen das einzige absolut sichere Kriterium für die nervöse Natur der Zelle bildet; er behauptete ausserdem, dass in der Regel die centralen Nervenzellen nur diesen einen Fortsatz hätten. — Sowohl die embryologischen Untersuchungen von His, wie auch eine Reihe von Studien über das Nervensystem der Wirbellosen, bestätigten, ganz abgesehen von den zahllosen, mit Golgi's Methoden gemachten Versuchen, diese Thatsachen; und so wurde das Gesetz, dass die centralen Nervenzellen nur einen einzigen Nervenfortsatz hätten, mehr und mehr bekräftigt. — Deshalb schreibt Kölliker mit Recht, dass die wichtigen Beobachtungen von Ramón y Cajal, der in den obersten Schichten der Kaninchen-Hirnrinde Nervenzellen mit wenigstens zwei Nervenfortsätzen fand, ihn sehr überrascht hätten. Kölliker beschränkt sich auf die Erklärung, dass „in dieser Frage das letzte Wort noch nicht gesprochen sei.“ Deshalb sagt er in den Schlusssätzen, dass auch die Nervenzellen der Gehirnrinde zum Teil mit zwei Nervenfortsätzen versehen sind, und nimmt auch an, dass es Nervenzellen, die nur mit Protoplasmafortsätzen versehen sind, gäbe.

Was die Protoplasmafortsätze anlangt (Dendriten nach His und Kölliker), so wurden sie erst für rein nervös gehalten, dazu bestimmt, sich in Nervenfasern umzuwandeln; Golgi erklärte sie dann für Ernährungsapparate der Nervenzellen ohne direkten Anteil an der Bildung der Nervenfasern. Kölliker zählt nun die Argumente auf welche der Hypothese von Golgi widersprechen¹⁾, führt aber andererseits auch die Argumente

¹⁾ Unter diesen Argumenten steht in erster Linie die von Golgi beschriebene Thatsache von den Bulbi olfactorii, in deren Glomeruli olfactorii gleichzeitig von einer Seite

an, welche zu Gunsten Golgi's sprechen, und schliesst mit der Erklärung, dass darnach alles zu Gunsten der nervösen Natur der Protoplasmafortsätze spräche; er fügt indessen hinzu, dass er noch nicht gesonnen sei, eine ganz bestimmte Ansicht auszusprechen. Wir werden sehen, dass Kölliker bald seine reservierte Stellung verlassen musste.

Bei Besprechung der Anordnungen, welche an den verschiedenen Stellen die Leitung zwischen Nervenzellen und -Fasern herzustellen haben, glaubt Kölliker in allen denjenigen Fällen, in welchen die Zellkörper selbst eng von den Endigungen der nervösen Fasern umgeben sind, den Protoplasmafortsätzen eine besondere nervöse Funktion nicht zuschreiben zu sollen (Zellen der motorischen Kerne des Rückenmarks und verlängerten Markes, Endigungskerne der sensiblen Cerebrospinalnerven, gelatinöse Substanz des Rückenmarks, Clarke'sche Säulen, Kern des Keilstrangs und zarten Strangs, obere und untere Olive). Wo diese Beziehungen nicht existieren, und die Zellkörper freier sind¹⁾, kann man die Protoplasmafortsätze als centrifugale oder centripetale Leitungsapparate ansehen. Dies würde nach Kölliker der Fall sein, z. B. bei den Pyramidenzellen der Rinde, bei der Retina, im Geruchsorgan und im Kleinhirn. Zum Schluss nimmt er für die verschiedenen Teile des Nervensystemes eine verschiedene Funktion der Protoplasmafortsätze an und drückt seine Ansicht in der Schlusszusammenfassung folgendermassen aus: „Die Dendriten scheinen bei gewissen Nervenzellen (höhere Sinnesorgane, Gehirn zum Teil, Cerebellum) nervöse Funktionen zu haben, während in anderen Fällen (somatische Sphäre des Nervensystems) sie derselben vielleicht ermangeln. In allen Fällen aber stellen dieselben Bildungen dar, die eine nutritive Verrichtung besitzen.

III. IV. Bilden die Fortsätze der Nervenzellen und die Enden der Nervenfasern irgendwo wirkliche Netze? Wie kommt die Einwirkung der nervösen Elemente auf einander zu stande? Auf die erste dieser Fragen antwortet Kölliker durchaus verneinend, indem er dagegen sagt, „dass alle Fortsätze der Nervenzellen, protoplasmatische ebenso gut als nervöse, frei, ohne Anastomosenbildung endigen, dass daher alle Übertragungen von Fasern auf Zellen und umgekehrt, und von Fasern auf Fasern nur durch Kontakt stattfinden“.

Bezüglich der allgemeinen Frage nach der funktionellen Aufgabe der Nervenzellen, bekämpft Kölliker die Meinung Nansen's, welcher ihnen

die Endverästelungen der Protoplasmafortsätze der grossen Nervenzellen und von der anderen die aus der Geruchsschleimhaut stammenden Geruchsfasern eindringen, während die Nervenzellen selbst ihren Nervenfortsatz im Tractus nach dem Gehirn zu schicken.

¹⁾ Es ist zu bemerken, dass in allen Schichten der grauen Substanz der Centren die Nervenzellen immer eng von einem sehr feinen Netz nervöser Natur umgeben sind. Ref.

jede Bedeutung für die nervösen Prozesse abspricht und sie nur als Ernährungscentren gelten lässt, er betrachtet dagegen die centralen Fibrillen-geflechte als Übertragungscentren, auch für die physischen Prozesse. Kölliker hält sich an die alte Vorstellung und behauptet, dass bei den Funktionen des Nervensystems immer die Zellen die Hauptrolle spielen. Vor allem ist nach Kölliker hierbei an die Nervenfasern der willkürlichen Muskeln zu denken, die als unmittelbare Fortsetzungen der nervösen Fortsätze gewisser centraler Zellen erscheinen, und mit dem centralen Fasergeflechte der grauen Substanz keinerlei beständige und ausgedehntere Verbindungen eingehen. Die von Golgi beschriebenen Seiten-ästchen des nervösen Fortsatzes der motorischen Zellen hält Kölliker für zu unbeständig und zu spärlich, um ihnen bei Ausführung der willkürlichen Bewegung eine Rolle zuzuteilen¹⁾.

Was die Frage über die nervöse oder nicht nervöse Natur der Protoplasmafortsätze betrifft (es ist überflüssig zu sagen, dass der Ausdruck nervöse Natur in dem Sinne aufgefasst werden muss, dass die Protoplasmafortsätze Nervenfasern den Ursprung geben oder in anatomischem Zusammenhang mit solchen stehen; ohne diese Annahme würde der Ausdruck sinnlos sein, weil die Protoplasmafortsätze in augenscheinlichster Weise eine direkte Fortsetzung des Körpers der Nervenzellen sind), was diese Frage betrifft, so wurde oben hervorgehoben, dass Kölliker erklärt habe, dass er sich nicht bestimmt aussprechen wolle, es wurde aber bemerkt, dass er seine Reserve wohl bald werde verlassen müssen. Dies geschah nach seinen neuesten Studien über die Bulbi olfactorii, deren Schlussworte also lauten:

1. Beweist der feinere Bau der Glomeruli olfactorii mit Bestimmtheit, dass auch Protoplasmafortsätze die Rolle von leitenden nervösen Apparaten übernehmen können.
2. Zeigt derselbe mit Entschiedenheit, dass nervöse Übertragungen auch direkt von Fasern auf Fasern sich machen können und dass deren Zustandekommen nicht notwendig eine Einwirkung von Zellen auf Fasern oder von Fasern auf Zellen voraussetzt.

Von einem Eindringen von Nervenfasern, die aus dem Tractus olfactorius stammen, in die Glomeruli, die Golgi abbildet, hat Kölliker

¹⁾ Es ist daran zu erinnern, dass Golgi den fraglichen Fibrillen nur die Bedeutung von Wegen für die funktionelle Verbindung zwischen den Zellen, welche durch ihre direkten Beziehungen zu den willkürlichen Muskeln als motorische zu betrachten sind, mit Teilen, welchen andere Funktionen zustehen, zuschreibt. Die Entwicklung und das Verhalten dieser Fasern ist gewiss so, dass sie die beschriebene Verbindung erklären.

ebenso wenig wie Ramón und van Gehuchten, bei seinen bisherigen Beobachtungen etwas wahrgenommen.

Nicht weniger interessant als die vorstehend besprochenen Arbeiten ist die zusammenfassende Darstellung, welche M. von Lenhossek (12) vor der medizinischen Gesellschaft in Basel von den neuesten Untersuchungen über die feine Struktur des Nervensystems gegeben hat. Er beschäftigt sich auch besonders mit der gegenseitigen Verbindung der nervösen Elemente. Doch, da er sein Thema enger und methodischer entwickelt, und zwar in Hinblick auf die Histogenese, so werden die Fragen unter einem anderen Gesichtspunkt, als bei den vorstehend referierten dargestellt und so vermindert die Wiederholung durchaus nicht das Interesse an seiner Darstellung. Der Verfasser geht von den ersten Anfängen des Nervensystems im Ektoderm aus, und lässt vor uns die beiden Arten von primitiven Elementen entstehen, aus denen sich das ganze Nervengewebe bildet: Die Radialzellen, welche zur Bildung des Stützgewebes verwandt werden, und die Neuroblasten oder die Elemente, welche Nervenzellen bilden. Er verfolgt diese Elemente in der weiteren Entwicklung, und findet in den Gesetzen und der Art dieser Entwicklung die Erklärung der anatomischen und funktionellen Verbindungen, welche man später in vorgeschrittenerem Entwicklungszustand schlecht erkennen und verstehen kann. Natürlich findet der Verfasser bei der Betrachtung des Themas Gelegenheit, die Resultate der verschiedenen Beobachter zu besprechen und zu beleuchten. In einigen Teilen könnte man auch ihm vielleicht bemerken, dass er nicht immer genau genug gewesen sei in seinen Referaten oder bei der Formulierung der Gesetze, welche bis jetzt noch nicht die gewünschte objektive Sicherheit gewonnen haben. So behauptet er z. B., dass die peripherische Endigung der sensiblen Nerven die grösste Analogie mit der centralen zeige, „wie auch mit der der motorischen Fasern“; dass die Sinneszellen der Geruchsschleimhaut, der Geschmacksbecher, der Haarzellen des Gehörorgans rein nervöse Zellen darstellen, welche sich mit den Spinalganglienzellen vergleichen lassen, und ebenso, wie diese für die sensiblen Wurzeln, den embryologischen Ausgangspunkt der Fasern des Olfactorius, Glossopharyngeus, Acusticus, welche von ihnen entspringen und gegen das Centralorgan hin wachsen bilden Weil nun der Zusammenhang der Kenntnisse über die Bedeutung der verschiedenen Arten von Elementen nichts weniger als vollständig ist, so steigt wenigstens der Zweifel auf, dass seine Äusserungen zu weit über die Grenzen gehen, welche von den Vertretern der anatomischen Wissenschaft niemals aus den Augen gelassen werden sollten.

Auch van Gehuchten, Professor der Anatomie in Löwen (13) fasst

in einem Vortrag die neuesten Entdeckungen über die Anatomie und Histologie des centralen Nervensystems zusammen. Der nicht streng technische, sondern halb populäre Charakter desselben entschuldigt gewiss teilweise die geringe Strenge, mit welcher der Autor über die anatomischen und histologischen Angaben berichtet, und die vielen mit unterlaufenen Ungenauigkeiten. Indessen, da es sich nicht allein um einen Professor der Anatomie handelt, sondern sogar um einen Spezialisten im Studium des Nervensystems, und da ausserdem der Vortrag in einer wissenschaftlichen Zeitschrift figuriert, so muss dieser Mangel an Gewissenhaftigkeit wenigstens die Aufmerksamkeit erregen. Einige Beispiele werden diese allgemeine Bemerkung rechtfertigen. Wenn wir die einleitende Darstellung des Verhaltens der hinteren Wurzeln im Rückenmark bei Seite lassen, eine Darstellung, welche man heute nur für hypothetisch ansehen kann, so muss zur Berichtigung der Bemerkungen des Autors (p. 12) über die verschiedene Bedeutung, welche Golgi den beiden von ihm beschriebenen und morphologisch unterschiedenen Zellentypen beilegt, erklärt werden, dass die örtliche Lage der Zellen für Golgi unter den Argumenten, mit welchen er die Hypothese der verschiedenen funktionellen Bedeutung dieser beiden Zellenarten rechtfertigen wollte, durchaus in zweiter Linie stand, dass er dagegen das von ihm indirekt abgeleitete typisch verschiedene Verhalten der sicher motorischen Fasern (vordere Wurzeln) und der sicher sensiblen (hintere Wurzeln) des Rückenmarks, in erste Linie stellt.

Es ist auch daran zu erinnern, dass Golgi bei der Konstatierung der Thatsache, dass die Bewegungsfasern der vorderen Wurzeln direkt zu den verschieden gelegenen Nervenzellen herantreten und in die graue Substanz vereinzelt Fäden abgeben, sich auf die Feststellung beschränkte, dass die motorischen Zellen in direkter, nicht isolierter Verbindung mit den Nervenfasern stehen. Diesem Satz, dessen Genauigkeit undiskutierbar ist, erlaubte er sich hinzuzufügen, „dass die anderen Zellen deren nervöser Fortsatz sich vielfach teilt, heute mit viel grösserem Recht als Gefühlszellen angesehen werden können.“ Wie man sieht, hat Golgi auch hierin die Reserve nicht verlassen, die er sich bei den anatomischen Studien zum unverbrüchlichen Gesetz gemacht hat.

Noch ungenauer ist van Gehuchten, wenn er schreibt, dass „die Fasern der vorderen Wurzeln alle mit den Zellen der Vorderhörner und umgekehrt in Verbindung stehen“, dass die Wurzelzellen, welche den Fasern der vorderen Wurzeln zum Ursprung dienen, die Vorderhörner einnehmen. Unter den Daten, welche Golgi besonders betont, und welche man leicht mit seinen Methoden bestätigen kann, ist die, dass solche Zellen, deren nervöser Fortsatz in die vorderen Wurzeln derselben Seite

oder durch Vermittelung der vordere Kommissur in die der entgegengesetzten eintritt, sich allenthalben durch die graue Substanz hin, inklusive der Hinterhörner zerstreut finden. In den Vorderhörnern überwiegen freilich die Zellgruppen, welche den vorderen Wurzeln ihren Ursprung geben, doch findet sich eine beträchtliche andere Gruppe, z. B. in der Nähe der Seitenstränge, wieder eine andere etwas weiter hinten und innen, ganz abgesehen von den zerstreuten Zellen von gleicher Bedeutung.

Eine andere, leicht zu bestätigende Eigentümlichkeit bezüglich des Verhaltens und der Beziehungen der Fibrillen, welche fortlaufend von den Fasern der verschiedenen Markstränge abgegeben werden, ist die, dass für sie kein bestimmtes Feld der Verteilung existiert; die Art der Verteilung und des Verhaltens dieser Fibrillen macht den Eindruck, als hätten sie den Zweck eine möglichst innige Verbindung zwischen den einzelnen Zonen der grauen Substanz herzustellen. Ja, wenn man das Geflecht oder Netz betrachtet, welches durch die unendliche Teilung dieser Fibrillen entsteht, so kann man an nichts weniger denken, als an eine reale Begrenzung der bekannten Zonen, in welche man die graue Substanz zu teilen pflegt. — Berücksichtigt man dies, dann scheint nichts ungenauer als die Darstellung, welche van Gehuchten von den sogenannten Kollateralen giebt. Dies gilt besonders für die Behauptung, dass „les collatérales du cordon antérieur se rendent dans la corne antérieure du même côté, ou bien passent par la commissure antérieure pour se terminer du côté opposé.“ Mögen sie nun von den Vorder-, Seiten- oder Hintersträngen oder auch den Wurzeln abstammen, sie haben in keinem Fall eine bestimmte Verteilungsgrenze.

Van Gehuchten erklärt bei der Besprechung der neuesten Entdeckungen über die Struktur des Kleinhirns, dass seine Untersuchungen über die Struktur der grauen Rinde „confirment pleinement tous les faits signalés par Ramón y Cajal et par Kölliker“; und obgleich er wiederholt die Benützung von Golgi's Methoden hervorhebt, vergisst er doch daran zu erinnern, dass sowohl die Demonstration der nervösen Natur der sogenannten Körner mit dem unbestreitbaren Kriterium des Nervenfortsatzes als auch die Beschreibung der „grandes cellules de la couche granuleuse“ und die der „grandes et petites cellules de la couche moléculaire“ Dinge sind, welche schon, in den Arbeiten von Golgi stehen und abgebildet sind. — Wie er die Beobachtungen von Golgi über das Ependym des embryonalen Rückenmarkes übergeht, so unterdrückt er auch — obwohl er nie vergisst an die Methode zu erinnern — die Beobachtungen über die Bulbi olfactorii, welche man Golgi verdankt, und citiert nur die von Ramón y Cajal. . . . Aber dies musste van Gehuchten ja thun, um den Vortrag mit der Phrase schliessen zu können: La méthode de

Golgi nous met dans les mains une clef beaucoup plus parfaite (... que la clef trouvée par Stilling). Ramón y Cajal nous a appris à nous en servir“.

Es ist nicht daran zu zweifeln, dass v. Gehuchten diesen Satz zugleich unhöflich und ungerecht finden wird, er wird sich kaum die Mühe geben, die von Golgi beschriebenen Thatsachen zu konstatieren.

Aus den referierten Arbeiten ist zu ersehen, dass die Art der Funktion der Nervenzellen und die materiellen Bedingungen, durch welche sich die nervösen Elemente gegenseitig mittelst des Mechanismus der spezifischen und komplizierten Thätigkeit des Nervensystems beeinflussen, immer der Punkt ist, der mit Vorliebe die Aufmerksamkeit der Untersucher auf sich zieht. Die neuen Ausblicke auf diesen Punkt folgen sich und jagen sich mit einer Schnelligkeit, welche zur Ausbeute an wirklich festgestellten anatomischen Thatsachen nicht im Verhältnis steht.

Die neue Arbeit von Ramón y Cajal (14) über die physiologische Bedeutung der Protoplasmafortsätze behandelt dieses verwickelte Thema noch einmal auf Grundlage der neuen anatomischen Kenntnisse und es sind gerade in dieser Publikation die neuen Ansichten von Ramón y Cajal enthalten: „Man dürfte infolge des Wechsels der anatomischen Anschauungen wohl hoffen, so sagt der junge spanische Gelehrte, dass sich das physiologische Schema der nervösen Übertragung durch die Centren hindurch modifiziere.“ — Mit dieser Reform wollte sich Ramón y Cajal besonders beschäftigen, und er macht zur Grundlage des neuen physiologischen Gebäudes, welches er aufzuführen sich vornimmt, die Thatsache, die er, wie er sagt, das Glück gehabt hat zu erkennen, dass „sowohl im Gehirn, wie im Rückenmark die Achseneylinder und ihre Kollateralen mit freien und varikösen Arborisationen enden, denen der motorischen Fasern in der Rouget'schen Platte vergleichbar, und dass diese Verzweigungen Plexus wie Nester (nidos de maleza) um viele Nervenzellen des Gehirnes, des Rückenmarks, etc. bilden.“ Weiter bemerkt dann Ramón y Cajal richtig: „es ist klar, dass, wenn eine wirkliche Kontinuität zwischen den Nervenzellen überhaupt nicht bestände, der Zusammenhang ihrer Thätigkeit durch Kontakt oder Induktion mit oder ohne Einschaltung einer leitenden Substanz erfolgen müsste.“

„In unseren früheren Arbeiten, so fährt der Autor fort, waren wir genötigt, die Anordnung des Zusammenhangs oder der Verbindung aufzusuchen, welche die verschiedenen Elemente der Centren charakterisieren; und wir haben im allgemeinen erkannt, dass der Strom durch viele Kontakte zwischen den Endbäumchen der Nervenfasern und dem Körper, sowie den Protoplasmafortsätzen der Zellen zu stande kommt. Die baum-

artigen Verzweigungen der Nervenfasern legen sich manchmal über den Nervenkörper, wie die Rouget'sche Platte über eine Muskelfaser, in der Art, dass eine besondere granulirte Substanz vorhanden ist, welche der Terminalfaser als Unterlage dient, so dass man von einer Centralplatte sprechen könnte etwa so wie Letamendi in seiner schönen Sprache von Seelenendplatten (*placas del alma*) gesprochen hat.“

Welcher Richtung folgt die Bewegung in den Nervencentren der Vertebraten, bei welchen die beiden bekannten Arten der Zellfortsätze, „die Protoplasmafortsätze oder kurze und dicke Ausbreitungen und der Achsencylinder oder Ausbreitung bis zu grosser Länge“, zu finden sind? „Geht sie vom Achsencylinder nach der Zelle und den Protoplasmafortsätzen? oder umgekehrt beginnt sie in diesen letzteren, indem sie auf den nervösen Fortsatz und seine Endverzweigungen übertragen wird?“ — Ramón y Cajal steht nicht an, zu erklären, dass diese letztere Annahme sich den anatomisch-physiologischen Thatsachen besser anpasse, als die erstere. Indem er die Richtung betrachtet, in der der Strom in solchen nervösen Organen, wie Retina, Bulbi olfactorii, motorischen Nerven verläuft, bei welchen der Ausgangspunkt der Erregung bekannt ist, findet er, dass die protoplasmatischen Verzweigungen immer den Aufnahmeapparat, die nervösen Verzweigungen den Reizungsapparat darstellen, das heisst: die Nervenbewegung wird von den protoplasmatischen Verzweigungen empfangen und von den nervösen Verzweigungen abgegeben“.

Ein klassisches Beispiel der sogenannten Verknüpfung (*concatenazione*) sieht Ramón y Cajal im Geruchsapparat. Die Cylinderzellen der Geruchsschleimhaut, welche sich mit ihrem unteren Ende in eine Nervenfibrille fortsetzen, könnte man für bipolare Nervenzellen ansehen, deren peripherisches Ende die Bedeutung eines Protoplasmafortsatzes hätte. Der Nervenreiz, welcher auf einen solchen Protoplasmafortsatz einwirkt, wird durch den sehr feinen Achsencylinder der Zelle auf den korrespondierenden Glomerulus übertragen, wo die Reizung von den starken Protoplasmafortsätzen der grossen Pyramidenzellen des Bulbus olfactorius aufgenommen wird; mittelst des starken Achsencylinders dieser Zellen wird der Reiz bis zum Riechlappen hingeleitet. Da, wo sich die ersten Nervenausbreitungen verzweigen, würde die Erregung den Protoplasmafortsätzen der an derselben Stelle befindlichen Pyramidenzellen mitgeteilt, durch deren Achsencylinder dieselbe tiefere Regionen des Gehirns erreichen könnte.

Der Mechanismus des Zusammenhangs ist nach Ramón y Cajal noch viel präziser: Im Bulbus olfactorius „sind ausser den Achsencylindern der grossen und kleinen Pyramidenzellen, welche dazu dienen, die sensorielle Erregung nach dem Gehirn zu führen, noch andere Fasern von

centralem Ursprung, welche frei im Bulbus endigen und dazu bestimmt scheinen, diesem letzteren Befehle oder Aufträge von der grauen Rinde zu bringen.“ Hier würden die Körner des Bulbus in Thätigkeit treten. Diese „nehmen die Aktion der genannten centrifugalen Fasern auf, um sie mittelst ihrer peripherischen Verzweigungen zu den collateralen protoplasmatischen Ausbreitungen der grossen Pyramiden zu bringen. In dieser Art könnte sich der centrifugale und centripetale Strom vereinigen und gegenseitig beeinflussen.“ — Ganz gleiche Anordnungen, wie er sie so genau vom Bulbus olfactorius beschrieben hat, welche ihm den doppelten Strom befriedigend erklären, findet Ramón y Cajal in allen anderen Teilen des centralen Nervensystems. — Zum Beispiel: „im Kleinhirn empfangen die aufsteigenden Fasern, welche sich durch die Breite der Purkinje'schen Zellen winden, Ströme von anderen Centren: die Bewegung pflanzt sich in den Körper dieser Zellen fort und erzeugt hier einen centrifugalen Strom (in Bezug auf Grosshirn), indem er sich durch die Deiters'schen Fortsätze nach aussen wendet. Gleichzeitig wirken andere Arten von Fasern (Fibras masgosas) auf die Körnerzellen des Kleinhirns und diese übertragen die Thätigkeit mittelst ihres Achsenzylinders auf die Verzweigungen der Purkinje'schen Zellen (Kontakt zwischen den Parallelfasern der Körner und den protoplasmatischen Bäumchen der Purkinje'schen Zellen); endlich gelangt der Strom gleichfalls von den Deiters'schen Fortsätzen dieser Zellen ausgehend aus dem Gehirn heraus.“

Der Autor verhehlt sich nicht, dass sich gegen diese Hypothesen „von der dynamischen Polarisierung der Nervenzellen“ einige Einwendungen machen lassen. Es scheint ihm, dass der Haupteinwurf der sein könnte, welche sich „von der centripetalen Leitungsfähigkeit im peripheren Ast der nervösen Ausbreitung der unipolaren Spinalganglienzellen“ ableitet. Dieser eine Fortsatz teilt sich bekanntlich bald in zwei Äste, deren einer als sensible Faser nach der Peripherie, deren anderer nach dem Rückenmark gelangt, in dem er sich verliert. Ramón y Cajal wird es indessen nicht schwer, diesem Einwand zu begegnen. „Dieses Beispiel, sagt er, bezieht sich auf ein besonderes System von Zellen, in welchem es keine Verschiedenheit der Ausbreitung giebt, da nur ein einziger Fortsatz vorhanden ist, der weder die Qualifikation eines Achsenzylinders noch die eines Protoplasmafortsatzes besitzt, da er in Wahrheit für beide funktioniert. Wenn ein Zweig dieses einzigen Fortsatzes auf eine sensible Oberfläche gelangt, wird er die Stelle der protoplasmatischen Ausbreitung einnehmen, wenn er in den Centren endigt, wird er als Nervenfortsatz dienen“. Der Autor giebt seiner Ansicht noch dadurch Nachdruck, dass er sagt, „er habe bemerkt, dass von den beiden Fortsätzen (den bipolaren Ganglienzellen des Hühnerembryo)

der periphere dick, rauh und von protoplasmatischem Ansehen, während der centrale fein, glatt und achsencylinderähnlich sei.“ „Endresultat: die äussere Ausbreitung jeder Ganglienzelle könnte als ein peripherischer Protoplasmaast angesehen werden, dessen grosse Länge durch eine Markscheide geschützt sein muss, um eine Filtration des Stromes hintanzuhalten.“

Alles dieses ist schön, ja brilliant, es bleibt nur zu entscheiden, ob es sich um richtige Auslegungen von sicheren anatomischen Thatsachen handelt, oder mehr um Gedanken, bei denen die Phantasie eine etwas zu grosse Rolle spielt.

Auch von den Beobachtungen über Neuroglia muss hier berichtet werden. Ramón y Cajal glaubt, dass den Neurogliazellen ausser der sichergestellten Funktion, das Stützgerüst zu bilden, auch die Aufgabe zukommt, „den nervösen Strom, welcher durch die Zellen und Fasern des Centrums verläuft, durch ihre Leitungsunfähigkeit zu isolieren in der Art, wie bei den elektrischen Apparaten eine Glasunterlage und Seidenumhüllungen angewandt werden.“ Die Thatsachen, welche diese Idee wahrscheinlich machen sollen, sind hauptsächlich folgende: Ganz besonderer Reichtum an Neuroglia, da wo viele Nervenfasern zusammenliegen; „es könnte in diesem Falle scheinen, als ob die Natur jede Spur von Filtration der Nervenströme und zufällige Kontakte der Fasern zu vermeiden gesucht hätte.“ — Gänzliches Fehlen oder kaum eine Spur von Neurogliazellen in den Übergangsregionen (?); Abwesenheit oder beträchtliche Verminderung sowohl an Zahl, wie an Ausdehnung der Neurogliazellen, in der Zone der grauen Substanz, in welcher der nervös-protoplasmatische Kontakt und die Vereinigung der Ströme stattfindet; zum Beispiel in der Molekularschicht des Kleinhirns; durchaus keine Neuroglia in der Umgebung der Purkinje'schen Zellen, dem Punkt, an welchem die Vereinigung der absteigenden Pinsel vor sich geht; vollständiges Fehlen der Neuroglia in der mittleren Zone der Hirnrinde, woselbst der Kontakt der unzähligen Kollateralen der Achsencylinder und anderer Nervenendigungen mit dem Körper und den Protoplasmafortsätzen der Pyramidenzellen stattfindet. . . Wahrlich, alle diese, die Neuroglia betreffenden Thatsachen, würde in direktem Widerspruch mit so vielem stehen, was bisher als bekannt galt und sich auch in Golgi's Arbeiten beschrieben und auf seinen Tafeln abgebildet findet; aber da diese Dinge geeignet sein könnten, jene Theorie zu stören, möchte es wohl passend sein, sie zu modifizieren und ganz zu unterdrücken.

Ramon y Cajal zählt in der Schlusszusammenfassung seiner Arbeit die Elemente, welche sämtliche Teile der grauen Substanz zusammensetzen, auf und stellt in erste Linie die Zellen mit langem Achsencylinder

und die Zellen mit kurzem Achsencylinder, deren Endbäumchen in der grauen Substanz liegen. Vorausgesetzt, dass ein Wechsel des Namens nicht auch einen Wechsel des Wesens der Dinge in sich schliesst, kann man in dem hier Gesagten doch nur eine schöne Bestätigung der Beschreibung erblicken, welche Golgi von den beiden Zelltypen gegeben hat. Man könnte nur sagen, dass des letzteren Beschreibung bezüglich des endlichen Schicksals der Fasern, welche aus der komplizirtesten Teilung der nervösen Fortsätze entstehen, weniger kühn ist. Dennoch sagt Ramón y Cajal ganz entschieden, dass die Unterscheidung der Zellen in motorische und sensitive, wie sie Golgi macht „auf keiner morphologischen oder Struktureigentümlichkeit beruht“.

Wenn Ramón y Cajal die Gefälligkeit haben wollte, die Arbeiten, welche er kritisiert, besser anzusehen, dann könnte er sich überzeugen, wie sehr er das Gegenteil von dem sagt, was durch sichere und nicht unwichtige morphologische Thatsachen gestützt ist.

Golgi hat einfach die Unterschiede der beiden Arten von Zellen sicher gestellt; und dass diese Unterschiede wirklich vorhanden sind, ist auch durch Ramón y Cajal's Beschreibung bestätigt. Was die Interpretation des Gefundenen betrifft, so wird jeder, der Golgi's Arbeiten angesehen hat, bestätigen können, dass sich dieser dahin entschieden hat, diejenigen Zellen für motorische zu erklären, welche in direktem, wenn auch nicht isoliertem Zusammenhang mit Nervenfasern stehen und welche zur direkten, wenn auch nicht isolierten Leitung dienen. Hierzu entschied er sich erst, nachdem er die Zusammensetzung der vorderen Wurzeln, und zwar besonders am fötalen Rückenmark studiert hatte. Nachdem er dies constatirt hatte, erlaubte er sich nur zu erklären, dass nunmehr die Hypothese von der sensitiven Natur der Zellen, deren Nervenfortsatz in seinen Beziehungen zu den Nervenfasern ein so ganz anderes Verhalten zeigt, etwas begründeter erschien.

Diesen Hypothesen setzt Ramon y Cajal eine andere entgegen, nämlich die, „dass die Zellen mit kurzem Achsencylinder dazu dienen, in ein und derselben anatomischen und dynamischen Gruppe Elemente, welche einem centralen Territorium zunächst gelegen sind, zu associieren.“ Welche von beiden Hypothesen der Wahrheit entspricht, oder ob dies keine von beiden thut, dies können vielleicht weitere Untersuchungen lehren. Golgi hält sich als Verehrer der morphologischen Untersuchungen scharf an die Thatsachen und ist frei von vorgefassten Meinungen und vorsichtig in Bezug auf die Deutung, da er überzeugt ist, dass diese sich ändern muss, je nachdem sich die Kenntniss der Thatsachen selbst

erweitert. Er wird deshalb nicht widerstreben, wenn seine Hypothese einer anderen weichen muss, wenn diese nur durch bessere Thatsachen gestützt wird. Aber bis zu diesem Punkt sind wir noch nicht gelangt. Es muss auch noch bemerkt werden, dass das Hauptargument, durch welches Golgi seine Hypothese zu stützen sucht, das von der entgegengesetzten Beschaffenheit der unzweifelhaft motorischen (vorderen Wurzeln) und der unzweifelhaft sensiblen Fasern, bis jetzt noch nicht widerlegt ist. Die Beobachtung, dass die beiden Arten von Zellen zusammen gefunden werden, welcher Ramón y Cajal wie es scheint, die Bedeutung eines neuen Einwandes beilegen möchte, hat aus naheliegenden, auch von der experimentellen Physiologie gestützten Gründen keinen Wert und überdies ist sie nicht nur in allen Beschreibungen Golgi's angeführt, sondern sie hat auch noch den Angelpunkt des Raisonnements in einer Arbeit Golgi's gebildet, welche dieser eigens veröffentlicht hat, um die Schwierigkeiten zu zeigen, denen der Untersucher bei der Auslegung der in Frage stehenden Funde begegnet! Mit gleicher Beharrlichkeit hat Golgi auch nachgewiesen, dass die besondere Funktion der Centren von den peripherischen Verbindungen der Nervenbündel abhängig sein muss!

Was die beiden Zellenarten betrifft, so ist noch zu bemerken, dass Golgi bis zum Überdruß wiederholt hat, dass man wohlbegründete Urteile über die physiologische Bedeutung der verschiedenen Zellengruppen auch des Rückenmarks nicht eher abgeben kann, als bis die Verbindungen derselben Zellengruppen mit den Nervenbündeln, welche zur Peripherie gehen, oder von ihr kommen, erst besser bekannt sein werden. Über diesen Punkt erkläre ich seine Resultate für fragmentarisch und vorläufig. Er selbst (Artikel: *Midollo spinale nell' Enciclopedia medica*) hat die Existenz einer dritten Art von Nervenzellen angenommen und stützt sich dabei auf die von ihm in verschiedenen Provinzen des centralen Nervensystems gefundene Thatsache (besonders Rückenmark, grosser Seehirnerker, Schicht des Ventrikels), dass oft die verschiedenen Fasern, welche aus den Teilungen des Nervenfortsatzes entstehen, direkt in das Mark eintreten, wobei sie sich ihre Individualität gut erhalten, und mit den dort verlaufenden Fasern vereinigen. Diese dritte Art von Nervenzellen ist dadurch charakterisiert, dass ihre nervösen Fortsätze, anstatt sich in's Unendliche zu teilen, oder sich den Charakter von gut individualisierten Fasern zu erhalten, in eine Anzahl feinerer Fasern zerfallen (2, 3, 4 und mehr). Dieselben lassen eventuell noch sehr feine Ästchen entspringen, welche sich in der grauen Substanz verlieren; sie erhalten sich gut individualisiert und nehmen die Bedeutung von ebenso viel Nervenfasern an.

Golgi's Publikation (*La rete nervosa* etc. 15) will nur „die Existenz des diffusen Nervennetzes in der grauen Substanz der Centren gegen die neuen Negationen sichern, und die Angaben, sowohl die über die Art und Weise, wie es sich darstellt und mit den anderen Elementen des Nervengewebes zusammenhängt, als auch die über seine äusserst komplizierte Herkunft genauer präzisieren“. — Veranlassung zu dieser Mitteilung gaben die Resultate von überraschender Feinheit, welche er mit seiner Sublimatmethode erhalten hat, und welche, was das Netz betrifft, die ebenfalls sehr feinen, mit der Silbernitratmethode erlangten übertreffen und deshalb einen weiteren Schritt in der Förderung unserer Kenntnisse über die feine Organisation des Centralnervensystemes bedeuten. — Golgi's Verfahren bei der Herstellung der Präparate, welche Feinheit und Dauerhaftigkeit mit einander vereinigen, auch wenn sie in gewöhnlicher Weise konserviert werden, ist in einem Anhang beschrieben und besteht in folgendem:

1. Härtung der Stücke in doppelt chromsaurem Kali von 2—4 Prozent während 4, 5 und mehr Monaten.
2. Längeres Einlegen der Stücke in eine oft gewechselte 1 Prozent Sublimatlösung.
3. Herstellung feinsten Schnitte nach Härtung in Alkohol.
4. Umwandlung der weissen metallischen und eigentümlich glänzenden Farbe, der Elemente, welche die Metallimprägnation zeigen, in intensives Schwarz durch kurzes Eintauchen in die Mischung, welche man für Hervorrufung von aristotypischen Photographien braucht.
5. Leichte Färbung der Zellen mit sehr verdünntem saurem Karmin und Einschluss in Balsam oder Damar.

Der Verfasser hebt bezüglich der physiologischen Bedeutung seines Nervennetzes oder -Geflechtes besonders hervor, dass die engen Verbindungen zwischen den verschiedenen Teilen des Nervensystems (Verbindungen, deren Existenz man nicht verkennen kann, von welcher Seite man auch die spezifischen Funktionen dieses Systems betrachtet) genügend erklären, wie es gekommen ist, dass die alte Vorstellung von der physiologischen Einheit des Gehirnes doch niemals ganz verlassen werden konnte, obwohl die modernen experimentellen Studien durch triftige Gründe dazu drängen, die graue Substanz in zahlreiche, wohl unterschiedene Zonen zu teilen, und dass die Lehre von der Lokalisation in dem von vielen geforderten strengsten Sinn auch unter den bedeutendsten Experimentatoren unserer Zeit Gegner gefunden hat. — Das physiologische Problem der funktionellen Verbindung ist bald auch anatomisches Problem geworden. Bei Aufzählung der Versuche dieses Problem zu lösen, erinnert der Verfasser an die alten Ansichten über die diffuse Nervensubstanz und die

heißigen Kontroversen über die direkten Verbindungen der Nervenzellen, an die Meinung Gerlachs über das Netz, welches aus der unendlichen Teilung der Protoplasmafortsätze hervorgehen soll, weiter an das Bindegewebsnetz von Schultze und Kölliker, ferner an das von Golgi genau beschriebene von dem Gerlach'schen Netz durchaus verschiedene Nervennetz oder Geflecht, bei dessen Funktion alle nervösen Elemente des Centralnervensystems zusammenwirken und endlich an die diffuse interstitielle Substanz von His, welche die Eigenschaft besitzen soll, die Übertragung zwischen den Endzügen der verschiedenen Fasersysteme zu bewirken, in welcher letzterer Ansicht Golgi beinahe eine Rückkehr zur diffusen Nervensubstanz der Alten sieht.

Wenn das diffuse Nervennetz, welches doch eine concrete anatomische Wesenheit darstellt, bis dahin Mythos geblieben ist, fast noch heute als solcher betrachtet wird, oder sogar wieder zum Mythos zu werden droht, so liegt die Ursache in den sehr bedeutenden Schwierigkeiten, welche sich einer Unterscheidung der verschiedenen Teile, die das Zwischengewebe zwischen den Nervenzellen und Fasern bilden, entgegenstellen. In der That betrachten die bisherigen Studien über diesen Punkt zum Teil nur das Stützgewebe, welches auch als ein Netz angesehen wurde, zum Teil nur die nervösen Verbindungen.

Auf Ramón y Cajal's Bemerkung über den von ihm gebrauchten Ausdruck „Nervennetz“, wiederholt Golgi seine Worte, mit welchen er in seinen früheren Arbeiten den von ihm jenem Ausdruck beigelegten bestimmten Sinn erklärt und führt durch dieses Citat den Beweis, dass Ramón y Cajal sich eine Kritik erlaubt hat, ohne das Kritisierte gelesen zu haben. Obwohl sich Golgi genau über dieses Netz erklärt hat, schreibt Ramón y Cajal doch, dass Golgi jetzt „die Hypothese von dem Netz aufzugeben schiene“ . . .

Über die Art, wie sich das Netz in seinen Präparaten zeigt, bemerkt Golgi, dass man zwar kaum ein Ding von so feiner und zarter Organisation finden könne, wie jenes Nervennetz, dass aber doch kaum etwas so klar zur Anschauung gebracht werden könne, als es ihm mit seiner Sublimatimprägnation möglich war. Bei der Beschreibung beschränkt er sich auf das Rückenmark und bemerkt, dass das Netz ohne jede Grenze und Unterbrechung die ganze Ausdehnung der grauen Substanz durchsetze. In den Vorderhörnern ist das Netz nicht weniger fein und zusammenhängend als in den Hinterhörnern und der Substantia gelatinosa Rolandi. Allerdings erscheint es in den Hinterhörnern dichter, dies hängt jedoch nicht von dem feinen Netz selbst ab, sondern ist durch das verschiedene Verhalten der hinteren Wurzeln im Vergleich zu den vorderen bedingt.

Aus der komplizierteren Teilung der hinteren Wurzelfasern, und der Fibrillen, welche direkt von diesen ausgehen und die gelatinöse Substanz Rolando's gegen das vordere Drittel jeden Hinterhornes hin in radiärer Richtung durchsetzen, entsteht ein äusserst kompliziertes Geflecht. Aber dieses Geflecht ist etwas ganz anderes, als das feine interstitielle Netz. — Dieses letztere nimmt, so zu sagen, alle zwischen den zelligen Elementen bleibenden Räume ein, so dass diese Elemente in den feinsten Schnitten die einzigen von dem Netz freigelassenen Lücken repräsentieren. An den grossen Zellen der Vorderhörner zeigen sich diese Dinge wegen der besseren Entwicklung und der besser ausgeprägten Umrisse der Zellen besonders deutlich und man kann bei der Untersuchung der feinsten Beziehungen des Netzes zur Zelloberfläche die interessantesten Eigentümlichkeiten finden. Nicht allein die Zellkörper, sondern auch die von ihnen ausgehenden Fortsätze sind bis zu ihren feinsten Teilungsästen eng von den Fibrillen umgeben. Von diesen sieht man häufig längs der Zellen an den Seiten der Fortsätze hin, kurze Fäden von äusserster Feinheit verlaufen, welche die Zellsubstanz berühren und an ihr mit einer leichten Verdickung endigen. An den Stellen, an welchen die Reaktion besonders fein ist, fallen oft kleine Kügelchen oder Plättchen auf, welche sich gewöhnlich als die Vereinigungspunkte mehrerer Fibrillen darstellen und welche eine grosse Ähnlichkeit mit den von Fusari in seinen Arbeiten über die Capsule succenturiate und die serösen Drüsen der Zunge beschriebenen und gezeichneten Knötchenplatten zeigen. — Die Art der Bildung der Netze und besonders die Herkunft der Fasern, welche sich in ihnen verlieren, hat der Autor auf Quer- wie auf Längsschnitten studiert. Die Querschnitte sind besonders geeignet, zu zeigen, dass von jedem Punkt der weissen Substanz (Vorder-, Seiten- und Hinterstränge von den tieferen, wie von den oberflächlichen Teilen) eine enorme Menge von Fasern und Fibrillen in die graue Substanz gelangt, welche sich so kompliziert teilen, dass es unmöglich erscheint, ihren Verlauf zu verfolgen; die Längsschnitte eignen sich besser dazu, genauer zu zeigen, wie die Vertikalfasern den in die graue Substanz eindringenden Fibrillen zum Ursprung dienen. — Der Übertritt der von überall her kommenden Fasern von der einen nach der anderen Hälfte des Rückenmarks auf dem Wege der vorderen ¹⁾ Kommissur kann man besonders gut an mit der Sublimatmethode erhaltenen Präparaten sehen.

Wie Golgi immer erklärt hat, wirken bei Bildung des Nervennetzes oder -Geflechtes alle nervösen Elemente des Rückenmarks ohne Ausnahme,

¹⁾ In der Abhandlung von Golgi steht irrtümlich hintere K.

wenn auch in verschiedenem Masse mit. Hierbei sind besonders hervorzuheben:

1. Die zahllosen Fibrillen, welche von den in allen Marksträngen verlaufenden Fasern herkommen; die Fasern der Hinterstränge und der hinteren Teile der Seitenstränge scheinen am meisten dazu beizutragen.
2. Die hinteren Wurzeln selbst und die Fibrillen, welche von den hinteren Wurzeln während ihres schräg aufsteigenden Verlaufs in grosser Zahl ausgehen. Beide teilen sich innerhalb der grauen Substanz in's Unendliche weiter.
3. Die Zellen der zweiten Kategorie mit ihrem nervösen Fortsatz, welcher sich soweit teilt, dass er den Charakter eines gut individualisierten Fadens verliert.
4. Zellen der ersten Kategorie (motorische), deren nervöser Fortsatz sich in eine Faser der Vorderwurzel derselben oder der entgegengesetzten Seite (durch die vordere Kommissur) umwandelte. Von ihm gehen spärliche Fäserchen ab.

Der Gesamteindruck, welchen man vom Studium der verschiedenen Kategorien von Nervenfasern enthält, ist der, dass sie durch die Art ihres Verlaufes und ihrer ausserordentlich komplizierten Teilung dazu geeignet sind, eine möglichst ausgedehnte und enge Verbindung zwischen den verschiedenen Provinzen und Zonen des Rückenmarks herzustellen.

Da Golgi nur die Absicht hat, die Thatsachen zu beschreiben, wie sie sich darstellen und mit anatomischer Sicherheit demonstriert werden können und da er nicht beabsichtigt, sich auf theoretische Erörterungen und eine Unterstützung der einen oder anderen Meinung einzulassen, so hat er auch in dieser Arbeit dem so oft von ihm gebrauchten Ausdruck „Netz“ einige Worte gewidmet und sagt folgendes: „In den Präparaten, welche der vorliegenden Arbeit zu Grunde liegen, macht das sehr dichte und feine interstitielle Geflecht nicht allein im ganzen den Eindruck eines Netzgewebes, sondern es lassen sich wirklich Verbindungen von Faser zu Faser nachweisen, so dass vollkommen geschlossene Maschen entstehen. Aber die Beobachtung dieser Thatsache gelingt durchaus nicht so leicht und so häufig, dass man daraus die Gesetze verstehen könnte, denen die Bewerkstelligung dieser Verbindungen unterworfen scheint. Ob es sich um ein Netz im eigentlichen Sinn des Wortes oder um ein Geflecht handelt, darüber glaube ich noch die grösste Reserve beobachten zu sollen, indem ich für jetzt nur feststelle, dass es sich um eine unendliche Teilung von Fasern handelt. Ich muss indessen hinzufügen, dass sich bei der Feinheit und der ausserordentlichen Komplikation und Innigkeit der Be-

ziehungen des Fasergewebes, wie sie sich in den Sublimatpräparaten darstellt, die materielle Verbindung oder das Zusammenfließen von Faser mit Faser nicht mehr als ein notwendiges Erfordernis erscheint, um die funktionellen Beziehungen zwischen den verschiedenen Zellengruppen und den verschiedenen Provinzen des Centralnervensystems zu erklären.“ Er erinnert hierbei an eine Bemerkung von Forel, der angesichts der Feinheit der Verbindungen zuerst erklärt hat, „dass er immer weniger versteht, wie eine gegenseitige wirklich kontinuierliche Verbindung der feinsten Äste der nervösen Elemente immer als physiologisches Postulat angesehen werden solle.“ In dem zweiten Teil seiner Abhandlung spricht Golgi eingehend über die physiologische Bedeutung des fraglichen Netzes und sieht in ihm natürlich das Organ, durch welches die Verbindung zwischen den verschiedenen Teilen des Nervensystems und zwischen den verschiedenen funktionellen Thätigkeiten desselben bewirkt wird. Es versteht sich, dass dieses Raisonnement wesentlich auf die traditionelle Anschauung basiert ist, dass die Nervenzellen ausschliesslich als elementare Apparate oder primitive Centren für diese spezifischen Thätigkeiten betrachtet werden müssen. Er bemerkt indessen hierzu, dass diesem so diffusen Gewebe auch ein direkterer und nicht nur lediglich passiver Anteil an den Funktionen der Centren zukomme; bei diesem Gedanken hält er sich jedoch nicht auf, indem er sagt, dass für jetzt keine positive Thatsache einer Hypothese in diesem Sinne eine solide Basis gebe. — Die in diesem zweiten Teil besonders besprochene Frage ist, ob die neuen Kenntnisse über die feine Organisation der Nervencentren für oder gegen die Lehre der sogenannten funktionellen Lokalisation der Nervencentren sprechen. Anatomische Thatsachen, welche a priori entscheidend wären, findet der Autor nicht. Doch konstatiert er folgendes:

1. Wesentlich identische Organisation in den verschiedenen Teilen der Rinde.
2. Keine materielle Begrenzung der verschiedenen centralen Zonen, die als physische oder motorische Centren zu bezeichnen wären.
3. Keinen isolierten Verlauf (in den Centren) von Nervenfasern, welche dazu bestimmt wären, eine Verbindung zwischen der Peripherie und umgekehrt herzustellen.

Schliesslich verneint der Autor die von vielen behauptete genaue Lokalisation, erkennt aber an, dass, sowie Wege vorhanden sind, die vorwiegend einer bestimmten Leitung dienen, auch zum Teil sogar übereinander liegende Provinzen mit nicht ganz bestimmten Grenzen vorhanden sein können, welche, gerade wie sie vorwiegend oder elektiv gereizt werden, auf diese Reizungen auch vorwiegend in korrespondierendem Sinne reagieren.

Die Arbeit von Lenhossék (16) über die Neuroglia behauptet durch die Kriterien, welche den Autor bei der Untersuchung geleitet haben und durch die erlangten Resultate unter den vielen, welche in diesen letzten Jahren über den gleichen Gegenstand veröffentlicht sind, einen unbedingt hervorragenden Platz.

Deiters (Braunschweig 1868) gebührt das Verdienst, als erster die Neurogliazellen in ihrer charakteristischen Form beschrieben und gezeichnet zu haben (Fig. 10, Taf. II). Dieser hervorragende Beobachter konnte indessen, noch beeinflusst von den cytologischen Ideen jener Epoche diesen Elementen noch nicht die Wichtigkeit zuschreiben, welche sie haben, indem er den sogenannten freien Kernen (solchen, welche kaum eine Spur von Protoplasma haben), einen hervorragenden Anteil an der Bildung der Stützsubstanz zuerkannte; er konnte sich ferner auch kaum dazu verstehen, diesen Elementen die Dignität wahrer Zellen zuerkennen und hielt es für notwendig, „um die Gefahr von Missverständnissen zu vermeiden“, sich an den Ausdruck von Zellenäquivalenten zu halten, obgleich er schliesslich diese Elemente ohne weiteres mit dem Namen von Bindegewebszellen bezeichnete.

Nach Deiters zeigte Golgi 1869 und 1871 (*Sulla sostanza connettiva del cervello: Rendiconti dell' Istituto Lombardo* 1869. — *Contribuzione alla fina Anatomia degli organi centrali del sistema nervosa: Rivista Clinica di Bologna*, 1871, con una tavola), welch' hervorragenden Anteil die von ihm Strahlencellen genannten Gebilde an der Bildung des Nervengewebes haben. Er sagt, „dass das ganze interstitielle Gewebe der weissen und grauen Substanz der Centren aus Strahlencellen und ihren Fortsätzen gebildet werde.“ Er lieferte weiter auf Grund einer eingehenden Untersuchung eine ganz genaue Beschreibung der Art, wie sich die Neurogliazellen in den verschiedenen Provinzen des Nervensystems zeigen und wie sie zusammenhängen; besonders zeigte er die Unterschiede, welche diese Zellen in der weissen und grauen Substanz des Gross- und Kleinhirns und des Rückenmarks darbieten; endlich beschreibt er noch die ausgedehnten Verbindungen der Strahlencellen mit den Wänden der Gefässe.

Boll (*Histologie etc. der nervösen Centralorgane* 1873) bestätigte Golgi's Studien durchaus und fügte noch die Beschreibung besonderer Formen von Neurogliazellen, welche einzelnen Teilen des Nervensystems eigentümlich sind, hinzu. Der Namen „spinnenähnliche Gliazellen“ wurde das erste Mal von Jastrowitz (*Studien über die Encephalitis und Myelitis des ersten Kindesalters, Arch. f. Psychiatrie*, Vol. III 1872) für die Neurogliazellen des Corpus callosum, welche er genau schildert, der Name „Pinselzellen“ aber von Boll für die erwähnten besonderen Formen,

welche er in einigen Teilen des Nervensystems (Corpus opticum, Corpus striatum) fand, angewendet; Golgi hält sich an den Namen Strahlencellen (*cellule raggiate*), indem er sich nach der Form richtet, in welcher sich die Neurogliazellen am häufigsten darstellen.

Man könnte nicht behaupten, dass nach den erwähnten, ziemlich alten Untersuchungen Thatsachen von grosser Bedeutung über die Neuroglia hinzugekommen wären, mit Ausnahme davon, dass durch den bedeutenden Fortschritt der embryologischen Kenntnisse, die ausgedehnten embryogenetischen Erfahrungen auch auf das Studium des in Rede stehenden Gewebes angewendet werden konnten. Es wurde die Frage aufgeworfen, ob die Neurogliazellen von ektodermalem Ursprung und deshalb als Modifikationen der epithelialen Elemente des Centralkanal zu betrachten seien, oder ob sie mesodermalen oder parablastischen Ursprungs und daher bindegewebiger Natur seien. Bezüglich dieser offenen Frage hat Golgi von Hühner- und Säugetierembryonen beschrieben, dass die epithelialen Zellen des Ependyms mit ihren peripherischen Fortsätzen ein vom Centrum bis zur Peripherie zusammenhängendes Stützgewebe bilden. Er glaubt dadurch die epitheliale und ektodermale Natur der Neurogliazellen beträchtlich zu stützen; doch ist es immerhin klar, dass diese Beobachtung zur Lösung der Frage nicht genügen kann; denn es bleibt noch die Aufgabe zu lösen, wie sich das Stützgewebe, welches beim Embryo allein aus ependymalen Elementen zusammengesetzt, später in charakteristische Strahlencellen umwandelt: Müssen wir sie aus jenen ableiten oder sind sie anderen Ursprungs? — So steht die Frage und es ist weiter bekannt, dass embryologische Studien mit anderen Methoden und anderen Kriterien Grund zu einer dritten Ansicht gegeben haben, nach welcher der Ursprung der Neurogliazellen ein gemischter ist, ektodermal und parablastisch, oder bindegewebig. Hierbei möchten wir die wichtige Darstellung von His nicht übergehen, welcher folgendermassen sagt: „Die Neuroglia, wie man sie vom ausgebildeten Mark beschreibt, ist somit kein einfaches Gewebe, sondern ein Gemisch, bestehend aus dem ursprünglichen Myelospodium als Grundlage und aus den sekundär hinzugekommenen Bindegewebelementen. Die Deiters'schen Pinselzellen halte ich für echte, dem Markgerüst eingelagerte Bindegewebszellen.“ Man hat sie nach His für amöboide Bindegewebszellen anzusehen, welche in einem ziemlich vorgeschrittenen Entwicklungsstadium aus der Pia oder aus ihren Gefässen auswandern, sich in der weissen und grauen Substanz zerstreuen und sich an die Spongioblasten anlegen.

Lenhossék nimmt als Ausgangspunkt seiner vorliegenden Arbeit die von Golgi gemachte Entdeckung eines regelmässigen strahlenförmigen

Stromas in der ganzen Ausdehnung des embryonalen Rückenmarks (übrigens dem entsprechend, was man im Gehirn am Ventrikelepithel, in den Bulbi olfactorii am Epithel des Ventrikeldivertikels, der im Traktus verläuft etc., beobachtet), welches in der Art entsteht, dass sich die Epithelzellen des Centralkanal nach aussen in Fibrillen fortsetzen, die sich wenig verzweigt bis zur Peripherie des Markes erstrecken und dort mit kleinen Verdickungen endigen. Der Autor zählt alle die Beobachter auf, welche mit diesen Resultaten übereinstimmen (Nansen, Ramón y Cajal, Kölliker, Lenhossék) und erinnert an die Beobachtung von Lachi, welcher den rein bindegewebigen Ursprung der Neuroglia behauptet; sodann legt er seine Beobachtungen über die verschiedene Verteilung der Neurogliazellen in den verschiedenen Zonen des Rückenmarks dar und indem er auf das Thema von der Genese der in Rede stehenden Zellen eingeht, sagt er wörtlich: „Alle diese Zellen sind nun ohne Frage gleichen Ursprungs: sie entstammen dem Ektoderm durch Vermittelung der in der innersten Schicht des Medullarrohres befindlichen Mitosen und gelangen, analog den Neuroblasten durch successives Herauswandern von ihrem centralen Ursprungsgebiet aus an ihren definitiven Platz“. . . Auch „jene bekannten radiären Scheidewände der weissen Substanz, die man so lange als „Pialsepta“ aufgefasst und bezeichnet hat, erweisen sich als die zu gröberen Bündeln zusammengefassten peripheren Fortsätze von in tieferen Schichten gelegenen Neurogliazellen: nicht von aussen nach innen dringen sie in das Mark hinein, sondern von innen gelegenen Ursprüngen streben sie gegen die Peripherie hin. . .“ Aber dies alles bezieht sich nur auf das embryonale Mark; bis jetzt bleibt also die Frage über den Zusammenhang zwischen dem Stroma des embryonalen Marks, welches mehr oder weniger ependymalen Charakter und Ursprung zeigt und dem ganz davon verschiedenen (wesentlich aus Strahlencellen bestehenden), welches man im Rückenmark bei fertigem Entwicklungszustand findet, noch offen.

Lenhossék hält diese Frage für die wichtigste, er fragt sogar ohne weiteres: „Handelt es sich um einen durchaus nur embryonalen, vorübergehenden Plan, oder um eine Einrichtung, die mit gewissen Modifikationen auch späterhin erhalten bleibt?“ Seine Beobachtungen bestimmen ihn festzustellen, dass „dieser Plan auch weiterhin als Grundtypus bis zu einem gewissen Grade in Geltung bleibt, allerdings unter Hinzutritt ausgiebiger Komplikationen“. — Als Belege hierfür führt Lenhossék an:

- „1. Dass ich bei menschlichen Föten von 23, 25, 29, 30 cm Länge, sowie an neugeborenen und einige Tage alten Katzen, Meerschweinchen etc. mittelst der Golgi'schen Methode Befunde erhielt, die sich genau an diese Bilder anschliessen.

2. Dass sich das Verhalten des Stützgerüsts auf Querschnitten ausgebildeter Marke sehr gut mit diesem Typus vereinigen lässt (vergl. die Anordnung der radiären Septa der weissen Substanz u. s. w.).
3. Dass von vornherein als unwahrscheinlich bezeichnet werden kann, dass in einer Periode, da schon die ganze Topographie des Markes, die Gruppierung und Verknüpfung der Nervelemente dem späteren Verhalten gemäss endgültig geordnet ist, an Elementen dieser Anordnung noch eine wesentliche Atrophie stattfinden, bestehende Verbindungen zwischen Zelle und Fasern aufgehoben werden sollten (Ranvier, Weigert), sei es, dass sich zu den angelegten noch Elemente anderer Herkunft (Bindegewebszellen) hinzugesellen würden.“

Die Beobachtungen Lenhosséks ergaben, dass die Hauptveränderungen, die sich nach dem vorliegenden Stadium noch einstellen, in der viel ansehnlicheren Ausbreitung der von dem Zellkörper ausgehenden zarten Ästchen bestehen. Der periphere Fortsatz verliert allmählich seine Bedeutung und wird an Stärke von diesen sekundären geradezu überflügelt, doch hat er kein Stadium finden können, in welchem eine Endigung desselben schon in inneren Teilen des Markes mit Sicherheit nachzuweisen war.

Im Verfolg seiner Arbeit macht sodann der Verfasser eine eingehende Beschreibung über die Art, wie die Neurogliazellen in einem menschlichen Rückenmark von 14 cm Länge, mit der Golgi'schen Methode behandelt, sich zeigen. Aus dieser Beschreibung gehen Thatsachen hervor, welche die behauptete allmähliche Umwandlung der Ependymzellen in solche Zellen beweisen, die immer mehr den Charakter der klassischen Strahlencellen der Neuroglia zeigen. Der anschauliche Charakter dieser Beschreibung liegt aber wesentlich in ihrer eingehenden Art und in den erläuternden Figuren, und es ist deshalb für diesen Teil der interessanten Lenhossék'schen Arbeit notwendig, sich an das Original zu halten. Wir bemerken nur, dass Lenhossék die Neurogliazellen in 3 Kategorien einteilt:

1. Ependymzellen.
2. Zellen der grauen Substanz.
3. Zellen der weissen Substanz.

Das besondere Verhalten der Ependymzellen hat auch die Aufmerksamkeit von G. Retzius (18) erregt, und er hat in seiner, dem biologischen Verein in Stockholm mitgeteilten Arbeit seine Beobachtungen hierüber dargelegt. Er giebt von einer Reihe eigener Resultate Kenntnis, und bespricht natürlich auch seinerseits die über den Gegenstand schwebenden Fragen. — Er hebt vor allem hervor, dass bei der Beobachtung der Ependymzellen in ihrem Verlauf vom Centrum nach der Peripherie ein

flunkler und unregelmässiger Streifen die Aufmerksamkeit erzeuge, der mit der Oberfläche parallel läuft und im äusseren Viertel der vorderen Hälfte des Rückenmarks liegt. Dieser Streifen wäre dadurch verursacht, dass in der Grenzlinie zwischen der grauen und weissen Substanz die Ependymzellen starke Seitenzweige beinahe rechtwinkelig abgeben, welche diesen Weg eine Strecke weit verfolgen, dann nach aussen umbiegen und sich bis zur Oberfläche erstrecken. „Diese Art der Verzweigung der Ependymzellen gehört deren mittleren und vorderen Teil an, im hinteren Teil hat Retzius sie nur ausnahmsweise gesehen.“

Wie verhalten sich die äusseren Enden der Ependymzellen und ihre Äste? Nach Retzius zeigt eine genaue Untersuchung, dass keine wahre Verdickung, wie man gewöhnlich annimmt, vorhanden ist, sondern eine hakenförmige Umbiegung des äusseren Endes, ungefähr wie am Griffe eines Stockes.

„Was wird im späteren embryonalen und im ausgewachsenen Zustand der Tiere aus den im Rückenmark des jungen Embryo so schön entwickelten Ependymzellen?“

Der Autor hat diese Frage beim Hecht, Frosch, Kaninchen und beim Menschen studiert und beschreibt die Verschiedenheiten, die er im Verhalten, in der Verteilung und dem Zusammenhang dieser Zellen feststellen konnte. Im allgemeinen hat er gefunden, dass die Ependymzellen Neigung haben, an den Marksträngen Halt zu machen, von welchen sie, sozusagen, zurückgestossen werden.

Im Grosshirn trifft man sowohl beim Hecht, wie beim Frosch, in den meisten Partien auch bei erwachsenen und sogar bei alten Individuen die Ependymzellen in noch schönerer Entwicklung wie in der Medulla.

Aus den Beobachtungen von Retzius geht weiter hervor, dass die neuerdings von mehreren Forschern im Rückenmark und Gehirn beschriebene Anordnung der Ependymzellen eine allgemeine Erscheinung zu sein scheint. Nicht nur bei Embryonen, sondern auch bei jungen Tieren und bei niederen Tieren in erwachsenem Zustande lassen sich in grosser Ausdehnung solche Zellen nachweisen, welche von Ventrikelflächen, resp. vom Centralkanal bis zur Oberfläche des Gehirns und Rückenmarks ziehen, obwohl hier und da während der Entwicklung die äusseren Enden derselben verkümmern können und nicht mehr darzulegen sind. Dass diese Ependymzellen, welche im ganzen einen starren Habitus zeigen und oft Seitenäste abgeben, eine Art Stützgewebe des centralen Nervengewebes darstellen, liegt auf der Hand.

In Betreff des Verhaltens dieser Ependymzellen zu den echten Neurogliazellen schliesst sich Retzius der neulich auch von Kölliker aus-

gedrückten Ansicht an. Die beiden Zellenarten zeigen nämlich einen auffallend differenten Typus. Die Herkunft und Entwicklung der wirklichen Neurogliazellen ist aber nach Retzius bis jetzt nicht hinreichend bekannt.

Dr. Magini (17) berichtet, dass es ihm durch eine besondere Modifikation der Weigert-Pal'schen Methode gelungen ist, den Lauf feinsten, sonst unsichtbarer Nervenfasern sehr deutlich sichtbar zu machen, wobei zugleich der Verlauf der Fäden der Epithelzellen des bulbären Ependyms sehr klar hervortritt. Der Verfasser sagt, dass diese Fäden sich zu einem wohl unterscheidbares Bündel vereinigen, nach der Mittellinie der Raphe hingehen und sich dem Lauf der *Fibrae rectae* zugesellen; er erinnert daran, dass sie sich mit der angedeuteten Modifikation der Weigert-Pal'schen Methode gerade so färben, wie die feinsten Nervenfasern, und neigt deshalb dazu anzunehmen, dass diese Ependymzellen, die auch weiterhin einen gleichen Verlauf wie die *Fibrae rectae* zeigen, eine gleiche, letzte Bestimmung haben. . . . Unabhängig von dieser letzteren Hypothese giebt der Autor nicht zu, dass den faserigen Fortsätzen des Ependymepithels nur die einfache Aufgabe eines Stützgewebes zukommt. Er vermutet vielmehr, dass dieses Epithel, von der Druckveränderung der Cerebrospinalflüssigkeit gereizt, zur Aufrechterhaltung des Gleichgewichts des Körpers beitrage. Somit wäre nach dem Verfasser die Cerebrospinalflüssigkeit mit der Endolympe des Gehörlabyrinthes zu vergleichen und das Ependymepithel mit den akustischen Zellen.

Auch ein so eifriger Forscher, wie Gustav Retzius hat sich augenscheinlich mit der physiologischen Bedeutung der Protoplasmafortsätze der centralen Nervenzellen beschäftigt und seine Untersuchungen über den Bau der Oberflächenschicht der Grosshirnrinde beim Menschen und bei den Säugetieren (19) haben den Hauptzweck, die von Golgi ausgesprochene Meinung zu kontrollieren, dass diese Fortsätze keinen direkten Teil an der Bildung der Nervenfasern nehmen und dass ihnen vielmehr eine ernährende Funktion zuzuschreiben sei.

Der Verfasser erwähnt die Untersuchungen von Martinotti und sagt dann von seinen eigenen, dass es ihm gelungen ist, mit Golgi's Methode sehr schöne Färbungen der Pyramidenzellen der Rinde bei mehreren Tieren und beim Menschen zu erhalten. — Er erklärt, er habe niemals irgend einen Zusammenhang zwischen den Protoplasmafortsätzen, den Neurogliazellen und den Gefässen gesehen. Um diese Behauptung mit einer Reihe von Details zu beweisen, beschreibt er vor allem die an der Oberfläche der Rinde befindliche Neurogliaschichte. Er findet Formen, die mehr oder weniger mit den von Golgi und Martinotti beschriebenen

übereinstimmen und beschreibt seinerseits einige besondere Formen, indem er übrigens bemerkt, dass die Verschiedenheit der Formen der Neurogliazellen so gross sei, dass es unnütz wäre, davon eine Beschreibung zu geben. Er legt aber Gewicht auf die Notwendigkeit, die peripheren dichotomisch verzweigten Endigungen der Ependymzellen genau zu verfolgen, um sie nicht etwa mit den auch dichotomisch verzweigten, aber sich anders verhaltenden Fortsätzen der Pyramidenzellen zu verwechseln. Er bemüht sich, diese Möglichkeit durch seine Figuren auszuschliessen. Der Verfasser stellt auch die Untersuchungen zusammen, die mit der Weigert'schen und Golgi'schen Methode angestellt wurden, und erinnert dabei an die Mitteilung von Martinotti, dass die markhaltigen Nervenfasern von Kölliker nicht eigentlich an der Oberfläche der Rinde verlaufen, sondern etwas darunter, bedeckt von einer feinen Schicht, weshalb Retzius sagt, er sei zur Überzeugung gekommen, dass die Markfasern im Stratum der Glia verlaufen.

Die Aufmerksamkeit von Retzius wurde aber, wie er sagt, hauptsächlich von der Art und Weise gefesselt, wie sich die letzten Verzweigungen der Pyramidenzellen zur Oberfläche verhalten. In dem beschriebenen Stratum, in welchem die Zellen der Neuroglia so massenhaft sind, teilen sie sich zu wiederholten Malen, oft sehr reichlich, zu immer feineren Fasern und diese verfilzen sich unter einander und mit denjenigen der Nachbarzellen zu einem verwirrten Filz, welcher in der That der Punktsubstanz der Evertebraten, wie Retzius sie in den Ganglien des Bauchstranges der Krebse neulich beschrieben hat, so ähnlich ist, dass er nicht umhin kann, beide mit einander zu vergleichen. Die also zerteilten Fortsätze der einzelnen Pyramidenzellen hängen aber nicht direkt mit einander zusammen; sie anastomosieren nicht, sondern schmiegen sich nur durcheinander und lassen sich oft eine Strecke in tangentialer Richtung verfolgen. — Dieses System von verzweigten Protoplasmafortsätzen liegt offenbar auch in den Maschen des Neuroglianetzes und schlingt sich mit allen seinen feinen perlenschnurähnlichen Fäserchen zwischen den Gliafasern hindurch. Das Glia-system bildet also gewissermassen ein schützendes Stützsystem für die feinen Ästchen der Pyramidenfortsätze.

Eine Frage aber scheint hierbei Retzius von grosser Wichtigkeit zu sein, nämlich die von der verschiedenen Art der Fortsätze der Pyramidenzellen. Ausser den beschriebenen reichlich verzweigten Endästchen oder senkrecht nach aussen ziehenden Protoplasmafortsätze, zweigen sich sowohl vom Stamme derselben feine Äste lateral ab, und ausserdem gehen bekanntlich vom Zellkörper selbst zahlreiche stärkere und feinere knotig-protoplastische Äste ab. Sind nun alle diese Protoplasmafort-

sätze von derselben physiologischen Dignität oder dienen sie verschiedenen Zwecken? Und in welchem Verhältnis stehen dann alle diese Fortsätze zu den Seitenzweigen (den Kollateralen Cajal's? Ref.) der Achsencylinderfortsätze? — Retzius erklärt, dass es bis auf weiteres nicht möglich sei, diese Frage zu beantworten; er fügt jedoch bei, wenn man das von ihm kürzlich beschriebene Verhalten der Fortsätze der unipolaren Ganglienzellen des Bauchstranges der Krebse berücksichtige, dann müssten dort die Seitenzweige der Achsencylinderfortsätze (der Stammfortsätze), welche sich in der Punksubstanz verästeln, die Verbindung per contiguitatem mit anderen Zellsystemen vermitteln. — Vom Zellkörper selbst aber gehen — mit bestimmten seltenen Ausnahmen — keine Fortsätze aus. Also fehlen fast immer beim Krebs echte „Protoplasmafortsätze“. — Vielleicht übernehmen die Seitenzweige der Achsencylinderfortsätze die Rolle derselben. Es ist aber sehr wahrscheinlich, sagt Retzius, dass die echten Protoplasmafortsätze der Pyramidenzellen der Vertebraten eine andere Funktion und Bedeutung haben, als bei den Krebsen. Dafür spreche auch die kürzlich von Flechsig nachgewiesene Thatsache, dass die Seitenzweige sich mit einer Scheide (Myelinscheide) umgeben und mithin als echte Nervenfasern erscheinen. Im allgemeinen haben ja die Protoplasmafortsätze und die Seitenzweige ein verschiedenes Aussehen. Es ist hierbei nur schwer, einzusehen, warum Retzius, zum Beweis, dass die Fibrillen, welche vom nervösen Fortsatz abgehen, die Bedeutung von Nervenfasern haben, nur die isolierte Beobachtung von Flechsig heranzieht, und gar nicht die Reihe von Daten beachtet, auf Grund deren Golgi seit so langer Zeit stets behauptet hat, dass der nervöse Charakter dieser Kollateralfasern nicht diskutiert werden könne.

In Beziehung zu den vorher angegebenen Arbeiten steht auch der Beitrag zur Histogenese der Nervenzelle und der Neuroglia, welchen Dr. Valenti (16) veröffentlicht hat. In derselben kommt der Verf. auf Grund seiner Untersuchungen an Embryonen von Pristiuren und Mustelen zu der Ansicht, dass die Zellen der Neuroglia zweierlei Ursprung haben, d. h. sowohl aus dem Ektoderm als aus dem Bindegewebe entstehen können. In der von Dr. Valenti gelieferten Abhandlung findet sich nun aber in Wirklichkeit keine einzige positive Thatsache, welche die Theorie, für die er sich erklärt, zu stützen imstande wäre. Kugelförmige Elemente in der Nachbarschaft der Gefäße werden von ihm als Leukocyten erklärt; mit Fortsätzen versehene Elemente, welche an der Peripherie der nervösen Organe ihre Lage haben, sind für ihn Bindegewebezellen, welche von der Pia mater herrühren und sich in die Nervenschichten hinein erstrecken.

in gleicher Weise wird die Retraktion und das Verschwinden vieler Fortsätze der Neuroblasten, welches nach dem Verf. während des Überganges dieser Elemente in die Nervenzellen wahrzunehmen sein soll, nicht demonstriert.

Eine neue und interessante Darstellung der Struktur der Hirnrinde wurde von Ramón y Cajal (20) in einer mit 3 Tafeln versehenen Arbeit geliefert, welche in der Zeitschrift „la cellule“ veröffentlicht worden ist. Es sind nicht wenige Thatsachen, welche man in dieser Arbeit beschrieben findet; doch ist es bei dieser Arbeit gerade wie bei den früheren zu beklagen, dass der Verf. sich in dem Bericht über die von anderen über denselben Gegenstand gemachten Studien, weit entfernt von jener peinlichen Gewissenhaftigkeit hält, welche bei den Pflegern der Wissenschaft im allgemeinen und der anatomischen Disziplin im besondern als Gesetz zu betrachten ist, eine Gewissenhaftigkeit, welche man bei jemand zu verlangen berechtigt ist, welcher den Beweis geliefert hat, dass er mit Erfolg und seltenem Unternehmungsgeist die histologischen Studien zu fördern weiss. Zur Rechtfertigung dieser Kritik wurden nur die folgenden Bemerkungen aus den vielen, welche hier zu machen wären, ausgewählt.

Auf Seite 19 seiner Arbeit sagt der Verf. bei der Beschreibung der Schichte der kleinen Pyramidenzellen, dass Golgi in seiner Abhandlung die Achsencylinder dieser Zellen nur für einen kleinen Teil ihres Verlaufes beschrieb, dass Martinotti dieselben auf eine grössere Strecke verfolgte und das Vorhandensein verzweigter Seitenäste angab, dass aber, wie es schien, in keinem Falle „diese Beobachter dahin gelangt sind, diese Achsencylinder bis in die weisse Substanz zu verfolgen.“

Wie die Sache hier dargestellt wird, muss man notwendigerweise auf den Gedanken kommen, dass Golgi bei den in Frage stehenden Zellen das Vorhandensein des Nervenfortsatzes nur einfach erwähnt, und weder auf die von ihm ausgehenden Verzweigungen noch auf seine Beziehungen zu der Nervenfasern die Rede gebracht habe. — Ob diese Darstellung nun der Wahrheit entspricht, das kann man schon beurteilen, wenn man einen Blick auf die Tafel I und II der Arbeit Golgi's „sulla fina anatomia dei centri nervosi“ wirft. Diese beiden Tafeln sind, wie in der zugehörigen Erklärung gesagt wird, „bestimmt mit einigem Detail die Entstehungsweise und die Verschiedenheiten im weiteren Verhalten des Nervenfortsatzes wieder zu geben.“ In den Figuren 1, 3, 4, 6 der Tafel I und 3, 4 der Tafel II kann man dann die Abbildung solcher Pyramidenzellen finden, welche von Golgi dem ersten Typus zugezählt werden, weil sie mit einem Nervenfortsatz versehen sind, welcher sich nach Aussendung einer gewissen Zahl von Seitenfäden direkt in den Achsencylinder einer Nervenfasern fort-

setzt. In den Figuren 4, 6 kann man ferner zwei Exemplare finden, welche der Schichte entnommen sind, welche von Golgi die obere genannt worden ist. — Was die Fig. 3 und 6 angeht, so findet man nach der allgemeinen Figurenbezeichnung die — eigentlich überflüssige — nähere Erläuterung, dass ihr Nervenfortsatz „eine gute Strecke weit in die Markschicht hinein zu verfolgen ist.“ — Ich brauche wohl nicht noch zu sagen, dass Ramón y Cajal bezüglich dieses Punktes unter Anderem auch die Beschreibung unerwähnt lässt, welche Golgi von dem Verhalten des Nervenfortsatzes der verschieden gestalteten (pyramidenförmigen, kugeligen, spindelförmigen und ganz unregelmässigen) Nervenzellen der Lobi olfactorii des Gehirns gegeben hat, in welcher Beschreibung bestimmt gesagt wird, dass bei einem Teil der Nervenzellen der genannten Lobi eben jener Nervenfortsatz sich „nach Abgabe einer gewissen Zahl von Seitenfibrillen mit den in die graue Substanz eindringenden Nervenfaserbündeln vereinigt; zwischen diesen Bündeln bekommt der fragliche Faden natürlich die Bedeutung einer individuellen Nervenfaser. In derselben Beschreibung wird auch erwähnt, dass die beiden Kategorien von Zellen sich zusammen vorfinden, nur dass die eine Kategorie in den oberflächlicheren, die andere in den tieferen Partien vorherrschend ist. In derselben Weise sind auch die Beobachtungen Marchi's vollständig ignoriert worden, Beobachtungen, welche die Hirnrinde eines kleinen Tieres (der Fledermaus) betreffen, und in welchen der Eintritt des Nervenfortsatzes einer Pyramidenzelle in die innere Kapsel etc. beschrieben worden ist. Folgendes Bruchstück der ausführlichen Abhandlung Marchi's verdient mit Recht hier wörtlich wieder gegeben zu werden: „An dem Gehirn der Fledermäuse, welches in toto mit der Schwarzfärbemethode behandelt worden war, habe ich ganz deutlich sehen können, dass von den Pyramidenzellen der Rinde Nervenfortsätze abgehen, welche nach Abgabe einiger feiner sekundärer Äste direkt in die innere Kapsel dringen. Ausserdem habe ich beobachtet, dass die in der Nachbarschaft der interhemisphären Spalte gelegenen Zellen einem Nervenfortsatz zum Ursprung dienten, welcher sich in zwei Äste teilte, von denen der eine sich nach der inneren Kapsel zu begab, während der andere sich mit den Fasern des Corpus callosum, welche die beiden Hemisphären mit einander verbinden, vereinigt.

Diese Beobachtung bestätigen zwei wichtige, bereits von Prof. Golgi beschriebene Thatsachen, dass nämlich die Nervenfortsätze nicht direkt eine Faser bilden ohne vorher sekundäre Äste abgegeben zu haben, welchen die Bestimmung zukommt sich mit anderen Zellengruppen in Verbindung zu setzen — und ferner, dass die Zellen einer Hemisphäre vermittels Verzweigungen ihres Nervenfortsatzes mit der anderen Hemisphäre in Ver-

bindung stehen können.“ Diese Beobachtung wird auch durch die beige-gegebene, die Einzelheiten gut wiedergebende Figur (Tafel VI, Figur 1) erläutert.

Auf Seite 26 beschäftigt sich Ramón y Cajal in einem besonderen Paragraphen, welcher den Nervenfasern der weissen Substanz, die sich in der grauen Substanz verzweigen, gewidmet ist, eingehend mit den Studien Golgi's und erklärt darin, die Untersuchungen desselben über diesen Gegenstand seien ganz unbestimmt und es scheine, als sei Golgi mehr durch theoretische Spekulationen als durch direkte anatomische Beobachtungen zur Annahme der Existenz jener verzweigten Fasern geführt worden. Weiter sagt er wörtlich: „Golgi, welcher sie, wie aus seinen Abbildungen hervorgeht, ohne Zweifel im Kleinhirn gesehen hat, giebt von ihrem Vorkommen in der Grosshirnrinde weder eine Abbildung noch eine genaue Beschreibung; die allgemeine Beschreibung, welche er davon bei der Besprechung des Ursprungs der Nerven giebt, lässt den Zweifel aufkommen, ob er sie wirklich in der Rinde gesehen hat oder ob er nicht vielmehr Achsencylinder der unvollkommen imprägnierten Pyramidenzellen für solche Fasern gehalten hat.“

Dass es dem Herrn Ramón y Cajal beliebt zu vermuten, dass Golgi die Verzweigungen der in die graue Substanz eintretenden Nervenfasern nicht gesehen habe, und dass die von denselben gegebene Beschreibung das Resultat theoretischer Spekulationen sei, das ist etwas, was höchstens seine individuelle Art über den Wert der Studien anderer zu urteilen erkennen lässt; im übrigen verhält sich die Sache der Wahrheit gemäss so, dass Golgi bereits im Jahre 1873 in einer vorläufigen Mitteilung, in welcher er über die ersten mit seiner damals von ihm gefundenen Schwarzfärbemethode berichtete (*Sulla struttura della sostanza grigia del cervello: Gazzetta medica Lombarda 1873 — Comunicazione preventiva*) in der ausführlichsten Art und Weise auf „die Verzweigung der Nervenfasern, welche aus den Markschichten in die graue Rindensubstanz eintreten, eine Verzweigung, welche derjenigen des Nervenfortsatzes analog ist“, aufmerksam gemacht hat. Und seitdem hat Golgi noch folgende Dinge zum Gegenstand besonderer Untersuchungen gemacht: „I. die sehr komplizierte Verzweigung der Hirnnervenfasern, welche sich aus den Markstrahlen durch die Körnerschichte hindurch nach der äusseren Rindenschichte begeben, eine Verzweigungsart, welche derjenigen der Nervenfortsätze, sowohl des Grosshirns als des Kleinhirns analog ist; II. die im rechten Winkel erfolgende Vereinigung einiger Verzweigungen der Nervenfasern mit einem System horizontaler oder bogenförmiger Fasern, welche in grosser Zahl in der tieferen

Hälfte der äusseren Schichte der Hirnrinde vorhanden sind, einem System, an dessen Bildung auch einige Fäden teilnehmen, welche aus dem Nervenfortsatz der Purkinje'schen Zellen hervorgehen.“ — „Alsdann habe ich im Rückenmarke“, so drückt sich Golgi im Jahre 1873 aus, „in gleicher Weise schon zierliche Verzweigungen der Wurzelfasern nachgewiesen, aber auch hier erscheinen die sekundären Äste, weit davon entfernt die angebliche pinselförmige Verzweigung zu zeigen, beständig isoliert und rechtwinklig eingepflanzt.“

In den folgenden Arbeiten hat dann Golgi durch unermüdlich fortgesetzte Beobachtungen die Thatsache der Verzweigung der aus den Markschichten in die graue Substanz eintretenden Nervenfasern immer besser präzisiert. Indem er dann eben diese Thatsache sowohl in der Hirnrinde als in den anderen Teilen des centralen Nervensystems nachwies, hat er sie immer als eine der Grundlagen seiner Untersuchungen behandelt und an ihr sowol vom anatomischen als vom physiologischen Standpunkte aus festgehalten. Was nun die Rinde der Windungen angeht, so hat Golgi der Verzweigung der Nervenfasern in derselben sogar einen besonderen Paragraphen einer Arbeit gewidmet, welche sicherlich in den Händen Ramón y Cajal's war; und dieselben Verzweigungen, welche in der von Ramón y Cajal citierten Arbeit erwähnt sind, sind von Golgi in noch genauerer Weise an Fasern verschiedener Herkunft (von der Corona radiata und von der Kommissur) in der Abhandlung über die *Lobi olfactorii*, welche ja auch zu den Hirnwindungen gehören, beschrieben worden. Obwohl Golgi in dieser Arbeit die Verzweigungen der Nervenfasern in Bezug auf einen Hirnteil, welcher nach allem, was wir wissen, nichts anderes als eine, freilich modifizierte, Fortsetzung der Hirnrinde repräsentiert, beschreibt und abbildet (s. Taf. XXII der Abhandlung Golgi's) hat man den auch durch eine Tafel erläuterten Beschreibungen der *Bulbi olfactorii* keine Beachtung geschenkt. — Trotz alledem hat es also dem Herrn Ramón y Cajal beliebt, bei der Behauptung zu bleiben, „dass Golgi diese Verzweigungen speziell in Bezug auf die Hirnrinde weder beschreibt noch darstellt.“

Hinsichtlich des besonderen Paragraphen, welcher in der Abhandlung von Ramón y Cajal unter dem Titel „*Cellule sensitive di Golgi*“ figurirt, muss folgendes bemerkt werden:

In der von Golgi gegebenen Beschreibung der verschiedenen Kategorien von Nervenfasern findet man niemals, dass eine oder die andere Kategorie von Nervenzellen von ihm mit dem speziellen Titel „sensitive Zellen“ bezeichnet wäre. Eine solche Bezeichnung würde ein bestimmtes Urteil über die physiologische Bedeutung einer kaum erkannten morpho-

logischen Eigentümlichkeit in sich schliessen; und mit der Natur der anatomischen Beschreibung nicht übereinstimmen. Und deshalb konnte sich Golgi nicht gestatten, diese Bezeichnung anzunehmen. — In dem beschreibenden Teil wird man vielmehr finden, dass Golgi, dadurch, dass er seine Aufmerksamkeit auf das verschiedene Verhalten des Nervenfortsatzes gerichtet hält und gar nichts anderes in Betracht zieht als dieses morphologische Verhältnis, die beiden bekannten Kategorien centraler Nervenzellen unterschied. — Nachdem er diese rein anatomische Unterscheidung gemacht hatte, hat Golgi freilich auch die Frage aufgeworfen, ob man behaupten könne, dass die beiden Zellenkategorien den beiden Funktionen, dem Gefühl und der Bewegung entsprächen, welche Funktionen bekanntlich den anerkannten beiden Kategorien der Gefühls- und der Bewegungsfasern in der That zukommen. Aber Golgi antwortet auf diese Frage mit dem Ausspruch, dass „wir noch nicht soweit sind, um eine bestimmte Antwort formulieren zu können, dass man jedoch auch nicht sagen dürfe, es fehlten uns alle Anhaltspunkte zur Aufstellung einer begründeten Vermutung (Studii ecc. pag. 30)“, jener Vermutung nämlich, dass die beiden Zellkategorien den beiden Funktionen, dem Gefühle und der Bewegung, entsprechen.

Es wurde schon oben erwähnt (S. 270) auf Grund welchen Kriteriums Golgi geglaubt hat von den centralen Nervenzellen diejenigen als motorische bezeichnen zu können, welche mit den Nervenfasern in direkter, wenn auch (wegen der kollateralen Fibrillen, welche aus dem Nervenfortsatz entspringen), nicht isolierter Verbindung stehen; aber er hat sich auch hiernach noch rein darauf beschränkt die Vermutung, dass die Zellen, deren Nervenfortsatz ein so ganz anderes Verhalten zeigt, als sensativer Natur angesehen werden können, nunmehr für begründeter zu erklären. — Und damit ja kein Zweifel aufkommen könne, dass es sich um eine hypothetische Annahme handelt, unterlässt es Golgi niemals, die beiden Zellenkategorien mit Benennungen zu bezeichnen, welche sich auf ihren morphologischen Charakter beziehen; den Ausdruck dagegen, welcher die Interpretation, die man etwa unterlegen könnte, in sich schliesst, fügt er nur, immer in Parenthese eingeschlossen, hinzu.

Diese Art, die Resultate anderer zu referieren, verträgt sich um so weniger mit wissenschaftlicher Genauigkeit, als Ramón y Cajal den mit dem Titel „cellule sensitivi di Golgi“ bezeichneten Zellen in dieser speziellen Beschreibung die Zellen nicht gegenüberstellt, welche Golgi immer zusammenstellt wegen des Verhaltens ihres Fortsatzes, welcher, nachdem er eine gewisse Zahl (kompliziert verzweigter) kollateraler Fibrillen aus sich hat hervorgehen lassen, direkt den Achsencylinder einer

Nervenfaser zu bilden beginnt. Er beschreibt vielmehr die seitlichen Verästelungen der Nervenfortsätze der Pyramidenzellen in einer Weise, dass man glauben kann (wie G. Retzius das auch geglaubt hat), vor ihm hätten andere sie niemals beschrieben!

Noch eine letzte Bemerkung:

Wenn bezüglich der Einteilung der Hirnrinde in Schichten Ramón y Cajal sich vorgenommen hätte, eine Karikatur der Darstellungen Golgi's zu liefern, dann hätte er sich nicht anders ausdrücken können, als er es gethan hat. Auf Seite 10 schreibt er nämlich: „Golgi prend le parti de diviser l'écorce grise en 3 couches égales ou 3 tiers . . .“ Nun hatte er in der Taf. III der Arbeiten Golgi's (vordere Centralwindung) vor sich:

1. eine Schichte a von 33 mm Dicke,
2. eine oberflächliche Schichte (I) von 11 mm Dicke,
3. eine mittlere Schichte von 33 mm Dicke und
4. eine tiefe Schichte von 29 mm Dicke.

Wie er nun die 3 gleichen Schichten oder die 3 Drittel hat entdecken können, das möchte schwer zu enträtseln sein. Natürlich ist diese Ungenauigkeit auch wieder begleitet von einer solchen, die einen etwas wissenschaftlicheren Anschein hat. In die oberflächliche Schichte hat Golgi nach Ausschluss der dünnen Neurogliaschichte das sogenannte Stratum moleculare mit einbegriffen, in welchem er auch Nervenzellen gefunden hat. Und man hat keine Veranlassung, zu glauben, „dass Golgi schliesslich dieser Zellen Erwähnung gethan, und sie als wahrscheinliche Neurogliakörperchen angesehen habe“, da das von Golgi in dem sogenannten Stratum moleculare gezeichnete Exemplar mit einem nach oben gerichteten Nervenfortsatze versehen ist. Aber dies erscheint nur als ein Versehen im Vergleich mit den übrigen Ungenauigkeiten. Jedenfalls steht man nach dieser Wiederkehr so wenig mit der Originaldarstellung übereinstimmender Citate von seiten Ramón y Cajal's einem Dilemma gegenüber: entweder er hat die Arbeiten, welche er citiert, wirklich eingesehen — dann würde es angemessen sein, die Citate in der Weise zu machen, wie es in der Wissenschaft Sitte ist, da es ja, wenn auch jedem die Freiheit zusteht, die Thatsachen seiner eigenen Beobachtungen und der Beobachtungen anderer nach seiner Weise zu deuten, doch als eine elementare Vorschrift gelten muss, die von anderen beschriebenen Thatsachen mit der peinlichsten Genauigkeit wiederzugeben; oder er hat die Arbeiten, welche er citiert, nicht eingesehen — dann würde es passender sein sich der Citate nach der Phantasie zu enthalten, um zu vermeiden, dass andere Forscher direkt irre geleitet werden.

Diese Kritik schliesst darum nicht aus, dass die Abhandlung Ramón y Cajal's, wie bereits oben gesagt worden ist, eine interessante Illustration der feineren Struktur der Hirnrinde giebt. Unter den in derselben beschriebenen neuen Thatsachen, hat sicherlich die grösste Bedeutung die Beobachtung, dass in dem sogenannten Stratum moleculare zahlreiche verschieden gestaltete, vorwiegend spindelförmige oder dreieckige Nervenzellen vorkommen, welche besonders dadurch charakterisiert sind, dass sie mit 2, 3, 4 und mehr Nervenfortsätzen versehen sind, welche aus den Protoplasmafortsätzen in einer grossen Entfernung von dem Zellkörper und manchmal aus den sekundären Teilungen hervorgehen, und welche sich, indem sie sich beständig verästeln, nach dem höheren Teil des Stratum moleculare begeben. Ramón y Cajal glaubt, dass die Achseneylinder der bipolaren und vielleicht diejenigen der triangularen Elemente mit einer Myelinscheide umgeben sind. Diesen Elementen schreibt nun der Verf. eine Funktion von grosser Bedeutung zu: sie sollen die Funktion der Pyramidenzellen, welche sehr weit von einander entfernt sind und in verschiedenen Niveaus der Hirnrinde liegen, associieren. „Die spindelförmigen und dreieckigen Elemente der Oberfläche,“ so schreibt Ramón y Cajal, „stehen in Verbindung und vermischen sich mittels ihrer mehrfachen Achseneylinder und sehr langen Protoplasmafortsätzen mit einer grossen Anzahl protoplasmatischer Endfäden der tiefer liegenden Pyramidenzellen. Es ist daher nicht unwahrscheinlich, dass ansehnliche Gruppen dieser letzteren, welche ihren Sitz in von einander entfernten Regionen und in verschiedenen Höhelagen der Hirnrinde haben, mittels multipler Kontakte dynamisch associiert sind.“ In Anbetracht dieser koordinierenden Wirkung bezeichnet der Verf. die Elemente dieses Stratum moleculare mit dem Namen Associationszellen.

Die Bedeutung dieses — bereits von Kölliker bestätigten Befundes — ergibt sich nicht nur aus der besonderen Funktion, welche den Nervenzellen der oberflächlichen Schichte der Hirnrinde von Ramón y Cajal zugeschrieben wird, sondern auch aus der Thatsache, dass es sich um eine Eigentümlichkeit handeln würde, welche dem widerspräche, was man als ein für die centralen Nervenzellen geltendes allgemeines Gesetz anzusehen geneigt war, dass nämlich dieselben (selbst die Möglichkeit von Ausnahmen, wie etwa derjenigen der direkten Anastomosen durch die Nervenzellen angenommen) nur einen einzigen Nervenfortsatz haben. — Dieser Befund würde in gewissem Sinne die erste Bestätigung des „zweiten Achseneylindersystems, welches aus Protoplasmafortsätzen der Ganglienzellen hervorgeht, und welches absolut verschieden ist von dem Hauptachseneylindersystems“, eines Systems, wie es von Deiters beschrieben worden

ist, in sich schliessen. Dieses zweite System feiner Achsencylinder glaubte Deiters bekanntlich annehmen zu müssen, sei es um die funktionellen Beziehungen zwischen den verschiedenen Zellengruppen und den verschiedenen Nervenprovinzen verständlich zu machen, sei es um die von ihm angenommene doppelte Wirkung der Nervenzellen zu erklären. Er behauptete nämlich, dass die motorischen Wurzeln sich mittels ihres Hauptachsencylinderfortsatzes und die sensibeln Wurzeln mittels des in Frage stehenden zweiten Fasersystems mit den Nervenzellen in Verbindung setzten.

Während jedoch Deiters zu der Annahme neigte, dass das besondere System der aus den Protoplasmazellen hervorgehenden feineren Fasern eine allgemein verbreite Erscheinung wäre, würde dagegen nach Ramón y Cajal das Vorkommen von 2, 3, 4 und mehr Nervenfortsätzen den eigentümlichen Charakter einer besonderen Gruppe von Nervenzellen ausmachen.

Zu den Eigentümlichkeiten der feineren Organisation, bei welchen Ramón y Cajal beharrlich verweilt, gehört auch die Art und Weise des Verhaltens der aus dem Nervenfortsatz hervorgehenden Fibrillen. Bezüglich dieses Gegenstandes behauptet er ganz ausdrücklich, dass sie bei der grössten Mehrzahl der Zellen — nach dem, was man am fötalen Hirn sehen kann — in geringer Entfernung von ihrem Ursprung mit einer Verdickung enden: „Was die Endigungen der Seitenäste des Nervenfortsatzes der grossen Pyramidenzellen angeht, so findet dieselbe,“ so versichert Ramón y Cajal, „immer mittels eines kolbigen oder verdickten freien Endes ohne Endverzweigungen statt.“ Genauer noch präzisiert er dieses Verhalten folgendermassen: „bei einer Ratte und bei einer Maus von 4 bis 8 Tagen findet man z. B., dass die Kollateralen beinahe alle in derselben Entfernung und in derselben Weise, d. h. mit einer kleinen Anschwellung endigen.“ (S. 21.) An einer anderen Stelle (S. 28) sagt nun der Autor, „was die Kollateralen der Pyramiden angeht, so glauben wir, dass alle diejenigen, welche von mittlerer Grösse oder grösser sind, mit einer Markscheide versehen sind.“ Da es nun scheint, dass sich dieser Ausspruch — soweit er eine Bestätigung des bekannten Befundes von Flechsig in sich schliessen soll, wenig verträgt mit der behaupteten freien und nahen Endigung mittels einer Anschwellung, so erhebt sich der Zweifel, ob diese Beschreibungen wirklich anatomisch konstatierten Verhältnissen entsprechen.

Was die Neuroglia angeht, so neigt Ramón y Cajal zu der Annahme, „dass gewisse Elemente der Neuroglia nichts anders sind, als die epitheliaren Körperchen des Ependyms, welche gegen die Peripherie hin

gewandert sind, hingegen ist er bezüglich der nicht radial orientierten Spinnenzellen, welche in dem ausgewachsenen Gehirn in Verbindung mit den Gefässen zu finden sind, der Ansicht, dass sie keineswegs vom Epithel, sondern vielmehr von den Endothelzellen der Gefässe und wohl auch von den abgeplatteten Bindegewebskörperchen abstammen, welche mit den Gefässen in die Dicke der Hirnrinde haben eindringen können.“

Wenn Ramón y Cajal die Annahme dieses doppelten Ursprungs identischer Elemente vom Epithel und vom Bindegewebe, welcher mit den heutzutage beinahe allgemein angenommenen histologischen Anschauungen im Widerspruch steht, hauptsächlich auf den Zusammenhang mit den Gefässen stützen will, dann soll er sich daran erinnern, dass auch, wie es von Marchi (l. c.) nachgewiesen und abgebildet worden ist, viele Epithelzellen des Ependyms, die noch wirklich solche sind, sich mit ihren Fortsätzen an die Wände der Blutgefässe inserieren.

Die weiteren in der Arbeit von Ramón y Cajal gelieferten tatsächlichen Angaben, z. B. über den Nervenplexus der grauen Substanz, über die Zellen und Fasern des Balkens, über die sogenannten Projektionsfasern etc. etc. können natürlich nicht anders als in ihrer Originaldarstellung studiert werden.

Für das Studium der tangentialen Rindenfasern und überhaupt der verschiedenen Fasersysteme der Rinde, findet Th. Kaes (21) die neue, von Wolters (Zeitschrift für wissenschaftl. Mikroskopie, Bd. VII, H. 4, S. 466) beschriebene Färbemethode am geeignetsten. Resultate von seltener Feinheit erhielt er besonders, wenn er diese Methode bei Stücken anwandte, welche in Flemming'scher Lösung gehärtet worden waren. An auf diese Weise erhaltenen Präparaten wies der Verf. nach, dass die zur zweiten und dritten Meynert'schen Schichte gehörenden Fibrillen eine den Tangentialfasern parallele Richtung zeigen, sodass sie in wohl gelungenen Schnitten eine direkte Fortsetzung dieser letzteren nach innen darstellen. Sie haben ein äusserst feines Kaliber und es lassen sich hier gerade wie auch in der tangentialen Schichte retikuläre Verbindungen dieser Fasern mit Fortsätzen der Radialfasern nicht nachweisen. — Der Verf. beschreibt ferner am Grunde der zwischen den Windungen vorhandenen Furchen ein ziemlich breites Bündel feiner Fibrillen, welches in der grauen Rindensubstanz liegt und entweder den Fasern der Meynert'schen Schichte oder denen der mittleren Schichte parallel verläuft, sich jedoch sehr bald von den Meynert'schen Fasern (*Fibrae propriae*) loslöst, um sich in Form eines breiten Bandes mit den äusseren Schichten der Projektionsfasern zu verbinden. Kaes benennt dieses Bündel mit dem Namen äussere Meynert'sche Associationsschichte. Die äussere

Schichte dieses Bandes entspricht in den Occipitallappen und in den Frontalwindungen den Streifen von Gennari und Baileger, welche als einfache Verdickungen dieses Bandes erscheinen, in welchen die parallele Richtung beibehalten ist. — Der Verf. ist der Meinung, dass hier die Hirnrinde in gewissem Sinne als aus einem grossen senkrecht zu den Projektionsfasern gestellten Mantel zusammengesetzt angesehen werden kann. Dieser Mantel würde in drei Unterabteilungen geteilt werden können: eine tangentiale Schichte, eine Zwischenschichte und eine Associationschichte. An einzelnen Stellen verlaufen diese Schichten wohl getrennt von einander, an andern dagegen vermischen sich die Fasern der einen etwas mit denen der anderen. Während die Zwischenschichte in der ganzen Hirnrinde ausschliesslich aus sehr feinen Fasern zusammengesetzt erscheint, nehmen die Associationsfasern in den Frontal- und den hinteren Centralwindungen, sowie in der Parietal- und Temporalregion beträchtlich an Dicke zu. — Dieser Darlegung anatomischer Verhältnisse lässt der Verf. noch einige technische Details über die Anwendung der Wolters'schen Methode folgen.

Durch die Arbeit von Kaes, welche wir hier besprochen haben, wurde Bechterew veranlasst, darauf aufmerksam zu machen, dass die Angaben bezüglich des Vorkommens von Faserbündeln, welche sich mit den Rindenfasern kreuzen, mit den Resultaten seiner entsprechenden Untersuchungen übereinstimmen. Der Verf. hält es ausserdem für zweckmässig daran zu erinnern, dass in seinem Artikel über die Hirnhemisphären in den „Grundzügen der mikroskop. Anatomie, herausgegeben von Lawdowski und Owsjannikoff“ (russisch 1887 S. 928) Fasern erwähnt worden sind, welche in der Radiärschichte des Ammonshorns in transversaler Richtung zu dem Fortsatz der Spitze der grossen Pyramidenzellen verlaufen, Fasern, welche sowohl durch ihre Lage als durch ihre Richtung zweifellos den von Kaes beschriebenen Fasern entsprechen. — Bechterew lenkt ausserdem die Aufmerksamkeit auf die Thatsache, dass in einigen Zonen des hinteren Teils der Hemisphären eine besondere Schichte — gewöhnlich dicker — Markfasern vorkommt, welche nach dem Grunde der ersten Schichte hin gerichtet sind und sicherlich ebenfalls zu den Associationsfasern der Rinde gehören. Diese Faserschichte erreicht eine beträchtliche Entwicklung in dem Subiculum des Ammonshorns und in dem Ammonshorn selbst, wo sie auf dem Grunde der sogenannten fein granulierten Schichte, welche der ersten Schichte der anderen Rindenzone des Gehirns entspricht, gelegen ist; die Schichte fehlt in der Übergangszone zwischen dem Subiculum und dem Ammonshorn, d. h. gerade im Anfange des Gyrus, durch welchen der Übergang bewerkstelligt wird,

woraus man den Schluss ziehen kann, dass die Fasern der in Rede stehenden Schichte direkt aus dem Subiculum in die Lamina medullaris circumvoluta übergehen. — Es ist zu bemerken, dass diese Schichte, welche beinahe die ganze Breite des Ammonshorns einnimmt, nicht unmittelbar die Fascia dentata darstellt, sondern dass ihre Fasern, indem sie an der Umbiegungsstelle des Ammonshorns in Gestalt eines breiten Bandes schräg in der Richtung nach der Fascia dentata verlaufen, durch die erwähnte Krümmung hindurch sich nach der Basis der Fascia dentata begeben und sich während ihres Durchtritts durch die Schichte der grossen Pyramidenzellen, welche dort zu finden sind, hier oder auch in der Nähe der Basis der genannten Schichte verliert. Diese Faserschichte verliert sich nämlich nach Bechterew in dem Stratum moleculare Kupffer's in einem feinen Netzwerk, welches von Verzweigungen des Achseneylinderfortsatzes der Pyramidenzellen gebildet wird. — Wenn auch die in Rede stehenden Fasern bis in die Nähe des Alveus gelangen, treten sie doch nicht in denselben ein, sondern stehen vielmehr in engen Beziehungen sowohl zu den grossen Pyramidenzellen des Ammonshorns als zu denen der Fascia dentata. Nach Bechterew ist es daher augenscheinlich, dass diese Fasern „ähnlich den in der äussersten oder sogenannten Tangentialschichte (resp. Substantia reticularis alba Subiculi Cornu Ammonis) vorhandenen, von den Zellenelementen der unterhalb gelegenen Rindenschichten ihren Ursprung nehmen und ein den einfachen Associationsfasern Meynert's (Fibrae propriae) vollkommen analoges System repräsentieren.“

Soviel man aus den nicht durch Abbildungen erläuterten Beschreibungen beurteilen kann, entspricht das hier von Bechterew beschriebene Bündel, zum mindesten teilweise, dem schon von Golgi in seinen Studi sulla fina anatomia etc. (Cap. V sulla fina anatomia del Grande Piede di Hippocampo pag. 105 u. f.) beschriebenen Bündel, welchem Golgi die beiden Tafeln XX und XXII besonders gewidmet hat. — Nach Erhebung dieses Prioritätsanspruches ist auch noch zu bemerken, dass Golgi, im Widerspruch mit der Beschreibung Bechterew's die Verbindungen des Ursprungs oder der Endigung der Fasern dieses Bündels mit dem Nervenfortsatze der kleinen Zellen des Corpus dentatum durch Zeichnung und Beschreibung nachwies.

L. Blumenau. Zur Entwicklungsgeschichte und feineren Anatomie des Hirnbalkens. — Archiv für mikroskopische Anatomie; Bd. 37.

Die Hauptergebnisse dieser (24) aus dem Laboratorium von Prof. H. Virchow (in Berlin) hervorgegangenen Arbeit sind folgende:

Der Balken entsteht innerhalb des oberen Randbogens d. h. aus der oberen Abteilung der embryonalen Randbogenwindung. Zuerst bildet sich

sein mittlerer Teil (dicht vor und über dem Monroe'schen Loche) und von hier aus schreitet seine weitere Entwicklung nach vorne ebenso wie nach hinten fort.

Der dabei stattfindenden Verwachsung der oberen Randbogen geht immer eine Ausbildung der Balkenbündel in letzteren voran; also die Verwachsung der Hemisphärenwände geschieht nicht vor der Ausbildung der Fasern, wie Mihalkovicz behauptete.

Nachdem er entstanden ist, zeigt der Balken auf seiner oberen Fläche Fortsetzungen aller der Schichten, aus welchen die medialen Hemisphärenwindungen (Randbogen) der Embryonen bestehen. Auch beim Erwachsenen sind hier die drei wesentlichen Schichten vertreten: 1. die oberflächliche (zellenarme), mit markhaltigen sagittal verlaufenden Fasern, 2. die mittlere, graue, mit grossen Ganglienzellen und 3. die tiefe Schicht, welche wieder aus markhaltigen longitudinalen Fasern besteht und der weissen Substanz des anliegenden Gyrus Cinguli entspricht.

Alle diese Schichten bilden an einigen Stellen der oberen Balkenfläche Verdickungen, oder sogenannte *Striae longitudinales*; an anderen Stellen sind sie aber dünn und rudimentär und lassen sich oft kaum unterscheiden. Lateralwärts gehen sie in entsprechende Schichten der anliegenden Hemisphärenwand über; nach hinten setzen sie sich in die *Fasciola cinerea*, nach vorne in den Riechlappen fort.

Eine rudimentäre Schicht grauer Substanz mit darin verlaufenden longitudinalen Fasern bekleidet auch die untere Fläche des Balkens, soweit diese frei bleibt, d. h. innerhalb des *Ventriculus septi* und am hinteren Ende, von der Stelle an, wo die *Crura posteriora Fornicis* auseinander weichen.

In den einleitenden Bemerkungen zu der Arbeit mit dem Titel „la structure des centres nerveux“ sagt v. Gehuchten, nachdem er behauptet hat, dass „Golgi seine Methode seiner Zeit auf das embryonale Nervensystem anwandte, dass es aber Ramón y Cajal sei, welchem das Verdienst zukomme, die ungeheueren Vorteile derselben in's rechte Licht gesetzt zu haben“, dass seine eigenen Resultate mit denen Ramón y Cajal's vollkommen übereinstimmten. — Wenn man sich des Systems der Unterdrückungen auf der einen und der Zugaben auf der anderen Seite erinnert, welches v. Gehuchten in einer anderen Arbeit befolgt hat, um die Thatsachen in Einklang mit seinen Behauptungen zu bringen, dann darf über den Wert dieser Behauptungen wohl einiger Zweifel auftauchen. Ob dieser Zweifel einige Berechtigung hat oder nicht, das wird man sehen, wenn man dem Verf. in seinen Darlegungen folgt.

Die Abhandlung ist in zwei Teile geteilt: der erste betrifft das Rückenmark, der zweite das Kleinhirn.

In der Beschreibung der Resultate seiner Untersuchungen über das Rückenmark beschäftigt sich v. Gehuchten vor allem mit der Art und Weise des Verhaltens der vorderen und hinteren Wurzel. Bezüglich der vorderen Wurzel behauptet Verf. glattweg, dass nach ihrem Eintritt in die graue Substanz „jede Faser derselben sich mit einer Zelle des Vorderhorns in Verbindung setzt, indem sie zum Achsencylinderfortsatz dieser Zelle wird“, die Nervenfasern der vorderen Wurzeln also nichts anderes sind als die Achsencylinderfortsätze der im Vorderhorn verteilt liegenden Nervenzellen.“ Im Interesse der historischen Genauigkeit muss man hier vor allen Dingen darauf hinweisen, dass diese Beobachtungen v. Gehuchten's nur insofern eine Bestätigung der Beobachtungen Ramón y Cajal's darstellen, als diese ihrerseits schon früher und seit langer Zeit bekannte Thatsachen bestätigt haben. Es ist in der That bekannt, dass eine Reihe anderer Forscher durch äusserst sorgfältige Beobachtungen, welche vor nicht zu langer Zeit, daher also mit modernen Methoden und nach modernen Kriterien angestellt worden sind, die Umwandlung des Nervenfortsatzes der Zellen der Vorderhörner in den Achsencylinder einer Faser der vorderen Wurzel konstatiert, beschrieben und abgebildet hat. Es genügt in dieser Beziehung an die Studien von Deiters, Gerlach, Boll und vor allem an die das Gepräge der grössten Genauigkeit tragenden Studien Laura's zu erinnern. — Wenn sich v. Gehuchten bewogen gesehen hat, von der Bestätigung von Resultaten zu sprechen, welche man mittels der Schwarzfärbemethoden erhält, so dürfte es in diesem Falle zweckmässig sein, hervorzuheben, dass einerseits die Darstellung v. Gehuchten's insofern eine irrtümliche genannt werden kann, als er den Sitz der Zellen, in deren Nervenfortsatz sich die Fasern der vorderen Wurzeln verwandeln, auf die Vorderhörner beschränkt und dass andererseits eben diese Darstellung nur eine partielle Bestätigung von Thatsachen sind, welche Golgi beharrlich beschrieben hat. Golgi hat nämlich auf Grund seiner mit den Schwarzfärbemethoden erhaltenen genaueren Resultate seiner Zeit nachgewiesen, dass es nicht nur die Zellen der Vorderhörner (und — wohlverstanden — nur ein Teil derselben) sind, welche ihren Nervenfortsatz in die vordere Wurzel senden, sondern dass Zellen, deren Nervenfortsatz eben dieselbe Bestimmung hat, an allen Stellen der grauen Substanz einschliesslich der Hinterhörner und mit alleiniger Ausnahme der gelatinösen Substanz Rolando's zu finden sind.

Genau in folgender Weise hat Golgi seine Resultate über diesen Gegenstand in zusammenfassender Weise dargelegt: „Was die Verteilung

der motorischen Zellen in der grauen Substanz des Rückenmarks angeht, so muss ich hier bemerken, dass es ein Irrtum wäre, wenn man den Sitz derselben als Hauptmerkmal zur Beurteilung ihrer Funktion hinstellen wollte. Die in den Vordersäulen gelegenen Zellen sind zwar vorwiegend motorischer Natur, weil die grösste Zahl derselben ihren funktionellen Fortsatz in die vorderen Wurzeln sendet. Wie man aber nicht ohne Einschränkung sagen kann, dass sämtliche Zellen der Vordersäulen mit den entsprechenden Nervenwurzeln in Beziehung treten, so ist es auch nicht wahr, dass es ausschliesslich die mehr oder weniger streng zu den Vorderhörnern gehörigen Zellen sind, welche sich mit den vorderen Wurzeln in Verbindung setzen.

Ich kann versichern, dass Zellen, welche ihren Nervenfortsatz in die (motorische) vordere Wurzel hineinsenden, an jeder Stelle der grauen Substanz angetroffen werden können, das heisst nämlich:

1. in den Vorderhörnern, wo sie sicher vorherrschend sind;
2. in der Zone der grauen Substanz, welche ich die Zwischenzone genannt habe, und welche in dem von den Seitensträngen und dem Centralkanal begrenzten Gebiete liegend eine Zwischenzone zwischen den Vordersträngen und den Hintersträngen bildet;
3. in den Hinterhörnern mit Ausnahme des hinteren Randes, d. h. desjenigen Randes, welcher die sogenannte Rolando'sche gelatinöse Substanz bildet. In dieser letzteren sind bisher nur solche Zellen gefunden worden, deren Nervenfortsatz sich in äusserst komplizierter Weise verzweigt.“

Da es sich um Thatsachen und nicht um Ansichten handelt, ist der Referent überzeugt, dass auch diejenigen der hier dargelegten Eigentümlichkeiten, welche bis jetzt noch nicht bestätigt worden sind, sehr bald bestätigt werden und dass, gerade wie man bezüglich der genannten Zellen nicht daran zweifeln kann, dass sie ihren Nervenfortsatz in die vorderen Wurzeln hineinsenden, auch die Bestätigung der collateralen Fasern nicht ausbleiben wird, welche von diesen Fortsätzen entspringen, und hinsichtlich derer v. Gehuchten sich folgendermassen ausdrückt: „Pas plus que Kölliker nous avons eu jusqu' ici la bonne fortune d'en rencontrer dans nos préparations.“

Indem er auf die Protoplasmafortsätze zu sprechen kommt, bemerkt v. Gehuchten: „on peut distinguer avec le professeur de Barcelone trois groupes de prolongements protoplasmiques“, d. h. eine innere Gruppe, eine vordere-äussere und eine hintere-äussere Gruppe. Bezüglich dieses Punktes hat sich Golgi darauf beschränkt, zu bemerken, dass die Protoplasmafortsätze nach jeder Richtung, sowohl in die graue Substanz als in

die weisse Substanz eindringen und da er nicht annehmen kann, dass die eben genannte Gruppierung eine gesetzmässige ist, glaubt er, dass dieser Punkt noch durch weitere Untersuchungen aufgeklärt werden muss.

Bezüglich der hinteren Wurzeln bestätigt v. Gehuchten die — ja auch schon von Kölliker richtig befundene — Beschreibung Ramón y Cajal's, dass sich die Fasern dieser Wurzeln bei ihrem Eintritt in das Rückenmark gabelförmig teilen, indem sie einen auf- und einen absteigenden Zweig bilden, von denen sowohl der eine als der andere zu einer zur Bildung der Hinterstränge beitragenden Faser wird. Auch in diesem Punkte hält Golgi an seiner ursprünglichen Darstellung fest, und deshalb muss derselbe eine Frage — und zwar eine solche von der grössten Wichtigkeit — bleiben, welche durch weitere Untersuchungen aufzuklären ist.

Die in der grauen Substanz des Rückenmarkes verteilten Zellen werden von v. Gehuchten in zwei Arten unterschieden:

1. Zellen, deren Achsencylinderfortsatz sich in kurzer Entfernung von dem Zellkörper wiederholt teilt, dadurch seine Individualität verliert und nicht zum Achsencylinder einer Nervenfasers wird.
2. Nervenzellen, deren Achsencylinder seine Individualität eine sehr beträchtliche Strecke weit behält und zum Achsencylinder einer Nervenfasers wird.

Wenn ich nicht irre, enthält auch diese Art der Unterscheidung der Zellen — nicht nur dem Wesen der Sache sondern sogar den Worten nach — die ganz deutliche Bestätigung nicht sowohl der Beobachtungen Cajal's als der bekannten Einteilung Golgi's; aber auch hier handelt es sich um eine auf einen gewissen Teil der Beobachtungen Golgi's beschränkte Bestätigung, da ja v. Gehuchten bezüglich des Ausschickens von kollateralen Fibrillen von seiten des Nervenfortsatzes die Erklärung abgibt, dass er mit Ramón y Cajal die Thatsache „wenigstens für die Nervenzellen der Stränge bestätigen könne.“ — Hinsichtlich dieses Punktes stellt v. Gehuchten die bestimmte Behauptung auf, dass die Seitenfibrillen, welche er gesehen hat, frei in der grauen Substanz enden, gerade wie die aus der komplizierten, fortgesetzten Teilung des Nervenfortsatzes der ersteren Zellenart entstehenden Fibrillen frei enden und fügt die nicht weniger bündige Behauptung hinzu, dass das Netz oder Geflecht nervöser Natur, von welchem Golgi spricht, „nicht existiert“. Wenn man nun bedenkt, dass Golgi, obwohl er, wie aus der eigenen Beschreibung v. Gehuchten's und Ramón y Cajal's hervorgeht, viel feinere Resultate erhalten hat, doch geglaubt hat, sich mit der schon oftmals durch wörtliche Citate hervorgehobenen Zurückhaltung aussprechen zu müssen,

dann kann man sich des Zweifels nicht enthalten, dass die bestimmten Behauptungen dieser beiden Autoren nicht genügend gerechtfertigt seien.

Die Zellen der zweiten Art oder die Zellen mit langen Achsencylindern sind von v. Gehuchten in 2 Gruppen unterschieden worden: I. Wurzelzellen — II. Zellen der Stränge. — Zu der ersten Gruppe rechnet er die Zellen, welche ihren Nervenfortsatz in die vorderen Wurzeln schicken und zu der zweiten diejenigen, deren Nervenfortsatz bestimmt ist, eine Nervenfasern zu werden, welche an der Bildung des Vorder-Seitenstrangs derselben Seite oder — nach dem Durchtritt durch die weisse Kommissur, in welcher sie sich mit dem von der Zelle der anderen Seite gekommenen Fortsatze kreuzt — der andern Seite teilzunehmen. Ich brauche eigentlich nicht mehr zu sagen, dass v. Gehuchten auch diesen Befund als eine Bestätigung der Befunde Ramón y Cajal's hinstellt; seinerseits fügt er dann hinzu, dass der grösste Teil der Achsencylinderfortsätze dieser Zellen der Stränge während ihres Durchtretens durch die graue Substanz einige Seitenäste abgibt, welche meistens in der Kommissur oder in dem Vorderstrang der anderen Seite des Rückenmarks abgehen.“ Demjenigen, was vorhin über den Irrtum gesagt worden ist, welchen v. Gehuchten in dieser Arbeit wiederholt dadurch beging, dass er die Zellen, welche Fasern in die vorderen Wurzeln schicken, nur auf die Vorderhörner beschränkte, müssen bezüglich „der Zellen, deren Nervenfortsatz bestimmt ist eine Faser zu werden, welche an der Zusammensetzung des vorderen Seitenstranges derselben oder der anderen Seite teilnimmt etc.“, immer wieder im Interesse der historischen Wahrheit die wenigen Zeilen hinzugefügt werden, in welchen Golgi die vorher von ihm beschriebenen Eigentümlichkeiten zusammengefasst hat:

„Von den bisher beschriebenen Eigentümlichkeiten des Verlaufs der Nervenfortsätze verdient eine ganz besonders hervorgehoben zu werden, die nämlich, dass durch die vordere Kommissur nach der anderen Hälfte des Rückenmarks hin Nervenfortsätze verlaufen, welche folgenden Zellen angehören:

1. Zellen der Hinterhörner;
2. Zellen der Vorderhörner;
3. Zellen der Zwischenzone, welche zwischen dem Centralkanal und den Seitensträngen liegt.

Bezüglich dieser Kommissurenfortsätze will ich noch einmal hervorheben, dass sie in ihrem Verlaufe Fibrillen hervorgehen lassen, welche sich weiter verzweigen und sich an der Bildung des allgemeinen Nerven-netzes beteiligen. Ich füge noch hinzu, dass ich diese Thatsache sowohl vor dem Eintritt in die Kommissur als während des Durchtritts durch

dieselbe und nach dem Durchtritt beobachtet habe. Die grösste Zahl der Fibrillen sah ich gerade innerhalb der Kommissur und jenseits derselben hervortreten, diesseits, in der Nähe der Ursprungszelle, habe ich das Abgehen der Fibrillen nur in seltenen Fällen wahrnehmen können.

Ich muss noch hinzufügen, dass ich nicht immer die Überzeugung habe gewinnen können, dass die Nervenfortsätze, welche die Kommissur durchziehen, sich direkt mit den Marksträngen der anderen Seite in Verbindung zu setzen suchen (d. h. den Vordersträngen und den Vorderseitensträngen); in mehreren Fällen fand ich auch, dass der Nervenfortsatz nach dem Durchtritt durch die Kommissur sich in zahlreiche Fibrillen auflöste und in dem Nervenetz der grauen Substanz aufging. In diesem Punkte behalte ich mir vor, weitere und eingehendere Untersuchungen anzustellen.

Bezüglich des Verhaltens des Nervenfortsatzes der Nervenzellen des Rückenmarks halte ich auch das Vorkommen einer beträchtlichen Anzahl solcher Elemente für bemerkenswert, welche den genannten (sich immer in mehr oder weniger komplizierter Weise verzweigenden) Fortsatz direkt in die Seitenstränge senden und zwar in das ganze Gebiet derselben, d. h. sowohl in die mediane Zone (die eigentlichen Seitenstränge) als in die Zonen, welche den Übergang zu den Vorder- und Hintersträngen bilden (Vorderseiten- und Hinterseitenstränge). Wenn sich auch diese Zellen vorzugsweise in der Zone grauer Substanz finden, welche der medianen Lage der Seitenstränge entspricht, so lässt sich doch durchaus nicht behaupten, dass sie eine besondere Gruppe mit wohl bestimmtem Sitze bildeten. Man trifft vielmehr Zellen mit einem Nervenfortsatz, welcher die erwähnte Bestimmung hat, nicht nur in der genannten Mittelzone, sondern auch in den Vorder- und Hinterhörnern (mit sämtlichen Übergangszonen). Zu den an allen diesen hier aufgeführten Örtlichkeiten (Vorderhörner, Hinterhörner, Zwischenzone) liegenden Zellen gehören auch die Nervenfortsätze, welche die vordere Kommissur durchsetzend von einer Seite des Rückenmarks in die andere übergehen.“ (Anatomischer Anzeiger Nr. 13, 14, 1890.)

Aus diesen — immer wörtlichen — Citaten geht also hervor, dass auch dasjenige, was über das Verhalten des Nervenfortsatzes der Wurzelzellen und der Zellen der Stränge — einschliesslich der Thatsache, dass der grösste Teil der Seitenfibrillen seinen Ursprung von den Nervenfortsätzen innerhalb der Kommissur nimmt — von v. Gehuchten gesagt wurde, bereits in den Arbeiten Golgi's beschrieben worden ist, und dass ausserdem auch in diesem Punkte die Angaben Golgi's am weitgehendsten geblieben sind und noch auf weitere Bestätigungen harren.

Die gleiche Anmerkung könnte man machen in Hinsicht auf den Versuch, die Art und Weise des Verhaltens der Seitenfibrillen, welche aus

den verschiedenen Nervenfasern hervorkommen, zu bestimmen. Wir wollen die Wiederholung unterlassen, aber wir können nicht umhin, auch hier daran zu erinnern, dass Golgi durch mit vieler Geduld und vor langer Zeit angestellte Untersuchungen in diesem Punkte nachgewiesen und beharrlich wiederholt hat, dass kollaterale Fasern von den Fasern aller Stränge der weissen Substanz (Vorder-, Seiten- und Hinterstränge) und von jedem Punkte der weissen Substanz aus hervorgehen; dass diese Fasern, indem sie beständig Fibrillen abgeben, welche sich in derselben Weise verhalten, nach entfernten und der anderen Seite angehörigen Stellen begeben, sodass eine regionäre Abgrenzung eines ausschliesslichen Verteilungsgebietes dieser oder jener Faser unmöglich wird. Wenn man sich alles dies vorhält, dann wird man, glaube ich, bestätigen können, dass sich, je weiter man mit den Untersuchungen über diesen Gegenstand vorrückt, um so grössere Schwierigkeiten für das Überblicken der bezüglichen Verhältnisse zeigen werden und dass man sich darum immer mehr der Meinung Golgi's nähern wird, welcher sagt, „dass das Verhalten der Nervenfasern und ihrer Kollateralen in der grauen Substanz des Rückenmarks ausserordentlich geeignet ist, die grösste Intimität von Beziehungen zwischen den verschiedenen Teilen der grauen Substanz selbst und zwischen den verschiedenen Nervenzellengruppen herbeizuführen.“

Zu den thatsächlichen Angaben, welche in der Arbeit v. Gehuchten's eine besondere Aufmerksamkeit verdienen, gehören diejenigen, welche die hintere Kommissur betreffen und zwar ebenfalls deshalb, weil die entsprechenden Darstellungen der Autoren, welche diesen Gegenstand mittels der Schwarzfärbung studierten, nicht mit einander übereinstimmen. Nach Ramón y Cajal zeigt beim neugeborenen Hunde die hintere Kommissur drei Bündel von gekreuzten Kollateralen: ein hinteres Bündel, welches unmittelbar vor den Hintersträngen liegt und aus den Kollateralen dieser Stränge hervorgeht, ein vorderes Bündel, in unmittelbarer Nähe des Centralkanal und unbestimmten Ursprungs und ein mittleres beträchtlicheres Bündel, welches die Clarke'schen Säulen durchzieht und dann endet. Kölliker findet hingegen, sowohl bei der neugeborenen Katze als beim Hunde nur ein einziges Bündel, welches vor allem im verlängerten Marke im Niveau der Pyramidenkreuzung wohl entwickelt ist. Bei der Mehrzahl der Säugetierembryonen, welche er untersucht hat, konnte Kölliker eine hintere Kommissur nicht finden. Dagegen fand v. Gehuchten im Dorsalmark eines Rindsembryo die drei Bündel, welche v. Gehuchten bei dem neugeborenen Hunde beschrieben hat. In dem Lendentheil fand er jedoch die Kommissur auch nur aus einem einzigen sehr gut entwickelten Bündel bestehend, manchmal auch eine Andeutung

des hinteren Bündels. Er glaubt daher mit Ramón y Cajal, dass die hintere Kommissur in konstanter Weise im Rückenmark der Säugetiere vorhanden ist.

Nach diesem ersten Teil seiner Abhandlung nimmt der Verf. von den dargelegten besonderen Thatsachen Veranlassung, sich zu einigen Betrachtungen allgemeiner Natur zu erheben und er formuliert seine Gedanken in folgender Weise: „Jede Nervenzelle mit ihren sämtlichen Fortsätzen bildet ein selbständiges Element, ein unabhängiges Ganzes, eine Art nervöser Einheit.“ Wenn man den sicheren Nachweis der absoluten Unabhängigkeit der einzelnen Elemente sowohl an der Peripherie, an den sogenannten peripheren Enden der Nervenfasern, als in den Centren für die verschiedenen Kategorien von Nervenzellen im ganzen betrachtet, dann ist über diese Auffassung Nichts zu sagen; da man aber nicht sicher sagen kann, dass in Bezug auf diese Verhältnisse jetzt schon das letzte Wort der Wissenschaft ausgesprochen sei, kann man nicht behaupten, dass jene Formel aus der Kategorie der rein doktrinären Annahmen heraustrete. — Jedenfalls ist die Art und Weise, in welcher er seine Anschauung vorbringt, recht eigentümlich. Er scheint zu glauben, dass er etwas neues sagt, wenn er schreibt, „dass aus den neuen Kenntnissen über die Struktur der Nervencentren deutlich hervorgeht, dass die Nervenfasern und die Nervenzellen von einander verschiedene Elemente nicht sind“ und dass „die Nervenfaser an sich betrachtet und in ihrem wesentlichen Bestandteil, dem Achsencylinder, kein nervöses Element ist, sondern nur ein Achsencylinderfortsatz ist. Die Nervenzelle an sich betrachtet ist gleichfalls kein nervöses Element, sie kann weder von ihren Protoplasmafortsätzen noch von ihrem Achsencylinderfortsatz getrennt werden.“ Wenn wir nicht irren, bilden diese Ansprüche ebensovielen elementare Sätze, welche in der Histologie als Axiome anerkannt sind. Man hat wohl übertrieben und sich zu der Behauptung versteigen können, dass die Fortsätze aller Nervenzellen sich direkt in ebensovielen Fasern fortsetzen, aber niemand hat jemals behauptet, was v. Gudden schreibt, dass nämlich in den klassischen Lehrbüchern „on constate que partout on considère les cellules nerveuses et les fibres nerveuses comme deux choses absolument distinctes et tout à fait indépendantes!“ Wir wollen die eben erwähnte Übertreibung, welche einen gewissen Glauben finden konnte, so lange die theoretischen Vorstellungen eine solche Annahme als Notwendigkeit betrachten liessen, bei Seite lassen und uns vor Augen führen, dass seit den Untersuchungen von Remak und Deiters, welche beinahe 5 Jahrzehnte zurückreichen, die histologische Litteratur voll von Arbeiten ist, von welchen eine jede dazu beigetragen

hat, den Satz zu einem anatomischen Axiom zu machen, dass der Achsencylinder immer eine Ausstrahlung der Nervenzellen ist.

Der Verfasser fasst nun seine Anschauungen in folgender Weise zusammen: „das Centralnervensystem reduziert sich also in letzter Zergliederung auf eine Zusammenfügung nervöser Elemente, welche unabhängig von einander sind.“ — Bei den Nervelementen mit langem Achsencylinder unterscheidet dann v. Gehuchten zwei Typen: Die einen haben ihren Zellenkörper im oberen Teil der Cerebrospinalachse, während ihr Achsencylinderfortsatz nach abwärts verläuft, um weiter unten frei zu endigen: zu dieser Gruppe würden z. B. die Pyramidenzellen der grauen Rindenschichte des Gehirns zu rechnen sein, deren Achsencylinderfortsätze die Pyramidenbahnen bilden und frei an irgend einem Punkte der Cerebrospinalachse enden und auch die Wurzelzellen der Vorderhörner des Rückenmarks, deren Achsencylinderfortsätze zu den peripheren Organen gehen. In diesen Elementen ist die Leitung notwendigerweise centrifugal und gleichzeitig cellulifugal. — Zur zweiten Gruppe zählt Verf. eine gewisse Zahl von Zellen der Stränge, deren Achsencylinderfortsatz bei seiner Ankunft in den Vorder-Seitensträngen umbiegt, um eine aufsteigende Faser zu werden. Die Leitung in denselben würde gleichzeitig centripetal und cellulifugal sein. In dieselbe Gruppe rechnet v. Gehuchten auch die Nervelemente der spinalen Ganglien, deren Achsencylinderfortsätze die hinteren Wurzeln bilden. Im centralen Zweig des Nervenfortsatzes dieser Zellen würde die Leitung centripetal und cellulipetal sein. Endlich bringt der Verf. in diese zweite Gruppe auch die sensorischen Elemente, wie die bipolaren Zellen der Riechschleimhaut, deren Achsencylinderfortsatz frei in den Glomeruli olfactorii enden und die Ganglienzellen der Retina, deren Achsencylinderfortsatz bei den Vögeln frei im Thalamus opticus endet. Bei allen diesen Elementen ist die Leitung eine centripetale.

In einer besonderen Bemerkung glaubt der Verf. erklären zu müssen, dass er „den Protoplasmafortsätzen und dem Achsencylinderfortsatz eine verschiedene Funktion nicht zuerkennt, wie Golgi dies thut.“ „Nach unserer Ansicht, in welcher wir mit Ramón y Cajal übereinstimmen,“ so sagt er, „kann das Nervelement dienen und dient das Nervelement in allen seinen Teilen der nervösen Leitung; die Verschiedenheit besteht vielleicht ausschliesslich in der Richtung, in welcher die verschiedenen Fortsätze diese Leitung vollführen.“

In dem zweiten Teile seiner Abhandlung, welcher das Kleinhirn betrifft, zieht er nacheinander in Betracht: 1. die Purkinje'schen Zellen, 2. das Stratum granulosum und 3. das Stratum moleculare.

Hinsichtlich der Purkinje'schen Zellen macht er die Bemerkung, dass sie im Augenblicke der Geburt ihre normale Entwicklung noch nicht erreicht haben und schreibt dann, dass das Stratum moleculare von einer besonderen Körnerschichte bedeckt ist (S. 29 und 36), welche von Ramón y Cajal beschrieben und von eben diesem Autor „Schichte der oberflächlichen Körner“ genannt worden ist. — Es scheint in der That, als wenn v. Gehuchten sich vorgenommen hätte, seine Nachforschungen nach den Arbeiten, welche von anderen über die von ihm behandelten Gegenstände veröffentlicht worden sind, niemals über Cajal hinausgehen zu lassen, so dass man wirklich sagen kann, dass in Bezug auf das Nervensystem für ihn die Arbeiten Cajal's die Herkulesssäulen repräsentieren. Sonst versteht man nicht, wie er die Arbeit Obersteiner's — welche er doch zitiert! — über die Struktur und Entwicklung der Kleinhirnrinde (Sitzungsberichte der Kais. Akad. d. Wiss. in Wien, 1869) hat unberücksichtigt lassen können; denn in dieser Arbeit wird die oberflächliche Körnerschichte weitläufig abgehandelt (Obersteiner unterscheidet in dieser Schichte zwei Teile: 1. eine Basalschichte und 2. eine zweite Körnerschichte). Auch versteht man nicht, wie er die Studien von Besser (zur Histologie der nervösen Elementarteile in den Centralorganen des neugeborenen Menschen — Virchow's Archiv, Band 36) hat übersehen können, welcher früher als Obersteiner und Ramón y Cajal (1866) die oberflächliche Körnerschichte auch beschrieben hat. Wir wollen ganz absehen von Hess (De cerebelli gyrarum disquisitiones, 1858), welcher in der Kleinhirnrinde der Neugeborenen ebenfalls das Vorhandensein einer äusseren Körnerlage hervorhob.

Was die eigentlichen Körner der nach ihnen genannten Schichte angeht, so nimmt v. Gehuchten an, dass Golgi zuerst mit Sicherheit die nervöse Natur derselben erkannte, aber er kann doch nicht umhin, hinzuzufügen, dass „Ramón y Cajal das Verdienst zukommt, eine genaue Beschreibung dieser Zellen gegeben zu haben.“ Hierbei muss man jedoch berücksichtigen, dass in Wirklichkeit hinsichtlich der Gestalt und der Art des Verhaltens der Protoplasmafortsätze, wie auch hinsichtlich des Vorhandenseins und der Art des Ursprungs des dünnen Nervenfortsatzes, mit welchem diese eigentümlichen Elemente versehen sind, die Beschreibung Cajal's mit derjenigen Golgi's übereinstimmt. Der Unterschied liegt in dem weiteren Verhalten und in den Verbindungen des Nervenfortsatzes, welcher nach der Beschreibung Cajal's, die sehr bald von Kölliker und nunmehr auch von v. Gehuchten bestätigt worden ist, sich mit konstanter Regelmässigkeit direkt und regelmässig nach oben biegt, um in das Stratum moleculare einzutreten, wo er sich in zwei Fibrillen teilt,

welche einen horizontalen Verlauf in einander entgegengesetzter Richtung annehmen.

Indem er sich mit den von Golgi beschriebenen grossen Zellen der Körnerschichte beschäftigt, von denen Golgi auf mindestens drei Tafeln demonstrierte, wie sich der bezügliche Nervenfortsatz bis ins Unendliche fortgesetzt teilt, macht v. Gehuchten die Bemerkung, dass dieselben „nicht so selten sind, als Kölliker zu glauben geneigt zu sein scheint“ und erklärt, dass er sie oft in Gruppen von 3 bis 4 gesehen habe. In der Tafel VIII der Arbeit Golgi's „sulla fina anatomia dei centri nervosi“ hätte v. Gehuchten, ohne dass er sich mit dem Text zu beschäftigen brauchte, ersehen können, dass in einem Schnitt von einer Windung von den fraglichen Zellen fünf Stück gezeichnet zu finden sind; in der Tafel V findet man dagegen eine einzelne dargestellt, welche für sich allein von der Art und Weise des Verhaltens sowohl des Nervenfortsatzes als der Protoplasmafortsätze eine Vorstellung geben kann. Übrigens hat Golgi bereits i. J. 1874 (*Sulla fina anatomia del cervelletto*, *Rendiconti d. S. Lombarda und Archivio per le malattie nervose*, pag. 15) geschrieben: „von einem einzigen Nervenfortsatz einer dieser Zellen sah ich durch die wiederholten, feinen und nach allen Richtungen vor sich gehenden Teilungen ein kompliziertes Fadengeflecht hervorgehen, welches sich vom Grunde bis zur Peripherie des Stratum granulare und in den beiden Seitenrichtungen mehr als 200 μ weit ausdehnte.“

Was die Neurogliazellen angeht, so beschreibt v. Gehuchten — immer die Angaben Ramón y Cajal's bestätigend — sternförmige und baumförmige Zellen. Auch hier muss der Referent wieder auf die Tafel VII der genannten Golgi'schen Arbeit verweisen, um noch einmal darzuthun, dass die Kenntnis der Details, welche mittels der Schwarzfärbemethoden dargestellt werden können, nicht erst mit den Arbeiten Cajal's, wie v. Gehuchten anscheinend glaubt, begonnen hat.

Auch bezüglich der kleinen Nervenzellen des Stratum moleculare findet natürlich v. Gehuchten, dass „Ramon y Cajal, le premier, a donné de ces cellules une description exacte“ . . .; allein man muss annehmen, dass er es, um so etwas behaupten zu können, für gut gehalten hat die Arbeit zu unterdrücken, welche von Fusari (*Sull' origine delle fibre nervose nello strato moleculare delle circonvoluzioni cerebellari dell' uomo* — *Atti della R. Accademia delle scienze di Torino*, 1883) über diesen besonderen Gegenstand veröffentlicht hat und dass er sich nicht die Mühe gegeben hat, einen Blick auf die Tafeln IX und XI der Abhandlung Golgi's zu werfen. Beim Betrachten dieser Tafeln sowohl wie der Figuren 1 bis 6 in der Arbeit Fusari's würde der Autor haben

wahrnehmen können, dass die fraglichen Zellen in der ganzen Dicke des Stratum moleculare zu finden sind und dass die Eigentümlichkeiten ihrer Gestalt, ihrer Beziehungen und ihrer Anordnung in den genannten Arbeiten Golgi's und Fusari's mit einer gewissen Weitläufigkeit illustriert worden sind. Damit soll nicht gesagt sein, dass wir verkennen, dass Ramón y Cajal die besondere Verzweigungsart einiger von den kollateralen Fasern, welche von dem Nervenfortsatz der Nervenzellen des Stratum moleculare ausgehen und ganz besonders die Endquasten rings um die Purkinje'schen Zellen mehr ins einzelne gehend beschrieben hat.

Was das Geflecht von bogenförmig verlaufenden, horizontalen, parallelen Fasern betrifft, an dessen Bildung die Nervenzellen des Stratum moleculare einen direkten Anteil haben, so schreibt v. Gehuchten (eigentlich ist es gar nicht mehr notwendig das noch zu bemerken) das Verdienst dasselbe nachgewiesen zu haben Cajal zu. Es darf aber doch nicht unerwähnt bleiben, dass es der Autor auch hier wieder für überflüssig gehalten hat die durch eine Tafel anschaulich gemachte Beschreibung, welche in den „Studi“ Golgi's enthalten ist, sowie die ebenfalls mit einer Tafel erläuterte Arbeit, welche Fusari (l. c. Figur 1) veröffentlicht hat, zu berücksichtigen. — Gegenüber der Beharrlichkeit, mit welcher v. Gehuchten den Glauben zu erwecken sucht, als ob die Beschreibung der mittels der Golgi'schen Methoden aufgedeckten feineren Organisationseigentümlichkeiten beinahe ganz von Ramón y Cajal geliefert worden sei, scheint es dem Referenten gerade an dieser Stelle keineswegs überflüssig zu sein, auch ein Bruchstück der Arbeit, welche bereits im Jahre 1874 (!) von Golgi über die feinere Anatomie des Kleinhirnes veröffentlicht worden ist, hier wörtlich wiederzugeben: —

„An den Anfang der Darlegung der neuen Ergebnisse, welche von mir bezüglich der Struktur der Hirnwindungen gefunden worden sind, stelle ich die Beschreibung eines besonderen Systems von Nervenfasern, welches in der sogenannten Molekularschichte existiert. Die Fasern, auf deren Vorkommen und deren Verbindungen ich jetzt die Aufmerksamkeit der Erforscher der feinen Anatomie lenken möchte, finden sich in der ganzen äusseren Rindenschichte des Kleinhirnes, sie treten jedoch sowohl durch ihre Zahl, wie durch ihre Dicke besonders hervor in der inneren Hälfte eben dieser Schichte, wo sie, wenn man nur das Silbernitrat in der geeigneten Härtungsperiode (in der heissen Jahreszeit nach einem 30—45 tägigen, in der kalten nach einem 2—3 monatlichen Liegen in Bichromatlösung) einwirken lässt, wirklich ein System für sich zu bilden scheinen. Im allgemeinen laufen besonders die im inneren Drittel gelegenen Hauptfasern untereinander parallel und sind meistens von be-

trächtlicher Länge, sodass viele von ihnen eine ganze Windung umkreisen können. Verschiedene Eigentümlichkeiten tragen, abgesehen von dem horizontalen und bogenförmigen langen Verlaufe dazu bei, diesem Fasersystem ein charakteristisches Gepräge zu verleihen, nämlich: 1. die Abzweigungen, welche sie während ihres ganzen Verlaufes sowohl in peripherer als in zentraler Richtung abgeben; 2. die Art der Verästelung (d. h. die sekundären Äste gehen, wie ich bereits bei dem Gehirn bemerkt habe, isoliert und rechtwinklich oder wenig geneigt ab); 3. die Neigung ihren Verlauf durch überraschend komplizierte Windungen verwickelt zu machen und zu verlängern: bald sind es horizontale oder vertikale Schlingen, bald komplizierte Spiralen oft von solcher Weite, dass es schwer ist, die beiden gegenüberliegenden Grenzen zu sehen, bald bizarre Knoten etc. Was die Herkunft des hier beschriebenen Fasersystems angeht, so will ich mich für jetzt auf die Bemerkung beschränken, dass man sie als aus der Körnerschicht kommend ansehen kann; man wird bald sehen, dass ihr Ursprung ein sehr komplizierter ist. Wenn man die Grenzzone zwischen der Körnerschichte und der äusseren Rindenschichte ins Auge fasst, dann bemerkt man einen dichten Zaun isolierter oder zu Bündeln vereinigter Fibrillen — einige sehr fein, andere gröber —, welche in einem im allgemeinen gewundenen Verlaufe, indem sie den Körper der Purkinje'schen Zellen umkreisen und beständig Zweige aussenden, die genannte Zone durchsetzen und in die innere Rindenschichte eindringen, wo sie verschiedene Schicksale erleiden: die einen inserieren sich bald an andere Nervenfasern, welche sie auf ihrem Wege treffen; andere biegen um und nehmen einen den bereits horizontal verlaufenden Fasern parallelen Verlauf an; andere verlaufen bevor sie umbiegen geradlinig nach oben; einige enden nach einem kurzen vertikalen Verlauf in den kleinen Nervenzellen, welche in dem Stratum moleculare zerstreut liegen; alle aber fahren fort, Fäden auszuschicken . . . Aus diesem ganzen System horizontaler, schräger, vertikaler, gewundener Fasern und Fibrillen entsteht ein verwickeltes Geflecht, ohne dass man sagen könnte, es sei ein wirkliches Netzwerk im strengen Sinne des Wortes vorhanden“ (l. c. Seite 4, 5, 6, 7). — Hinsichtlich dieser Arbeit vom Jahre 1874 muss der Referent auch daran erinnern, dass Golgi in derselben, nachdem er im I. Kapitel das besondere Geflecht horizontaler, bogenförmig verlaufender, paralleler, vertikaler etc. Nervenfasern des Stratum moleculare ausführlich beschrieben hat, sich im II. Kapitel besonders mit den kleinen Nervenzellen eben desselben Stratum moleculare beschäftigt, indem er ihre Form, ihre Verteilung, ihre Verbindungen und das besondere Verhalten des Nervenfortsatzes beschreibt (mit welchem Gegenstand sich später auch Fusari zu beschäftigen hatte); —

im III. Kapitel erwähnte er die neuen Eigentümlichkeiten in betreff der Purkinje'schen Zellen; im IV. Kapitel handelt er von der Schichte der Körner und im V. vom Verhalten der aus den Markstrahlen kommenden Fasern.

Um einen Vergleich mit einer anderen Reihe von Entdeckungen machen zu können, welche v. Gehuchten auch hier wieder Cajal zu schreibt, wird es nicht unnütz sein, daran zu erinnern, dass Golgi auf Seite 15, 16, 17 und 18 sowohl die komplizierten Verzweigungen der genannten Fasern, welche schon in den Markstrahlen beginnen, in der Körnerschichte (besonders in der Peripherie derselben) aber zahlreicher werden, und den eigentümlichen gewundenen Verlauf vieler von diesen Fasern, sowie auch den verschiedenen Charakter dieser Fasern etc. ausführlich beschreibt. An dieser Stelle verdient auch ein anderes Detail durch ein wörtliches Zitat vorgebracht zu werden: „Bezüglich der Art und Weise, wie sich die Nervenfasern präsentieren, macht sich eine Thatsache geltend, welche in gewissem Sinne der Verbindung der Nervenfasern mit Körnern entsprechen würde, wie sie von Gerlach beschrieben worden ist. Man beobachtet nämlich, dass die Fasern in ihrem Verlaufe unterbrochen sind (Ausdruck von Gerlach) durch Kerne, welche von einer Schichte körnigen Protoplasmas umgeben sind, mit dem die Substanz der Fasern sich zu vermischen scheint. Beinahe beständig erscheinen uns diese Unterbrechungen als Knotenpunkte, nach welchen hin verschiedene Nervenfibrillen zusammenströmen, oder von welchen solche auslaufen (Seite 17)“. Indem wir immer daran festhalten, dass ein Wechsel der Namen nicht auch einen Wechsel des Wesens der Dinge in sich schliesst, glauben wir, dass wir in den hier erwähnten Beschreibungen, welche ein recht ehrwürdiges Alter haben, sowohl die gewundenen und kletternden (*trebadoras*) als die moosigen (*musgosas*) Fasern, welche Cajal beschreibt und v. Gehuchten bestätigt, vermuten dürfen. Die moosigen Fasern würden wohl ihres Gleichen finden in den Fasern, welche in ihrem Verlaufe kleine Anhäufungen körniger Substanz zeigen, von welchen dünne Fibrillen ausgehen. Es ist wohl überflüssig zu sagen, dass wir irgend eine Interpretation ausser Betracht lassen wollen.

Wenn wir nun zu dem beschreibenden Teil der Arbeit v. Gehuchten zurückkehren, so müssen als Thatsachen von wirklich besonderem Wert folgende noch einmal hervorgehoben werden:

I. Dass die kollateralen Äste der Nervenfortsätze der kleinen Nervenzellen der Molekularschichte und der Nervenfortsatz selbst — in verschiedener Entfernung von der Ursprungsstelle — mit konstanter Regelmässigkeit sich nach unten biegt und bei der Zone der Purkinje'schen

Zellen angekommen „ein Büschel von Endästen hervorgehen lässt, welche den Körper der Purkinje'schen Zellen und den Anfang ihres Achsencylinders umgeben.“

II. „Dass alle Nervenzellen der Molekularschichte einen Achsencylinderfortsatz nicht zeigen.“

„Wir müssen in dieser Schichte,“ so fährt der Autor fort, „wie Kölliker es gethan hat, eine zweite Gruppe von Nervenzellen unterscheiden, welche sich vor allem im äusseren Drittel finden. Dies sind kleine Nervenzellen, welche reich an Protoplasmafortsätzen sind, unter denen wir aber einen Achsencylinderfortsatz nicht haben finden können.“ Vor allem verdient diese zweite Bemerkung hervorgehoben zu werden einmal, weil sie in Widerspruch steht mit demjenigen, was man heutzutage als allgemeines Gesetz anzusehen geneigt ist, dann auch, weil sie wohl auch dem widerspricht, was v. Gehuchten selbst auf S. 21 behauptet, wo er schreibt, dass ein einziger Charakter konstant zu sein scheint, und erlaubt ein nervöses Element von allen anderen Elementen zu unterscheiden und dies ist das Vorhandensein eines Achsencylinderfortsatzes.“ Die hierin ausgesprochene Definition entspricht selbst den Worten nach derjenigen, welche vor so langer Zeit von Golgi formuliert worden ist, um die Nervenzelle zu definieren, mit dem Unterschied jedoch, dass Golgi statt des Wortes Achsencylinder“ das Wort „Nervenfortsatz“ wählte, mit Rücksicht darauf, dass nur ein Teil der Fortsätze, welche den Charakter einer Nervenfasern haben, die Bestimmung hat, sich in einen Achsencylinder umzuwandeln.

Was die Thatsache selbst betrifft, so muss noch bemerkt werden, dass in den Golgi'schen Tafeln sämtliche Nervenzellen der Molekularschichte, mit Einschluss der in ihrer äussersten Zone gelegenen, mit einem Nervenfortsatz versehen erscheinen.

X.

Topographische Anatomie.

Von

Fr. Merkel, Göttingen.

1. Gerlach, J. v., Handbuch der speziellen Anatomie des Menschen in topographischer Behandlung. München und Leipzig, Oldenbourg 1891.
2. Rüdinger, N., Kursus der topographischen Anatomie. München, Lehmann 1891.
3. Tillaux, P., Traité d'anatomie topographique. 6. Éd. Paris.
4. Tillaux, P., Trattato di anat. topografica. 3. Ed. ital. rived. ed annot. da L. Tenchini. Milano.
5. Monti, L., Compendio di anatomia topografica. Nuov. ed. Modena 1891.
Mir noch nicht zugegangen.
6. Rotter, E., Die typischen Operationen und ihre Übung an der Leiche. Kompendium der chirurg. Operationslehre mit besonderer Berücksichtigung der topographischen Anatomie, sowie der Bedürfnisse des praktischen und Feldarztes. 2. Aufl. München, Lehmann. 370 S.
7. Brücke, E., Schönheit und Fehler der menschlichen Gestalt. Mit 29 Holzschnitten von H. Paar. Wien 1891. 151 S.
8. Gaupp, E., C. Hasse, die Formen des menschlichen Körpers und die Formänderung bei der Atmung. Referat im Biolog. Centralblatt. Bd. XI. Nr. 15, 16.
9. Virchow, H., Die Handstand-Künstlerin Eugenie Petrescu. Verhandl. der Berl. anthropol. Gesellschaft. 14. Febr. 1891.
10. Virchow, H., Vorstellung des Degenschluckers E. Heinicke. Verhandl. der Berl. anthropol. Gesellschaft. 18. April 1891.
11. Seggel, Brustbau und Körpergewicht im Verhältnis zur Körperlänge. Verhandl. des X. internat. medic. Kongresses Berlin. Bd. V. Abt. 18. Militär-Sanitätswesen 1891. S. 162.
12. Güttinger, H., Die Veränderungen der Struma und des Halsumfanges bei Rekruten während des Militärdienstes. Inaug. Diss. Zürich. 49 S.
13. Decressac, Chirurgie du cerveau basée sur la connaissance des localisations. Thèse de Paris 1890.
14. Le Fort, R. L., La topographie crânio-cérébrale. — Applications chirurgicales. Thèse de Doctorat. Paris, F. Alcan.

Da dieselbe auf der Univ.-Bibliothek nicht vorhanden, und im Buchhandel vergriffen ist, musste sie unberücksichtigt bleiben.

15. Poirier, P., Topographie crânio-encéphalique. — Trépanation. Paris 1891.
16. Debierre, Ch., Les progrès de la topographie crânio-cérébrale. Applications à la préparation du crâne. Gazette hebdomadaire de méd. et de chir. Année 38. Ser. II, T. XXVIII. Nr. 14. S. 159.
17. Debierre, Ch., La topographie crânio-cérébrale. Un nouveau procédé et un nouvel instrument. Verhandl. des X. internat. medic. Kongresses. Berlin 1890. Bd. II, Anatomie S. 48.
18. Debierre, Ch., La topographie crânio-cérébrale. Un nouveau procédé et un nouvel instrument. Assoc. franc. pour l'avancement des sciences. Compte rendu de la 19. sess. à Limoges 1890. Part. II Paris 1891. S. 672.
19. Rieffel, La topographie crânio-encéphalique et les nouvelles opérations en chirurgie crânio-cérébrale. Gaz. des hôpitaux. Année 64, Nr. 29, S. 257.
20. Mies, Über ein Instrument zur Bestimmung korrespondierender Punkte an Kopf, Schädel und Hirn. Verhandl. des X. internat. medic. Kongresses. Bd. IV Abt. 9. Neurologie und Psychiatrie S. 12.

Der betr. Band der Verhandlungen ist hier noch nicht eingetroffen.

21. Külliker, v., Demonstration einiger Modelle zur Darstellung der Topographie der Oberfläche des Gehirns in ihrem Verhältnis zur Schädeloberfläche. Sitzber. d. physik.-mediz. Gesellsch. in Würzburg, Nr. 5. S. 67.

Die Cunningham'schen Modelle lehren, dass mit Bezug auf die Lage der Hauptwindungen zu den einzelnen Knochen und Nähten bedeutende Verschiedenheiten vorkommen.

22. Birmingham, A., Some practical Considerations on the Anatomy of the mastoid Region, with guides of operating. The Dublin Journal of medical Science. Third Ser., No. 230, Febr. 1891, S. 116.
23. Assaky, Topographia cranio cerebrală. Clinica, Bucuresci. 1890. I. II.
24. Assaky, Despre topographia cranio-cerebrală. Institut. de chirurg., Bucuresci. S. 123. 5 Tfl.

Der unverständlichen Sprache wegen unberücksichtigt geblieben.

25. Kolisko, A., Über die Beziehung der Art. choroidea ant. zum hinteren Schenkel der inneren Kapsel des Gehirns. 3 Tfl. Wien 1891. A. Hölder. 56 S. 8°.
26. Weiss, L., Beiträge zur Anatomie der Orbita III. Über das Verhalten der Orbita bei den verschiedenen Kopf- und Gesichtsformen. Tübingen, Laupp 1890, VII u. 132 S.
27. Fränkel, B., Gefrierdurchschnitte zur Anatomie der Nasenhöhle. Heft 1. Berlin, Hirschwald 1890. Heft 2, 1891. Im Ganzen 17 Tfl. mit Text.
28. Hartmann, A., Atlas der normalen und pathologischen Anatomie der Nase quer 4°. Berlin, Fischer 1891. 12 Lichtdrucktafeln mit 1 Blatt Text.
29. Siebenmann, T., Ein Ausguss vom pneumat. Höhlensystem der Nase. 1 Tfl. Wiesbaden, Bergmann. S. A. a. d. Festschrift für Kocher in Bern.
30. Demme, C., Versuche über die Erreichbarkeit der Halswirbel von der Mundhöhle aus. Berlin, Buchdr. Schade. 31. S.

Die von B. Fränkel angeregte Arbeit führt den Nachweis, dass der Finger von der Mundhöhle aus meist bis zum 5., zuweilen bis zum 6., selten nur bis zum 4. Halswirbel gelangen kann.

31. Merkel, Fr., Über die Halsfascie. 2 Tfl. Anatom. Hefte. I. Heft. S. 77.

Diese Arbeit sei für diesmal nur angekündigt, ich behalte mir vor, im nächsten Jahr einen zusammenfassenden Aufsatz über die Halsfascie zu bringen.

32. Bianchi, S., et A. Cocchi, Sur la topographie des bronches par rapport à la paroi postérieure du thorax. XIV. Congrès de l'associat. médic. italienne. Compte rendu des travaux d'anatomie etc. Archives italiennes de Biologie, T. XVI, Fasc. 1, p. II.

33. Heitler, M., Die Percussionsverhältnisse am normalen Herzen. Wien 1891. 24 S.
34. Kroenig, G., Die klinische Anatomie der Herz-Lungenränder. Verhandl. des X. Kongresses für innere Medic. zu Wiesbaden 6.—9. April 1891. S. 409.
35. Trzebicki, R., Zur Wahl der Einstichstelle bei der Paracentese der Bauchhöhle. Archiv. für Klin. Chir. Bd. 41. S. 850.
36. Henke, W., Der Raum der Bauchhöhle des Menschen und die Verteilung der Eingeweide in demselben. 3 Tfl. Arch. für Anatom. und Physiol., Anatom. Abt., Jahrgang 1891, S. 89. Auch in Verh. d. anat. Gesellsch. 1891.
37. Ballantyne, J. W., The relations of the abdominal viscera in the infant. Edinburgh medic. Journ. No. CDXXXIII, July 1891, S. 45.
38. Fromont, H. P., Contribution à l'anatomie topographique de la portion sousdiaphragmatique du tube digestif. Lille 1890. 59 S.
39. Samson, C. von, Zur Kenntnis der Flex. sigmoidea coli (S. romanum). Dorpat 1880. Inaug. Diss.
40. Manley, T. H., The anatomical position of the caput coli; Deviations from the normal type. Buffalo medic. and surgic. Journal Vol. XXX. Nr 10. S. 577.
41. Dobeuc, Anatomie médicale du foie. Fac. de méd. de Paris. L'union médicale. Année 45. Nr. 51. S. 613.
42. Dwight, F., und S. J. Rotch, The Abdomen in infancy. Arch. Pediatr. Philadelphia. Vol. VIII. S. 481.
43. Broesike, G., Über intraabdominale (retroperitoneale) Hernien und Bauchfelltaschen nebst einer Vorstellung der Entwicklung peritonealer Formationen. Fischers med. Buchhandl. 206 S.
44. Lockwood and Rolleston, On the fossae round the caecum, and the position of the vermiform appendix, with special reference to retroperitoneal hernia. Journal of anatomy and phys., Vol. XXVI, S. 130.
45. Graser, E., Die Unterleibsbrüche. Anatomie, Pathologie und Therapie. Nach Vorlesungen bearbeitet. S. XIV, und 284 mit 62 Abbildungen. Wiesbaden, Bergmann.
46. Picqué et Poirier, Étude sur la hernie obturatrice. Revue de chirurgie, XI Ann. No. 9.
47. Anderson and Makins, The planes of subperitoneal and subpleural connective tissue, with their extensions. Journal of anatomy and phys., Vol. XXV, N. S. Vol. 5, S. 78.
48. Legueu, F., L'anatomie chirurgicale du bassin et l'exploration intérieure du rein. Annales des maladies des organes génito-urinaires, Année IX, T. IX, Nr. 6, S. 365.
Dem Ref. nicht zugänglich.
49. Disse, J., Untersuchungen über die Lage der menschlichen Harnblase und ihre Veränderung im Laufe des Wachstums. 8 Tafeln. Anatomische Hefte, I. Heft, S. 1.
50. Thiéry, P., Sur les rapports anatomiques du pli fessier. Bullet. de la société anatom. de Paris Année LXVI, Sér. V, T. V, Fasc. 10, S. 272,

Hand- und Lehrbücher. In seinem Handbuch, welches in den letzten Wochen des Jahres erschienen ist, sagt Gerlach (1), dass der topographischen Anatomie in Deutschland nicht jene Berücksichtigung zu Teil werde, welche sie in Frankreich und England erführe. Ich kann ihm darin nicht beistimmen, sondern muss vielmehr dafür halten, dass für England die Zeit der grossen topographischen Anatomen, der Hunter, Cooper, Burns vorbei ist. In Frankreich ist die Blütezeit der topographischen Anatomie mit der langen Reihe klangvollster Namen, wie: Blandin, Béraud, Velpeau, Malgaigne Richet, Pétrequin, Jarjavay auch schon vorüber;

in neuerer Zeit hat nur Tillaux (3, 4) ein Buch geschrieben, welches über die Grenzen seines Vaterlandes hinaus lebhaftere Beachtung gefunden hat, als man hätte erwarten dürfen. In Deutschland aber scheint mir gerade jetzt die Morgenröthe der topographisch-anatomischen Buchlitteratur anzubrechen. Die früheren topographischen Werke konnten sich neben dem frisch und lebendig geschriebenen Hyrtl's keine rechte Geltung verschaffen. Luschka's vielbändiges Werk, welches Gerlach besonders rühmt, ist eigentlich gar keine topographische Anatomie, da es das Material zwar nach Regionen einteilt, aber nicht nach solchen beschreibt, denn wenn z. B. beim Kopf erst die Muskeln, dann die Gefässe, dann die Nerven für sich geschildert werden, so muss ich das systematische Anatomie nennen. Die letzte Periode der topographisch-anatomischen Litteratur in Deutschland beginnt erst mit Henke, dessen 1884 erschienenes Lehrbuch eine Fülle eigenartiger und interessanter Abschnitte enthält, wenn es auch vielleicht für den Arzt und Studenten nicht in allen Teilen bequem ist. Aus demselben Jahr ist der erste Band von Jössels top. chir. Anatomie datirt, welche zu erscheinen fortfährt. Im folgenden Jahr 1885 erschien das erste Heft einer gross angelegten chirurgischen Anatomie von M. Schüller, welche allerdings seitdem stecken geblieben ist. Von 1885—90 kam der erste Band der topographischen Anatomie von Fr. Merkel heraus, welche wie die Jössels fortgesetzt wird. 1891 endlich bringt neben Gerlachs Buch noch einen Coursus der topographischen Anatomie von N. Rüdinger (2). Ich muss also die deutsche Litteratur in Schutz nehmen und behaupten, dass die letzte Zeit keinesfalls zu wenig, eher zu viel Bücher über den in Rede stehenden Gegenstand produziert hat. Was nun die unvollendeten und eben erschienenen Hand- und Lehrbücher anlangt, so beginnt Jössel mit den Extremitäten und bringt dann die Beschreibung der Brust. Merkel hat den Kopf vollendet und wird nun mit der Beschreibung des Halses fortfahren. Schon in ihrer Anlage sind beide Bücher grundverschieden. Jössel, welcher seine anatomische Bildung der französischen Schule verdankt, schreibt einigermassen nach französischem Muster, doch sagt er selbst, dass sein Buch von den französischen Werken ähnlicher Richtung dadurch abweiche, dass er sich nicht begnügt habe, auf die Verwendung in der Chirurgie hinzuweisen, sondern dass er auch die an der Leiche ausführbaren Operationen beschreibe, und zwar in der Weise, wie er sie in seinen Operationskursen ausführen lässt. Er giebt denn auch in der That bei den Extremitäten eine vollständige Operationslehre und beschreibt in eigenen Kapiteln die Kontinuitätsunterbindungen, Resektionen, Amputationen und Exartikulationen. Dabei ist der Beschreibung jeder Gegend auch noch eine Anweisung vorausgeschickt, wie sie zu präparieren ist. Die Beschrei-

bung der Brust bewegt sich mehr in der gewohnten Form. Merkel berücksichtigt nicht allein die Seite der Topographie, welche den Chirurgen interessiert, er will ein Hilfsbuch für den Arzt im allgemeinen schaffen und der erste Band, der den Kopf behandelt, hat ja schon zahlreiche Streifzüge auf die Gebiete der Spezialisten zu machen, der Psychiater, der Ohren-, der Augenärzte. Sein Werk bemüht sich, alle Thatfachen zu vereinigen, welche dem Arzt bei Beurteilung von Krankheitsfällen von Interesse sein können. Es wird dabei aber weder die Präparation an der Leiche hervorgehoben, noch auch die praktische Anwendung direkt in den Vordergrund gestellt, sondern es wird versucht, ein Bild der Gegenden zu entwerfen, wie sie sich beim Lebenden darbieten.

Gerlach entschloss sich zur Herausgabe eines kürzer gefassten Buches, weil die beiden eben genannten Werke in so langen Intervallen erscheinen, dass dadurch dem augenblicklichen Bedürfnis nicht abgeholfen wird. Er legt demselben die Vorlesungen zu Grunde, welche er seit zwanzig Jahren über den behandelten Gegenstand gehalten hat und wendet sich deshalb auch vor Allem an seine früheren Zuhörer; er wünscht, dass ihnen seine Arbeit eine liebe Erinnerung an die schönen Stunden sein möchte, welche er mit ihnen zusammen in dem Erlanger Sociersaal verlebte. Das Buch ist also eine Art anatomischen Vermächtnisses, welches der Autor den Seinen bei Niederlegung seiner Professur hinterlässt. Der Text ist ein Mittelding zwischen systematischer und topographischer Beschreibung, wobei das einmal mehr diese, das anderemal mehr jene Seite der Anatomie überwiegt. Unter den Abbildungen findet man eine Anzahl der feinen Durchschnitte, welche der Verfasser so schön herzustellen versteht, um sie mit dem Sciopticon vergrößert zu projectiren. Die Figuren sind von Prof. Hermann, seinem ehemaligen Assistenten, gezeichnet. Für einen Dilettanten sind sie eine ganz respektable Leistung, einzelne sogar recht gut, wie z. B. die nicht ganz einfache Fig. 19, welche die mediale Wand der Paukenhöhle darstellt, andere wieder mehr oder weniger missraten, wie z. B. der Lippendurchschnitt der Figur 60. Zu loben ist es, dass Gerlachs Werk fast lauter Originalabbildungen enthält und dass die zwar bequeme, aber nicht eben grosse Originalität bekundende Art, einen Raubzug nach allerhand Abbildungen in fremden Werken zu unternehmen, gänzlich vermieden ist. Niemand wird etwas dagegen haben können, wenn man einer anderen Arbeit gelegentlich eine Figur entnimmt, wenn man vielleicht eine schematische Abbildung, die das Resultat einer langen und mühevollen Untersuchung ist, entlehnt, oder wenn man einen besonders guten Embryo copirt, der in einem Original ähnlicher Art unzugänglich ist. Wenn man aber sieht, wie sich mancher Autor nicht einmal die Mühe

nimmt, die Originalabbildung abzuzeichnen, sondern eine Copie copirt, so überschreitet dies nach meiner Ansicht das Mass des naturwissenschaftlich Erlaubten weit; um so erfreulicher also ist es, wenn man ein Buch durchzusehen hat, in welchem man nicht dem hundertmal in absteigender Güte Gesehenen zum hundert und erstenmale begegnet.

Die kleine Arbeit von N. Rüdinger (2) ist aus stenographischen Aufzeichnungen seiner Vorträge entstanden. Die Darstellungsweise ist so gewählt, als präpariere der Vortragende vor den Augen der anwesenden Schüler die Gegenden. Als Ersatz für die wirklichen Präparate sind deren Abbildungen eingefügt. Neben einer Anzahl neuer Figuren sind die aus des Verfassers grosser topographischer Anatomie bekannten Bilder auf schwarzem Grund in Holzschnitt und nicht in Buntdruck, sondern nur mit farbigen Gefässen versehen, reproduziert. Einige derselben sind diesmal auf weissem Hintergrund wiedergegeben und ich muss offen gestehen, dass sie mir so besser gefallen. Die beiden nackten Gestalten des Titelsbildes sind diesmal aus dem Zimmer auf eine Terrasse in idealer Landschaft herausgetreten. Ebenso wie die gehaltenen Vorträge einige Gegenden vernachlässigt haben, sind diese auch im „Kursus“ weggelassen und zwar: eine spezielle Besprechung des Inhaltes der Schädelhöhle, der Sinnesorgane, der Gesichtshöhlen, des Rückens, des Rückenmarks. Dagegen ist eine genaue Anweisung für Eröffnung der Körperhöhlen gegeben. Ich bezweifle nicht, dass die früheren Zuhörer Rüdinger's sein Buch gerne zur Hand nehmen werden und dass sie bei dessen Lektüre glauben, den alten Lehrer sprechen zu hören. Auch die Münchener Kursisten werden das kleine Buch mit Nutzen für den ersten Abschnitt der anatomischen Staatsprüfung durchstudieren.

Das Kompendium der Operationslehre von Rotter (6) sei deshalb erwähnt, weil es ein sehr grosses Gewicht auf genaue Kenntniss der topographischen Anatomie seitens des Chirurgen legt. Einige seiner Bilder sind von Rüdinger für seinen „Kursus“ benützt worden.

Allgemeines. Die Formen des menschlichen Körpers im Allgemeinen werden von Brücke (7) und H. Virchow (9) behandelt, von Gaupp (8) zum Gegenstand eines Referates über die 1888 und 1890 erschienenen Arbeiten von Hasse gemacht. Brücke beginnt die Einleitung seines Buches über die Schönheit und Fehler der menschlichen Gestalt damit, dass er sagt, er schreibe für Künstler und Kunstfreunde, doch dürfen sich auch Anatomen, Naturforscher und Aerzte seiner Arbeit freuen. *On revient toujours à ses premières amours!* Brücke war in seiner Jugend Lehrer der Anatomie an der Kunstakademie in Berlin und griff, nachdem

er seine physiologische Thätigkeit abgeschlossen, wieder auf jene Zeit zurück. Man sieht es seiner Schrift an, dass er niemals aufgehört hat, sich für Kunst zu interessieren, dass er nicht allein als Liebhaber, sondern auch als gründlicher Kenner und feiner Beobachter Museen und Galerien durchwandert und die lebenden Menschen studiert hat. Die reife Frucht langjähriger Studien eines bedeutenden Mannes ist immer gehaltvoll, wenn sie auch klein ist. Bei Brücke wird man keine Seite ohne Anregung und Belehrung lesen, sei es, dass man einem ganz originellen Gedanken begegnet, sei es, dass man Bekanntes in neuer Form oder in interessantem Zusammenhang vorgetragen findet. Die ganze Behandlung ist von einem wirklich künstlerischen Standpunkt aus aufgefasst, welcher die innere Organisation nur soweit herbeizieht, als es für das Verständnis nötig ist. Man sieht aus der Darstellung, dass der Verfasser niemals nötig hatte, sich berufsmässig mit den Einzelheiten des Körperbaues zu befassen, sondern ihn von einem allgemeineren Gesichtspunkt aus betrachten konnte, und es ist lehrreich mit Brückes Arbeit die seines früher verstorbenen Kollegen C. Langer (Anatomie der äusseren Formen des menschlichen Körpers, 1884), welche denselben Gegenstand behandelt, zu vergleichen. Dieser letztere verläugnet seinen anatomischen Standpunkt nie, überall konstruiert er umgekehrt die äussere Form von innen heraus.

Ganz besonders interessant und fein scheint mir die Besprechung von Hals und Nacken zu sein, in welcher die Bedeutung des *M. trapezius* für dessen Grenzkontur ins rechte Licht gestellt wird, auch die Besprechung der eigentümlich conventionellen Darstellung der Gegend der Schenkelbeuge in der Antike ist hervorzuheben. Weniger gefesselt hat mich das, was über den Kopf gesagt ist. Auch soll nicht verschwiegen werden, dass der Verfasser gewiss nicht in Allem recht hat. So möchte ich ihm darin nicht beipflichten, dass die jetzige Bevölkerung Mitteleuropas im allgemeinen ein längeres Gesichtsskelet hat, als im Altertum; ich muss annehmen, dass seine Erklärung von der Entstehung der als *Collier de Vénus* bei den Franzosen bekannten Linien des Halses unrichtig ist, er hält sie für Reste der Querfalten des kindlichen Halses. Der „*Supinator longus*“ wird leider als Supinationsmuskel ausgegeben, was er durchaus nicht ist und seine eigentliche Thätigkeit als Flexor wird nur als Nebenfunktion genannt. Vermisst habe ich eine genauere Besprechung der in einandergreifenden Zacken des *M. obliquus abdominis ext.* und *Serratus anticus*, welche an kräftigen und nicht zu fetten Körpern so charakteristisch sind. Die zur Erläuterung beigefügten Bilder sind schön und vornehm gehalten und man kann über die missratene Figur 1 gerne hinwegsehen. — Alles in Allem ist Brückes Buch eine anregende Lektüre!

Von einer absolut anderen Seite tritt Hasse an seine Aufgabe heran, von dessen Arbeiten sein Assistent Gaupp ein kurzes Referat giebt. Wenn auch, streng genommen, eine Besprechung nicht in den Rahmen dieses Referates gehört, so mag es doch erlaubt sein, mit einigen Worten dabei stehen zu bleiben, da Gaupps Auszug schwerlich ohne den Wunsch oder wenigstens die Zustimmung seines Chefs gemacht worden ist. Wir erfahren durch Hasse in erster Linie, dass das Vorkommen von Asymmetrien im Körper ein ausserordentlich verbreitetes ist. „Kein grösserer Abschnitt des erwachsenen Körpers ist symmetrisch gebaut.“ Dieser Satz ist nicht gerade neu, doch ist die Methode der Untersuchung eine gute und brauchbare Resultate liefernde. Er stellte seine Modelle, ausgesuchte Leute, hinter einem in regelmässige Quadrate geteilten Drahtgitter auf und photographierte sie dann. Der zweite Teil von Hasses Untersuchungen betrifft die Veränderungen der Brust- und Bauchorgane bei der Atmung. Auch bei ihr treten selbst bei völlig gesunden Menschen asymmetrische Bewegungen hervor. Mit viel Sorgfalt studiert Hasse die Bewegungen des Zwerchfells bei der Atmung und kommt zu dem Resultat, dass der ganze vordere Teil desselben bei der Inspiration eine passive Hebung, der hintere Teil eine aktive Senkung durchmacht. „Das Gesamtergebnis der Inspirations-Muskel-Aktion auf den unteren Brustraum ist eine nach abwärts seitwärts gerichtete Erweiterung des hinteren unteren und eine nach aufwärts vorn gerichtete des vorderen unteren Abschnittes.“ Im Anschluss an die Bewegungen des Zwerchfells werden auch die des Herzens, der Leber, Milz, des Magens und der Stand des Darmes betrachtet. Die obere Lungengrenze setzt Hasse bei Expiration 2,5 cm über der Ebene des oberen Schlüsselbeinrandes, womit er recht haben dürfte. Der Benutzung des Hasseschen Werkes ist die ganz kolossale Grösse der Tafeln hinderlich.

H. Virchows (Fig. 9, 10) Spezialität sind die „Spezialitäten“, er studiert in diesem Jahr die Körperformen der Handstand-Künstlerin Eugenie Petrescu und die Kunststücke des Degenschluckers Eugen Heinicke. Dieser letztere war schon im Jahre 1886 von Virchow untersucht worden und es geben die Ausführungen des Vortrages nichts, was über die Kuriosität des speziellen Falles hinausginge. Bei Besprechung der ersterwähnten Künstlerin spricht sich Virchow über die Bedeutung der Untersuchung derartiger Artisten aus, in welcher er bekanntlich eine grosse Erfahrung besitzt. Er sagt: „Im allgemeinen scheinen nicht nur von Laien und Ärzten, sondern auch von Anatomen und Physiologen die Leistungen der Artisten wesentlich als Kuriositäten angesehen zu werden.“ Darin hat der Autor gewiss recht. Er fährt fort: „Ich betrachte sie in einem geradewegs

entgegengesetzten Sinne. Leistungen, zu denen der Körper mit so viel Ausdauer und Konsequenz durch Jahre hindurch erzogen ist, denen so viel Ueberlegung und feine Empfindung zu Grunde liegt, wie das bei den besseren Artisten der Fall ist, stellen ein klassisches Material vor, für denjenigen, welcher den Bewegungsapparat kennen lernen will.“ Das Gesamtergebnis seiner Untersuchungen nun sieht er in Folgendem: „Die Ursachen für die Vermehrung der Beweglichkeit an verschiedenen Körperstellen sind nicht gleichartig und eben so wenig sind es die Ursachen für die Verminderung der Beweglichkeit. Für Vermehrung kommen in Betracht: Steigerung der biegenden, Verminderung der antagonistischen Muskelkräfte, vielleicht auch Verminderung der Spannung in Bandapparaten (Zwischenbandscheiben); für Verminderung der Beweglichkeit kommen in Betracht: grössere Unnachgiebigkeit von antagonistischen Muskeln, ebenso von Bändern sowie Zunahme der Synovia“. Vorher erfahren wir schon, dass irgend welche tiefgreifende Abänderungen von der Norm im Körperbau solcher Artisten nicht beobachtet wurden. — Es ist sehr verdienstlich, dass der Verf. die Gelegenheit, welche ihm die Grossstadt für Untersuchung von Artisten bietet, nicht ungenützt vorüber gehen lässt, um so verdienstlicher, als das erwähnte fast negative Schlussresultat manchen Anatomen abhalten dürfte, Zeit und Mühe an eine solche Untersuchung zu wenden.

Als Anhang zu den Arbeiten von allgemeinerem Interesse sei noch der militärischen Untersuchungen, welche hierher gehören, Erwähnung gethan. Seggel's (11) Vortrag ist in mehreren Beziehungen interessant. Er findet bei Untersuchung von 1643 Artilleristen, dass die Körperernährung des Volkes, im Vergleich zu früher, zunimmt. Der Brustumfang bei körperlich schwer arbeitenden Leuten ist grösser, als bei solchen mit leichter Hantierung, auch der Militärdienst erweitert die Brust. Die Einjährig-Freiwilligen sind durch die besseren Verhältnisse, in welchen sie im Durchschnitt aufgewachsen sind, in jeder Beziehung besonders günstig gestellt. — Güttinger (12) weist nach, dass der Beginn des Militärdienstes die Dicke des Halses in positivem oder negativem Sinne beeinflussen kann. Er erklärt dies durch Abnahme des Fettpolsters und Zunahme der Muskulatur, welche durch die militärischen Übungen veranlasst werden.

Kopf. Seit jener epochemachenden Mitteilung von Hitzig und Fritsch, welche von der Gehirnoberfläche aus experimentell Muskelbewegungen hervorzurufen vermochten, ist die Lokalisation der motorischen und sensiblen Rinden-Centra des Gehirns stets Gegenstand eingehendster Untersuchung gewesen. Zuerst glaubte man zu einer Karte der Hirnoberfläche gelangen zu können, welche an Genauigkeit und Schärfe der Abgrenzung

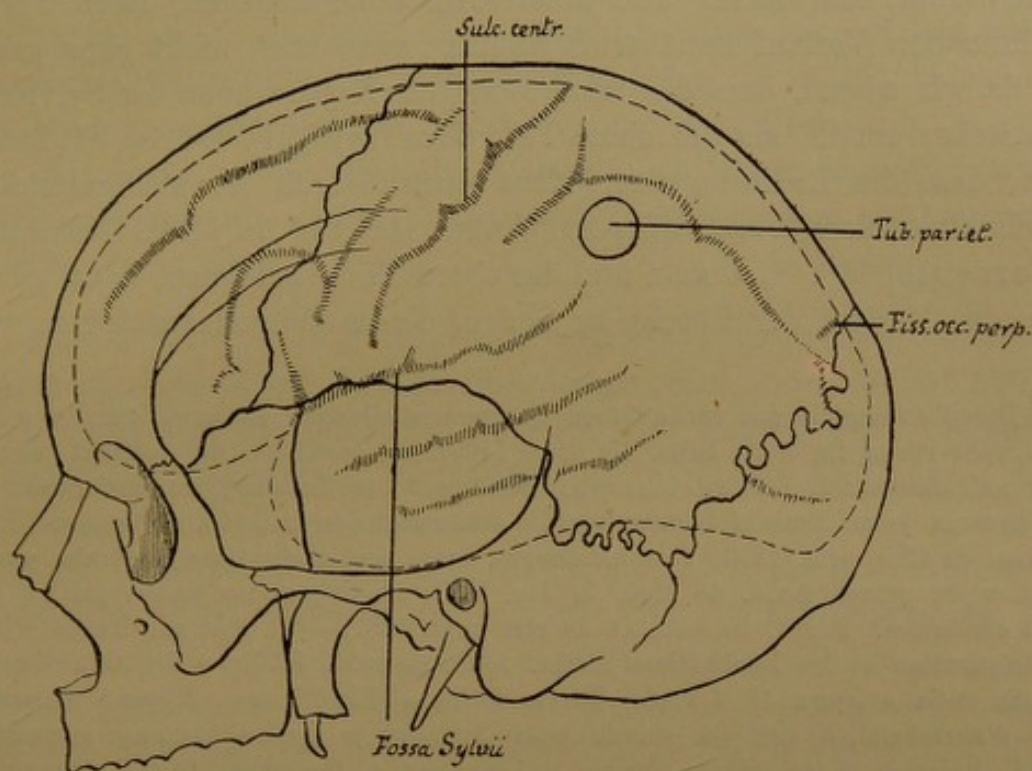
einer geologischen Karte gleichkam, dann sah man, wie fast bei allen bahnbrechenden Entdeckungen, dass man im ersten Eifer zu weit gegangen war, und dass die Centra keineswegs scharf von einander getrennt sind, sondern ineinander fließen.

Einige Pessimisten leugnen wohl jetzt die Möglichkeit einer Lokalisation an der Hirnoberfläche ganz, aber es ist doch nicht zu verkennen, dass in einer grossen Anzahl von Fällen beim Vorhandensein bestimmter klinischer Symptome die nachfolgende Sektion auch eine Erkrankung bestimmter anatomischer Rindengegenden des Gehirns nachweist, dass besonders eine „motorische Sphäre“ in der Umgebung des Sulcus centralis sicher vorhanden ist. Die Chirurgie, welche in den letzten Jahren unter dem Schutz der Antiseptik und Asepsis immer kühner geworden ist, hat sich deshalb auch nicht beirren lassen, sondern hat beim Vorkommen schwerer Nervensymptome in der Peripherie in geeigneten Fällen mit bestem Erfolg den Schädel geöffnet und das Messer in das Gehirn gesenkt. Das praktische Fach aber stellt an die Anatomie die Anforderung, ihm genau den Weg namhaft zu machen, auf welchem der Operateur durch die bedeckenden Teile hindurch zu den bestimmten Stellen der Gehirnoberfläche gelangen kann. Die cranio-cerebrale Topographie ist deshalb je länger je mehr Gegenstand eingehenden Studiums geworden.

Die früheren Arbeiten¹⁾ beschäftigen sich nicht in erster Linie mit

¹⁾ Gratiolet in Leuret et Gratiolet, *Anat. compar. du système nerveux* Vol. II. 1857. S. 115 und 124 und nach mündlichen Mitteilungen von Broca referiert in: *Bullet. de la soc. d'anthropol. de Paris* T. VI. S. 100. 1871. — Broca, *Sur le siège de la faculté du langage articulé* ebenda. 2. Ser. T. VI. 1861. S. 340; *Sur la topographie cranio-cérébrale ou sur les rapports anatomiques du crâne et du cerveau*. *Revue d'anthropol.* T. V. 1876. Seite 193. — Bischoff, *die Grosshirnwindungen des Menschen*. *Abhandl. d. k. bair. Akad.* II Kl. 10 B. München 1868. — Turner, *On the relations of the convolutions, of the human cerebrum to the outer surface of the skull and head*. *Journ. of anat. and phys.* 2 Ser. Vol. VIII. 1874. S. 142 und *An illustration of the relations etc.* ebenda. S. 359. — Féré, *Note sur quelques points de la topographie du cerveau*. *Bulletins de la soc. anatomique de Paris*. 24. Dec. 1875; *Contribut. à l'étude du développement du cerveau considéré dans ses rapports avec le crâne* ebenda. 1877; *Note sur le développement du cerveau consid. dans ses rapports avec le crâne*. *Revue d'anthropologie* VIII. 1879 ebenda 1881. — Ecker, *Zur Kenntnis der Wirkung der Skoliopädie etc.* *Arch. f. Anthropol.* Bd. IX. S. 61. 1876; *Über die topogr. Beziehungen zwischen Hirnoberfläche und Schädel*. Vortrag, *Arch. f. Psychiatrie* 1876; *Über die Methode zur Ermittlung der topogr. Beziehungen zwischen Hirnoberfläche und Schädel*, *Arch. f. Anthr.* Bd. X. S. 233; *Die Hirnwindungen d. M.* 2. Aufl. Braunschweig 1883. — Hefftler, *Die Grosshirnwindungen d. M. und deren Beziehungen zum Schädeldach* (Inaug.-Diss. Russisch 1873). Mitgeteilt von Landzert *Arch. f. Anthropol.* Bd. X 1878. S. 243. — Foulhouze, *Rech. sur les rapports anat. du cerveau avec la voute du crâne chez les enfants*. Thèse de Paris 1876. — Seligmüller, *Notiz über das topogr. Verhältnis der Furchen und Windungen des Gehirns zu den Näthen des Schädels*. *Arch. f. Psychiatrie* Bd. VIII. 1877. — Symington, *The topographical anatomy*

der chirurgischen Erreichbarkeit der Teile des Gehirns, sie fallen zumeist noch in eine Zeit, in welcher man an Operationen innerhalb der Schädelhöhle kaum denken konnte. Wir verdanken ihnen aber doch eine genaue Kenntnis des gegenseitigen Verhältnisses von Schädel und Hirn, welche mit Hilfe von Ausgüssen, durch Eintreiben von Stiften und Nadeln in Schädel und Hirn bei nachfolgender Präparation, durch Anlegung von Fensterschnitten, sowie an gefrorenen und anderweitig gehärteten Präparaten gewonnen ist. Besonders wurde genau bestimmt, welche Teile des



Figur 1.

Gehirns unter den einzelnen Nähten liegen, welche letzteren man in der ersten Zeit fälschlich eine sehr grosse Bedeutung für die Abgrenzung der grossen Hirngebiete zuschrieb; das Resultat dieser Forschungen giebt die Figur 1 wieder, welche in einfachster Weise Schädel und Hirn in einander gezeichnet darstellt.

Als nun die Zeit kam, in welcher neben Anatomie und Anthropologie auch die Chirurgie mit Interesse den bezüglichen Untersuchungen folgte und sich lebhaft an ihnen beteiligte, da änderte sich auch einigermaßen die Fragestellung. Es kam nicht mehr darauf an, das Verhältnis von Nähten des Schädels und Furchen des Gehirns zu eruieren, da man am

of the child. Edinburgh 1887. S. 42. Hierher gehört auch Cunningham's Arbeit in den Schriften der Irischen Akademie. Cunningham Memoirs Vol. VI.

Lebenden doch nur einen Teil der erstere zu bestimmen vermag, sondern solche Punkte zu finden, welche der Orientierung am Krankenbett am förderlichsten sind.

Die einschlägigen Publikationen¹⁾ sind sehr zahlreich und erweisen, dass man auf sehr verschiedenem Wege zum Ziel zu kommen suchte.

Die beiden wichtigsten Furchen, von welchen aus man sich einen guten Teil des Gehirns schon konstruieren kann, sind: Fossa Sylvii und Sulcus centralis. Was den Sulcus centralis²⁾ anlangt, so handelt es sich darum, sein oberes und unteres Ende festzustellen, deren Verbindungslinie den Verlauf annähernd richtig, wenn auch nicht ganz genau, giebt, da wir wissen, dass das letzte Ende der Furche über der Sylvischen Spalte steiler abfällt, als der obere Teil. (Horsley VII). Hare (VI) hat ermittelt, dass die Richtung des Sulcus centralis mit der Medianlinie des Schädels einen nach vorne offenen Winkel von 67° im Mittel einschliesst (Debierre (16) 65°). Hat man nun das obere Ende gefunden, dann genügt es, um den Verlauf der Furche zu finden, diesen Winkel anzulegen, wozu

1) Dieselben sind in den vorhandenen Zusammenstellungen so unvollständig wiedergegeben, dass ich es für nötig halte, die ganze Litteratur, soweit sie mir bekannt geworden ist, hier aufzuführen: I. Lucas-Championnière, Des Localisations cérébrales, rôle quelles peuvent jouer dans le diagnostic et le traitement des maladies cérébrales. Journ. de Méd. et de Chir. prat. 1876; Des indications tirées des localisations cérébrales pour la trépanation du crâne, Acad. de Méd. 9. Jan. 1887; La trépanation guidée par les localisations cérébrales. Journ. de méd. et de chir. prat. 1887. — II. Pozzi, Revue critique sur la trépanation et les localisations cérébr. Arch. de méd. 1877. — III. Giacomini, Topografia della scissura di Rolando. Torino 1878. — IV. Thane, Nirgend vollständig citiert. Wahrscheinlich sind die einschlägigen Angaben in Quains Anatomie gemeint. — V. Reid, Relation of the princip. fissures and convolut. of the cerebr. to the outer surface of the scalp. The Lancet Sept. 27. Vol. II. 1884. S. 539. — VI. Hare, A method of determining the position of the fissure of Rolando and some other cerebral fissures in the living subject. Journ. of anat. and phys. Vol. XVIII. 1884. S. 174; Lectures on cranial surgery The Lancet March 3. Vol. I. 1888. S. 407. — VII. Horsley, A note on the means of topogr. diagnosis of focal disease affecting the so-called motor region of the cerebral cortex The american journal of the medical sciences. N. S. Vol., 93. 1887. S. 342. — VIII. Anderson and Makins, Experiments in cranio-cerebral topography. Journ. of anat. and phys. Vol. XXIII. 1889. S. 455. Dieser Aufsatz ist in Folgendem unberücksichtigt geblieben, da seine Angaben, wie Poirier ganz richtig bemerkt, nicht haltbar sind. — IX. Dana, Cranio-cerebral topography. New-York med. record. 1889. T. I. p. 29. — X. L. A. Müller, Über die topogr. Beziehungen des Hirns zum Schädeldach. 4^o. Inaug. Diss. Bern 1889. Das System des Verfassers ist ein ganz eigenthümliches; er umspannt die Schädelswölbung mit einem Netz von Linien und bestimmt, welche Rindenpunkte mit gewissen Stellen seiner Linie zusammenfallen. Für die Praxis ohne vorgängige genaue Einübung wohl kaum brauchbar. — Citiert finde ich noch ohne genauere Angaben: Sanderson und Silvestrini.

Die Litteratur von 1890 und 1891 siehe vorn in der Litteraturübersicht.

2) Rolandosche Furche.

Horsley (VII) ein einfaches Instrument angegeben hat. Wilson erfand zu demselben Zweck den Cyrtometer (beschrieben von Hare VI, 1888). Auch von Debierre (17, 18) wurde ein ganz ähnliches Instrument „Goniomètre céphalique“ angegeben. Weiss man noch, dass die Länge der Furche 90 bis 100 Mm. beträgt (Debierre) (Poirier 8—9 Cm.), dann kann man mit der einen Winkelanlegung auch deren unteres Ende bestimmen. Leider schwankt nur der Winkel in den sehr beträchtlichen Grenzen von 60° bis 73° , so dass also für den einzelnen Fall die Bestimmung um so weniger wertvoll sein kann, wenn ev. auch der obere Punkt der Furche, auf welchen ja bei dieser Methode alles ankommt, nicht ganz richtig gefunden sein sollte. Horsley hat allerdings an Poirier (15, S. 38) die mündliche Mitteilung gemacht, dass die Schwankungen des Winkels in Zusammenhang mit der Form des Kopfes stünden, „et que la formule pouvait en être donnée avec une suffisante exactitude“, doch müssen wir hierüber erst genauere Nachrichten abwarten.

Das (obere) Scheitelende der Centralfurche wird von einigen Untersuchern, besonders Lucas-Championnière (I) in der Art gefunden, dass sie erst das Bregma d. h. die Stelle, an welcher Sut. coronalis und sagittalis zusammenstossen, aufsuchen und dann die Entfernung von da bis zum gesuchten Punkt abmessen. Nun ist aber vor Allem das Bregma häufig gar nicht zu fühlen, was besonders L. A. Müller (X) ausführlich begründet und ferner variieren die Angaben über die Entfernung des Sulcus centralis von ihm beträchtlich. Rieffel (19) stellt folgende Zahlen über diese Entfernung zusammen: Broca 47 Mm.; Hefftler, Féré, Poirier 48 Mm.; Debierre 49,5 Mm.; Turner 51 Mm.; Lucas-Championnière 55 Mm.; ein schlagender Beweis, dass das Bregma ein völlig unbrauchbarer Punkt ist. Andere Gelehrte suchen sich daher in anderer Weise zu helfen. Sie messen in der Medianlinie des Kopfes die Entfernung von der Nasenwurzel oder Glabella bis zur Protuberantia occ. ext. und berechnen sodann den gesuchten Punkt. Hare und Debierre benützen Verhältniszahlen. Ersterer nimmt 55,7 Proc. der ganzen Länge und findet dort den gesuchten Punkt; letzterer giebt die Zahl 54/100 an. Andere nehmen, was jedenfalls weniger zuverlässig ist, eine feste Zahl. Sie halbieren die Linie Nasenwurzel-Protuberantia occ. ext. und zählen der vorderen Hälfte eine Anzahl von Millimetern zu. Es ist nicht zu verwundern, dass auch hierbei wieder die Zahlenangaben beträchtlich schwanken und zwar nach Rieffels Zusammenstellung: Thane 12 Mm., Sanderson und Poirier 20 Mm., Horsley 25 Mm. Vermutlich erklärt sich dies daraus, dass die untersuchten Schädel sehr verschieden gestaltet waren und daraus, dass das einmal von der etwas

unbestimmten und unbestimmbaren Glabella, das anderemal von der Nasenwurzel aus gemessen wurde.

Solche Mängel veranlassten wieder andere Autoren in völlig abweichender Weise vorzugehen. Giacomini (III) rät von der Gegend der Ohröffnung aus eine Vertikale nach dem Scheitel zu ziehen und von deren Mitte eine zweite Linie im Winkel von $30-35^{\circ}$ nach hinten ausgehen zu lassen; wo diese letztere den Scheitel trifft, findet man den gesuchten Punkt. Reid (V) sagt, man solle vom hinteren Umfang des Proc. mastoideus aus ein Loth auf der Horizontalen errichten, um da, wo sie den Scheitel erreicht, das obere Ende der Centralfurche zu treffen. In meiner „Topogr. Anatomie“ (Bd. I. S. 96) mache ich, ohne von Reid zu wissen, genau den gleichen Vorschlag. Gerlach (1) verfährt ähnlich, doch lässt er seine Vertikale am vorderen Umfang des Proc. mastoideus in die Höhe gehen, was entschieden zu weit vorn ist, wie ein Blick auf Fig. 1 erweist. Versucht man das Scheitelende der Centralfurche nach einer der Methoden, die von der Mittellinie her ihren Ausgangspunkt nehmen, zu konstruieren, dann trifft man bei den besseren genau auf den gleichen Punkt, welchen Reid und ich nach unserer Methode finden. Obgleich nun zwar Poirier dieselbe für ungenau erklärt, so möchte ich hiernach doch entschieden behaupten, dass keine andere genauer ist, um so weniger, als Hefftler (l. c.) schon findet, dass das Scheitelende des Sulcus centralis zu beiden Seiten eines und desselben Gehirnes um einen ganzen Centimeter in seiner Lage variieren kann.

Zur Aufsuchung des (unteren) Schläfenendes der Centralfurche wurde von Lucas-Championnière (I) wohl zuerst eine Methode angegeben; dieselbe ist jedoch unbequem. Er zieht eine horizontale Linie von 7 Cm. Länge von der Sut. zygomatico-frontalis, die man immer sehr gut fühlen kann, nach hinten und errichtet an dem Ende ein Loth von 3 Cm. Länge, dessen Spitze nun auf den gewünschten Punkt trifft. Mehrere Autoren (Hare, Debierre) legen den schon erwähnten Winkel von 67° an der Scheitelwand an und messen die Länge ab. Debierre (16) rät ferner, das obere Ende des Sulc. centr. durch eine Linie mit der Mitte des Jochbogens zu verbinden und einen Punkt auf ihr 10–15 Mm. über der Linie zu nehmen, welche Augenhöhlenrand und Spitze der Lambda-naht mit einander verbindet. Reid zieht eine Vertikale vor dem Tragus nach dem Scheitel in die Höhe und nimmt das Schläfenende der Centralfurche da, wo sich dieselbe mit der Linie für die Sylvische Spalte schneidet. Ich selbst (l. c.) errichte ganz in gleicher Weise eine Senkrechte über dem Kiefergelenk und suche den gewünschten Punkt auf ihr in einer Höhe von 5 Cm. Poirier (15) schliesst sich dem ebenfalls an, indem er unmittel-

bar vor den Tragus eine Linie im rechten Winkel auf der Jochbogenlinie (von der man längst weiss, dass sie bei Europäern der Horizontallinie parallel läuft) nach oben zieht. Er lässt dieselbe 7 Cm. lang sein, was zuviel sein dürfte. Gerlach giebt gar keinen unteren Punkt der Centralfurche an, sondern führt die Linie vom Scheitelfanfang der Furche nach dem Vereinigungspunkt der beiden Schenkel der Sylvischen Spalte herab, was doch wohl zu wenig genau ist.

Die zweite wichtige craniocerebrale Bestimmung ist, wie gesagt, die des Verlaufes der Sylvischen Spalte. Es kann als ausgemacht gelten, dass der Ort der Teilung in ihre beiden Schenkel, genau dem Pterion entspricht, d. h. der Stelle, an welcher Stirnbein, Scheitelbein, Ala temporalis des Wespenbeines und Schuppe des Schläfenbeines zusammenstossen. Da aber das Pterion unter dem Temporalmuskel verborgen ist, kann der Versuch, es herauszufühlen, überhaupt nicht gemacht werden. Von Hare wird deshalb vorgeschlagen, eine Linie von der Sut. zygomatico-front. 12 Mm. oberhalb des Gehörganges nach der Protub. occ. ext. zu ziehen; auf ihr geht man 28 Mm. von vorn nach hinten, um den gesuchten Punkt zu finden. Lucas-Champ. und Debierre errichten eine Senkrechte in der Länge von 5 Cm. auf dem Jochbogen und zwar 3 Cm. hinter der Sut. zygomatico-fac. Von dem gefundenen Punkt aus zieht man sodann eine Linie nach der Höhe des Tuber parietale, um die Richtung der Sylvischen Spalte zu finden. Ich selbst schlug vor (Top. Anat.) über der Mitte des Jochbogens eine Senkrechte von 4,0—4,5 Cm. Länge zu errichten, um die Teilungsstelle der Fossa Sylvii zu finden. Wie ich hier erläuternd bemerken möchte, ist die Mitte des Jochbogens am Lebenden in der Art leicht zu bestimmen, dass man von der Sut. zyg. front. eine dem Jochbogen parallel laufende Linie bis an die vordere Insertion der Ohrmuschel zieht und davon die Hälfte nimmt. Gerlach zieht zwei Linien; die eine geht als Tangente des Oberaugenhöhlenrandes horizontal nach hinten, die andere wird von der Mitte des Jochbogens aus vertikal nach jener hingezogen. Der Schnittpunkt ergibt die gesuchte Teilungsstelle. Ich muss meinerseits sagen, dass ich meine eigene Methode der Aufsuchung für mindestens ebenso sicher, wie alle anderen, dafür aber für weit einfacher, wie die meisten von diesen halte, ich sehe mich daher nicht in der Lage davon abzugehen. Poirier giebt die Richtung der Sylvischen Spalte so an, dass er die Nasenwurzel mit der Spitze der Hinterhauptsschuppe in der Lambdanaht verbindet; Debierre so, dass er die Linie zwischen Sut. zygomatico-frontalis und Spitze der Lambdanaht zieht. Beide behaupten, dass die Richtung ihrer Linien 4—6 Cm. lang der Sylvischen Spalte folgten, was jedoch nach Poiriers eigener Zeichnung nicht der Fall ist. Den Vorschlag,

die Richtung der Spalte durch eine Linie zu bezeichnen, welche nach dem Tuber parietale hingezogen wird, finde ich richtig und sehr beachtenswert.

An die Bestimmung dieser beiden grössten und wichtigsten Hirnfurchen schliessen sich noch einige andere Feststellungen an, welche sich bestreben auch im vorderen und hinteren Teil der Hemisphäre Wegweiser zu sein. Was das Stirnhirn betrifft, so kann man versuchen, das Tuber frontale für eine Ortsbestimmung nutzbar zu machen. Ich selbst habe die Angabe gemacht, dass dasselbe auf der Grenze der ersten und zweiten Stirnwindung liege; Poirier sagt, er habe es immer über der zweiten Windung selbst gefunden; seine Angabe dürfte die richtigere sein, da sie sich auf ein grösseres Untersuchungsmaterial stützt.

Dass unter dem Tuber parietale der Gyrus supramarginalis liegt, weiss man seit Huschke, dessen Benennung „Lobulus tuberis“, gerade von dieser Lage hergenommen ist.

Die Spitze der Lambdanaht befindet sich, wie von allen Untersuchern übereinstimmend angegeben wird, ziemlich genau über dem Ende der Fissura occipitalis perpendicularis, welches auf die äussere Fläche der Hemisphäre übergreift. In den meisten Fällen kann man die Spitze der Lambdanaht direkt durch die Haut fühlen, ist dies nicht der Fall, dann messe man von der Protuberantia occip. ext. nach oben 6—7 Cm. ab und man wird die richtige Stelle finden.

Um aus den vorstehenden Vorschlägen und Angaben eine wirklich gute Auswahl zu treffen, muss man sich stets klar halten, dass man es mit sehr wichtigen Bestimmungen zu thun hat, welche am Kopf des Lebenden zu treffen sind. Man wird also vor Allem auf möglichste Einfachheit dringen müssen. Soll man vor einer Operation immer erst komplizierte Mess-Instrumente anlegen oder Berechnungen anstellen, dann wird die Methode für die Praxis sogleich unbrauchbar, dabei muss aber doch darauf gedrungen werden, dass die Sicherheit der Ortsbestimmung eine ausreichende ist; man wird deshalb Ausgangspunkte wählen, welche in ihrer Lage zur Gehirnoberfläche konstant sind, welche auch deutlich hervortreten und leicht gefühlt werden können. Nähte sind solche Punkte im Allgemeinen nicht, sie sind also so viel als möglich zu vermeiden, wenn die Weichteile den Kopf noch bedecken. Liegt der Schädel blos, dann können sie zuweilen einer Ortsbestimmung ungemein förderlich sein. Ferner muss man Linien ziehen, welche man bei grossen und kleinen, bei langen und kurzen Schädeln in gleicher Weise anlegen kann. Mittelzahlen sind zu vermeiden, da man es nicht mit Schemas, sondern mit Individuen zu thun hat.

Der Vorwurf aber, welchen man bald diesem, bald jenem Punkt, wie es der Autor gerade für passend findet, gemacht sieht, dass er durch Schwellung unfühlbar gemacht wird, ist nicht stichhaltig, da eben gelegentlich jeder Knochenpunkt durch eine solche verdeckt werden kann.

Diesen Postulaten entspricht nun meiner Ansicht nach die folgende Auswahl aus den Angaben am meisten:

Oberes Ende des Sulcus centralis. Entweder: Errichtung einer Senkrechten, im rechten Winkel zur Horizontalen (oberer Rand des Jochbogens) vom hinteren Umfang des Proc. mastoid. zum Scheitel; oder: Abmessung der Linie von der Nasenwurzel bis zur Protuberantia occip. externa; man nimmt davon von vorne her $\frac{55}{100}$ ab (ca. 2 cm hinter der Mitte der Linie).

Unteres Ende des Sulcus centralis: Im rechten Winkel auf der Linie des Jochbogens errichtet man an dessen hinterem Ende vor dem Tragus eine Senkrechte von 5 bis höchstens 6 cm Länge, an deren Ende der gesuchte Punkt liegt.

Teilungsstelle der Fossa Sylvii in ihre beiden Schenkel: Senkrechte von 4,0—4,5 cm Länge auf der Mitte des Jochbogens. — *Richtung der Sylvischen Spalte:* Linie von diesem Punkt zum Gipfel des Tuber parietale.

Die Orientierungspunkte für die übrigen Teile der Hirnoberfläche siehe oben.

In der lesenswerten Arbeit von Poirier (15) findet man noch einen Abschnitt über den Wechsel der craniocerebralen Topographie nach den Lebensaltern. Aus einer Abbildung (S. 21), welche sehr gut mit der in meinem Handbuch (S. 93) übereinstimmt, sowie aus der Beschreibung erhellt, dass beim Neugeborenen die Sylvische Spalte weit über der Schuppennaht steht; es wird sogar die zweite Temporalwindung noch zum Teil vom Scheitelbein bedeckt. Die Fiss. occipit. perpendicul. steht beträchtlich (13 mm) über der hinteren Fontanelle. Was die Kinderzeit anbelangt, so weichen Poiriers Angaben in mancher Hinsicht von den beiden früheren Bearbeitern Foulhouze (l. c.) und Symington (l. c.) ab. Sie ergaben, dass in Bezug auf die relative Lage der Gegenden der Gehirnrinde und der Schädelkapsel schon sehr frühe die definitiven Verhältnisse erreicht sind.

Mit der Regio mastoidea allein beschäftigt sich die Mitteilung von Birmingham (22). Hier ist es der Sinus transversus (sigmoideus), welcher die Aufmerksamkeit der Praktiker, wie der Anatomen immer auf sich gezogen hat und es scheint dem Verfasser entgangen zu sein, dass zahlreiche Gelehrte sich schon über denselben Gegenstand geäußert haben. Vielleicht wirft er einmal einen Blick in meine topographische Anatomie, wo er manches finden wird. Um den Sinus zu treffen und ihn trepanieren zu können, wendet man sich nach seiner Angabe an einen Punkt $1\frac{1}{2}$ Zoll

(37 mm) hinter dem Mittelpunkt des knöchernen Gehörganges und im Niveau seines oberen Randes. Um ihn zu vermeiden, geht man bei Operationen in folgender Art vor. Man ziehe eine konvexe Linie aufwärts von einem Punkt $1\frac{1}{2}$ Zoll (12,6 mm) über der Protuber. occip. zu einem Punkt $1\frac{1}{2}$ Zoll (37 mm) hinter und $1\frac{1}{4}$ Zoll (31,66 mm) über dem Centrum des Gehörgangs. Eine zweite Linie, welche $1\frac{1}{2}$ Zoll (12,6 mm) unter der Protuber. occip. beginnt, wird zu der Basallinie¹⁾ $1\frac{1}{2}$ Zoll (37 mm) hinter dem Gehörgang gezogen. Zwischen diesen beiden Linien ist der Sinus. Über oder unter ihnen wird man ihn also vermeiden können. Der Sinus ist in der Gegend zu suchen, wo sich die Haut von der Ohrmuschel auf die Seite des Kopfes umbiegt.

Um die Stelle des Lobus temporo-sphenoid. zu finden, empfiehlt Verfasser einen Punkt zu wählen, welcher $1\frac{1}{4}$ Zoll (31,66 mm) hinter und $1\frac{3}{4}$ —2 Zoll (50 mm) über dem Centrum des knöchernen Gehörganges liegt.

Das Innere der Schädelhöhle beschäftigt nur Kolisko (25), welcher den so wichtigen Beziehungen der Arterien zur inneren Kapsel des Gehirns eine Studie widmet, welche eine Bestätigung der älteren Angaben von Heubner (1872 und 1874), sowie von Duret (1873, 1874) liefert. Die Arteria choroidea anterior, so sagt er, versorgt die tieferen Teile des hinteren Schenkels der inneren Kapsel mittelst von ihr abgehender Endarterien. Sie wird darin unterstützt von der Arteria communicans posterior, welche, wenn sie nicht allzu dünn ist, das vordere Drittel des hinteren Kapselschenkels übernimmt. Cirkulationsstörungen im Versorgungsgebiet der A. choroidea erzeugen Hemiplegien der entgegengesetzten Körperseite. Bei Verschluss der A. communicans post. kann eventuell Facialis- und Hypoglossus-Lähmung der entgegengesetzten Seite eintreten.

Die topographischen Mitteilungen über das Gesicht betreffen die Orbita und Nasenhöhle. Was die erstere anlangt, so sind die Bemühungen von Weiss (26) zu erwähnen, welcher versucht, am Lebenden den Punkt festzustellen, wo sich die Foramin. orbitalia can. optici befinden. Dieselben stehen im Mittel 3,32 mm weiter auseinander, als vorne die Breite der Augenscheidewand gefunden wird. Der Versuch, den Abstand zwischen dem Tuberc. artic. des Schläfenbeines und dem äusseren Augenhöhlenrand für eine Bestimmung nutzbar zu machen, gab ein wenig brauchbares Resultat, etwas besser eignet sich die Entfernung von der Mitte des Meatus auditorius zum lateralen Orbitalrand, sie wurde im Mittel

¹⁾ Die Basallinie ist die Linie, welche die tiefste Stelle des unteren Augenhöhlenrandes mit der Mitte des äusseren knöchernen Gehörganges verbindet.

um 1,6 mm kleiner gefunden, als die Entfernung vom äusseren Orbitalrand zur Sattellehne, d. h. also zur Gegend, in welcher sich die geraden Opticus-Achsen schneiden. Die Lage der Foramina optic. orbitalia hat man auf dieser geraden Opticus-Achse im Mittel ungefähr 27 resp. 29 mm vor der Mitte der Sattellehne zu suchen. Weiter wird konstatiert, dass eine durch die grösste Jochbreite gelegte Vertikalebene im Schädelinneren im allgemeinen annähernd genau durch die Foramina optic. orbitalia geht. Diese letztere Bestimmung halte auch ich für wertvoll, was die theoretische oder praktische Verwertbarkeit der ersteren anlangt, vermag ich dieselben im Augenblick noch nicht zu übersehen.

Die Nasenhöhle wird von B. Fränkel (27) in einer Reihe von 17 Tafeln auf horizontalen, frontalen und sagittalen Schnitten durch gefrorene Präparate dargestellt. Die Tafeln sind Photogravüren von hervorragender Schönheit, und es ist sehr zu bedauern, dass die denselben zu Grunde liegenden Zeichnungen nicht durchweg auf der gleichen Höhe stehen. Alles nicht unmittelbar zur Nase gehörige ist flüchtig behandelt und wenn z. B. der Autor eine Reihe seiner Tafeln aufzählt, welche über die Verbreitung des Fettpfropfes der Wange hinlänglich Aufschluss geben soll, so muss ich gestehen, dass es mir wirklich nicht möglich ist, auf denselben mit Sicherheit zu entscheiden, was Muskel, was Fett sein soll. Man muss ja bei Zeichnungen nach solchen Präparaten durch eine etwas schematisierende Technik immer etwas nachhelfen, da die anatomischen Laien, welche die Künstler ja sind, oft genug für uns charakteristische Merkmale ganz übersehen. Ich glaube nicht, dass es leicht ist, z. B. auf Taf. VI die Gl. parotis zu erkennen, deren Läppchenstruktur nicht hervortritt. Die Treue der Zeichnungen ist jedenfalls eine sehr grosse, wie der Kundige aus einer Anzahl von kleinen Details ansehen kann. Auch Hartmann (28) veröffentlicht Tafeln zur Anatomie der Nase. Siebenmann (29) beschreibt einen Ausguss des pneumatischen Höhlensystems und giebt einen historischen Nachweis über das Korrosionsverfahren. Wie man von einem Untersucher, welcher die Technik so beherrscht, wie Siebenmann, nicht anders erwarten konnte, ist sein Präparat vorzüglich gelungen. Aus dem die Abbildung begleitenden Text soll nur hervorgehoben werden, dass der Opticus ganz dicht über der hinteren Siebbeinzelle hinwegstreicht. Siebenmann glaubt, dass sich manche dunkle Fälle von retrobulbärer Neuritis optica durch Übergreifen von Entzündungen von der Siebbeinzelle auf den Nerven erklären dürften.

Brust. Die topographische Anatomie der Brustorgane ist besonders schwierig, da deren grosse Beweglichkeit Bestimmungen am Lebenden nur

mit Mühe erlaubt, während nach dem Tode die durch Eröffnung des Thorax gänzlich veränderte Lage von Herz und Lungen keine Garantie giebt, dass die erhaltenen Untersuchungsergebnisse auch der Wirklichkeit entsprechen. Man sollte glauben, dass die Anatomie an der Percussion eine treue und zuverlässige Helferin hätte, doch müssen deren Resultate immerhin mit der grössten Vorsicht aufgenommen werden und eine Arbeit, wie die von Heitler (33) kann nicht dazu beitragen, unser Vertrauen zu ihr zu stärken. Er weist nach, dass man in der Herzdämpfung überhaupt nichts Konstantes vor sich hat, dass dieselbe bei einem und demselben Menschen in Zeit von Minuten sich ändern kann, dass sie bald gross bald klein erscheint. Auch Krönigs (34) Vortrag, der die vorderen Lungengrenzen, also die gleiche Gegend behandelt, gipfelt darin, dass eine feststehende perkutorische Herz-Lungengrenze, wenigstens an der rechten Seite, nicht existiert. „Die Grenze beginnt am häufigsten im 4. Intercostalraume oder am oberen Rande des 5. Rippenknorpels, meist $\frac{1}{2}$ —1 Ctm. vom linken Sternalrande entfernt, seltener unmittelbar am Rande selbst und zieht alsdann in mehr weniger steilen Bogen nach der Mitte der Basis sterni, oder etwas einwärts davon, unter Umständen auch bis zum rechten Rande desselben.“

Bianchi und Cocchi (32) finden durch Untersuchung von 21 Leichen, dass das untere Ende der Trachea an der rechten Seite der Wirbelsäule gelegen ist und dass ihre Teilung in der Höhe des 5. Brustwirbelkörpers zu suchen ist. Der rechte Stammbronchus steigt schiefer herab, als der linke und entspricht dem 5. Intercostalraum; der linke verläuft parallel der 6. Rippe. Die grossen und mittleren Bronchien breiten sich in vertikaler Richtung vom 4. Intercostalraum bis zum 8. und in transversaler Richtung 4 oder 5 cm lateralwärts von der Mittellinie.

Bauch. Die Arbeit von Trzebicki (35) beschäftigt sich mit der Lage der A. epigastrica inf. in den Bauchdecken; er untersucht, ob sie bei einer Punktion durch den Troicart leicht verletzt werden kann. Die beliebteste Stelle für den Einstich des Instrumentes ist der Mittelpunkt einer vom Nabel zur linken Spina o. ilei ant. sup. gezogenen Linie. Er weist nach, dass in einer ansehnlichen Zahl von Fällen daselbst der Stamm der Arterie selbst oder doch ein grosser Seitenast gefährdet sein kann. Der sicherste Platz ist die Linea alba, doch nur sie selbst, da auch dicht neben ihr ein starker variabler Arterienstamm verlaufen kann, der in der That einmal in einem aus der Litteratur erzählten Fall eine tödliche Verletzung erfahren hat.

Der Inhalt der Bauchhöhle beschäftigt drei Untersucher¹⁾ Henke (36), Fromont (38) und Samson (39). Der erstere untersucht den Binnenraum der Bauchhöhle und deren Inhalt im Ganzen und kommt zu interessanten Resultaten. Er sagt, dass der Bauchraum in vier Räume einzuteilen sei, welche durch „Engen“ von einander getrennt wären, einen oberen Raum unter der Zwerchfellkuppel, einen unteren Raum vor der Wirbelsäule, beiderseits begrenzt vom vortretenden M. psoas und rechts und links ein Seitenraum, welcher sich nach der Fossa iliaca herab erstreckt. Der obere Raum wird von den übrigen durch die obere Enge getrennt, eine ringförmige Einschnürung der Bauchwand in der Nabelgegend, in deren Bereich sich nur sehr wenige Eingeweide befinden. Von ihr aus gehen die rechte und linke untere Enge, nämlich die bis zum Poupartschen Band herabsteigende Linie, auf welcher sich die Bauchwand dem wulstförmig vortretenden Psoas sehr nähert. Sie trennt die beiden Seitenräume von dem unteren Mittelraum ab. Wirklich gut sind diese Räume freilich nur bei schlanken und jüngeren Personen getrennt, aber nicht bei Kindern und bei Leuten mit grösserem Leibesumfang, bei welchen sie zusammenfliessen. Der Inhalt der Räume wird genau beschrieben. Auf die weniger beweglichen Teile hier einzugehen ist wohl nicht nötig, da ihre Verteilung klar ist, nur der so bewegliche Dünndarm bedarf einer Beschreibung. Der obere Teil des Dünndarms liegt mit dem Packet von Magen, Leber, Milz u. s. w. im oberen Raum und zwar in dessen linken unterem Teil, wo er regelmässig horizontale Windungen bildet. Diese Schlingen erstrecken sich in ganz ähnlicher Anordnung auch in den linken Seitenraum hinab und bilden im Ganzen eine etwa dreieckige, unten spitz endende Masse. Der Rest des Dünndarms liegt im unteren Mittelraum vor der Wirbelsäule, über der Blase und bildet langgezogene senkrecht stehende Schlingen. Die Verbindung beider Packete wird durch eine einzige Schlinge vermittelt, welche über den Rand des linken Psoas, zusammen mit der linken Flexura iliaca durch das untere Ende der Enge herabsteigt. In ähnlicher Weise steigt auf der anderen Seite das Ende des Dünndarms über den rechten Psoas nach dem Coecum hinan.

Durch Schnüren kann, nach Henkes Ansicht, die obere Enge bis zur Unterbrechung aller Communicationen verkleinert werden. Beugungen der Wirbelsäule können ebenfalls beträchtliche Verkleinerung der oberen Enge herbeiführen. Besonders ist hervorzuheben, dass Beugungen nach vorne

¹⁾ Die Arbeiten von Manley (40), Dwight und Rotch (42) und Dobouc (41) sind mir nicht zugänglich.

bei sitzender Lebensweise die Beförderung des Inhaltes vom Colon, welches zweimal die Enge passiert, verlangsamt.

Bei den nun zu nennenden Arbeiten wird die Entwicklung mit bestem Erfolg für Erlangung eines Verständnisses der endgiltigen topographischen Lage der Teile herbeigezogen, wobei auch mancherlei schätzenswerte Streiflichter auf den kindlichen Körper fallen. Es bricht sich eben auf allen Gebieten der Anatomie mehr und mehr die eigentlich selbstverständliche Ueberzeugung Bahn, dass nur das Kennenlernen der ganzen Reihe der Stadien, welche ein Körperteil durchläuft, sein volles Verständnis ermöglicht.

Ballantyne (37) sagt vom Magen des Neugeborenen, dass er noch klein ist, in der nächsten Zeit aber schnell wächst. Abweichend von Symingtons (1887) Angaben findet er den Fundus klein, die kleine Kurvatur in einem spitzeren Winkel geknickt. Er liegt ganz links von der Mittellinie, der Pylorus vor dem ersten Bauchwirbelkörper. Gänzlich unter der Leber verborgen, stösst er nach hinten an die Milz, Nebenniere, Niere und Pankreas. Er ist ganz von festen und resistenten Teilen umschlossen, woraus sich erklärt, dass bei jeder Vermehrung des intraabdominalen Druckes leicht Erbrechen erfolgt.

Fromont's These (38) giebt wenig Veranlassung bei ihr stehen zu bleiben. Wir erfahren aus ihr, dass der Darm zahlreiche individuelle Verschiedenheiten in seinem Verlaufe zeigt, was wir schon wissen. Wir erfahren weiter, dass die Beschreibungen Luschkas von der Stellung des Magens, die Jonnescos von der Lage des Duodenums richtig ist, auch nichts Neues; und dann werden in aller Breite die Peritonealplatten am Darm geschildert, womit ich den Leser nicht ermüden will. Erwähnung soll finden, dass die Lage des Coecum entwicklungsgeschichtlichen Stadien entspricht; dasselbe steht beim Embryo sehr hoch und rückt mehr und mehr gegen das kleine Becken herab. Bei der Geburt ist die definitive Lage noch nicht erreicht, selbst um das 9. Lebensjahr steht es noch über der Crista iliaca, beim Erwachsenen dagegen fast immer im Niveau der Spina il. ant. sup. Ähnlich äussert sich hierüber auch Ballantyne (37).

Mit der Flexura sigmoidea beschäftigt sich Samson (39) in seiner Dissertation. Er baut seine Darstellung in Anlehnung an die gründliche Arbeit Schiefferdeckers (Arch. f. Anat. und Phys. 1886) auf und ergänzt dieselbe in wünschenswerter Weise. Nach des letzteren Forschers Darstellung bildet die Haftlinie des Mesenteriums der Flexur die Form eines \wedge . Der rechts vom Beschauer liegende Schenkel der Figur ist der Anfang am Colon descendens, der linke das Ende am Rectum. Der linke geht auf den letzten Wirbelkörper herab, der rechte bewegt sich im Laufe der Ent-

Entwicklung um den Scheitelpunkt des Winkels, der auf dem vierten Wirbelkörper gelegen ist, nach Art eines Uhrzeigers abwärts. Erst ist der Winkel, den beide Schenkel einschliessen, ein sehr stumpfer, nachher wird er immer spitzer. Im späteren Kindesalter schrumpft endlich der ganze Winkel, wie man sagen könnte, nach links unten, so dass sein Scheitel schliesslich auf dem Promontorium liegt. Das Mesenterium, welches von dieser Haftlinie ausgeht, bildet ein Dach, welches nach der Darmschlinge hin immer flacher wird. Es kommt nun im Einzelfalle darauf an, wie weit sich die Mesenterialverhältnisse vom kindlichen Zustande entfernen. Vier Möglichkeiten sind denkbar: 1) lang ausgezogener Haftwinkel mit langem Mesenterium, daher auch langer Flexur; 2) ebenso mit kurzem Mesenterium und kurzer Flexur; 3) tief herabgedrückter und kurzer Haftwinkel mit langem Mesenterium und langer Flexur, 4) kurzer Haftwinkel mit kurzem Mesenterium und kurzer Flexur. Nr. 1 ist das kindliche Extrem, Nr. 4 das Extrem und die eigentliche Norm beim Erwachsenen. Nr. 2 und 3 sind ebenfalls beobachtete Zwischenformen. Die Lage der Flexur in der Bauchhöhle wird leider sehr kurz abgemacht. Doch findet der Verfasser ähnlich wie Engel (1857) eine über der Symphyse quer durch die Unterbauchgegend gehende Flexur am häufigsten, etwa in der Hälfte seiner Fälle.

Auch Ballantyne (37) findet bei den von ihm untersuchten Neugeborenen die Flexur lang und mit einem langen Mesenterium versehen. Eine Schlinge derselben stieg stets in den engen Beckenraum hinab. Das Rectum des neugeborenen Kindes ist nach seinen Untersuchungen relativ weit vertikal gelagert und fast gerade gestreckt.

Wie die Franzosen bereits durch Jonnesco (1889, 1890) ausgezeichnete Untersuchungen über retroperitoneale Hernien und Bauchfelltaschen besitzen, so hat nun Broesike (43) auch dem deutschen Leserkreis eine verdienstvolle Arbeit über den gleichen Gegenstand vorgelegt. Der Natur der Sache nach kann sie nur in wenigen Punkten ganz Neues bringen, es handelt sich vielmehr im Wesentlichen um eine kritische Sichtung der vorhandenen Litteratur. Broesike kann sich in Bezug auf die Entwicklung des Peritoneums, welche er an gegen 50 Embryonen verschiedenen Alters nachgeprüft hat, ganz an Toldts bekannte Arbeiten (1879, 1889) anschliessen, in Bezug auf die übrigen Teile im Wesentlichen Jonnescos Darstellung bestätigen. Ich lasse die Teile des Buches, welche die Hernien selbst betreffen, ganz beiseite und beschränke meinen Bericht auf die Bauchfelltaschen. Ueber Foramen Winslowi und Recessus intersigmoideus wird uns nichts Neues gesagt, es ist nur auffallend, dass der Autor bei Besprechung des letzteren, den Fall, dass die Schlinge der Flexura sigm. auf-

wärts gelegen ist, sehr selten nennt; auch in Bezug auf die pericoecalen Bauchfelltaschen ¹⁾ wird uns Bekanntes bestätigt. Er unterscheidet in dieser Gegend einen Recessus ilio-coecalis anterior (R. iliocoec. sup. Waldeyer), R. ileo-appendicularis, Jonnesco, (R. ileo-coec. inf. Wald.), R. retro-coecalis, (R. coecalis Wald.) Der Schwerpunkt der Arbeit liegt in der Untersuchung der schwierigsten Gegend, welche zweifellos die am Ende des Duodenum und Anfang des Jejunum ist. Dadurch dass hier eine ganze Anzahl von Recessus vorhanden sein können, welche eventuell neben einander existieren, mit einander zusammenfliessen, in einander übergehen, kommt es, dass sich die Autoren zuletzt gar nicht mehr verstanden haben, wenn sie von der Fossa duodeno-jejunalis sprachen. Er beschreibt nun folgende Recessus: 1) Rec. duodeno jejunalis sinister oder venosus. Er wird in seiner Ausbildung durch die Ven. mes. inf. bestimmt, welche im freien nach rechts und unten gerichteten Rand der Tasche enthalten ist. Er nimmt die schon von Treitz beschriebenen retroperitonealen Hernien auf. 2) Recessus duodeno-jej. poster. (Gruber-Landzert'sche Tasche). Ihre vordere Wand ist durch die Flexura duodeno-jej. und das obere Ende der Pars ascendens duodeni, ihre hintere Wand durch das vor der Wirbelsäule gelegene Peritoneum pariet. gebildet. Das blinde Ende liegt unten, die Eingangsöffnung oben. 3) Rec. duodeno-jejunalis sup. (Jonnesco'sche Tasche). Sie ist stets oberhalb der Flex. duodeno jej. zwischen ihr und dem Mesocolon transvers. gelegen. Das blinde Ende liegt nach hinten und entspricht der Wurzel des letzteren. 4) Rec. intermesocolicus transversus, eine nicht beschriebene Modifikation des vorigen. Seine Eingangsöffnung liegt rechts, das blinde Ende links. Die obere hintere Wand wird vom Mesocolon transv. und Pancreas, die vordere durch eine frontal gestellte Peritonealfalte gebildet. 5) Rec. duodeno-mesocol. sup. und inf. (Jonnesco). Sie liegen an ähnlicher Stelle, wie der Rec. sub 1), haben aber mit der Vena mes. inf. gar nichts zu thun. Sie sind wie alle anderen Taschen ausser der erstgenannten, Verlöthungsfalten, und zwar zwischen Duodenum ascendens und Mesocolon descendens. Hierzu kommt noch 6) Rec. parajejunalis. Derselbe ist auch neu. Er kann sich nur da vorfinden, wo das Anfangsstück des Jejunum auf kürzere oder längere Strecke mit der hinteren Bauchwand verlöthet ist. Seine Eingangsöffnung findet sich da, wo der Darm frei wird und führt in eine Tasche, welche an der rechten Seite des verlötheten Jejunumstückes in die Höhe geht. Er ist sehr selten und ist der Raum, welcher die Herniae retroperit. dextrae aufnimmt.

Lockwood und Rolleston (44) behandeln die Coecalgegend. Ihre

¹⁾ Warum schreibt der Autor ohne erkennbare Ursache bald Caecum, bald Coecum?

Arbeit zeichnet sich durch einige Skizzen aus, welche die immerhin etwas unbequem zu beschreibenden Verhältnisse vortrefflich illustrieren. Sie legen im ganzen grösseren Nachdruck auf die Bauchfellfalten, als auf die durch sie erzeugten Taschen. Leider vermehren sie die Synonymik wieder um einige Namen. Brösikes *R. ilio-coecalis* anter. wird *Fossa ileo-colica* genannt; sie ist von oben her gedeckt durch die *Plica iliocolica*. Der *R. ileo-appendicularis* heisst *Fossa ileocoecalis*. Er ist gedeckt von der *Plica ileo-coecalis* (Luschka), (*Plica ileo-coec. sup.* Wald., *Plica ileo-appendic. Jonneseo*). Der *R. retrocoecalis* wird mit dem Namen *Fossa subcoecalis* bezeichnet. Die Autoren beschreiben ferner die Varietäten des Mesenterium proc. verm., welches das eine Mal kaum entwickelt, ein anderes Mal länger als gewöhnlich ist, ein drittes Mal den Wurmfortsatz fest an das unterliegende Mesenterium heftet. Auch die Lage dieses Darmteils wird behandelt, und zwar werden folgende Lagen als normal bezeichnet: 1. Nach links aufwärts in der Richtung nach der Milz zu. 2. Auf dem Beckenrand oder in's kleine Becken herabhängend. 3. An der rechten Seite des Coecum und Colon aufsteigend. 4. Ebenso aber frei über beide hinziehend. 5. Frei unter dem Coecum.

Grasers (45) Arbeit kann hier wohl übergangen werden, da sie für die Anatomie über eine Zusammenstellung des Bekannten in Lehrbuchform nicht hinausgeht.

Die *Regio obturatoria* gehört zwar zum Becken, doch schliesse ich des Zusammenhangs wegen die Arbeit von Picqué und Poirier (46), welche sich mit deren Anatomie in Bezug auf die *Hernia obturatoria* beschäftigt, hier schon an. Obgleich die Verfasser mehr als hundert Präparationen vornahmen, kommt doch im ganzen nur wenig Neues zum Vorschein, was nicht zu verwundern ist, da eben die Verhältnisse bereits gut bekannt sind. Der Hauptwert der Darstellung ist der, dass sie eine sehr vollständige ist und durch gute Abbildungen erläutert wird. Es sei aus ihr das Folgende herausgehoben: Der *Canalis obturatorius* enthält das Bündel der Nerven und Gefässe, sowie einen Fettpfropf, ersteres im hinteren, letzterer im vorderen Umfang der querovalen Eingangsöffnung des Kanals gelegen. Im Gefässbündel liegt zu oberst der Nerv, in der Mitte die Arterie und unten die Vene. Die erwähnte Eingangsöffnung hat einen Querdurchmesser von 15–20 mm, eine Höhe von 8–10 mm. Der Kanal selbst ist gekrümmt; er steigt in der hinteren Hälfte schief abwärts, in der vorderen läuft er fast horizontal. Die Ausgangsöffnung ist mehr schlitzförmig und um vieles kleiner, als die Eingangsöffnung, 2 cm lang und $\frac{1}{2}$ cm hoch. Bei Frauen sind alle Dimensionen meist grösser als beim Mann, doch ist die Variabilität bedeutend. Der erwähnte Fettpfropf hängt

innig mit dem Retroperitonealfett und dem Bauchfell selbst zusammen, welches die Innenfläche des Regio obturatoria bedeckt, und wenn man an dem Pfropf zieht, dann kann man sehen, wie die glatte Peritonealfläche eine grubchenförmige Einsenkung erfährt. Die Verfasser sprechen deshalb die zweifellos richtige Vermutung aus, dass bei Fettschwund das Bauchfell in die Bruchpforte hineingezogen werden kann. Der M. obturator externus endlich entspringt mit drei deutlich gesonderten Portionen von der oberen Umrandung des Foramen obturatorium, von der Membran und von der unteren Umrandung. Austretende Hernien erscheinen deshalb nicht immer sogleich an der Oberfläche, sondern gehen zuweilen erst eine Strecke unter dem Muskel hin, um dann erst durch eine Spalte derselben hervorzukommen.

Man pflegt sich meist damit zu begnügen, dass man sagt: Die Gefässe und Nerven an der Rückwand des Bauches sind in lockeres Bindegewebe eingeschlossen. Anderson und Makins (47) wiederholen dies nachdrücklich und belehren uns dahin, dass dieses lockere Gewebe auch den Verzweigungen der Bauchaorta folge. Wir erfahren, dass zwischen dem Arterienzweig und der Scheide ein Lymphspalt vorhanden ist und die beiden Autoren sagen, dass die Capsula adiposa der Niere nicht anderes sei, als die Umhüllung der Nierenarterie, welche sich über die Drüse hin fortsetze. Durch den Hiatus aorticus gelangt das lockere Bindegewebe in die Brusthöhle und beginnt dort sein Spiel von neuem.

Becken. Die Untersuchung von Disse (49) über die Lage der Harnblase bezieht sich sowohl auf deren Stand beim Erwachsenen, wie auch im heranwachsenden Kinde. Sein Material bestand in Durchschnitten, den der Litteratur zugänglichen, kritisch ausgewählten Abbildungen und sorgfältigen Messungen an geöffneten Leichen. Ein Hauptgewicht legt der Autor auf die der Abhandlung beigegebenen lebensgrossen Abbildungen von Median-schnitten des Beckens, welche das noch nicht sehr reichliche litterarische Untersuchungsmaterial in erwünschter Weise vermehren.

Der eigentliche Fixpunkt der Blase ist in deren Ausgang zu suchen, wo sie fest mit den das Becken verschliessenden Fascien verbunden ist. Doch ist dieser Punkt nicht absolut fest, sondern steht um so höher, je mehr das Rectum gefüllt ist und umgekehrt, niemals aber steigt die innere Harnröhrenmündung beim Manne höher auf, als bis zur Grenze des unteren und mittleren Drittels der Beckenhöhle. Bei Weibern steht sie wegen Fehlens der Prostata überhaupt tiefer, ungefähr in der Conjugata des Beckenausganges. Der Blasenscheitel überragt den Beckeneingang bei Weibern unter normalen Verhältnissen nicht, bei Männern nur, wenn das

gefüllte Organ eiförmig mit vertical gestellter grösster Achse ist; es ist dies eine Angabe, welche beträchtlich von der der meisten Handbücher abweicht.

Wichtig sind auch ferner die Beobachtungen über das Verhalten der Blase bei der Zusammenziehung. Ihre hintere Wand erleidet dabei eine Einknickung, da der vom Peritoneum unbedeckt gelassene Teil mit Rectum resp. Vagina in Verbindung bleibt, der von demselben bedeckte Teil sich der Vorderwand anlegt. Der Medianschnitt des Lumens bekommt dadurch eine Yförmige Gestalt. Eine geleerte Blase in erschlafftem Zustand zeigt einen dellenförmigen Eindruck der oberen Fläche, und gerade diesen Zustand bekommt man gewöhnlich bei Operationen an den Lebenden zu sehen.

Bei Neugeborenen zeigt sich kein Unterschied nach den Geschlechtern. Die innere Harnröhrenmündung steht sehr hoch, in der Conjugata des Beckeneinganges, eine Thatsache, welche ebenfalls weniger bekannt ist, als sie es verdient. Die sich platt kontrahierende Blase liegt in der vorderen Bauchwand. Die vom Erwachsenen erwähnte Knickung der hinteren Wand unterbleibt wegen Mangel der Ausbildung des Teiles vom Sphincter int., der im Blasengrunde liegt, er bildet sich erst nach der Geburt aus. Die innere Harnröhrenmündung senkt sich nun von der Geburt bis zum Anfang des vierten Lebensjahres schnell, dann langsamer bis zum Anfang des neunten. Nun bleibt sie bis zur Pubertät stehen und fällt endlich wieder langsam bis zur Vollendung des Wachstums.

Der Mechanismus der Blasensenkung ist so, dass bei Knaben der Beckenausgang von der Conjugata abrückt und die Blase mechanisch mitzieht, während das Peritoneum stehen bleibt und sich daher scheinbar auf der Blase verschiebt. Bei neugeborenen Mädchen liegt die Blasenwand vor dem Cervix uteri. Sie gleitet dann abwärts und kommt jetzt erst mit der Vagina in Berührung.

Den Schluss der Arbeit bilden Bemerkungen über das Wachstum der Beckenhöhle.

II. TEIL

ENTWICKELUNGSGESCHICHTE.

REDAKTION: R. BONNET.

THE NEW YORK PUBLIC LIBRARY

ASTOR LENOX AND TILDEN FOUNDATIONS

I.

Allgemeines, Lehrbücher, Atlanten etc.

Von

R. Bonnet, Giessen.

1. Bonnet, R., Grundriss der Entwicklungsgeschichte der Haussäugetiere. Mit 201 Abbildungen im Texte. Berlin, Paul Parey, 1891, 8^o.
2. Chievitz, J. H., Fosterets Udvikling frenestillet for medicinske Studerende. Med. 177. For største Delen originale Afbildinger. Kjobenhavn. P. G. Philipsen's Forlag, 1891, 8^o.
3. Dexter, S., The Somites and Coelome in the Chik. With 4 Figures. Anat. Anz., Jahrg. VI, 1891 No. 9 und 10, p. 384—289.
4. Fleischmann, A. Embryologische Untersuchungen H. 2. A., Die Stammesgeschichte der Nagetiere. B. Die Umkehr der Keimblätter. Mit 3 Tafeln. Wiesbaden. C. W. Kreidel, 1891.
5. Gaudry, A., Die Vorfahren der Säugetiere in Europa. Aus dem Französischen übersetzt von W. Marshall. Leipzig 1891, J. J. Weber, 222 p. mit 40 Abbild.
6. Hæckel, E., Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen. Keimes- und Stammes-Geschichte. Mit 20 Tafeln, 440 Holzschnitten und 52 genetischen Tabellen. 4. umgearbeitete und vermehrte Auflage, 2 Bände, 8^o. Leipzig, W. Engelmann, 1891.
7. His, W., Zur Frage der Längsverwachsung des Wirbeltierleibes. Verh. der anatom. Gesellsch., 1891.
8. His, W., Offene Fragen der pathologischen Embryologie. Internationale Beiträge zur wissensch. Medizin (Festschrift für R. Virchow). Bd. 1, 17 p., 1 Taf., 1891.
9. Hochstetter, F., Über die Bildung der inneren Nasengänge oder primitiven Choanen. 9 Abbild. Verhandl. der anat. Gesellsch. auf der 5. Vers., 1891, p. 145—151.
10. Houssay, F., La métamérie de l'endoderme et de septième circulatoire primitif dans la région postbranchiale du corps des vertébrés. Comptes rendus de l'académie des sciences. Paris 1891, Tome CXX S. 959—961.
11. Houssay, F., Etudes d'embryologie sur les vertébrés VI. Les fentes branchiales auditive, hyomondibulaire, spiraculaire et les somites mésoblastiques qui leur correspondent chez l'Axolotl avec 3 planches. Bulletin scientifique de la France et de Belgique, Tome XXIII, 1891.

12. Houssay, F., Etudes d'embryologie sur les vertébrés. Bullet. scientifique de la France et de la Belgique. Paris 1891, Tome XXIII, p. 55—97, Avec 3 planches.
13. Keibel, F., Über die Entwicklungsgeschichte des Schweins. Anat. Anzeiger, Jahrg. VI, No. 7, p. 186—192, 1891.
14. Kollmann, J., Die neuesten Forschungen über den Aufbau des Wirbeltierkörpers. Korrespondenzblatt für Schweizer Ärzte, Jahrg. XXI, 2 St., 1891.
15. Korschelt, E. und Heider, K., Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Spezieller Teil, H. 2, mit 315 Abbildungen im Text. Jena, G. Fischer, 1891, p. 309—908.
16. Laguerre, E., Sur le développement du mesenchyme et du pronéphros chez les Sélaciens (Acanthias) Comptes rendus de la société de biologie. Serie IX, Tome III, 1891, Nr. 37, p. 861—863.
17. Marshall, A. Milnes, Über Rekapitulationen in der Embryologie. Rede gehalten bei der Eröffnung der biologischen Sektion der British Association zu Leeds. Naturwissenschaftliche Rundschau, Jahrg. VI, No. 1—4, 1891.
18. Mehnert, E., Gastrulation und Keimblattbildung der Emys lutaria. I. Teil einer Entwicklungsgeschichte der Emys lutaria taurica. 5 Tafeln. Abdruck aus den Morpholog. Arbeiten, herausgegeben von Dr. G. Schwalbe, Bd. I, H. 3. Jena, G. Fischer, 1891.
19. Minot, Charles Sedgwick, Differentiation of the primitive Segments in Vertebrates Abstract. Proceedings of the American Association for the Advancement of Science for the 33 Meeting held at Indianapolis. Indiana, Salem, 1891, p. 343.
20. Mitrophanow, J. P., Bildung der Keimblätter bei Vertebraten. Sitzungsberichte der biologischen Sektion der Warschauer Gesellschaft der Naturforscher, 1891, Nr. 8. (Russisch.)
21. Mitsukuri, K., On the Paired origin of the Mesoblast in Vertebrata. With 1 Fig. Anat. Anzeiger, Jahrg. VI, 1891, No. 7, p. 198—201.
22. Oppel, A., Vergleichung des Entwicklungsgrades der Organe zu verschiedenen Entwicklungszeiten bei den Wirbeltieren. Jena, G. Fischer, 1891.
23. Perenyi, J., Die Entstehung des Mesoderms. Mit 2 Tafeln. Vorgelegt der Akademie in der Sitzung vom 21. Okt. 1891. Mathemat.-naturwissensch. Ber. aus Ungarn, Bd. VIII, p. 272—278, 1891.
24. Prennant, A., Elements d'Embryologie de l'homme et des Vértébrés. Livre premier. Embryogénie. 229 Figures dans le texte et 4 planches en couleurs. Paris, G. Steinheil, 1891, 8°.
25. Schwalbe, G., Entwicklung der Kiemenbogen und Kiemenanhänge, besonders mit Rücksicht auf die Entwicklung des äusseren Ohres. Deutsche med. Wochenschrift, Jahrg. XVII, 1891, No. 5, und Anat. Anzeiger, Jahrg. VI, No. 2, p. 43, 1891.
26. Schwink, F., Über die Entwicklung des mittleren Keimblattes und der Chorda dorsalis der Amphibien. Morph. Jahrb. und München. A. Buchholz, 1891, 54 p. mit 2 Tafeln.
27. Selenka, E., Studien zur Entwicklungsgeschichte der Tiere. V. Heft, 1. Hälfte. Wiesbaden, C. W. Kreidel, 1891.
28. Virchow, H., Der Dottersack des Huhnes. Mit 5 Taf. Internat. Beiträge zur wissenschaftl. Med., Bd. I, p. 223—353, 1891.
29. White, W. Hale, A. Theory to explain the Evolution of warm-blooded Vertebrates. The Journal of Anatomy and Physiology. Vol. XXV, New Series Vol. V, 1891, Part. III, p. 374—385.

Da eine strikte Einteilung des entwicklungsgeschichtlichen Stoffes in ähnlicher Weise wie bei einem anatomischen Referate in getrennte alljährlich zu referierende Kapitel insoferne Schwierigkeiten bietet, als da-

durch manches von weiteren und allgemeineren Gesichtspunkten aus Zusammengehörige auseinandergerissen, manches schon von einem Referenten Besprochene von einem anderen wiederholt werden müsste, haben wir von der gewöhnlichen Art der Verteilung an unsere Herrn Mitarbeiter und einem alljährlich erscheinenden vollständigen Litteraturnachweise absehen zu dürfen geglaubt. Denn nur so erhalten wir volle Freiheit, um in zusammenfassenden Aufsätzen mit vollständiger und genauer Litteraturangabe die einem gewissen Abschluss entgegengeführten Fragen unserem Leserkreis vorführen und denselben über die wesentlichen Fortschritte der Entwicklungslehre in übersichtlicher und anregender Weise auf dem Laufenden erhalten zu können.

Um auch dem in Embryologicis weniger Orientierten die Basis zum richtigen Verständnis dieser Essays zu ermöglichen, scheint uns ein einleitender, nur mit wenigen Strichen entworfenen Überblick

Über den gegenwärtigen Stand der Entwicklungsgeschichte unumgänglich notwendig.

Trotz vielseitig an uns herantretender Versuchung müssen wir uns, um dem Inhalt der kritischen Referate nicht vorzugreifen, zunächst nur auf eine im grossen und ganzen rein objektive Darstellung beschränken und uns damit dem Vorwurfe orientierter Fachgenossen aussetzen, Altbekanntes und vielfach schon in mustergiltiger Weise Dargestelltes hier nur flüchtig zu wiederholen.

An den Kopf dieser einleitenden Skizze stellten wir die einschlägige allgemeine Fragen behandelnde Litteratur des Jahres 1891, deren Inhalt von Fall zu Fall näher gewürdigt werden wird. —

Wir gehen, die einzelnen entwicklungsgeschichtlichen Angaben des Vaters der Naturgeschichte, Aristoteles, und die ältere Periode des Mittelalters, sowie der folgenden Zeit mit ihren zum Teil ebenso unfruchtbaren als unerquicklichen Spekulationen und Kontroversen überspringend, von dem Manne aus, der durch die Begründung der Keimblattlehre anfangs der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts von besonderer Bedeutung für die moderne Embryologie wurde, von Kaspar Friedrich Wolff (1759). Seine Lehre, dass die Organe und Systeme der höheren Tiere in letzter Instanz aus einer einfachen blattförmigen Anlage des Embryo hervorgehen, wurde dann von Pander 1817 und K. E. v. Bär 1828—1837 im einzelnen wie im ganzen erweitert und vertieft. Durch eine Reihe glänzender Entdeckungen, von denen nur an die Auffindung des längst gesuchten Eierstockseies der Säuger, die Entdeckung der Chorda dorsalis und Wiederentdeckung der Keimblase der Säugetiere, die

Sicherstellung der Bildung des Amnions und der serösen Hülle erinnert sei, schuf K. E. v. Bär den ebenso grossartig angelegten als wohlgefesteten Unterbau, auf welchem das rasch emporstrebende und umfangreiche Gebäude der heutigen Entwicklungslehre sicher ruht. Durch Berücksichtigung aller Wirbeltierklassen bei seinen Untersuchungen wurde v. Bär gleichzeitig der Begründer der vergleichenden Embryologie und zeigte durch die allgemeinen an seine Beobachtungen geknüpften, durch weiten Blick und Genialität der Betrachtung ausgezeichneten Reflexionen der embryologischen Forschung, ihre Ziele und Aufgaben.

H. Rathke und W. Bischoff haben dann, ersterer in Bezug auf Wirbellose, sowie Fische, Schildkröten, Schlangen und Krokodile, letzterer in seinen bahnbrechenden Arbeiten über die Entwicklung des Kaninchens, des Hundes, des Rehes und Meerschweinchens, eine Menge hochwichtiger Beiträge namentlich für die Entwicklung der Organe und Eihäute, sowie für die Lehre von der Zeugung geliefert.

Die Ende der dreissiger Jahre durch Schleiden und Schwann begründete Zellentheorie stellte die Entwicklungsgeschichte vor eine neue Aufgabe, nämlich die, nachzuweisen, dass die Keimblätter und ihre Abkömmlinge in letzter Linie durch Teilung und histologische Differenzierung von der Eizelle abstammen, eine Aufgabe, die selbstverständlich nur mit Zuhilfenahme verbesserter Methoden und Instrumente erfolgreich in Angriff genommen werden konnte. Vor allem musste der längere Zeit strittige Zellenwert des Eies festgestellt und damit auch der einzig mögliche Ausgangspunkt zu erfolgreicher Untersuchung gegeben werden.

Die bis zur Entdeckung des Eierstockseies der Säugetiere durch v. Bär herrschende Meinung, dass die Graaf'schen Follikel die Eier der Säugetiere seien, führte selbstverständlich zu einer Menge irriger Auffassungen bezüglich des Ovulations- und Befruchtungsprozesses und schuf eine klaffende Lücke zwischen der Morphologie der Säugetiereier und der Eier der übrigen Tiere. Erst durch v. Bärs Entdeckung des Eierstockseies der Säugetiere und des Menschen und die umfassenden, vergleichenden Untersuchungen R. Wagners, des Entdeckers des Keimbläschens und Keimfleckes konnte die Lücke überbrückt und eine richtigere Auffassung angebahnt werden. Es dauerte aber noch eine geraume Zeit, bis endlich nach lebhaften Kontroversen der Zellenwert des Eies namentlich durch Leuckart, Kölliker, Gegenbaur, Häckel, van Beneden, Balfour u. a. festgestellt und damit erwiesen wurde, dass auch die dotterreichen Eier der Vögel, Fische, Amphibien und Reptilien ursprünglich mit den Eiern vieler Wirbelloser und der Säugetiere gleichwertig und lediglich durch die in wechselnder Menge geschehene Dotteransamm-

lung behufs Ernährung des ausserhalb des mütterlichen Organismus sich entwickelnden Embryos umgewandelte kolossale Zellen seien.

Es wurde dann zuerst von Reichert am Vogelei der das Keimbläschen einschliessende und allein sich furchende und den Embryo aufbauende Bildungsdotter von dem nur zur Ernährung des Keimes dienenden Nahrungsdotter unterschieden und später durch van Beneden auch als Proto- und Deutoplasma des Eies bezeichnet.

Selbstverständlich musste nun auch der schon von Swammerdam am Froschei gesehene und an demselben Objekte 1824 von Prevost und Dumas wieder beschriebene, aber erst von K. E. v. Bär richtig als wirkliche Zerklüftung und nicht als oberflächliche Furchenbildung aufgefasste „Furchungsprozess“ auf's Neue und gründlicher als bisher geschehen war, studiert werden. Das Ergebnis dieser Studien war die Erkenntnis der weiten Verbreitung der „Eifurchung“ im Tierreiche, die zuerst Kolliker als eine Art Zellteilung betrachtete, während Remak dotterarme und sich ganz furchende oder holoblastische und dotterreiche sich nur teilweise furchende oder meroblastische Eier unterschied. Bischoff und Reichert verfolgten dann die Umwandlung der Produkte des Furchungsprozesses, der Furchungskugeln, in die Zellen der Keimblätter und Organe, während Kolliker und Reichert die bisher angenommene freie Zellbildung aus einem Cytoblasteme im Sinne Schwanns zurückwiesen und alle, die Embryonen aufbauenden, Zellen von der „ersten Furchungskugel“ oder Stammzelle, wie sie Häckel neuestens passend nannte, und somit in letzter Linie von der Eizelle ableiteten, eine Lehre, die durch Remaks ausgedehnte Untersuchungen bestätigt und erweitert zum Grundpfeiler unserer heutigen Anschauungen von der Entwicklung der Gewebe oder von der Histogenie wurde.

Der alte Streit, ob das Keimbläschen des Eies bestehen bleibe und sich bei der Furchung teile, oder, ob die Eizelle nach Verlust desselben erst wieder durch die Befruchtung einen Kern erhalte, wurde nach mannigfachen Verwechslungen erst in der neuesten Zeit durch O. Hertwig und Bütschli geklärt. Indem ersterer Keimbläschen, Eikern und „Furchungskern“ als prinzipielle, ungleichwertige Bildungen unterscheiden und die vielfach verwechselten Reife- und Befruchtungserscheinungen des Eies auseinanderhalten lehrte, bahnte er, nachdem Bütschli zuerst die Veränderungen des Keimbläschens mit der Bildung der schon 1848 durch F. Müller und Lovén entdeckten „Polzellen“¹⁾ oder „Richtungskörperchen“ in Be-

1) „Polzellen“ in neuester Zeit genannt, weil sie am Keimpole des Eies ausgestossen werden, an dem nach der Befruchtung die erste Furchung einschneidet, daher auch der frühere Name „Richtungskörperchen“.

ziehung gebracht hatte, eine neue Periode in der Lehre von der Befruchtung an. Durch seinen Nachweis, dass der „Eikern“ keine Neubildung, sondern der nach Ausstossung der Richtungskörper noch übrigbleibende Rest des Keimbläschens ist und dass wie alle Zellen von der Eizelle, so auch alle Zellkerne tierischer Organismen vom Kerne des Eies in ununterbrochener Reihenfolge abstammen, konnte O. Hertwig den alten Satz Harveys: *Omne vivum ex ovo* und Virchows: *Omnis cellula e cellula* erweitern durch den Zusatz *Omnis nucleus e nucleo*. So wurde, nachdem Kölliker die im Jahre 1690 von Leuwenhoek entdeckten und vielfach als Parasiten gedeuteten „Samentierchen“ die Spermatosomen, welche wir heute als einwimperige Geisselzellen auffassen, als die allein wirk-samen Bestandteile des Samens erkannt hatte, der Boden für weitere Untersuchungen über die Befruchtungsvorgänge geebnet, über deren fundamentele und weite Ausblicke eröffnende Resultate einer unserer Herrn Mitarbeiter in diesem Hefte referieren wird. —

Zur Keimblattlehre zurückkehrend, will ich nachholen, dass Remak nicht unwesentlich von der v. Bär'schen Keimblättertheorie abwich. v. Bär unterschied die von Pander als seröses und Schleimblatt bezeichneten beiden primären Keimblätter als animales und vegetatives und lässt sich später jedes derselben in zwei sekundäre Schichten spalten. Es teilt sich nach ihm das animale Blatt in Haut- und Fleischschicht, das vegetative in Schleim- und Gefässschicht. Der ursprünglich nur aus den zwei primären Keimblättern bestehende Keim baut sich also schliesslich aus den vier sekundären Keimschichten auf, welche die Organe und Gewebe liefern.

Remak dagegen leitet das zwischen den beiden primären Keimblättern entstehende mittlere Keimblatt einzig und allein durch Abspaltung vom unteren ab und bezeichnet die so gebildeten drei Schichten von oben nach unten als sensorielles, motorisch-germinatives und trophisches Keimblatt. Erst dadurch, dass sich dann das Mittelblatt in seinen Seitenteilen, den „Seitenplatten“ abermals durch eine Spalte — die Anlage der Brust- und Bauchhöhle — in ein oberes Haut- und unteres Darmfaserblatt zerlegt, entstehen die vier sekundären Keimblätter v. Bär's.

Das Schleimblatt oder unterste der vier Keimblätter liefert nach Remak nur das Epithel und die Drüsenzellen des Darmes und seiner Anhangsorgane. Aus dem obersten, dem Hautsinnesblatt, gehen die Epithelien der Epidermis der Sinnesorgane und das Nervensystem hervor. Die beiden mittleren Blätter liefern die Stützsubstanzen und das Blut, das Muskelgewebe und die Harn-Geschlechtsdrüsen.

An dieser Remak'schen Theorie über die Entstehung und die histologische Bedeutung der Keimblätter wurde im wesentlichen bis in die

neueste Zeit festgehalten, obgleich über die Frage, ob das mittlere Keimblatt nur aus dem unteren oder nur aus dem oberen oder aus beiden zugleich hervorginge, allmählich eine ebenso umfangreiche als widersprechende Litteratur entstand, durch welche das an den vorwiegend in dieser Richtung untersuchten höheren Wirbeltieren schwierig zu lösende Problem mehr und mehr verwirrt wurde.

In diesen Zustand höchst unerquicklicher Verworrenheit konnte Klarheit nur dadurch gebracht werden, dass man an Stelle der rein deskriptiven embryologischen Methode ausgedehntere und zielbewusstere vergleichend embryologische Untersuchungen vornahm.

Während schon vor etwa 50 Jahren eine beträchtliche und vielfach wohl gesichtete Fülle wichtiger Thatsachen aus der Entwicklungsgeschichte der höheren Wirbeltiere vorlag, war die Entwicklungsgeschichte der Wirbellosen noch kaum in Angriff genommen worden. Köllikers Entwicklungsgeschichte der Kephelopoden (1844) war die erste umfassendere Arbeit aus diesem vernachlässigten Gebiete, welche die Keimesgeschichte einer wirbellosen Tierform eingehend und zusammenhängend von Anfang bis zum Ende der Entwicklung behandelte. Ende der vierziger und anfangs der fünfziger Jahre wurde dann zwar die Entwicklung verschiedener Klassen der Wirbellosen durch Johannes Müller und eine nicht unbedeutende Anzahl anderer Forscher untersucht. Der fundamentale Nachweis aber, dass im gesamten Tierreiche, mit Ausschluss der nur aus einer einzigen Zelle bestehenden Urtiere oder Protozoen, zwei primäre Keimblätter die Grundlage für den vielzelligen Tierkörper aller Metazoen oder Darmtiere liefern, und damit die Ausdehnung der Keimblattlehre auch auf die Wirbellosen, gelang erst verhältnismässig spät. Zwar hatte schon 1849 der scharfsinnige Huxley bei den Medusen ein Aussen- und Innenblatt unterschieden und ersteres mit dem serösen, letzteres mit dem Schleimblatt v. Bär's als gleichwertig aufgefasst. Nicht viel später wurden die Bezeichnungen Ektoderm und Entoderm für die beiden primären, Mesoderm für das sekundäre mittlere Keimblatt durch Allmann eingeführt. Aber erst in den sechziger Jahren gelang der Nachweis für die Richtigkeit der Homologie der primären Keimblätter im Tierreiche dem russischen Zoologen Kowalewsky, der durch eine Reihe vorzüglicher Arbeiten über die Entwicklungsgeschichte vieler Wirbelloser zeigte, dass sich nach vollendeter Furchung auch bei diesen Tieren eine einschichtige Zellenblase bildet, deren Wand sich dann an einem Pole einstülpt. So wird ein von zwei Keimblättern begrenzter Doppelbecher gebildet, dessen Höhle durch eine Öffnung mit der Aussenwelt kommuniziert. Dieses schon früher von Rusconi und Remak bei Amphibien, von Gegenbaur beim Pfeilwurm

und von M. Schultze bei *Petromyzon* beschriebene Entwicklungsstadium gelang es Kowalewsky in vielen Tierstämmen aufzufinden.

Das durch Kowalewsky's Untersuchungen gelieferte Material benützte H \ddot{a} ckel unter morphologischer Vergleichung bisher vielfach zusammenhangsloser Thatsachen zur Aufstellung seiner Gastr \ddot{a} atheorie. Fussend auf der Anatomie und Entwicklung der Spongien verglich er den bl \ddot{a} tterigen Bau der Embryonen auf einer gewissen Stufe der Entwicklung mit dem der C \ddot{o} lenteraten und versuchte zu zeigen, dass in der Entwicklung der verschiedenen Tierklassen von den Spongien bis zu den S \ddot{a} ugetieren und dem Menschen hinauf eine typische aus einem doppelrandigen Becher bestehende Keimform, die Gastrula, Darm- oder Becherlarve auftrete, deren beide Bl \ddot{a} tter bei den verschiedenen Embryonen untereinander vergleichbar und homolog sind. In einfachster und urspr \ddot{u} nglichster Form bildet die H \ddot{o} hle der Gastrula den Urdarm, das Archenteron oder besser das C \ddot{o} lenteron, da er im Laufe der Entwicklung nicht nur die Grundlage des Darmrohres, sondern auch andere Organe, namentlich wie sp \ddot{a} ter gezeigt werden soll, die Leibesh \ddot{o} hle liefert. Durch die an der Einst \ddot{u} lpungsstelle befindliche \ddot{O} ffnung, den Urmund oder das Prostoma kommuniziert der Urdarm mit der Aussenwelt. Bei den Embryonen der h \ddot{o} heren Wirbeltiere ist aber der Urdarm nur ein ganz verg \ddot{a} ngliches Gebilde, das sich im Laufe der weiteren Entwicklung schliesst und wieder verschwindet. Der sp \ddot{a} tere bleibende Mund und After, sowie der gr \ddot{o} sste Teil des Darmes dagegen sind neue und viel sp \ddot{a} ter auftretende Bildungen.

Es ist begreiflich, dass durch Ablagerung von reichlichem Dottermaterial im Ei die Furchung und damit auch ihr typisches Produkt, die aus einer einschichtigen Zellwand bestehende Keimblase oder Blastula, welche schon v. B \ddot{a} r andeutungsweise als die gemeinschaftliche Urform, aus der sich die Tiere entwickeln, bezeichnet hatte, wesentlichen Modifikationen unterliegen muss. Selbstverst \ddot{a} ndlich kann dann auch die geschilderte typische Urform der Gastrula so bedeutend abge \ddot{a} ndert werden, dass der ganze Einst \ddot{u} lpungsprozess kaum mehr erkenntlich wird. So wurde H \ddot{a} ckel dazu gef \ddot{u} hrt, je nach dem Grade und der Art der Ab \ddot{a} nderung verschiedene Formen der Gastrula zu unterscheiden. Das weitverbreitete Auftreten der Gastrula in der Entwicklung der Tiere deutete H \ddot{a} ckel als erbliche Wiederholung einer uralten gemeinsamen Stammform der Metazo \ddot{o} en, der hypothetischen Gastr \ddot{a} a oder des Urdarmtieres. Gleichzeitig mit H \ddot{a} ckel stellte in England Ray Lankester eine ganz \ddot{a} hnliche Theorie auf.

Der Nachweis ob und in welcher Art auch bei der Entwicklung der Wirbeltiere die Bildung einer Gastrula oder die „Gastrulation“ sich

vollzieht, ist freilich weder von H \ddot{a} ckel noch von Ray Lankester versucht worden. Trotz lebhaften Widerspruches, den die Gastr \ddot{a} theorie anf \ddot{a} nglich hervorrief und zum Teil noch hervorruft, ist die Gastrulationsfrage durch eine stets wachsende Zahl der t \ddot{u} chtigsten Forscher in Angriff genommen worden und darf zur Zeit im wesentlichen wohl als gel \ddot{o} st betrachtet werden. Die endgiltige Beseitigung der in dieser Angelegenheit noch schwebenden Unklarheiten und Kontroversen bildet mit Recht eine der wichtigsten und beliebtesten Aufgaben der modernen Embryologie, n \ddot{u} msomehr, als das Gastrulastadium des Keimes den Ausgangspunkt f \ddot{u} r eine richtige Auffassung des aus ihm hervorgehenden Mittelblattes und der wichtigsten Primitivorgane bildet.

Die Gastrulationstheorie wurde aber f \ddot{u} r die Keimblattlehre auch insofern von einschneidender Bedeutung, als sie zeigte, dass die beiden prim \ddot{a} ren Keimbl \ddot{a} tter der Wirbellosen und Wirbeltiere nicht wie bisher angenommen durch Spaltung, sondern durch Einst \ddot{u} lpung einer einfachen Zellschichte entstehen, dass dieselben, weil nach ein und demselben Prinzip bei allen Metazo \ddot{o} en ausgebildet, einander vergleichbar und homolog sind und die beiden Uorgane des tierischen K \ddot{o} rpers, die Aussenschichte oder das Ektoderm und die Innenschichte oder das Entoderm¹⁾ darstellen, und ferner nachwies, dass der urspr \ddot{u} ngliche Darm aller Tiere durch Einst \ddot{u} lpung entsteht.

W \ddot{a} hrend H \ddot{a} ckel in Bezug auf die vielumstrittene Herkunft des inzwischen eingehender untersuchten mittleren Keimblattes auf dem B \ddot{a} rnschen Standpunkt stehen blieb, war die ganze Mesoblastfrage durch die 1868 von His aufgestellte „Parablasttheorie“ noch mehr verwirrt worden. Ausgehend von seinen Untersuchungen an meroblastischen Eiern, namentlich dem f \ddot{u} r die L \ddot{o} sung dieser Frage recht ungeeigneten Eie des Huhnes, unterschied His zwei v \ddot{o} llig getrennte und ungleichwertige Keimanlagen, welche zusammen den Embryo aufbauen, n \ddot{a} mlich einen Hauptkeim oder Archiblast und einen Nebenkeim oder Parablast.

Die Zellen des Hauptkeimes werden erst nach der Befruchtung durch die Furchungszellen geliefert, sind somit Produkte beider Eltern, deren Eigenschaften sie auf den Embryo \ddot{u} bertragen. Der Archiblast liefert nur das Nervengewebe, das Muskelgewebe, das Epithel- und Dr \ddot{u} sengewebe. Der Nebenkeim dagegen entstammt nicht, wie bisher allgemein angenommen war, den Furchungszellen sondern angeblichen „Zellen“ des weissen Dotters,

¹⁾ Neben der Bezeichnung Ektoderm, Entoderm und Mesoderm sind auch noch, freilich nicht immer als ganz gleichwertig angewendete Bezeichnungen, Ektoblast, Mesoblast und Ento- oder Hypoblast gebr \ddot{a} uchlich.

die in letzter Instanz Zellen des mütterlichen Organismus, nämlich Leukocyten sind, welche noch vor der Befruchtung des Eies angeblich durch aktive Wanderung in das Eierstocksei gelangen, um dann als „Dotterzellen“ nach der Befruchtung und Furchung in den Keim einzuwandern und in demselben die Bindesubstanzen, das Blut und die Blutgefässe sowie die sogenannten Blut- und Lymphdrüsen zu bilden. Der Parablast und alle aus ihm hervorgehenden Gewebe sind somit eine „rein mütterliche Mitgift“ des Keimes.

Wie zu erwarten war stiess diese ebenso neue wie überraschende Lehre auf energischen und dauernden Widerspruch von Kölliker, Häckel, Rabl u. a. und wurde, trotzdem ihr manche thatsächliche aber unrichtig gedeutete Beobachtung zu Grunde lag, und trotz eifriger und geschickter Verteidigung seitens ihres Autors in der ursprünglichen Fassung beseitigt. Namentlich durch Kölliker und H. Virchow (23) wurde die vermeintliche Zellnatur der weissen Dotterelemente als irrig erwiesen. Ausserdem wurde von den Zoologen der naheliegende Einwand erhoben, dass ja auch bei den aus dotterlosen holoblastischen Eiern sich entwickelnden Typen z. B. beim Amphioxus und bei den höheren Säugetieren alle angeblich aus dem Parablast hervorgehenden Gewebe sich bilden, ohne dass eine Spur von Parablast hierzu nötig ist. So sah sich denn auch His angesichts dieser Einwände genötigt in neuester Zeit die Beteiligung des weissen Dotters an der Bildung des Embryo weniger wie früher zu betonen und legt jetzt das Hauptgewicht auf das Hervorgehen der „parablastischen Gewebe“ aus einem besonderen ursprünglich ausserhalb des Embryo gelegenen Primitivorgane, von dem aus sie nach wie vor in den Körper einwachsen sollen.

Obgleich nun anerkannt werden muss, dass sich die ersten Blutgefässe, wie dies His zuerst zeigte, ausserhalb des Embryo anlegen, so kann doch eine Bildung von Bindegewebe durch einwachsende Gefässe oder durch aus denselben ausgewanderte Zellen auch in dieser neuen Fassung der Parablastlehre mit den thatsächlichen Verhältnissen nicht in Einklang gebracht werden.

In Bezug auf eine einheitliche Entstehung der „parablastischen Gewebe“ aus einem räumlich gesonderten Nebenkeim schlossen sich zwar Rauber, Waldeyer und Kollmann an His an, leiten aber im Gegensatz zu His die Zellen des „Parablastes“ von den Furchungszellen ab und retten damit wieder die Einheit des Keimes. Unter sich aber huldigen alle drei Autoren in Bezug auf verschiedene Fragen wieder verschiedenen Meinungen.

In jüngster Zeit haben Kolliker, von Wyjhe, Rabl, Rückert, Ziegler und Bonnet bei verschiedenen Wirbeltierembryonen bewiesen, dass die embryonale Bindesubstanz in ihrem ersten Auftreten durchaus nicht an einen bestimmten Ort oder an das Einwachsen der Gefäße in den Embryo gebunden ist, sondern vielmehr an den verschiedensten Gegenden im Embryo selbst entsteht. Ferner zeigte Bonnet, dass bei Wiederkäuerembryonen die Bindesubstanz schon vor den von der ersten Zeit ihrer Anlage an noch längere Zeit gänzlich zellenleeren, somit auch keine Wanderzellen enthaltenden Gefäßen vorhanden ist. Die Bindesubstanz kann also auch nicht durch aus den Gefäßen ausgewanderte Wanderzellen gebildet werden, sondern entsteht selbständig und unabhängig vom Gefäßsystem und zeitlich vielfach vor demselben. Die Parablastlehre besitzt also auch in ihrer neuen reformierten Form keine Existenzberechtigung — beseitigt freilich ist sie damit noch keineswegs! Denn während sie die meisten Forscher als endgiltig abgethan betrachten, wechselt sie bei anderen nach jedem ihr versetzten tödlichen Stoss, sich zäh an gewisse zur Zeit noch nicht völlig aufgeklärte Befunde namentlich das Vorhandensein von Kernen und Zellen im Nahrungsdotter in Entwicklung begriffener meroblastischer Eier, anklammernd, proteusartig und in steter Accomodation an neue ihr scheinbar dienliche Befunde begriffen, ihre Gestalt und erscheint gegenwärtig in ebenso vielen mehr oder minder verschiedenen Fassungen, als wir gerade Anhänger derselben zählen. Eine gute Zusammenstellung sämtlicher zur Stunde vorhandener Parablastlehren findet sich am Schlusse von Mehnert's (18) gehaltvoller Arbeit und in der Embryogénie von Prennant (24). Eine definitive Klärung der Parablastfrage wird durch Rückerts und Oppels wichtige Entdeckung, dass die „Parablastkerne“ der mesoblastischen Eier zum Teil auf eingedrungene Spermatozoen zurückzuführen sind, in Aussicht gestellt und hoffen wir in Bälde die Parablastfrage nach ihrem gegenwärtigen Stande eingehend besprechen zu können. —

Den im Mittelblatt auftretenden und zur Anlage der Leibeshöhle, des Cöloms oder der Pleuroperitonealhöhle, führenden Spaltraum hatte man bisher meist mit anderen in der Bindesubstanz auftretenden Spalten verglichen und ihn als Lymphraum aufgefasst.

Eine wesentliche Änderung in der Auffassung dieser Spalte und des mittleren Keimblattes überhaupt bedeutet die Cölomtheorie der Brüder Hertwig, die an die Vorarbeiten von Kowalewsky an Wirbellosen und dem so wichtig gewordenen Lanzettfischchen, dem *Amphioxus lanceolatus*, anknüpfend mit Huxley, Lankester und Balfour die Bildung der Leibeshöhle aufs neue untersuchten. Sie kamen dabei zu dem Resultat,

dass bei der Mehrzahl der Metazoen sich die Leibeshöhle nicht durch Spaltung in einem ursprünglich soliden Keimblatt, sondern durch Divertikelbildung des Innenblattes in Gestalt von paarigen Taschen vom Urmund aus bilde. Die innere Lamelle der zweiblätterigen Cölomtasche legt sich als Visceralblatt dem Entoblast, die äussere als Parietalblatt dem Ektoblast an. Dadurch entsteht nach innen die zweiblätterige Darm-, nach aussen die zweiblätterige Leibeswand, beide getrennt durch die Leibeshöhle oder das Cölom, welches sich erst viel später bei den höheren Wirbeltieren durch die Entwicklung des Zwerchfelles in Brust- und Bauchhöhle scheidet.

Auch der Begriff „Keimblatt“ wurde von den Brüdern Hertwig schärfer, als bisher gefasst und darunter eine Lage epithelartig angeordneter Zellen, welche zur Oberflächenbegrenzung des Körpers verwendet werden, verstanden. Nach Ablauf der Furchung finden wir nur ein Keimblatt, die epitheliale einschichtige Keimblase, aus der die übrigen Keimblätter auf dem Wege der Ein- und Ausstülpungen, aber nicht, wie früher gelehrt wurde, durch Spaltungen hervorgehen.

Das innere Keimblatt oder der Entoblast bildet sich durch die Gastrulation (siehe den betreffenden Aufsatz), die beiden Lamellen des Mittelblattes oder Mesoblasts entstehen gleichzeitig mit der Bildung der Leibeshöhle durch die Ausstülpung paariger Divertikel, der beiden Leibesäcke, aus dem Urdarm und wachsen dann zwischen die beiden primären Keimblätter, den Ekto- und Entoblast ein. Tiere, welche sich nur aus zwei Keimblättern entwickeln und nur eine durch Einstülpung entstandene Höhle, den Urdarm besitzen, sind die Cölenteraten und die, einer echten Leibeshöhle entbehrenden Pseudocölrier; Tiere dagegen mit vier Keimblättern, einem sekundären Darm — der Urdarm kann sich ja, wie schon oben bemerkt, grossenteils oder ganz zurückbilden und es entwickelt sich statt seiner ein neuer bleibender Darm — und einer aus dem Urdarm durch Ausstülpung entstandenen Leibeshöhle heissen Enterocölrier. Schizocölrier endlich sind die Tiere, deren Leibeshöhle als ein einfacher Spaltraum zwischen Darm und Körperwand entsteht. Wenn es auch zur Stunde sehr fraglich erscheint, ob diese Einteilung und namentlich der strikte Gegensatz zwischen Enterocölriern und Schizocölriern, sowie es von den Brüdern Hertwig betont wird, aufrecht zu erhalten ist, und ob die höheren Wirbeltiere, bei denen die Cölombildung in sehr abweichender und noch näher zu untersuchender Weise sich vollzieht, schlechtweg zu den Enterocölriern zu stellen sind, so muss doch die Richtigkeit der Theorie für die niederen Wirbeltiere und die grosse Anregung, welche sie nach vielen Richtungen hin gab, voll und ganz anerkannt werden.

Neben dem durch Einstülpung der Darmwand gebildeten epithelialen Teile des Mittelblattes unterscheiden die Brüder Hertwig aus den primitiven Keimblättern ausgeschaltete Zellen als Mesenchymzellen, welche die zwischen den epithelialen Keimblatteilen befindlichen Lücken und Spalten ausfüllend ein Zwischengewebe, das Mesenchym, bilden, aus welchem in der Folge die Binde-substanzen und das Blut, ausserdem aber auch Epithelien, sowie glatte und quergestreifte Muskeln hervorgehen.

Nach der Hertwig'schen, auf den ersten Blick an die Parablastlehre erinnernden, aber von ihr gänzlich verschiedenen Auffassung, deren Berechtigung durch Befunde an niederen Wirbeltieren gestützt wird, ist demnach das Mittelblatt eine zusammengesetzte Bildung. Denn dasselbe besteht nach ihnen: 1. aus den epithelialen durch Ausstülpung der Urdarmwand gebildeten Cölomtaschen, und 2. aus dem durch Zellausschaltung aus den epithelialen Lamellen des Keimes gelieferten Mesenchym. Da aber auch das Mesenchym, wie sich bei den höheren Wirbeltieren erweisen lässt, nachträglich wieder Epithel (das Epithel des als Spalte sich anlegenden Cöloms, der Geschlechtsdrüsen etc.) liefert und da bei diesen Tieren an Stelle epithelialer Cölomtaschen sich bei der ersten Mesoblastbildung nur ganz vereinzelte oder reihenweise angeordnete Mesenchymzellen finden können, so wird der strikte Gegensatz von einem epithelialen „Mesoblast“ und bindegewebigem Mesenchym im Hertwig'schen Sinne wieder vollständig verwischt. Es sah sich deshalb Bonnet durch seine Studien an Säugetieren veranlasst, den Mesenchymbegriff im Gegensatz zu den epithelialen primären Keimschichten zwar beizubehalten, aber unter demselben im Gegensatze zu dessen Autoren nur eine Art Übergangsgewebe zu sehen, das in seiner Entstehung keineswegs an einen bestimmten Ort gebunden mit Ausnahme des Nervengewebes alle übrigen Gewebe zu produzieren vermag. Das ganze zwischen den primären Keimblättern gelegene und als Mittelblatt bezeichnete Zellenmaterial ist ferner weder bezüglich seiner Herkunft noch bezüglich seines histologischen Aufbaues eine von Anfang an einheitliche, sondern eine den beiden primären Keimblättern entstammende sekundäre Bildung. Es schlug deshalb Bonnet, nachdem schon früher Kleinenberg auf die gegensätzliche Stellung des Mittelblattes den primären Blättern gegenüber bei den Cölenteraten hingewiesen hatte, vor, dasselbe als mit den primären Keimblättern ungleichwertig und nur im topographischen Sinne als „Mittelblatt“ zu betrachten, bis die Durchführung der Gastrulationstheorie auch an den höheren Tieren volle Klarheit in die Deutung dieser verwickelten Verhältnisse bringen wird. Diese Klärung steht, nachdem wir durch die bahnbrechenden Arbeiten v. Kupffers über die Gastrulation

der Meroblastier sowie durch die nicht minder wichtigen Studien van Benedens und Rabls die einzelnen im Mittelblatt zu unterscheidenden Teile (Kopffortsatz, Primitivstreifen, Chorda, Mesoblastflügel) in logischer Weise nach ihrer morphologischen Bedeutung auseinander zu halten gelernt haben, in erfreulicher Weise bevor. — Während die Keimblätter der Tiere bisher als Primitivorgane im histologischen Sinne aufgefasst worden waren, betraut mit der Produktion besonderer jedem Keimblatte eigentümlicher Gewebe, fassten Götte, v. Kolliker, Hertwigs und Bonnet auf Grund ihrer Untersuchungen an den verschiedensten Repräsentanten der Wirbeltiere die Keimblätter nur als morphologische Primitivorgane auf. Denn nach den oben angedeuteten Erfahrungen beteiligen sich ja die beiden primitiven Keimblätter am Aufbau des Mittelblattes, das seinerseits wieder mit alleiniger Ausnahme des Nervensystems, die verschiedensten Gewebe (Bindesubstanzen, Muskeln, Epithel, Blut) zu liefern vermag.

Wir verlassen damit die summarische Schilderung des gegenwärtigen Standes der Keimblattlehre, in welcher die etwas ins Wanken gekommene früher unbestrittene Gleichwertigkeit des Mittelblattes mit den beiden primären Keimblättern noch weiterer Berücksichtigung bedarf, und wenden uns zu einer anderen bisher im Interesse einer zusammenhängenden Darstellung einstweilen nur flüchtig gestreiften aber noch nicht genügend gewürdigten anderen Frage der Entwicklungslehre.

Mit der wachsenden Ausdehnung vergleichend embryologischer Studien konnte die auffallende Ähnlichkeit junger den verschiedensten Tierklassen entstammender Embryonalformen untereinander nicht mehr übersehen werden. Es erhellt auch schon aus den eben gemachten Angaben über die allmählichen Wandlungen in der Keimblattlehre das mehrfache Bestreben, neben dem kritischen Vergleich gewisser gesetzmässig wiederkehrender Entwicklungsstadien auch die dieselben bedingenden Ursachen näher ins Auge zu fassen. Schon Oken, Treviranus und Meckel hatten ferner die Ähnlichkeit zwischen gewissen Embryonalformen verschiedener Tiere und gewissen ausgebildeten niederer stehenden Tiergruppen erkannt. Der ältere Agassiz hatte beim Vergleich der embryonalen Entwicklungsstadien gewisser Fische mit fossilen Formen die merkwürdige Ähnlichkeit zwischen beiden betont und als einer der ersten auf den Parallelismus in der Form der Embryonen mit fertigen fossilen Typen hingewiesen. Man lernte allmählich einsehen, dass die individuellen Entwicklungsformen höherer Tiere vorübergehend bleibende und fertige Formen niederer Tiere durchlaufen. Hatte doch schon K. E. v. Bär 1828 die Bedeutung dieser Erscheinung kritisch behandelt und die individuelle Entwicklung der

Organismen zurückgeführt auf den Grad der Ausbildung und den Typus der Organisation.

Aber erst die Darwin'sche Theorie, welche die Umwandlung und Neubildung organischer Formen nach dem Prinzip der natürlichen Auslese bedingt durch den Kampf ums Dasein behauptete, erschütterte das Fundament der bislang giltigen Lehre von der Konstanz der Arten. Der schon 1809 von Lamarck gewagte Versuch der Begründung einer natürlichen Schöpfungsgeschichte und Descendenzlehre, nach welcher die sämtlichen Tier- und Pflanzenarten auf natürlichem Wege aus früheren von ihnen verschiedenen Arten durch Anpassung an wechselnde neue Lebensbedingungen — vor allem durch Übung und Gewohnheit — und durch Vererbung der so erworbenen Eigenschaften auf ihre Nachkommen entstanden zu denken sind, fand nicht die verdiente Beachtung. Erst Darwins Lehre richtete gestützt auf ein neues umfangreiches Beweismaterial die Blicke auf die sich gleichsam unter unseren Augen vollziehenden Abänderungen und die durch Variieren neu entstehenden organischen Formen. Damit musste sich aber das lebhafteste Interesse der Frage nicht nur nach dem verwandtschaftlichen Zusammenhang der heutigen Organismen untereinander sondern auch nach ihren Beziehungen zu den fossilen Formen zuwenden und so zu den heftigen Kämpfen führen, deren Entscheidung zu Gunsten der Descendenzlehre fiel, wenn auch über die bei dem nun allseitig anerkannten Umwandlungsprozess wirksamen Ursachen sowie bezüglich der Frage nach dem mono- oder polyphyletischen Ursprung der Organismenreihen eine Einigung der Anschauungen bis zur Stunde noch nicht erzielt werden konnte.

Im Anschlusse an Ch. Darwin formulierte dann F. Müller die äusserst fruchtbare These, dass die Entwicklungsgeschichte des Individuums eine abgekürzte und vielfach gefälschte — besser, wie wir heute sagen, abgeänderte — Wiederholung der Stammesgeschichte sei.

Durch die Erkenntnis, dass die Ähnlichkeit junger Embryonen verschiedener Tierklassen auf verwandtschaftliche Beziehungen derselben untereinander hinweisen, gewann die Embryologie insofern sich ihre Ergebnisse alsbald auch zur Kontrolle der Richtigkeit der üblichen Klassifikation und zur Kritik der näheren oder entfernteren verwandtschaftlichen Beziehungen der Organismen untereinander anwenden liessen, eine nicht unwesentliche, wenn gleich mit Vorsicht zu verwertende Bedeutung für die Systematik.

E. Hæckel betrachtete dann zuerst in seiner „generellen Morphologie“ Mitte der sechziger Jahre die Entwicklungsgeschichte des Individuums oder die Ontogenie und die Entwicklungsgeschichte

der Tierstämme oder die Phylogenie als zwei koordinierte und gleichberechtigte Hauptzweige der Entwicklungslehre und suchte die bis dahin noch wenig untersuchten Erscheinungen der Vererbung und Anpassung als die Ursachen aller organischen Entwicklung nachzuweisen und ihre mannigfachen Wirkungen in seinem „biogenetischen Grundgesetz“ zum Ausdruck zu bringen. Dieses Gesetz lautet: Die Ontogenie ist ein abgekürzter und vielfach abgeänderter Auszug der Phylogenie; Anpassung und Vererbung sind die bedingenden Ursachen für die Entwicklung organischer Individuen.

Über die vielumstrittene Gasträatheorie haben wir schon oben berichtet und deren Bedeutung in Kürze gewürdigt. In der ersten Auflage seiner *Anthropogenie* übertrug Hæckel 1874, Schulter an Schulter mit Huxley, C. Vogt, G. Jäger, H. Rolle und Darwin selbst, die neuen durch die Descendenzlehre gegebenen Gesichtspunkte mit rücksichtsloser Konsequenz auch auf den Menschen, sein Verwandtschaftsverhältnis zur Tierwelt und seine Stellung zum Naturganzen, zeigte die in der Entwicklung des menschlichen Embryo auffallenden Erscheinungen in einem neuen Lichte und verstieg sich dabei zu dem noch sehr verfrühten Entwürfe der Ahnenreihe des Menschen.

Fussend auf der „Fälschungstheorie“ F. Müllers unterschied Hæckel in der Ontogenie zweierlei verschiedene Vorgänge, palingenetische und cenogenetische. Zur Palingenese oder Auszugsentwicklung rechnet er alle die Erscheinungen in der Keimesgeschichte, die auf dem Wege der Vererbung wiederholt unmittelbar als getreuer Auszug der entsprechenden Stammesgeschichte betrachtet werden können, während alle jene, die nicht direkt auf entsprechende palingenetische Vorgänge bezogen werden können, als cenogenetisch aufzufassen, nämlich als Fälschungen oder besser als Abänderungen der Palingenese zu beurteilen sind.

Bei der damaligen Lückenhaftigkeit des thatsächlichen Materiales und der Kühnheit vieler Hypothesen mussten in der Hæckel'schen Lehre selbstverständlich zahlreiche Irrtümer mit unterlaufen, welche den Gegnern einer natürlichen Entwicklungslehre willkommene Blößen boten und auch bei den Fachgenossen anfänglich entweder heftigen Widerspruch oder bedenkliches Kopfschütteln veranlassten.

Fleissige Forscher der folgenden Jahrzehnte haben angeregt durch diese Kontroversen und ausgerüstet mit wesentlich verbesserten Untersuchungsmethoden viele der ursprünglich klaffenden Lücken überbrückt, manchen Irrtum beseitigt, manchen Zweifel geklärt und im ganzen unseren Gesichtskreis wesentlich erweitert. So wurde auch dem Verfasser der *Anthropogenie* das Material geliefert, um die soeben erschienene, nach

Umfang, Inhalt, Abbildungen und Tabellen wesentlich vermehrte und nach Ausmerzung mancher Fehler und Missdeutungen vielfach verbesserte 4. Auflage dieses weltbekannten Buches dem gegenwärtigen Standpunkte der Entwicklungslehre anzupassen (28). Dass der Kern, die bekannten philosophischen Ansichten Häckels, auch in der neuen Hülle in allen Punkten von prinzipieller Bedeutung trotz mannigfacher Wandlungen im einzelnen ebenso wie die Art der Darstellung und die mitunter, namentlich in Bezug auf die zwischen His, Hensen und Hæckel bestehenden Gegensätze, mehr als leidenschaftliche Polemik sich nicht wesentlich geändert haben, braucht für den Orientierten wohl kaum betont zu werden. Dass bei der Aufstellung morphologischer Verwandtschaftsverhältnisse die stete Berücksichtigung der zwischen Ontogenie und Phylogenie herrschenden Wechselbeziehungen wesentliche Dienste leistet, die durch die sorgfältige gleichzeitige Würdigung der Ergebnisse der vergleichenden Anatomie und Paläontologie ihre volle Tragweite erhalten, unterliegt heute wohl kaum einem Zweifel mehr. Aber auch wenn man die Thatssachen der Anpassung und Vererbung anerkennt und zugiebt, dass die Keimesgeschichte eine abgekürzte und vielfach abgeänderte Wiederholung der Stammesgeschichte sei, so ist doch damit eine Erklärung für diese Rekapitulation und den in ihr wirksamen Kausalnexus noch keineswegs in der befriedigenden, um nicht zu sagen infalliblen Weise, wie sie Hæckel beliebt, als gegeben zu betrachten. Auch noch von anderen Gesichtspunkten aus ist von verschiedenen Autoren berechtigter Widerspruch gegen die allgemeine Giltigkeit des biogenetischen Gesetzes erhoben worden. Es ist zweifellos richtig, dass das Gezeugte dem Erzeuger ähnlich ist, dass jedes Individuum während seiner Entwicklung wieder seinen eigenen Stammbaum erklettern muss, aber jedes thut dies wieder in einer ganz besonderen, für dasselbe charakteristischen und von Individuen anderer Klassen, Ordnungen, Arten verschiedener Weise mit Einhaltung ganz bestimmter und mit Überspringung anderer Zweige und wir sind einstweilen noch ziemlich im Unklaren, warum gewisse somatische Ähnlichkeiten vererbt werden, andere nicht. Wenn wir auch vermuten können, warum gewisse Embryonalstadien der Wirbeltiere und des Menschen z. B. um mit Hæckel zu reden, die Morula, Blastula, Gastrula, Cölomula, Chordula (Chordalarve) Neurula etc. mit besonderer Zähigkeit wiederholt werden müssen, weil ohne ihre Rekapitulation überhaupt die Erreichung des Wirbeltiertypus unmöglich erscheint, so bleibt doch unklar, warum daneben auch andere unwichtige Embryonalformen vielfach ebenso zäh eingehalten werden, warum daneben so beträchtliche Abweichungen und Abänderungen eintreten und die Notwendigkeit weiterer Erklärungen durch

fortgesetzte und ausgedehntere Untersuchungen wird damit nicht bei Seite geschafft, dass wir allmählig einsehen lernen, dass zeitliche und örtliche Verschiebungen im Auftreten der Organe (Heterochronieen und Heterotopien), sowie „ontogenetische Retardationen und Accelerationen“ konstatiert werden können, und dass im allgemeinen der Weg vom Ei bis zum Ausschlüpfen, respektive bis zur Geburt, bei den jüngsten Descendenten ein immer kürzer und geraderer wird. Jede solche Erkenntnis fordert doch wieder die ursächliche Begründung der beobachteten Thatsachen.

Auch Neuerwerbungen, wie sie uns beispielsweise in gewissen Embryonalanhängen, dem Amnion, der Allantois, dem Feder- oder Haarkleid, dem Sägeapparat etc. bei höheren Wirbeltieren entgegentreten, erschweren die unbeschränkte Anwendung des biogenetischen Gesetzes, nach welchem die Ontogenie eine Rekapitulation der Phylogenie sein soll, und zwingen zu eingehender Umschau, wo und wann die ersten Spuren solcher Neuerwerbungen, von denen wir ja bei den älteren Vorfahren noch gar nichts finden, auftreten, und welche Ursachen sie veranlasst haben. Dazu kommt noch das Auftreten von vorübergehenden Zuständen in der Ontogenie, die bei den Vorfahren gar niemals in funktionierender Weise vorhanden gewesen sein können, z. B. eine vorübergehend solide, durch Epithelwucherungen verstopfte Speiseröhre, durch Epidermispfröpfe verstopfte Nasenlöcher, verwachsene Augenlider, eine nicht mit dem Darm kommunizierende blindsackförmige Mundhöhle und eine ebensolche Afteranlage, getrennte doppelte Herzanlagen u. A. m. Das alles zeigt uns, dass die Ontogenie durchaus kein so treues Abbild der Phylogenie darbietet, wie vielfach angenommen wird. Mit der Existenz dieser Befunde, die selbstverständlich als cenogenetisch zu deuten sind, ergibt sich aber auch die Notwendigkeit ihrer scharfen Unterscheidung von palingenetischen Prozessen, die bei dem Versuche phylogenetischer Verwertung der ontogenetischen Thatsachen von grösster Bedeutung wird, wenn sich nicht, wie erst kürzlich sehr richtig durch Gegenbaur betont wurde, Irrwege dadurch eröffnen sollen, dass nicht genügend als solche gewürdigte cenogenetische Befunde zur Konstruktion erfundener Organismen führen, die in Wahrheit niemals vorhanden gewesen sein können.

Bei der Menge noch nicht genügend unterschiedener und in Bezug auf ihren ursächlichen Zusammenhang noch wenig gekannter Erscheinungen in der Ontogenese sind statt der zur Zeit vielfach beliebten, bequemen, aber gefährlichen Schlagwörter, die wir freilich vorderhand zur Verständigung nicht entbehren können, mühsame Untersuchungen über die in der Palingenese und Cenogenese wirksamen Ursachen ganz be-

sonders zu begrüßen, umsomehr, als dieselben einen Teil der mannigfachen Einwände, welche anfänglich gegen die Lehre von der Cenogenese z. B. von v. Kolliker, His u. A. erhoben worden sind, zu beseitigen und mannigfache Aufklärungen zu bringen versprechen. Haben wir ja doch schon eine ganze Reihe wichtiger Einflüsse, welche die Entwicklung modifizieren können, vor allem den Einfluss des anwachsenden oder schwindenden Nahrungsdotters, der intrauterinen Ernährung des Eies u. A. m. In ihrer Wirkung auf die Furchung, Gastrulation und die erste Ausbildung der Körperform und der Eihäute kennen gelernt und erfahren, dass scheinbar ganz unvermittelt dastehende Entwicklungstypen gewisser, oft nahe verwandter Tiere durch kaum merkliche und nur in ihrer Gesamtheit richtig zu deutende Übergänge lückenlos mit einander verbunden und bei vollständigem Überblick leicht auseinander ableitbar sind.

Wir müssen für diesmal der Versuchung, näher auf die angedeuteten Gesichtspunkte einzugehen, verzichten, und weisen nur darauf hin, dass die Rede von Marshal (17) die ebenso mühsame als dankenswerte Arbeit von Oppel (22) und auch teilweise die wertvolle Abhandlung von Mehnert (18) in mehr oder minder eingehender Weise sich mit der Aufgabe einer Analyse der in der Ontogenese auftretenden Erscheinungen beschäftigen, die wir in Bälde einer zusammenfassenden Betrachtung zu unterziehen beabsichtigen.

Im Gegensatz zu Häckel und der stattlichen Zahl seiner bedingten und unbedingten Anhänger leugnen vor allem His und Götte jeden Zusammenhang zwischen Phylogenie und Ontogenie, verwerfen trotz scheinbarer Konzessionen die Darwin'sche Descendenztheorie und bestreiten mit Weismann, Galton u. A. die Vererbung im individuellen Leben erworbener Eigenschaften, eine Frage, die auch von Kolliker, Pflüger, Ziegler u. A. in neuester Zeit kritisch ventilirt und im verneinenden Sinne beantwortet worden ist. Wenn auch eine einheitliche Definition „erworbener Eigenschaften“ bis zur Stunde überhaupt noch nicht gegeben werden konnte und infolge davon in der ganzen Angelegenheit in vieler Hinsicht grosse Unklarheit herrscht, so darf doch die Hypothese der Vererbung von Verstümmelungen, für welche Häckel früher mit vielen anderen als für etwas Selbstverständliches eintrat, nach den Untersuchungen von His, Weisman, Bonnet u. A. als widerlegt betrachtet werden, wenngleich die Tageslitteratur noch von kritiklos zusammengestellten, angeblichen Beispielen für deren Richtigkeit wimmelt.

Unter sich zwar in den wichtigsten prinzipiellen Fragen ganz entgegengesetzter Ansicht glaubten His und Götte durch ihre an zahlreiche und wertvolle Detailbeobachtungen geknüpften Reflexionen und Schlüsse

allgemeiner Art die Gesetze der Formbildung entschleiert und die Entwicklungslehre auf eine neue Basis gestellt zu haben.

His sieht in seinem verhältnismässig einfachen „Wachstumsgesetz“ das einzig wesentliche der ersten Entwicklung. Er sucht das Wachstum als eine Funktion von Raum und Zeit mathematisch zu berechnen und so zu einer physiologischen Erklärung der Formbildung aus mechanischen Ursachen zu kommen.

Wiewohl die meisten Morphologen der Neuzeit stellt sich also His als Ziel eine mechanische Erklärung der Entwicklungsgeschichte des Individuums und sucht dasselbe auf physiologischem Wege durch Aufstellung eines allgemeinen Grundgesetzes, des Wachstums, zu erreichen, aber im Gegensatze zu den meisten neueren Autoren mit prinzipiellem Ausschluss der Phylogenie und gänzlichen Ignorierung vergleichend anatomischer und vergleichend embryologischer Gesichtspunkte.

Bezüglich der Thatsache, dass das Wachstum als nächstes formgestaltendes Prinzip die ganze individuelle Entwicklung beherrscht, kann man His unbedingt zustimmen. Schon C. E. v. Bär hat die Entwicklungsgeschichte des Individuums als die Geschichte der wachsenden Individualität in jeder Beziehung aufgefasst. Dagegen stellt uns die Frage, wie denn das Wachstum zu der unendlichen Mannigfaltigkeit der organischen Formen führe, sofort zu His in Gegensatz. Denn während fast alle neueren Morphologen die Phylogenie zur Erklärung der historischen Entstehung der verschiedenen Embryonalformen herbeiziehen und selbe durch die freilich noch keineswegs befriedigend erkannten Wechselbeziehungen von Vererbung und Anpassung zu erklären versuchen, hält His einen solchen „weiten Umweg“ für unnötig, versucht die Ontogenie aus sich selbst heraus zu erklären und bedient sich dazu eines zwar leicht beschaffbaren, aber stark cenogenetisch abgeänderten und, wie sich gezeigt hat, keineswegs günstigen Objektes, der Keimscheibe des bebrüteten Hühnereies. Er vergleicht dieselbe mit einer ungleich wachsenden elastischen Platte und führt die ersten fundamentalen Gliederungen des Keimes in Blätter auf Spaltungsprozesse infolge ungleicher Spannung, die Ausbildung von Stamm, Kopf und Gliedmassen, sowie die Gliederung des Gehirnes und der Sinnesorgane, des Herzens, der Baueingeweide auf Faltenbildung zurück, ohne zu berücksichtigen, welche bedeutende Rolle bei diesen Vorgängen auch das Dickenwachstum, z. B. gleich bei der ersten Anlage des Embryonalschildes spielt, und dass ganze Reihen von Organen sich von vorneherein beim einen Tier solid, beim andern als Falten anlegen. Über die eigentliche Grundursache der seiner Meinung nach zur Ausbildung des Wirbeltierkörpers führenden Faltenbildung aber, über die Wachs-

utums- und Vermehrungsvorgänge an den Zellen und die sie bedingenden Ursachen schweigt His. Der Grund der komplizierten Faltenbildungen und damit die eigentliche Ursache der Formbildung wird uns somit auch von His nicht enträtselt. Auf die Morphologie der Keimungsvorgänge, die bei der gegenwärtigen Auffassung der Entwicklungslehre als einer historischen Wissenschaft nur durch die Descendenzlehre und ihre Hilfswissenschaften verständlicher wird, wirft die His'sche Theorie ebensowenig Licht, wie sie ein Verständnis der rudimentären Organe ermöglicht. Denn keinem Menschen wird es einfallen, mit His die rudimentären Organe — um nur beim Menschen zu bleiben — z. B. die Hypophyse, die Zirbel, den Wurmfortsatz, die Ohrmuschel, die Nabelblase, die Plica falciformis des Auges etc. als embryologische Residuen zu betrachten, „den Abfällen vergleichbar, welche beim Zuschneiden eines Kleides auch bei der sparsamsten Verwendung des Stoffes sich nicht völlig vermeiden lassen“ (1), während uns die Phylogenie dieselben nicht nur beim Menschen, sondern in der gesamten Wirbeltiergruppe in klarer Weise als verkümmerte oder früher oder später rückgebildete Reste alter bei den Vorfahren noch funktionierender Körperteile kennen lehrt. Gerade die Stammesgeschichte der rudimentären Organe, der sich mit Recht das besondere Interesse der Morphologen zugewendet hat, liefert die Stichprobe auf die Richtigkeit der Descendenzlehre und die Berechtigung der Anwendung der Phylogenie zur Aufklärung der Ontogenie.

Die seltsame Meinung über die Bedeutung der rudimentären Organe wird verständlich, wenn wir berücksichtigen, dass sich His zur Darlegung seines Wachstumsgesetzes überhaupt zum Teil recht grober Vergleiche bedient. So sollen die Extremitäten der Wirbeltiere den vier Ecken eines Briefes ähnlich durch die Kreuzung von vier den Körper umgebenden Falten entstehen; die Bildung der speziellen Form des Gehirnes und Rückenmarkes wird an einem geschlitzten und gebogenen Gummischlauch demonstriert, die Entwicklung des Vogelschnabels aus dem ursprünglich breiten Stirnnasenfortsatz wird auf die mächtige Entwicklung der Vogelaugen zurückgeführt, ein Gedanke, den ein flüchtiger Blick auf den Schnabel eines Pelikanes, Storches, der Löffelgans etc. sofort als irrig erwiesen muss, umsomehr als die Grösse des Auges schon bei den Vorfahren der Vögel, bei den Reptilien, auffällt und die Entwicklung des Schnabels von ganz anderen Momenten als der Entwicklung der Augen abhängt.

Jede Übertragung der His'schen Theorie auf andere Objekte, als das Hühnerei, vor allem auf holoblastische Eier stösst auf die grössten Schwierigkeiten und His selbst hat es vermieden, die Richtigkeit und allgemeine Giltigkeit seiner Lehre durch Untersuchungen über die Keim-

blattbildung z. B. junger Säugetierkeime oder am ebenfalls holoblastischen Ei des Amphioxus zu prüfen.

Das was His erstrebt, ist eigentlich, wie H \ddot{a} ckel richtig betonte, ein Teil der Physiologie des Wachstums, und es bleibt ihm das Verdienst, zuerst die Physiologie der Keimung ernstlich in Angriff genommen zu haben, die zweifellos noch wichtige Resultate in Aussicht stellt. Die Morphologie der Keimung aber, deren Verstandnis nur durch Ber \ddot{u} cksichtigung der Phylogenie, wenn auch nicht in vollem Umfange gegeben, so doch wesentlich erleichtert werden kann, hat His nicht erkl \ddot{a} rt.

Die His'sche Lehre hat denn auch in der von ihrem Autor gefassten Weise keine Schule gemacht, wohl aber von Forschern der verschiedensten Richtung wie v. K \ddot{o} lliker, H \ddot{a} ckel, Rabl u. A. berechtigten Widerspruch erfahren. Dagegen hat sie die Aufmerksamkeit auf die vernachl \ddot{a} ssigten mechanischen Vorg \ddot{a} nge bei der Entwicklung und die sie bedingenden gesetzm \ddot{a} ssigen Zellenwucherungen gerichtet und nach dieser Seite hin viele und fruchtbare Anregung gegeben. In seinen zahlreichen Arbeiten hat His eine Menge wertvoller Angaben und Funde in der Organogenese niedergelegt. Durch die Einf \ddot{u} hrung der rekonstruktiven Modellierung von in Serienschnitte zerlegten Embryonen hat er ferner ein wichtiges durch Born, Strasser u. A. weiter ausgebildetes Hilfs- und Lehrmittel der Embryologie geschaffen.

Dem unerm \ddot{u} dlichen Fleisse, mit welchem His in neuerer Zeit das schwer zu beschaffende und seltene Material junger menschlicher Embryonen gesammelt, verarbeitet und in seinem grossen Atlas niedergelegt hat, verdankt die Embryologie des Menschen eine bedeutende und wertvolle F \ddot{o} rderung.

Auch die umfangreiche und sehr schwer verst \ddot{a} ndlich geschriebene Monographie G \ddot{o} ttes \ddot{u} ber die Entwicklung der Unke bietet uns zwar eine reiche Fundgrube sorgf \ddot{a} ltig beschriebenen und durch prachtvolle Abbildungen illustrierten Materiales, leidet aber bez \ddot{u} glich der allgemeinen in ihr enthaltenen Gesichtspunkte und Reflexionen an dem Umstande, dass G \ddot{o} tte die durch die Untersuchung eines einzigen auf einer mittleren Organisationsstufe stehenden und noch obendrein teilweise stark r \ddot{u} ckgebildeten Wirbeltiers erhaltenen Resultate als die einzig wahre Grundlage f \ddot{u} r jede morphologische Betrachtung der Wirbeltiere ansieht und sich unter zum Teil sehr anspruchsvoller Kritik der Leistungen eines C. E. v. B \ddot{a} r und anderer um die Entwicklungslehre hochverdienter Autoren zur Aufstellung eines h \ddot{o} chst unklar und orakelhaft formulierten „Formgesetzes“ versteigt. Von den zu den gegenw \ddot{a} rtig giltigen und wohlbegr \ddot{u} ndeten Anschauungen im Gegensatze stehenden Thesen G \ddot{o} ttes f \ddot{u} hren wir nur

an, dass er das fertige bisher doch wohl mit Recht allseitig als lebendige Zelle betrachtete Ei als unorganisierte tote Masse auffasst. Die histologisch ausgebildeten Zellen sind ihm in vielen Fällen keine direkten Nachkommen der Embryonalzellen, sondern Neubildungen; „die Teilung des lebenden Tieres ist eine Lebenserscheinung, die des Eies dagegen ist ein nicht lebendiger Entwicklungsvorgang“ (sic!). Die Massenzunahme junger Keime — an jedem Amniotenkeim leicht zu konstatieren — wird geleugnet und alle Formveränderungen werden auf Massenverschiebungen zurückgeführt u. s. f. Ein Teil der von Götte zur Stütze seiner Anschauungen angeführten Gründe ist nicht zwingend, ein anderer leicht zu widerlegen, wieder andere sind direkt unverständlich. So erklärt sich leicht die vielseitige Opposition gegen die Götte'schen Dogmen, deren Annahme eher einen Rückschritt als einen Fortschritt bedeutet hätte. Dass Götte dagegen in einem fundamentalen Punkte das Richtige getroffen hat in dem Satze, „dass die Keimblätter weder für die Organe noch für die Gewebe eine besondere einheitliche Bedeutung haben“, ist schon bei der Schilderung des gegenwärtigen Standes der Keimblattlehre erwähnt worden.

Im Gegensatze zu der Darwinistischen Auffassung, welche die Lehre von der natürlichen Züchtung auf die Wechselwirkung von Vererbung und Anpassung und auf den Kampf um's Dasein stützt, und als wirksame Faktoren bei der Formbildung der Organismen betrachtet, befindet sich auch v. Kölliker. Obgleich selbst Anhänger einer Descendenzlehre, welche die höheren Organismen von einfacheren aber aus inneren Ursachen und in sprunghafter Entwicklung ableitet, hält derselbe doch die Darwin'sche Lehre für ungenügend zur Erklärung der Umbildung weiterer Formen in höhere und erklärt die „Entwicklungsgesetze“ noch für völlig unbekannt. Die Formulierung der entwicklungsgeschichtlichen Aufgaben und Ziele lautet denn auch bei dem Nestor der Anatomen wesentlich resignierter, als bei den zuletzt angeführten Autoren. Es „wird die Aufgabe der exakten Naturforschung darauf beschränkt, aus der Summe der richtig und getreu beobachteten Thatsachen das Allgemeine von dem Besonderen, das Wesentliche von dem Unwesentlichen zu sondern, und den Versuch zu machen, eine gewisse Anzahl allgemeiner Sätze und Gesichtspunkte aufzustellen, die jedoch kein mit den Grenzen unserer Erfahrung und den Mängeln unserer Erkenntnis Bekannter die Kühnheit haben wird als Entwicklungs- und Formgesetze zu bezeichnen.“

Als Ursachen der morphologischen Vorgänge betrachtet v. Kölliker die durch fortgesetzte Vermehrung der einzelnen Zellen bedingte allseitige oder einseitige Wucherung von Zellenkomplexen, sowie die in denselben hierdurch bedingten Verdickungen, Falten- und Sprossbildungen; ferner

histologische Differenzierungen und endlich mechanische Momente, die aber niemals selbst in erster Linie das Ausschlaggebende und Bestimmende, sondern vielmehr ein Ergebnis der beiden ersten Vorgänge, namentlich der Zellenvermehrung, sind. Alle während der ersten Entwicklung auftretenden Primitivorgane sind nur morphologische und haben oder hatten in erster Linie Beziehung zur Formgestaltung der sekundären Organe und des ganzen Körpers.

Thatsächlich hat sich denn auch die Unmöglichkeit dem erwünschten Ziele durch allgemeine, an oft recht einseitige Untersuchungsergebnisse geknüpfte Reflexionen im Sturmschritt näher zu kommen, mehr und mehr herausgestellt. Die weitaus überwiegende Menge der Embryologen versucht auf dem Wege der einfachen und möglichst genauen Beobachtung normaler Entwicklungsvorgänge an möglichst zahlreichen und verschiedenen Objekten und unter stetem Vergleich der erhaltenen Resultate mit den schon vorliegenden Ergebnissen spezieller und allgemeiner Natur, sowie durch induktive und deduktive Schlussfolgerungen auf dem langen und verschlungenen Wege zur Erkenntnis der formbildenden Gesetze vorzudringen. Die Gefahr überstützter Schlussfolgerungen kennen zu lernen, hatten wir Gelegenheit genug.

Selbstverständlich haben alle diese Arbeiten zunächst in erster Linie vom morphologischen Gesichtspunkte auszugehen. Erst dann, wenn uns eine möglichst grosse und lückenlose Reihe die Anlage, Ausbildung, Umbildung und Rückbildung der Organe und Organsysteme und damit auch der Körperformen in der Wirbeltierreihe zu übersehen ermöglicht, kann neben einer wohlfundierten Entwicklungsgeschichte der Form auch die Entwicklungsgeschichte der Funktionen im grossen Stil und erfolgreich in Angriff genommen werden. Dass deren gelegentliche Berücksichtigung keineswegs auszuschliessen ist, ist selbstverständlich; die zur Zeit von Engelmann, Preyer, N. Zuntz auf diesem Gebiete gemachten Vorstösse sind auf's Wärmste umsomehr zu begrüessen, als die heutige Physiologie mit wenigen Ausnahmen den morphologischen Bestrebungen mit platonischer Kühle gegenübersteht.

Nachdem sich schon früher Panum, Dareste, R. Leuckart, Rauber, L. Gerlach mit den Wirkungen von Temperaturschwankungen, von gestörter Respiration durch Firnissen der Eischale, sowie von abnormen Stellungen der Eier etc. auf den künstlich bebrüteten Hühnerkeim und der experimentellen Erzielung von Missbildungen beschäftigt hatten, wurde in neuester Zeit in exakterer Weise von Roux, Pflüger, Born, O. und R. Hertwig, Gruber, Boveri, Nussbaum, Barfurth, Hofer, Driesch u. A. den Ursachen organischer Formbildung auf dem Wege

des durch streng analytisches Denken geleiteten Experimentes nachgegangen. Über die vielversprechenden und nach verschiedenen Seiten hin äusserst wichtigen Resultate dieser Arbeiten hoffen wir, unseren Lesern in Bälde einen Aufsatz aus der Feder eines hervorragenden Autors vorlegen zu können, der die Bedeutung, Ziele und Wege dieser experimentell geprüften Entwicklungsmechanik in volles Licht setzen wird.

Die rege Arbeit auf dem weiten Gebiete der normalen Entwicklungslehre wird auch der Lehre von den Missbildungen, der Teratologie, ihre schwierige Aufgabe erleichtern. Nur mit der Leuchte der Erkenntnis der normalen Formbildung wird sich Licht in das immer noch recht dunkle Gebiet der abnormen Form- und Doppelbildungen bringen lassen, aus dem uns jedes Jahr wieder einige Dutzend mehr oder minder gut beschriebene Fälle bringt und damit das enorm angeschwollene Material in infinitum vermehrt, während es allmählich hohe Zeit zu kritischer Analyse an Stelle der reinen descriptiven Schilderung und vorzeitiger Hypothesen wird. Auch in dieser Richtung verspricht die experimentelle Beeinflussung der Befruchtungs- und Furchungsvorgänge wie wir schon jetzt übersehen können, reiche Früchte. —

Die in Vorstehendem in Kürze berührten verschiedenen Theorien, Richtungen und Untersuchungsmethoden liefern einen sprechenden Beweis für das lebhafte und zunehmende Interesse, das sich der ebenso jungen als zukunftsreichen Entwicklungslehre seit etwa einem halben Jahrhundert zugewendet hat und welches bei der Verschiedenheit der Ausgangspunkte, Auffassungen und Ziele Diskussionen veranlassen musste, die zum Teil in mehr oder minder heftige Polemiken ausgeartet sind. Wir fühlen uns nicht zum Splitterrichter in diesen Kontroversen berufen, fassen selbe vielmehr als ein erfreuliches Symptom energischer Lebensäusserungen in dem jüngsten Zweige der Biologie auf und sind der Überzeugung, dass uns dieselben ausnahmslos, wenn auch in sehr verschiedenem Grade dem hohen Ziele der Erkenntnis der formbildenden Gesetze näher führen. „Leicht mag ja der Einzelne versucht sein, den Weg, den er wandelt auch für den einzigen zu halten, der zum Ziele führt! Aber es ist gut, auch die anderen Wege mit dem Blicke zu erfassen und sie im Auge zu behalten, um aus dieser Umschau die Richtung des eigenen Weges sicherer zu gewinnen. Diese Richtung hat aber zum gemeinsamen Ziele zu führen, deshalb müssen auch die Wege dahin sich wieder vereinigen zur breiten Hochstrasse, und der einheitlichen Wissenschaft muss zugeleitet werden können, was auf getrennten Bahnen für sie erworben ward.“ (Gegenbaur).

Dem mehr und mehr hervortretenden Bedürfnis der Studierenden noch einer kurzen und übersichtlichen Darstellung der wichtigsten Daten aus der Entwicklungsgeschichte mit Fortlassung aller strittigen und nebensächlichen Details suchen Chievitz (27) in Bezug auf die Embryologie des Menschen, Bonnet bezüglich der Entwicklungsgeschichte der Haussäugetiere zu genügen.

Unter Beiziehung der entsprechenden Entwicklungsstadien des Kaninchens und Schweines für die namentlich auch noch in der Organogenie des Menschen klaffenden Lücken giebt Chievitz eine vielfach auf eigene Untersuchungen und eine Anzahl, freilich wenig gelungene Originalabbildungen gestützte knappe Darstellung der wichtigsten Punkte aus der Embryologie des Menschen.

Bonnet dagegen versucht zum erstenmale die wichtigsten Thatsachen aus der Embryologie unserer sämtlichen Haussäugetiere, die bislang als Gruppe noch nicht in dieser Richtung behandelt worden sind, in möglichst knapper und übersichtlicher Form zusammenzustellen. Hierzu war die erneute Untersuchung der einstweilen nur sehr lückenhaft bearbeiteten Gruppe der Huftiere notwendig, bezüglich welcher sich der Autor ebenso wie bezüglich vieler anderer z. B. auch die Fleischfresser betreffenden Punkte auf eigene Untersuchungen stützt. Das Buch beabsichtigt weniger die Behandlung allgemeiner stammesgeschichtlicher Fragen als eine möglichst erschöpfende und durch leicht verständliche Abbildungen unterstützte Schilderung der seit Th. v. Bischoff recht vernachlässigten und nur gelegentlich gewürdigten Haussäugetiere. Der stete Hinweis auf die gerade bei den domestizierten Tieren so häufigen Missbildungen und eine Reihe von vergleichend anatomischer Betrachtungen erwerben dem Büchlein vielleicht ein allgemeines Interesse.

In grösserem Stile sind die Werke von Korschelt und Heider (15) und von Prennant (24) angelegt. Beide sind noch nicht vollständig erschienen. Da wir in den „Ergebnissen“ nur die Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere zu berücksichtigen vorhaben, führen wir Korschelt und Heiders Buch, ohne weiter auf dessen Inhalt einzugehen, hier nur an, weil dasselbe einem fühlbaren Bedürfnis entgegenkommt und von vielen Seiten als hochehrwünscht mit Recht begrüsst werden wird.

Das mit einer flotten Vorrede des bekannten Embryologen Duval versehene, sehr klar geschriebene Buch Prennants (24) giebt eine mit sorgfältigen Litteraturnachweisen versehene, sehr fleissig ausgearbeitete Übersicht über den gegenwärtigen Stand unseres Wissens bezüglich der Geschlechtsprodukte, der Befruchtung (diese ist freilich sehr kurz behandelt), der Furchung, Gastrulation, Keimblattbildung und Anlage der Primitiv-

organe sowie der Ausbildung der Körperform in der ganzen Wirbeltierreihe bis herauf zum Menschen. Das letzte Kapitel behandelt die Eihüllen. Der zweite in Aussicht gestellte Band wird die Organogenie enthalten und vorwiegend die Bedürfnisse des Mediziners berücksichtigen, welchem er zugleich den Schlüssel zum Verständnis des menschlichen Körpers liefern soll. Zahlreiche, zum Teil anderen Autoren entnommene, zum Teil vom Autor selbst geschickt komponierte Abbildungen und Schemas erleichtern das Verständnis des für den Anfänger auch bei klarer Diktion immer schwierigen, durch im Kleindruck beigefügte theoretische und historische Notizen ergänzten, reichen Inhaltes. Das Buch wird nicht nur in Frankreich einem fühlbaren Bedürfnisse als Hilfsbuch bei den Vorlesungen für Studenten und Lehrer entgegenkommen, sondern auch ausserhalb Frankreichs den verdienten Beifall finden.

II.

B e f r u c h t u n g.

Mit 15 Figuren im Text.

Von

Th. Boveri, München.

Litteratur bis 1890 incl.

1. Agassiz and Whitman, The Development of Osseous Fishes. II. The preembryonic stages of development. Part first. Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard College XIV. 1889.
2. L. Auerbach, Organologische Studien. Breslau, 1874.
3. E. van Beneden, Recherches sur la composition et la signification de l'oeuf. Mém. cour. de l'Ac. roy. d. S. de Belgique, 1870.
4. E. van Beneden, La maturation de l'oeuf, la fécondation et les premières phases du développement embryonnaire des mammifères d'après des recherches faites chez le lapin. Bull. Ac. roy. de Belgique, 1875.
5. E. van Beneden, Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. Gand 1883.
6. E. van Beneden et Julin, La spermatogénèse chez l'Ascaride megalocéphale. Bull. Ac. roy. de Belgique, 1884.
7. E. van Beneden et A. Neyt, Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitotique chez l'Ascaride mégalocéphale. Bull. Ac. roy. de Belgique, 1887.
8. F. Blochmann, Über die Richtungskörper bei Insekteneiern. Biolog. Centralblatt, Bd. VII, No. 4, 1887.
9. F. Blochmann, Über die Richtungskörper bei Insekteneiern. Morph. Jahrb. Bd. 12, 1887.
10. F. Blochmann, Über die Richtungskörper bei unbefruchteten sich entwickelnden Insekteneiern. Verh. naturh.-med. Ver. Heidelberg. N. F. Bd. IV, H. 2, 1888.
11. F. Blochmann, Über die Zahl der Richtungskörper bei befruchteten und unbefruchteten Bieneneiern. Morph. Jahrb. 1889.
12. A. Boehm, Über Reifung und Befruchtung des Eies von Petromyzon Planeri. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 32, 1888.
13. Born, Biologische Untersuchungen. I. und II. Arch. f. mikr. Anat. 24 und 27.

14. Born, Über die inneren Vorgänge bei der Bastardbefruchtung der Froscheier. Bresl. ärztl. Zeitschr. 1884.
15. Th. Boveri, Über die Bedeutung der Richtungskörper. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München, Bd. II, 1886.
16. Th. Boveri, Über die Befruchtung der Eier von *Ascaris meg.* L. c. Bd. III, 1887.
- 16a. Th. Boveri, Über Differenzierung der Zellkerne während der Furchung des Eies von *Ascaris meg.* Anat. Anz. 1887.
17. Th. Boveri, Zellenstudien, Heft I. Jena 1887.
18. Th. Boveri, Über den Anteil des Spermatozoon an der Teilung des Eies. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München, Bd. III, H. 3, 1887.
19. Th. Boveri, Über partielle Befruchtung, l. c. Bd. IV, H. 2, 1888.
20. Th. Boveri, Zellenstudien, Heft II. Jena 1888.
21. Th. Boveri, Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. und Phys. in München. Bd. V, 1889.
22. Th. Boveri, Zellenstudien, Heft III. Jena 1890.
23. O. Bütschli, Beiträge zur Kenntnis der freilebenden Nematoden. Nova acta acad. Car. Leopold, XXXVI, 1873.
24. O. Bütschli, Vorläufige Mitteilungen über Untersuchungen, betreffend die ersten Entwicklungsvorgänge im befruchteten Ei von Nematoden und Schnecken. Zeitschr. wiss. Zool. XXV, 1875.
25. O. Bütschli, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Konjugation der Infusorien. Abh. der Senckenb. Naturforscher-Ges. X, 1876.
26. O. Bütschli, Gedanken über die morphologische Bedeutung der sogen. Richtungskörperchen. Biolog. Centralbl. IV, 1885.
27. E. Calberla, Der Befruchtungsvorgang beim Ei von *Petromyzon Planeri*. Leipzig 1877.
28. J. B. Carnoy, La vésicule germinative et les globules polaires de l'*Ascaris megalocephala*. La Cellule, Tom II, f. 1.
29. J. B. Carnoy, La segmentation de l'oeuf chez les Nématodes. La Cellule, Tom III, f. 1.
30. C. Düsing, Die Regulierung des Geschlechtsverhältnisses. Jena 1884.
31. C. J. Eberth, Die Befruchtung des tierischen Eies nach Untersuchungen am Echinidenei. Fortschr. d. Med., Nr. 14, 1884.
32. W. Flemming, Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen, II. Arch. für mikr. Anat. Bd. XIX, 1880.
33. W. Flemming, Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen, III. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XX, 1881.
34. W. Flemming, Zellsubstanz, Kern und Zellteilung. Leipzig 1882.
35. W. Flemming, Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Arch. für mikr. Anat. Bd. XXIX, 1887.
36. W. Flemming, Weitere Beobachtungen über die Entwicklung der Spermatozomen bei *Salamandra maculosa*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXI, 1888.
37. H. Fol, Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie chez divers animaux. Mém. d. l. Soc. d. phys. et d'hist. nat. de Genève, XXVI, 1879.
38. H. Fol, Arch. des Sc. phys. et nat. Genève 1883 (dem Referenten nicht zugänglich).
39. A. Giard, L'oeuf et les débuts de l'évolution. Bull. scientifique du Nord et de la Belgique, VIII, 1876.
40. A. Giard, Sur la signification morphologique des globules polaires. Revue scientifique XX, 1877.
41. A. Giard, Sur les globules polaires et les homologues de ces éléments chez les infusoires ciliés. Bulletin scientifique de la France et de la Belgique, XXII, 1890.

42. L. Guignard, Sur la formation et la différenciation des éléments sexuels qui interviennent dans la fécondation. Compt. rend. hebdomadaire de la Société de Biologie, CX, 1890. S. auch: Journal de micrographie, XIV, 1890 und Compt. rend. Acad. Sc. CX, 1890.
43. V. Haecker, Über die Reifungsvorgänge bei Cyclops. Zoolog. Anz., No. 346, 1890.
44. B. Hatschek, Über die Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung. Prager Med. Wochenschrift, 1887.
45. H. Henking, Über Reduktionsteilung der Chromosomen in den Samenzellen von Insekten. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Phys., VII, 1890.
46. H. Henking, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten, I. Zeitschr. f. wiss. Zool., 50, 1890.
47. V. Hensen, Physiologie der Zeugung. Hermann's Physiologie, Bd. VI, 1881.
48. V. Hensen, Die Grundlagen der Vererbung nach dem gegenwärtigen Wissenskreis. Landwirtschaftl. Jahrbuch 1885.
49. F. Hermann, Beiträge zur Histologie des Hodens. Archiv für mikrosk. Anat. XXXIV, 1889.
50. O. Hertwig, Beiträge zur Kenntnis der Bildung, Befruchtung und Teilung des tierischen Eies, I, Morph. Jahrb., I, 1875.
51. O. Hertwig, Beiträge etc., II, Morph. Jahrb., III, 1877.
52. O. Hertwig, Beiträge etc., III, Morph. Jahrb. IV, 1878.
53. O. Hertwig, Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. Jena. 1884.
54. O. Hertwig, Experimentelle Studien am tierischen Ei vor, während und nach der Befruchtung. Jena 1890.
55. O. Hertwig, Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Eine Grundlage für celluläre Streitfragen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXVI, 1890.
56. O. und R. Hertwig, Über den Befruchtungs- und Teilungsvorgang des tierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien. Jena 1887.
57. R. Hertwig, Über die Gleichwertigkeit der Geschlechtskerne bei den Seeigeln. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. und Phys. in München, IV, 1888.
58. R. Hertwig, Über Kernstruktur und ihre Bedeutung für Zellteilung und Befruchtung, I. c. IV, 1888.
59. R. Hertwig, Über die Konjugation der Infusorien. Abh. der bayr. Akad. d. Wiss., II. Cl., XVII, 1889.
60. E. Heuser, Beobachtung über Zellteilung. Botanisches Centralblatt, 1884.
61. M. Holl, Über die Reifung der Eizelle des Huhnes. Sitz.-Ber. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien, 1890.
62. Keber, Über den Eintritt der Samenzellen in das Ei, 1853.
63. A. von Kölliker, Beiträge zur Kenntnis der Geschlechtsverhältnisse und der Samenflüssigkeit wirbelloser Tiere. Berlin 1841.
64. A. von Kölliker, Die Bedeutung der Zellkerne für die Vorgänge der Vererbung. Zeitschr. f. wiss. Zool., 42, 1885.
65. A. von Kölliker, Das Karyoplasma und die Vererbung, eine Kritik der Weismann'schen Theorie von der Kontinuität des Keimplasmas. Zeitschr. für wissensch. Zool., 43, 1886.
66. E. Korschelt, Die Gattung Dinophilus und der bei ihr auftretende Geschlechtsdimorphismus. Zoolog. Jahrb., Bd. II, 1887.
67. C. Kupffer und B. Benecke, Der Vorgang der Befruchtung am Ei der Neunaugen. Königsberg, 1878.
68. C. Kupffer, Aktive Beteiligung des Dotters am Befruchtungsakte. Sitz.-Ber. der math.-phys. Klasse der k. bayr. Akad. der Wiss., 1882.
69. A. Lameere, A propos de la maturation de l'oeuf parthénogénétique. Bruxelles, 1890.
70. A. Lameere, Recherches sur la réduction karyogamique. Bruxelles, 1890.

71. v. La Valette St. George, Über die Genese der Samenkörper. Arch. f. mikr. Anat., III, 1867.
72. v. La Valette St. George, Die Spermatogenese bei den Amphibien. Arch. f. mikr. Anat., XII, 1875.
73. v. La Valette St. George, Spermatologische Beiträge, I—V, Arch. f. mikr. Anat., XXV, XXVII, XXVIII u. XXX, 1885—87.
74. v. La Valette St. George, Zellteilung und Samenbildung bei *Forficula auricularia*. Festschrift für Kölliker, Leipzig, 1887.
75. Löwenthal, Befruchtung, Reifung und Teilung des Eies von *Oxyuris ambigua*. Intern. Wochenschr. f. Anat. u. Phys., Bd. 7, 1890.
76. Mark, Maturation, fecundation and segmentation of *Limax campestris*. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard College, Cambridge Mass., VI, 1881.
77. Maupas, Le rajeunissement karyogamique chez les Ciliés. Arch. de Zool. Exp. 2me série, Bd. VII, 1889.
78. C. S. Minot, Theorie der Gonoblasten. Biolog. Centralbl. II, No. 12, 1887. S. auch: Proceedings Boston Soc. Nat. Hist. XIX, 1877.
79. C. von Naegeli, Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. München u. Leipzig, 1884.
80. M. Nussbaum, Zur Differenzierung des Geschlechts im Tierreich. Arch. f. mikr. Anat., XVIII, 1880.
81. M. Nussbaum, Über die Teilbarkeit der lebendigen Materie, I, Arch. f. mikr. Anat., XXVI, 1886.
82. M. Nussbaum, Über die Veränderungen der Geschlechtsprodukte bis zur Eifurchung. Arch. f. mikr. Anat., XXIII, 1884.
83. G. Platner, Die Karyokinese bei den Lepidopteren als Grundlage für eine Theorie der Zellteilung. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Hist., III, 1886.
84. G. Platner, Über die Befruchtung bei *Arion empiricorum*. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XVII, 1886.
85. G. Platner, Über die Bedeutung der Richtungskörperchen. Biolog. Centralbl., VIII, 1889.
86. G. Platner, Die erste Entwicklung befruchteter und parthenogenetischer Eier von *Liparis dispar*. Biolog. Centralbl., VIII, 1889.
87. G. Platner, Beiträge zur Kenntnis der Zelle und ihrer Teilungserscheinungen, I—VI, Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXIII, 1889.
88. C. Rabl, Über Zellteilung. Morph. Jahrb., X, 1885.
89. G. Rein, Beiträge zur Kenntnis der Reifungserscheinungen und Befruchtungsvorgänge am Säugetierei. Arch. f. mikr. Anat., XXII, 1883.
90. W. Roux, Über die Bedeutung der Kernteilungsfiguren. Leipzig, 1883.
91. J. Rückert, Weitere Beiträge zur Keimblattbildung bei Selachiern. Anatom. Anzeiger., IV, 1889.
92. O. Schulze, Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Amphibien-Eies, I, Zeitschr. f. wiss. Zool., 45, 1887.
93. F. Schweigger-Seidel, Über die Samenkörperchen und ihre Entwicklung. Arch. f. mikr. Anat., I, 1865.
94. E. Selenka, Zoologische Studien, I, Befruchtung des Eies von *Toxopneustes variegatus*. Leipzig, 1878.
95. E. Strasburger, Zellbildung und Zellteilung. III. Aufl. 1880.
96. E. Strasburger, Über Kern- und Zellteilung im Pflanzenreich, nebst einem Anhang über Befruchtung. Jena, 1888.
97. E. Strasburger, Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen, als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. Jena, 1884.
98. Trinchese, I primi momenti dell' evoluzione nei molluschi. Roma 1880.

99. F. Vejdovsky, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen, Heft I, Reifung, Befruchtung und Furchung des Rhynchelmis-Eies. Prag, 1888.
100. H. de Vries, Intracelluläre Pangenesis. Jena, 1889.
101. W. Waldeyer, Über Karyokinese und ihre Beziehungen zu den Befruchtungsvorgängen. Arch. f. mikr. Anat., XXXII., 1888.
102. K. Weigert, Neue Vererbungstheorien. Schmidt's Jahrb. d. ges. Med., Bd. 215, 1887.
103. A. Weismann, Über Vererbung. Jena, 1883.
104. A. Weismann, Die Kontinuität des Keimplasmas als Grundlage einer Theorie der Vererbung. Jena, 1885.
105. A. Weismann, Die Bedeutung der sexuellen Fortpflanzung für die Selektionstheorie. Jena, 1886.
106. A. Weismann, Richtungskörper bei parthenogenetischen Eiern. Zool. Anzeiger, No. 233, 1886.
107. A. Weismann, Über die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung. Jena, 1887.
108. A. Weismann, Bemerkungen zu einigen Tagesproblemen. Biolog. Centralblatt, Bd. X, 1890.
109. Weismann und Ischikawa, Über die Bildung der Richtungskörper bei tierischen Eiern, I. Ber. d. Naturf.-Ges. zu Freiburg i. B., III, 1887.
110. Weismann und Ischikawa, Weitere Untersuchungen zum Zahlengesetz der Richtungskörper. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog., Bd. III.

Litteratur von 1891.

111. L. Auerbach, Über einen sexuellen Gegensatz in der Chromatophilie der Keimsubstanzen nebst Bemerkungen zum Bau der Eier und Ovarien niederer Wirbeltiere. Sitz.-Ber. d. K. Pr. Ak. d. Wiss., Berlin, 35, 1891, S. auch: Berliner. klin. Wochenschrift, Jahrg. 28, 1891.
112. E. Ballowitz, Weitere Beobachtungen über den feineren Bau der Säugetierspermatozoen. Zeitschr. f. wiss. Zool., 52, 1891.
113. E. Ballowitz, Die innere Zusammensetzung des Spermatozoenkopfes der Säugetiere. Centralbl. f. Phys., V, 1891.
114. K. v. Bardeleben, Über den feineren Bau der menschlichen Spermatozoen. Verh. d. anatom. Ges. zu München, 1891.
115. H. Blanc, Note préliminaire sur la maturation et la fécondation de l'oeuf de la Truite. Bull. d. l. Soc. Vaudoise d. Sc. Nat. Lausanne, XXVII, 1891.
116. A. Boehm, Die Befruchtung des Forelleneies. Sitz.-Ber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München, VII, 1891.
117. W. Flemming, Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle, II. Teil. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXXVII, 1891.
118. H. Fol, Le quadrille des centres, un épisode nouveau dans l'histoire de la fécondation. Arch. d. Sc. phys. et nat. Genève, XXV, 1891; auch: Anat. Anz., VI, No. 9 und 10, 1891.
119. L. Guignard, Sur l'existence des „sphères attractives“ dans les cellules végétales. Compt. rend. Acad. Sc. Paris, 9. Mars. 1891.
120. L. Guignard, Sur la nature morphologique du phénomène de la fécondation. Compt. rend. hebdom. d. l. Soc. de Biologie, série IX, tom. III, 1891.
121. V. Häcker, Die Richtungskörperbildung bei Cyclops und Canthocamptus. Ber. d. Naturf.-Ges. zu Freiburg i. B., VI, 1891.
122. H. Henking, Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insekten, II, Zeitschr. f. wiss. Zool., 51, 1891.
123. H. Henking, Über plasmatische Strahlungen. Verh. d. Deutsch. Zool. Ges., 1891.

1124. M. Holl, Über die menschliche Eizelle. Anat. Anz., VI, 1891.
1125. C. Ischikawa, Vorläufige Mitteilungen über die Konjugationserscheinungen bei den Noctilucaen. Zool. Anz. No. 353, 1891.
1126. M. Maupas, Sur le déterminisme de la sexualité chez l'Hydatina senta. Compt. rend. Acad. d. Sciences. Paris, 1891.
1127. F. Meves, Über amitotische Kernteilung in den Spermatogonien des Salamanders und Verhalten der Attraktionsphäre bei derselben. Anat. Anz., VI, 1891.
1128. A. Oppel, Die Befruchtung des Reptilieneies. Anat. Anz., VI, 1891.
1129. C. Pictet, Recherches sur la spermatogénèse chez quelques Invertébrés de la Méditerranée. Mitt. a. d. zoolog. Station zu Neapel, X, 1891.
1130. O. vom Rath, Über die Reduktion der chromatischen Elemente in der Samenbildung von Grylotalpa vulg. Ber. d. Naturf.-Ges. zu Freiburg i. B., VI, 1891.
1131. O. vom Rath, Über die Bedeutung der amitotischen Kernteilung im Hoden. Zoolog. Anz. No. 373—75, 1891.
1132. J. Rückert, Zur Befruchtung des Selachiereies. Anat. Anz., VI, 1891.
1133. J. Rückert, Über die Befruchtung bei Elasmobranchiern. Verh. d. anat. Ges. zu München, 1891.
1134. F. Vejdovsky, Bemerkungen zur Mitteilung H. Fol's: „Contribution à l'histoire de la fécondation“. Anat. Anz., VI, 1891.
1135. A. Weismann, Amphimixis oder die Vermischung der Individuen. Jena, 1891.
1136. K. W. Zimmermann, Über den Kernteilungsvorgang bei der Spermatogenese von Helix pomatia. Verh. d. anatom. Ges. zu München, 1891.

Dem strengen Sinn des Begriffes „Befruchtung“ würde es entsprechen, in diesem Abschnitt nur die Vereinigung der väterlichen und mütterlichen Zeugungsstoffe zu betrachten, und das Produkt dieser Vereinigung, die erste Embryonalzelle, soweit zu verfolgen, bis sie in allen ihren Bestandteilen den Zustand einer typischen zur Teilung bereiten Zelle erreicht hat. Alle weiteren Entwicklungsprozesse gehören, soweit sie das „Morphologische“ betreffen, in die folgenden Kapitel (Furchung, Keimblätter etc.), soweit sie vom physiologischen Standpunkt aus betrachtet werden, in den Abschnitt „Entwickelungsmechanik“.

Es ist jedoch ohne Weiteres einleuchtend, dass eine gedeihliche Behandlung der Befruchtungslehre mit der blossen Berücksichtigung jener oben erwähnten Vorgänge nicht auskommen kann. Das Verständnis der Befruchtungserscheinungen setzt Vertrautheit mit dem Bau der Zeugungszellen voraus, und diese ihrerseits hat wieder die Kenntnis der Entwicklung dieser Zellen zur Vorbedingung. So ist also auch die Ovo- und Spermatogenese in ihren Hauptzügen hier zur Sprache zu bringen, und zwar wird nicht allein die Entwicklung der Eier und Spermatozoen aus den Urgeschlechtszellen zu betrachten, sondern auch die Bildung dieser selbst, soweit sie in der Ontogenese zurückverfolgt werden können, in ihrem Gegensatz zu den somatischen Zellen (Gewebezellen) aufzuklären sein. Mit kurzen Worten: das Referat über Befruchtung wird eine Übersicht über den ganzen Entwicklungszyklus der Sexualzellen vom befruch-

teten Ei bis zu den reifen Geschlechtszellen (Eiern und Spermatozoën) zu liefern und alle spezifischen Vorgänge und Erscheinungen, welche hierbei nachweisbar sind, zu registrieren haben.

Ist damit im Grossen und Ganzen der Umfang des im Nachstehenden zu besprechenden Stoffes charakterisiert, so wird es nicht überflüssig sein, einleitend noch eines gewissen Gegensatzes zu gedenken, welcher in der Behandlung des Stoffes das Kapitel „Befruchtung“ von den nachfolgenden Kapiteln unterscheiden wird. Der Gegenstand der letzteren: die eigentliche Entwicklungsgeschichte oder Ontogenese der Organismen, ist eine rein morphologische Wissenschaft. Sie betrachtet den Organismus als geschichtliches Wesen, ihre Methode ist die Vergleichung, und ihr letztes Ziel besteht darin, mit Hilfe der vergleichenden Anatomie in dem Formenwandel des Embryo den Weg aufzudecken, auf dem sich der gegenwärtige fertige Zustand eines Organismus im Laufe der Erdgeschichte aus niederen Zuständen entwickelt hat. In den vorliegenden Aufsätzen beschränkt sich diese Aufgabe überdies nur auf einen kleinen Kreis von Organismen, auf die Wirbeltiere und speziell den Menschen.

Anders ist es mit der Befruchtungslehre. Zwar bietet auch sie einer geschichtlichen Betrachtungsweise eine dankbare Aufgabe dar, indem es ja für unsere Einsicht in die Bedeutung der Zeugungsvorgänge im höchsten Grade förderlich sein muss, die allmähliche Entstehung der geschlechtlichen Fortpflanzung von den ersten Anfängen an kennen zu lernen. Allein wir wissen heutzutage, dass der ganze Weg von den einfachsten Zuständen der Individuen-Mischung bis zur vollen Ausbildung der geschlechtlichen Fortpflanzung schon im Kreis der einzelligen Organismen durchlaufen wird. Schon in der Gruppe dieser primitivsten Lebewesen — bei den Kolonien-bildenden Geisselinfusorien (Flagellaten) — finden wir im Prinzip alles das vor, was für die geschlechtliche Fortpflanzung der höchsten Organismen charakteristisch ist, so dass also das ganze unermessliche Reich der vielzelligen Tiere und in ganz gleicher Weise auch das der vielzelligen Pflanzen bei aller Mannigfaltigkeit sekundärer Zeugungseinrichtungen von einer fundamentalen Gleichartigkeit beherrscht wird. Können uns sonach die Wirbeltiere für die Erkenntnis der Befruchtung nichts Spezifisches bieten, so werden wir auch keine Veranlassung haben, sie in diesem Kapitel in den Vordergrund zu stellen oder gar zum ausschliesslichen Gegenstand unserer Betrachtung zu machen. Vielmehr nehmen wir das Gute, wo wir es finden, und halten uns also vorzüglich an solche Fälle, wo günstigste Untersuchungsbedingungen und

intensivstes Studium sich vereinigt haben, um die tiefste Einsicht in die reinsten Vorgänge der Zeugung zu ermöglichen.

Aber noch in einer zweiten Hinsicht wird sich in der Behandlung unseres Stoffes ein Gegensatz zu den folgenden Kapiteln ausprägen müssen. Denn wenn wir auch die allmähliche Entstehung der geschlechtlichen Fortpflanzung — also die phylogenetische Betrachtungsweise — nicht vernachlässigen dürfen, so wird das Hauptgewicht doch nach einer anderen Seite ziehen, nämlich nach der physiologischen. Was an den Befruchtungsercheinungen unser besonderes Interesse erweckt, das sind nicht die Erscheinungen als solche und es ist auch nicht in erster Linie die Ausbildung der komplizierten Fortpflanzungs-Formen aus den einfachen. Sondern wir wollen wissen, was die Vorgänge, die wir irgendwo verwirklicht finden, zu bedeuten haben, wir suchen die Kräfte festzustellen, die bei dem geheimnisvollen Befruchtungsakt eine Rolle spielen, wir wollen eine Vorstellung davon gewinnen, wie die Eigenschaften der Eltern auf das Kind übertragen werden, wir suchen eine Antwort auf die Frage, was die Natur denn überhaupt damit bezweckt, dass sie die Entstehung eines neuen Organismus so durchgreifend an das Zusammenwirken zweier Individuen im Zeugungsakt geknüpft hat. Diese Fragen aber sind rein physiologische.

Man könnte vielleicht einwenden, dass von diesem Standpunkt aus gesehen, die Befruchtungslehre nicht in die „Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte“, sondern in etwaige „Ergebnisse der Physiologie“ gehöre. Allein dagegen darf bemerkt werden, dass die cellulare Zeugungslehre, wie ja die Zellenlehre überhaupt, sich noch in jenem kindlichen und in gewissem Sinn glücklichen Zustand befindet, wo Morphologie (Anatomie) und Physiologie untrennbar Hand in Hand gehen. Die Scheidung, die sich für die Betrachtung des Gesamtorganismus speziell beim Menschen ausgebildet hat, in reine Anatomie und reine Physiologie, sie besteht für die Erforschung des Baues und der Lebenserscheinungen der Zellen — und die Befruchtungsvorgänge bilden ja davon einen Teil — noch kaum. Vielmehr dürfen wir den gegenwärtigen wissenschaftlichen Standpunkt der Zellenlehre mit jenem Stadium in der Erforschung des Gesamtorganismus vergleichen, wo es galt, sich über die einfachsten Grundverrichtungen und Funktionen der Organe klar zu werden; jenem Zustand wo sich für Experimente, — die Methode der heutigen Physiologie — noch wenige Handhaben boten, hingegen aus der einfachen Beobachtung des Baues und der Lebensverrichtungen unmittelbar physiologische Einsicht floss und die wesentlichsten Grundgesetze der Physiologie festgestellt

wurden, ohne dass es noch eine Wissenschaft dieses Namens im heutigen experimentalen Sinne gab.

Ähnlich verhält es sich gegenwärtig mit der Befruchtungslehre. Fast der alleinige Forschungsweg ist die Beobachtung sei es der Vorgänge im lebenden Zustand, sei es einer Serie in aufeinanderfolgenden Zeitpunkten durch Reagentien fixierter Stadien. Nur in vereinzelten Fällen war es bisher möglich, nach gründlicher Kenntniss der normalen Vorgänge auch die experimentelle Methode mit Erfolg zur Anwendung zu bringen. Auch die auf diesem Weg erreichten Resultate werden in unseren Betrachtungen Berücksichtigung zu finden haben.

Für das Verständnis der Jahreslitteratur ist es unerlässlich, in diesem erstmaligen Referat zugleich die Hauptergebnisse früherer Forschungen darzulegen. Ich betone, dass hierbei keineswegs eine Geschichte unseres Gegenstandes beabsichtigt ist. Die Gesichtspunkte, von denen ich mich bei dem Zurückgreifen auf die ältere Litteratur leiten lasse, sind vor allem die, dass ich eine möglichst einheitliche und übersichtliche Darstellung aller derjenigen Fragen, welche ich für die hauptsächlichsten halte, liefern möchte. Alles andere soll nur insoweit berücksichtigt werden, als es durch die Litteratur des Jahres 1891 geboten erscheint. Gar manche jetzt unwichtig erscheinende Angaben können sich vielleicht durch weitere Forschungen als bedeutungsvoll herausstellen und werden erst später zu ihrem Recht kommen.

Der Beginn der modernen Ära in der Zeugungslehre lässt sich ziemlich genau datieren; er fällt in die Mitte der siebziger Jahre. Damals hatten sich allmählich alle Bedingungen erfüllt, welche für ein tieferes Eindringen in das Befruchtungsproblem notwendig waren: Die Entwicklung einer grossen Zahl von Organismen war aufgeklärt und besonders der Verlauf der ersten Entwicklungsprozesse festgestellt worden; Ei und Spermatozoon waren als Zellen, wenn auch nicht ohne Widerspruch anerkannt; die Mikroskope hatten eine bereits hohe Vollkommenheit erreicht, welche eine tiefgehende Analyse der organischen Elementarteile gestattete, und, last not least, es war eine mikroskopische Technik entstanden, die den Forscher in den Stand setzte, Zellbestandteile zu differenzieren und deutlich zu machen, welche bis dahin aller Beobachtung entgehen mussten.

Merkwürdigerweise scheint jedoch gerade damals die Hoffnung auf ein tieferes Vordringen in die Geheimnisse der Zeugungsvorgänge keine besonders grosse gewesen zu sein. Auf die kühnen Spekulationen der Naturphilosophen zu Anfang dieses Jahrhunderts war eine auf allen Gebieten der Biologie zu verspürende Reaktion eingetreten, welche, auf die

genaue Feststellung des Thatsächlichen ausgehend, die stolzen Lehr-Gebäude jener früheren Schule leicht als Luftschlösser erweisen konnte, dabei aber, wenigstens in Bezug auf das Befruchtungsproblem, sehr bald an einer scheinbar unverrückbaren Grenze angelangt war, über die hinaus die Beobachtung nicht zu dringen vermochte. So konnten hervorragende Denker, wie Johannes Müller (Handbuch der Physiologie 1837) auf Grund der Entwicklungs- und Vererbungserscheinungen zwar im allgemeinen die Bedingungen angeben, welche bei der Befruchtung verwirklicht sein müssten. Allein zu diesen fast noch heute giltigen theoretischen Ausführungen etwas sozusagen Greifbares in den Vorgängen der Zeugung aufzufinden, gelang nicht. Und nachdem es trotz mancherlei Errungenschaften fast 40 Jahre lang so geblieben war (vergl. J. Sachs, Geschichte der Botanik 1875), begreift es sich, dass das Interesse für unseren Gegenstand immer mehr abnehmen konnte, umsomehr, als gleichzeitig die neue Darwin'sche Lehre alle Geister an sich zog.

Noch in zwei, Mitte der siebziger Jahre erschienenen Werken, welche sich mit den ersten Entwicklungsvorgängen der befruchteten Eizelle beschäftigen, scheint mir die Nachwirkung der damals allgemeinen Resignation gegenüber dem Befruchtungsproblem fühlbar zu sein. Ich meine die ausgezeichneten Organologischen Studien von Auerbach (1874, 2) und die hervorragenden Untersuchungen Bütschli's (: 1873—1875, 23, 24), welche dann in die klassischen „Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zellteilung und die Konjugation der Infusorien“ (1876, 25) zusammengefasst worden sind.

In diesen Arbeiten sind fast alle die Vorgänge, auf welche dann O. Hertwig seine Befruchtungstheorie gründete, schon beschrieben; allein es gelang den beiden bewährten Forschern nicht, den wahren Zusammenhang der Dinge zu ergründen. Und so lehren gerade diese so vorzüglichen Untersuchungen, wie wenig man zu jener Zeit auf das, was sich alsbald als das eigentliche Wesen des Befruchtungsvorganges herausstellen sollte, vorbereitet war.

Hierüber mit einem Schlage ein helles Licht verbreitet zu haben, ist das unbestrittene Verdienst Oskar Hertwig's (1875, 50), dessen Namen daher stets als der des Begründers der modernen Zeugungslehre zu feiern sein wird. Bis dahin hatte man zur Untersuchung der Befruchtungsvorgänge meist relativ ungünstige Objekte benutzt, teils grosse, undurchsichtige Eier, wie die der Frösche, teils solche, die im Mutterleib befruchtet werden und demgemäss eine Beobachtung des Befruchtungsaktes fast ausschlossen. O. Hertwig wählte zu seinen ersten Untersuchungen die Eier eines Seeigels (*Toxopneustes lividus*) und fand an denselben ein Material, an

welchem so viele günstige Umstände zusammentreffen, dass dasselbe, wenigstens für die Beobachtung im lebenden Zustand auch heute noch von keinem andern bekannten Objekt übertroffen wird. Der eine Vorteil ist der, dass die Befruchtung im Wasser erfolgt und überdies eine künstliche Befruchtung möglich ist, indem man die Zeugungsstoffe einfach durch Aufschneiden der geschlechtsreifen Tiere getrennt gewinnen und im Wasser mischen kann. Weiterhin aber sind die Eier so klein, dass sie der Beobachtung mit den stärksten Objektiven zugänglich sind, und, bei verschiedenem Lichtbrechungsvermögen der konstituierenden Hauptelemente, so durchsichtig, dass jede Strukturveränderung wahrgenommen werden kann. Die Resultate, zu denen O. Hertwig damals gelangte, sind nun in Kürze die folgenden. Das unbefruchtete Ei zeigt nichts weiter als in dem gleichmässigen körnigen Protoplasma einen bläschenförmigen Kern, den **Eikern**. Etwa 5—10 Minuten nach dem Zusetzen des Samens tritt in dem Protoplasma eine Veränderung auf. Ganz nahe an der Ei-Oberfläche erscheint eine kleine Ansammlung homogenen Protoplasmas, um welche sich die Dotterkörnchen zu radialen Reihen anordnen. Und in dem körnchenfreien Centrum konnte Hertwig noch einen kleinen homogenen Körper nachweisen, der sich bei geeigneter Konservierung und Färbung der Eier, wie der Eikern, lebhaft rot tingierte. Dies ist der Hertwig'sche **Spermakern**¹⁾. Es war zwar O. Hertwig nicht gelungen, das Eindringen eines Spermatozoon in das Ei direkt zu verfolgen; allein die Thatsache, dass der neue kleine Kern stets 5—10 Minuten nach der Besamung und zwar ganz oberflächlich nachweisbar war, dass seine Grösse mit der eines Spermatozoönkopfes übereinstimmte, dass O. Hertwig überdies in einigen Fällen ein feines über die Eioberfläche hervorragendes Fädchen (Schwanzfaden) an ihm nachweisen konnte, und endlich der Umstand, dass eine Reihe von ausgezeichneten Forschern und kurz vorher noch Bütschli (1875, 24) für andere Fälle das Eindringen eines Spermatozoon in jedes Ei beschrieben hatten, berechtigten O. Hertwig vollkommen zu dem von ihm gezogenen Schluss, dass der kleine von der Strahlung umgebene Kern „den Kopf oder Kern des eingedrungenen Spermazoon“ vorstelle. Und dass dieser Schluss in der That richtig war, haben alle späteren Untersuchungen, in erster Linie diejenigen Fol's (1879, 37) bestätigt.

O. Hertwig konnte nun weiterhin feststellen, dass der Spermakern, stets umgeben von seiner Strahlenzone, gegen den Eikern hinwandert,

¹⁾ Sehr vielfach wird nach dem Vorgange E. van Beneden's der Eikern als weiblicher, der Spermakern als männlicher Vorkern (Pronucleus) bezeichnet.

bis er im Centrum des Eies mit demselben zusammentrifft und endlich vollkommen mit ihm verschmilzt. Den durch diese Vereinigung entstandenen Kern, mit dessen Teilung später die Embryonalentwicklung eingeleitet wird, bezeichnete O. Hertwig als Kern der ersten Furchungskugel oder kurzweg als **ersten Furchungskern**. Mit seiner Konstituierung ist nach Hertwig die Befruchtung vollzogen; sie beruht, wie er seine Theorie späterhin meist formulierte, „auf der Vereinigung zweier geschlechtlich differenzierter Zellkerne“. — Und wenn auch dieser Satz auf Grund neuerer Erfahrungen nach verschiedener Richtung einer Modifikation bedurfte, so weisen doch, wie sich unten zeigen wird, gerade die neuesten Ergebnisse darauf hin, dass die eigentliche Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung in der That auf der Vereinigung von Ei- und Spermakern beruht. So besteht also noch heute der Ausspruch zu Recht, der sich schon in O. Hertwig's erster Abhandlung (1875, 50) findet (pag. 386): „Wenn man früher einfach die Befruchtung auf eine Kopulation zweier Zellen zurückführte, so haben wir jetzt erkannt, dass der wichtigste Vorgang hierbei die Verschmelzung der beiden Zellkerne ist“¹⁾.

Es ist nun unmöglich, alle die zahlreichen Untersuchungen hier aufzuführen, welche den von O. Hertwig für das Seeigel-Ei festgestellten Befruchtungsprozess als einen für das ganze Tier- und Pflanzenreich giltigen Vorgang nachgewiesen haben. Nur einige der wichtigsten Arbeiten mögen namhaft gemacht werden. So vor allem die meisterhaften Untersuchungen Fol's (1877—79, 37), dessen Hauptverdienst darin besteht, gerade an dem von O. Hertwig studierten Objekt, bei den Echinodermen, das Eindringen des Spermatozoon in das Ei auf's genaueste verfolgt zu haben. Fol zeigte, dass von den zahlreichen Spermatozoen, welche durch die Gallerthülle des Eies gegen den Dotter vordringen, dasjenige allein ins Ei eindringt, welches sich zuerst der Eioberfläche bis auf gewisse Entfernung genähert hat. Diesem sendet das Ei einen homogenen Protoplasmakegel (*cône d'attrac-*

¹⁾ Kurz nach O. Hertwig hat E. van Beneden (1875, 4) seine schönen Untersuchungen über die Befruchtung des Kaninchen-Eies veröffentlicht. Wenn er auch an diesem schwer zu beschaffenden Material hinsichtlich des Thatsächlichen kaum über das, was schon Bütschli und Auerbach an anderen Objekten gesehen hatten, hinauskam, so gelangte er doch mit dem ihn auszeichnenden weiten Blick zu der Vermutung, dass von den beiden Kernen, die im befruchteten Ei mit einander verschmelzen, der eine von Teilen mit der Rindenschicht des Eies verschmolzener Spermatozoenköpfe sich ableite, während der andere aus der Eimasse seine Entstehung nehme. Einen Beweis aber für diese Hypothese, wie ihn O. Hertwig geliefert hat, können wir in van Beneden's Abhandlung umsoweniger erblicken, als die Art, wie er den Spermakern auf Teile einer grösseren Anzahl von Spermaköpfen zurückführt, ohne Zweifel irrtümlich ist.

tion, Empfängnishügel) entgegen, der mit dem Kopf des Spermatozoon verklebt und diesen ins Ei-Innere hineinzieht. Und sobald dies geschehen ist, bildet sich rings um die Eioberfläche eine Membran aus, die Dotterhaut, welche allen übrigen Spermatozoën den Eintritt ins Ei verwehrt. Damit war die Thatsache, dass (normaler Weise) in jedes Ei nur ein einziges Spermatozoon eindringt, erklärt.

Sodann sind hier die vorzüglichen Untersuchungen Strasburger's (95—97) zu nennen, der die O. Hertwig'sche Befruchtungslehre auf das Pflanzenreich übertrug, während in neuester Zeit besonders Guignard (1890/91; 42, 120) die Kenntnis der Befruchtungsvorgänge im Pflanzenreich förderte. Endlich mögen gleich an dieser Stelle die wichtigsten Arbeiten genannt sein, welche sich speziell auf die Wirbeltiere beziehen; es sind dies die Untersuchungen von van Beneden (1875, 4) und Rein (1883, 89) über die Befruchtung bei Säugetieren, von O. Hertwig (1877, 5), Kupffer (1882, 68), Born (1884, 14) und O. Schultze (1887, 92) bei Amphibien, ferner die Untersuchungen von Calberla (1878, 27), Kupffer und Benecke (1878, 67) und vor allem von Boehm (1888, 12) über die Befruchtung des Neunaugen-Eies, sowie die Arbeiten von Agassiz und Whitman (1889, 1), Boehm (1891, 116) und Blanc (1891, 115) an den Eiern von Knochenfischen. — Zeigten sich in allen diesen Fällen die typischen Befruchtungsphänomene, so hat ganz neuerdings Rückert (1892, 132) für die Eier der Haifische sehr interessante abweichende Verhältnisse aufgedeckt, die seitdem durch Oppel (1891, 128) auch für die Eier von Reptilien bestätigt worden sind. Es handelt sich in diesen Fällen darum, dass normaler Weise mehrere Spermatozoën in ein Ei eindringen.

Um diese Thatsache richtig zu würdigen, ist es notwendig, etwas weiter auszuholen. Auf Grund der speziell an den Echinodermen-Eiern gemachten Erfahrungen hatte man annehmen müssen, dass das Eindringen mehrerer Spermatozoën in ein Ei, die sog Polyspermie, stets ein pathologischer Vorgang sei. Die Arbeiten O. Hertwig's (1875, 50), Fols (1879, 37 und 1883, 38) und vor allem die hervorragenden Experimentaluntersuchungen von O. und R. Hertwig (1887, 56) haben die Bedingungen und Folgen einer solchen pathologischen Polyspermie für das Seeigel-Ei festgestellt. Es ergab sich, dass dieselbe nur dann eintritt, wenn die Eier krankhaft verändert sind, und dass man durch Anwendung narkotisierender Mittel (Chloral, Chinin etc.), desgl. durch mechanische und thermische Beeinflussung, jedes Ei zwingen kann, mehreren Spermatozoën den Eintritt zu gestatten, indem die lähmende Wirkung dieser Agentien die normalen Funktionen des Eies, wie sie sich in der Bildung der Dotterhaut

äussern, für einige Zeit aufhebt. Weiterhin aber zeigten die Untersuchungen der genannten Autoren, dass durch die Beteiligung mehrerer Spermatozoenköpfe am Befruchtungsakt die Entwicklungsvorgänge stets pathologisch verändert werden und dass aus solchen polysperm befruchteten Eiern Missbildungen hervorgehen, die nach längerer oder kürzerer Zeit absterben.¹⁾

Nun liegen aber schon seit längerer Zeit Angaben vor, welche darauf deuten, dass bei manchen Eiern die Polyspermie eine normale Erscheinung ist. In erster Linie sind hier die interessanten Beobachtungen zu erwähnen, die Kupffer (1878, 67 und 1882, 68) an Neunaugen- und Kröten-Eiern angestellt hat, wo neben einem in regulärer Weise befruchtenden Samenfaden noch weitere, beim Neunaugen-Ei allem Anschein nach abgestorbene Spermaköpfe vom Ei aufgenommen werden, ohne dass sie hier eine Rolle zu spielen scheinen. Sodann sind die Untersuchungen Blochmann's zu nennen, der auf das Eindringen mehrerer Spermatozoen bei Insekteneiern aufmerksam gemacht hat. Dass dies eine keineswegs seltene Erscheinung hier ist, hat neuerdings wieder Henking (1890, 46) hervorgehoben. Doch zeigte sich in allen diesen Fällen, dass von diesen in grösserer Zahl eingedrungenen Spermatozoen nur ein einziges in ganz typischer Weise an den inneren Befruchtungsvorgängen sich beteiligt, während die anderen in nicht näher erforschter Weise zu Grunde gehen.

Rückert (l. c.) hat nun an den meroblastischen Eiern der Haifische die Schicksale der in mehrfacher Zahl eingedrungenen Spermaköpfe genauer verfolgt und seine Ergebnisse sind umso interessanter, als sie endlich die vielumstrittene Frage nach der Herkunft der sogenannten Dotter- oder Parablastkerne (Merocytenkerne, Rückert) zur definitiven Lösung geführt haben. Rückert fand nämlich in befruchteten Eiern auf Stadien, welche der Konstituierung des ersten Furchungskernes vorausgehen, ausser einem an seinem ganzen Habitus leicht erkennbaren Eikern in variabler Zahl andere Kerne vor, welche nach der Struktur, die sie in den allerjüngsten Eiern darboten, nur umgewandelte Spermatozoenköpfe, also Spermakerne sein konnten. Alle diese Kerne verhalten sich ganz gleichartig, an jedem ist die im ganzen Tierreich so charakteristische Strahlenfigur nachweisbar, und zunächst zeigt auch keiner von ihnen besondere Beziehungen zum Eikern. Erst später rückt einer von den zahl-

¹⁾ Nur für den Fall, dass zwei Spermatozoen eindringen, scheint eine normale Entwicklung möglich zu sein (vgl. Selenka, 1878, 94). Auf gewisse feinere Vorgänge, welche sich in polysperm befruchteten Eiern abspielen, werde ich unten zurückkommen.

reichen Spermakernen, wahrscheinlich der von Anfang nächste, gegen den Eikern hin, worauf beide zu einem regulären ersten Furchungskern verschmelzen. Durch successive Zweiteilung gehen aus diesem Kern, wie überall, die Kerne aller Zellen des neuen Organismus hervor. Die überschüssigen Spermakerne aber wandern, von Protoplasmahöfen umgeben, in den Dotter aus. Obgleich sie schliesslich dem Untergang bestimmt sind, zeigen sie doch während der ersten Entwicklungsperiode des Embryo noch eine grosse Lebensenergie; ein jeder liefert durch successive Teilungen eine grosse Anzahl von Tochterkernen, die sich häufig durch besondere Grösse auszeichnen und die man als Dotter- oder Merocytenkerne schon seit langer Zeit kannte. Ihre allmähliche Degeneration wird zunächst an den pathologischen Figuren deutlich, welche bei ihren späteren Teilungen auftreten. Am Aufbau des Embryo nehmen sie nach Rückerts letzter Mitteilung über diesen Punkt (1891, 133) keinen Anteil.

Ganz identisch hiermit sind die Befruchtungsvorgänge, die Oppel (1891, 128) für verschiedene Reptilieneier nachgewiesen hat, wie dies ja nach dem Vorkommen von Dotterkernen in diesen Eiern von vornherein zu erwarten war. Es ist kaum zu bezweifeln, dass die physiologische Polyspermie sich auch bei den Vögeln finden muss.

Für unsere Auffassung des Befruchtungsvorganges sind diese That-sachen von hohem Wert. Sie lehren, dass alle wesentlichen Erscheinungen bei den Haifischen und Reptilien genau die gleichen sind, wie bei allen übrigen Tieren; d. h. es vereinigen sich ein Ei- und ein Spermakern zu einem ersten Furchungskern, der in regulärer Weise alle Blastomerenkerne liefert. Nur die Einrichtungen, durch welche diese ausschliessliche Beteiligung zweier Zellen am Aufbau des neuen Organismus gesichert wird, sind bei Selachiern und Reptilien und offenbar auch bei manchen Insekten specifisch. Während dieses Resultat sonst dadurch erzielt wird, dass das Ei von vornherein das Eindringen mehrerer Spermatozoen verhindert, lassen das Haifisch- und Reptilien-Ei eine, wie es fast scheint, beliebige Zahl von Spermatozoen eindringen. Dafür besitzen sie nun innere Schutz-einrichtungen, welche nur ein Spermatozoon in Wirksamkeit treten lassen. Kommt es bei Seeigeln pathologischer Weise zur Polyspermie, so ereignet er sich erstens sehr häufig, dass mehrere Spermakerne mit dem Eikern verschmelzen und dadurch einen ersten Furchungskern liefern, der sich in abnormer Weise teilt (s. u.), und wenn dies auch nicht geschieht, so greifen wenigstens die Teilungscentren der überschüssigen Spermaköpfe störend in die Entwicklung ein und veranlassen ein pathologisches Produkt.

Bei den Selachiern und Reptilien verhält es sich anders. Hier sind

offenbar am Eikern Einrichtungen vorhanden, welche nur einen Spermakern zur Konjugation zulassen, und Einrichtungen, durch welche die überschüssigen Spermakerne in den Dotter eliminiert werden, wo sie unschädlich sind. Über die Natur dieser Schutzvorrichtungen fehlt uns freilich bis jetzt jegliche Vorstellung. — Es ist auffallend, dass die besprochene physiologische Polyspermie gerade den grössten Eiern zukommt. Man könnte daran denken, dass dies kein zufälliges Zusammentreffen sei, sondern dass sich die Polyspermie in Anpassung an die Grösse des Eies ausgebildet habe, da ja in einer grossen Protoplasamasse bei einer grösseren Zahl von Spermakernen mehr Aussicht besteht, dass einer davon rechtzeitig den Eikern auffindet, als wenn nur ein einziger vorhanden ist.

Wie dies aber auch sein mag, jedenfalls kann es keinen schöneren Beweis für die O. Hertwig'sche Theorie geben, als die besprochene Polyspermie, von der es zweifelhaft erscheinen muss, ob sie diesen Namen überhaupt verdient, nachdem gerade sie die ausschliessliche Beteiligung eines Spermakerns am Zeugungsakt in's hellste Licht stellt.

Wir sind im Vorstehenden bereits auf die allerjüngste Litteratur zu sprechen gekommen; nun müssen wir wieder um fast ein Jahrzehnt zurückgehen, um die Ergebnisse kennen zu lernen, zu denen man seither über die **feineren Vorgänge bei der Befruchtung** gelangt ist. Denn nicht nur bestätigt wurde die Hertwig'sche Befruchtungslehre in dieser Zeit, sondern auch wesentlich vertieft. Dies hängt zusammen mit dem ausserordentlichen Aufschwung, den unsere Kenntniss vom Bau und den Lebenserscheinungen der Zellen überhaupt in den letzten fünfzehn Jahren genommen hat. Besonders war es das Studium der sogenannten indirekten Kernteilung, der „Karyokinese“, welches einen ganz ungeahnten Einblick in die Bestandteile und Lebensvorgänge der Zelle eröffnete und damit auch für die Befruchtungslehre höchst bedeutsame Fortschritte anbahnte. Bezüglich der Thatsachen, um die es sich hierbei handelt, muss ich auf das Kapitel „Zelle“ verweisen; es sei nur bemerkt, dass sich für die Zeugungsvorgänge vor allem diejenige Substanz des Kerns als höchst bedeutungsvoll erwies, welche Flemming als „**Chromatin**“ bezeichnet und um deren Erkenntnis er sich selbst neben einer Reihe anderer Forscher hervorragende Verdienste erworben hat (vgl. die Litteratur „Zelle“). Flemming war es in erster Linie, der die Schicksale dieser Substanz von der Entstehung einer Zelle bis zu ihrer Teilung auf's Genaueste verfolgte. Er erkannte, dass das Chromatin in den ruhenden Kernen zumeist in Form eines Gerüstwerkes angeordnet ist, er stellte die

Umwandlungen fest, unter welchen sich dasselbe zur Teilung vorbereitet; er zeigte, wie es sich hierbei zu einzelnen kompakten Fadenstücken zusammenzieht, den chromatischen Elementen oder **Chromosomen** (Waldeyer, 1888, 101), wie diese sich der Länge nach in zwei identische Hälften spalten und wie von den hierdurch auf die doppelte Zahl gebrachten Elementen die eine Hälfte der einen, die andere der anderen Tochterzelle zugeteilt wird.

Auf dieser Grundlage erhob sich dann im Jahre 1884 das imposante Werk E. van Benedens (5) über die Befruchtung beim Pferdespulwurm (*Ascaris megalocephala*), worin die bisherigen Resultate über die Schicksale des Chromatins bei der Zellteilung nicht nur in einem höchst wesentlichen Punkt erweitert, sondern überdies zu den Befruchtungsphänomenen in eine Beziehung gebracht wurden, welche sich vor allem für unsere Auffassung des Vererbungsproblems als höchst bedeutsam erweisen sollte.

Es handelt sich hierbei um Folgendes: Nachdem man so tief in den feineren Bau des Kerns eingedrungen war und speziell das Chromatin nach der Art, wie es sich bei der Teilung verhält, als einen der wichtigsten Zellbestandteile ansehen gelernt hatte, musste es sich fragen, wie sich denn, wenn Ei- und Spermakern verschmelzen, die Substanzen derselben zu einander verhalten, wobei noch die Vorfrage zu beantworten war, ob die beiden Kerne in ihren Bestandteilen gleichwertig seien oder nicht.

O. Hertwig hatte in seiner ersten, oben besprochenen Abhandlung gezeigt, dass sich im Seeigeli ein relativ grosser Eikern mit einem sehr kleinen Spermakern zum ersten Furchungskern vereinigt, und so musste es scheinen, als seien die beiden Kerne verschiedenwertig, als bestehe ein sexueller Gegensatz zwischen ihnen. Später hat O. Hertwig selbst dieser Auffassung den Boden entzogen (1878, 52), indem er an Seesterneiern den Nachweis führte, dass es sich bei dieser Differenz nicht um einen prinzipiellen Gegensatz, sondern nur um einen graduellen Unterschied handelt, der unter Umständen vollkommen verschwinden kann. Besamt man vollkommen reife Seestern-Eier, so sind die Erscheinungen ganz die gleichen, wie im Ei der Seeigel: es vereinigt sich ein kleiner Spermakern, dessen Chromatin zu einem kompakten Klumpen zusammengeballt ist, mit einem grossen Eikern, der seine chromatische Substanz in Form eines Gerüsts enthält. Lässt man dagegen das Spermatozoon in ein noch unreifes¹⁾ Ei eindringen, wo der Spermakern eine gewisse Zeit warten muss, bis er in Aktion treten kann, so wandelt er sich in einer Weise um, dass er schliess-

1) Siehe hierüber unten bei der Ovogenese.

lich dem Eikern vollkommen gleich erscheint und von diesem in keiner Weise mehr unterschieden werden kann. Diese vollkommene Übereinstimmung des männlichen und weiblichen Kerns wurde von vielen Forschern auch für andere Eier nachgewiesen.

Allein ob der Spermakern bei seiner Vereinigung mit dem Eikern diesem gleich oder von ihm verschieden war — die Beziehungen, in welche das Chromatin des einen zu dem des andern tritt, blieb unaufgeklärt; waren die Kernbläschen mit einander verschmolzen, so liessen sich männliche und weibliche Bestandteile nicht mehr auseinander halten.

Da brachten nun endlich die ausgezeichneten Untersuchungen E. van Beneden's einen überraschenden Aufschluss. Der belgische Forscher hatte an dem Ei des Pferdespulwurms ein Objekt entdeckt, bei welchem Eikern und Spermakern überhaupt nicht verschmelzen, sondern bis zur Ausbildung der karyokinetischen Teilungsfigur selbständig bleiben.

Das Ei von *Ascaris* gehört zu denjenigen Eiern, wo der Spermakern, da er schon in's unreife Ei eindringt, schliesslich dem Eikern vollkommen gleichartig wird. Beide Kerne sind dann Bläschen, von einer Membran umschlossen, mit Kernsaft angefüllt; in jedem findet sich das gleiche chromatische Gerüst und ein oder mehrere chromatische Nukleolen. Während nun in anderen Fällen Ei- und Spermakern in diesem Zustand verschmelzen

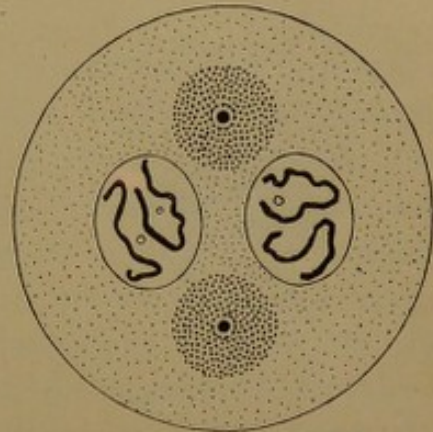


Fig. 1.

und erst der einheitliche erste Furchungskern sich zur Teilung vorbereitet, macht hier jeder Geschlechtskern die zur Teilung führende Metamorphose in der Regel selbständig durch. Im einen wie im anderen Kern zieht sich das chromatische Gerüst zu zwei bandförmigen Chromosomen zusammen (Fig. 1), und wie vorher die ganzen Kerne, so sind nun die väterlichen und mütterlichen Chromosomen in Grösse, Form und sichtbarer Struktur vollkommen identisch. Darauf lösen sich die beiden Kernbläschen auf; der Kernsaft mischt sich mit dem Protoplasma, die Nukleolen verschwinden auf noch unbekannte Weise und es bleiben als geformte Bestandteile von jedem Kern nur die beiden Chromosomen zurück, nunmehr direkt in's Protoplasma eingebettet. Während dieser Umwandlungen der Kerne hat sich im Protoplasma der bei jeder Zellteilung auftretende Teilungsapparat (siehe Zelle) ausgebildet: 2 körperliche Pole (Centrosomen), umgeben von radial angeordneten Protoplasmafädchen, unter deren Einfluss sich die vier bandförmigen Chromosomen zu einer äquatoria-

len Platte zwischen den beiden Centren anordnen. Van Beneden konnte nun nicht allein Flemming's Entdeckung bestätigen, dass sich jedes Chromosoma der Länge nach in zwei gleiche Hälften (Tochterchromosomen) spaltet (Fig. 2), sondern er bewies überdies — und darin besteht ein weiteres hervorragendes Verdienst seiner Untersuchungen — dass von den beiden aus einem Mutterelement entstandenen Spalthälften das eine diesem, das andere jenem Pol zugeführt wird¹⁾. So erhält also jede der beiden primären Furchungszellen zwei rein väterliche, zwei rein mütterliche Chromosomen; mit anderen Worten: es erbt sich die im Ei bestehende Kombination des väterlichen und mütterlichen Chromatins auf jede der beiden Tochterzellen fort.

Es zeigte sich später, dass das von E. van Beneden für das Ei des Pferdespulwurms festgestellte Verhalten der beiden Geschlechtskerne

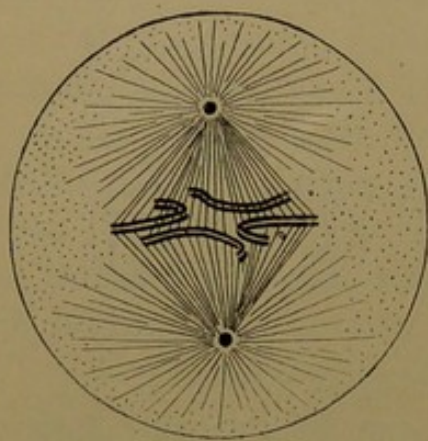


Fig. 2.

im ganzen Tierreich sehr verbreitet ist. Nachdem Carnoy (29) dasselbe für einige andere Nematoden nachgewiesen hatte, konnte ich (1890, 22) es für Mollusken, Tunicaten und Würmer feststellen. Und schon in der älteren Litteratur liegen Angaben vor (vergl. besonders die ausgezeichneten Untersuchungen von Mark, 1881, 76), welche ein Selbständigbleiben von Ei- und Spermakern bis zu ihrer Auflösung auch für zahlreiche andere Fälle als vollkommen sicher erscheinen lassen. In allen genauer

analysierten Fällen bestätigte sich die Entdeckung van Beneden's auch insofern, als überall die väterlichen Chromosomen den mütterlichen nicht nur in Grösse, Form und Färbbarkeit gleich waren, sondern auch in der Zahl genau mit ihnen übereinstimmten. Die Zahl der Chromosomen an sich ist für die einzelnen Tierarten, ja oft für nahe verwandte Formen sehr variabel; sie kann im geringsten Fall für jeden der beiden Geschlechtskerne 1 betragen, so bei einer nicht seltenen Varietät des Pferdespulwurms, sie kann bis auf über 100 ansteigen, so, nach meinen noch nicht veröffentlichten Beobachtungen beim Flusskrebs. Allein, wo eine genaue Zählung ausführbar war, da ergab sich stets für den Eikern und Spermakern genau die gleiche Zahl.

Schliesslich gelang es auch (Boveri 1890, 22) für einige von jenen

¹⁾ Diese Entdeckung wurde gleichzeitig von Heuser (1884, 60) an pflanzlichen Zellen gemacht.

Fällen, wo ein kleiner kompakter Spermakern mit einem grossen bläschenförmigen Eikern verschmilzt, den Nachweis zu führen, dass auch hier väterliches und mütterliches Chromatin, trotzdem beide Teile in einem einheitlichen Kernbläschen eingeschlossen sind, ihre Selbständigkeit bewahren, und dass der anscheinend kompakte Chromatinkörper des Spermatozoönkopfes für die erste Furchungsspindel genau ebensoviele ganz ebensolcher Chromosomen liefert als aus dem Gerüst des Eikerns hervorgehen.

So dürfen wir wohl als allgemein gültiges Gesetz den Satz aufstellen: Von den Chromosomen der ersten Furchungsspindel stammt überall die eine Hälfte vom Vater, die andere von der Mutter; väterliche und mütterliche Chromosomen stimmen in ihrem Aussehen und ihren Reaktionen überall vollkommen mit einander überein, und es besteht nicht der geringste Grund dafür, irgend eine „geschlechtliche“ Differenz zwischen ihnen anzunehmen.

Wenn ich dies schreibe, ist es mir nicht unbekannt, dass in jüngster Zeit L. Auerbach (1891, 111) auf Grund sehr sorgfältiger Untersuchungen einen „sexuellen Gegensatz in der Chromatophilie der Keimsubstanzen“ festgestellt hat, der darin zum Ausdruck kommt, dass sich die männlichen Zeugungszellen gegen Farbstoffe wesentlich anders verhalten als die weiblichen. Auerbach unterscheidet eine blaue und eine rote Reihe von Farbstoffen; eine besondere Affinität für die erstere wird als Kyanophilie, eine solche für die letztere als Erythrophilie bezeichnet. Auerbach fand nun, dass der Kopf (Kern) der Spermatozoön kyanophil, die Substanz des Keimbläschens unreifer Eier erythrophil ist, und indem er mit der grossen Mehrzahl der Autoren die Kernsubstanz als das Wesentliche bei der Befruchtung ansieht, zieht er den Schluss (pag. 367), „dass die männliche Befruchtungssubstanz eine kyanophile, die weibliche Zeugungssubstanz eine erythrophile ist.“ Weiter heisst es dann: „Nach allem ist der sexuelle Gegensatz begründet auf zwei Substanzen, die sich qualitativ dadurch unterscheiden, dass die männliche kyanophiler, die weibliche erythrophiler Natur ist.“ Endlich meint Auerbach, es sei zu erwarten, dass von den beiden Vorkernen des befruchteten Eies sich der eine als kyano-, der andere als erythrophil herausstellen werde.

Bei einer Kritik dieser Auffassung gehen wir am besten von diesem letzten Punkt, von dem gegenseitigen Verhalten der im befruchteten Ei sich gegenüberstehenden Geschlechtskerne aus. In dieser Hinsicht kann schon jetzt ganz positiv behauptet werden, dass überall da, wo Ei- und Spermakern im gleichen Entwicklungszustand mit einander verglichen

werden, ein Unterschied in der Chromatophilie zwischen beiden durchaus nicht besteht. Denn wenn auch, soweit mir bekannt, noch keine Doppelfärbungen nach Auerbach's Prinzipien auf befruchtete Eier angewandt worden sind, so sind dieselben doch schon mit sehr verschiedenen Farbstoffen sowohl aus der blauen, als aus der roten Reihe behandelt worden; und dabei hat sich stets ergeben, dass sich die entsprechenden Teile von Ei- und Spermakern dem angewandten Farbstoff gegenüber absolut identisch verhalten. Ein Gleiches gilt für die nach Auflösung der Kernbläschen in's Protoplasma eingelagerten väterlichen und mütterlichen Chromosomen. Wenn also Auerbach zwischen dem Kern eines Spermatozoon und einem Keimbläschen eine Verschiedenheit in der Chromatophilie nachweisen kann, so wird dies so zu erklären sein, dass diese beiden Kerne, deren Zellen sich übrigens (siehe unten) gar nicht entsprechen, sich in einem möglichst verschiedenen Zustand befinden. Diese Verschiedenheit tritt ja schon in der Grösse und Struktur auf's Schärfste hervor; wir dürfen uns also nicht wundern, dass sich auch in dem Verhalten gegen Farbstoffe Differenzen bemerkbar machen. Will man dieselben als „sexuelle“ bezeichnen, so wird dagegen nichts einzuwenden sein; bricht sich doch immer mehr die Überzeugung Bahn, dass der geschlechtliche Gegensatz in allen seinen Äusserungen nicht ein prinzipieller, sondern ein sekundärer ist, entsprungen aus einer Arbeitsteilung zwischen zwei ursprünglich vollkommen gleichen Zeugungszellen. Diese Arbeitsteilung, welche der einen Zelle die ganze Sorge für die Ernährung des neuen Organismus aufbürdet, während sie die andere zu einem möglichst kleinen, beweglichen, das Ei aufsuchenden Element ausbildet, muss auch die Kerne dieser Zellen entsprechend beeinflussen. Dass dieselben — nämlich Ei- und Spermakern — aber trotzdem fundamental gleich sind, dies geht eben aus der oben berichteten Thatsache auf's Klarste hervor, dass sie, sobald sie sich im Ei unter gleichen Bedingungen befinden, durchaus nicht mehr von einander unterschieden werden können. Wie wenig übrigens auf Farbenreaktionen, sobald sie sich nicht auf genau homologe Stadien beziehen, Gewicht zu legen ist, mag aus den schönen Untersuchungen von Hermann (1889, 49) entnommen werden, der bei einer gewissen Doppelfärbung mit Saffranin und Gentianaviolett die Chromosomen, wenn sie aus dem Gerüst entstanden sind, blau, später, wenn sie sich teilen, rot gefärbt fand, worauf die Tochterchromosomen, bevor sie wieder in das Gerüst der beiden neuen Kerne übergehen, abermals den blauen Farbstoff bevorzugen.

Nachdem E. van Beneden das Selbständigbleiben der im befruchteten Ei vereinigten väterlichen und mütterlichen Chromosomen festgestellt

und die gleichmässige Verteilung ihrer Spalthälften auf die Tochterzellen nachgewiesen hatte, musste von vornherein die Vermutung nahe liegen, dass auch bei allen folgenden Teilungen jede Tochterzelle wieder die gleiche Kombination väterlichen und mütterlichen Chromatins erhalten werde. Hatte doch schon früher Roux in seiner geistvollen Schrift: „Über die Bedeutung der Kernteilungsfiguren“ (1883, 90) aus der minutiösen Sorgfalt, mit der bei jeder Zellteilung die Chromosomen gespalten und auf die Tochterzellen verteilt werden, den Schluss gezogen, dass diese einzelnen fadenförmigen Körperchen, ja vielleicht selbst noch gewisse in einfacher Reihe in dem Faden aufeinanderfolgende Unterabteilungen als Träger verschiedener Qualitäten angesehen werden müssten, die allen Zellen zukommen sollten, und die eben durch den karyokinetischen Prozess übertragen würden. Wie viel mehr musste diese Auffassung an Wahrscheinlichkeit gewinnen, nachdem es sich herausgestellt hatte, dass die Chromosomen im befruchteten Ei und noch in den beiden primären Furchungszellen in der That verschiedene Qualitäten repräsentieren, indem die eine Hälfte von der Mutter, die andere vom Vater stammt und dieser letztere Teil überhaupt nahezu das Einzige ist, was vom Vater her in die Bildung des Kindes eingeht! Die direkte Beobachtung aber lässt uns hier im Stich. Die Tochterchromosomen, welche jede primäre Furchungszelle vom Ei her überkommt, wandeln sich hier in ein Kerngerüst um, in welchem anscheinend jede Selbständigkeit der einzelnen Elemente verloren geht. Und wenn sich auch das Gerüst bei der Vorbereitung zur nächsten Teilung in genau ebenso viele Chromosomen wieder zusammenzieht, so können wir es doch diesen nicht ansehen, ob sich in jedem wieder die gleichen Teile zusammengefunden haben oder nicht, ja ob sich nicht die väterlichen und mütterlichen Bestandteile zu einer vollkommenen Mischung von einheitlicher neuer Qualität verbunden haben. — Es liegen jedoch gewisse Anzeichen vor, welche es, meiner Meinung nach, im höchsten Grade wahrscheinlich machen, dass jedes Chromosoma bei allen Umwandlungen, die es erleidet, und so auch in dem gerüstförmigen Zustand des ruhenden Kerns, seine Selbständigkeit vollkommen bewahrt. Und da diese Auffassung für das Verständnis gerade der neuesten Litteratur über Ovo- und Spermatogenese von grosser Bedeutung ist, möge dieselbe hier in ihren Hauptpunkten kurz erläutert werden. Als ihr Begründer ist Rabl (1885, 88) zu nennen¹⁾, der in seinen vorzüglichen Untersuchungen über Zellteilung

¹⁾ Es ist ein Irrtum, wenn einige Autoren auch van Beneden als Begründer der „Individualitätshypothese“ anführen. In seiner grossen Abhandlung (1883, 5) nimmt er zwar eine dauernde Selbständigkeit des väterlichen und mütterlichen Chromatins an, aber von

zuerst die Aufmerksamkeit auf die merkwürdige Thatsache richtete, dass bei der Vorbereitung gewisser Kerne zur Teilung nicht nur die gleiche Zahl von Chromosomen auftritt, die in das Gerüst eingegangen war, sondern dass diese neuen Mutterelemente überdies annähernd in der gleichen charakteristischen Gruppierung hervortreten, in welcher die Tochterelemente vor der Kernrekonstruktion zu einander gestellt waren. Ich selbst (1887, 16 und 1888, 20) konnte diese Übereinstimmung an einem viel günstigeren Objekt (eben den Furchungszellen des Pferdespulwurms) noch genauer feststellen und zeigen, dass 1. jedes bei der Auflösung des Kerns auftretende Chromosomen-Ende mit einem Ende der den Kern bildenden Chromosomen identisch ist, und dass 2. je zwei vor der Kernrekonstruktion in einem Faden verbundene Enden auch nach der Retraktion des Gerüsts wieder in einem und demselben Chromosoma vereinigt sind. Auf Grund dieser Thatsachen formulierte ich zuerst präzise den Satz, dass die Chromosomen selbständige Gebilde seien, die diese Selbständigkeit auch im ruhenden Kern bewahren.

Wie mir scheint, hat sich diese Hypothese bereits ziemlich allgemeiner Anerkennung zu erfreuen, mit Ausnahme allerdings der sehr gewichtigen Stimme von O. Hertwig (1890, 55). Ich kann jedoch die Gründe, die dieser Forscher gegen die Individualität der Chromosomen anführt, nicht für vollkommen zutreffend halten. Dass eine gleichmässige Übertragung des väterlichen und mütterlichen Chromatins auf alle Tochterzellen auch in anderer Weise denkbar wäre, ist nicht zu bestreiten und von mir selbst schon früher hervorgehoben worden. Es ist aber auch nicht dieses Postulat, welches zur Aufstellung der Hypothese geführt hat; vielmehr gründet sich dieselbe durchaus auf thatsächliche Verhältnisse. Diese scheint O. Hertwig in seinen Ausführungen doch allzu sehr zu unterschätzen. Denn wenn er sagt, für die Individualitätshypothese spreche höchstens die Thatsache, dass die Zahl der aus einem Kerngerüst hervorgehenden Elemente mit der Zahl der Elemente, welche das Gerüst gebildet haben, übereinstimmt, so übersieht er hierbei, meines Erachtens, das Gewicht der oben erwähnten, von Rabl und mir festgestellten höchst auffälligen Erscheinung, dass in Fällen, wo das Chromatin bei der Kernrekonstruktion eine charakteristische Anordnung zeigt, genau diese Anordnung bei der Vorbereitung zur nächsten Teilung wieder zum Vorschein kommt. Wie soll man denn diese

einem Selbständigbleiben der Chromosomen ist keine Rede; in der zweiten mit A. Neyt gemeinsamen Arbeit (1887, 7) wird die Individualität der Chromosomen auf Grund irriger Beobachtungen sogar bekämpft.

Übereinstimmung erklären, wenn man nicht den aus einem Chromosoma entstandenen Gerüstbezirk wieder in ein Chromosoma sich zusammenziehen lässt? Allein schon die Zahlenübereinstimmung für sich scheint mir von viel grösserer Bedeutung zu sein, als O. Hertwig anerkennt, besonders in der Erweiterung (Boveri 1887, 16, 1888, 20), dass, wenn ein Kern durch Mängel in der Teilungsmechanik ein oder zwei Chromosomen zu viel erhält, bei seiner Teilung die Anzahl der Chromosomen genau um diese Zahl erhöht ist. O. Hertwig meint, man könne die Bildung der Chromosomen aus dem Gerüst auch in viel einfacherer Weise erklären (l. c. pag. 108). „Es ist eine beliebte Vorstellung“, schreibt er, „dass die chromatische Substanz in morphologischer Hinsicht aus zahlreichen Körnern aufgebaut sei. Nehmen wir an, dass diese Teilchen Polarität erhalten, wenn Kräfte, die im Ruhezustand des Kerns latent waren, bei Beginn der Teilung in Wirkung treten, dann scheint es mir recht gut verständlich zu werden, dass die angenommenen morphologischen Einheiten der Kernsubstanz, die Körner, sich in Reihen hintereinander anordnen.“ Allein auf Grund dieser Vorstellung könnte man doch höchstens die Bildung eines einzigen einheitlichen Kernfadens erklären. Schon die Segmentierung desselben in stets genau so viel Stücke, als der Kern bei seiner Entstehung erhalten hat, und zwar oft in sehr verschieden lange Stücke, bleibt gänzlich unerklärt. Nun kommt es aber in den meisten Kernen gar nicht zur Bildung eines einzigen, sich nachträglich segmentierenden Fadens, sondern es kontrahieren sich die einzelnen Gerüstbezirke direkt zu je einem isolierten Element: eine Thatsache, die durch O. Hertwig's Annahme gleichfalls nicht erklärt werden kann. Als weiteren Grund gegen die Individualitätshypothese führt O. Hertwig an, dass z. B. die chromatische Substanz der Spermatozoen von Salamandra vollkommen homogen erscheine, und er knüpft daran die Frage: „Was berechtigt hier zu sagen, dass sie aus 12 selbständigen chromatischen Elementen zusammengesetzt sei, von denen doch nicht die Spur zu sehen ist?“ Dem sind jedoch die Beobachtungen entgegen zu halten, die ich über die Schicksale ganz ebenso homogen erscheinender Spermakerne speziell in den Eiern von Medusen und Seeigeln (1890, 22) habe anstellen können. Hier entpuppt sich der scheinbar homogene Körper, sobald er etwas aufgequollen ist, als ein dichter Knäuel von Fäden, und ich glaube nicht, dass sich die Bilder, unter denen diese Umwandlung vor sich geht, anders deuten lassen, als dahin, dass die Fäden schon in dem kompakten Körper enthalten sind, nur so dicht zusammengedrückt, dass man sie nicht erkennen kann. Endlich führt O. Hertwig die ungeheure Vermehrung des Chromatins in den Keimbläschen vieler Eier ins Feld, die er unter der Voraussetzung der Chromosomen-

Individualität nur dann erklärbar findet, wenn man eine ausserordentliche Vermehrung der Chromosomen durch Teilung im ruhenden Keimbläschen annehme, wozu doch keine Veranlassung sei. Ich glaube hiergegen bemerken zu dürfen, dass die fraglichen Keimbläschen noch viel zu wenig studiert sind, um hierüber ein definitives Urteil zu erlauben, dass jedoch in genauer analysierten Fällen, so im Keimbläschen von *Sagitta* (Boveri 1890, 22) trotz enormer Zunahme des Chromatins doch die typische Neunzahl der Chromosomen nachweisbar ist. Und ich darf einstweilen hinzufügen, dass Rückert demnächst auch für das Keimbläschen des Haifisch-Eies Verhältnisse mitteilen wird, welche mit der Individualitäts-Hypothese im besten Einklang stehen.

Somit scheint mir, abgesehen von besonderen, unten noch näher zu besprechenden Fällen, die Annahme weitaus die wahrscheinlichste zu sein, dass wir jedes aus einem ruhenden Kern hervorgehende chromatische Element mit einem bestimmten, in die Bildung des Kerns eingegangenen Element identifizieren dürfen, woraus sich die bedeutsame Konsequenz ergibt, dass in allen Zellen, welche sich im regulären Teilungsverlauf aus dem befruchteten Ei ableiten, die eine Hälfte der Chromosomen rein väterlicher, die andere rein mütterlicher Abkunft ist.

Wir haben bisher nur das gegenseitige Verhalten der Kerne, speziell des Chromatins der beiden im Befruchtungsakt vereinigten Zellen betrachtet; nun bleibt noch übrig, auch die Beziehungen zu untersuchen, in welche das **Protoplasma** der Samenzelle und eventuell spezifische Bestandteile desselben zu den entsprechenden Teilen des Eies treten. Im allgemeinen ist ja der protoplasmatische Anteil der Spermatozoen äusserst gering. Er ist fast ausschliesslich auf den Schwanzfaden beschränkt und selbst diesen haben wir, wie O. Hertwig (1884, 53) mit Recht hervorgehoben hat, eher als ein Plasmaproduct, etwa einer Muskelfibrille entsprechend, anzusehen. Überdies ist es gar nicht sicher, ob der Schwanzfaden überall in's Ei mit eindringt, und so scheint man entschieden berechtigt zu sein, seine Rolle mit der Heranführung des Spermakopfes an das Ei für ausgespielt zu halten und ihm eine Bedeutung für die Befruchtung nicht zuzuerkennen. Eine viel beträchtlichere Protoplasmamenge bringen die eigentümlichen grossen Spermatozoen der Spulwürmer in die Eier hinein. Da das Spermprotoplasma hier die Eigentümlichkeit besitzt, so bald es vom Eiprotoplasma umgeben ist, in Karmin eine rote Tinktion anzunehmen, so ist es von letzterem stets scharf zu unterscheiden und in seinen Schicksalen leicht zu verfolgen (E. van Beneden 1883, 5). Auch

hier jedoch gelangt man zu der Überzeugung, dass demselben eine Bedeutung für die Befruchtung nicht zukommt. Die Umwandlungen, die es erleidet, machen den Eindruck einer Degeneration; es sieht aus, als werde seine Substanz wie ein toter organischer Fremdkörper allmählich vom Ei-protoplasma resorbiert und assimiliert, und so ist es, wenn auch nicht absolut auszuschliessen, so doch immerhin sehr unwahrscheinlich, dass die Vermischung von Ei- und Spermaprotoplasma eine für die Entwicklung notwendige Vorbedingung sei.

Anders verhält es sich dagegen mit einem spezifischen, im Protoplasma gelegenen Körperchen, das gleichzeitig von mir (1887, 16) und von van Beneden und Neyt (1887, 7) als ein dauerndes Zellenorgan nachgewiesen worden ist, mit dem sogenannten Centrankörperchen oder **Centrosoma**¹⁾. Es zeigte sich nämlich, dass jenes kleine Gebilde, das man bis dahin nur als Polkörperchen der karyokinetischen Figur gekannt hatte, nicht, wie man annahm, nach vollzogener Zellteilung wieder verschwindet, sondern dass es sich neben dem Kern als ein selbständiges Organ während der ganzen Dauer des Bestehens der Zelle erhält. Und es ergab sich weiter, dass die Zellteilung dadurch eingeleitet wird, dass dieses Centrosoma sich teilt, dass seine Teilstücke, jedes von einer Kugel spezifischen Plasmas umgeben, auseinanderrücken und die Centren für die beiden zu bildenden Tochterzellen darstellen. Hatte man diese beiden Körperchen — eben als die „Polkörperchen“ der Teilungsfigur — schon früher vielfach als die hauptsächlich aktiven Organe bei der Kern- und Zellteilung in Anspruch genommen, so liess sich dies jetzt durch genaue Analyse der Teilungsphänomene mit aller Evidenz darthun; und so gelangte man zu der Einsicht, dass das Centrosoma das dynamische Centrum und speziell das Fortpflanzungsorgan der Zelle vorstelle, welches sich, ganz ähnlich wie die Chromosomen, durch Teilung von einer Zellen-Generation auf die nächste forterbt.

Die Konsequenzen dieser Erkenntnis für die Befruchtungsvorgänge habe ich zuerst in meinem Aufsatz: „Über den Anteil des Spermatozoon an der Teilung des Eies“ (1887, 18) dargelegt. Wenn das Centrosoma ein in jeder Zelle zukommendes Organ ist, so muss es auch im Ei und im Spermatozoon enthalten sein. Lassen sich nun hier wirklich Centrosomen nachweisen, und in welcher Weise nehmen sie am Aufbau des befruchteten Eies Teil? In dieser Hinsicht habe ich zuerst auf Grund fremder und eigener Beobachtungen den Satz begründet, dass das Spermatozoon

¹⁾ Ich muss mich auch hier, unter Verweisung auf das Kapitel „Zelle“, auf eine kurze Anführung des Allerwesentlichsten beschränken.

ein Centrosoma in's Ei einführt. Denn die bis dahin unerklärte Strahlung, welche im Ei um den eingedrungenen Sparmakopf entsteht und von der Fol (1879, 37) zuerst gezeigt hatte, dass sie nicht auf den Sparmakern, sondern auf eine neben demselben gelegene Stelle centriert ist, liess, nachdem einmal die Individualität der Centrosomen festgestellt war, keine andere Deutung zu, als dass hier ein solches Centralkörperchen vorliegt. Überdies hatten O. und R. Hertwig (1884, 53, 1887, 56), wie ich selbst bestätigen konnte (1888, 19), bei Seeigeln am Kopf des eingedrungenen Spermatozoon einen achromatischen Bestandteil entdeckt, der, da er den Mittelpunkt der Strahlung einnimmt, nichts anderes sein kann, als ein Centrosoma. Dass aber das Spermatozoon, das ja an jeder beliebigen Stelle in's Ei eindringen kann, dieses Organ nicht erst im Ei vorfindet, ist selbstverständlich, umso mehr, als bei Polyspermie um jeden Sparmakopf die Strahlung entsteht¹⁾.

Was nun das Centrosoma des Eies betrifft, so war durch die Untersuchungen über die Ovogenese bekannt, dass bei der Teilung, aus welcher das Ei seine Entstehung nimmt, ihm ganz wie jeder anderen durch Teilung entstehenden Zelle ein Polkörperchen, i. e. ein Centrosoma zugeteilt wird, und es handelte sich also darum, festzustellen, in welcher Beziehung diese beiden im befruchteten Ei zusammenkommenden Centrosomen zu den beiden Polkörperchen der ersten Furchungsspindel stehen. Ich glaubte, die vorhandenen Möglichkeiten dahin präzisieren zu dürfen, dass entweder das eine Polkörperchen vom Ei-Centrosoma, das andere vom Sperma-Centrosoma gebildet werde, oder dass beide Centrosomen verschmelzen und erst durch die Teilung dieses Produkts die Polkörperchen geliefert werden. Allein ohne diese beiden Möglichkeiten für alle Fälle auszuschliessen, schienen mir die Thatsachen doch einen dritten Modus am wahrscheinlichsten zu machen, nämlich den, dass das Ei-Centrosoma als ein rudimentäres Organ, das in gewissen Eiern ganz zu fehlen scheint, an den weiteren Entwicklungsvorgängen gar keinen Anteil nimmt, vielmehr die Polkörperchen der ersten Furchungsspindel ausschliesslich durch Teilung des Sperma-Centrosoma entstehen. Ich werde auf diese Anschauung, die ich auch heute noch für gewisse Fälle aufrecht halte, unten zurückkommen und gehe nun sogleich zur Besprechung desjenigen Falles über, für den die Schicksale von Ei- und Sperma-Centrosoma bis jetzt am genauesten erforscht worden sind. Wir verdanken die Aufklärung dieser

¹⁾ Wenn also Fol (1891, 118) behauptet, es habe sich bei meinen Ausführungen nur um Vermutungen, nicht um „gesicherte Dinge“ gehandelt, so kann ich nur annehmen, dass er meine Arbeiten nicht gelesen hat.

Verhältnisse einer vorzüglichen, leider in sehr wenig ansprechendem Ton geschriebenen Arbeit von Fol (1891, 118), die sich auf die Befruchtung des Seeigel-Eies bezieht. Schon vor Fol hatte R. Hertwig (1888, 57) durch Anwendung pathogener Agentien unzweifelhaft dargethan, dass neben dem fertig ausgebildeten, ruhenden Eikern ein Centrosoma vorhanden ist, das unter Umständen sogar zu einer selbständigen Weiterentwicklung (Teilung) angeregt werden kann. Desgleichen konnte aus der schon von O. Hertwig (1875, 50) beschriebenen Wanderung der Spermastrahlung gegen den Eikern hin mit voller Sicherheit entnommen werden, dass sich das Spermacentrosoma dem Eikern anlegt. Wenn es also auch Fol zum ersten Mal gelang, diese beiden Centralkörperchen, die man bisher meist aus ihrer Strahlung erschliessen musste, stets klar sichtbar zu machen,

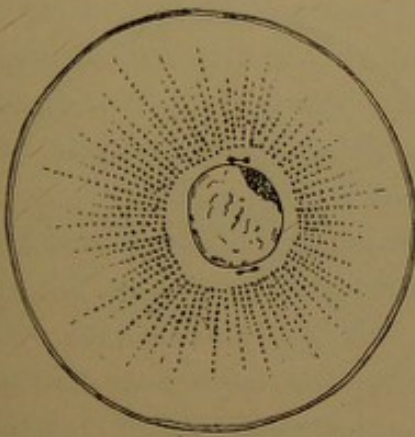


Fig. 3.

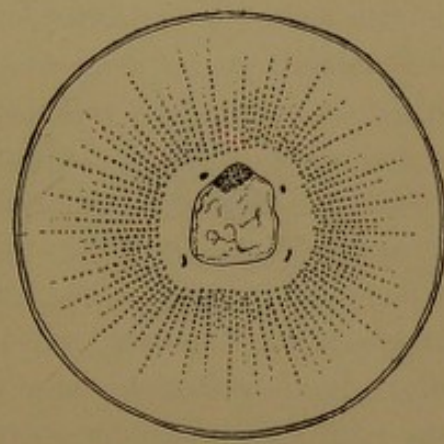


Fig. 4.

so betrifft das wesentlich Neue in seinen Untersuchungen doch erst das gegenseitige Verhalten derselben. Er zeigte, dass sich, während Ei- und Spermakern zum ersten Furchungskern verschmelzen, das Sperma-Centrosoma dem Ei-Centrosoma¹⁾ gegenüber in der Nachbarschaft der Kernmembran aufstellt (Fig. 3), worauf jedes der beiden Körperchen sich teilt. Die Hälften eines jeden rücken nach entgegengesetzten Richtungen auseinander (Fig. 4), so dass ein Stadium erreicht wird, wo die vier Körperchen wie die Ecken eines Quadrats zu einander angeordnet sind. Nun kommt es zwischen jedem Abkömmling des Ei-Centrosoma und dem mit ihm auf der gleichen Seite des Furchungskerns gelegenen Teilstück

¹⁾ Die Fol'sche Terminologie: Ovocentrum, Spermocentrum und Astrocentrum kann ich nicht zweckmässig finden. Denn erstens handelt es sich in den Centrosomen um körperliche Gebilde, um Zellenorgane, für die der vage Ausdruck „Centrum“ ganz unpassend ist, und zweitens besteht kein Grund, eine Unterscheidung zwischen Spermocentrum einerseits, Astrocentrum andererseits zu machen, da ja die ersteren auch Astrocentren waren.

des Spermacentrosoma zu einer Annäherung (Fig. 5 und 6), und schliesslich zur Verschmelzung, womit die Polkörperchen der Spindel hergestellt sind. Gleichzeitig vollziehen sich auch andere Entwicklungsprozesse. Während der Verschmelzung von Ei- und Spermakern entsteht um beide ein kugelliger Hof homogenen Protoplasmas, das wahrscheinlich dem von mir im *Ascaris*-Ei unterschiedenen „Archoplasma“ entspricht. Diese Aureole, in welcher das Ovo- und Sperma-Centrosoma ihre Lage haben (Fig. 3, 4), ändert, wenn deren Teilstücke sich zu entgegengesetzten Polen des Kerns bewegen, seine Form und zieht sich diesen Polen entsprechend zu zwei Zipfeln aus (Fig. 5). Schliesslich wandelt sich jede Hälfte der Aureole in den bekannten „Aster“ um, zwischen denen sich die Chromosomen des ersten Furchungskernes zur Äquatorialplatte anordnen (Fig. 6). Das

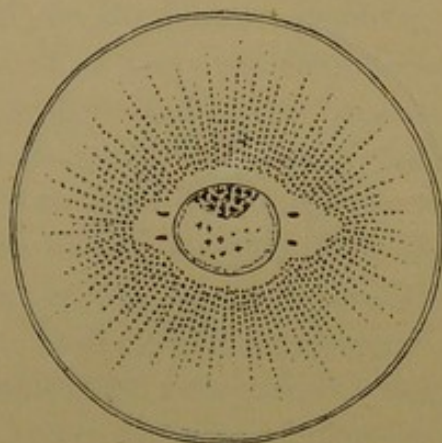


Fig. 5.

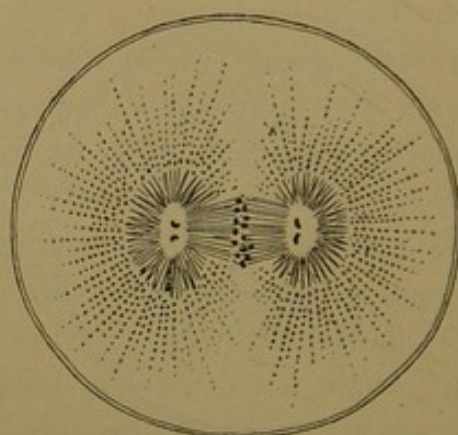


Fig. 6.

Hauptresultat der Fol'schen Untersuchungen lässt sich also dahin zusammenfassen, dass die beiden Polkörperchen der ersten Furchungsspindel zur einen Hälfte vom Centrosoma des Eies, zur andern von dem des Spermatozoon abstammen. Ob dieser Effekt stets in der von Fol angegebenen Weise erreicht wird, darf wohl einstweilen bezweifelt werden. Denn da in's Seeigelei das Spermatozoon an jeder beliebigen Stelle einzudringen vermag, und der Spermakern sich dann stets auf dem kürzesten Weg gegen den Eikern hinbewegt, so muss auch der Fall eintreten können, dass sich das Sperma-Centrosoma gerade der Stelle des Eikerns nähert, wo das Ei-Centrosoma seine Lage hat. Ob auch in diesem Fall die beiden Körperchen zunächst nach entgegengesetzten Seiten des Kerns auseinanderweichen, um dann die von Fol beschriebene „Quadrille“ aufzuführen, muss fraglich bleiben.

Noch zweifelhafter aber scheint es mir zu sein, ob das von Fol für das Seeigelei festgestellte Verhalten für alle Eier giltig ist. So glaube

ich auf Grund meiner Untersuchungen am *Ascaris*-Ei (1887, 18, 1888, 20) mit Bestimmtheit behaupten zu dürfen, dass hier zum mindesten nicht genau dieselben Verhältnisse bestehen können. Die Polkörperchen der Spindel sind von Anfang an einheitlich und scheinen aus einem einfachen Centrosoma durch Teilung zu entstehen. Woher dieses letztere stammt, konnte ich nicht mit Sicherheit eruieren. Es könnte ja aus der Verschmelzung eines Ei- und eines Sperma-Centrosoma entstanden sein, so dass prinzipiell die gleichen Verhältnisse vorlägen, wie im Seeigel-Ei. Allein es zeigt sich bei *Ascaris* die auffallende Erscheinung, dass an der Teilungsfigur, durch deren Vermittelung das Ei entsteht, gar keine Centrosomen vorhanden sind, so dass also, allem Anschein nach, ein Ei-Centrosoma hier überhaupt fehlt. Und so sehe ich nach wie vor keine andere Möglichkeit, als die, die Polkörperchen der ersten Furchungsspindel ausschliesslich auf ein Sperma-Centrosoma zurückzuführen. Zu ganz ähnlichen Resultaten gelangte *Vejdovsky* (1888, 99) bei seinen wertvollen Untersuchungen über die Befruchtung und Teilung des Eies von einem Ringelwurm (*Rhynchelmis*), in denen er unabhängig von van Beneden und mir die Persistenz und Teilung der Centrosomen erkannte. *Vejdovsky* konstatierte eine vollkommene Rückbildung des Ei-Centrosoma, so dass auch mit den besten optischen Hilfsmitteln keine Spur mehr von demselben nachweisbar ist. Die Polkörperchen der ersten Furchungsspindel entstehen auch nach seinen Beobachtungen ausschliesslich durch Teilung des Sperma-Centrosoma, und zwar konnte er feststellen, dass dieses sich schon zu einer Zeit teilt und die Polkörperchen der Spindel liefert, wo Ei- und Spermakern noch weit von einander entfernt sind. Wenn man also auch annehmen wollte, *Vejdovsky* habe das Ei-Centrosoma zunächst übersehen, so lässt sich doch kaum eine Möglichkeit dafür denken, wie dasselbe sich noch nachträglich am Aufbau der aus dem Sperma-Centrosoma entstandenen von mächtigen Asten umgebenen Polkörperchen beteiligen sollte. Auch hat *Vejdovsky* (1891, 134) noch ganz neuerdings seine Angaben Fol gegenüber aufrecht erhalten.

Die Angelegenheit erscheint also noch keineswegs vollkommen geklärt. Eines dürfen wir wohl behaupten, dass nämlich der von Fol beschriebene Modus — vielleicht unter der Modifikation, dass Ei- und Sperma-Centrosoma direkt verschmelzen — das primitivste Verhalten vorstellt. Denn wir wissen ja, dass sich ursprünglich, bei den einzelligen Organismen, zwei vollkommen gleichwertige Zellen im Befruchtungsakt vereinigen. Allein wie sich diese beiden Zellen später im allgemeinen nach verschiedenen Richtungen differenziert haben und speziell dahin, dass fast das gesamte für die erste Embryonalzelle bestimmte Protoplasma im

Ei enthalten ist, während der protoplasmatische Anteil des Spermatozoon nahezu gleich Null ist, so lässt sich wohl umgekehrt annehmen, dass im Ei das Centrosoma einer allmählichen Rückbildung anheimfällt, wogegen dasjenige des Spermatozoon entsprechend erstarkt, so dass es schliesslich die Teilungsvorgänge des befruchteten Eies allein beherrscht.

Wir haben im Vorstehenden die aus der Vereinigung von Ei- und Samenzelle entstandene erste Embryonalzelle bis zu jenem Stadium verfolgt, wo sich eine reguläre karyokinetische Teilungsfigur mit zwei von ihren Asten umgebenen Polkörperchen und einer aus den Chromosomen zusammengesetzten Äquatorialplatte ausgebildet hat; bis zu einem Punkt also, wo sich die erste Embryonalzelle in nichts mehr von irgend einer anderen in Teilung begriffenen Zelle unterscheidet. Damit können wir den Befruchtungsakt als vollendet ansehen und denselben definieren als die Gesamtheit jener Vorgänge, durch welche sich aus den Organen von Ei- und Samenzelle eine typische zur Teilung bereite Zelle aufgebaut hat. Und wir können nunmehr dazu schreiten, die Vorstellungen zu betrachten, zu denen die Wissenschaft auf Grund der gewonnenen Resultate, über das Wesen der **Befruchtung** und **Vererbung** gelangt ist.

Zu diesem Zwecke ist es nötig, zwischen diesen beiden Problemen scharf zu unterscheiden. Unter Befruchtung versteht man allgemein die Anregung zur Entwicklung. Sowohl die Samenzelle ist für sich allein ausser Stande, einen neuen Organismus aus sich hervorgehen zu lassen, als auch, mit Ausnahme der als Parthenogenese bezeichneten Fälle die Eizelle. Erst durch das Zusammentreten beider entsteht eine entwicklungsfähige Zelle. Dringen wir tiefer und fragen wir, was ist Entwicklung? so lautet die Antwort: in ihrer Grundlage nichts anderes als eine fortgesetzte Zellteilung. Wir werden also Befruchtung definieren können als diejenige gegenseitige Ergänzung von Ei- und Samenzelle, durch welche die Teilungsfähigkeit der ersten Embryonalzelle und ihrer Abkömmlinge hergestellt wird. — Dass nun durch diesen Teilungsprozess nicht ein regelloser Zellenhaufen entsteht, sondern dass der sich bildende Zellenkomplex eine ganz bestimmte Gestalt annimmt, dass sich die einzelnen Zellen in einer ihrer Örtlichkeit genau entsprechenden Weise spezialisieren, kurz, dass sich aus dem befruchteten Ei ein Organismus entwickelt, der das vollkommene Abbild seiner Eltern darstellt, dies ist Vererbung.

Gehen wir zunächst auf dieses letztere Problem ein, so müssen wir gestehen, dass wir über das eigentliche Wesen der Vererbung noch gänzlich im Unklaren sind. Wie die Eigenschaften eines fertigen vielzelligen

Organismus in eine bestimmte Struktur seiner Geschlechtszellen zusammengefasst sein können und wie diese Struktur wiederum sowohl für alle Formgestaltungen des sich entwickelnden Gesamtzellenkomplexes wie für die spezifische Ausbildung der einzelnen Zellen massgebend sein kann, davon vermögen wir uns heute kaum eine Vorstellung zu bilden. Es wird wohl der in erster Linie von Roux methodisch begründeten Entwicklungsmechanik die Aufgabe zufallen, in dieses dunkle Gebiet die ersten Vorstösse zu machen, und es dürfte sich dabei zeigen, dass hier ein viel verwickelteres Problem vorliegt, als man gegenwärtig vielfach anzunehmen scheint.

Nur in einem Punkt bewegen wir uns nach fast allgemeiner Ansicht bereits auf einem ziemlich sicheren Boden, nämlich hinsichtlich der Frage, an welche Bestandteile von Ei- und Samenzelle die elterlichen Qualitäten geknüpft sind, in welcher Weise diese „Vererbungsträger“ in der ersten Embryonalzelle vereinigt und wie sie von hier auf alle Zellen des neuen Organismus übertragen werden. Von zahlreichen Autoren nämlich ist die Anschauung vertreten und begründet worden, dass es die Kerne und speziell die Chromosomen des Eies und des Spermatozoon seien, denen allein eine vererbende Kraft zukäme, wogegen die Beschaffenheit des Protoplasmas auf die Gestaltung des neuen Organismus ohne Einfluss sei. Schon in der Formulierung, die O. Hertwig in seiner grundlegenden ersten Abhandlung (50) seinen Resultaten gab, ist diese Auffassung angedeutet; ja schon viel früher hatte Keber (1853, 62), freilich auf Grund unrichtiger Beobachtungen den Satz aufgestellt: „Die Ähnlichkeit der Kinder mit den Eltern muss vorzugsweise, wenn nicht ausschliesslich materiell erklärt werden, weil in dem kindlichen Organismus nachweislich eine innige Vermischung der von beiden Eltern herstammenden Zellkerne stattgefunden hat“.

Allein erst vom Jahre 1884 an kam diese Angelegenheit zu lebhafterer Diskussion, nachdem einerseits die oben besprochene epochemachende Abhandlung E. van Beneden's (5) über die Befruchtung des Spulwurm-Eies erschienen war, andererseits Nägeli seine „Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre“ (1884, 79) veröffentlicht hatte. In diesem hervorragenden Werk trägt der erste Abschnitt den Titel: „Idioplasma als Träger der erblichen Anlagen“. Ausgehend von den, besonders auf botanischem Gebiet, seit langer Zeit auf's genaueste studierten Vererbungserscheinungen und von theoretischen Erwägungen geleitet, gelangte Nägeli zu der Forderung, dass in jeder Zelle eines Organismus ein Gegensatz bestehen müsse zwischen zwei an Menge und Qualität sehr verschiedenen Plasmaarten, von denen die eine, eben das Idioplasma, in

ihrer Molekular-, bzw. Micellarstruktur gewissermassen die Lebensformel dieses bestimmten Individuums enthält, während die andere, das an Menge weit überwiegende gewöhnliche Plasma, die Lebensfunktionen der Zelle zu verrichten hat und hierin von der spezifischen Beschaffenheit des Idioplasma bestimmt wird. Nägeli legte seinen Ausführungen keinen von den damals bekannten Zellbestandteilen zu Grunde, vielmehr behandelte er das Idioplasma wie eine unsichtbare Substanz und hielt es für das wahrscheinlichste, dass dieselbe in Form eines Netzwerkes von einer Zelle zur anderen den ganzen Organismus durchziehe. Erst Strasburger (97) und O. Hertwig (53), denen sich bald darauf unabhängig Kölliker (64) und Weismann (104) anschlossen, fügten den theoretischen Begriff des Idioplasma mit den auf dem Gebiet der Befruchtung und Zellteilung gewonnenen thatsächlichen Errungenschaften zusammen und gelangten übereinstimmend zu dem Resultat, dass das Nägeli'sche Idioplasma in der chromatischen Substanz des Zellkernes zu erkennen sei. Seitdem haben sich eine grosse Zahl von Forschern (vergl. spez. Hensen, 1885, 48 und Weigert, 1887, 102) in diesem Sinne ausgesprochen.

Das Raisonement, welches allen diesen „Vererbungstheorien“ zu Grunde liegt, lässt sich kurz folgendermassen zusammenfassen: „Die Eigenschaften, die der Vater auf das Kind überträgt, müssen im Spermatozoon enthalten sein, begründet in dessen Molekularstruktur. Sie können, wie besonders Nägeli schlagend nachweist, unmöglich durch einen chemischen Vorgang übertragen werden, sondern nur das geformte Plasma mit seiner unverrückbaren Molekular-Anordnung kann eine so ganz bestimmte Kombination von Kräften bedingen, wie sie der Vererbung und Entfaltung der kleinsten individuellen Merkmale entsprechen. Also daran kann kein Zweifel bestehen: das ganze oder ein Teil von dem festgefügtten Plasma der Samenzelle muss ein vollständiges, gleichsam in die Sprache der Moleküle übersetztes Abbild von dem ganzen Wesen des Vaters, soweit dieses auf das Kind übergehen soll, enthalten. — Wie ist es nun im Ei? Das Ei ist dem Spermatozoon an Masse ausserordentlich, in vielen Fällen mehr als millionenfach überlegen. Und doch sehen wir, dass die Mutter auf die Konstitution des Kindes nicht im geringsten mehr Einfluss hat als der Vater. Das ist ja durch tausendfältige Erfahrung im Tier- und Pflanzenreich, speziell am Menschen, völlig sichergestellt. Besonders bei der Erzeugung von Bastarden zwischen stark verschiedenen Formen tritt es so recht deutlich hervor, wie die Organisation des Kindes gerade eine Mittelstellung einnimmt zwischen der der Eltern, und von Pflanzenbastarden berichtet der Botaniker Gärtner, dass es ganz gleichgiltig sei, ob man von der einen Form das Ei nimmt, von der anderen den Pollen, oder um-

gekehrt: die Bastarde gleichen sich vollkommen, sie sind nicht voneinander zu unterscheiden¹⁾.

Das winzige Spermatozoon vermag also seine Eigenschaften dem ihm an Masse oft so ungeheuer überlegenen Ei mit solcher Gewalt aufzuprägen, dass dagegen die eigenen Qualitäten des Eies nur eben noch mit gleicher Stärke aufzukommen vermögen. Und daraus ergibt sich als der Kardinalpunkt der ganzen Betrachtung, als das Moment, welches den Schritt von der Theorie zur Beobachtung vermittelt, der wichtige Schluss: Es kann wohl von der gewaltigen Masse des Eies nur ein ganz geringer Bruchteil die mütterlichen Anlagen repräsentieren, ein Teil nicht grösser als der Spermakopf, der die väterlichen Qualitäten in die erste Embryonalzelle einführt. Man muss also im Ei und, nach der Analogie, in jeder Zelle einen Gegensatz annehmen zwischen zwei an Menge sehr ungleichen Plasmaarten, die sich zueinander verhalten wie der Baumeister etwa zu den Steinen, aus denen er baut; man muss einen spezifischen Charakter bestimmenden Bestandteil in der Zelle postulieren, der das übrige Plasma auf Grund der ihm innewohnenden Molekularstruktur beherrscht. Ein Kriterium aber, um nach diesem „Idioplasma“ zu suchen, bietet, auf Grund obiger Erwägungen, der Befruchtungsvorgang. Diejenigen Teile von Ei- und Samenzelle, welche einander äquivalent sind, welche in ihrer Substanz übereinstimmen und einander an Menge gleichkommen, müssen den Vererbungsträger darstellen. Dieser Forderung genügen, wie wir gesehen haben, nur die Chromosomen, diese aber auch in so vollkommener Weise, wie es die Theorie nur wünschen kann“.

Es ist hervorzuheben, dass diese Auffassung der Übertragung der elterlichen Eigenschaften auf das Kind mit allem, was wir über die Lebenserscheinungen des Zellkernes wissen, im besten Einklang steht. Vor allem aber ist es die karyokinetische Zellteilung mit ihrer minutiösen Halbierung des Chromatins und der hiergegen abstechenden dem Zufall anheimgegebenen Verteilung des Protoplasma, welche den vorgetragenen Anschauungen die höchste Wahrscheinlichkeit verleiht.

Ich suchte später die Frage experimentell zu lösen (1889, 21). Anknüpfend an eine höchst wertvolle Entdeckung von O. und R. Hertwig (1887, 56), dass man reife Seeigel-Eier durch längeres Schütteln in Stücke zerfallen kann, von denen eines den Kern enthält, während die anderen kernlos sind, und dass sich solche kernlose Stücke befruchten lassen und sich auch teilen, konnte ich zunächst feststellen, dass derartig befruchtete

¹⁾ Eine auffallende Ausnahme von dieser Regel machen allerdings die Bastarde zwischen Pferd und Esel.

kernlose Fragmente sich unter günstigen Bedingungen zu Zwerglarven entwickeln, welche in ihrer Gestalt vollkommen mit den normalen aus ganzen Eiern entstandenen Larven übereinstimmen und ebenso lang wie diese am Leben erhalten werden können. Diese Thatsache, auf welche unten noch zurückzukommen sein wird, benutzte ich nun zu folgendem Versuch:

Ich wählte zwei Seeigel-Arten: *Echinus microtuberculatus* und *Sphärechinus granularis*, welche sich bastardieren lassen und dabei in ihren Larvenformen sehr beträchtlich voneinander abweichen. Bastardiert man Eier von *Sphärechinus granularis* mit Samen von *Echinus microtuberculatus*, so entsteht eine ganz typische Bastardlarvenform, welche zwischen den beiden elterlichen Formen genau in der Mitte steht und eine neue durchaus charakteristische Form darstellt, welche mit keiner der beiden elterlichen Larven verwechselt werden kann. Wenn man dagegen die *Sphärechinus*-Eier vor dem Zusetzen des *Echinus*-Samens zerschüttelt, so dass neben intakten Eiern auch Bruchstücke und zwar einestheils kernhaltige, andernteils kernlose vorhanden sind, so ist das Resultat ein wesentlich anderes: Die grossen aus ganzen Eiern entstandenen Larven zeigen ausnahmslos die typische Bastardform; die gleiche Form trifft man an dem weitaus grösseren Teil der Zwerglarven; ein kleinerer Teil der letzteren aber ist nach dem reinen *Echinus*-Typus, also der rein väterlichen Form gebaut. Und da diese letzteren Larven überdies bedeutend kleinere Kerne besitzen, als diejenigen, welche aus sicherlich kernhaltigen Eiern hervorgegangen sind, so war der Schluss unabweisbar, dass dieselben aus kernlosen Eibruchstücken entstanden waren. Daraus folgerte ich aber, dass das Eiprotoplasma keine Vererbungskraft besitzt, dass dieselbe vielmehr ausschliesslich im Eikern ihren Sitz haben müsse.

Gegen diesen Versuch sind verschiedene Einwände erhoben worden, die hier um so weniger unerwähnt bleiben dürfen, als ich ihre Berechtigung zum Teil selbst anerkennen muss. Man hat zunächst hervorgehoben, dass das Experiment deshalb nicht vollkommen beweiskräftig sei, weil es mir nicht möglich gewesen war, isolierte kernlose Fragmente von *Sphärechinus*-Eiern bei Besamung mit *Echinus*sperma zur Entwicklung zu bringen. Denn wie ich hervorgehoben hatte, gelingt die Bastardbefruchtung zwischen *Echinus*-Samen und *Sphärechinus*-Eiern nur in einer sehr geringen Zahl von Fällen und gerade an den von mir isolierten Stücken kam eine Befruchtung nicht zustande. Allein so wünschenswert es auch wäre, durch derartige Zuchtversuche mit isolierten Eifragmenten ein vollkommen unzweifelhaftes Resultat zu erzielen, so wusste ich doch nicht, wie man die von mir erhaltenen oben kurz mitgeteilten Ergebnisse anders als ich es

gethan habe, deuten wollte. Ich muss dabei noch einen weiteren Einwand zur Sprache bringen, der zwar meines Wissens nirgends in Publikationen hervorgetreten, mir aber durch mündliche Mitteilungen bekannt geworden ist, dass nämlich verschiedene Forscher meinen Versuch nachgemacht und gefunden hätten, dass die entstehenden Larvenformen gar nicht charakteristisch genug seien, um die angeregte Frage überhaupt entscheiden zu können. Dem gegenüber habe ich zu bemerken, dass zwischen den von mir studierten Larven genau die angegebenen scharfen Unterschiede vorhanden waren und dass speziell die Larven, auf die sich meine Schlussfolgerung gründete, genau jene typischen und charakteristischen Formen darboten, die ich in meinem Aufsatz abgebildet habe. Es ist richtig, dass bei den Schüttelversuchen zumal aus sehr kleinen Fragmenten und aus solchen, die bei Beginn der Entwicklung unregelmässige Gestalt besitzen, oft sehr seltsame und asymmetrische Missbildungen hervorgehen, die auf eine der drei von mir abgebildeten Formen nicht mit Sicherheit zurückgeführt werden können. Allein ich habe selbstverständlich solche abnorme Fälle gänzlich aus dem Spiele gelassen und nur diejenigen Larven berücksichtigt, welche sich als normal entwickelt zu erkennen gaben.

Wenn ich somit das Resultat meiner Versuche an sich, dass nämlich aus kernlosen Fragmenten von Sphärechinus-Eiern, wenn sie mit Echinus-Samen befruchtet werden, rein väterliche Larven hervorgehen, vollkommen aufrecht erhalten muss, so fragt es sich, ob auch die Deutung, die ich diesem Resultat gab, stichhaltig sei: dass nämlich das Eiprotoplasma eine vererbende Kraft nicht besitze und diese Kraft somit nur in dem Kerne enthalten sein könne. Denn auch gegen diese Deutung sind jüngst Bedenken erhoben worden, einerseits von Verworn¹⁾, andererseits von Bergh²⁾. Was die Ausführungen des ersteren anlangt, so gestehe ich, dass ich auf einen derartigen Einwand nicht gefasst gewesen bin. Verworn meint nämlich, kurz gesagt, dass das kernlose Eifragment gar nicht mehr als lebendes Protoplasma anzusehen sei und dass es auch nicht als solches an der Entwicklung teilnehme, vielmehr diene dasselbe nur dem eindringenden Spermatozoon als Nährmaterial, werde von diesem sozusagen aufgefressen. So sei die Zelle, welche nun die Entwicklung beginnt, nicht ein befruchtetes Ei, dem der Eikern fehlt, sondern eine riesig angewachsene Samenzelle, von der es ganz naturgemäss sei, dass sie einer rein väterlichen Larvenform Entstehung gebe. Ja der Verfasser hält es auf

1) Verworn, Die physiologische Bedeutung des Zellkernes. Pflüger's Archiv. 1892

2) Bergh, Kritik einer Hypothese von der Übertragung der erblichen Eigenschaften. Zoolog. Anz. 1892.

Grund dieses Gedankenganges bezeichnender Weise sogar für aussichtsvoll, „dass es einmal gelingen kann, auch auf einem geeigneten künstlichen Nährboden, der den natürlichen Bedingungen entspricht, Spermatozoen zur Entwicklung zu veranlassen.“ Diese sonderbare Deutung meiner Versuche kann ich mir nur dadurch erklären, dass der Verfasser noch niemals den Befruchtungsvorgang an einem Seeigel-Ei im Leben verfolgt haben muss. Denn wer diesen Prozess einmal gesehen hat, weiss, dass das Protoplasma eines Eies, an dem eine normale, monosperme Befruchtung zustande kommen soll, seine vollste Lebensfähigkeit besitzen muss, die sich ja auch auf's Deutlichste in der nach dem Eindringen des Spermatozoon stattfindenden Kontraktion, in der Bildung der Dotterhaut, wie nicht minder in der strahligen Anordnung der Protoplasmateilchen etc ausspricht. Es ist also klar, dass bei meinen Versuchen das Eiprotoplasma durch den Verlust des Eikernes nicht im geringsten alteriert ist und dass der Spermakern sich zu ihm ganz genau ebenso verhält, wie bei einer normalen Befruchtung. Das heisst: er tritt direkt in organische Beziehung zum Eiprotoplasma und stellt sofort im Verein mit demselben eine lebenskräftige und entwicklungsfähige Zelle dar. Das ist ja das Spezifische bei diesem Experiment, dasjenige, was durch künstliche Versuche gar nicht nachgeahmt werden kann, dass der Spermakern dem Eiprotoplasma nicht als Fremdkörper gegenübertritt, sondern dass er sich — *sit venia verbo* — sofort in demselben zu Hause fühlt, als sei er von jeher mit ihm verbunden gewesen. Ich muss demnach die Einwürfe Verworn's als gänzlich haltlos zurückweisen. — Nicht unbegründet ist dagegen ein von Bergh vorgebrachter Einwand. Er legt seinen Auseinandersetzungen die oben besprochenen Resultate Fols zu Grunde und kommt dabei zu folgendem Schluss: Das Ei des Seeigels enthält neben dem Kern ein Centrosoma, dessen Teilstücke sich mit den Derivaten des Sperma-Centrosoma zu den Polkörperchen der ersten Furchungs-Spindel vereinigen und von denen man annehmen kann, dass sie sich auf alle Zellen des werdenden Organismus forterben. Wenn nun durch Schütteln von einem Ei ein kernloses Stück abgetrennt wird, so fehlt diesem nicht nur der Eikern, sondern auch das Centrosoma, und wenn sich sonach auch nachweisen lässt, dass das Protoplasma des Eies keine Vererbungskraft besitzt, so darf diese Fähigkeit nun nicht einfach als ausschliessliches Privilegium dem Kern vindiziert werden, sondern es bleibt die Möglichkeit offen, dass auch das Centrosoma, ja selbst dieses allein den Vererbungsträger repräsentiert. — Wenn Bergh sich wundert, dass ich diese Konsequenz ausser Acht gelassen habe, so übersieht er hiebei, dass ich auf Grund des damals vorliegenden Beobachtungsmaterials der Überzeugung war, dass das Centrosoma des Seeigels als ein rudimen-

täres Organ sich an der Entwicklung des Embryo gar nicht beteilige. Nachdem Fol diese Meinung als irrtümlich nachgewiesen hat, teile ich vollkommen Bergh's Standpunkt und erkenne also an, dass auf Grund meiner Versuche sowohl der Kern als auch das Centrosoma des Eies als Träger der mütterlichen Qualitäten in Frage kommen könne. Allerdings halte ich es für ziemlich unwahrscheinlich, dass dem Centrosoma eine solche Bedeutung wirklich zukommt. Denn einerseits ist uns die Funktion dieses Zellenorgans als des Teilungsorgans bekannt und es liegt kein Grund vor für die Annahme, dass es ausser dieser mechanischen Leistung noch andere zu erfüllen hätte. Andererseits ist aber nach den oben erwähnten Beobachtungen von mir und Vejdovsky anzunehmen, dass es Eier giebt, deren Centrosoma in der That nicht an der Embryonal-Entwicklung teilnimmt, wo also doch nur der Kern als alleiniger Träger der zu vererbenden mütterlichen Qualitäten in Betracht käme. Doch es wird nach meiner Überzeugung ein Experiment geben, um auch diese Frage mit Sicherheit zu entscheiden.

Gehen wir nun über zu dem Problem der Befruchtung (in dem oben definierten Sinn), so stehen sich hier noch sehr verschiedenartige Meinungen gegenüber. O. Hertwig hatte zuerst die Befruchtung definiert als Verschmelzung von Ei- und Spermakern, eine Auffassung, die trotz anfänglichen Widerspruches doch bald zu sehr allgemeiner Geltung gelangt ist. Auch in der Theorie der Befruchtung und Vererbung (1884, 53), ist diese Anschauung durchgeführt und das Nukleïn oder Chromatin, der Träger der vererbaren Eigenschaften, auch als der Befruchtungsstoff bezeichnet. Wesentlich die gleiche Stellung nehmen die Brüder Hertwig auch später ein. Gegen diese „Verschmelzungstheorie“ führte nun im Jahre 1884 van Beneden (5) seine oben referierten Resultate an *Ascaris* an, bei denen Eikern und Spermakern, ohne zu verschmelzen, sich selbstständig zur Teilung vorbereiten. Er hielt damit die Hertwig'sche Theorie für widerlegt und stellte nun seinerseits eine Hypothese auf, die Waldeyer (1888, 101) als nukleare Ersatztheorie bezeichnete und die in kurzen Worten Folgendes will: Die Kerne aller Zellen des Körpers sind hermaphrodit, zur Hälfte männlich, zur Hälfte weiblich. Dieser Hermaphroditismus wird hergestellt im Ei durch die Zusammenführung eines männlichen und weiblichen Kernes (Vorkernes) und erbt sich von hier auf alle Zellen des Körpers fort, jedoch mit einer Ausnahme: die reifen Samenzellen enthalten bloss männliche, die reifen Eizellen bloss weibliche Kernsubstanz. Durch gewisse Vorgänge nämlich bei der Ovogenese und Spermatogenese, Vorgänge, über deren Bedeutung wir unten zu sprechen haben werden, sollten nach van Beneden aus den Samenzellen die weib-

blichen, aus den Eizellen die männlichen Kernbestandteile ausgestossen werden. Damit sind dann die ersteren zu rein männlichen, die letzteren zu rein weiblichen Zellen geworden, die die Kraft verloren haben, sich selbständig zu entwickeln, vielmehr hiezu einer Ergänzung bedürfen, eben der Befruchtung. Ich glaube nicht, dass heutzutage noch eine Widerlegung dieser Hypothese, die niemals einen thatsächlichen Stützpunkt hatte, notwendig ist.

Gegen diese nuklearen Befruchtungstheorien erhoben sich öfter Stimmen mit der Mahnung, dass man doch auch das Protoplasma bei der Befruchtung nicht vernachlässigen dürfe; allein irgend etwas Positives in dieser Hinsicht kam nicht zu Tage.

Eine von den herrschenden Theorien sehr wesentlich abweichende Auffassung der Befruchtung sprach ich 1887 (18) aus. Meine Ausführungen enthielten einen positiven und einen negativen Teil. Im letzteren suchte ich darzuthun, dass das, was man bis dahin so allgemein als den eigentlichen Befruchtungsakt angesehen hatte: die in der ersten Embryonalzelle hergestellte Vereinigung oder Verschmelzung von Ei- und Spermakern, dass diese Erscheinung mit der Befruchtung an sich gar nichts zu thun habe. Das entwicklungsfähige Ei brauche wohl eine gewisse Menge einer spezifischen Kernsubstanz; allein ob diese aus einem Eikerne oder dem ihm gleichwertigen Spermakern oder aus beiden stamme, dies sei für die Herstellung der Entwicklungsfähigkeit ganz ohne Belang. Hiefür kommen vielmehr, wie ich glaubte nachweisen zu können, das Protoplasma und die Centrosomen in Betracht. Das Spermatozoon besitzt alle zur Entwicklung nötigen Qualitäten, Kern und Centrosoma, nur fehlt ihm das Protoplasma, in welchem diese Organe ihre Thätigkeit entfalten können. Das Ei umgekehrt besitzt Kern und Protoplasma, ihm aber fehlt das Centrosoma oder das vorhandene ist zu schwach, um die Teilungsvorgänge in Bewegung setzen zu können. Durch die Vereinigung von Ei- und Samenzelle ergänzt jede von beiden den Defekt der anderen und so entsteht das entwicklungsfähige Ei, die erste Embryonalzelle.

Diese Hypothese, mit welcher die später (1888), aber gänzlich unabhängig geäußerten Ansichten Vejdovsky's (99) vielfach übereinstimmen und der sich auch Henking (1891, 123) mit gewissen Modifikationen angeschlossen hat, ruht einerseits auf den Erfahrungen über die Rolle der Centrosomen bei der Zellteilung und über ihr Verhalten bei der Befruchtung, worüber oben das Wichtigste gesagt worden ist; andererseits aber gründet sie sich auf eine Anzahl von **Experimenten**, deren Besprechung an dieser Stelle eingeschaltet werden soll.

Schon oben war kurz von der pathologischen Polyspermie an Seeigel-Eiern die Rede und von den Agentien, durch welche man künst-

lich Polyspermie hervorrufen kann. Bei unseren gegenwärtigen Betrachtungen interessieren uns nun die Schicksale, welche die in mehrfacher Zahl in ein Ei eingedrungenen Spermatozoën hier erleiden. Fol (1883, 38) und vor allem die Brüder Hertwig (1887, 56) haben diese Vorgänge mit grosser Genauigkeit verfolgen können; da jedoch ihre Untersuchungen noch in die Zeit vor der Entdeckung der Centrosomen-Individualität fallen, konnten die Erscheinungen vielfach nicht jene einfache und klare Deutung erfahren, die wir ihnen auf Grund dieser Erkenntnis jetzt geben müssen. Es wird deshalb erlaubt sein, die Resultate der genannten Forscher sogleich in dieser neuen Fassung darzulegen.

Der einfachste Fall der Polyspermie ist die Dispermie: das Eindringen zweier Spermatozoën. Man kann den Verlauf einer solchen dispermen Befruchtung kurz dahin charakterisieren, dass jeder der beiden Spermaköpfe sich so verhält, als wenn er der einzige wäre. Das Centrosoma eines jeden erzeugt eine Protoplasmastrahlung, es rückt mit seinem Kerne gegen den Eikern und so vereinigt sich dieser nun mit beiden Spermakernen. Was mit den Centrosomen geschieht, konnte nicht genau ermittelt werden. Sicher ist nur, dass in allen Fällen, wo zwei Spermakerne mit dem Eikern verschmelzen, eine karyokinetische Figur mit vier als Ecken eines Quadrats zueinander gestellten Polen auftritt. Woher stammen diese vier Polkörperchen? Es kann besonders auf Grund der unten zu besprechenden Experimente kaum einem Zweifel unterliegen, dass sich jedes der beiden Spermacentrosomen in zwei Hälften spaltet, die sich voneinander entfernen, so dass also vier rein männliche Tochter-Centrosomen geschaffen sind, die man wohl mit den späteren vier Polkörperchen der karyokinetischen Figur indentifizieren möchte. Allein hiebei erhebt sich die Frage, was denn aus dem Eicentrosoma wird. Teilt sich dieses wie bei der normalen Befruchtung in zwei Hälften, die nun je nach der zufälligen Situation mit zweien der vier männlichen Tochter-Centrosomen verschmelzen? Oder teilt sich das Eicentrosoma in vier Stücke, sodass jedes männliche Centrosoma einen weiblichen Partner findet und sonach die vier Polkörperchen aus je einem männlichen und weiblichen Teile zusammengesetzt sind? Ich glaube, dass diese letztere Möglichkeit ohne weiteres ausgeschlossen werden kann, und so bliebe nur die erstere übrig, falls man nicht gar annehmen will, dass sich das Eicentrosoma in dem vorliegenden Falle überhaupt nicht an den Entwicklungsprozessen beteiligt. Jedenfalls erscheinen die vier Polkörperchen der karyokinetischen Figur vollkommen gleichwertig. Die aus dem ersten Furchungskern hervorgehenden Chromosomen werden je nach ihrer zufälligen Lagerung in der Mitte zwischen je zwei Polkörperchen zu Äquatorialplatten angeordnet;

dann rücken die vier Centren, jedes mit einer Anzahl Tochterchromosomen auseinander und es grenzt sich um jedes der vierte Teil des Eies zu einer Tochterzelle ab. Das Ei teilt sich also simultan in vier Furchungskugeln. Selenka (1878, 94) glaubt beobachtet zu haben, dass aus solchen disperm befruchteten Eiern normale Larven hervorgehen können und wenn auch diese Angabe noch durch genauere Versuche einer Bestätigung bedarf, so ist doch theoretisch die normale Entwicklung disperm befruchteter Eier sehr wahrscheinlich.

Wenn nun mehr als zwei Spermatozoën in ein Ei eindringen, so ereignet es sich meistens, dass nicht alle Spermaköpfe gegen den Eikern hinrücken und ihre Kerne an der Bildung des ersten Furchungskernes teilnehmen lassen, sondern es bleibt einer oder der andere Spermakopf isoliert und entwickelt sich selbständig weiter. Diese isolierten Spermaköpfe sind von besonderem Interesse. Ein jeder vermag eine selbständige karyokinetische Figur zu erzeugen, indem sein Centrosoma durch Teilung zwei Polkörperchen liefert, zwischen denen sich die Chromosomen zur Äquatorialplatte anordnen. Und damit ist wenigstens das Eine bewiesen, dass die Abkömmlinge des Sperma-Centrosoma auch ohne die Verschmelzung mit Derivaten des Eicentrosoma reguläre Polkörperchen liefern können. Die Vorgänge, die sich am ersten Furchungskern abspielen, sind ganz entsprechend den oben für den Fall der Dispermie betrachteten. Treten zwei Spermaköpfe mit dem Eikern in Kontakt, so entsteht die vierpolige Figur, sind es drei, so bilden sich sechs Pole, und es kann meines Erachtens, obgleich hierüber ganz bestimmte Angaben nicht vorliegen, nicht zweifelhaft sein, dass die Zahl der am ersten Furchungskern auftretenden Pole stets doppelt so gross ist, als die Zahl der mit dem Eikern verschmolzenen Spermakerne. Ganz allgemein aber glaube ich für die Polyspermie im Seeigel-Ei folgendes Gesetz aufstellen zu können: Jedes Spermatozoon führt ein Centrosoma in's Ei ein; jedes dieser Spermacentrosomen teilt sich hier nach einiger Zeit in zwei Hälften, welche mit Hilfe der in ihrem Umkreis entwickelten Aster den bekannten richtenden Einfluss auf die Chromosomen gewinnen und also als „Polkörperchen“ fungieren. Es bestehen also genau doppelt so viel Polkörperchen, als Spermatozoën eingedrungen sind. Je nach der zufälligen Lagerung dieser Körperchen zueinander und zu den Kernen entstehen die mannigfaltigsten Kombinationen von Teilungsfiguren, die zu höchst barocken Zellteilungen führen, die aber für unsere Betrachtungen kein weiteres Interesse haben. Das Wichtige an den mitgeteilten Thatsachen ist vielmehr dies, dass dieselben keine Erscheinung enthalten, die man auf eine Beteiligung des Ei-Centrosoma an den geschilderten Entwicklungsprozessen beziehen könnte. Der Verlauf

ist unter allen Umständen so, als träten nur die Spermacentrosomen in Aktion und es mag nun vielleicht begreiflich erscheinen, wie ich früher eben auf Grund dieser Thatsache die Ansicht aufstellen konnte, dass dem Seeigel-Ei ein Centrosoma fehle oder, wenn vorhanden, nur als rudimentäres Organ zu betrachten sei. Auch heute halte ich diese letztere Anschauung trotz der von Fol aufgedeckten Vorgänge bei der normalen Befruchtung des Seeigel-Eies noch nicht für widerlegt. Denn es könnte sehr wohl die Beteiligung des Ei-Centrosoma an der Konstituierung der Polkörperchen der ersten Furchungsspindel eine phylogenetische Reminiscenz sein, der eine physiologische Bedeutung nicht mehr innewohnt.

Hierfür spricht ein zweites Experiment, hinsichtlich dessen gleichfalls den Brüdern Hertwig (1887, 56) das Hauptverdienst zukommt. Als diese Forscher Seeigel-Eier, um dieselben mechanisch zu alterieren, in Reagenzröhrchen mit wenig Wasser längere Zeit schüttelten, fanden sie, dass infolge dieser Erschütterung ein Teil der Eier in Stücke zerfällt, von denen eines den Kern enthält, während die anderen kernlos sind. Und es zeigte sich weiter, dass diese kernlosen Stücke so gut wie die kernhaltigen sich befruchten lassen und dass sich ein lebhafter Furchungsprozess an ihnen abspielt. Ich selbst konnte später nachweisen — und darauf beruhen ja die oben erwähnten Bastardierungsversuche —, dass sich solche kernlose Eifragmente von genügender Grösse bei monospermer Befruchtung und unter günstigen Bedingungen zu Zwerglarven entwickeln, welche in ihrem Aussehen und in ihrer Lebensfähigkeit mit den normalen Larven vollkommen übereinstimmen. Hier ist es also sicher, dass sich an der Entwicklung ausschliesslich das Spermacentrosoma beteiligt; denn das Eicentrosoma, das ja dem Eikern dicht benachbart ist, muss mit diesem entfernt sein und so ist der Beweis geliefert, dass das Spermacentrosoma für sich allein zu einer normalen Entwicklung ausreichend ist. Freilich muss es dabei noch fraglich bleiben, ob auch in einer Protoplasamasse von der Grösse eines ganzen Eies das Spermacentrosoma allein genügt. Es wäre denkbar, dass dasselbe nur in Eifragmenten, wie es die durch Schütteln erhaltenen sind, einer Vereinigung mit dem Ei-Centrosoma entraten könne, dass dagegen in Eiern von normaler Grösse die von Fol entdeckte Verbindung zwischen beiden bzw. deren Derivaten unerlässlich sei. Berücksichtigt man jedoch, dass die durch Schütteln hergestellten Bruchstücke von sehr verschiedener Grösse sind und dass bei erfolgter monospermer Befruchtung sich die kleinen wie die grossen ganz gleichmässig normal entwickeln, so scheint mir die Ansicht immer noch begründet zu sein, dass das Spermacentrosoma auch im normalen Ei imstande wäre, für sich allein die Teilungsvorgänge in regulärer Weise einzuleiten

und durchzuführen. Doch die Entscheidung hierüber muss weiterer Forschung vorbehalten bleiben.

Viel unzweideutiger ist das in Rede stehende Experiment nun nach einer anderen Seite. Es beweist, dass der Eikern für die Entwicklung entbehrlich ist und also bei der Befruchtung keine aktive Rolle spielt. Der Spermakern besitzt für sich allein alle Qualitäten, um als erster Furchungskern zu fungieren und die Kerne eines normal sich entwickelnden Organismus aus sich hervorgehen zu lassen.

Dass umgekehrt auch der Eikern einen ersten Furchungskern abgeben kann und der Spermakern für die Entwicklung entbehrlich ist, dies glaube ich durch ein anderes Experiment, gleichfalls an Seeigel-Eiern, bewiesen zu haben (1888, 19). Führt man nämlich eine Befruchtung aus, nachdem sich die Geschlechtsprodukte vorher unter gewissen abnormen Bedingungen befunden haben, so ereignet es sich, dass von dem eingedrungenen Spermakopf nur das Centrosoma gegen den Eikern wandert, der Kern dagegen wie gelähmt in der Peripherie liegen bleibt. Am Eikerne spielen sich nun ganz die gleichen Vorgänge ab, wie sonst an einem regulären Furchungskern. Es entstehen zwei Polkörperchen, die nach Auflösung des Eikernes die Chromosomen desselben als Äquatorialplatte zwischen sich nehmen. Darauf folgt eine normale Teilung des Eies in die zwei primären Furchungszellen, deren Kerne rein mütterlichen Ursprungs sind. Die eine Zelle enthält aber überdies den gelähmten Spermakern. Im einfachsten Fall tritt dieser nun hier in die Entwicklung ein, er verschmilzt mit dem Kern seiner Furchungskugel und die Entwicklung geht normal weiter. In anderen Fällen bleibt der Spermakern bis zum Vier- oder Achtzellen-Stadium isoliert und vereinigt sich erst dann mit dem Kerne der Furchungszelle, in welche er zufällig zu liegen kam. Dass alle derartigen Eier sich normal weiter entwickeln, konnte ich bis zum Blastulastadium direkt verfolgen, später aber mit nahezu vollkommener Sicherheit daraus erschliessen, dass bei dem Versuche eine so grosse Menge normaler Larven entstanden war, dass dieselben unmöglich auf den geringen Prozentsatz normal befruchteter Eier zurückgeführt werden konnten. — Dieses Resultat bildet ein fast vollkommenes Gegenstück zu dem des vorhergehenden Experiments. Nehmen wir den Fall, wo der Spermakern auf dem Zweizellenstadium an den weiteren Entwicklungsvorgängen teilzunehmen beginnt, so enthält der aus einem solchen Ei hervorgehende Embryo in den Zellen seiner einen Körperhälfte ausschliesslich weibliche (mütterliche) Kernsubstanz; das vollkommene Fehlen von väterlicher Kernsubstanz stört die Entwicklung nicht im geringsten. Es muss daraus geschlossen werden, dass die Anwesenheit des Spermakernes bzw. von dessen Abkömmlingen auch in der anderen Körper-

hälfte entbehrlich wäre und dass der Spermakern schon im Ei fehlen könnte, ohne dass dadurch der normale Entwicklungsverlauf im mindesten alteriert würde. Das Befruchtende am Spermatozoon ist das Centrosoma, welches ja bei dem in Rede stehenden Versuch sich ganz ebenso verhält wie sonst; der Spermakern ist bei Anwesenheit eines Eikernes für die Entwicklung entbehrlich.

Fasse ich alle diese Thatsachen zusammen, so glaube ich den gegenwärtigen Stand unserer Einsicht in das Befruchtungsproblem folgendermassen charakterisieren zu können. Es herrscht wohl vollkommene Einigkeit darüber, dass die Befruchtung, wie wir sie bei den höheren Tieren und Pflanzen kennen, aus der Kopulation zweier Zellen abzuleiten ist, die einander vollkommen gleichwertig waren, gleichwertig in Bezug auf ihr Protoplasma, ihre Kerne und ihre Centrosomen. Später trat die geschlechtliche Differenzierung in Eizellen und Samenzellen ein. Von dieser Differenzierung blieben ihrem Wesen nach unberührt die Kerne; denn wenn auch der Kern eines Spermatozoon von dem eines Eies zunächst wesentlich verschieden zu sein scheint, so zeigen sich doch beide, wenn sie sich unter gleichen Bedingungen in der ersten Embryonalzelle gegenüberstehen, nicht nur in ihrem Aussehen und in ihren Schicksalen völlig gleich, sondern sie dokumentieren überdies ihre völlige Gleichwertigkeit dadurch, dass jeder für sich allein imstande ist, den ersten Furchungskern zu vertreten. So beschränkt sich also die geschlechtliche Differenzierung auf das Protoplasma und die Centrosomen. Das Protoplasma wird in der Eizelle angehäuft, dagegen in der Samenzelle fast gänzlich rückgebildet, so dass es für manche Spermatozoen zweifelhaft ist, ob dieselben nach ihrer vollen Ausbildung überhaupt noch ein indifferentes Protoplasma besitzen. Auf diese Weise wird dem Spermatozoon die Fähigkeit zu selbständiger Teilung und Entwicklung genommen; dasselbe bedarf hierzu der Ergänzung durch das Ei, genauer gesagt, durch das Eiprotoplasma. Aber auch die Eizelle ist — abgesehen von der Parthenogenese — für sich allein nicht entwicklungsfähig, und hier scheint diese Unfähigkeit im ursprünglichsten Fall auf einer Schwächung des Centrosoma zu beruhen, welches für sich allein nicht mehr im Stande ist, die Teilungsvorgänge in Bewegung zu setzen, sondern einer Ergänzung durch das Sperma-Centrosoma bedarf. Dieser Fall ist im Seeigel-Ei verwirklicht, wenn auch hier, nach den oben aufgeführten Thatsachen, die Schwächung des Ei-Centrosoma bereits eine so weitgehende ist, dass dem Sperma-Centrosoma offenbar ein ausserordentlich überwiegender Anteil an dem Teilungsvorgang zukommt, ja dass es zweifelhaft erscheint, ob dasselbe nicht ganz allein imstande wäre,

die Teilungsprozesse zu dirigieren. Damit käme aber dem Ei-Centrosoma nur noch die Bedeutung eines rudimentären Organes zu; seine Verschmelzung mit dem Sperma-Centrosoma wäre eine blosse phylogenetische Reminiscenz. Wir würden dann auf diesem Weg sehr leicht zu jenen extremen Fällen gelangen, wo, wie bei *Ascaris* und *Rhynchelmis*, ein Ei-Centrosoma allem Anschein nach überhaupt nicht vorhanden ist, vielmehr die Polkörperchen der ersten Furchungsspindel und so die aller folgenden Teilungsfiguren ausschliesslich vom Sperma-Centrosoma abstammen.

Ich glaube nun, dass diese Auffassung der Befruchtung nicht allein mit der Anschauung, dass Ei- und Spermakern die alleinigen Vererbungsträger seien, im besten Einklang steht, sondern dass sie sich auch auf's schönste den Vorstellungen anschliesst, welche über die Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung zu immer allgemeinerer Geltung gelangen. Wie noch jetzt die bildliche Anwendung des Wortes „Befruchtung“ zeigt, ist darunter ursprünglich eine Auffrischung, eine Belebung verstanden worden, ähnlich, wie wir ein Saatfeld durch den Regen „befruchtet“ werden lassen. Von dieser Vorstellungsweise, die zu einer Zeit entstand, wo man über die Natur der Zeugungsstoffe und ihr gegenseitiges Verhältnis noch ganz im Dunkeln war, konnte man sich nur schwer losmachen und begnügte sich zunächst damit, sie der zunehmenden Einsicht in die Zeugungsvorgänge entsprechend umzugestalten. Man nahm an, dass, wenn aus einer Zelle durch successive Teilungen eine grosse Zahl von Nachkommen hervorgiengen, schliesslich einmal eine Generation käme, die erschöpft und nicht mehr teilungsfähig sei und infolge dessen zu Grunde gehen müsse. Eine Weiterexistenz für eine solche senile Zelle sei nur dann möglich, wenn dieselbe sich mit einer anderen entsprechenden vereinige. Durch diesen Akt, der eben die Befruchtung ist, trete eine gegenseitige Neubelebung, eine Verjüngung des Verschmelzungsproduktes ein, die dieses befähige, nun abermals eine gewisse Zahl von Nachkommen aus sich hervorgehen zu lassen, die dann ihrerseits wieder der Verjüngung bedürftig wären.

So viel gegen diese Anschauung geltend gemacht werden kann, so wenig lässt sich zu ihren Gunsten sagen. Denn es ist in keiner Weise einzusehen, wie durch Verschmelzung zweier Zellen an diesem Produkt eine Eigenschaft erzielt werden könnte, die die konjugierenden Zellen für sich allein nicht zu gewinnen im Stande wären. Nur in einer Hinsicht kann die Verschmelzung zweier Zellen etwas nur auf diese Weise mögliches Neues liefern, nämlich dadurch, dass sie die individuellen Eigenschaften der beiden konjugierenden Zellen vereinigt und zu einer Resultante von bestimmter Qualität kombiniert.

Und in der That, diese Qualitätenkombination ist es, in der man heutzutage die Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung erkennen zu müssen glaubt. Vermischung der individuellen Eigenschaften zweier Organismen in einem einzigen: Amphimixis, wie Weismann (1891, 135), einer der eifrigsten Vorkämpfer dieser Anschauung, die Individuenmischung nennt, das wäre der Zweck sowohl der Konjugationsvorgänge der einzelligen, wie der Befruchtungsprozesse der vielzelligen Organismen; alles andere aber, was die geschlechtliche Fortpflanzung charakterisiert, wäre nur Mittel, um diesen Zweck zu erreichen. Wir werden im Laufe unserer Betrachtungen noch mancher Erscheinung begegnen, welche dieser Auffassung zur kräftigsten Stütze gereicht, und ich glaube nicht zu irren, wenn ich behaupte, dass die grosse Mehrzahl der Forscher, so Strasburger, Weismann, Nussbaum, O. und R. Hertwig, Nägeli, Hatschek, Maupas u. A. diesen Standpunkt einnehmen.

In dieser Weise angesehen, erscheinen nun die Zeugungsvorgänge in einem ganz anderen Licht als früher. Das Befruchtungs-Problem vor allem sinkt zu einer Frage von untergeordnetem Interesse herab. Denn wir betrachten ja die Fortpflanzungszellen nicht mehr als senile Zellen, die sich gegenseitig verjüngen, sondern nehmen umgekehrt an, dass dieselben ursprünglich für sich allein befähigt waren, den neuen Organismus zu bilden, wie wir dies an den sogenannten Parthenogonidien der Flagellaten-Kolonien noch heute beobachten können. Dass später diese Fähigkeit verloren geht, dies erscheint uns nur als eine Einrichtung, um der Individuenmischung zu dienen. Kann doch diese Vermischung nur dann zu einem regulären Gebrauch werden, wenn zwei Fortpflanzungszellen an ihrer selbständigen Entwicklung verhindert und behufs Einleitung der Entwicklungsprozesse auf ihre gegenseitige Vereinigung angewiesen werden. So bildet sich in den Fortpflanzungszellen eine Hemmung aus, wie es schon Joh. Müller genannt hat, und zwar so, dass diese Zellen zu zweierlei Arten (Eizellen und Samenzellen) spezialisiert werden, in der Weise, dass jede Art mit einer spezifischen Hemmung behaftet wird, so dass die eine genau das Supplement der anderen vorstellt.

Es sind sicherlich sehr verschiedene Modi denkbar, wie die zusammengehörigen Ei- und Samenzellen in reziproker Weise spezialisiert sein könnten, und somit könnte die Herstellung der Entwicklungsfähigkeit der ersten Embryonalzelle auf einer sehr verschiedenartigen gegenseitigen Ergänzung von Ei- und Samenzelle beruhen. Ja es ist a priori gar nicht auszuschliessen, dass es eine blosse chemische Substanz im Spermatozoon sein könnte, die in's Ei verbracht, diesem die Entwicklungsfähigkeit verleihen würde. Allein nach den oben referierten Erfahrungen scheinen,

soweit wir bis jetzt urteilen können, die postulierten Hemmungseinrichtungen, wenigstens für das Tierreich überall wesentlich die gleichen zu sein. Und zwar dürften sich dieselben wohl ausgebildet haben im Anschluss an eine andere Gegensätzlichkeit zwischen den zwei Arten von Sexualzellen, die man gewöhnlich im Auge hat, wenn man von geschlechtlicher Differenzierung spricht. Ich meine die schon oben kurz berührte Arbeitsteilung, welche den Eizellen die Aufgabe zuweist, das gesamte Nährmaterial für den werdenden Organismus in sich aufzuspeichern, wogegen den Spermatozoen durch Kleinheit, Beweglichkeit und Menge die Rolle der aufsuchenden Elemente zufällt. Wie gesagt, scheinen die in den Zeugungszellen vorhandenen Hemmungsvorrichtungen an diese letztere Spezialisierung anzuknüpfen. Dem Spermatozoon ist durch seine Kleinheit die Entwicklungsfähigkeit genommen, seine Hemmung besteht also im Protoplasmamangel; eine weitere ist nicht mehr nötig und scheint auch nicht dazuzukommen. Im Ei aber bildet sich die Hemmung an dem supplementären Teil, dem Centrosoma, aus, das geschwächt oder gänzlich rückgebildet wird, um durch das Sperma-Centrosoma ergänzt oder ersetzt zu werden. Es soll damit nicht gesagt sein, dass nebenher nicht auch noch andere Hemmungseinrichtungen bestehen könnten. Man braucht nur an jene Eier zu erinnern, wo der Ablauf der sogenannten Reifungsvorgänge (s. u.) an das Eindringen des Spermatozoon gebunden ist, wo also das unreife Ei eine ihrer Natur nach noch ganz unbekannte Hemmung besitzt, die durch das Spermatozoon gehoben wird, um zu erkennen, dass hier zum Teil komplizierte und noch recht dunkle Verhältnisse obwalten.

Vollkommen entsprechend der herrschenden Ansicht über die Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung ist es nun endlich, wenn wir zu dem Resultat gekommen sind, dass die Vereinigung oder Verschmelzung von Ei- und Spermakern in der ersten Embryonalzelle für die Herstellung der Entwicklungsfähigkeit von keiner Bedeutung ist. Denn wenn wir als den Zweck der geschlechtlichen Fortpflanzung die Qualitätenkombination zweier Individuen in einem einzigen ansehen und wenn wir andererseits als das Substrat dieser Qualitäten die Kerne von Ei- und Samenzelle betrachten, so begreifen wir, dass diese Kerne, bzw. ihre Chromosomen, an der Differenzierung zwischen Ei und Spermatozoon sich nicht beteiligen, dass sie nicht ihrer gegenseitigen Ergänzung bedürfen, um das Ei entwicklungsfähig zu machen, sondern dass sie als funktionell vollkommen gleichwertige, nur individuell verschiedene Bildungen in der ersten Embryonalzelle einfach addiert werden. Ihre Vereinigung ist nicht die Bedingung,

sondern der Zweck der Befruchtung. Und in diesem Sinn ist noch heute der Satz richtig, in den O. Hertwig die Resultate seiner ersten grundlegenden Untersuchungen zusammenfasste, dass das Wesentliche an der Befruchtung die Vereinigung von Ei- und Sperma-kern sei.

Ich bin im Vorstehenden von der gewöhnlichen Darstellungsweise, welche zuerst die Ausbildung der Zeugungsstoffe und sodann deren Verschmelzung im Befruchtungsakt behandelt, abgewichen und habe umgekehrt die Vereinigung von Ei- und Samenzelle zur ersten Embryonalzelle an den Anfang gestellt, um die Ovo- und Spermatogenese nachfolgen zu lassen. Ich glaube, dass etwaige Nachteile, die diese Anordnung mit sich bringt, von den Vorteilen derselben weit aufgewogen werden. Denn manche Vorgänge in der Entwicklungsgeschichte der Geschlechtszellen müssen unverständlich bleiben, wenn man nicht vorher das Ziel kennt, auf welches sie lossteuern, und wenn man nicht überhaupt mit jener Einsicht in die Bedeutung der einzelnen Zellenorgane an sie herantritt, welche erst durch die Kenntnis der Befruchtungsvorgänge geschaffen worden ist.

Die erste Frage, die sich aufdrängt, wenn wir in dem sich bildenden Organismus nach dem frühesten Auftreten von Zellen forschen, welche die Geschlechtszellen des fertigen Organismus aus sich hervorgehen lassen und welche demnach als **Urgeschlechtszellen** bezeichnet werden können, ist die, ob sich wohl in der Struktur und der Bildungsweise dieser Zellen Eigentümlichkeiten nachweisen lassen, welche dieselben von Anfang an zu den übrigen Zellen des Körpers, den gewebebildenden oder somatischen Zellen, in einen Gegensatz treten lassen.

Vor allem müssen wir dabei der chromatischen Kernsubstanz unsere Aufmerksamkeit schenken. Denn wenn wir diese Substanz als die Trägerin der elterlichen Qualitäten und somit als den Charakter-bestimmenden Bestandteil der ersten Embryonalzelle ansehen, werden wir die Vorstellung nicht umgehen können, dass die spezifische Ausbildung, welche die einzelnen Zellen-Arten des sich entwickelnden Organismus erfahren, durch spezifische Veränderungen in der ihnen zugeteilten chromatischen Kernsubstanz bedingt ist. Man mag diese Differenzierung in der extremen Weise auffassen, wie es Weismann (104) thut, der für jede Zellen-Art des Körpers ein ganz spezifisch ausgebildetes „Kernplasma“ postuliert, oder mehr nach Art von Naegeli (79), Kölliker (65), de Vries (100) und O. Hertwig (55), die bei der Annahme eines in allen Zellen des Körpers vorhandenen gleichartigen Idioplasmas den spezifischen Charakter der einzelnen Zellen-Arten dadurch bestimmt werden lassen, dass hier

diese, dort jene Anlage der Kernsubstanz zu besonderer Wirkung gelangt; — über die Annahme einer gesetzmässigen Spezialisierung der chromatischen Substanz, die auch in letzterer Annahme liegt, wird man nicht hinwegkommen. Und so wird man auch einen besonderen Gegensatz zwischen der chromatischen Substanz der Sexualzellen und jener aller somatischen Zellen des Körpers annehmen müssen, in der Weise, dass man in den Geschlechtszellen im Vergleich zu den somatischen Zellen ein indifferentes Kernplasma (Keimplasma Weismann's) zu erwarten hätte. Dieser Gegensatz wird naturgemäss sehr gering sein bei den *niedersten* vielzelligen Organismen und desgleichen bei den meisten Pflanzen, wo einzelne Gewebstücke, ja oft einzelne Zellen im Stande sind, den ganzen Organismus zu regenerieren, er wird grösser sein bei den höheren Tieren; ganz fehlen aber wird er nie; denn sein Vorhandensein muss aus der Anschauung, dass die Kernsubstanz den Charakter der Zelle bestimmt, mit Notwendigkeit gefolgert werden.

Es wäre jedoch hier nicht der Ort, derartige theoretische Betrachtungen anzustellen, wenn dieselben nicht eine thatsächliche Grundlage hätten. Es giebt einen Fall, — allerdings erst einen einzigen — in dem sich nicht nur ein höchst auffallender Unterschied zwischen der chromatischen Substanz der Geschlechtszellen und jener aller somatischen Zellen nachweisen lässt, sondern wo auch die Ausbildung dieses Gegensatzes von den ersten Stadien der Furchung an verfolgt und als ein sehr merkwürdiger Prozess erkannt werden konnte. Es war wieder der Pferdespulwurm — das klassische Objekt der modernen Zellenforschung —, der wie in so vielen anderen Fragen, so auch in dieser den ersten Aufschluss gewährte (Boveri 1887, 16a, 1890, 22).

Um die Vorgänge, um die es sich hier handelt, leichter verständlich zu machen, erlaube ich mir hier zum erstenmal einige etwas schematisierte Abbildungen zu denselben zu geben. Der besseren Übersicht wegen habe ich den Zeichnungen jene seltenere Varietät des Pferdespulwurms zu Grunde gelegt, welche dadurch charakterisiert ist, dass das befruchtete Ei anstatt vier Chromosomen deren nur zwei besitzt, eines im Spermakern, eines im Eikern. Abgesehen von diesem Unterschied der Chromosomenzahl sind alle Entwicklungsvorgänge bei beiden Varietäten genau die gleichen. So verläuft also zunächst die erste Teilung genau so, wie sie oben geschildert wurde; jede der beiden primären Furchungszellen erhält ein väterliches und ein mütterliches Chromosoma. In Figur 7 ist dieses zweizellige Stadium dargestellt und zwar in dem Moment, wo jede Zelle im Begriff ist, sich abermals zu teilen. In jeder Zelle ist eine Teilungs-

figur ausgebildet, die dem Beschauer den einen Pol zukehrt; aus jedem Kern sind wieder zwei lange fadenförmige Chromosomen mit keulenförmig angeschwollenen Enden hervorgegangen und haben sich zur Äquatorialplatte gruppiert. Während aber in der rechten Zelle diese Chromatinfäden ganz den Charakter bewahrt haben, den die beiden Chromosomen des befruchteten Eies darboten, zeigen sie in der linken Zelle ein wesentlich anderes Aussehen. Hier sind von jedem Chromosoma die verdickten Enden abgestossen und der mittlere dünne Fadenabschnitt ist im Begriff, sich in eine grosse Anzahl sehr kleiner Körner zu segmentieren. Die Bedeutung

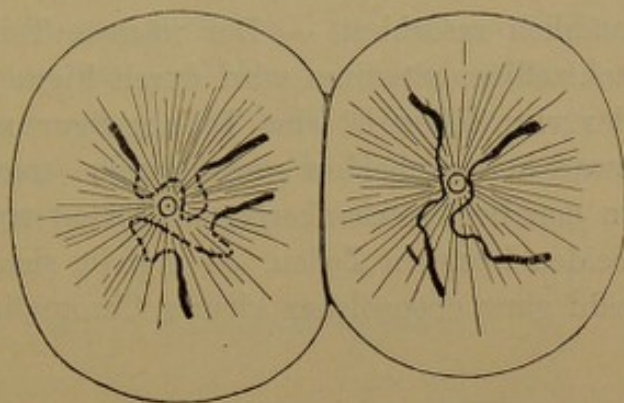


Fig. 7.

dieses eigentümlichen Prozesses ergibt sich aus dem weiteren Verlauf: nur die kleinen Chromatinkörnchen beteiligen sich an der weiteren Entwicklung, die grossen Endabschnitte sind dem Untergang bestimmt. Dies zeigt sich alsbald daran, dass nur die ersteren sich in je zwei Tochterelemente spalten, während die letzteren ungeteilt bleiben. Man überzeugt sich hiervon am besten auf einem etwas weiter vorgeschrittenen Stadium, wie ein solches in Figur 8 dargestellt ist. Im Vergleich zu Figur 7 sind die beiden Furchungszellen um ihre gemeinsame Achse um 90° gedreht, sodass sich die Teilungsfiguren nun in seitlicher Ansicht präsentieren. In der rechten Zelle sind zwei reguläre Tochtergruppen, jede aus zwei langen

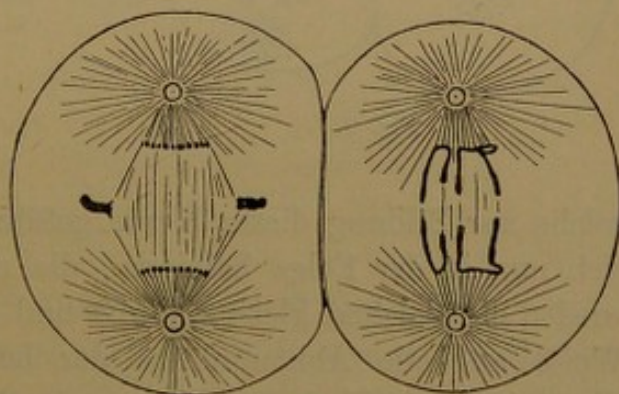


Fig. 8.

fadenförmigen Tochterchromosomen bestehend, gebildet. Ein hiervon ganz verschiedenes Bild gewährt die linke Zelle. Auch hier sind chromatische Tochterplatten entstanden. Allein sie bestehen nur aus einer grossen Zahl winzig kleiner Chromatinkörnchen — den Hälften der in Figur 7 dargestellten Körnchen — wogegen die verdickten Fadenenden der Figur 7 nach wie vor in der Äquatorialebene der Spindel angetroffen werden. Der weitere Verlauf ist sehr einfach (Fig. 9): aus der rechten Furchungszelle

entstehen zwei Tochterzellen mit grossen chromatinreichen Kernen, aus der linken gehen zwei Zellen mit sehr kleinen äusserst schwach färbbaren Kernen hervor. Die abgestossenen Chromatinbrocken gelangen je nach Zufall in die eine oder andere Tochterzelle, sie runden sich ab (Fig. 9 u. 10), zerfallen zum Teil oder verschmelzen auch mit einander und werden allmählich resorbiert. — Der nächste Teilungsschritt vom vierzelligen zum achtzelligen Stadium wird durch Figur 10 anschaulich gemacht. In jeder der vier Zellen ist eine Teilungsfigur mit Äquatorialplatte zu sehen, und zwar in den beiden grosskernigen (rechten) Zellen in seitlicher Ansicht, in den beiden kleinkernigen (linken) vom Pol. Betrachten wir zuerst die beiden letzteren Zellen, so ergibt sich, dass aus ihren Kernen eine Anzahl ganz ebensolcher kleiner Chromatinkörnchen hervorgegangen ist, wie

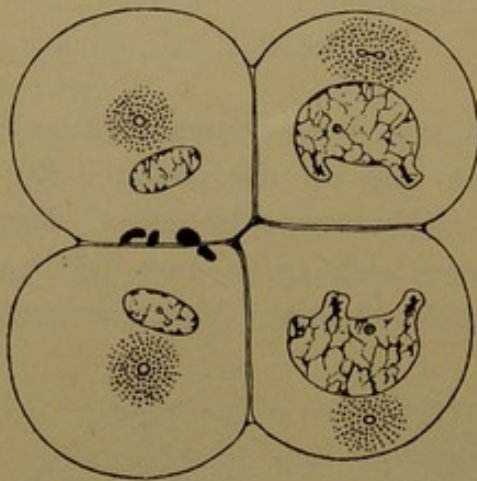


Fig. 9.

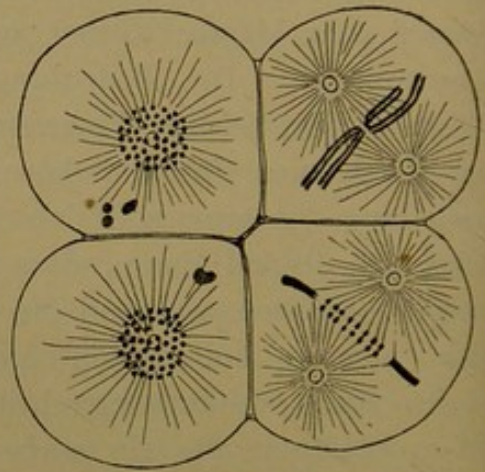


Fig. 10.

solche zur Bildung dieser Kerne geführt haben. Diese Körnchen werden sich nun in der Folge halbieren, die entstehenden Tochterzellen erhalten wieder die gleichen kleinen Kerne und so erben sich diese in ganz gleicher Weise auf alle Abkömmlinge der beiden linken Furchungskugeln der Figur 10 fort. Verhalten sich somit diese beiden Zellen ganz gleichartig, so bildet sich dagegen zwischen den beiden rechten nun die gleiche Differenz aus, die wir vorhin zwischen den primären Furchungszellen konstatieren konnten. Die Äquatorialplatte der oberen Zelle besteht aus zwei typischen in Spaltung begriffenen Chromatinfäden, die der unteren wird aus einer Anzahl kleiner gleichfalls zur Teilung vorbereiteter Körnchen und vier grossen peripheren ungeteilten Stücken gebildet, von denen in der Figur 10 nur zwei zu sehen sind. Hier hat sich also genau der gleiche Prozess vollzogen, wie an den Chromosomen der in Figur 7 abgebildeten linken Zelle des zweizelligen Stadiums, und man kann hieraus

schon entnehmen, wie das achtzellige Stadium beschaffen sein muss. Aus der rechten oberen Zelle der Figur 10 entstehen zwei grosskernige Tochterzellen, aus den zwei linken Furchungskugeln, wie oben berichtet, vier kleinkernige; und zwei ganz ebensolche gehen aus der rechten unteren Zelle hervor, um sich auch in der Folge ganz wie jene vier zu verhalten. — Da sich nun bei der Teilung des Achtzellen-Stadiums zwischen den beiden grosskernigen Zellen die beschriebene Differenzierung in ganz identischer Weise wiederholt und der Differenzierungsprozess auch fürderhin in ganz gleichem Rhythmus weiter geht, genügt es, die folgende Entwicklung und das schliessliche Resultat an einem einfachen Schema in Form eines

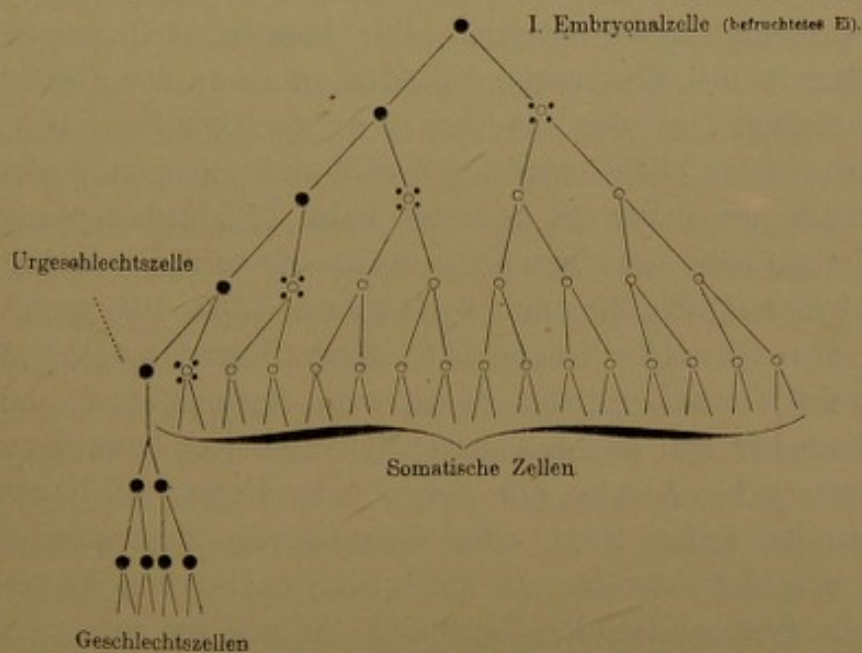


Fig. 11.

Stammbaums zu erläutern (Fig. 11). Dabei soll überall der schwarze Kreis eine Zelle mit grossem ursprünglichem, aus zwei Chromosomen aufgebauten Kern bedeuten, der kleine weisse Kreis eine Zelle mit kleinem reduzierten Kern. Der von vier schwarzen Punkten umgebene weisse Kreis bedeutet eine Zelle, in welcher die Chromosomenreduktion zu Stande kommt. Was wir oben an dem natürlichen Verlauf bis zum Achtzellen-Stadium erkannt haben, das tritt nun an dem Schema noch viel klarer hervor. Die ursprüngliche Kernkonstitution des befruchteten Eies erbt sich, gleichsam wie ein Recht der Erstgeburt nur auf die eine Tochterzelle und von dieser wieder auf die eine u. s. w. fort, während in der jeweilig anderen Tochterzelle das Chromatin zum Teil degeneriert, zum Teil umgeformt wird, sodass alle von diesen Seitenzweigen ausgehenden Nachkommen kleine reduzierte

Kerne erhalten. So setzt sich der Differenzierungsprozess durch das Blastula- und Gastrulastadium fort; wie oft er sich wiederholt, lässt sich genau nicht angeben, es ist dies auch sehr nebensächlich. Auf einem bestimmten Stadium hört dann die Reduktion auf. Die grosskernige Zelle teilt sich nach längerer Ruhe in zwei gleichwertige Zellen, aus denen durch eine lange Succession stets gleichartiger Teilungen schliesslich die Eier oder Spermatozoën hervorgehen; wir dürfen demnach jene Zelle, aus der nur noch Sexualzellen hervorgehen, als Urgeschlechtszelle bezeichnen. Die Gesamtheit der kleinkernigen Zellen dagegen, bezw. der Nachkommen, repräsentieren das „Soma“ des Wurms.

Den besprochenen Differenzierungsvorgang im Einzelnen zu deuten, sind wir vorläufig ausser Stande. Wir können nicht sagen, was für Eigenschaften in den Chromosomen-Enden, die nur den Geschlechtszellen reserviert bleiben, in den anderen aber zu Grunde gehen, enthalten sind; ebenso unklar bleibt, was der Zerfall der mittleren Fadenabschnitte in den somatischen Zellen zu bedeuten habe. Nichtsdestoweniger eröffnet uns der Verlauf eine wichtige Erkenntnis. Er zeigt, dass die, besonders von Nussbaum (1880, 80) und Weismann (1885, 104) postulierte Kontinuität der Geschlechtszellen, bezw. Kontinuität der Kernsubstanz der Geschlechtszellen, wenn auch in etwas anderer Weise als diese Forscher sich dachten, wirklich besteht; er beweist zur Evidenz, dass, wenigstens bei *Ascaris*, alle Zellen jener Reihe, welche vom befruchteten Ei zu den reifen Eiern oder Spermatozoën des neuen Organismus hinführen, den Charakter der „Geschlechtszelle“ vom Ei her bewahren, während alle gewebebildenden Zellen von Anfang an zu „somatischen Zellen“ gestempelt werden; er überzeugt uns von dem indifferenten Zustand der Geschlechtszellen im Gegensatz zu dem spezialisierten der Gewebezellen. Nicht minder bedeutungsvoll ist er für die oben entwickelte Auffassung von der Bedeutung der Chromosomen. Der erste und lange Zeit einzige Unterschied, den wir zwischen einer Geschlechtszelle und einer somatischen Zelle nachweisen können, beruht auf der verschiedenen Beschaffenheit ihres Chromatins! Gewiss eine schöne Stütze für die Anschauung, dass diese Substanz den Charakter der Zellen bestimmt.

Es wird zu untersuchen sein, ob das für *Ascaris megalocephala* konstatierte Verhalten auch für andere Organismen Geltung hat. Die Tatsache, dass sich so vielfach, ganz ebenso wie bei *Ascaris*, die Urgeschlechtszellen von den somatischen Zellen durch grössere und chromatinreichere Kerne unterscheiden, spricht entschieden dafür, dass dieser Gegensatz auch in ähnlicher Weise wie beim Pferdespulwurm zu Stande

kommt. Ob sich dies freilich auch so leicht wie hier wird nachweisen lassen, ist fraglich.

An dieser Stelle mag in Kürze ein Problem berührt werden, das bisher freilich weniger von wissenschaftlicher Seite als von Praktikern in Angriff genommen worden ist, das Problem nämlich, welche Momente denn dafür massgebend sind, dass sich die Abkömmlinge der Urgeschlechtszellen im einen Fall zu Eizellen, im anderen zu Samenzellen ausbilden, oder allgemein gesagt, warum aus einem Ei im einen Fall ein weibliches, im anderen ein männliches Individuum hervorgeht. Soweit wir mit unseren Beobachtungsmitteln erkennen können, sind die Urgeschlechtszellen eines Embryo, aus dem später ein Männchen wird, von denen eines zum weiblichen Typus sich ausbildenden gar nicht zu unterscheiden. Und wenn auch sicherlich, wenigstens in manchen Fällen, schon auf dem in Rede stehenden Stadium über das Geschlecht des sich entwickelnden Embryo entschieden ist, so bezeugt uns die anscheinend vollkommene Gleichheit der männlichen und weiblichen Urgeschlechtszellen doch das Vorhandensein eines ursprünglich sexuell indifferenten Zustandes der Fortpflanzungszellen, der erst durch sekundäre Einflüsse nach der einen oder anderen Richtung bestimmt wird. Diese Erkenntnis, welche mit der oben berührten phylogenetischen Entwicklung des geschlechtlichen Gegensatzes in bester Übereinstimmung steht, ergibt sich auch aus den Erscheinungen des Hermaphroditismus, wo sich aus einer und derselben Urgeschlechtszelle sowohl Eizellen wie Samenzellen ableiten; sie tritt aber am Klarsten hervor bei jenem abnormen Hermaphroditismus, wo, wie bei Fischen, Amphibien und Krebsen, bei Organismen also, denen regulärer Weise eine strenge Scheidung der Geschlechter zukommt, plötzlich einmal in einem männlichen Individuum mitten im Hoden Eizellen zur Entwicklung kommen, oder umgekehrt in einem Ovarium Spermatozoën, wo also offenbar ganz lokale Ursachen die noch indifferente Geschlechtsdrüse hier zu dieser, dort zu jener Spezialisierung anregen. — Was nun die Natur dieser geschlechtsbestimmenden Ursachen selbst anbelangt, so können wir nur so viel sagen, dass hier bei den verschiedenen Organismen offenbar die allermannigfaltigsten Momente in Betracht kommen, wie dies schon aus dem in den verschiedenen Tiergruppen so äusserst wechselnden prozentualen Verhältnis zwischen den beiden Geschlechtern geschlossen werden muss. Für die Richtigkeit dieses Satzes genügen einige Beispiele: Es ist seit v. Siebold's und Leuckart's grundlegenden Untersuchungen bekannt, dass bei der Biene, welche sowohl befruchtete, als auch parthenogenetische Eier ablegt,

aus den ersteren ausnahmslos Weibchen, aus den letzteren ebenso ausschliesslich Männchen hervorgehen. Glaubt man dadurch dem Rätsel der Geschlechtsbestimmung etwas näher gekommen zu sein, so wird diese Illusion sofort zerstört durch die Thatsache, dass z. B. bei gewissen Blattwespen gerade umgekehrt die parthenogenetischen Eier zur Bildung von Weibchen führen. — Ein anscheinend völlig anderes Moment ist bei dem eigentümlichen Wurm *Dinophilus apatris* wirksam, der, entsprechend der sehr verschiedenen Grösse und Gestalt der männlichen und weiblichen Individuen, zweierlei Eier produziert: grosse, aus denen die grossen Weibchen, kleine, aus denen die zwerghaften Männchen hervorgehen (Korschelt, 1887, 66). — Auf abermals vollkommen anderen Ursachen scheint endlich die Geschlechtsbestimmung bei den Rädertieren (*Hydatina senta*) zu beruhen, für welche Maupas (1891, 126) kürzlich gezeigt hat, dass es der Wärmegrad ist, der für das Geschlecht, und zwar erst für dasjenige der übernächsten Generation, den Ausschlag gibt. — Von einem durchgreifenden die Geschlechtsverhältnisse regulierenden Gesetz kann also sicherlich nicht die Rede sein; welche Momente aber speziell bei den höheren Tieren und beim Menschen massgebend sind, dafür besitzen wir, soweit ich sehe, noch gar keinen Anhaltspunkt.

Wenden wir uns nunmehr zu der eigentlichen **Ovo- und Spermatogenese**, der Entwicklung der Ei- und Samenzellen aus den Urgeschlechtszellen, so muss ich bezüglich vielen feineren Details, speziell für die Wirbeltiere, auf die Abschnitte verweisen, welche den Bau und die Entwicklung der Geschlechtsorgane zum Gegenstande haben. Bei unseren Betrachtungen können nur die allerallgemeinsten Fragen, namentlich aber diejenigen, welche in einem innigeren Verhältnis zu den Befruchtungserscheinungen stehen, Berücksichtigung finden.

Das Gerippe für jede Ovo- und Spermatogenese ist eine, wahrscheinlich für jede Organismenart genau fixierte Anzahl aufeinander folgender Zellteilungen, welche an den Urgeschlechtszellen beginnen und mit der Bildung der reifen Eier und Spermatozoen ihr Ende erreichen. Man sollte erwarten, dass alle diese Teilungen auf karyokinetischem Weg (durch Mitose [vergl. Abschnitt Zelle]) geschehen; denn nirgends scheint uns die peinlichst genaue Übertragung der Kernsubstanz von einer Zellgeneration auf die nächste wichtiger zu sein, als dort, wo es sich um die Bildung jener Zellen handelt, die zur Fortführung der Art bestimmt sind. In der That kann man sich von dem regulären Vorkommen karyokinetischer Teilungen bei der Ei- und Samenbildung leicht überzeugen. Allein daneben liegen gar nicht wenige und von bewährten Forschern herrührenden Angaben vor, dass, wenigstens in der Spermatogenese in

gewissen frühen Zellgenerationen direkte (amitotische) Teilung vorkommt. Besonders La Valette St. George, Nussbaum, Carnoy und seine Schule, Verson, Pictet u. a. haben solche Fälle beschrieben. Sind diese Beobachtungen korrekt, so haben wir es hier mit einer Erscheinung von grosser Wichtigkeit zu thun. Denn wenn in einer Zellengenerationsreihe zwischen lauter karyokinetische Teilungen plötzlich einmal eine direkte Teilung eingeschaltet ist, so muss diese eine ganz besondere Bedeutung haben. Es ist deshalb angezeigt, allen diesen Angaben mit der strengsten Kritik gegenüberzutreten. Eine Täuschung ist nämlich in zweierlei Weise sehr leicht möglich. Einmal wird es oft schwer festzustellen sein, ob Zellen, an denen direkte Teilung zur Beobachtung kommt, wirklich Geschlechtszellen und nicht vielleicht indifferente Stützzellen sind, an denen eine direkte Teilung nichts Auffallendes hätte; überdies ist bekannt, dass vielfach Geschlechtszellen der Degeneration verfallen und es wäre denkbar, dass diese Entartung mit einem Kernzerfall, der als direkte Teilung gedeutet werden könnte, beginnt. Zweitens aber sind die meisten Angaben über amitotische Teilung, wenn sie sich nur auf konservierte Objekte beziehen, deshalb zweifelhaft, weil Präparate mit eingeschnürten ruhenden Kernen selbst dann nicht ohne weiteres im Sinn einer amitotischen Teilung gedeutet werden dürfen, wenn durch eine der Kerneinschnürung entsprechende Teilung des Zellkörpers nachgewiesen werden kann, dass es sich wirklich um eine Teilung handelt (Boveri 1888, 20). — Von diesen Gesichtspunkten aus betrachtet, scheint mir durch keine der vorliegenden Angaben bis in die neueste Zeit herauf das Vorkommen einer direkten Zellteilung in der Spermatogenese wirklich bewiesen zu werden. Ich selbst konnte bei meinen Untersuchungen, speziell an *Ascaris*, niemals einen Fall direkter Teilung in einer Geschlechtszelle zu Gesicht bekommen. Auch O. Hertwig (1890, 55) berichtet in seiner äusserst sorgfältigen Darstellung der Samenbildung von *Ascaris* nichts von solchen. Zu dem gleichen Resultat gelangte vom Rath (1891, 131) beim Flusskrebs, wo er zeigte, dass die wirklich vorkommende direkte Teilung nur auf die Stützzellen beschränkt ist, eine Angabe, die ich auf Grund eigener Erfahrungen an dem gleichen Objekt bestätigen kann. Dagegen hat in jüngster Zeit Meves (1891, 127) für die Spermatogonien (siehe unten) des Salamanders unzweifelhaft dargethan, dass hier eine direkte Teilung des Kerns vorkommt, die um so interessanter ist, als Meves über die Mechanik des Teilungsprozesses wichtige Aufschlüsse zu geben vermochte. Ob jedoch die fragliche Amitose wirklich in die Spermatogenese hineingehört und nicht viel mehr einen degenerativen Vorgang darstellt, erscheint zweifelhaft, auch ist es andererseits gar nicht völlig sicher, ob auf die Durchschnürung des Kerns eine Zellteilung folgt.

Und so kann auch diese genaueste Angabe das Vorkommen direkter Teilung im Verlauf der Spermatogenese nicht beweisen. Es darf wohl betont werden, dass ein solches Vorkommen nach allen unseren gegenwärtigen Erfahrungen überhaupt als höchst unwahrscheinlich bezeichnet werden muss. Man versteht nicht, was die karyokinetische Teilung für einen Zweck haben soll, wenn mitten in einer durch Karyokinese entstehenden Zellenreihe eine amitotische Teilung mit ihrer rohen Kerndurchschnürung, die überdies häufig ungleich grosse Tochterkerne liefert, auftritt. Auch ist darauf aufmerksam zu machen, dass in der Spermatogenese die Mitosen, welche jenen angeblichen direkten Teilungen nachfolgen, eine Chromosomenzahl erkennen lassen, die mit der ursprünglichen, in der ersten Embryonalzelle zu beobachtenden Anzahl der chromatischen Elemente übereinstimmt, eine Erscheinung, die nach allem, was wir über die Bedingungen der Konstanz der Chromosomenzahl wissen (Boveri 1888), mit dem Auftreten direkter Teilung ganz unvereinbar zu sein scheint. So glaube ich den Satz vertreten zu können, dass, so weit uns gegenwärtig ein Urteil möglich ist, die ganze Reihenfolge von Generationen, welche vom befruchteten Ei bis zu den reifen Eiern und Spermatozoën hinführen, ausschliesslich durch karyokinetische Teilung auseinander hervorgehen.

Ehe wir nun auf weitere Einzelheiten näher eingehen, wird es zweckmässig sein, eine Vergleichung zwischen Ovo- und Spermatogenese anzustellen, um zu ermitteln, in wie weit die einzelnen Zellen-Generationen, die wir bei der ersteren finden, denen der letzteren entsprechen. Im allgemeinen und auf den ersten Blick scheint in dieser Hinsicht ein sehr geringer Parallelismus zu bestehen. Denn da die meisten Organismen gewiss millionenmal mehr Spermatozoën als Eier produzieren, muss sich im männlichen Geschlecht zwischen die Urgeschlechtszellen und die zur Befruchtung bestimmten Sexualzellen eine viel grössere Zahl von Zellgenerationen einschieben, als im weiblichen. Und wenn man nun die einzelnen hier und dort vorliegenden Generationen, ausgehend von der Homologie der männlichen und weiblichen Urgeschlechtszellen, vergleichen will, möchte man zunächst die Annahme für die wahrscheinlichste halten, dass die reifen Eizellen denjenigen männlichen Sexualzellen entsprechen, welche um die gleiche Generationen-Zahl von der Urgeschlechts-Zelle entfernt sind, wie sie selbst, und dass alle folgenden Teilungen der männlichen Geschlechtszellen im weiblichen Geschlecht nicht vertreten sind.

Die neueren Forschungen haben uns jedoch eines anderen belehrt: gerade die beiden letzten Teilungen der Ovo- und Spermatogenese

entsprechen, wie Platner (1889, 85) zuerst betont hat, einander genau, reifes Ei und Spermatozoon sind die homologen Zellen; die Reihe der bis zur vorletzten Teilung auf einander folgenden Generationen aber ist unter sich gleichwertig und kann zwischen den beiden Geschlechtern nicht Zelle für Zelle, sondern nur im ganzen verglichen werden.

Bei weitem am einleuchtendsten wird die Richtigkeit dieser Homologisierung wieder bei den Spulwürmern. Hier bestehen vor allem die günstigsten Untersuchungsbedingungen. Die Produktion von Zeugungszellen geht während des ganzen Lebens eines ausgewachsenen Wurms ununterbrochen fort und spielt sich im männlichen wie im weiblichen Geschlecht in unverzweigten, ausserordentlich langen Röhren ab, in der Weise, dass vom blinden Ende der Hoden- oder Ovarialröhre aus ein kontinuierlicher Nachschub von Zellen erfolgt, deren Abkömmlinge, ihrer Generation entsprechend, successive gegen die Geschlechtsöffnung vorrücken, wo schliesslich die ausgebildeten (bereits befruchteten) Eizellen, bzw. die Samenzellen angetroffen werden. So findet man also in jedem zu jeder beliebigen Zeit untersuchten männlichen und weiblichen Individuum alle Stadien der Spermato- bzw. Ovogenese in den minutiösesten Abstufungen vor, und, was nicht weniger wichtig ist, die Aufeinanderfolge der Entwicklungsprozesse braucht nicht, wie an anderen Objekten, durch oft schwierige Kombination festgestellt zu werden, sondern sie ergibt sich direkt aus der Reihenfolge, in der die einzelnen Stadien in der Geschlechtsröhre aufeinander folgen. Ausserdem ist, im Zusammenhang mit der parasitischen Lebensweise die Ei-Produktion bei den Spulwürmern eine so kolossale und es sind ausserdem die Bedingungen für das Zusammenreffen der Eier und Spermatozoen so günstige, dass die Zahl der von einem Männchen gelieferten Spermatozoen die Zahl der von einem Weibchen produzierten Eier verhältnissmässig nur wenig übertreffen dürfte. Endlich ist der Gegensatz zwischen Ei- und Samenzellen infolge der Kleinheit der ersteren und der ausserordentlichen Grösse der letzteren ein viel weniger ausgeprägter, als in irgend einer anderen Tiergruppe. Diese beiden letzteren Umstände bedingen es offenbar, dass bei den Spulwürmern die Ovo- und Spermatogenese so ausserordentlich übereinstimmen, dass schon eine genauere Kenntnis des Objekts dazu gehört, um für den weit-aus grössten Abschnitt der Geschlechtsröhre angeben zu können, ob ein Hoden oder ein Ovarium vorliegt. Schon ältere Autoren haben diesen Parallelismus im grossen Ganzen erkannt; ein höchst wesentlicher Fortschritt wurde dann durch die vorzüglichen Untersuchungen von van Beneden (1883, 5), zum Teil gemeinsam mit C. Julin (1884, 6) an *Ascaris megalocephala* herbeigeführt. Doch konstruierte gerade van

Beneden auf Grund einzelner irrtümlicher Beobachtungen und unhaltbarer theoretischer Vorstellungen (des oben erwähnten Zellen-Hermaphroditismus) einen Gegensatz zwischen Ei- und Samenbildung, der sich als unbegründet erwies. So konnte ich (1890, 22) auf Grund eigener Untersuchungen, speziell mit Rücksicht auf die Kernverhältnisse, den Satz aufstellen, dass sich bei den Spulwürmern Ei- und Spermaabildung bis in's kleinste Detail entsprechen, und zu dem gleichen Resultat gelangte kurz darauf O. Hertwig (1890, 55), der die Vergleichung der Ei- und Samenbildung beim Pferdespulwurm zum Gegenstand einer eigenen, sehr dankenswerten Untersuchung gemacht hat.

Unter diesen Umständen wird es gerechtfertigt sein, auch in dieser Frage *Ascaris* als Paradigma zu wählen und den hier bestehenden Verhältnissen das an anderen Objekten Gefundene anzuschliessen. Beginnen wir mit der Spermatogenese des Spulwurms, so können wir dieselbe nach dem Vorgang von van Beneden und Julin zweckmässiger Weise in drei Etappen einteilen, denen drei spezifische Abschnitte der Hodenröhre entsprechen. Der oberste Abschnitt ist die Keimzone (O. Hertwig). Hier findet man in dem äusserst dünnen, fadenförmigen, blinden Ende einen gleichmässigen Protoplasmastrang, in dem sich zahlreiche Kerne, aber keine Zellgrenzen nachweisen lassen. Dieses „Keimlager“ ist durch successive Teilung des Kerns der Urgeschlechtszelle ohne entsprechende Teilung des Protoplasma entstanden. Erst weiter unten grenzt sich um die einzelnen Kerne ein Protoplasmahof ab, so dass wir jetzt von Zellen sprechen können, die nach der von La Valette St. George (71—74), einem um die Erforschung der Spermatogenese sehr verdienten Forscher, eingeführten Terminologie als **Spermatogonien** zu bezeichnen sind. Diese Spermatogonien trifft man nun in äusserst reger karyokinetischer Teilung an und es lässt sich gar nicht abschätzen, wie viele Abkömmlinge aus jeder ursprünglichen Spermatogonie hervorgehen. Denn die aufeinanderfolgenden Teilungen und ihre Produkte unterscheiden sich, abgesehen davon, dass die letzteren successive kleiner werden, nicht von einander, weshalb für alle diese Abkömmlinge der gleiche Namen: Spermatogonien zu Recht besteht. An einem bestimmten Punkt der Hodenröhre hören die Teilungen auf und hier ist die Grenze der Keimzone. Der nun folgende Abschnitt kann als Wachstumszone (O. Hertwig) bezeichnet werden. Dieselbe ist, wie ihr Name sagt, dadurch charakterisiert, dass hier keine Teilungen stattfinden, sondern dass die aus der Keimzone herunterrückenden, durch die zahlreichen Teilungen sehr klein gewordenen Spermatogonien letzter Generation zu einer beträchtlichen Grösse heranwachsen. Die am Ende dieses Wachstums angelangte Zelle ist nunmehr als

Spermatocyte zu bezeichnen. Die Spermatocyten sind also identisch mit der letzten Generation der Spermatogonien, wenn man nicht vorzieht, eben schon diese letzte Generation mit dem Namen Spermatocyten zu belegen, was wohl korrekter wäre. Die reifen Spermatocyten gelangen nun endlich in die dritte Zone, die O. Hertwig als Reife- oder Teilzone unterscheidet. Hier teilt sich jede Spermatocyte zunächst in zwei Tochterzellen, die noch zusammenhängen, während eine jede sich abermals teilt. So entsteht aus jeder Spermatocyte eine Gruppe von vier Zellen, die nun die letzte Generation der ganzen Spermatogenese repräsentieren. Jede dieser vier Zellen wandelt sich nämlich in ein Spermatozoon um, sie ist

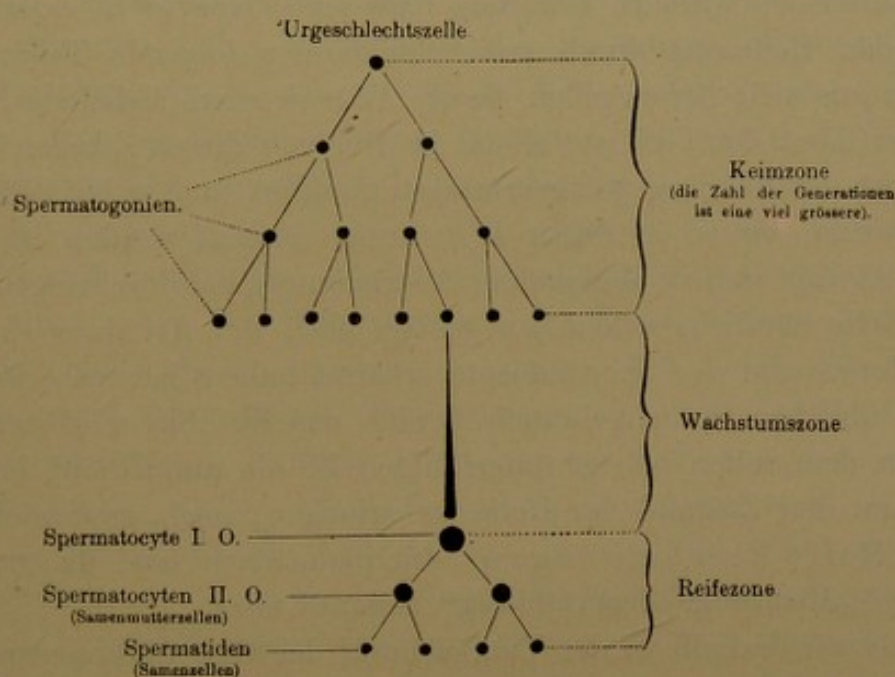


Fig. 12.

also als Samenzelle oder, wie La Valette diese noch unreifen Samenzellen benannt hat, als **Spermatide** zu bezeichnen. Die Mutterzellen der Spermatiden führen entweder den Namen Spermatocyten II. Ordnung (Platner, 1889, 87), oder man kann sie als Samenmutterzellen unterscheiden¹⁾.

Ich habe den im Vorstehenden geschilderten Verlauf der Spermatogenese in dem Stammbaum der Fig. 12 versinnlicht, für welchen nichts

¹⁾ Der Ausdruck „Samenmutterzellen“ wird von den verschiedenen Autoren für die verschiedensten Generationen der Spermatogenese angewendet. O. Hertwig hat denselben neuerdings wieder für die Spermatocyten I. Ordnung gebraucht und nennt dem entsprechend die Spermatocyten II. Ordnung „Samentochterzellen“, die Spermatozoen

weiter zu bemerken ist, also dass die Zahl der aufeinanderfolgenden Spermatogonien-Generationen eine sehr viel grössere ist, als in dem Schema angegeben.

Vergleichen wir nunmehr mit diesem Verlauf den der Ovogenese, so ergibt sich zunächst für die Keim- und Wachstumszone die vollkommene Übereinstimmung. Wir finden in der ersteren die gleiche rege Vermehrung unter sich gleichartiger Zellen, welche vollkommen den Spermatogonien entsprechen und für die ich deshalb den Namen **Ovogonien** vorschlage. Die letzte Generation der Ovogonien tritt in die Wachstumszone ein, wo jede Zelle zu beträchtlicher Grösse heranwächst und nunmehr — entsprechend der Spermatocyte — als **Ovocyte** zu bezeichnen wäre. Schliesslich wäre zu erwarten, dass jede Ovocyte in einer sich anschliessenden Reifezone durch zwei aufeinander folgende Teilungen vier Eizellen aus sich hervorgehen liesse. Wir werden alsbald sehen, dass dies in der That der Fall ist; allein da drei von diesen Eizellen rudimentär sind, ist der Vorgang gewissermassen maskiert und es hat deshalb sehr lange gedauert, bis er in dieser Bedeutung erkannt worden ist und bis diese Erkenntnis sich zu allgemeiner Anerkennung hat durchringen können.

Die Zelle nämlich, welche wir soeben nach der Art ihrer Entstehung als das Homologon der Spermatocyte erkannt haben, ist nach dem bisher allgemein üblichen Sprachgebrauch bereits das **Ei**. Sie wird zum Unterschied von dem reifen befruchtungsfähigen Ei als **unreifes Ei** bezeichnet, welches, um den Zustand der Reife zu erlangen, noch gewisse Umwandlungen: „Reife-Erscheinungen“ durchzumachen hat, die unter dem Namen der „**Richtungskörperbildung**“ bekannt sind.

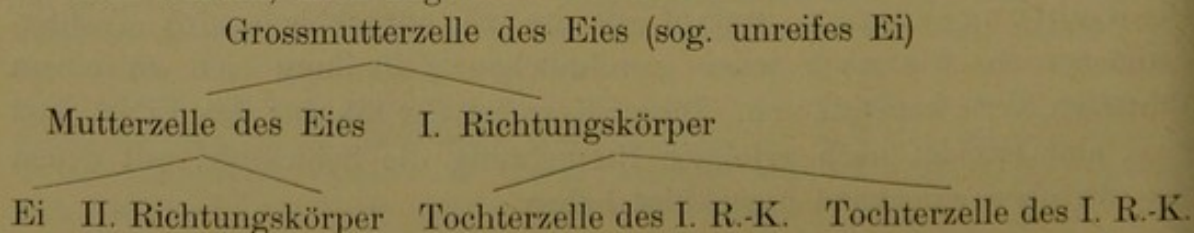
Bevor wir deshalb in der Vergleichung der Ovo- und Spermatogenese weitergehen, ist es notwendig, diesen Vorgang zu analysieren. Ich glaube dabei über die in letzter Zeit wiederholt dargestellte ältere Geschichte des Gegenstandes hinweggehen zu können und erwähne nur, dass es Fr. Müller war, der mit dem Namen „Richtungskörperchen“ (Richtungsbläschen) zwei kleine protoplasmatische Kügelchen bezeichnete, die man nach Schwund

„Samenenkelzellen“. Schon diese Konsequenz spricht meines Erachtens gegen diese Bezeichnungsweise. Denn das, was O. Hertwig Samenenkelzelle nennt, führt ja allgemein den Namen „Samenzelle“ (Spermatozoon) und verdient auch allein diese Bezeichnung. Die Terminologie muss also von diesem Punkte ausgehen, und somit kann doch wohl nur die Mutterzelle zweier Samenzellen den Namen „Samenmutterzelle“ verdienen, diejenige Zelle also, welche bei O. Hertwig gerade umgekehrt „Samentochterzelle“ heisst. Die Samenmutterzelle O. Hertwig's dagegen wäre eine Samen-Grossmutterzelle, wenn man diesen unschönen Namen nicht lieber ganz vermeiden und sich eben mit dem allgemein üblichen Ausdruck *Spermatocyte* (I. Ordn.) begnügen will. Ich werde bei der Ovogenese noch einmal auf diese terminologische Frage zurückkommen.

des Keimbläschens und meist unmittelbar vor Beginn der Furchung vom Ei sich abschnüren sah. Ihre Bedeutung blieb trotz zahlreicher Hypothesen rätselhaft, der Name Richtungskörper aber rührt daher, dass sie bei manchen Eiern dort angetroffen werden, wo später die erste Furche einschneidet, so dass also die Richtung der ersten Teilungsebene durch die Lage dieser Körperchen bestimmt zu sein schien. Eine richtige Einsicht in das Wesen und die Bedeutung der Richtungskörper konnte erst angebahnt werden, als man die feineren Vorgänge, unter denen sie gebildet werden, näher kennen lernte. Dies geschah zu jener Zeit, in der auch die Befruchtungsprozesse aufgeklärt wurden. Bütschli (1876, 25) hat sich in dieser Hinsicht Verdienste erworben; er konnte zuerst karyokinetische Figuren bei der Bildung der Richtungskörper nachweisen, doch gelangte er noch nicht zum vollen Verständnis des Vorganges. Erst O. Hertwig (1877, 51) und gleichzeitig Giard (39, 40) klärten den Prozess vollkommen auf. Besonders der erstere Forscher erbrachte den klaren Nachweis, dass die Bildung eines jeden Richtungskörpers durch eine karyokinetische Zellteilung geschieht. Spätere Untersuchungen zahlreicher Autoren haben diese Angaben bestätigt und in einzelnen Punkten vervollständigt. Aus den Chromosomen des Keimbläschens und den bekannten von ihren Asten umgebenen Centrosomen bildet sich eine reguläre vollkommen symmetrische Teilungsfigur, die I. Richtungsspindel, deren Besonderheit nur darin besteht, dass sie nicht die Mitte des Protoplasma einnimmt, sondern sich mit ihrer Achse radial stellt, so dass der eine Pol die Ei-Oberfläche berührt. An dieser Stelle wölbt sich sodann die Ei-Oberfläche zu einem Zapfen empor, die chromatische Äquatorialplatte spaltet sich in zwei Tochterplatten, von denen die eine gegen den inneren, die andere gegen den äusseren Pol rückt, und nun schnürt sich der Protoplasmaknopf in der Mitte zwischen den beiden Tochterplatten vom Ei ab. Das abgeschnürte Kügelchen enthält somit die eine Hälfte der Teilungsfigur: den äusseren Pol und die zugehörige Chromosomen-Gruppe, und wird als I. Richtungskörper bezeichnet. Die im Ei zurückbleibende Hälfte der Teilungsfigur rekonstruiert sich nun, ohne dass die Tochterchromosomen den Zustand eines ruhenden Kernes durchzumachen haben, direkt wieder zu einer radial gestellten Spindel, der II. Richtungsspindel, worauf ganz der gleiche Prozess zum zweitenmal abläuft. So entsteht der II. Richtungskörper, worauf die im Ei zurückbleibenden Tochterchromosomen wie nach jeder gewöhnlichen Zellteilung sich zu einem ruhenden Kern konstituieren. Dieser Kern ist der **Eikern**; das Ei ist jetzt reif und erleidet nach erfolgter Befruchtung die Schicksale, mit denen wir uns oben eingehend beschäftigt haben.

Die Richtungskörper sind also, wie O. Hertwig und Giard zuerst ausgesprochen haben, Zellen, und zwar, da sie keinen weiteren Zweck zu erfüllen haben, rudimentäre Zellen. Diese Erkenntnis gelangte bald zu allgemeiner Geltung und konnte auch durch den Einspruch E. van Beneden's, der den Richtungskörpern auf Grund seiner Untersuchungen am Ascariden-Ei diesen Charakter absprechen zu müssen glaubte, nicht erschüttert werden. Es zeigte sich, dass die Richtungskörper auch im Ei des Spulwurms durch karyokinetische Teilung gebildet werden und dass van Beneden durch pathologisch veränderte Präparate irregeführt worden war. Auch an zahlreichen anderen Objekten wurden die Resultate von O. Hertwig und Giard bestätigt. Überall, wo die der Befruchtung vorausgehenden Entwicklungsvorgänge eines Eies einer genaueren Untersuchung unterworfen wurden, konnten Richtungskörper nachgewiesen werden, so dass wir heute berechtigt sind, die Bildung der Richtungskörper als einen an allen tierischen Eiern sich wiederholenden Vorgang anzusprechen. Als ein zweites Gesetz stellte sich ferner heraus, dass von jedem Ei zwei Richtungskörper gebildet werden, und dass in jenen Fällen, wo drei solche Kügelchen angetroffen werden, so besonders bei Mollusken, zwei von diesen aus einer karyokinetischen Teilung des I. Richtungskörpers ihre Entstehung nehmen, eine Erscheinung, die für die Deutung dieser merkwürdigen Bildungen sehr wichtig geworden ist. Man kann nämlich nicht mehr bezweifeln, dass die Richtungskörper ursprünglich **Eier** waren, gleichwertig dem jetzt noch funktionierenden Ei, und dass sie erst sekundär zu ihrem jetzigen rudimentären Zustand und zu ihrer Bedeutungslosigkeit herabgedrückt worden sind.

Diese Ansicht wurde zuerst von Mark (1881, 76), später unabhängig hievon von Bütschli (1885, 26) und mir (1886, 15) ausgesprochen. Den Beweis für die Richtigkeit derselben, soweit ein solcher überhaupt möglich ist, habe ich in meinem Aufsatz: „Über die Bedeutung der Richtungskörper“ und durch meine anschliessenden Untersuchungen erbracht (17, 20, 22). Am erstgenannten Ort begründete ich die Ei-Natur der Richtungskörper in folgender Weise: Da die Bildung eines jeden Richtungskörpers durch eine Zellteilung geschieht, so müssen in dem Entwicklungsgang, den man als Eireifung bezeichnet, drei Generationen von Zellen unterschieden werden, nach folgendem Stammbaum:



Diese einfache Konsequenz des Satzes, dass, wenn eine Zelle sich teilt, sie als solche nicht mehr existiert, sondern fortan in ihren beiden „Tochterzellen“ weiterlebt, konnte deshalb so lange übersehen werden, weil infolge der äusserst ungleichmässigen Teilungen nahezu die ganze Zellsubstanz der ersten Generation auf die eine Tochterzelle und von dieser wieder auf die eine Tochterzelle übergeht, so dass dadurch eine Kontinuität vorgetäuscht wird, die thatsächlich nicht begründet ist.

Bezeichnet man sonach die reife befruchtungsfähige Geschlechtszelle als „Ei“, so darf dieser Name auf die beiden vorhergehenden Generationen nicht angewendet werden; diese Zellen als „Ei“ zu bezeichnen, ist ebenso inkorrekt, als wenn man die Samenmutterzelle Spermatozoon nennen wollte. In Anlehnung an die Spermatogenese und um indifferente Bezeichnungen zu wählen, nannte ich demnach die Zelle, durch deren Teilung das „Ei“ und der II. Richtungskörper entsteht, „Eimutterzelle“, die Mutterzelle dieser selbst und des ersten Richtungskörpers: „Grossmutterzelle des Eies“.

Betrachtet man den aufgestellten Stammbaum, wie er sich in jenen Fällen darstellt, wo der I. Richtungskörper seinerseits noch einmal in zwei Tochterzellen zerfällt, so hat man in der letzten Generation vier Zellen, von denen die eine zur Entwicklung bestimmt ist, während die drei anderen zu Grunde gehen. Der Prozess der Richtungskörperbildung trägt in jeder Hinsicht (speziell in der Teilung des I. Richtungskörpers) so sehr den Charakter des Rückgebildeten, Rudimentären, dass man zu der Annahme gezwungen ist, diese drei Zellen hätten dereinst an sich eine Bedeutung besessen; und will man nun eine Hypothese aufstellen, worin dieselbe bestanden habe, so ist die wahrscheinlichste, ja wohl die einzig mögliche die, dass diese drei dem Untergang bestimmten Zellen ursprünglich die gleiche Funktion hatten, wie die der nämlichen Generation angehörige entwicklungsfähige Zelle, dass sie also, wie diese, Eier waren. Der erste Richtungskörper ist demnach eine rudimentäre Eimutterzelle, der zweite und die Tochterzellen des ersten sind abortive Eier.

Dass man den Richtungskörpern in der That keine andere Bedeutung zuerkennen kann, dies vermochte ich (17, 20, 22) auf Grund gewisser Abnormitäten bei der Richtungskörperbildung von *Ascaris* mit Sicherheit festzustellen. Es kommt dort nämlich nicht gar selten vor, dass Chromosomen, welche für den ersten oder zweiten Richtungskörper bestimmt sind, infolge von Mängeln in der Teilungsmechanik der Eizelle zugeführt werden. Da nun die Richtungskörper bei *Ascaris* sich nicht allein bis in späte Embryonalstadien erhalten, sondern auch – was das Wichtige ist

— eine Zählung ihrer Chromosomen gestatten, so kann man noch für vorgeschrittene Entwicklungsstadien angeben, ob das Ei bei seiner Bildung überschüssige Chromosomen erhalten hat, und man kann also, wenigstens unter günstigen Umständen, kontrollieren, welche Schicksale dieselben bei der Befruchtung und bei der Embryonal-Entwicklung erleiden. Ich konnte nun an zahlreichen verschiedenen Stadien mit aller Sicherheit verfolgen, dass sich sowohl die für den zweiten, als auch die für die Tochterzellen des ersten Richtungskörpers bestimmten Chromosomen, wenn sie abnormer Weise ins Ei gelangen, ganz genau ebenso verhalten, wie die normalen Chromosomen des Eikerns und also auch wie die des Spermakerns. Sie erfahren, den letzteren genau entsprechend, alle Umbildungen (Spaltung etc.), ihre Abkömmlinge erleiden auch genau jene oben beschriebene Differenzierung, welche zur Spezialisierung der Furchungszellen in somatische und Geschlechtszellen führt. Daraus folgt aber, dass die Chromosomen des zweiten Richtungskörpers und die der Tochterzellen des ersten aus jenem spezifischen „Idioplasma“ bestehen, welches den befruchtungsfähigen Sexualzellen zukommt, und dass also den fraglichen rudimentären Zellen, damit sie als Eier fungieren könnten, nichts anderes fehlt, als die genügende Menge von Protoplasma und Protoplasma-Produkten.

Es ergab sich später aus der genaueren Aufklärung der Spermatogenese, dass die von mir betonte Vergleichbarkeit der Richtungskörperbildung mit den beiden letzten Teilungen der Spermatogenese noch detaillierter durchgeführt werden kann. Es stellte sich heraus, dass, wenigstens häufig, auch bei der Samenbildung die beiden letzten Teilungen von den zahlreichen vorhergehenden Teilungen durch eine längere Zwischenpause getrennt sind, während sie selbst unmittelbar aufeinander folgen, wie oben für *Ascaris* berichtet wurde. Es ergab sich ferner, worauf Platner (1889, 85) zuerst hingewiesen hat, dass ganz entsprechend dem direkten Übergang der ersten in die zweite Richtungsspindel auch in der Spermatogenese zwischen den beiden homologen Teilungen kein Ruhezustand des Kernes eingeschaltet ist. Man machte weiterhin darauf aufmerksam, dass in manchen Fällen, so bei *Ascaris* und bei gewissen Insekten (Henking 1891, 122) die Spermatocyten I. Ordnung durch Grösse und Entwicklung einer Art von Dotterkörperchen mit den Grossmutterzellen des Eies eine auffallende Übereinstimmung darbieten. Und endlich zeigte O. Hertwig in seiner schon mehrfach zitierten ausgezeichneten Abhandlung (55) gerade für *Ascaris megalocephala* den schon von mir betonten vollkommenen Parallelismus zwischen Ei- und Samenbildung in so klarer Weise auf, dass seitdem auch die letzten Zweifler verstummt zu sein scheinen.

Wir können sonach den oben für die Spermatogenese gegebenen

Stammbaum direkt auf die Ovogenese übertragen (Fig. 13), indem wir, entsprechend den beiden Teilungen der Spermatocyten, den von mir für die Richtungskörperbildung aufgestellten oben reproduzierten Stammbaum anfügen. Nur möchte ich diesen jetzt terminologisch dahin modifizieren, dass ich die Grossmutterzelle des Eies (das sog. unreife Ei) als **Ovocyte** (I. Ordnung) zu bezeichnen vorschlage, ihre Tochterzellen aber wie bisher als Eimutterzellen oder als Ovocyten II. Ordnung¹⁾.

Mit der gewonnenen Einsicht in die morphologische Natur der Richtungskörper musste auch die Frage nach der physiologischen Bedeu-

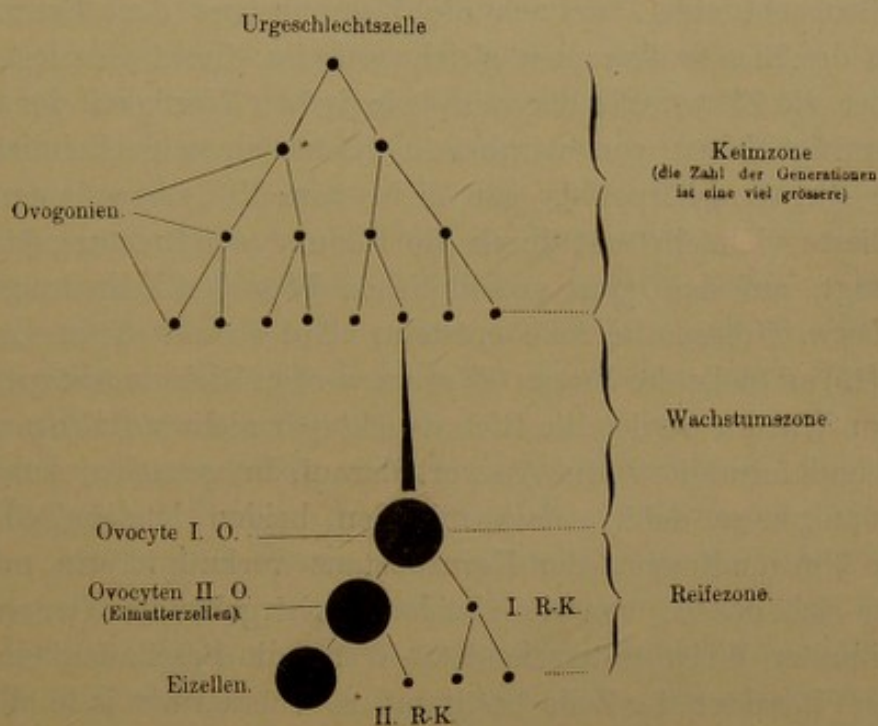


Fig. 13.

tung derselben eine ganz andere Gestalt annehmen. So lange man die Richtungskörper als Auswürflinge des Eies ansah, war es sehr nahelegend, als den Zweck ihrer Bildung die Ausstossung von Eibestandteilen anzunehmen, welche für die Befruchtung oder für die Entwicklung hinderlich wären. Diese Idee lässt sich auch in fast allen physiologischen Hypothesen der Richtungskörperbildung erkennen. Besonders zwei der-

¹⁾ O. Hertwig hat, entsprechend seiner oben erwähnten für die Spermatogenese gebrauchten Terminologie die Ovocyte I. Ordnung als „Eimutterzelle“ bezeichnet. Ich glaube, dass dies zu den gleichen Unzuträglichkeiten führt, wie bei der Spermatogenese. Denn konsequenterweise ist für O. Hertwig die nächste Generation „Eitochterzelle“, das Ei aber „Eienkelzelle“, was doch nicht angeht.

artige Theorien haben einige Zeit lang eine nicht geringe Rolle gespielt, nämlich diejenige E. van Benedens (1883, 5), welcher in den Richtungskörpern die männlichen Kernbestandteile entfernt werden liess, wodurch das Ei zu einer rein weiblichen und nun erst befruchtungsfähigen Zelle werden sollte, und zweitens die — auch von ihrem Autor selbst jetzt aufgegeben — Theorie Weismann's (1885, 104, 1887, 107), nach welcher die Richtungskörper, bezw. nur der erste, den Zweck hätten, das zur Ausbildung des Eies notwendige, im ausgewachsenen Ei aber überflüssige und hinderliche ovogene Kernplasma auszuschcheiden.

Diese und verwandte Anschauungen wurden durch meine oben referierten Beobachtungen, wonach die Kernsubstanz der Richtungskörper derjenigen des Eies vollkommen gleichwertig ist, direkt widerlegt; überdies musste aber die Erkenntnis der morphologischen Wertigkeit der Richtungskörper derartige Ideen von vornherein höchst unwahrscheinlich machen, indem die Richtungskörper ja gar nicht vom Ei „ausgestossen“ werden, sondern dieses vielmehr erst durch die Bildung der Richtungskörper, oder besser gesagt, auf dem ganz gewöhnlichen Weg der Zellteilung aus einer Mutter-, bezw. Grossmutterzelle entsteht. Auf Grund dieser Erwägungen setzte ich (15) an Stelle der Frage: Warum werden Richtungskörper gebildet? die andere: Warum werden die Richtungskörper nicht vollkommen rückgebildet? und formulierte die Antwort darauf, in spezieller Anlehnung an die Spermatogenese dahin, dass mit den beiden letzten Teilungen der Ovogenese Umwandlungen der Kernsubstanz verknüpft sein müssen, infolge derer sich das Ei von den beiden vorhergehenden Generationen in ganz bestimmter Weise unterscheidet. Wenn die Beschaffenheit des Chromatins den Charakter der Zelle bestimmt, so müssen wir ja in allen Fällen, wo sich eine Tochterzelle von ihrer Mutterzelle physiologisch unterscheidet, eine an die Teilung gebundene Umwandlung der Chromosomen annehmen; ja wir haben oben, bei der Bildung der somatischen Zellen von *Ascaris* gesehen, dass diese Veränderung unter Umständen sogar sichtbar werden kann. Ganz ähnlich muss auch speziell bei den Teilungen der Ovo- und Spermatocyten I. und II. Ordnung die Teilung von besonderen Veränderungen des Chromatins begleitet sein, so zwar, dass erst durch die letzte Teilung wirkliche Ei- und Samenzellen hergestellt werden. Und wenn nun auch ein Teil der Eier und Eimutterzellen rudimentär und bedeutungslos wird und somit der ursprüngliche Zweck der Teilung, nämlich der Vermehrung, in Wegfall kommt, müssen sich die betreffenden Teilungen, eben wegen der mit ihnen verknüpften Umwandlungen, doch erhalten, d. h. es müssen Richtungskörper gebildet werden. Ein vollkommenes Verschwinden dieser rudimentären Zellen würde voraussetzen,

dass die fraglichen Veränderungen, als deren Ziel wir die vollkommene Übereinstimmung der Ei-Chromosomen mit denen des Spermakerns bezeichnen könne, auf andere Weise zu Stande gebracht würden, wobei jedoch kaum einzusehen ist, wie die Natur den gleichen Effekt auf einfacherem Wege als dem bereits eingeschlagenen, d. h. als durch die Beibehaltung jener beiden Teilungen, erreichen könnte.

Es hat nun neuerdings den Anschein, als müssten wir uns nicht mit dieser ganz allgemeinen Erklärung begnügen, als sei es vielmehr möglich, gerade in die Bedeutung der beiden letzten Teilungen der Ovo- und Spermatogenese tiefer einzudringen. Es ist zu betonen, dass es sich bei diesen Erklärungsversuchen nicht etwa um eine spezifische Bedeutung der Richtungskörper handelt, sondern um jene soeben besprochenen, an die Teilung geknüpften Veränderungen, welche der Ei- und Samenbildung gleichmässig zukommen. Von verschiedenen Forschern nämlich wird die Ansicht vertreten, dass durch die Teilungen der Ovo-, bzw. Spermatocyten eine als Vorbereitung für den Befruchtungsprozess dienende **Chromatin-Reduktion** bewirkt werde. Unter dieser Reduktion wird freilich von den einzelnen Autoren etwas sehr Verschiedenes verstanden, und es ist deshalb vor allem nötig, die verschiedenen Meinungen scharf auseinanderzuhalten.

Schon vor längerer Zeit suchten einige Forscher die Bedeutung der Richtungskörperchen darin, dass durch die Ausstossung derselben die Menge des im Ei enthaltenen Chromatins herabgesetzt würde. Durch das Spermatozoon werde eine gewisse Menge von Chromatin in's Ei eingeführt und um für dieses Platz zu schaffen, müsse eine entsprechende Menge des Ei-Chromatins entfernt werden. In wesentlich modifizierter Form begegnen wir nun dieser Anschauung wieder bei O. Hertwig (1890, 55). Dieser Forscher beschränkt die Chromatin-Reduktion nicht auf die Ovogenese, sondern postuliert dieselbe konsequenter Weise auch für die Spermatogenese. Er verlegt die Reduktion hier wie dort in „den letzten Teilprozess der Geschlechtsprodukte“, über dessen Bedeutung er sich folgendermassen ausspricht (pag. 126): „Derselbe unterscheidet sich von anderen Teilprozessen dadurch, dass zwei Teilungen sich unmittelbar aufeinander folgen mit Überspringen des bläschenförmigen Ruhezustands des Kerns, was in dieser Weise sonst nirgends vorkommt. Es soll dadurch in einfachster Weise verhindert werden, dass durch die im Befruchtungsakt erfolgende Verschmelzung zweier Kerne eine Summierung der chromatischen Substanz und der chromatischen Elemente auf das Doppelte des für die betreffende Tierart geltenden Normalmasses herbeigeführt wird. Denn dadurch, dass die Kernmasse der Samenzelle (Sperma-

toocyte I. O.) und der Eimutterzelle (Ovocyte I. O.) gleich nach der ersten Teilung noch zum zweitenmal geteilt wird, ehe sie noch Zeit gehabt hat, sich im Ruhestadium zwischen zwei Mitosen durch Ernährung wieder zu ergänzen, wird sie geviertelt, und so erhält jede der vier Enkelzellen durch den sinnreichen Prozess, den man kurz als Reduktionsteilung charakterisieren kann, nur die Hälfte der chromatischen Substanz und der chromatischen Elemente, welche ein Normalkern einschliesst.“

Es muss gleich hier bemerkt werden, dass durch das Ausfallen des bläschenförmigen Ruhezustandes, worin nach obiger Definition für O. Hertwig das Wesen des Reduktionsprozesses besteht, die Herabsetzung der Chromosomenzahl auf die Hälfte nicht erklärt wird, indem, wie ich schon früher, Platner gegenüber, ausgeführt habe und worüber unten noch genauer zu sprechen sein wird, gerade im Gegenteil beim Fehlen des Ruhezustandes die Zahl der in den beiden Teilungen vorhandenen chromatischen Elemente genau die gleiche sein muss. Durch O. Hertwig's Darstellung wird also höchstens die Verhütung eines übermässigen Anwachsens der Gesamtchromatinmasse erklärbar. Auch Weismann (1891, 135) hat sich in ähnlicher Weise über die Hertwig'sche „Reduktionsteilung“ ausgesprochen und in lichtvoller Weise ausgeführt, dass für diesen Forscher, nachdem derselbe eine völlige Vermischung des väterlichen und mütterlichen Chromatins annimmt und im übrigen jede weitere Vorstellung über die Struktur dieser Substanz abweist, die fragliche Reduktion nur eine Massen-Reduktion sein könne, deren Notwendigkeit, ja deren Möglichkeit ohne weitere Voraussetzung gar nicht einzusehen sei. Eine Reduktion des Chromatins sei vielmehr nur dann verständlich, wenn man in dieser Substanz höhere Einheiten anerkenne, deren Zahl durch den Reduktionsprozess herabgesetzt werde.

Eine Reduktion in diesem Sinn — eine Zahlenreduktion — war schon früher von Weismann (1887, 107) und mir (1888, 20), von jedem auf anderer Grundlage postuliert worden. Die Erwägungen, durch welche Weismann zu dieser Forderung gelangte, kann ich am besten mit seinen eigenen Worten klarlegen. Er sagt hierüber in seiner „Amphimixis“ (pag. 18): „Wenn das Keimplasma der lebenden Wesen vor Einführung der geschlechtlichen Fortpflanzung nur die Entwicklungstendenzen des einen Individuums enthalten konnte, so musste sich dies durch die geschlechtliche Fortpflanzung dergestalt ändern, dass nun bei jeder Befruchtung zwei individuell verschiedene Keimplasmen sich im Kern des Eies zusammenordnen; die Zahl dieser individuell verschiedenen Keimplasma-Arten musste aber notwendig mit jeder weiteren Generation sich verdoppeln, und zwar so lange, bis die sich bei der Befruchtung vereinigenden Keim-

plasmen nicht mehr halbierbar waren, ohne ihre Fähigkeit, den ganzen Organismus aus sich hervorgehen zu lassen, aufzugeben, d. h. also, bis sie die Minimalgrenze ihrer Masse erreicht hatten. Von diesem Augenblick an konnte geschlechtliche Fortpflanzung nur dadurch ermöglicht werden, dass entweder die Kernsubstanz an Masse fort und fort um das Doppelte anwuchs, oder — da dies nicht möglich war — dadurch, dass vor jeder Befruchtung das Keimplasma jeder Keimzelle halbiert wurde, nicht blos der Masse nach, sondern vor allem der darin enthaltenen Individualität-Einheiten nach, eben jenen Ahnen-Keimplasmen, oder wie ich sie kurz nannte: Ahnenplasmen.“ — Weismann deduzierte nun weiterhin theoretisch den Vorgang, durch den diese Reduktion der Ahnenplasmen, oder wie er diese hypothetischen Einheiten des Chromatins neuerdings nennt: der „Ide“, zu Stande kommt. Es soll dies auf dem Wege der Kern- und Zellteilung geschehen. Es muss nach Weismann zwei verschiedene Arten von karyokinetischer Teilung geben, die er als Äquations- und Reduktionsteilung unterscheidet. Die gewöhnliche Art der Teilung ist die Äquationsteilung, die dadurch charakterisiert ist, dass sich jedes Id in zwei identische Tochter-Ide spaltet, von denen jedes einer anderen Tochterzelle zugeteilt wird. Auf diese Weise erbt sich die Gesamtzahl der Ide mit allen denselben zukommenden Eigenschaften von einer Zellen-Generation auf die nächste fort. Dieser Äquationsteilung steht nun in der Vorfahren-Reihe einer jeden Ei- und Samenzelle eine Reduktionsteilung gegenüber. Bei dieser spalten sich die Ide nicht, sondern die eine Hälfte derselben geht ungeteilt in die eine, die andere in die andere Tochterzelle über. Dadurch wird in diesen Tochterzellen und in ihren eventuellen durch Äquationsteilung entstehenden Abkömmlingen die Zahl der Ide auf die Hälfte herabgesetzt, jede Ei- und Samenzelle enthält also halb so viel Ide, als die erste Embryonalzelle, von der sie abstammt, und durch die Befruchtung wird dann diese ursprüngliche Zahl wiederhergestellt. Da nun die einzelnen Ide eines Kerns individuell verschieden sind, enthalten die aus der Reduktionsteilung hervorgehenden Tochterkerne Ide von verschiedener Qualität, wodurch die Zellen selbst, also die Ei- bzw. Samenzellen eines und desselben Organismus mit verschiedenen Eigenschaften behaftet werden. Aus dieser Verschiedenheit der Befruchtungszellen aber erklärt sich die Ungleichheit, welche zwischen den Kindern gleicher Eltern stets beobachtet wird.

In seiner ersten Abhandlung über den fraglichen Gegenstand (1887, 107) liess es Weismann für die Spermatogenese unentschieden, an welche Teilung die Reduktion geknüpft sei; dagegen nahm er, gestützt auf die Thatsache, dass parthenogenetische Eier nur einen Richtungskörper bilden

(siehe unten), bei der Ovogenese die Bildung des zweiten Richtungskörpers als Reduktionsleitung in Anspruch, wegegen er im ersten Richtungskörper das von ihm gleichfalls theoretisch postulierte ovogene Kernplasma des Eies ausgestossen werden liess. Ja Weismann glaubte schon damals auf Grund gewisser Angaben von van Beneden (1883) und Carnoy (1886) über die Richtungskörperbildung bei *Ascaris*, dass die Entstehungsweise des zweiten Richtungskörpers in der That gewisse Besonderheiten erkennen liesse, welche diese Teilung zur Reduktionsteilung stempelten.

Eine Modifikation erhielt die Weismann'sche Lehre in dessen neuestem Werk (1891, 135). Hauptsächlich gestützt auf O. Hertwig's Vergleichung der Ei- und Samenbildung bei den Nematoden (1890, 55) nimmt Weismann nunmehr für jede Ei- und Samenzelle zwei Reduktionsteilungen an, und zwar erkennt er dieselben bei der Eibildung in den Teilungen der Ovocyten I. und II. Ordn. (Bildung des I. und II. Richtungskörpers), bei der Samenbildung in den entsprechenden Teilungen der Spermatocyten. Die Notwendigkeit einer zweimaligen Reduktionsteilung ergebe sich aber daraus, dass in den Ovo- bzw. Spermatocyten I. Ordn. die Zahl der Ide zunächst durch Teilung verdoppelt werde. Durch die erste Reduktionsteilung werde sie dann auf die Normalzahl, durch die zweite auf die Hälfte herabgesetzt.

Während diese Ausführungen zum grössten Teil auf theoretischen Erwägungen beruhen und, wie sich unten zeigen wird, den Thatfachen weit vorausseilen, hält sich die von mir (1888, 2090, 22) postulierte Reduktion streng an die sichtbaren Vorgänge. Es ist dies die Reduktion der Zahl der Chromosomen. Wir wissen auf Grund vielfacher Beobachtungen, dass die Zahl der Chromosomen für jeden Organismus konstant ist und dass unter gewöhnlichen Verhältnissen jede Zelle die ihr bei ihrer Entstehung zugeteilte Chromosomenzahl auf ihre beiden Tochterzellen weiter vererbt. Nehmen wir nun z. B. eine erste Embryonalzelle mit vier Chromosomen, wie bei *Ascaris megalocephala*, so müssten, wenn das erwähnte Gesetz ausnahmslose Geltung besässe, die von derselben abstammenden Ei- bzw. Samenzellen gleichfalls vier Chromosomen besitzen. Die aus der Vereinigung zweier solcher Geschlechtszellen entstehende nächste erste Embryonalzelle müsste dann bereits 8 Chromosomen enthalten, und so müsste die Zahl dieser Körperchen mit jeder weiteren Generation immer wieder auf das Doppelte anwachsen. Thatächlich ist dies nicht der Fall; vielmehr enthalten die Ei- und Samenzellen von *Ascaris meg.* nur noch die Hälfte¹⁾, also zwei Chromosomen, so dass bei

¹⁾ Es gilt dies für alle genauer untersuchten Fälle.

der Befruchtung wieder die typische Vierzahl hergestellt wird, die sich auf solche Weise durch ungezählte Generationen konstant erhält. Es findet also in der Ovo- und Spermatogenese in irgend einer Zellengeneration eine Reduktion der Chromosomenzahl auf die Hälfte statt, und diese Reduktion ist, wie ich schon früher betont habe, nicht etwa nur ein theoretisches Postulat, sondern eine Thatsache.

Es muss demnach auch einen besonderen Vorgang geben, durch welchen die in Rede stehende Reduktion bewirkt wird. Die Notwendigkeit dieses spezifischen Vorganges hat keineswegs die Hypothese von der Individualität der Chromosomen oder irgend eine andere Annahme zur Voraussetzung; vielmehr genügen vollkommen die oben erwähnten Thatsachen über die Konstanz der Chromosomenzahl, um jene Forderung zu begründen. Denn wenn der gewöhnliche Kreislauf des Chromatins von einer Zellengeneration zur nächsten darin besteht, dass bei jeder Teilung eine bestimmte Zahl von Chromosomen auftritt, dass jede Tochterzelle von jedem dieser Körperchen die eine Hälfte erhält, dass diese Tochterchromosomen sich in ein Gerüst umwandeln und dass schliesslich bei der nächsten Teilung aus diesem Gerüst genau die gleiche Zahl von Chromosomen hervorgehen, als in die Bildung desselben eingegangen sind, so mögen die Einrichtungen, welche diese Zahlenkonstanz durch den Gerüstzustand hindurch gewährleisten, sein, welche sie wollen: sobald einmal eine Zelle auftritt, die plötzlich nur halb so viel Chromosomen aufweist, als die vorhergehende Generation, so muss sich in dem soeben skizzierten Kreislauf irgend etwas anderes verhalten haben, also sonst, es muss, mit anderen Worten, ein spezifischer Reduktionsprozess existieren. Aufgabe der Forschung ist es also, den Punkt aufzusuchen, an welchem die reduzierte Zahl zum erstenmal nachweisbar ist, und, wenn möglich die Vorgänge zu eruieren, durch welche die Herabsetzung der Chromosomenzahl auf die Hälfte bewirkt wird. Bei der Bedeutung, welche wir den Chromosomen zuerkennen, muss die Art des Reduktionsprozesses für unsere Einsicht in das Vererbungsproblem von höchster Wichtigkeit sein.

Es ist zu bemerken, dass, als Weismann das Postulat seiner Identifikationsteilung zum erstenmal auseinandersetzte, er diesen Prozess in einer Weise versinnlichte, dass durch denselben, wenn er in der Natur wirklich realisiert ist, zugleich die Reduktion der Chromosomenzahl bewirkt wird. Da es nämlich damals, hauptsächlich auf Grund der irrtümlichen Angaben Carnoy's (28) über die Bildung der Richtungkörper bei *Ascaris*, den Anschein hatte, als seien die Chromosomen, welche bei diesen Teilungen nach den beiden Polen auseinanderrücken, vorher nicht verbunden gewesen, sondern als wanderten Stücke, die von Anfang an selbst-

ständig waren, gegen die Pole, sah Weismann hierin die Erscheinungen der Reduktionsteilung und stellte die sichtbaren Unterschiede zwischen Äquations- und Reduktionsteilung folgendermassen dar: gehen bei der Äquationsteilung z. B. acht Chromosomen aus dem Gerüst hervor, so werden diese halbiert und jede Tochterzelle erhält wieder acht Chromosomen; bei der Reduktionsteilung dagegen spalten sich die Chromosomen nicht, sondern die eine Hälfte geht zum einen, die andere zum andern Pol. So erhält also jede Tochterzelle nur vier Chromosomen und damit auch nur die Hälfte der Ide. Auch neuerdings nimmt Weismann die von verschiedenen Autoren beschriebenen, im Folgenden zu betrachtenden Reduktionsvorgänge der Chromosomenzahl für seine Iden-Reduktion in Anspruch. Würde er diesen hypothetischen Prozess stets an jenen thatsächlichen knüpfen, so wäre es nicht notwendig, die beiden Arten von Reduktion: Iden- und Chromosomen-Reduktion, auseinander zu halten. Allein Weismann erklärt, dass die Reduktionsteilung der Ide auch in anderer Weise von statten gehen könne, dass sie auch unter ganz den gleichen Vorgängen, wie die Äquationsteilung, unter den Erscheinungen der Längsspaltung, durch welche ja Konstanz der Chromosomenzahl verbürgt wird, verborgen sein könne. Überdies postuliert er in seiner Iden-Theorie für die Reduktion durchaus eine Kernteilung (Reduktionsteilung), während für die Reduktion der Chromosomenzahl a priori sehr verschiedene Modi denkbar sind und es vorderhand noch sehr fraglich erscheint, ob dieselbe durch einen Teilungsakt bewirkt wird. Wenn also von Chromatin-Reduktion gesprochen wird, so muss nicht allein Massen- und Zahlenreduktion auseinander gehalten werden, sondern es ist auch für die letztere wieder zu unterscheiden zwischen der rein hypothetischen Iden-Reduktion und der thatsächlichen Reduktion der Chromosomenzahl. Die Beobachtung hat es direkt nur mit der letzteren zu thun, und es soll nunmehr im Folgenden untersucht werden, wie weit unsere Einsicht in diese Verhältnisse gegenwärtig reicht.

Auf Grund vergleichender Untersuchungen an zahlreichen Eiern aus den verschiedensten Tiergruppen konnte ich zuerst das Gesetz formulieren (1890, 22), dass zur Zeit, wo sich die erste Richtungsspindel bildet, wo sich also, mit anderen Worten, die Ovocyten I. Ordnung zur Teilung anschicken, stets schon die reduzierte Zahl von Chromosomen oder, wie wir aus alsbald einleuchtenden Gründen indifferent sagen wollen, von einander isolierter Chromatinportionen vorhanden ist. Diese Chromatinkörperchen unterscheiden sich in einzelnen Fällen (Echinus, Pterotrachea) durchaus nicht von den Chromosomen irgend eines anderen zur Teilung schreitenden Kerns: es sind homogen erscheinende Fadenstücke oder Körner, die sich

in der ersten Richtungsspindel regulärer Weise halbieren, worauf die in der Ovocyte II. Ordnung verbleibenden Tochterchromosomen in der zweiten Spindel abermals in zwei Hälften, eine für den zweiten Richtungskörper, eine für das Ei gespalten werden. So geht also durch zwei vollkommen typische Teilungen, an denen nur das Ausfallen des Ruhezustandes eine Besonderheit vorstellt, die reduzierte Zahl vom Keimbläschen auf den Eikern über. In anderen Fällen zeigen sich die Chromosomen des Keimbläschens, wenn dieses sich auflöst, schon aus zwei Hälften zusammengesetzt (*Ascaris lumbricoides*), welche sich in der ersten Spindel voneinander lösen, um auf die Ovocyte II. Ordnung und den I. Richtungskörper verteilt zu werden. Die der ersteren erfahren dann in regulärer Weise eine zweite Teilung. Endlich gibt es Fälle, als deren Typus *Ascaris megalocephala* dienen kann, wo die in der reduzierten Zahl vorliegenden Chromatinportionen des Keimbläschens bereits aus vier zu einem vierseitigen Prisma vereinigten parallelen Stücken bestehen, die übrigens nicht nur durch eine achromatische Kittmasse, sondern auch durch chromatische Brücken untereinander verbunden sind. Der Verlauf der beiden Teilungen ist, wie ich (1887, 17) im Gegensatz zu van Beneden, Carnoy, van Gehuchten u. a. nachweisen konnte, auch hier ein regulärer; jede vierteilige Chromatinportion wird bei der ersten Teilung in zwei zweiteilige Elemente gespalten, je eines für den I. Richtungskörper, eines für die Ovocyte II. Ordnung; die zweiteiligen Elemente der letzteren geben dann ihre eine Hälfte — ein einfaches Stäbchen — dem II. Richtungskörper ab, während die andere dem Ei zugeteilt wird. Ich beurteilte die letzteren Fälle nach den ersteren und deutete dieselben so, dass die vierteiligen Stücke durch zweimalige unvollständige Spaltung aus einfachen Chromosomen entstanden wären, dass, mit anderen Worten, in jedem dieser Chromosomen nicht nur die für die beiden Tochterzellen, sondern schon die für die Enkelzellen bestimmten Chromosomen vorbereitet seien. Überdies konnte ich bei einem anderen Wurm (*Sagitta*), bei dem die Bildung der Richtungskörper genau so, wie bei *Ascaris meg.* verläuft, im intakten Keimbläschen die bereits reduzierte Zahl von Chromosomen in einem Zustand nachweisen, wo diese Körperchen einen vollkommen einheitlichen Eindruck machen.

Musste ich daraus den Schluss ziehen, dass die Reduktion der Chromosomenzahl allgemein vor der Bildung der Richtungskörper, also spätestens in der Ovocyte I. Ordnung, zu Stande kommt, so konnte ich andererseits, wenigstens für *Ascaris meg.*, zeigen, dass dieselbe auch nicht früher erfolgt. Denn in den Teilungen der Ovogonien bis zur letzten konnte ich stets die noch nicht reduzierte Zahl von Chromo-

somen nachweisen¹⁾. Zu den gleichen Ergebnissen gelangte ich bei der Untersuchung der Spermatogenese von *Ascaris* und formulierte daraufhin den Satz: Die Reduktion der Chromosomenzahl erfolgt in den Ovo-, bzw. Spermatogonien I. Ordnung. Wie dieselbe aber hier zu Stande kommt, darüber schienen mir zwar Vermutungen möglich zu sein, irgend etwas Sicheres aber darüber auszusagen, dies schienen mir die bis dahin bekannten Thatsachen nicht zu gestatten.

Die Untersuchungen, die seither über diese Frage veröffentlicht worden sind, haben fast sämtliche hinsichtlich des Thatsächlichen meine Angaben bestätigt, wenn auch die Deutung der Befunde von der meinigen mehr oder weniger abweicht. Zu besonderer Befriedigung gereichte mich vor allem die schon öfters zitierte ausgezeichnete Abhandlung von O. Hertwig (1890, 55). Dieser Forscher bestätigte für die Spermatogenese des Pferdespulwurms bis in's kleinste alle Angaben, welche ich über die viel umstrittene Ovogenese dieses Wurmes gemacht hatte. Er gelangte, wie ich, zu dem Resultat, dass in den Spermatogonien und Ovogonien diejenige Zahl von Chromosomen besteht, die in der ersten Embryonalzelle vorhanden war, und dass eine Reduktion der Chromosomen, wie van Beneden und Julin, bzw. Lameere wollten, hier nicht stattfindet, dass also in dem Kern der Spermatocyten, bzw. Ovocyten I. Ordn. die noch nicht reduzierte Chromosomenzahl eingeht. Er bestätigt ferner für die Teilungen der Spermatocyten genau das, was ich selbst im Gegensatz zu van Beneden und Carnoy für die Teilungen der Ovocyten (Richtungskörperbildung) angegeben hatte, und kommt schliesslich zu dem Resultat, dass sich Ei- und Spermaabildung bei den Spulwürmern bis in's kleinste Detail entsprechen, ein Ergebnis, welches ich kurz vorher mit denselben Worten formuliert hatte. O. Hertwig hat aber überdies gewissen Vorgängen seine besondere Aufmerksamkeit gewidmet, die ich selbst nur kurz berührt hatte, nämlich der Art und Weise, wie sich die chromatische Substanz der Spermatocyten I. Ordnung für die Teilung vorbereitet. Nach dem, was oben über den Zeitpunkt der Reduktion gesagt worden ist, ist es klar, dass diese Verhältnisse der minutiösesten Untersuchung wert sind. Ich selbst hatte (für die Ovocyten) angegeben, dass das Chromatin zu zwei Gruppen²⁾ von je vier verbundenen Chromatin-

¹⁾ Kurz darauf hat Lameere (1890, 70) angegeben, dass bei den Teilungen der Ovogonien von *Ascaris* successive die Hälfte der Chromosomen ausgestossen werde und dass dadurch die Reduktion zu Stande käme, ganz entsprechend dem Vorgang, den van Beneden und Julin (1884, 6) für die Spermatogenese von *Ascaris* beschrieben hatten. Ich muss jedoch dem gegenüber meine Angabe aufrecht erhalten.

²⁾ Ich beziehe mich hier und im Folgenden immer auf diejenige Varietät von *Ascaris* meg., welche in der ersten Embryonalzelle vier Chromosomen aufweist.

stäbchen angeordnet sei, und ich nahm jede solche Gruppe als ein chromatisches Element (Chromosoma) in Anspruch, indem mir die allerdings sehr schwer zu analysierenden, vorhergehenden Stadien den Eindruck machten, dass jede Gruppe durch unvollständige Vierteilung (zweimalige Längsspaltung) eines Chromatinstückes entstanden sei. O. Hertwig hat nun gerade die fraglichen Stadien einer höchst sorgfältigen Untersuchung unterworfen und dieselben bis sehr weit zurück analysiert. Es ergab sich aber hierbei, dass über den eigentlichen Kernpunkt: wie nämlich die beiden vierteiligen Chromatingruppen entstehen, etwas Sicheres nicht zu ermitteln war. Denn wo überhaupt etwas Deutliches zu sehen war, da fand O. Hertwig zwei Gruppen von je vier verbundenen Fadenstücken, die zwar von der späteren Form noch wesentlich abweichen, aber doch schon im Prinzip das Endresultat darstellen und über deren Ausbildung kein Aufschluss zu erlangen war. O. Hertwig lässt es daher dahingestellt sein, wie die beiden vierteiligen Elemente entstehen, spricht sich aber an verschiedenen Stellen seines Werkes dahin aus, dass nach seiner Meinung jede Gruppe durch doppelte Längsspaltung eines Fadenstückes entstanden sei, d. h. er steht vollkommen auf dem von mir vertretenen Standpunkt. Es ist deshalb auch nur ein scheinbarer Gegensatz, wenn O. Hertwig meiner Ausdrucksweise: dass zwei vierteilige Elemente vorlägen, entgegentritt und behauptet, es seien deren acht. Und es wäre kein Grund, auf diese Differenz näher einzugehen, wenn nicht zum Teil durch O. Hertwig's Ausdrucksweise der Anschein erweckt worden wäre (Weismann, 1891, 135), als werde durch seine Befunde die Reduktion der Chromosomenzahl erklärt. Es scheint hier ein Missverständnis vorzuliegen, das ich im Folgenden aufzuklären versuchen will.

Wenn sich eine Zelle zur Teilung anschickt, so spaltet sich regulärer Weise jedes Chromosoma — wir wollen deren vier annehmen — in zwei Hälften, von denen durch den Mechanismus der Karyokinese jede einer andern der beiden zu bildenden Tochterzellen zugeteilt wird. So erbt sich also auf jede Tochterzelle die typische Zahl von vier Chromosomen fort. Wir nennen die aus dem ruhenden Kern hervorgehenden vier Chromosomen Mutterelemente, ihre Teilprodukte Tochterelemente. Wann sich die Spaltung der Chromosomen einleitet, ist sehr verschieden; sie scheint in manchen Fällen erst aufzutreten, wenn die Mutterelemente schon zur Äquatorialplatte der karyokinetischen Figur angeordnet sind, in anderen Fällen zeigt sie sich schon viel früher im noch völlig intakten Kernbläschen. Von dem Moment an, wo die Spaltung sichtbar ist, spreche ich von vier zweiteiligen Chromosomen oder ich sage: in jedem Mutterelement sind die beiden Tochterelemente vorbereitet. Als selbständige

Elemente zähle ich die letzteren erst dann, wenn sie, vollkommen von einander getrennt, auf ihre Tochterzellen verteilt sind. O. Hertwig müsste, sobald an den vier Mutterelementen die Längsspaltung sichtbar wird, sagen: der Mutterkern enthält nun nicht mehr vier, sondern acht Chromosomen, die bei der Teilung in zwei Gruppen von je vierein, jede für eine Tochterzelle, gesondert werden. Im Grunde ist dies nur ein Streit um Worte; ich möchte aber doch glauben, dass meine Art, das Verhältnis auszudrücken, den Vorzug verdient. Denn wenn ich von vier zweiteiligen Chromosomen spreche, so drücke ich damit aus, dass dieselben aus vier einfachen entstanden sind, ich drücke zugleich aus, dass von den vier Chromosomen der Tochterzelle jedes auf eines der vier Chromosomen der Mutterzelle zurückzuführen ist. Von acht Chromosomen im Mutterkern würde ich dagegen dann sprechen, wenn sich die zusammengehörigen Schwisterelemente schon vor Ausbildung der karyokinetischen Figur so vollkommen von einander lösen würden, dass sie von einander ebenso unabhängig wäre, wie von allen übrigen.

Das gleiche Prinzip der Bezeichnung wandte ich nun auch für die Ovocyten von *Ascaris meg. an.* Indem ich jede der beiden aus vier Stäbchen bestehenden Gruppen als ein Element in Anspruch nahm, verkannte ich ja keineswegs, dass die hier als Teilstücke bezeichneten acht Stäbchen schliesslich in den Enkelzellen den Wert je eines Chromosoma erhalten; vielmehr drückt die Bezeichnung der Gruppe als ein Element nur aus, dass ich dieselbe als aus einem einzigen Stück hervorgegangen ansehen zu müssen glaubte. Wie erwähnt, nimmt O. Hertwig diesen Modus der Entstehung gleichfalls als den wahrscheinlichsten an und sagt hierüber (pag. 70), dass die acht Chromosomen „durch doppelte Längsspaltung von nur zwei Fäden“ gebildet worden zu sein scheinen. Das „zwei“, das in diesem Satz vorkommt, ist das nämliche „zwei“, welches meine Auffassung kennzeichnet, womit ich gezeigt zu haben glaube, dass hier durchaus kein Gegensatz in unseren Meinungen besteht.

Es ergibt sich aber hieraus zugleich, dass O. Hertwig's Untersuchungen so wenig wie die meinigen im Stande sind, uns über die Art, wie die Reduktion der Chromosomen-Zahl zu Stande kommt, Aufschluss zu geben. So genau dieser Forscher auch die fraglichen Stadien untersuchte, die Verhältnisse sind eben, wenigstens bei *Ascaris*, derartige, dass eine Entscheidung unmöglich ist. Die Beobachtung muss an jenem Punkt Halt machen, den ich in meiner letzten Arbeit als den kritischen bezeichnet habe: am Kern der Ovo- bzw. Spermatocyte I. Ordn. Dieser Kern nimmt bei seiner Entstehung die noch nicht reduzierte Zahl von vier Chromosomen in sich auf; aus ihm scheinen bei der Vorbereitung

zur nächsten Teilung zwei Chromosomen hervorzugehen. Dass also dann später die Ei- und Samenzellen die reduzierte Chromosomenzahl (zwei) aufweisen, diese Thatsache verlangt durchaus keinen spezifischen Reduktionsprozess mehr, sondern sie erklärt sich einfach daraus, dass die fraglichen Zellen die reduzierte Zahl schon von ihren Grossmutterzellen auf dem gewöhnlichen Weg zweier regulärer karyokinetischer Teilungen erwerben¹⁾. Kurz gesagt: nicht die Zweizahl in den Ei- und Samenzellen bedarf der Erklärung, sondern die Zweizahl in den Ovo- und Spermatocyten I. Ordn.

Wenn demnach Weismann sagt (1891 135, pag. 20), dass durch O. Hertwig's Darstellung nicht nur die Reduktionsteilung in den männlichen Keimzellen nachgewiesen, sondern zugleich gezeigt werde, dass dieselbe gerade in der Weise verläuft, wie er (Weismann) es als möglich vorausgesehen habe, so ist diese Behauptung — wie die gleiche für die Ovogenese — einstweilen ganz ungerechtfertigt; und wenn die Abbildungen, die Weismann von der Ovo- und Spermatogenese von *Ascaris meg.* giebt, so aussehen, als bewiesen sie wirklich die von ihm postulierten zwei Reduktionsteilungen, so rührt dies nur daher, dass die Zeichnungen gerade in dem Punkt schematisiert sind, auf den es eigentlich ankommt. Sollte Weismann mit seiner oben reproduzierten Auffassung Recht haben, so müsste gezeigt sein, dass 1. aus dem ruhenden Kern der Spermato- bzw. Ovocyten I. Ordn. vier Chromosomen hervorgehen, dass 2. jedes von diesen durch einmalige Längsspaltung in zwei Stücke zerfällt, dass 3. die zusammengehörigen Spalthälften sich vollkommen von einander lösen und dass 4. die auf solche Weise entstandenen acht unabhängigen Stücke sich je nach Zufall zu zwei Gruppen von je vierein vereinigen. Wie oben dargestellt worden ist, sind wir von einem solchen Nachweis weit entfernt, ja es muss sogar nach den bis jetzt vorliegenden Thatsachen als unwahrscheinlich bezeichnet werden, dass Vorgänge, wie sie die Weismann'schen Ausführungen zur Voraussetzung haben, in dieser Weise wirklich bestehen. Und so scheint mir zwar der Grundgedanke, den dieser hochverdiente Forscher in seiner „Amphimixis“ durchführt, ein sehr glücklicher zu sein, und ich möchte speziell seiner Anschauung, dass durch die Chromosomen-Reduktion — dieselbe mag zu Stande kommen, wie sie will — die Verschiedenheiten der Kinder gleicher Eltern bewirkt wird, auch meinerseits die grösste Wahrscheinlichkeit zuerkennen. Dagegen scheint mir die

¹⁾ Das Ausfallen des Ruhestadiums zwischen den beiden Teilungen kann, wie schon oben bemerkt, an der Chromosomen-Zahl nichts ändern, dasselbe verbürgt im Gegenteil für die Dauer des Bestehens der fraglichen Zellgeneration Constanz der Chromosomenzahl.

Detailausführung der Weismann'schen Theorie einstweilen in der Luft zu schweben.

Denn auch die neuesten Untersuchungen, welche über die Chromatinreduktion vorliegen: die Arbeiten von Häcker (1890, 43, 1891, 121), Henking (1890, 45, 1891, 122) und vom Rath (1891, 122), sprechen nicht dafür, dass die Reduktion in der von Weismann postulierten Weise vor sich geht. Betrachten wir zunächst die Ergebnisse vom Rath's, so schliessen sich dieselben aufs engste an die von mir und O. Hertwig für *Ascaris meg.* festgestellten Verhältnisse an. vom Rath untersuchte die Samenbildung bei der Maulwurfsgrille (*Gryllotalpa vulgaris*) und fand bei den Teilungen der Spermatogonien stets zwölf Chromosomen. In den Spermatocyten I. Ordnung dagegen treten bei der Vorbereitung zur Teilung sechs grobe mit Höckern versehene Chromatinringe auf, die sich bei stärkster Vergrößerung als aus vier sternchenförmigen Unterabteilungen zusammengesetzt erweisen. Bei der ersten Teilung wird nun jede der sechs vierteiligen Chromatinportionen regulärer Weise in 2 zweiteilige gespalten, deren jede Tochterzelle (Spermatocyte II. Ordnung) demnach 6 erhält; bei der nächsten Teilung werden diese zweiteiligen Stücke abermals halbiert und so erhält jede Samenzelle 6 Elemente. vom Rath bezeichnet die beiden Teilungen als Reduktionsteilungen und sagt, indem er jede Unterabteilung der 6 Ringe von Anfang an als ein Chromosoma rechnet, ganz im Sinne Weismann's: „das Eigenartige der Vorgänge liegt darin, dass beim Beginn der vorletzten Teilung die Zahl der Chromosomen das doppelte der typischen Zahl beträgt, dass ferner bei der vorletzten Teilung die verdoppelte Zahl auf die gewöhnliche Zahl reduziert und bei der letzten Teilung die gewöhnliche Zahl auf die Hälfte herabgesetzt wird.“ — Diese Darstellung ist jedoch ebenso unzulässig, wie die Weismann'sche Interpretation der Hertwigschen Befunde. Die reduzierte Zahl sechs wird nicht erst in den Samenzellen erreicht, wie es vom Rath darstellt, sondern sie findet sich ja nach seiner eigenen Beschreibung schon in den Spermatocyten I. Ordnung. Hier liegt das Rätsel. Warum kommen hier nicht, wie aus jedem anderen Kern, der bei seiner Entstehung zwölf Chromosomen erhalten hat, wieder zwölf solche Körperchen hervor, sondern sechs Ringe? Wie entstehen diese? In welchem Verhältnis stehen sie zu den zwölf Chromosomen, die den Kern gebildet haben? Hier muss der Vorgang verborgen sein, der die Reduktion bewirkt; die beiden Teilungen dagegen unterscheiden sich in keinem spezifischen Punkt von gewöhnlichen karyokinetischen Teilungen.

Was dann die Angaben Häcker's (1890, 43, 1891, 121) anlangt, so hat dieser in seiner ersten Mitteilung die Bildung der Richtungskörper bei *Cyclops* so beschrieben, dass die erste Teilung eine Reduktionsteilung

ganz nach dem Weismann'schen Schema vorstellen würde. Von acht vollständig voneinander unabhängigen Doppelstäbchen sollten vier in den ersten Richtungskörper gelangen, vier in die Ovocyte II. Ordnung. Damit wäre die Reduktion vollzogen und nun folge noch eine gewöhnliche Äquationsteilung. In seiner neuesten Arbeit dagegen vertritt Häcker für das gleiche Objekt einen anderen Standpunkt; er kommt zu dem Resultat, dass beide Teilungen als Reduktionsteilungen anzusehen sind. Ich vermag jedoch die neue Darstellung Häcker's mit seiner früheren und besonders mit den in der letzteren gegebenen Abbildungen einstweilen nicht zusammenzureimen und sehe mich deshalb nicht in der Lage, mir über seine Angaben ein Urteil zu bilden. Hoffentlich wird die in Aussicht stehende ausführliche Arbeit bald genauere Aufklärung bringen.

Endlich bleiben uns noch die schönen Untersuchungen Henking's (1890, 45, 1891, 122) zu betrachten übrig. Henking ist bis jetzt der einzige Forscher, der einen Vorgang beschrieben hat, welcher geeignet ist, die Reduktion der Chromosomenzahl zu erklären. Er studierte die Samenbildung bei der Feuerwanze. Bei den Teilungen der Spermatogonien konstatierte er 24 Chromosomen; diese Zahl geht in die Bildung der Spermatocyten I. Ordnung ein. Der Kern dieser Zellen erinnert, wenn er in den Ruhezustand gelangt ist, an das Keimbläschen der Ovocyten und die Übereinstimmung wird noch dadurch erhöht, dass in der Zellsubstanz dotterartige Massen zur Ausbildung kommen. Nun folgt, bei der Vorbereitung zur Teilung, das wichtige Stadium, auf welchem nach Henking der Grund für die Reduktion gelegt wird. Betrachten wir zunächst das Endresultat, so entspricht dasselbe bekannten Verhältnissen. Henking findet nämlich in den karyokinetischen Figuren der Spermatocyten I. Ordn. 12 Doppelchromosomen, welche ganz so aussehen, als seien sie aus 12 einfachen durch unvollständige Teilung hervorgegangen. Allein Henking glaubt an den sich zur Teilung vorbereitenden Kernen mit Sicherheit nachweisen zu können, dass dem nicht so ist, dass vielmehr ursprünglich 24 Chromosomen vorhanden sind, die sich paarweise an einander legen und mit einander verkleben. Indem nun bei der in ganz typischer Weise verlaufenden karyokinetischen Teilung die zu einem Paar vereinigten Chromosomen sich wieder von einander lösen und nach entgegengesetzten Polen auseinanderrücken, erhält jede Tochterzelle (Spermatocyte II. Ordn.) 12 Chromosomen, d. i. die reduzierte Zahl, zugeteilt. Die Reduktion wird also nach Henking durch die paarweise Verklebung der Chromosomen eingeleitet und durch den Kernteilungsakt zu Vollzug gebracht; der Prozess verläuft, wenn auch nicht ganz, so doch in der Hauptsache so, wie es Weismann ursprünglich (1887, 107) annahm, die

Teilung der Spermatocyten I. Ordn. kann als Reduktionsteilung bezeichnet werden.

Es würde an dieser Stelle zu weit führen, die Bilder, die Henking als Illustration des von ihm beschriebenen Verlaufes giebt, eingehender zu diskutieren; ich muss mich auf eine Besprechung des Wesentlichsten beschränken. Betrachtet man von den Abbildungen der zur Teilung sich vorbereitenden Kerne nur Fig. 23a und 25, so scheinen diese in der That Henking's Auffassung unzweideutig zu beweisen. Denn in diesen Figuren beträgt die Zahl der deutlich von einander isolierten Chromatinkörper ohne Zweifel mehr als zwölf. Die Annahme, dass die zwölf Doppelchromosomen, welche bei der Teilung der Spermatocyten I. Ordnung vorliegen, in der typischen Weise aus zwölf einfachen, durch Spaltung hervorgegangen seien, ist danach hinfällig. Sie können nur durch paarweise Verschmelzung von ursprünglich vierundzwanzig Elementen entstanden sein. — Vergleicht man jedoch mit den erwähnten Figuren einige andere, die gleichfalls als Vorbereitungsstadien für die Teilung der Spermatocyten I. Ordnung, und zwar nach Henking selbst als besonders frühe anzusehen sind (Fig. 18 und 19), so versteht man nicht, wie die einen aus den anderen hervorgehen sollen. Denn in Fig. 19 sind zwölf Chromatinringe zu sehen, ganz entsprechend den Ringen, die vom Rath (s. o.) bei *Grylotalpa* und schon vor längerer Zeit Flemming (1887 35) in den Spermatocyten von *Salamandra* nachgewiesen hat. Ich selbst konnte solche Ringe bei der Spermatogenese des Flusskrebse beobachten und kam hier zu dem gleichen Resultat, wie Flemming bei *Salamandra*, dass nämlich jeder Ring auf Längsspaltung eines fadenförmigen Chromosoma zurückzuführen ist, in der Weise, dass die Enden der Schwesterfäden in Zusammenhang bleiben, während die mittleren Abschnitte auseinanderweichen. Nimmt nun Henking im Gegensatz hierzu an, dass bei der Feuerwanze die zwölf Ringe durch die von ihm beschriebene paarweise Vereinigung von vierundzwanzig Chromosomen entstehen? Oder sollen umgekehrt die zwölf Ringe, deren Entstehung dann unaufgeklärt bliebe, in je zwei Stücke zerfallen, worauf die so gebildeten vierundzwanzig Stücke erst wieder paarweise zusammenträten? Ich vermag aus Henking's Darstellung nicht zu ersehen, wie er sich den Verlauf vorstellt; weder die eine noch die andere Möglichkeit ist aus der Serie der von ihm gegebenen Bilder mit Sicherheit abzuleiten. Sollte die letztere verwirklicht sein, so bliebe der Reduktionsprozess unaufgeklärt, da ja schon die zwölf Ringe die reduzierte Zahl repräsentieren; es käme nur noch ein weiterer rätselhafter Prozess hinzu. Nimmt man aber an, dass aus dem ruhenden Kern direkt vierundzwanzig Chromosomen hervorgehen, die sich dann paarweise

verbinden und Ringe liefern, und dass sich diese Ringe dann in die Doppelchromosomen der karyokinetischen Figur umwandeln, so bleibt es doch immer noch zweifelhaft, ob wir die Reduktion als durch die folgende Teilung bewirkt ansehen dürfen, ob wir von einer Reduktionsteilung sprechen können. Denn die Ringe sehen so einheitlich aus, dass es fast näher liegt, anzunehmen, die beiden Chromatinstücke, aus denen sich der Ring konstituiert, träten in innigere Beziehungen zu einander, und formierten eine Einheit, die sich erst sekundär wieder in zwei Hälften für die zu bildenden Tochterzellen spalte. Dann käme die Reduktion nicht durch Teilung, d. h. durch einfache Verteilung der vierundzwanzig Chromosomen zu je zwölf und zwölf auf die beiden Tochterzellen, zu Stande, sondern durch einen Vorgang, den man als Kopulation oder Konjugation¹⁾ bezeichnen könnte: durch paarweise Verschmelzung je zweier Chromosomen zu einem einzigen.

Endlich halte ich es nicht für vollkommen ausgeschlossen, dass gerade diejenigen Bilder Henking's, auf welche er die paarweise Vereinigung der Chromosomen gründet, Abnormitäten vorstellen könnten, welche vielleicht mit einem von ihm beschriebenen abnormen Fall (Fig. 30a) in Zusammenhang zu bringen wären. —

Durch die vorstehenden Erörterungen glaube ich gezeigt zu haben, dass zwar gewisse Vorgänge beschrieben worden sind, die vielleicht mit der Chromosomenreduktion in Zusammenhang stehen, dass uns aber eine wirkliche Einsicht in diesen Vorgang bis jetzt fehlt. Es bleibt weiteren Forschungen vorbehalten, dieses Dunkel aufzuhellen.

Nachdem wir im Bisherigen ausschliesslich diejenigen Eigentümlichkeiten der Ovo- und Spermatogenese in's Auge gefasst haben, welche dem männlichen und weiblichen Geschlecht gemeinsam zukommen, erübrigt nun noch, die für die Eibildung einerseits, für die Samenbildung andererseits spezifischen Erscheinungen einer kurzen Betrachtung zu unterziehen, diejenigen also, welche auf die geschlechtliche Differenzierung der Fortpflanzungszellen in Eizellen und Samenzellen abzielen. Einen Unterschied haben wir schon darin kennen gelernt, dass die Zahl der aufeinanderfolgenden Spermatogonien-Generationen im Allgemeinen ausserordentlich viel grösser ist, als die der Ovogonien-Generationen, eine Differenz, welche den gewaltigen Überschuss der Spermatozoën über die Eier bewirkt. Ein auffallenderer Unterschied der männlichen und

¹⁾ Zu einer ähnlichen Auffassung ist auch Herr Prof. Rückert, wie er mir gesprächsweise mitteilte, bei seinen Untersuchungen über die Oogenese bei Selachiern gelangt.

weiblichen Zellen selbst tritt dagegen erst in der Generation der Ovo- und Spermatocyten I. Ordnung auf. Zwar konnte oben auch für diese in manchen Fällen noch eine gewisse Übereinstimmung hervorgehoben werden, indem die Spermatocyten eine im Vergleich zu ihren kleinen Enkelzellen, den Spermatozoën, recht beträchtliche Grösse und manchmal selbst eine Art von Dotterkörpern aufweisen. Allein verglichen mit den ihnen gleichwertigen Ovocyten sind sie doch immerhin kleine Zellen. Denn die letzteren wachsen ja zu Dimensionen heran, welche für die allgemeinen Grössenverhältnisse der Zellen in allen Fällen als ausserordentlich, vielfach sogar als kolossal bezeichnet werden müssen. — Es ist nicht uninteressant, sich klar zu machen, dass die Bereitung und Aufspeicherung des gesamten, für das Ei bestimmten Dottermaterials in der Grossmutterzelle des Eies, in der Ovocyte I. Ordnung geschieht, von wo es infolge des rudimentären Zustandes dreier der sich ableitenden Enkelzellen (Richtungskörper) nur in das einzig übriggebliebene funktionierende Ei übergeleitet wird. Auch dass das Spermatozoon in vielen Fällen schon in die Ovocyte I. Ordnung eindringt und nun die beiden noch ausstehenden Teilungen abwartet, bis es in Aktion tritt, ist eine merkwürdige Erscheinung.

Mit dem oft so gewaltigen Wachstum der Ovocyte I. Ordn. geht eine entsprechende Vergrösserung ihres Kerns parallel, der demnach in sehr grossen Ovocyten gleichfalls eine excessive Grösse erlangt und aus diesem Grund als der einzige von allen Zellkernen seit langer Zeit einen besonderen Namen: „Keimbläschen“ erhalten hat. Wenn man es nach den Beziehungen, die wir zwischen Kern und Protoplasma annehmen müssen, begreiflich findet, dass der Kern der Ovocyte dem Zellkörper proportional heranwächst, so muss es umso auffallender erscheinen, dass der Eikern, der doch einer ebenso grossen Zelle angehört und desgleichen der erste Furchungskern, in den grössten wie in den kleinsten Eiern die Dimensionen gewöhnlicher Zellkerne nicht überschreiten. Es wird nämlich schon vor der Teilung der Ovocyte I. Ordn., je grösser ihr Kern, das Keimbläschen ist, ein umso grösserer Teil desselben, speziell seines Chromatins¹⁾ rückgebildet, sodass schon die Richtungsspindeln die Dimensionen gewöhnlicher Teilungsfiguren nicht übertreffen. Es scheint mir nun, dass dies so zu erklären sein dürfte, dass der Eikern und der nach

¹⁾ Wie ich schon für Sagitta aus meinen Beobachtungen (1890, 22) schliessen musste, geht jedes der sehr grossen Chromosomen des Keimbläschens durch Substanzverlust in eines der normalmässigen Chromosomen der I. Richtungsspindel über. Herr Prof. Rückert konnte nun, wie er mir mitteilt, diesen Prozess bei Haifischen, wo es sich um noch viel gewaltigere Grössendifferenzen handelt, genau verfolgen.

erfolgter Befruchtung hergestellte erste Furchungskern gar keinen formativen Einfluss auf das Protoplasma auszuüben haben. Das gesamte zur Entwicklung, wenigstens zur ersten Entwicklung, notwendige Material ist vorhanden; nun handelt es sich zunächst um nichts anderes, als die erste Embryonalzelle in eine Anzahl gesetzmässig angeordneter Zellen zu zerfallen. Dieser Vorgang, der Furchungsprozess, scheint aber durch die Anordnung des Eimaterials allein vollkommen bestimmt zu sein, eine Direktion desselben von Seiten der Kerne — deren Entbehrlichkeit übrigens damit keineswegs behauptet werden soll — findet allem Anschein nach nicht statt¹⁾. Erst wenn eine aktive Spezialisierung der Furchungszellen beginnt, müssen wir wieder engere Beziehungen zwischen Kern und Protoplasma voraussetzen; zu dieser Zeit aber sind die Furchungszellen schon so klein, dass die ihnen zugehörigen Kerne nun zur Menge des Protoplasmas in keinem Missverhältnis mehr stehen.

Eine weitere Eigentümlichkeit der Ovogenese, die hier erwähnt werden muss, betrifft das Verhalten der Centrosomen. Ich erinnere zunächst an das, was oben über die Beteiligung des Ei-Centrosoma bei der Befruchtung gesagt worden ist. Wir haben dieses Centralkörperchen, auf Grund der Untersuchungen von R. Hertwig und Fol, als ein neben dem Eikern gelegenes kleines Körperchen kennen gelernt. Es braucht also nur noch nachgetragen zu werden, dass dasselbe, wie das Centrosoma einer jeden anderen Zelle mit dem einen Polkörperchen der vorausgegangenen Teilungsfigur identisch ist, dass es also nichts anderes ist, als das innere Polkörperchen der zweiten Richtungsspindel. Nun giebt es aber Fälle, wo die Richtungsspindeln überhaupt keine Polkörperchen erkennen lassen. Auf dieses merkwürdige Verhalten habe ich zuerst bei *Ascaris* (1887, 17) aufmerksam gemacht; alle Teilungsfiguren bis zur letzten Ovogonien-Generation zeigen die typische Bildung: zwei deutliche Polkörperchen mit ihren Asten, welche in einem bestimmten Teil zur Spindel modifiziert sind. Sowohl die erste wie die zweite Richtungsspindel dagegen sind von ganz anderer Beschaffenheit; sie entstehen anders und auch die Teilungsmechanik scheint eine andere zu sein. Es ist hier nicht der Ort, auf diese Verhältnisse im Detail einzugehen; es

¹⁾ Ich schliesse dies vor allem aus folgender Thatsache. Der Furchungsprozess eines Eies von *Echinus microtuberculatus* ist von dem eines Eies des *Sphaerechinus granularis* in bestimmten Charakteren unterschieden. Bastardiert man nun *Sphaerechinus*-Eier mit *Echinus*-Samen, aus welcher Kreuzung sich stets eine Larvenform entwickelt, welche zwischen den beiden elterlichen genau die Mitte hält, so müsste, wenn schon die Furchung von seiten der Kerne beeinflusst würde, bereits hier eine Modifikation in der Richtung gegen die väterliche Art zu bemerken sein. Dies ist jedoch nicht der Fall.

handelt sich nur darum, den Mangel der Centrosomen zu konstatieren, indem schon daraus allein zu folgern sein dürfte, dass die Polkörperchen der ersten Furchungsspindel in diesem Fall ausschliesslich vom Sperma-Centrosoma abstammen. Ähnliche Verhältnisse, wie für das Ascaris-Ei wurden später von mir (1890, 22) und Henking (1891, 123) auch für einige andere Fälle festgestellt.

Endlich verlangt noch **die Bildung der parthenogenetisch sich entwickelnden Eier** eine besondere Betrachtung. Es ist klar, dass einer Eizelle, welche im Stande ist, sich ohne Vereinigung mit einer Samenzelle zu entwickeln, welche also direkt als erste Embryonalzelle zu fungieren vermag, alle zur Entwicklung nötigen Eigenschaften, welche sonst erst durch die Befruchtung hergestellt werden, allein zukommen müssen. Die spezifische Hemmung, welche oben für das befruchtungsbedürftige Ei postuliert wurde, muss dem parthogenetischen fehlen, bezw. sie muss von ihm selbständig überwunden werden können. Etwas Genaueres über diese Verhältnisse lässt sich aber einstweilen nicht sagen. Denn abgesehen von der Schwierigkeit und Strittigkeit dieser ganzen Frage (siehe oben Befruchtungs-Problem) bieten gerade die parthenogenetischen Eier für die Untersuchung jener feinen Vorgänge, auf die es hierbei ankommt, wenig günstige Bedingungen dar.

Besser steht es mit der Beantwortung einer zweiten Frage: wie sich die Kerne und speziell die Chromosomen in parthenogenetischen Eiern und den sich aus denselben entwickelnden Organismen verhalten. Unsere Erfahrungen über die Konstanz der Chromosomenzahl und über die Bedingungen, durch welche sich dieselbe in der Reihe der aufeinander folgenden Generationen erhält, verlangen a priori für die Parthenogenese spezifische Einrichtungen. Denn wie oben berichtet worden ist, besitzt die befruchtungsbedürftige Eizelle und desgleichen die Samenzelle überall nur halb so viele Chromosomen, als die erste Embryonalzelle, von der sie abstammen, und erst durch die Vereinigung beider wird die typische Chromosomenzahl hergestellt. Wird nun bei der parthenogenetischen Entwicklung eines Individuums die Eizelle direkt zur ersten Embryonalzelle, ohne dass für die mangelnden väterlichen Chromosomen hier oder später ein Ersatz eintritt, so muss in den Geschlechtszellen dieses Individuums die Chromosomenzahl bereits auf die Hälfte der typischen Zahl sinken und sie muss bei fortgesetzter Parthenogenese von einer Generation auf die nächste immer wieder um die Hälfte abnehmen. Eine Einrichtung nun, um dies zu verhindern, hat sich bei manchen Fällen von Parthenogenese im Anschluss an die Richtungskörperbildung entwickelt. Schon zu jener Zeit, wo man die Richtungskörper

noch als Auswürflinge ansah, und zwar als Eibestandteile, welche entfernt werden müssten, um dem Spermatozoon Platz zu machen, musste man vermuten, dass die Ausstossung der Richtungskörper bei parthenogenetischen Eiern fehlen werde, und man erwartete die Feststellung des Thatbestandes als ein Kriterium, ob jene Hypothesen richtig sein könnten. Der Erste, der zur Klärung dieser Frage beitrug, war Weismann (106), der bei parthenogenetischen Daphniden-Eiern das Vorkommen eines Richtungskörpers nachweisen konnte. Dass es nur einer sei, im Gegensatz zu den zwei Richtungskörpern, die von befruchtungsbedürftigen Eiern gebildet werden, hat zuerst Blochmann (1887, 8) betont, worauf Weismann, der mittlerweile in Gemeinschaft mit Ischikawa (109, 110) seine Untersuchungen über eine grössere Zahl von parthenogenetischen Eiern ausgedehnt hatte, gerade diese Differenz als ein allgemeines, später freilich von Blochmann (1889, 11) und Platner (1889, 86) wesentlich eingeschränktes, Gesetz formulierte (1887, 107) und zum Ausgangspunkt seiner oben referierten Vorstellungen über die Ahnenplasmen (Ide) und deren Reduktion machte. Wie dort erwähnt, gipfelten diese Erörterungen darin, dass die Bildung des zweiten Richtungskörpers den Zweck habe, die Zahl der bei der Befruchtung zusammengeführten Ide auf die Hälfte herabzusetzen, worauf bei der nächsten Befruchtung die typische Zahl wieder hergestellt würde. Und da ja nun im parthenogenetischen Ei diese sonst durch die Befruchtung bewirkte Verdoppelung nicht zu stande kommt, so brauche auch die vorausgehende Reduktion auf die Hälfte nicht stattzufinden, die Reduktionsteilung, die Ausstossung des zweiten Richtungskörpers unterbleibt.

So gewiss diese Ausführungen einen richtigen Kern enthalten, so sind sie doch andererseits von manchem Unbewiesenen, ja voraussichtlich Unrichtigen und Unbefriedigenden nicht frei. Einmal beruhen sie auf einer Hypothese, der Iden-Hypothese; sodann nehmen sie die Bildung des zweiten Richtungskörpers als Reduktionsteilung in Anspruch, was, wenn mit dieser Reduktion die Iden-Reduktion gemeint ist, gleichfalls rein hypothetisch, wenn die Reduktion der Chromosomenzahl darunter verstanden wird, unrichtig ist. Endlich aber ignorieren sie die morphologische Wertigkeit des zweiten Richtungskörpers und drücken diese als rudimentäres Ei erkannte Zelle wieder zu jenem blossen Auswürfling herab, der dem Spermatozoon Platz machen soll.

Ich setzte deshalb an die Stelle der Weismann'schen Erklärung eine etwas andere (1887, 17, 1890, 22), von der ich glaube, dass sie, ohne den festen Boden der Thatfachen zu verlassen, das Fehlen des zweiten Richtungskörpers bei gewissen parthenogenetischen Eiern auf's Beste ver-

ständig macht. Fragt man sich nämlich, wie, nachdem die Eizelle in typischer Weise gebildet ist und also die reduzierte Zahl von Chromosomen enthält, ein Ersatz für die väterlichen Chromosomen geschaffen werden könnte, so wäre dies ohne Zweifel dadurch möglich, dass der zweite Richtungskörper zwar sich bilden, aber wieder mit dem Ei verschmelzen würde. Denn 1. besitzt derselbe genau ebensoviele Chromosomen wie das Ei und also auch wie das Spermatozoon, und 2. sind die Chromosomen des zweiten Richtungskörpers denen der Ei- und Samenzelle vollkommen gleichwertig, wie sich daraus ergibt, dass sie, falls sie abnormerweise dem Ei zugeteilt werden (siehe oben), sich ganz ebenso an der Entwicklung beteiligen, wie die normalen Ei- und Sperma-Chromosomen. Es ist nun einleuchtend, dass derjenige Kernbestand, der durch eine Verschmelzung des zweiten Richtungskörpers mit dem Ei erzielt würde, in einfacherer Weise dadurch erreicht werden kann, dass die für den zweiten Richtungskörper bestimmten Chromosomen gar nicht ausgestossen werden. Es genügt, wenn die in der Ovocyte II. Ordn. vorhandenen Chromosomen sich in der gewöhnlichen Weise in je zwei Hälften spalten, wodurch einerseits die typischen Kernelemente des Eies, andererseits diejenigen des zweiten Richtungskörpers geschaffen werden; — weiter braucht der Prozess nicht zu gehen, vielmehr können die beiderlei Elemente nun sofort zur Bildung eines einheitlichen ersten Furchungskernes mit normaler Chromosomenzahl zusammentreten.

Dass sich bei genauerer Untersuchung der fraglichen parthenogenetischen Eier ein derartiger Vorgang wird nachweisen lassen, scheint mir nach dem, was wir von der Richtungskörperbildung befruchtungsbedürftiger Eier wissen, unzweifelhaft zu sein. Überdies vermochten sowohl ich selbst als auch O. Hertwig (1890, 22, 55) für Fälle, wo Parthenogenese nur als Ausnahme, bezw. nur ansatzweise vorkommt, Verhältnisse nachzuweisen, die genau der oben aufgestellten Forderung entsprechen. Es legt sich die zweite Richtungsspindel an, die chromatische Äquatorialplatte spaltet sich in regulärer Weise in zwei Tochterplatten; aber die Zellteilung kommt nicht zu Stande, vielmehr wird die Teilungsfigur wieder rückgebildet, und es entstehen zwei ruhende Kerne: ein normaler Eikern und neben ihm noch ein zweiter, vollkommen identischer Kern, der eigentlich für den zweiten Richtungskörper bestimmt gewesen wäre und der imstande ist, den Spermakern — abgesehen von dessen individuellen Eigenschaften — quantitativ und qualitativ vollkommen zu ersetzen.

Bei dieser Auffassung bleibt dem zweiten Richtungskörper seine morphologische Bedeutung gewahrt; der Verlauf der Ovogenese beim parthenogenetischen Ei entspricht hiernach bis zum Schluss der Ovogenese des

befruchtungsbedürftigen und das Spezifische bei der ersteren liegt nur darin, dass das an sich bedeutungslose rudimentäre Ei — genannt zweiter Richtungskörper — eine neue Verwendung findet, indem sein Kern durch einen Prozess, den man als abgekürzte Wiedervereinigung zweier aus einer Mutterzelle hervorgegangenen Tochterzellen bezeichnen könnte, dem funktionierenden Ei einverleibt wird, wo er den Spermakern vertritt.

Glaubte man anfangs das Fehlen des zweiten Richtungskörpers bei parthenogenetischen Eiern als ein allgemein giltiges Gesetz ansehen zu dürfen, so wies später Blochmann (10, 11) für die parthenogenetischen Eier der Honigbiene und Platner (86) für diejenigen des Schwammspinners (*Liparis dispar*) nach, dass hier in ganz typischer Weise zwei Richtungskörper gebildet werden. Es ist bemerkenswert, dass es sich bei den Fällen mit nur einem Richtungskörper um rein parthenogenetische Eier handelt, bei den letztgenannten dagegen um fakultativ parthenogenetische, d. h. um solche, welche für das Eindringen eines Spermatozoon eingerichtet sind, und die erst, wenn dieses ausbleibt, sich zu einer selbständigen Entwicklung anschicken. Höchst wahrscheinlich hängt die Verschiedenheit in der Zahl der Richtungskörper mit dieser Differenz zusammen und findet ihre richtige Erklärung wohl in der Erwägung, dass sich die fakultativ parthenogenetischen Eier unter allen Umständen so ausbilden werden, wie es dem phylogenetisch älteren Verhalten: der eintretenden Befruchtung, entspricht. Dabei ergibt sich aber, dass diese Eier im Fall der Parthenogenese ihre Entwicklung nur mit der Hälfte der bei erfolgter Befruchtung vorhandenen typischen Chromosomenzahl beginnen, und es muss nun einen anderen Vorgang geben, durch welchen die hierdurch eingeleitete Verminderung des Chromatins und der Chromosomenzahl ausgeglichen wird. Worin dieser besteht, bleibt noch zu untersuchen. —

Stellen wir nun den spezifischen Eigentümlichkeiten der Ovogenese diejenigen der Spermatogenese gegenüber, so ergeben sich naturgemäss wesentliche Unterschiede. Die Besonderheit der Ovogenese betrifft in erster Linie die Generation der Ovocyten I. Ordnung; hier wird die charakteristische Beschaffenheit der weiblichen Sexualzellen, die Ausstattung mit Nährsubstanz hergestellt; von hier geht dieselbe nahezu unverändert auf das Ei über, das demnach sofort bei seiner Entstehung vollkommen fertig und reif ist. Anders ist es bei der Spermatogenese. Hier, wo die spezifische Ausbildung der zur Befruchtung bestimmten Zelle auf der äussersten Konzentration aller Zellbestandteile beruht, wo dieselbe einerseits auf besondere Kleinheit, andererseits aber auf Bewegungsfähigkeit gerichtet ist, kann sie sich erst an der Samenzelle selbst vollziehen. So besitzen nicht nur die Spermatocyten I. und II. Ordnung noch den Habitus gewöhnlicher indifferenter Zellen,

sondern dieser erbt sich auch noch auf die Samenzelle selbst fort. Die Samenzelle ist also bei ihrer Entstehung noch unreif, sie ist noch nicht „Spermatozoon“ und führt deshalb zunächst den besonderen Namen „Spermatide“ (von La Valette St. George). Die Umwandlung der Spermatiden in reife Spermatozoën (Samenfäden) ist das Spezifikum der Spermatogenese, weshalb in einem beschränkten Sinne die Bezeichnung „Spermatogenese“ speziell für diese Umbildungsvorgänge gebraucht wird.

Die Litteratur über diesen Gegenstand, welche seit den grundlegenden Untersuchungen Köl liker's und anderer Forscher bis in die neueste Zeit zu einer ausserordentlichen Reichhaltigkeit angewachsen ist, findet ihre eingehendere Berücksichtigung in einem anderen Kapitel. Im Folgenden sollen daher nur diejenigen Erscheinungen kurz zur Sprache kommen, welche schon jetzt mit den Befruchtungsphänomenen in engere Beziehung gebracht werden können; es wird also vor allem der Kern und das Centrosoma der Spermatiden unsere Aufmerksamkeit in Anspruch nehmen. Was den ersteren betrifft, so glaube ich nicht weiter zurückgreifen zu müssen, als auf die ausgezeichneten Untersuchungen Flemming's bei Salamandra (1880, 32), durch welche dieser Forscher zuerst an einer kontinuierlichen Serie von Bildern den sicheren Nachweis führte, dass der kleine, anscheinend homogene Kern des Spermatozoënkopfes auf die Chromosomen, welche die Spermatide bei ihrer Entstehung aus der Samenmutterzelle erhalten hat, zurückzuführen ist. Flemming verfolgte schon damals und noch genauer in einer neueren, mit verbesserten Methoden ausgeführten Arbeit (1888, 36), wie jene Chromosomen sich in der Spermatide zunächst zu einem typischen, ruhenden Kern anordnen und wie dessen chromatisches Gerüst sich später „zu einem Strang streckt, welcher anfangs dick und kurz ist, sich dann immer mehr verlängert, verdünnt und dabei verdichtet, bis er die bekannte, spiessförmige Gestalt des ausgebildeten Kopfes erhalten hat.“ Die Richtigkeit dieser Beobachtungen wurde später von anderen Autoren bei den verschiedensten Tiergruppen bestätigt. Nur für einzelne Fälle ergab sich in einem zwar untergeordneten, aber nicht uninteressanten Punkt eine Abweichung, in der Art, dass sich die Chromosomen der Spermatiden nicht erst in das Gerüst eines ruhenden Kernes umbilden, sondern direkt zu dem homogenen Chromatinkörper, den wir in den reifen Spermatozoën vorfinden, zusammenballen. So verhält es sich z. B. nach den Untersuchungen von van Beneden und Julin (1884, 6) und O. Hertwig (1890, 55) bei *Ascaris megalocephala*. Diese Modifikation ist nun nicht ohne Wichtigkeit für die oben schon berührte, bedeutungsvolle Frage, ob in dem konzentrierten Kern des reifen Spermatozoon das Chromatin zu einer einheitlichen Masse ver-

schmolzen ist, oder ob die Chromosomen, die wir in den Kern der Spermatozoon eingehen sehen, mit denjenigen, welche bei der Befruchtung aus dem Spermakern in gleicher Zahl wieder hervorgehen, im einzelnen identifiziert werden dürfen. Für gewöhnlich ist eine Entscheidung durch Beobachtung ebenso unmöglich, wie für das Gerüst des ruhenden Kerns, dagegen konnte ausnahmsweise am Kern der Samenzellen von *Ascaris* eine Struktur beobachtet werden, welche meines Erachtens entschieden für eine dauernde Selbständigkeit der konstituierenden Chromosomen sprechen dürfte. An diesem so ausserordentlich günstigen Objekt, wo die Zahl der chromatischen Elemente nur zwei beträgt, konnte sowohl O. Hertwig (1890, 55), als ich selbst (1888 20) in der gewöhnlich homogen erscheinenden Chromatinkugel zuweilen einen feinen Spalt nachweisen, welcher die Kugel in zwei Hälften teilt und, wie die weiteren Schicksale des Spermatozoon im Ei lehren, die Grenze zwischen den beiden, von der Samenzelle gelieferten Chromosomen bezeichnet. Ich bezweifle nicht, dass wir die Fälle, in denen die einzelnen Chromosomen im Spermakern verschwunden zu sein scheinen, nach den eben besprochenen beurteilen müssen.

Den Übergang des Centrosoma der Spermatide in dasjenige des reifen Spermatozoon, wie wir es oben nach dem Eindringen in's Ei als Strahlung-erregendes Centrum kennen gelernt haben, hat bis jetzt nur Platner (1889, 87) beschrieben, und zwar für Schmetterlinge (*Pygaera bucephala*). Er giebt eine kontinuierliche Serie von Bildern, an der man die Schicksale des Centrosoma von jenem Stadium an, wo dasselbe noch als Polkörperchen der vorausgegangenen Teilungsfigur imponiert, bis zu dem Moment, wo das Spermatozoon in allen seinen wesentlichen Teilen fertiggestellt ist, verfolgen kann. Das Centrosoma kommt dabei an diejenige Stelle des Kerns zu liegen, welcher dem Schwanzfaden entgegengesetzt ist, es bildet also die Spitze des Kopfes.

So klar die von Platner gegebenen Abbildungen seine Darstellung illustrieren, so scheint nichtsdestoweniger die Richtigkeit derselben durch die neueren Untersuchungen Henking's (1890, 46, 1891, 122) wieder in Zweifel gestellt zu werden. In seiner schon oben besprochenen Arbeit über die Spermatogenese der Feuerwanze (*Pyrrhocoris apterus*) giebt Henking eine genaue Beschreibung der Umwandlungen von der Spermatide zum reifen Spermatozoon, aus der sich eine ausserordentlich grosse Übereinstimmung dieses Objekts mit dem von Platner studierten, ergibt. Umso mehr muss es auffallen, dass Henking das an der Spitze des Kopfes gelegene, von Platner auf das Centrosoma der Spermatide zurückgeführte Körperchen aus einem Teil des sogenannten Mitosoma (Platner)

entstehen lässt, d. h. aus einem ziemlich rätselhaften Körper, der sich aus dem centralen Teil der sogenannten Verbindungsfasern (siehe Zelle) entwickeln soll. Und wenn man auch annehmen wollte, dass Henking sich in diesem Punkt getäuscht habe, so sprechen doch seine klaren Ergebnisse über die Befruchtung von Schmetterlingseiern (*Pieris brassicae*) nicht minder gegen die Platner'schen Angaben. Musste man nach diesen erwarten, dass die sogenannte Spermastrahlung, welche der Spermakopf nach seinem Eindringen in's Eiprotoplasma hier erzeugt, an der Spitze des Kopfes auftrete, so konnte Henking umgekehrt nachweisen, dass das Centrum, welches die Strahlung erregt (Henking's Arrhenoid) am hinteren Ende des Kopfes, da wo sich der Schwanzfaden ansetzt, seine Lage hat. Es bleiben hier also unter allen Umständen Differenzen, zu deren Aufklärung erneute Untersuchung notwendig ist, wie ja auch die Bedeutung des „Mitosoma“, sowie des sogenannten „Nebenkerns“ (sofern unter diesem nicht das Centrosoma mit seiner Umgebung verstanden wird) noch gänzlich im Dunkeln liegt. Ich glaube deshalb, die Litteratur über diese Verhältnisse einstweilen übergehen zu dürfen.

Zum Schluss sollen noch die neuesten Ergebnisse über die geschlechtlichen Vorgänge bei den einzelligen Tieren kurz zur Sprache kommen. Es war besonders die in jüngster Zeit erreichte Einsicht in die Individuen-Mischung bei den Wimper-Infusorien, in die sog. **Konjugation**, welche sich für die Auffassung der Befruchtungsvorgänge bei den höheren Tieren als höchst bedeutungsvoll erwies. Unter den älteren Forschern, welche dieses Gebiet erschlossen und erfolgreich bearbeitet haben, sind vor allem Balbiani, Stein und Engelmann zu nennen. Von grösster Wichtigkeit waren sodann die klassischen Untersuchungen Bütschli's (1876, 25), durch welche der Beginn einer neuen Epoche bezeichnet wird. Erst Bütschli erkannte und bewies durch die Vergleichen mit den Zellteilungsfiguren der höheren Tiere, dass es sich bei den inneren Vorgängen der Konjugation um Veränderungen (Teilung etc.) von Kernen handelt; erst er hat damit nicht nur den vollgültigen Beweis für die schon früher vielfach behauptete „Einzelligkeit“ der Infusorien erbracht, sondern auch im Speziellen für das Problem der Konjugation den sicheren Boden geschaffen, auf welchem alle späteren Untersuchungen fussen. So wertvoll und erfolgreich aber auch die Arbeiten Bütschli's und einiger seiner Nachfolger waren, so gelang es doch erst in allerneuester Zeit, den eigentlichen Kernpunkt des Konjugationsprozesses aufzudecken und das Problem in der Hauptsache zum Abschluss zu bringen. Wir verdanken diese Errungenschaft vor allem den vorzüglichen, über eine

sehr grosse Zahl von Formen ausgedehnten Untersuchungen von Maupas (1889, 77), sowie einer ausgezeichneten Abhandlung von R. Hertwig (1889, 59) über die Konjugation des Fäulnis-Infusoriums *Paramaecium*.

Da die Konjugationsprozesse im Prinzip sich überall in gleicher Weise abspielen, kann ich mich auf die Schilderung eines speziellen Falles beschränken und wähle hierzu den Konjugationsverlauf, wie er von Maupas für *Colpidium colpoda* dargestellt worden ist. Ein nach Maupas entworfenes, in untergeordneten Punkten abgeändertes Schema (Fig. 14) kann die Beschreibung ergänzen. Die Konjugation wird dadurch eingeleitet, dass sich zwei vollkommen gleichartige Individuen (A und B) mit derjenigen Seite, welche die Mund-

öffnung (das Cytostom) trägt, aneinander legen und durch Resorption der Cuticula in einem schmalen Bereich miteinander verschmelzen, sodass das Protoplasma des Infusoriums A mit dem von B durch eine enge Brücke in direkter Verbindung steht. Man kann diese Vereinigung als den äusseren Konjugationsvorgang bezeichnen, der innere spielt sich ausschliesslich an den Kernen ab. Wie bei den meisten ciliaten Infusorien zeigt sich auch bei *Colpidium* jene eigentümliche Arbeitsteilung der Kern-

substanz, welche dazu geführt hat, dass in jedem Individuum dauernd zweierlei Kerne bestehen, ein sog. Hauptkern oder Nukleus, auch Makronukleus genannt, (M) von beträchtlicher Grösse und gleichartiger, dichter Chromatin-Struktur, und neben diesem ein viel kleinerer bläschenförmiger Kern mit einem chromatischen Verdichtungsherde, der sog. Nebenkern, Paranukleus, Mikronukleus oder Nukleolus (m). Da unsere Einsicht in die Bedeutung dieser Differenzierung gerade auf dem Verhalten der beiderlei Kerne während der Konjugation beruht, ist es zweckmässig, die Vorstellungen, zu denen die Forscher auf diesem Gebiet hierüber gelangt sind, der Beschreibung der Konjugationsphänomene nachfolgen zu lassen.

Über die Schicksale, welche der Makronucleus während der Kon-

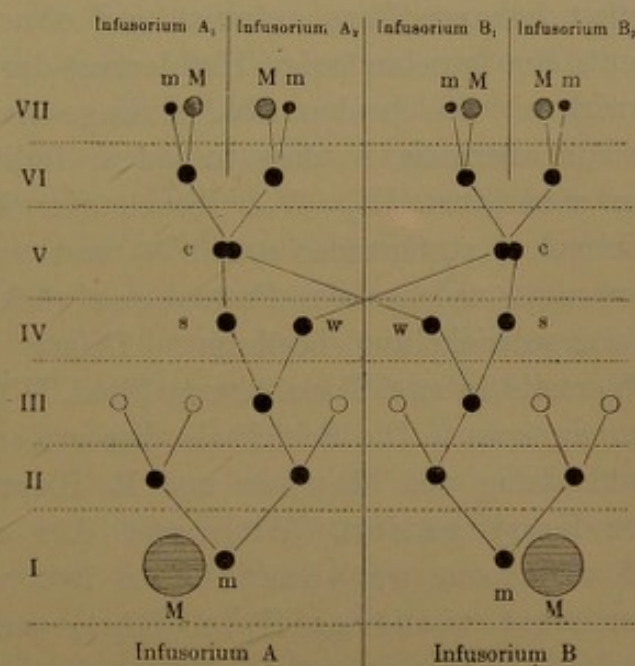


Fig. 14.

jugation erleidet, können wir uns kurz fassen: er erfährt eine allmähliche Degeneration, die mit einem Zerfall desselben in eine grössere oder geringere Zahl von Fragmenten eingeleitet wird und mit vollständiger Auflösung dieser Teilstücke endigt. Eine aktive Rolle spielt sonach der Hauptkern bei der Konjugation nicht¹⁾, diese kommt vielmehr ausschliesslich dem Nebenkern zu. Die ersten Vorbereitungen desselben zur Konjugation bestehen darin, dass er, ziemlich gleichzeitig in beiden Paarlingen, beträchtlich grösser wird und sich in zwei Tochterkerne teilt (Fig. 14, Stad. II). Diese Teilung, wie auch alle folgenden Teilungen der Nebenkernabkömmlinge, vollzieht sich durch einen Prozess, der trotz mancher Besonderheiten grosse Ähnlichkeit mit der karyokinetischen Teilung der Zellen höherer Tiere aufweist und ohne Zweifel, wie diese, dem Zweck dient, eine gesetzmässige Halbierung der chromatischen Substanz zu bewirken. Die beiden Abkömmlinge eines jeden Nebenkerns teilen sich alsbald abermals, so dass in jedem Individuum vier Mikronuklei vorhanden sind (Stad. III). Von diesen vier Kernen gehen drei (die weiss gezeichneten) zu Grunde; einer — und zwar nach Maupas' Beobachtungen derjenige, welcher der Protoplasmaabrücke am nächsten liegt, — ist zur Weiterentwicklung bestimmt. Dieser bevorzugte Kern teilt sich nun seinerseits in zwei Tochterkerne (Stad. IV), die man Konjugationskerne nennen kann. Die Schicksale dieser Kerne nämlich bezeichnen, nach der Entdeckung von Maupas und R. Hertwig, das eigentliche Wesen der Konjugation. Während der eine (s) in dem Individuum, in welchem er entstanden ist, verbleibt und demgemäss den Namen stationärer Kern führt, wandert der andere (w) in das andere Individuum hinüber, in der Weise, dass die beiden „Wanderkerne“ durch die enge Protoplasmaabrücke an einander vorbeigeschoben werden (Stad. IV—V). Das Bild, das die beiden Paarlinge nach diesem Kernaustausch darbieten, ist sonach von demjenigen vor dem Austausch nicht wesentlich verschieden: jedes Individuum enthält wieder zwei gleichartige Konjugationskerne, nur mit dem bedeutungsvollen Unterschied, dass diese beiden Kerne jetzt von zwei verschiedenen Individuen stammen. Mit dem Austausch der Kerne ist der Zweck der Verlötung der beiden Paarlinge erfüllt, dieselben schliessen sich nun allmählich wieder gegen einander ab, um sich früher oder später vollständig zu trennen.

Die weiteren Schicksale der Kerne sind sehr einfach. Im Infusorium A vereinigt sich der Wanderkern von B mit dem stationären Kern von

¹⁾ Aus diesem Grunde ist in dem Schema der Hauptkern (M) nicht durch die einzelnen Konjugationsphasen hindurch verfolgt.

A, im Individuum B der Wanderkern von A mit dem stationären Kern von B, ohne dass es aber bei dieser Verbindung zu einer wirklichen Vermischung der Kernbestandteile zu kommen scheint. Vielmehr sprechen alle Beobachtungen dafür, dass, wenn sich nunmehr dieser konjugierte Kern (c) zur Teilung anschickt (Stad. V—VI), die Bestandteile der beiden in seine Bildung eingegangenen Kerne noch volle Selbständigkeit besitzen und sich selbständig halbieren. Die beiden Abkömmlinge des konjugierten Kerns verhalten sich bei den einzelnen Infusorien-Abteilungen verschieden. In dem Fall des Colpidium teilt sich ein jeder dieser Tochterkerne abermals (Stad. VI—VII) und liefert zwei Kerne, von denen der eine zu einem neuen Hauptkern (M), der andere zu einem Nebenkern (m) wird. Indem sich nunmehr jedes aus der Konjugation hervorgegangene Individuum teilt (A in A_1 und A_2 , B in B_1 und B_2), erhält jedes Tochterindividuum einen dieser neuen Haupt- und Nebekerne, womit der typische Ruhezustand, von dem wir ausgegangen sind, wieder erreicht ist.

Die Übereinstimmung der im Vorstehenden kurz zusammengefassten Konjugations-Erscheinungen mit den Befruchtungsvorgängen der höheren Organismen ist unverkennbar; allein es kommen bei der Konjugation noch einige Besonderheiten hinzu, die der Erklärung bedürfen. Hierher gehört vor allem der Gegensatz von Hauptkern und Nebenkern. Wie schon Bütschli vermutete und nach den Ergebnissen Maupas' und R. Hertwig's kaum mehr zu bezweifeln ist, haben wir diese Differenzierung in zweierlei Kerne so aufzufassen, dass der Hauptkern die gesamten Lebensvorgänge, soweit sie eben unter Kerneinfluss stehen, zu leiten hat — bis zum Eintritt der Konjugation. Mit diesem Moment beginnt er abzusterben und nun tritt der bisher latente Nebenkern in Thätigkeit, um nach Ablauf der Konjugationsprozesse einen neuen Haupt- und Nebenkern zu liefern. Man könnte auf Grund dieser Thatsachen den Hauptkern als funktionierenden, den Nebenkern als Reservekern bezeichnen; oder, um die Rolle, die der Nebenkern bei der Konjugation spielt, auszudrücken, diesen als Geschlechtskern, den Hauptkern dagegen als Stoffwechselkern (R. Hertwig) oder somatischen Kern.

Viel schwieriger ist die Thatsache zu deuten, dass sich der Nebenkern nicht direkt, wie es doch als das einfachste erscheinen möchte, in einen stationären und einen Wanderkern teilt, sondern dass zunächst vier Enkelkerne gebildet werden, von denen drei zu Grunde gehen, während der vierte durch Teilung die beiden Konjugationskerne liefert. Wohl alle Autoren, welche sich über diese Frage geäußert haben, stellen diesen eigentümlichen Vorgang mit der Bildung der Richtungskörper in Parallele, sei es, dass sie nur ganz im allgemeinen die Ähnlichkeit beider

Erscheinungen betonen, oder dass sie, wie Giard (1890, 41) eine direkte Homologie zwischen beiden behaupten, oder endlich, dass sie die von ihnen angenommene physiologische Bedeutung der Richtungskörperbildung auf die fraglichen beiden Teilungen des Konjugationsprozesses übertragen, wie es Weismann (1891, 135) thut, der in diesen zwei Teilungen Reduktionsteilungen (siehe oben) sieht, welche den Zweck haben, die vorher auf das Doppelte gebrachte Idenzahl auf die Hälfte der Normalzahl herabzusetzen. Ich brauche nach den bei Besprechung der Richtungskörper gegebenen Ausführungen kaum zu betonen, dass mir eine derartige Deutung der in Rede stehenden Teilungen des Nebenkerns einstweilen nicht begründet erscheint. Meiner Meinung nach besteht vielmehr die Vergleichbarkeit beider Prozesse vor allem darin, dass einer wie der andere rudimentäre Vorgänge sind, welche in erster Linie einer morphologischen Erklärung bedürfen. Wie eine richtige Auffassung der Richtungskörperbildung erst durch die Erkenntnis angebahnt werden konnte, dass die Richtungskörper rudimentäre Eier, bezw. Eimutterzellen sind, so scheint mir auch ein tieferes Eindringen in die Bedeutung der fraglichen Teilungen bei den Infusorien davon abhängig zu sein, ob es gelingt, die ursprüngliche Funktion der drei jetzt dem Untergang bestimmten Abkömmlinge des Nebenkerns zu eruieren. Vielleicht vermag eine vergleichende Betrachtung der verschiedenen Formen der Konjugation dereinst hierauf eine Antwort zu geben.

Gegenüber der auffälligen Übereinstimmung, welche Konjugation und Befruchtung in den eben besprochenen vorbereitenden Prozessen aufweisen, glaubte man bisher einen wesentlichen Unterschied zwischen beiden darin finden zu müssen, dass bei der Befruchtung der durch jene vorbereitenden Teilungen hergestellte Kern direkt den zur Kopulation bestimmten Kern (Ei- oder Spermakern) vorstellt, während er bei der Konjugation erst noch einmal eine Teilung eingeht, ehe der mit der Befruchtung verglichene Akt: der Austausch der Wanderkerne und die wechselseitige Vereinigung der stationären und Wanderkerne statthat. So sagt Weismann (135): „Diese letzte Teilung hat kein Analogon bei den Metazoen, einfach deshalb, weil bei diesen die Keimzellen immer nur männlich oder weiblich sind, während bei den Infusorien derselbe Mikronukleus beiderlei Kopulationskerne zu liefern hat.“

So richtig diese Betrachtungsweise auf den ersten Blick zu sein scheint, so zeigt ein tieferes Eindringen, dass die fragliche letzte Kernteilung des konjugierenden Infusoriums doch einer bestimmten Teilung bei der Befruchtung der Metazoen entspricht, dass sie nämlich, gemeinsam mit der entsprechenden Kernteilung des anderen Paarlings, der Teil-

lung des ersten Furchungskerns gleichzusetzen ist. Eine Überlegung, wie sich die Konjugation der ciliaten Infusorien entwickelt haben kann, scheint mir unweigerlich zu dieser Konsequenz zu führen. Denn so, wie wir den Konjugationsprozess jetzt ablaufen sehen, kann derselbe unmöglich entstanden sein. Der Austausch der Kerne zwischen zwei partiell verschmolzenen Zellen ist ein so komplizierter Vorgang, dass derselbe ohne Zweifel eine lange Vorgeschichte voraussetzt; und wenn man sich nun fragt, auf welche einfachen Zustände diese zurückgehen kann, so wird man als den Anfang wohl nichts anderes als eine vollkommene Verschmelzung zweier Individuen mit darauf folgender Teilung betrachten können.

Eine solche einfache Form der Konjugation, von welcher sich, meiner Meinung nach, einerseits der Befruchtungsvorgang der Metazoön und Metaphyten, andererseits die Konjugation der

Wimperinfusorien durch divergente Weiterbildung entwickelt hat, ist kürzlich durch Ischikawa (1891, 125) für *Noctiluca miliaris*, ein Protozoon aus der Gruppe der Flagellaten oder Geisselinfusorien beschrieben worden (vergl. Fig. 15 links). Jede in Konjugation tretende *Noctiluca* besitzt einen einzigen Kern. Die beiden konjugierenden

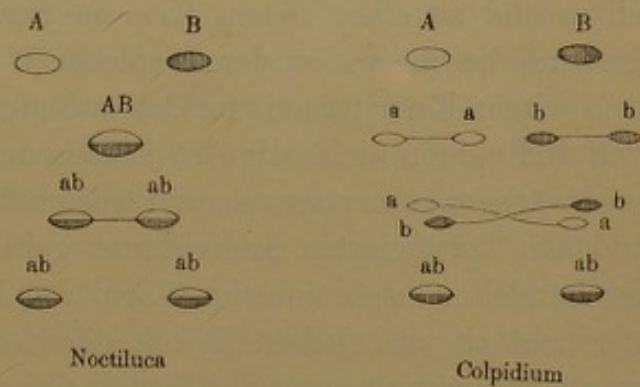


Fig. 15.

Individuen verschmelzen vollkommen, die Kerne (A und B) aber legen sich zwar zu direkter Berührung an einander (AB), bewahren aber ihre Selbständigkeit. Wenn sich dann das aus der Verschmelzung hervorgegangene Individuum, das man als Zygote bezeichnen könnte, zur Teilung anschickt, werden an den beiden Polen der Achse, längs welcher sich die Kerne berühren, kleine Körperchen sichtbar, die mit Ischikawa wohl als Centrosomen zu deuten sind. Zwischen diesen beiden Centren teilen sich nun die beiden Kerne ganz parallel (ab — ab) und zwar nach einem Modus, der auffallend an die Teilungsfiguren der Nebenkerne bei den ciliaten Infusorien erinnert. Der Effekt ist, dass jede Tochterzelle von jedem der beiden Kerne die Hälfte zugeteilt bekommt, dass sie also eine gleichmässige Mischung (ab) der Kernsubstanz der beiden konjugierenden Individuen enthält.

Die Übereinstimmung dieses Prozesses mit dem zuerst von E. van Beneden festgestellten Verhalten der Kerne bei der Befruchtung und

Teilung des Metazoën-Eies ist eine so vollkommene, dass wir als Ausgangspunkt für die geschlechtliche Fortpflanzung der höheren Tiere und Pflanzen ohne Zweifel eine solche primitive Konjugationsform, wie wir sie bei *Noctiluca* verwirklicht finden, anzusehen haben. Diese Ableitung wird um so sicherer, als es gerade die Flagellaten sind, welche in der Gruppe der Kolonien-bildenden Volvocineen den Übergang von den einzelligen zu den vielzelligen Organismen vermitteln und in verschiedenen Abstufungen zur Anschauung bringen (vergl. Bütschli, *Protozoa*, in Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs). Hierüber nur das Wichtigste:

Bei der Gattung *Pandorina*, welche den tiefsten Zustand repräsentiert, sind 16 oder 32 gleichartige Zellen zu einer in eine Gallertkugel eingelagerten Kolonie verbunden. Die Fortpflanzung vollzieht sich für gewöhnlich in der Weise, dass einfach jede Zelle der Kolonie durch successive Teilung in 16 oder 32 kleine Zellen zerfällt, welche in Zusammenhang bleiben und zu einer neuen Kolonie heranwachsen. Zu gewissen Zeiten aber wird die Succession der in solcher Weise sich fortpflanzenden Kolonien durch einen Konjugationsakt unterbrochen. Es entstehen Kolonien, deren Individuen nicht direkt je eine neue erzeugen, sondern in's Wasser ausschwärmen, um paarweise zu verschmelzen; und erst aus dem so entstandenen konjugierten Individuum geht dann die neue Kolonie hervor. Hier handelt es sich um eine Form der Konjugation, die, ohne genauer untersucht zu sein, jedenfalls mit der Konjugation von *Noctiluca* vollkommen übereinstimmt; und der Fortschritt zu den Verhältnissen der Metazoën besteht lediglich darin, dass die auf die Konjugation folgenden Zellteilungen, welche zur Entstehung der Kolonie, also eines Individuums höherer Ordnung führen, die ersten Anfänge des Furchungsprozesses der Metazoën darstellen. Den Metazoën um einen Schritt näher steht die Gattung *Eudorina*, deren aus 16 oder 32 Zellen bestehenden Kolonien in allem Wesentlichen mit denen der *Pandorina* übereinstimmen. Nur darin besteht ein für unsere Betrachtungen hochwichtiger Unterschied, dass an Stelle der bei *Pandorina* ganz gleichartigen konjugierenden Individuen sexuell differenzierte getreten sind. Man unterscheidet hier zu gewissen Zeiten männliche und weibliche Kolonien. Die letzteren sind von den gewöhnlichen Kolonien kaum verschieden; jede Zelle der Kolonie repräsentiert direkt eine weibliche Geschlechtszelle, eine Oospore. In den männlichen Kolonien dagegen zerfällt jede Zelle in 16 oder 32 sehr kleine stabförmige Spermatozoiden, welche die weiblichen Kolonien aufsuchen, worauf sich je ein Spermatozoid mit einer Oospore vereinigt. Sind hier bereits alle wesentlichen Momente der geschlechtlichen Fortpflanzung der höheren Pflanzen und Tiere gegeben, so kommt schliesslich bei der Gattung *Volvox*, deren Kolonien aus

vielen Tausenden von Zellen bestehen, auch noch die Differenzierung in rein somatische und reine Fortpflanzungszellen hinzu, weshalb diese Form trotz engster Verwandtschaft mit den vorher besprochenen von manchen Autoren (Goroschankin u. Bütschli) nicht mehr als eine Kolonie einzelliger Organismen, sondern bereits als ein vielzelliger Organismus einfachster Art angesehen wird.

Ganz ebenso wie die geschlechtliche Fortpflanzung der Metazoön und Metaphyten kann man nun auch die oben beschriebenen Konjugationsvorgänge der ciliaten Infusorien von dem der Noctiluca ableiten, sofern man nur die — den Konjugationsakt übrigens nicht berührende — Differenzierung in Haupt und Nebenkern, sowie die der Bildung der Konjugationskerne vorausgehenden Kernteilungen (bezw. die Rückbildung der einst zugehörigen Zellteilungen) als sekundäre Erwerbungen der Ciliaten auffasst. Dem in Konjugation tretenden Noctiluca-Individuum mit seinem Kern entspricht das konjugierende Colpidium-Individuum mit demjenigen Kern, welcher von den vier Enkelkernen des Nebenkerns allein übrig bleibt (vergl. Fig. 15, A und B). Während nun bei Noctiluca die beiden konjugierenden Individuen ihre Sonderexistenz vollkommen aufgeben, um in einer einheitlichen neuen Zelle aufzugehen, aus welcher dann erst durch Teilung wieder zwei Individuen ihre Entstehung nehmen, bewahrt bei der Konjugation der ciliaten Infusorien jeder Paarling einen hohen Grad von Selbständigkeit. Zwar kommt es ja auch hier zu einer mehr oder weniger ausgedehnten Verschmelzung der beiden Protoplasmaleiber, so dass für die Dauer der Konjugation eine gewisse Einheit hergestellt ist, und darauf folgt wieder eine Trennung der beiden Paarlinge, welche der Teilung der Noctiluca-Zygote entspricht. Allein der Vorgang ist abgekürzt: das konjugierende Individuum wird direkt zur Tochterzelle der Zygote, ohne seine morphologische Selbständigkeit in einem einheitlichen Verschmelzungsprodukt verloren zu haben. Durch diese Erscheinung ist nun das scheinbar spezifische Verhalten der Kerne bedingt. Damit eine vollständige Übereinstimmung mit den Verhältnissen bei Noctiluca bestünde, müsste der Kern des einen Paarlings mit dem des anderen in der Protoplasmabrücke zusammentreten, beide müssten sich mit ihrer Längsachse parallel in der Richtung der Brücke aufstellen und endlich teilen, so, dass jedes aus der Konjugation hervorgehende Individuum von jedem Kern die eine Hälfte erhielte. In Wirklichkeit wird dagegen dieser Effekt in etwas anderer Weise erreicht (Fig. 15, rechts). Es tritt nicht mehr in der Mitte ein konjugierter Kern zusammen, von dem aus jedes aus der Konjugation hervorgehende Individuum seinen Anteil an den beiden konstituierenden Kernen erhält, sondern hier, wo jedes konjugierende Individuum direkt zu dem aus der Konjugation hervorgehenden wird,

behält es — im stationären Kern — gleich den Anteil, der ihm von seinem eigenen Kern zukommt, während es den für den anderen Paarling bestimmten Anteil seines Kerns — als Wanderkern — durch die Konjugationsbrücke hinüberschickt. Das schliessliche Resultat ist genau wie bei *Noctiluca* und man kann sich alle nötigen Übergangsstadien denken, um den einen Modus Schritt für Schritt aus dem anderen abzuleiten; ja es giebt sogar noch jetzt Konjugationsformen bei den ciliaten Infusorien, welche dadurch, dass der Austausch der Wanderkerne zu einer Zeit beginnt, wo diese mit ihren stationären Kernen noch in Zusammenhang stehen, dem Konjugationsmodus der *Noctiluca* sehr nahe kommen.

Können wir sonach die verschiedenen Arten der Individuenmischung auf einen gemeinsamen Ausgangspunkt zurückleiten und zwischen den einfachsten und den kompliziertesten Verhältnissen vermittelnde Übergänge aufstellen, so gehen doch die Extreme weit genug auseinander, um auf Grund einer vergleichenden Betrachtung dessen, was überall gleichartig und dessen, was variabel ist, das Hauptsächliche vom Nebensächlichen unterscheiden zu können.

Das Erste, was uns die Konjugation der Protozoën, wenigstens in ihren niedersten Zuständen, im Vergleich zu der Befruchtung, erkennen lässt, ist dies, dass die Vereinigung zweier cellulärer Individuen, die wir bei den höheren Tieren und Pflanzen nur als geschlechtliche Vereinigung kennen, sich zuerst zwischen völlig gleichwertigen Zellen vollzieht, dass es einen geschlechtlichen Gegensatz noch nicht gibt. So ist es bei *Noctiluca* und bei der Kolonie-bildenden *Pandorina*, so auch im Grunde noch bei den ciliaten Infusorien mit Ausnahme der Vorticellinen. Allerdings sprechen die meisten Autoren bei der Konjugation der Wimperinfusorien von „geschlechtlichen“ Erscheinungen. Es wird der wechselseitige Übertritt des Wanderkerns von dem einen Individuum in das andere mit der Befruchtung der Metazoën, mit dem Eindringen des Spermatozoon ins Ei verglichen und demgemäss der Wanderkern als männlicher, der stationäre Kern als weiblicher bezeichnet; ja Maupas nennt dieselben direkt mit den gleichen Namen, wie die Sexualkerne bei der Befruchtung der Metazoën: pronucleus mâle et femelle (Sperma- und Eikern). Dass eine solche direkte Gleichsetzung ungerechtfertigt ist, glaube ich oben gezeigt zu haben: stationärer Kern des einen Paarlings und Wanderkern des anderen entsprechen nicht dem Ei- und Spermakern, sondern dem einen Tochterkern des ersten Furchungskerns. Die Kerne, welche dem Ei- und Spermakern zu vergleichen sind, sind die persistierenden Enkelkerne des Micronucleus, also zwei einander nach Herkunft und Schicksalen völlig gleichwertige Kerne, bei denen von geschlechtlicher

Differenz nicht die Rede sein kann. Nichtsdestoweniger liegt in der Bezeichnung des stationären Kerns als weiblich, des Wanderkerns als männlich eine gewisse Berechtigung, insofern durch die Benennung „männlich“ etwas Bewegliches, Aufsuchendes, durch die Benennung „weiblich“ etwas Ruhendes, Abwartendes ausgedrückt werden soll. Der stationäre Kern und der Wanderkern stehen dann in der That in dem Verhältnis von weiblich und männlich. Allein wenn man auch diese Betrachtungsweise billigt, so darf dabei doch nicht ausser Acht gelassen werden, dass es sich bei dieser Sexualdifferenz der ciliaten Infusorien um eine von der geschlechtlichen Differenzierung der Metazoen und Metaphyten wesentlich verschiedene Erscheinung handelt. Bei den letzteren haben wir einen Gegensatz der ganzen kopulierenden Zellen, bei den Wimperinfusorien, wenigstens bei den ursprünglichen Fällen, sind die kopulierenden Zellen in allen Stücken, auch in den Kernen vollkommen gleichwertig; und erst an der nächsten Kerngeneration tritt jener als sexueller Gegensatz bezeichnete Unterschied auf. Es ergibt sich also hieraus — und darin stimmen wohl heutzutage alle Autoren überein — dass die geschlechtliche Differenzierung etwas durchaus Sekundäres und Nebensächliches ist, nichts anderes als eine je nach Umständen sogar in verschiedener Weise sich äussernde Hilfseinrichtung, welche den Zweck hat, die Vereinigung zweier Kerne von verschiedener Herkunft in einer Zelle in möglichst einfacher, sparsamer und sicherer Weise zu gewährleisten.

Noch in einer zweiten Hinsicht aber sind die Konjugationsverhältnisse der ciliaten Infusorien höchst lehrreich. Sowohl bei der Konjugation von *Noctiluca*, wie bei der Befruchtung der Metazoen verschmelzen zwei Zellen vollkommen mit einander, und obgleich schon der Bau der Spermatozoen und das Verhalten derselben im Ei (s. o.) sehr energisch dafür spricht, dass der Zweck dieses Vorgangs nur in der Vereinigung der Kerne, nicht aber in der Verbindung und Vermischung der beiden Zellkörper liegt, so ist doch die gegenteilige Meinung, welche auch auf das letztere Moment Gewicht legt, nicht vollkommen widerlegbar. Erst die Konjugation der Wimperinfusorien entscheidet diese Frage, und zwar nach Seiten der ersteren Auffassung. Denn hier tritt ja gar keine dauernde Vereinigung der Zellkörper ein; vielmehr lösen sich dieselben genau an jener Stelle, an der sie sich verbunden haben, wieder von einander los, nachdem einem jeden zu seinem ihm verbleibenden Kern ein Kern des anderen Paarlings eingimpft worden ist. Und wenn man auch annehmen wollte, dass in der Konjugationsbrücke ein gewisser Austausch von Protoplasma zwischen den beiden konjugierenden Individuen stattfinden könne, so handelt es sich hier doch um einen so unregulierten und zufälligen Prozess, dass demselben eine Bedeutung nicht beigemessen werden kann.

III.

Erste Entwicklungsvorgänge

(Furchung, Gastrulation und die sich daran anschliessenden Prozesse).

Mit 5 Figuren im Text.

Von

G. Born, Breslau.

1. Albert Oppel, Vergleichung des Entwicklungsgrades der Organe zu verschiedenen Entwicklungszeiten bei Wirbeltieren. Jena, G. Fischer, 1891, 181 p.
2. A. Prenant, *Éléments d'embryologie de l'homme et des vertébrés. Livre I. Embryogénie.* Paris 1890, 8°, 470 und 32 p., 230 Fig., 4 planches en couleur.
3. Kollmann, Die neuesten Forschungen über den Aufbau des Wirbeltierkörpers. Separatabdruck aus dem Korrespondenzblatt f. Schweiz. Ärzte, 1891, XXI. Jahrg., 2 p.
4. J. Rückert, Zur Befruchtung des Selachiereies. *Anat. Anz.*, Jahrg. VI, No. 11, 11. Juni 1891, und desgl. *Verh. der anat. Gesellsch. in München*, p. 254.
5. Ph. Owsjannikow, Zur Entwicklungsgeschichte des Flussneunauges. *St. Petersburg, Bull. Akad.*, 1891, 13 p.

Diese Arbeit war leider bis zum April 1892 aus keiner Bibliothek zu bekommen; Ref. muss sich vorbehalten, über dieselbe später zu berichten.

6. Catherine C. Hopley, Observations on a remarkable Development in the Mudfish. *The American Naturalist*, Vol. XXV, 1891, No. 293, p. 487—489, with 1 Figure. — Dem Ref. nicht zugänglich.
7. Henry V. Wilson, The Embryology of the Sea Bass (*Serranus atrarius*). Mit 12 Text-Figuren und 19 Tafeln. 69 p. From the Bulletin of the United States Fish Commission for 1889. — Washington 1891.
- 7a. Cornelia M. Clapp, Some points in the development of the Toad-Fish (*Batrachus Tau*). *Journal of Morphologie*, 1891, No. 3, Dezember, p. 494—502, mit 1 Tafel und mehreren Holzschnitten.
8. Arthur Robinson and Richard Assheton, The Formation and Fate of the Primitive Streak with Observations on the Archenteron and Germinal Layers of Rana

- temporaria. With 2 Plates. The Quarterly Journal of Microscopical Science, New Serie No. 128 = Vol. XXXII, part. IV, p. 451—504.
9. Westhoff, Entwicklungsgang der Salamander (*Salamandra maculosa*). Neunzehnter Jahresbericht des Westphälischen Provinzial-Vereins für Wissenschaft und Kunst für 1890, Münster 1891, p. 6. Dem Ref. nicht zugänglich.
 10. R. von Erlanger, Zur Blastoporusfrage bei den anuren Amphibien. Anat. Anzeiger, VI. Jahrg., No. 23 und 24, 31. Dez. 1891.
 11. T. H. Morgan, Some Notes on the Breeding Habits and Embryology of Frogs. The American Naturalist, Vol. XXV, 1891, No. 296, p. 753—760. — Dem Ref. nicht zugänglich.
 12. F. Houssay, Études d'Embryologie sur les Vertébrés. Archives de Zoologie Expérimentale, 1890, No. 2, p. 145—245, p. X—XIV.
 13. F. Houssay, Études d'embryologie sur les vertébrés. Bull. scientif. de la France et de la Belgique. Paris 1891, T. XXIII, p. 55—79, 3 Tafeln. — Dem Ref. nicht zugänglich. — Dasselbe wie 12, oder Fortsetzung?
 14. H. Schauinsland, Entwicklung von *Xenopus capensis*. Verhandlungen der Gesell. deutscher Naturforscher und Ärzte, 63. Vers. zu Bremen. Leipzig, 1891, p. 135.
 15. Josef, Perényi, Die Entstehung des Mesoderms. Mit 2 Tafeln. Vorgelegt der Akademie in der Sitzung vom 21. Okt. 1891. — Mathematische und naturwissensch. Berichte aus Ungarn. Bd. III, 1891, p. 272—278.
 16. Ernst Mehnert, Gastrulation und Keimblätterbildung der *Emys lutaria taurica* (erster Teil einer Entwicklungsgeschichte der *Emys lutaria taurica*). 5 Tafeln Morphologische Arbeiten herausgegeben von Dr. Gustav Schwalbe, I. Bd., 3. Heft. Jena. 1891.
 17. K. Mitsukuri, On the Paired Origin of the Mesoblast in Vertebrata. Mit 1 Fig. Anat. Anzeiger, Jahrg. VI, 1891, No. 7, p. 198—201.
 18. A. Voeltzkow, Über Eiablage und Embryonalentwicklung der Krokodile. Sitzungsbericht der Königl. Preussischen Akademie der Wissensch. zu Berlin, 1891, No. 7. p. 115—120.
 19. Samuel Fessenden Clarke, The Habits and Embryology of the American Alligator, Journal of Morphology. Vol. V, 1891, No. 2, p. 181—214. With 4 Plates.
 20. K. F. Wenkebach, Der Gastrulationsprozess bei *Lacerta agilis*. Mit 15 Abbildungen. Anat. Anzeiger, Jahrg. VI, 1891, No. 2, p. 57—61 und No. 3, p. 72—77.
 21. E. Giacomini, Sur le développement du *Seps chalcides*. Compte rendu des travaux d'anatomie, de physiologie et de pathologie du XIV congrès de l'association médicale italienne, Sienne 16—20 août 1891. Archives italiennes de biologie. Tome XVI, 1891, Fasc. 1, p. 6—7.
 22. E. Giacomini, Materiali per la storia dello sviluppo del *Seps chalcides*. Extr. dal Monitore zool. ital. Firenze, Anno II, No. 9—10, 30 Sett. e. 31 Ott. 1891. con. tav.
 23. E. Giacomini, Über die Entwicklung von *Seps chalcides*. Anat. Anzeiger, VI, 1891, No. 19, p. 548—551.
 24. A. Oppel, Die Befruchtung des Reptilieneies. Anat. Anz. VI, 27. Okt. 1891, No. 19, p. 536—544, mit 4 Figuren.
 25. H. Schauinsland, Zur Entwicklung des Pinguins. Verh. der Gesellsch. deutscher Naturforscher und Ärzte, 63. Vers. zu Bremen. Leipzig, 1891, p. 135.
 26. H. Schauinsland, erneute Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge am Vogelei. Verhandl. der Gesellsch. deutscher Naturforscher und Ärzte, 63. Vers. zu Bremen. Leipzig, 1891, p. 135.
 27. Franz Keibel, Über die Entwicklungsgeschichte des Schweines. Mit 2 Abbildungen. Anat. Anz. VI, 1891, No. 7, p. 193—198.
 28. Rob. Bonnet, Grundriss der Entwicklungsgeschichte der Haussäugetiere. Mit 201 Abbild. Berlin, Parey, 1891, 282 p.

Das lebhafteste Interesse, welches die Frage nach der Gastrulation bei den Vertebraten mit ihrem ganzen Gefolge von damit zusammenhängenden Problemen über Bildung der Chorda, des Mesoderms, des definitiven Entoderms u. s. w. in neuerer Zeit erweckt, ergiebt sich am deutlichsten aus dem grossen Raume, der der Behandlung dieser Dinge in dem neuesten französischen Lehrbuche der Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere von Dr. A. Prenant (2) gewidmet ist. Von den 301 Seiten des bisher erschienen ersten Teiles, in denen die ersten Entwicklungsvorgänge dargestellt werden, gehören etwa zwei Drittel der Schilderung und Erklärung der Gastrulation und der diese begleitenden Vorgänge an; durch sehr zahlreiche Figuren und Schemata wird das Verständnis des Textes erleichtert.

Die von Prenant angenommenen Theorien decken sich vielfach mit den in dem folgenden Bericht bevorzugten Erklärungsversuchen; in manchen Punkten weicht Ref. von dem französischen Autor ab, ohne dass es möglich gewesen wäre, Übereinstimmung und Differenz in jedem Falle hervorzuheben und zu begründen.

Eine vollständige historische Übersicht verbot sich in diesem Referate in Rücksicht auf den Raum von selbst. Sollte die Darstellung aber Zusammenhang haben, so musste auch auf ältere, nicht im Berichtsjahre erschienene Arbeiten zurückgegriffen werden; dieselben sind meist unter dem Text zitiert; soweit das nicht der Fall ist, kann man dieselben in dem sehr vollständigen Litteraturverzeichnis von Mehnert (16) leicht auffinden.

Wie Rabl in seiner geistvollen Arbeit¹⁾ mit vollem Recht bemerkt hat, liegen die Verhältnisse der Gastrulation innerhalb der Anamnia (bei den Fischen und Amphibien) relativ einfach. Es ist nicht allzu schwer, die innerhalb dieser Gruppe auftretenden Erscheinungen auf das Urbild des Amphioxus zurückzuführen. Bei diesem geht bekanntlich durch die Furchung aus dem sehr dotterarmen Ei eine einschichtige Zellblase, eine Blastula hervor. Die untere Hälfte derselben stülpt sich in die obere unter vollständiger Verdrängung der Blastula- oder Furchungshöhle ein; die äussere Zellschicht der so gebildeten Gastrula stellt das Ectoderm, die innere das primäre Entoderm dar. An der dorsalen Seite des letzteren bilden sich nebeneinander drei rinnenförmige Divertikel, die sich allmählich vom primären Entoderm abschnüren; das mittlere wird während der Abschnürung solide und liefert die Chorda, die beiden seitlichen bleiben hohl; ihre demnach von der Urdarm- oder Gastrulahöhle abstammende Lichtung wird

¹⁾ Über die Bildung des Mesoderms, Anatomischer Anzeiger 1888 und Theorie des Mesoderms, Morpholog. Jahrbuch 1889 p. 113—252.

zum Coelom, ihre Wände bilden das „gastrale Mesoderm“. Unter den abge-
sehnürten Divertikeln schiebt sich das Entoderm von beiden Seiten her
wieder zusammen und stellt fortan das sekundäre Entoderm, die epitheliale
Auskleidung des Darmrohres, dar. Die Gastrulaöffnung, der Urmund oder
Blastoporus bleibt als Afteröffnung bestehen.

Wenn wir dem Rabl'schen Schema folgen (l. c. p. 656), so ist die
nächst höhere Form die der Cyclostomen, bei denen, infolge reichlicher
Anhäufung von Nahrungsdottermaterial an der einen (unteren) Seite des
entsprechend grösseren Eies, die Furchung zwar noch „total“ aber merk-
lich „inäqual“ erscheint. Die obere an Nahrungsdotter ärmere Hälfte des
Eies furcht sich rascher, die Teilstücke werden rasch kleiner; die untere an
Nahrungsdotter reichere Hälfte furcht sich langsamer, die Teilstücke bleiben
längere Zeit gross. Daraus resultiert eine Blastula mit excentrisch nach oben
verschobener Blastulahöhle, deren Dach von den kleineren Zellen, deren
Boden von einer dicken, mehrschichtigen Lage grosser Zellen gebildet wird.
— Über die Gastrulation des Neunauges und die damit in Zusammenhang
stehenden Prozesse finden sich Angaben in zwei neueren, im Jahre 1890
erschienenen Arbeiten von Goette und Kupffer¹⁾.

Es macht einen bedenklichen Eindruck, wenn man sieht, wie weit
die Resultate zweier ausgezeichneten Untersucher, die zur selben Zeit den-
selben Gegenstand mit allen Hilfsmitteln modernster Forschung bearbeitet
haben, auseinander gehen. Schnittführung wie Orientierung sind freilich
bei grösseren kugeligen und schon dotterreicheren Eiern, wie die der
Cyclostomen und Amphibien, besonders schwierig.

Kupffer beschreibt am aktiven oberen Pol beim Auftreten der ersten
beiden Furchen die Erhebung von zwei resp. vier konischen Kuppen, in
denen je eine hyaline kugelige Masse zu sehen ist. Die Erscheinung dauert
nur wenige Minuten. Der helle Fleck wird von dem perinucleären hyalinen
Plasma mit dem Kern gebildet; an dieses sind nach den Untersuchungen
von A. Böhm (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 32, 1888) auch die Prozesse der
Polkörperchenbildung und Befruchtung gebunden. Kupffer bezeichnet
ganz allgemein die hauptsächlich „aktive“ hyaline Zellsubstanz um den
Kern, aus der die Attraktionssphären und Spindelfasern hervorgehen, als
Protoplasma (*καὶ ἐξοχρίν*), den übrigen Zelleib, dem vorzüglich „formative“

¹⁾ A. Goette, Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Tiere. 5. Heft. Ent-
wicklungsgeschichte des Flussneunauges (*Petromyzon fluviatilis*) 1. Teil mit Holzschnitten
und 9 Tafeln.

C. Kupffer, Die Entwicklung von *Petromyzon Planeri* mit 6 Tafeln. Archiv f.
mikr. Anatomie Bd. XXXV, p. 469–588.

Funktionen zukommen als Paraplasma. Bei der Eizelle enthält letzteres die Dotterkörner. Kupffer ist geneigt diese nach ihm für die Zellen der Metazoen durchgehende Sonderung mit dem Endoplasma und Exoplasma der Protozoen zu parallelisieren. Von den Furchen vierter Ordnung an ist die Reihenfolge der Furchen eine individuell wechselnde. Es resultiert dies aus dem Hinzutreten von tangentialen Abschnürungen zu den beiden primären Furchungsrichtungen (der meridionalen und äquatorialen), wie sie beim *Amphioxus* beobachtet werden.

(Die zeitweise Erhebung von spitzen konischen Kuppen auf den ersten beiden resp. vier Furchungsstücken hat Ref. an Hechteiern oft gesehen; dasselbe ist übrigens von Teleostiereiern schon beschrieben und abgebildet worden, nur ist an diesen, soviel Ref. weiss, der hyaline Inhalt der Kuppen von aussen nicht unterscheidbar; bei Amphibien kommt etwas ähnliches nicht vor, was immerhin bemerkenswert erscheint).

Vergleichen wir die Gastrulation des dotterreichen, aber noch holo-blastischen Eies der Cyclostomen mit der des *Amphioxus*, so sehen wir, dass bei den Cyclostomen die Masse der grossen, mit Nahrungsdotter reich beladenen unteren Zellen der Blastula nicht auf einmal eingestülpt wird, sondern dass die Gastrulation in der dorsalen Hälfte der zukünftigen Medianebene beginnt und von dieser aus allmählich mit abnehmender Intensität auf die benachbarten Meridiane fortschreitet. Die Gastrulahöhle füllt demnach nicht mehr die ganze Zellschale aus, wie beim *Amphioxus*, sondern nur deren dorsalen Teil; — dies gilt von den Cyclostomen aufwärts für alle Wirbeltiere, mögen ihre Eier holo- oder mesoblastisch sein. Für die Cyclostomen ist das Charakteristische, dass der Einstülpungsprozess überhaupt nicht rings um das Ei herumreicht; eine ventrale Urmundlippe ist bei ihnen, wie sich Prenant ausdrückt, nur virtuell vorhanden. „Ventral findet sich nur ein Umwachsungsrand, der den Rang einer Blastoporuslippe erst gewinnt, wenn er die dorsale Einstülpungsöffnung erreicht hat“ (Prenant p. 118 u. 119).

Durch das frühe Auftreten und das Vorwiegen des Einstülpungsprozesses in der dorsalen Hälfte des Meridians der Medianebene, wie es sich von den Cyclostomen an in immer schärfer ausgeprägtem Masse bei allen Wirbeltieren findet, tritt gegenüber der scheinbar indifferent radiären Struktur der Blastula mit dem Beginn der Gastrulation die bilaterale Symmetrie des Wirbeltierleibes deutlich zutage. Ich nannte die indifferent radiäre Struktur der Blastula eine nur scheinbare, denn wir wissen seit den bekannten Versuchen von Roux und Pflüger am Froschei, dass wenigstens bei diesem die Lage der zukünftigen Medianebene schon bei der ersten Furche (seltener der zweiten Furche) festgelegt wird, demnach schon

in der Blastula bestimmt, wenn auch nur selten für unsere Hilfsmittel erkennbar ist; weitere Versuche von Roux haben dann gezeigt, dass die Medianebene sogar schon bei der Befruchtung bestimmt wird.

An Beobachtungen über eine merkliche bilaterale Symmetrie der Blastula fehlt es übrigens nicht, auch wenn wir uns nur an die kugeligen, holoblastischen Eier halten. Schultze fand die Wand der Furchungshöhllendecke des Frosches vor Beginn der Gastrulabildung in der zukünftigen dorsalen Medianebene dünner als an der entgegengesetzten Seite; Kupffer (l. c. p. 480) beobachtete am Ei von *Petromyzon*, dass die Bildung des epithelialen Blastoderms (die Zusammenfügung zu einer einfachen epithelialen Schicht [Ektoderm]) im Stadium der Morula in der Region des Eies ihren Anfang nimmt, die, wie der Verlauf der Entwicklung ergibt, zur dorsalen wird (nicht am oberen Pol), also, wie ich mich vorhin ausdrückte, in der dorsalen Hälfte des Meridians der zukünftigen Medianebene. Diese auch noch späterhin durch die Länge und Regelmässigkeit ihrer Epithelzellen ausgezeichnete Region bezeichnet Kupffer beim Neunauge, wie bei anderen Wirbeltiereiern, als Embryonschild. Goette beschreibt etwas Ähnliches (l. c. p. 2, Abs. 2).

Auch beim *Amphioxus* ist nach den Hatscheck'schen Bildern und den danach gefertigten Modellen die Gastrula gleich vom Beginn der Gastrulation aus deutlich bilateral symmetrisch, auch hier überwiegt der Meridian der Medianebene mit seinem dorsalen Abschnitt.

Die ganze Erscheinung lässt sich vielleicht im Sinne der Schlussbetrachtung Mehnerts (siehe dessen unten ausführlich referierte Arbeit 16) auffassen: Die äusserlich sichtbare Differenzierung eines Organes (resp. einer Organgruppe) reicht in um so frühere Embryonalstadien zurück, je höher die Ausbildung ist, die dasselbe schliesslich besitzt; — da die Ausbildung der Achsenorgane des Rückens in der Wirbeltierreihe eine immer höhere Stufe erreicht, so wird die Anlage derselben (durch Acceleration der Entwicklung, precocity of aggregation Hubrechts) auch in immer früheren Stadien deutlich.

Die spezielle Schilderung der Entstehung der Gastrulation ist bei Kupffer und Goette recht verschieden, auch die Bilder weichen bis auf die, welche den Schluss des Prozesses illustrieren, nicht unbedeutend von einander ab.

Der Ort der ersten Einstülpung liegt nach beiden Autoren zwischen Äquator und Gegenpol des Eies — das stimmt, wie Ref. nebenbei bemerken möchte, auch für die Amphibien, und zwar findet er sich dort etwa in der Mitte des angegebenen Quadranten. Kupffer aber erklärt ausdrücklich, „von einer Umwachsung, wie M. Schultze und besonders

Calberla es darstellen, d. h. von einer fortschreitenden Überlagerung der kleineren Zellen (der oberen Eihälfte, Ref.) über die grösseren (der unteren Eihälfte, Ref.) kann gar nicht die Rede sein“, vielmehr bildet sich an den Eiern von Fluss- und Bachneunauge das Blastoderm in der Weise, dass die Zellen der oberflächlichsten Schicht der Morula sich epithelial untereinander verbinden, indem sie sich an ihren Berührungsflächen, sowie an dem äusseren und inneren Ende abflachen“ (auch in der unteren Blastulahälfte, Ref.). Ebenso entschieden tritt dagegen Goette für eine Umwachsung der Makromeren der unteren Blastulahälfte durch die Mikromeren des Blastulahöhlendaches ein, nur für die Übergangsstelle der Mikromeren in die Makromeren lässt er die Möglichkeit eines Überganges der letzteren in die ersteren offen.

In Bezug auf das Schlussresultat der Gastrulation sind beide Autoren einig: Erst am Schlusse der Gastrulation kann man von einem Ektoderm und primären (Ref.) Entoderm reden. Zu letzterem ist nicht nur die epitheliale Auskleidung der Gastrulahöhle, sondern die ganze Masse der ins Innere des Eies aufgenommenen „Makromeren“ zu rechnen. Referent kann nicht leugnen, dass die ganze Darstellung und Auflösung des Gastrulationsvorgangs bei Goette sehr genau und einleuchtend erscheint; eine gekürzte Wiedergabe derselben ist leider nicht möglich.

Die Chorda geht nach beiden Autoren, soweit sie auch in den Einzelheiten von einander abweichen, aus dem medianen Zellstreifen der Decke des Urdarmes hervor, der sich von den seitlichen Teilen der Urdarmwand ablöst und dann von dieser unterwachsen wird. Das Mesoderm dagegen soll nach Kupffer im Kopfe, „wo der Darm von Dotterzellen nicht umlagert ist“ (neben der längst abgeschnürten und vom Entoderm unterwachsenen Chorda! Ref.), aus zwei hohen dorsalen Mesodermfalten (wie beim Amphioxus), die sich sekundär abschnüren, entstehen; während Goette auch für den Kopfteil eine prinzipiell durchaus nicht von der des Rumpfes verschiedene Mesoblastbildung behauptet. Für den Rumpf sind beide Autoren in Betreff der Bildungsweise des Mesoderms im wesentlichen einig. Es ist nicht zu verkennen, dass Kupffer die Mesodermbildung im Kopf in erheblich ältere Stadien setzt als Goette; Querschnitte durch das frei herausragende Kopfende, wie sie Kupffer giebt, sind bei Goette überhaupt nicht zu finden. Im Rumpfe ist das Material für das Mesoderm nach beiden Autoren seitlich von der soliden Anlage des Centralnervensystems und von der Chorda in der Makromerenmasse des primären Entoderms dicht unter dem Ektoderm enthalten und spaltet sich von dem primären Entoderm ab; mit der zelligen Auskleidung der Urdarmhöhle steht die Mesodermanlage dort in keiner Verbindung. Den

nach Abspaltung der Chorda und der Mesodermanlage restierenden Teil des primären Entoderms bezeichnet Goette als Enteroderm.

Beide Autoren machen für diese Abweichung von der Mesodermbildung bei *Amphioxus* dasselbe Moment verantwortlich, die Vergrösserung und Vermehrung der dotterhaltigen Makromeren der unteren Blastulahälfte und die damit gesetzte Einengung der Urdarmhöhle. Infolge dessen wird das Material für das Mesoderm von der Begrenzung der Urdarmhöhle seitlich und nach oben abgedrängt und trennt sich nun durch „Abspaltung“, nicht durch „Abschnürung“ vom primären Entoderm. Mag man das nun „Caenogenese“ oder, wie Goette will, einen Fortschritt in der Entwicklung nennen, jedenfalls hat sich die bei den Cyclostomen ihren Ursachen nach durchsichtige Bildungsweise vielfach auf die höheren Vertebratenformen vererbt. Näher darauf einzugehen, ist hier nicht der Ort.

Goette betont besonders, dass die Mesodermanlagen nach innen mit der Chordaplatte noch fest zusammenhängen, wenn sie sich nach unten vom Enteroderm schon durch eine deutliche ins Darmlumen ausmündende Spalte abgesetzt haben; diese ganze zusammenhängende Mesoderm-Chordaplatte entspricht nach Goette genau dem dorsalen Teile des primären Entoderms bei *Amphioxus*, aus dem sich die Mesodermrinne und die Chordarinne bilden, nur dass bei *Petromyzon* die seitlichen Mesodermteile jener Platte gemäss der grösseren Masse der dotterhaltigen Enterodermzellen und der damit zusammenhängenden Enge der Urdarmhöhle von der Begrenzung der letzteren abgedrängt und von Enterodermzellen unterlagert erscheinen.

Eine ganz gleiche Bildung behauptet Goette für das Mesoderm der urodelen Amphibien (*Triton*) und belegt seine Anschauung mit neuen Figuren (Ref. hat ganz ähnliche Bilder gesehen). Goette erhebt dabei eine äusserst lebhafte Polemik gegen Hertwig, er wendet sich ebenso scharf gegen die Befunde, wie die Theorien dieses Autors und verwirft vor allem die Behauptung Hertwig's, dass das Mesoderm bei *Triton* in Form „geschlossener“ Entodermfalten an den Rändern der Chordaplatte aus dem Urdarmepithel auswachse. Auch für die Anuren gilt nach Goette dieselbe Bildungsweise, nur dass sich bei diesen unter der Chorda das Enteroderm nicht von beiden Seiten her zusammenschliesst, sondern durch Abspaltung eines Zellblattes in der Mittellinie von der dorsalen Platte des primären Entoderms ergänzt. Eine Wiedergabe der Schemata Goette's wird seine Anschauungen klarer machen, als eine lange Auseinandersetzung (siehe die Fig. auf der folg. Seite).

In der dorsalen Blastoporuslippe findet Kupffer am Ende der Gastrulation eine Gruppe indifferenten Bildungszellen, die keinem der

primären Keimblätter zuzurechnen ist und auch mit den Produkten derselben, Rückenmark, Chorda, Mesoderm u. s. w. kontinuierlich zusammen-

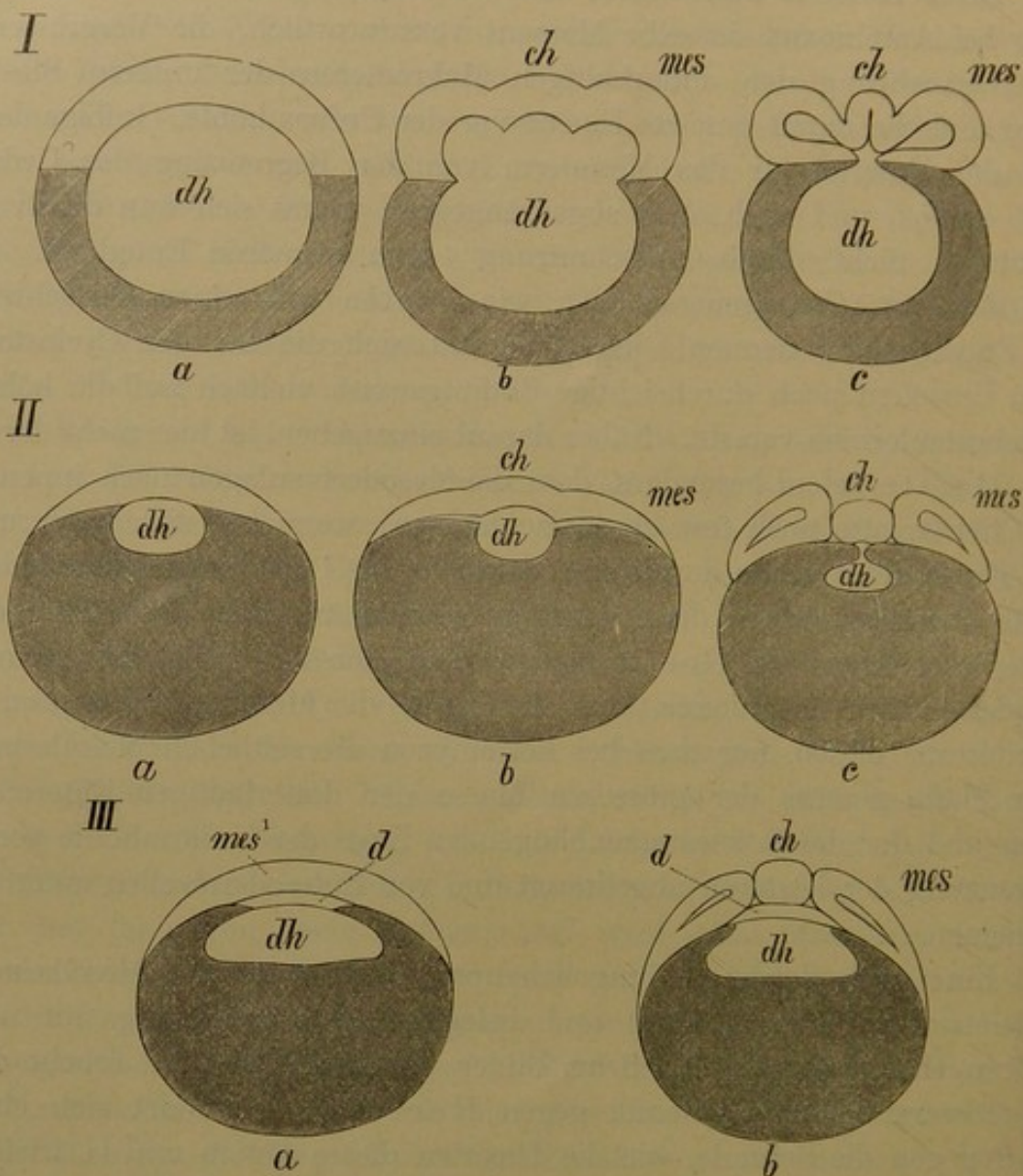


Fig. 1.

(Nach Goette.) Schematische Querschnitte des Entoderms von Amphioxus (I), Petromyzon und Triton (II), anuren Amphibien (III) in verschiedenen Entwicklungsstufen.

Weiss das dorsale, schraffiert das ventrale Entoderm von Amphioxus und ihre Homologa bei den genannten Wirbeltieren, ch Chordaanlage, dh Urdarmhöhle, mes Mesodermplatten, mes¹ einheitliches Mesoderm und d accessorischer medianer Darmblattstreifen der anuren Amphibien.

hängt, den Teloblasten; derselbe bedingt später das Wachstum in caudaler Richtung über den Anus hinaus. Derselbe hat also ähnliche Leistungen, wie die „Schwanzknospe“ der Teleostierembryonen und die Sichel der Reptilien, Vögel und Amphibien. Der Gastrulamund des Neunaugeneies aber wird vom Centralnervensystem nicht überwachsen, schliesst sich nicht,

sondern erhält sich als Leibesöffnung und wird zum definitiven After. Dementsprechend entsteht hier kein *canalis neurentericus* und der Teloblast liegt dorsal vom Prostoma oder prästomal. Bei denjenigen Vertebraten aber, wo sich am hinteren Rande des Prostoma oder Blastoporus eine Sichel bildet, schliesst sich diese Öffnung, indem das Centralnervensystem darüber hinwegwächst. Die Sichel liegt *retrostomal*.

Goette verwirft den Teloblasten Kupffer's gänzlich; er fasst seine Erfahrungen über die Schwanzbildung bei *Petromyzon* und ihre Beziehungen zum Prostomaschluss folgendermassen zusammen: Der Schwanz dieser Tiere entsteht aus dem ursprünglichen Schwanzende, der Rückenwand und den anstossenden seitlichen Prostomarändern. Der nahtähnliche Abschluss der Medullaranlage setzt sich um die Oberlippe des Prostoma bis in dieses hinein fort — *Prostomanaht*, woraus der neurenterische Strang und der Schwanzdarm nebst der sie überdeckenden Oberhaut entstehen. Die Fortsetzung der *Prostomanaht* nach unten vervollständigt die künftige ventrale Wand des Schwanzes und die Hinterwand des Afterdarmes. Der letzte Rest des Prostoma an seinem ventralen Ende wird zum After. Die *Prostomanaht* reicht also von der Schwanzspitze bis zum After.

Goette hat die gleichen Verhältnisse auch an Amphibien noch einmal untersucht; an dem günstigsten Objekt, an *Bombinator igneus*, ergab sich Folgendes:

Kurz vor dem Schlusse des Rückenmarkrohres läuft das spaltförmige, enge Hinterende der Medullarfurche über die Oberlippe des Prostoma in dieses hinein — offener, rinnenförmiger *Canalis neurentericus*. Dann schliesst sich das Prostoma durch eine mediane Naht seiner Aussenlippen — äussere *Prostomanaht* — von der neurenterischen Rinne bis zum unteren Ende, wo eine kleine, vorübergehend fest zusammengezogene Öffnung übrig bleibt — der zukünftige After. Die Innenlippen (des Urmundes) schliessen sich nur ganz oben und klaffen abwärts; zwischen ihnen und der Aussennaht befindet sich der oben kanalartig enge, unten weite und mit dem Afterdarm breit kommunizierende Schwanzdarm. Durch eine Fortsetzung der *Prostomanaht* über die auf der Oberlippe verlaufende Medullarfurche wird der *Canalis neurentericus* vollends hergestellt, daran schliesst sich die Vollendung des angrenzenden Medullarrohres. Mit dem heranwachsenden dorsalen Schwanzende wird der Schwanzdarm längs der Chorda immer länger und dünner ausgezogen, das Darmblatt der unteren Nahthälfte in die Hinterwand des Afterdarmes verwandelt. Die *Prostomanaht* erstreckt sich also vom After bis zur Schwanzspitze.

Man sieht, das Resultat ist in beiden Fällen, mag nur ein neurenterischer Strang oder ein offener neurenterischer Kanal gebildet werden, dasselbe, ebenso gleichen sich die Vorgänge im Prinzip (vergl. übrigens dazu die unten referierten Anschauungen von Robinson und Assheton, welche *Rana fusca* betreffen).

In Betreff der übrigens nicht wesentlich verschiedenen Bildung bei den Urodelen (Triton) müssen wir auf das Original verweisen (l. c. pag. 46 und 47). Das Homologon des Primitivstreife der Amnioten, wenn man diesen als geschlossenes Prostoma auffasst, ist nach Goette bei den Cyclostomen und Amphibien die ventrale Hälfte des Schwanzes von seiner Spitze bis zum After (Haut, ventrale Hälfte des Schwanzdarmes und der Mesodermplatten, Hinterwand des Afters). — Auf die Mesodermproduktion des Primitivstreifens bei den Amnioten, die nach Goette dem offenen Prostoma der Amphibien ganz fehlt, kommen wir noch zurück.

Die Eier der Selachier sind nach Rabl primär meroblastisch; das Dottermaterial ist so angewachsen, dass es nicht mehr im ganzen geteilt werden kann; es furcht sich nur „die Keimscheibe“, eine relativ kleine scheibenförmige Ansammlung von dotterarmem Protoplasma, die sich an einer Stelle des grossen Eies findet. Der Prozess der Furchung selbst zeigt gegenüber dem beinahe mathematisch regelmässigen Bilde bei den holoblastischen Eiern bedeutende Abweichungen, wie wir sie in den letzten Jahren durch Rückert, Kastschenko u. a. genauer kennen gelernt haben. Das wesentlichste dabei ist, dass schon vor dem Auftreten der ersten Furchen eine ganze Anzahl Kerne in der Keimscheibe vorhanden sind, von denen weiterhin ein Teil besonders charakterisierter am Rande und unter der Keimscheibe in den angrenzenden Dotter übertreten; dieselben werden als Merocytenkerne (Dotter- oder Parablast- = Periblastkerne) bezeichnet. Ihre Bestimmung ist noch nicht ganz sichergestellt; der grösste Teil derselben dient der Aufnahme und Verarbeitung von Dottermaterial; am Rande des Keimes aber sollen dieselben nach Rückert sich durch eine Art sekundärer Abfurchung mit einem Zelleibe umgeben und den Zellen des Keimes, namentlich dem Entoderm zufügen. Nach einer neuesten Mitteilung Rückerts (4) sollen die Merocytenkerne schon bei der Konjugation der Vorkerne vorhanden sein, Rückert ist geneigt, dieselben auf überschüssige eingedrungene Spermatozoen zurückzuführen. Die Abfurchung des Keimes selber um die in demselben zurückbleibenden (anfänglich meist grösseren) Kerne (Holocytenkerne Rückerts) liefert, nachdem zwischen den Teilstücken vergängliche intercelluläre Räume und Spalten aufgetreten sind, eine wenig konvexe Zellplatte, die fast überall mit einem

verdickten, mehrzelligen Rande dem Dotter aufruht und unter der sich eine Furchungshöhle befindet. Der Boden der letzteren wird von dem Dotter, welcher Merocytenkerne enthält, gebildet; doch finden sich auf demselben, namentlich am Rande, im Anschluss an die deckende Zellplatte auch eine Anzahl lockerer, rundlicher Zellen, die nach Rückert als sekundär abgeschnürte Merocyten aufzufassen wären. Dieser Autor hat sich das Verdienst erworben, durch Untersuchung „orientierter“ Keimscheiben nachzuweisen, dass die Furchungshöhle excentrisch unter der Keimscheibe näher dem hinteren Ende entsteht und dort auch am geräumigsten wird und dass in dem Blastulastadium sich die bilaterale Symmetrie ausserdem noch dadurch ausgeprägt findet, dass die Keimhöhlendecke in der zukünftigen Medianebene am hinteren Rande am dünnsten, am entgegengesetzten Rande aber am dicksten ist. An der fertigen Blastula entspricht die durchgefurchte Keimscheibe offenbar der dünnen Keimhöhlendecke, der gesamte Dotter mit den Merocytenkernen und wohl auch mit den lockeren Zellen am Boden der Furchungshöhle den dicken dotterreichen Makrocytenmassen der unteren Hälfte des Cyklostomeneies.

Die Gastrulation des Selachierkeimes haben in einer Arbeit, welche zwar erst anfangs 1892 erschienen ist, die Ref. aber doch benutzen konnte, die Gebrüder Ziegler¹⁾ ebenso ausgezeichnet beschrieben wie illustriert.

Ihre Arbeit hat in vielen Beziehungen nur zur Bestätigung der Angaben früherer Autoren (namentlich Balfour, Rückert, Swaen, Rabl) geführt. Die Gastrulaeinstülpung tritt zuerst in der Mitte des hinteren Randes der Keimscheibe auf und breitet sich von hier aus nach jeder Seite hin allmählich weiter nach vorn um den Rand der Keimscheibe herum aus, ohne aber (nach Ziegler) jemals den Vorderrand der Keimscheibe zu erreichen (ähnlich wie bei den Cyklostomen). Die Einstülpung geschieht in der Weise, dass sich am hinteren Rande das inzwischen zu einem epithelialen Blatte zusammengeschlossene Blastoderm nach unten umschlägt; das umgeschlagene Blatt dehnt sich aber nur von der Mitte des hinteren Randes aus weit nach vorn aus, nur in der Mitte bildet sich infolge dessen unter dem mehrschichtigen, „Embryonalschilde“ eine längere Urdarm- oder Gastrulahöhle; seitlich um den Rand der Keimscheibe herum ist die Gastrulahöhle sehr seicht und nebenbei ganz vergänglicher Natur. Nur der von der Mitte des hinteren Randes nach vorn ziehende Teil des Urdarmes erhält sich als bleibende Darmhöhle. Die obere, die vordere

¹⁾ Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Torpedo* von H. E. Ziegler und Fr. Ziegler in Freiburg i. B. Archiv f. mikr. Anatomie Bd. XXIX.

und die seitlichen Wände der Urdarmhöhle werden von dem eingestülpten Blatte, dem „gastralen Entoderm“, ausgekleidet, die untere Wand bildet für's erste der merocytenhaltige Dotter, welcher sich aber später auch mit einer vom gastralen Entoderm abstammenden Zellschicht überzieht. Vom hinteren Rande der Keimscheibe aus bilden sich im Embryonalschilde über der Gastralhöhle die Rückenteile des Embryos. Die Mitte des hinteren Randes entspricht offenbar der dorsalen Blastoporuslippe des Cyklostomeneies, schwache seitliche Blastoporuslippen sind noch vorhanden, eine vordere Blastoporuslippe aber fehlt (nach Ziegler) wie die ventrale Blastoporuslippe bei den Cyklostomen; der Halbkreis der Blastoporuslippen schliesst sich nicht zum Vollkreise.

Allmählich bedeckt sich ausserhalb der Gastrulahöhle der Boden der Furchungshöhle von den Rändern des Keimes her mit einer Zellschicht, dem „Dotterentoderm“; Rückert leitet dasselbe von den Merocyten, Ziegler u. A. von den lockeren Randzellen des Keimes selbst her. Sei dem, wie ihm wolle, jedenfalls muss das „Homologon des Dotterentoderms der Selachier bei den Amphibien in denjenigen Dotterzellen gesucht werden, welche den Boden der Furchungshöhle auskleiden“ (Ziegler). Man kann den gastrulierten Keim der Selachier recht gut mit Hæckel eine *Discogastrula* nennen.

Nun bedingt die grosse ungefurchte Masse des Nahrungsdotters bei Selachiern zwei Erscheinungen, welche sich auch bei den höheren Typen der sekundär meroblastischen Eier wiederholen. Einmal schnürt sich die Embryonalanlage von der Dottermasse, die an ihrer Bauchseite nur vermittelt eines Stieles angeheftet bleibt, ab und zweitens muss die Dottermasse vom Keim allmählich umwachsen werden. Letzteres wird von der oberen Schicht des Keimes, die nach Bildung der Gastrulahöhle als Ektoderm zu bezeichnen ist, zusammen mit dem Dotterentoderm und dem inzwischen gebildeten, später gefässführenden Mesoderm besorgt.

Es bleiben noch zwei mit der Gastrulation in engster Verbindung stehende Fragen zu beantworten: wie entstehen Chorda und Mesoderm und wie findet der Verschluss des Urmundes statt? —

Die Chorda schnürt sich von einer mittleren Zellplatte an der Dorsalseite des gastralen (primären) Entoderms ab und wird allmählich von den an diese Platte anstossenden Rändern des gastralen Entoderms unterwachsen. Die Bildungsweise derselben ist also der bei *Amphioxus* und den Cyklostomen beobachteten genau homolog.

Die erste Anlage des Mesoderms ist eine bilaterale; es wuchert dasselbe jederseits aus dem Entoderm hervor und zwar einmal längs des ganzen seitlichen und mittleren Urmundrandes (die Umgebung der Mittel-

linie am hinteren Rande natürlich ausgenommen) als peristomales (Rabl) oder pheripherisches (Rückert) Mesoderm; an der Randkerbe einer eingebogenen Stelle in der Mitte des Hinterrandes, zwischen den bald nach hinten vorspringenden „Schwanzlappen“ biegt die peristomale Bildungsstätte des Mesoderms jederseits nach vorn in die zweite, die gastrale (Rabl) oder axiale (Rückert) um, d. h. in eine Zellwucherung, die jederseits in der Länge der Embryonalanlage an der seitlichen Grenze der Chordaplatte aus dem Entoderm herauswächst (Mesodermstreifen). Das peristomale und das gastrale Entoderm verbinden sich neben dem hinteren Teil der Embryonalanlage sehr bald und breit; ihre weiteren Schicksale fallen ausserhalb des Bereiches dieses Referates, nur soviel sei hier hervorgehoben, dass in dem vorderen Teile des Blastularandes und nach dem Verstreichen der rudimentären seitlichen Gastrulahöhle auch seitlich das Mesoderm weiterhin seinen Ursprung vom Dotterentoderm nimmt, so dass das letztere sich auch dadurch als eine dem gastralen Entoderm verwandte Bildung erweist; es entspricht ja zusammen mit dem ersteren und dem Dotter der unteren Hälfte der Blastula der Cyklostomen und des Amphioxus, die bei letzterem in ihrer Gesamtheit zum „gastraln Entoderm“ wird.

Zum Vergleich mit den Cyclostomen und dem Amphioxus ist noch Folgendes zu bemerken: Das gastrale Mesoderm entspricht in Bezug auf den Ort seiner Bildung dem gleichen Blatte bei Amphioxus. Der Unterschied, dass es als herauswuchernde geschlossene Zellmasse (Proliferation) und nicht in Form einer sich abschnürenden Falte vom Entoderm her entsteht, ist unerheblich; Spuren einer Faltenbildung lassen sich übrigens stellenweise nachweisen (Ziegler Fig. 6 V, Rückerts „Cölobucht“); die Cölomspalte bildet sich bei den Selachiern erst sekundär durch Auseinanderweichen der Zellen des gastraln Mesoderms. Wenn man annimmt, dass die Selachier ein auch entwicklungsgeschichtlich cyklostomen-ähnliches Stadium durchlaufen haben, so wäre die Bildung des gastraln Mesoderms eine Rückkehr zu den einfacheren Verhältnissen beim Amphioxus, wohl dadurch bedingt, dass hier keine so gewaltige, die Gastrulahöhle einengende Zellmasse bei der Einstülpung mehr vorhanden ist, wie bei Petromyzon; es ist dabei bemerkenswert, dass bei den nach Rabl sekundär holoblastischen Eiern, die sich von den Selachiern herleiten, unter ähnlichen Einstülpungsverhältnissen gleiche Erscheinungen bei der Mesodermbildung wiederkehren (bei den Anuren und Ganoiden sicher) wie bei den primär holoblastischen Cyklostomen: Abspaltung des Mesoderms von der die Urdarmhöhle einengenden Zellmasse des primären Entoderms ohne Beziehung der Bildungsstelle zur Zellbekleidung des Urdarmes selbst.

Das peristomale Entoderm vergleicht Rabl mit den Mesodermpro-

dukten der an der ventralen Urmundlippe des Amphioxus gelegenen grossen Entodermzellen (Polzellen des Mesoderms). Die besondere Ausbildung derselben bei den Selachiern hängt wohl mit der neuen Leistung, die diesem Mesodermteil geworden ist, zusammen, nämlich einen Mesodermüberzug für die grosse Dotterkugel zu liefern.

Für die Cyklostomen wird eine peristomale Mesodermbildung nicht erwähnt; es ist aber charakteristisch, dass dieselbe sich von den Selachiern an, auch bei den sonst so cyklostomenähnlichen, sekundär holoblastischen Eiern der Amphibien und Ganoiden, in ausgedehntem Maasse erhält.

Der Schluss des Blastoporus geschieht so, dass die seitlichen Teile desselben, wie erwähnt, sehr früh verstreichen. Der mediale Abschnitt, welcher in den Urdarm führt, schliesst sich zunächst an der dorsalen Blastoporuslippe. Dort sind die „Schwanzlappen“ stärker herausgewachsen, ihre Enden richten sich auf und legen sich zusammen, und zwar so, dass die Rinne zwischen ihnen (*incisura neurenterica*) zu dem *Canalis neurentericus* geschlossen wird; derselbe entspricht also dem vordersten Teile des Blastoporus. Die hinter dem *Canalis neurentericus* verwachsenden Enden der Schwanzlappen enthalten indifferenzierte Zellmassen, in welchen Mesoderm und Entoderm zusammenhängen (hinterste und letzte Produktionsstätte des gastral Mesoderms). Die Gebr. Ziegler bezeichnen die aus dieser Verwachsung entstehende Bildung als „Schwanzknopf“ und setzen dieselbe dem Primitivstreifen der Amnioten homolog. Referent möchte zu letzterem auch die sich an die endständige Verwachungsstelle des Prostoma an der Unterseite des Schwanzendes in der Richtung nach vorn anschliessende Verwachungsnaht des Schwanzdarmes, sowie die früh verstreichenden seitlichen Prostomalippen der Keimscheibe rechnen, — denn der Primitivstreifen der Amnioten soll ja aus einem ganzen, mit den Seitenrändern verschmolzenen Prostoma (nicht nur aus einem Teil desselben) entstehen. Jene ganze oben vom Referent bezeichnete Stelle beteiligt sich auch, wie der Primitivstreifen, an der Bildung von peristomalem Mesoderm.

Der After ist bei den Selachiern eine Neubildung, d. h. eigentlich eine Wiederöffnung eines Teiles der hinteren Prostomanaht (im obigen Sinne des Ref.).

Bei den Ganoiden ist das Ei nach Rabl unter Abnahme des Nahrungsdotters sekundär holoblastisch. Als Erinnerung daran, dass diese Eier aus meroblastischen hervorgegangen sind, kann man eine Erscheinung auffassen, die in übereinstimmender Weise von Salensky für den Sterlet und von Beard für *Lepidosteus* angeführt wird; die untere dotter-

reiche Hälfte des Eies furcht sich sehr langsam und unvollständig; wenn in der oberen Hälfte eine ganze Menge von Furchungskugeln fertig gebildet sind, schneiden die spärlichen Furchen auf der unteren Seite erst ganz oberflächlich ein; erst sehr spät kommt es zu einer vollständigen Zerlegung der Unterhälfte in Furchungsabschnitte. Die Gastrulation entspricht nach Salensky im allgemeinen der der Cyklostomen, nur dass sich der Blastoporus zum Ringe schliesst. Das eingestülpte Blatt zerlegt sich in das mehrschichtige Mesoderm und das einschichtige Entoderm; die Chorda ist rein mesodermalen Ursprungs, alles Verhältnisse, die genau mit denen der Anuren übereinstimmen. Die vergleichende Auffassung derselben muss eine ganz ähnliche sein, wie oben nach Goette für die Cyklostomen und Anuren gegeben wurde.

Von den Ganoiden aufwärts gabelt sich der Wirbeltierstamm; von ihnen stammen einerseits die Teleostier mit sekundär meroblastischen Eiern, andererseits die sekundär holoblastischen Eier der Amphibien.

Im Berichtsjahre ist eine ausgezeichnete amerikanische Arbeit von H. V. Wilson (7) erschienen, welche die Entwicklungsgeschichte einer Seefischart (*Serranus atrarius*) in erschöpfender Weise behandelt; die Darstellung ist klar und präzise, die Abbildungen deutlich und zahlreich, und die Berücksichtigung der fremdsprachigen Litteratur eine ungewöhnlich genaue. Auch die uns hier interessierenden Fragen der Gastrulation und der damit zusammenhängenden Prozesse erfahren eine ausführliche Behandlung, der wir im wesentlichen folgen werden.

Die Entwicklung eines grossen und sehr homogenen Nahrungsdotters bei den Knochenfischen bedingt wieder, dass sich nur eine kleine scheibenförmige Protoplasmaansammlung an einem, gewöhnlich dem oberen, Pole des Eies furcht. Die Richtung der Furchen weicht, wie immer bei meroblastischen Eiern, von der bei holoblastischen erheblich ab; die Furchen dritter Ordnung verlaufen nicht äquatorial zur Eikugel, sondern diese, wie die 4. Ordnung, sind Parallelfurchen zu der ersten und zweiten und wie diese senkrecht zur Ebene der Keimscheibe. Wilson neigt zu der Rauber'schen Ansicht, dass die dritte, die Äquatoralfurche der Amphibien, den Knochenfischen verloren gegangen sei; Referent kann dieser Anschauung nicht beistimmen. Obgleich das Furchenbild des *Serranus* selten bis zum 32zelligen Stadium ganz symmetrisch bleibt, setzen in den entsprechenden Zellen beider Hälften die Furchen genau zur selben Zeit ein. Dem Referenten ist an den Bildern des für dergleichen Zwecke offenbar sehr günstigen *Serranuseies* die sehr deutliche Bestätigung der Hertwig'schen Regel aufgefallen, dass die Kernspindel sich immer

so einstellt, dass ihre beiden Hälften in die grösste Achse der betreffenden Zelle sich einzustellen suchen, und zwar so, dass auf beide Seiten der daraus resultierenden Teilungsebene etwa gleiche Quantitäten Protoplasma entfallen.

Es sei hier eingeschaltet, dass im Jahre 1891 eine amerikanische Dame, Cornelia M. Clapp (7a) die sehr grossen Eier von *Batrachus Tau* (5 mm Durchmesser) darauf hin untersucht hat, inwieweit dieselben mit dem von Roux und Pflüger für das Froschei gefundenen Gesetze übereinstimmen, dass die erste (resp. zweite) Furche mit der Medianebene zusammenfällt. Das Resultat war ein recht ungünstiges: Unter 33 Eiern fiel die erste Furchungsebene nur dreimal mit der Medianebene zusammen, in den übrigen bildete sie einen mehr weniger spitzen Winkel mit derselben, ein Zusammenfallen der Medianebene mit der Richtung der zweiten Furche wurde niemals gefunden. Referent kann jedoch einen leisen Zweifel an der Vollgültigkeit dieses Resultates nicht unterdrücken. Wer dergleichen difficile Versuche kennt, wird zugestehen: Sechs Tage zwischen dem Auftreten der ersten Furche und dem Deutlichwerden der Embryonalanlage sind ein sehr langer Zeitraum, indem allzuleicht Verschiebungen eintreten können; und wenn auch gesagt wird: Die Adhäsion des Dotters an der Eihaut, welche ihrerseits an der Unterlage haftete, verhinderte die Drehung des Eies, so gilt eine solche Adhäsion sicher nur für die ersten Stadien.

Bei der Furchung des Serranuseies bleibt nach Wilson unter dem gefurchten Keime eine dünne kernlose Protoplasmaschichte (central periblast layer) übrig, die am Rande in einen ebenfalls kernlosen, etwas dickeren Ring von Protoplasma (early periblast ridge) übergeht. Mit diesem letzteren hängen übrigens die sonst von einander und von den centralen Zellen scharf abgesetzten Randzellen kontinuierlich zusammen. Bald aber verlieren diese Randzellen ihre Konturen, ihre Kerne vermehren sich und wandern allmählich in die unter der Furchungshöhle gelegene Protoplasmaschicht ein, so dass der abgefurchte Keim jetzt auf einem kernreichen Syncythium aufruht, wie ein Uhrglas auf dem Ziffernblatte. Dieses Syncythium ist der vielbesprochene Periblast der Knochenfische; die Bildungsweise desselben, wie sie unser Autor schildert, stimmt mit der von Agassiz und Whitmann gegebenen im wesentlichen überein. Die Verwandtschaft der Bildung, welche mit der Umwachsung des Dotters den letzteren allmählich einschliesst, mit dem „Dotterentoderm“ der Selachier ist augenfällig, obgleich auch Differenzpunkte vorliegen. Wir kommen auf die morphologische Bedeutung derselben bei Besprechung der Gastrulation zurück. Die merkwürdigen Beziehungen des Periblasts in späteren Stadien zur Leber-

bildung und damit zusammenhängend zur endgültigen Resorption des Dotters sind im Original nachzulesen.

Am interessantesten ist bei Wilson die Schilderung der Gastrulation des Knochenfischeies, der wir in freier Darstellung folgen. Das Knochenfischei ist meroblastisch; es zeigt aber seine Abstammung von einem holoblastischen Ei, wie dem der Ganoiden, noch darin, dass der Embryo sich nicht eigentlich, wie bei den Selachiern und später bei den Amnioten, vom Dotter abschnürt, sondern dass der Dotter von den Urmundlippen umwachsen und mit in den Embryonalkörper aufgenommen wird. Einstülpung und Umwachsung zeigen sich aber im Vergleich zu den Ganoiden und den Amphibien, welche letztere man als die besser gekannten hier etwas unmethodisch heranziehen muss, ein wenig verschoben. Während bei den Ganoiden und Amphibien die ventrale Blastoporuslippe erst auftritt, wenn die obere Keimschicht die Masse der unteren Furchungszellen beinahe ganz umwachsen hat, bildet sich die vordere Blastoporuslippe bei Serranus viel früher, zu einer Zeit, wo der gefurchte Keim nur erst eine flache Kappe auf dem ungefurchten Dotter darstellt. Zum Unterschiede von den Selachiern aber und den Amnioten geschieht die Umwachsung nicht von einem Umwachsungsrande, zu dem sich bei ersteren die seitlichen Teile des Blastoporus umwandeln, sondern von einem richtigen Umschlagsrande aus. Lassen wir die Vergleiche bei Seite, so stellt sich die Sache folgendermassen dar. Auf der Oberfläche der Zellplatte des Keimes differenziert sich eine „Deckschicht“, welche an der Gastrulation nicht teilnimmt. Die ganze Zellplatte wird von unten her konkav und zwar verdünnt sie sich nach der Richtung des späteren vorderen Körperendes mehr, als nach dem hinteren Rande zu. In der Mitte dieses hinteren Randes, also wieder zuerst im dorsalen Meridian der Medianebene, schlägt sich die Zellplatte nach unten um, so dass eine Verdickung, der Randwulst, entsteht; dann schiebt sich die umgeschlagene Zelllage an der Unterseite der oberen Zellplatte gegen das Centrum des Keimes hin vor, während sie sich gleichzeitig weiter in den Randwulst hinein von der oberen Zelllage abspaltet. Auf dieselbe Weise findet von der Mitte des hinteren Randes aus allmählich um den ganzen Keim herum der Umschlag statt. Derselbe erreicht aber nur am hinteren (embryonalen) Pole eine erhebliche Ausdehnung (bis zur Mitte der Keimscheibe), in den übrigen Randbezirken des Keimes bleibt der Umschlag nur unbedeutend; an beiden Stellen findet übrigens bei der weiteren Ausbreitung der unteren Keimschicht eine erhebliche Verdünnung derselben statt. Nur das von der Mitte des hinteren Randes aus (im Bereiche des Embryonalschildes) umgeschlagene Blatt ist als primäres Entoderm zu bezeichnen, unter demselben findet sich als schmale Spalte

die Urdarmhöhle, deren Boden anfänglich vom Periblast mit dem Dotter gebildet wird. Periblast und Dotter entsprechen hier genau der Masse der grossen Dotterzellen, die bei den Amphibien den Boden der Gastrulahöhle bilden (vgl. die Bilder). Besonderheiten gegenüber den Amphibien (besser Ganoiden) finden sich bei den Knochenfischen nach zwei Richtungen; erstens ist (wenigstens im Anfange) das Kopfbende der Urdarmhöhle gegen die Furchungshöhle hin offen; zweitens wird der Zellbelag der ventralen Wand der Darmhöhle in der Weise gebildet, dass das dorsale Entoderm nach Abspaltung der Chorda und des Mesoderms sich allmählich nach unten zusammenbiegt und schliesslich in der ventralen Mittellinie verwächst.

Das primitive Entoderm spaltet sich (wie bei den Ganoiden) in Chorda, sekundäres Entoderm und Mesoderm. Ein medianer Zellstrang desselben grenzt sich (in der Richtung von hinten nach vorn) als Chorda ab; die seitlichen demselben angrenzenden Zellschichten zerlegen sich in Mesoderm und sekundäres Entoderm. Letzteres ist natürlich anfänglich (durch die Abschnürung der Chorda) in der Mitte unterbrochen, die freien medianen Ränder desselben wachsen dann unter der Chorda zusammen. Bei anderen Knochenfischen, z. B. der Forelle, findet nach Henneguy kein Zusammenwachsen des sekundären Entoderms unter der Chordaanlage statt, sondern die mediane Schlussplatte des sekundären Entoderms spaltet sich von der Chordaanlage ab; es sind das Unterschiede genau wie zwischen urodelen und anuren Amphibien und ebenso wie bei diesen zu deuten (siehe oben pag. 493).

Während dieser Differenzierungen innerhalb der Embryonalanlage umwächst der Keimring (extraembryonale Blastoporuslippe) zusammen mit dem Periblasten allmählich den Dotter; einen relativ festen Punkt bildet dabei (wie man an den Lageverhältnissen zur Ölkugel sehen kann) das Schwanzende des Embryos, während Rumpf und Kopf des Embryos selbst in der umwachsenden Keimscheibe sich mehr und mehr durch Intussusception in die Länge strecken (also übereinstimmend mit Henneguy, entgegen His Konkrescenztheorie).

Erst bei Beendigung der Umwachsung, beim Schlusse des Urmundes, der an der feststehenden hinteren (dorsalen) Urmundslippe stattfindet, fügt der verengerte Keimring seine Zellmasse dem Schwanzende des Embryos an (nach Wilson durch eine Art modifizierter Konkrescenz). In dieser Kaudalmasse (in der dorsalen Urmundslippe) findet für's Erste keine Zerlegung in Keimblätter statt; am vorderen Ende derselben hängen Medullaranlage und Entoderm zusammen (neurenterischer Strang, neurenteric streak); Wilson sieht diese Zellmasse (mit Henneguy und Schwarz, wie Ref. glaubt, nicht ganz mit Recht) als dem Primitivstreifen der Amnioten

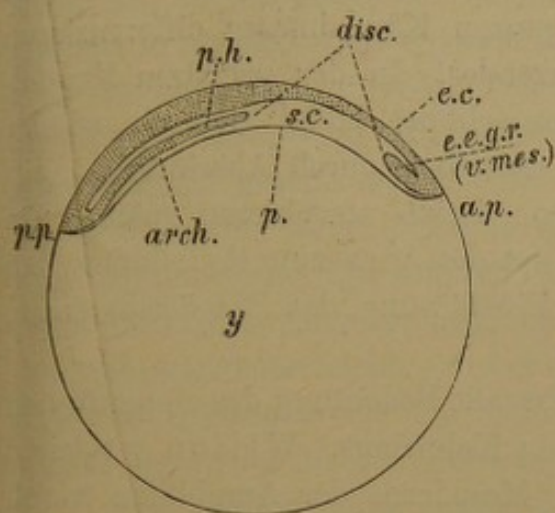


Fig. 2.

Schema eines frühen Stadiums der Teleostiergastrula. p. p. hinterer, a. p. vorderer Pol; hintere, vordere Blastoporuslippe; p. h. primärer Hypoblast; arch = Archenteron = Urdarmhöhle; p. = Periblast; s. c. = Furchungshöhle; disc. = Discoporus = Öffnung in dem nicht vollständig geschlossenen primären Entoderm; e. c. = Ektoderm e. e. g. r. (v. mes) extraembryonaler Keimwall (ventraler, besser wohl peristomaler Ref.) Mesoblast; y = Dotter.

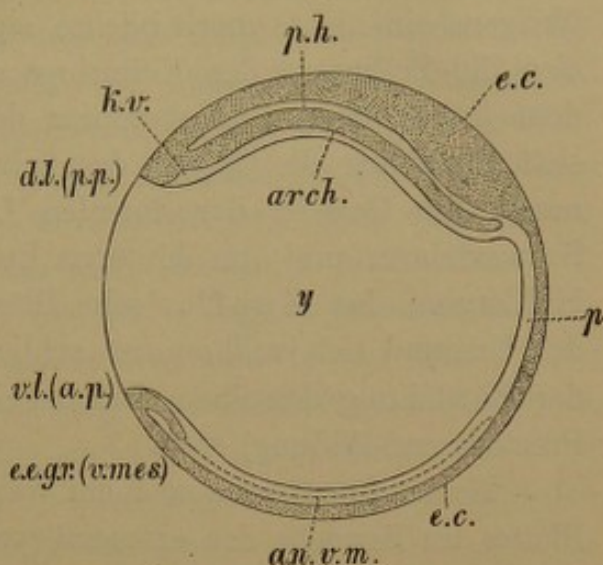


Fig. 3.

Schema einer Teleostiergastrula kurz vor Schluss des Blastoporus; d. l. (p. p.) = dorsale, früher hintere Blastoporuslippe; v. l. (a. p.) = ventrale, früher vordere Blastoporuslippe; K. v. Kupffer'sches Bläschen; a. n. v. m. Ausdehnung des ventralen (peristomalen) Mesoblasten bei den Vorfahren. — Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 2.

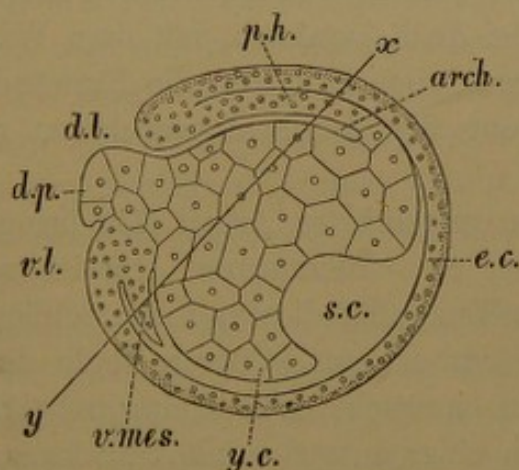


Fig. 4.

(Nach Hertwig). — Medianschnitt durch die Froschgastrula. d. l. dorsale, v. l. ventrale Blastoporuslippe; — d. p. Dotterpropf; s. c. Rest der Furchungshöhle; y. c. Dotterzellen; e. c. = Ektoderm; — p. h. primärer Hypoblast (primäres Entoderm); — arch = Urdarmhöhle; — v. mes. = ventraler (peristomaler) Mesoblast.

Die Figuren sind der Arbeit von Wilson entnommen, dieselben sind nur wenig verkleinert.

homolog an. Der primären Kaudalmasse der dorsalen Urmundslippe, die übrigens ein nicht unerhebliches eignes Längenwachstum zeigt, fügt sich also die Zellmasse des Keimrings als sekundäre Kaudalmasse an. Aus dem indifferenten Zellenkomplex der ganzen Kaudalmasse differenzieren sich allmählich die Organe des Schwanzendes. In der primären Kaudalmasse (im Gewebe der dorsalen Urmundslippe) bildet sich ein solider Schwanzdarm und am hinteren Ende desselben durch Abschnürung ein Hohlorgan, das Kupffer'sche Bläschen. Beide atrophieren später. Da der Urmund sich vollkommen schliesst, ist der Anus eine Neubildung; bei der Entstehung desselben findet keine Einstülpung des Ektoderms (keine Proctodaeum-Bildung) statt.

Nachzufügen wäre noch ein Wort über die Bedeutung des eingestülpten Blattes im Bereiche des extraembryonalen Keimrings. Wilson vergleicht dasselbe mit Recht dem peristomalen Mesoderm der Amphibien (vergl. Figuren); er nennt es ventrales Mesoderm und führt aus, dass dasselbe bei den Knochenfischen als rudimentäre Anlage aufzufassen sei, die im Zusammenhang mit der Grösse des Dotters ihre Funktion verloren habe. (Genaueres darüber im Original pag. 267 und 268.)

Im Ganzen stimmt Wilson's Auffassung der Knochenfischgastrulation mit der Ziegler's überein, eine historische Würdigung der von früheren Autoren aufgestellten Ansichten ist hier nicht möglich, Interessenten finden das Nötige, sowie die Litteraturnachweise in der Arbeit des amerikanischen Autors.

Dem Vergleich der Gastrulabildung bei den Knochenfischen mit den ähnlichen Vorgängen bei dem Amnioten, mit dem Wilson schliesst, können wir hier nicht folgen, auch hält Ref. die Einwände, welche Wilson gegen Rabl's Auffassung der Amniotengastrulation macht, für missverständliche.

In der oben schon angeführten Arbeit (7a) bringt Cornelia Clapp Notizen und Bilder über eine interessante Abweichung des Blastoporuschlusses bei *Batrachus Tau*. Bei diesem Fisch schliesst sich der Blastoporus nicht, wie bei *Serranus*, am hinteren Ende der Embryonalanlage, sondern die den Dotter umwachsenden Keimringhälften kommen hinter der Embryonalanlage in einer ausgedehnten Strecke zur Vereinigung, ein dunkler Streifen bezeichnet noch eine Zeit lang die Nahtstelle; am Umwachsungsrande findet man eine Kerbe; der Embryo bleibt also hier nicht randständig. Die Verfasserin bezieht die Besonderheit, welche unter den Knochenfischen vollkommen isoliert zu sein scheint, auf die ungewöhnliche Grösse des Dotters (5 mm Durchmesser). Das Bild wird dadurch ein ganz ähnliches wie bei den Haifischen.

Das Ei der Amphibien schliesst sich, wie bekannt, sowohl in Bezug auf seine Organisation, wie seine Entwicklung auf's Engste an das der Ganoiden an; es ist sekundär holoblastisch, wie dieses¹⁾. Das kuglige Ei enthält in seinem oberen (spezifisch leichteren, an der Oberfläche gewöhnlich dunkler pigmentierten) Teile den Bildungsdotter, in seinem unteren (spezifisch schwereren) den Nahrungsdotter, beide sind aber nicht streng von einander geschieden, sondern gehen ganz allmählich ineinander über; es fehlt in der oberen Partie nicht an freien Nahrungsdotterkörnchen, die „Dotterovoide“ des unteren Abschnittes aber sind in ein feinkörniges Protoplasmanetz eingesprengt. Die Furchung ist holoblastisch und inäqual, die nahrungsdotterreichere untere Hälfte zerlegt sich langsamer (zeigt daher grössere Teilstücke) als die obere. Die Furchungshöhle liegt dementsprechend gegen den oberen Pol hin verschoben.

Über die Furchung des Axolott-Eies bringt Houssay (12) in jüngster Zeit Angaben, die im thatsächlichen nicht viel neues ergeben. Er hat Axolotleier in Zwangslage beobachtet und hat, wie Pflüger, Born u. A. gesehen, dass dann die erste und zweite Furche ohne Rücksicht auf die Stellung der primären Eiaxe und des äusseren Pigments vertikal steht. Die Kenntnis der Angaben seiner Vorgänger scheint nicht sehr tief zu sein, da der Autor meint, Referent hätte über diese Erscheinungen ungefähr dieselbe Anschauung ausgesprochen, wie Pflüger²⁾. Der „mechanische“ Erklärungsversuch des Autors, dass die Schwere die Kernspindeln direkt richte, — sie stellten sich bei den Furchen dritter Ordnung senkrecht, weil der eine Pol derselben schwerer sei, als der andere! — wird, abgesehen von dem absoluten Mangel eines Beweises für eine solche Annahme, durch die bekannten Roux'schen Versuche, bei denen sich Froscheier auf einem sich drehenden Wasserrade genau so entwickelten, wie ruhende, widerlegt. Merkwürdigerweise glaubt Houssay, dass Roux's Versuche mit den Anschauungen des Referenten nicht in Einklang zu bringen seien.

Auch die Gastrulationsvorgänge am Amphibienei stimmen im ganzen und grossen mit den gleichen Vorgängen an den auch äusserlich so ähnlichen, sekundär holoblastischen Eiern der Ganoiden und demnach auch bis zu einem gewissen Grade mit denselben Vorgängen am primär holoblastischen Cyklostomenei überein. Die Einstülpung beginnt zwischen dem Äquator und dem unteren Pole in der dorsalen Hälfte der zukünftigen

1) Bedauerlich ist, dass wir über die Entwicklung der Dipnoer noch gar nichts wissen.

2) Im Litteraturverzeichnis ist nur die vorläufige Mittheilung des Ref. aufgeführt, die ausführliche Arbeit, die im Archiv f. mikr. Anatomie, also nicht gerade versteckt, steht, scheint H. nicht zu kennen.

Medianebene und schreitet von da allmählich auf die benachbarten Meridiane fort, bis der Urmund zum Ringe geschlossen ist. Aber nur von ersterer Stelle aus findet, wie bei allen Wirbeltieren mit Ausnahme des Amphioxus, die Bildung einer ausgedehnten Gastrulahöhle unter der Anlage der Rückenorgane hin statt; von den übrigen Bezirken des Urmundringes aus bildet sich nur eine unerhebliche, vergängliche Einsenkung. Soweit stimmen die Anschauungen fast aller Forscher überein, sobald man weiter in's Detail der Prozesse geht, finden sich die grössten Abweichungen. Hertwig hat bekanntlich die Gastrulationsvorgänge eines Urodelen (Triton) direkt auf die des Amphioxus zurückzuführen gesucht; Chorda und Mesoblast bilden sich nach diesem Autor aus dem primären, an der dorsalen Seite einschichtigen Entoderm in ganz ähnlicher Weise, wie beim Amphioxus. Der medialste Abschnitt des primären Entoderms, der Chordaentoblast, faltet sich zur Bildung der Chorda ab; an den Seitenrändern der Chordaentoblastplatte bilden sich zwar keine offenen Mesoblastfalten, aber der Mesoblast wächst von dieser Stelle aus jederseits in Form eines geschlossenen Zellblattes aus, in dem sich sekundär die Coelomlichtung herstellt, eine Modifikation, die aus der Anhäufung des Nahrungsdotters leicht erklärlich und nach bekannten Analogien nicht erheblich erscheint. Dass bei den Amphibien ausser diesem gastraln Mesoblasten ein „peristomaler“ Anteil gebildet wird, ist wohl allgemein zugestanden. Die von Hertwig vertretene Anschauung der Bildung des gastraln Mesoderms wird aber, wie oben bei den Cyklostomen ausgeführt, für dasselbe Objekt (Triton) von Goette auf das Heftigste bestritten. Für die Anuren, bei denen Hertwig dieselbe Bildungsweise des Mesoderms annahm, ist jetzt wohl allgemein, auch von Schwink¹⁾, welcher der Hertwig'schen Schule angehört, zugegeben, dass Enteroderm, Mesoderm und Chorda sich aus der gemeinsamen Anlage des primären Entoderms durch Abspaltung bilden, wie es Goette und in neuerer Zeit O. Schultze beschrieben haben. Schwink bezeichnet dies als „Caenogenese“ und findet, dass es bei älteren Anurenlarven dicht vor dem Urmunde eine Stelle gäbe, an der Mesoblast und Chorda genau nach dem palingenetischen Modus der Tritonen entstünden. Die Schwierigkeit liegt aber darin, dass derselbe „caenogenetische“ Bildungsgang, wie bei den Anuren, von allen neueren Arbeiten für die Cyklostomen, Teleostier und Ganoiden angegeben wird. Auch für ein „urodeles“ Amphib, für den Axolotl, wird genau dieselbe Bildungsweise von Houssay behauptet. —

1) Über die Entwicklung des mittleren Keimblattes und der Chorda dorsalis der Amphibien. 2 Tafeln. München 1889.

Houssay leugnet, wie die unten ausführlich referierten englischen Autoren, das Vorhandensein einer Epibolie am Axolotlei, ohne übrigens, so wenig wie die Engländer, alle für dieselbe sprechen den Erscheinungen zu berücksichtigen. Eine Gastrula soll nach Houssay nur im Anfangsstadium der Darmbildung vorhanden sein, später will er eine solche nicht anerkennen, weil dann drei Keimblätter angelegt sind. Es giebt nach Houssay keinen Invaginationshypoblasten, d. h. die dorsale Darmwand kommt nicht von aussen, sondern organisiert (differenziert) sich an Ort und Stelle. Die „mechanischen“ Erklärungen, die beigelegt sind (Druckverminderung als Ursache von Zellvermehrung), mögen im Original nachgelesen werden.

Da die Arbeit der gleich zu nennenden englischen Autoren in das Berichtsjahr fällt, soll hier ein ausführliches Referat über dieselbe folgen, zumal in derselben eine ganze Reihe auf unser Thema bezüglicher Haupt- und Nebenfragen mit Berücksichtigung der früheren Autoren abgehandelt wird.

A. Robinson und R. Assheton (8) haben zuerst unabhängig von einander gearbeitet und sind auch von ganz verschiedenen Ausgangspunkten an ihr Thema herantreten; der eine ging von theoretischen Erwägungen aus, dem anderen fielen die Widersprüche der gangbaren Darstellung der Entwicklung des Amphibieneies mit seinen Befunden auf. Befunde und Folgerungen stimmten bei beiden Autoren so vollkommen überein, dass sie sich zu gemeinsamer Darstellung vereinigen konnten — gewiss ein bemerkenswerter Fall. Das Objekt der Untersuchung war *Rana temporaria*, wohl = *fuscus* Roesel.

Es wird zweckmässig sein, hier erst die kurzen Sätze, in denen die Autoren die kontradiktorischen Ergebnisse der bisherigen Forschung zusammenstellen, wiederzugeben.

Bildung des Urdarmes (Gastrulahöhle):

1. Der Urdarm der Amphibien ist eine Höhle, die, wie beim Amphioxus, durch Invagination gebildet wird, und ist teils von modifizierten Dotterzellen, teils von eingestülpten Epiblastzellen ausgekleidet.
2. Der Urdarm bildet sich in situ durch Auseinanderweichen (splitting amongst) der Dotterzellen und wird ausschliesslich von modifizierten Dotterzellen umgeben.

Schicksale des Blastoporus (Urmundöffnung) [für die Richtigkeit der Beifügung der Namen zu jedem Satze muss Ref. den Autoren die Verantwortlichkeit überlassen]:

1. Der allmählich verengerte Blastoporus wandelt sich für einige Zeit in den neurenterischen Kanal, der am Ende verschwindet, um (Balfour, Schultze, Scott und Osborn).

2. Der Blastoporus bildet sich in den After um (A. Johnson, Spencer).
3. Der Blastoporus wird nicht von den Medullarfalten umschlossen, bildet sich auch nicht in den After um, sondern verschwindet allmählich (Sidebotham).
4. Der vordere Teil des Blastoporus wird zum neurenterischen Kanal, der hintere zum After (Morgan, Schwarz, Goette).
5. Der vordere Teil des Blastoporus wird zum Primitivstreifen, der mittlere zum neurenterischen Kanal, der hintere schliesst sich zuerst, öffnet sich aber später in einer kurzen Strecke wieder als After (Erlanger).

Die Frage des Primitivstreifens bei den Amphibien wird in folgenden Zusammenstellungen beleuchtet:

1. Von einem wirklichen Primitivstreifen ist keine Rede (Balfour).
2. Es bildet sich ein Primitivstreifen vor dem Urmunde (Schultze, Minot, A. Johnson, Erlanger).
3. Die verschmolzenen Urmundslippen zwischen dem neurenterischen Kanal und dem After repräsentieren den Primitivstreifen (Schwarz).

Der Primitivstreifen wird gebildet:

1. Durch eine von vorne nach hinten fortschreitende Verschmelzung der Urmundslippen (Konkrescenztheorie).
2. Durch Verschmelzung der Urmundslippen zwischen neurenterischem Kanal und After (Schwarz).
3. Durch Verschmelzung des Epiblasts und Mesoblasts in der Richtung von hinten nach vorn vor dem Urmunde (Schultze).

Endlich liegen für die Bildung des Afters noch folgende Angaben vor:

1. Derselbe ist eine Neubildung in der Gegend unterhalb des (ventral vom) Urmundes (Balfour, Sidebotham).
2. Der Urmund wird zum After (Sedgwick, A. Johnson, Spencer).
3. Der After ist der hintere Teil des Urmundes (Morgan [Amblystoma punct.], Schwarz, Goette).
4. Der After entsteht aus einer sekundären Eröffnung im hinteren Teile des (dort vorher verschlossenen) Urmundes (Erlanger).

Die eigenen Untersuchungen haben die englischen Autoren zuerst in Betreff der Frage der Urdarmbildung und der dieselbe vorbereitenden Vorgänge zu Ansichten geführt, die von denen der meisten ihrer Vorgänger recht erheblich abweichen. Sie schliessen:

1. Das Resultat der Furchung des Anureneies ist nicht die Bildung einer Keimblase, deren Dach den Epiblasten und deren Boden einen modifizierten Hypoblasten darstellt, sondern es ergibt sich,

dass am Ende der Furchung die primären Keimblätter erst teilweise gebildet sind. Das Dach der Furchungshöhle ist Epiblast, aber der Boden oder Dotter ist nicht modifizierter Hypoblast, sondern besteht aus indifferenten Keimzellen (Furchungskugeln), deren wahrer Charakter fürs Erste nicht erkennbar ist.

2. Der Dotter wird nicht durch Ausdehnung eines vorher differenzierten Epiblasten allmählich umschlossen, sondern die oberflächlich gelegenen Dotterzellen differenzieren sich (im Anschluss an den Epiblasten der Furchungshöhlendecke vom Äquator des Eies aus nach dem unteren Pol zu, Ref.) allmählich zu zwei epiblastischen Zelllagen; der Dotterzellrest besteht aus Hypoblast und Mesoblast, die anfänglich nicht von einander getrennt sind.

Es erscheint dem Referenten für den Wert der Hilfsmittel, welche uns bisher für die Beurteilung des entwicklungsgeschichtlichen Geschehens zu Gebote stehen, wieder einmal recht charakteristisch, dass die Bilder (nebenbei auch die Methoden), auf welche sich die Autoren bei dieser Ablehnung der so allgemein angenommenen Epibolie am Amphibienei stützen, durchaus keine anderen sind, als die bisher bekannten.

Die Spaltbildung zwischen dem neu entstehenden Epiblasten und dem Dotterzellenrest, welche bisher immer als ein Zeichen der Verschiebung von Zellen der Furchungshöhlendecke über die Masse der Dotterzellen hinweg gedeutet wurde, wird als eine Folge der Vermehrung der peripheren Dotterzellen in loco aufgefasst und es ist nicht zu leugnen, dass das auch möglich ist. Eine eingehende Kritik ist natürlich hier nicht statthaft, eines nur sei hervorgehoben, dass unzweifelhaft *Rana esculenta* und ähnliche Eier mit nur halber Pigmentkappe zur Entscheidung der Frage ein besseres Material abgeben werden, als gerade *Rana fusca*.

Weiterhin heisst es nun: Der Urmund ist eine Lücke in der hinteren Wand der Urdarmhöhle (eine namentlich durch die Ortsbezeichnung nicht gerade glückliche Ausdrucksweise Ref.). Die Urdarmhöhle (Archenteron) der Anuren bildet sich nicht durch Invagination, sondern durch einen Trennungsprozess (Auseinanderweichen) zwischen den Dotterzellen — ähnlich wie es Housay für den Axolotl beschrieben hat. Der Ort dieser Trennung, an dem also die Urdarmhöhle entsteht, wird im Anfang durch Pigmentablagerung in den aneinanderstossenden Rändern zweier Dotterzellreihen bestimmt. Kein Teil der Urdarmhöhle bildet sich von invaginiertem Epiblast aus; im Gegenteil der Urdarm ist in den ersten Phasen seiner Entwicklung von grossen Dotterzellen umgeben, welche schliesslich den definitiven Hypoblasten aus sich entstehen lassen. Die ventrale Urmundlippe bezeichnet das hintere Ende der primitiven ventralen Urmundswand.


Niemals bildet der Urdarm an der ventralen Urmundslippe ein besonderes (ventral oder vorwärts gerichtetes) Diverticulum. Die ventrale Urdarmwand vor der ventralen Urmundslippe wird durch die Ausdehnung des vorderen Endes der Urdarmhöhle und durch die Zurückziehung und Umgestaltung der Zellen des Dotterpfropfes vervollständigt.

Die weiteren Schicksale des Blastoporus und die Beziehungen desselben und seiner Lippen zur Bildung des Primitivstreifens, des Afters u. s. w. seien hier nach der Zusammenfassung der Autoren wiedergegeben; eine Würdigung dieser Sätze ist freilich nur an der Hand des gelieferten Beweismaterials und der Bilder möglich. Eine dem Primitivstreifen des Hühnchens genau vergleichbare, median gelegene und an der Oberfläche gefurchte Bildung entwickelt sich bei *Rana temporaria* durch die Verwachsung der Blastoporuslippen, die in der Richtung von hinten nach vorn stattfindet. Der After durchbohrt das hintere oder ventrale Ende des Primitivstreifens, indem die Primitivfurche sich an dieser Stelle entsprechend vertieft. Derselbe darf deshalb als der wieder eröffnete ventralste Teil des Blastoporus angesehen werden. Der vorderste Teil des Primitivstreifens, mit dem die dorsale Wand der Urdarmhöhle, die Chorda und der Boden des Rückenmarkrohres zusammenhängen, entspricht der dorsalen (vorderen) Blastoporuslippe. Der neurenterische Kanal, welcher vorn durch diese dorsale Blastoporuslippe begrenzt wird, entspricht also dem vordersten Teil des Urmunds (welcher am längsten offen bleibt). Die ventrale Hälfte des Primitivstreifens hört bald nach dem Durchbruch des Afters auf als Primitivstreifenteil (funktionell) zu existieren und zerfällt in die drei Keimblätter. Die dorsale Hälfte des Primitivstreifens faltet sich ähnlich und gleichzeitig, wie die Medullarplatte, ab und trennt sich von der Haut (richtiger wohl vom Ectoderm); dieselbe funktioniert als Primitivstreifen (indifferenziertes, produktionsfähiges Keimmateriel Ref.) weiter; aus derselben entsteht der ganze Schwanz mit Ausnahme des grössten Teiles der Haut (des Ectoderms) desselben. Die Autoren fanden in keinem Stadium irgend eine Spur des Blastoporus oder des Primitivstreifens vor irgend einem Abschnitte der Medullarplatte oder -Röhre.

Die Angaben über die Bildung der Mesoblasten sind sehr kurz, dieselben stimmen darin mit denen von O. Schultze darin überein, dass Mesoblast und Hypoblast sich durch Delamination aus der Wand der Urdarmhöhle abspalten, sie weichen aber in dem Punkte von diesem Autor ab, dass die Chorda sich nicht aus dem abgesetzten Mesoblasten formen soll, sondern aus derselben indifferenzierten Schicht wie Mesoblast und Hypoblast durch Delamination ihren Ursprung nimmt; — die abweichenden Bilder von S. werden durch Einwirkung der färbenden Reagentien zu erklären versucht.

Im diametralsten Gegensatze zu den beiden englischen Autoren stehen die Ansichten Perényis (15), der an Bombinator gearbeitet hat. Dieser lässt bei der Gastrulation nicht nur die (in der Medianebene) „dreischichtige“ Decke der Blastula, also den Epiblasten, sich an der dorsalen Blastoporuslippe nach innen umschlagen, sondern meint auch genau verfolgen zu können, dass die äusserste Zellschicht des Epiblasten, die bei dem Umschlage natürlich am meisten nach innen zu liegen kommt und den Urdarm dorsal begrenzt, zum Entoderm wird, während die beiden inneren Schichten des Epiblasten bei dem Umschlage zum Mesoderm werden.

„Die Entstehung der Keimblätter geht also auf ganz einfache Weise vor sich. Wir sehen nämlich, dass die Zellreihen auf der einen Seite der dreischichtigen Froschblastula sich nach innen krümmen, d. h. sie verdoppeln sich (*epibolia unilaterialis*, *duplicitas unilaterialis*), wodurch (? wobei Referent) aus den neu entstandenen Zellreihen zu gleicher Zeit Mesoderm und Entoderm entstehen.“

Der Umschlag der Epiblastschichten am Blastoporusrande ist aber kein einfacher, gradliniger, sondern geschieht in zwei sich im Winkel treffenden Schenkeln (). Bei dem Vorwachsen der dorsalen Blastoporuslippen gegen den unteren Pol hin, welches gleichzeitig (wenn auch in entgegengesetztem Sinne wie der Umschlag) stattfindet, legen sich die beiden Schenkel in der Mitte aneinander und verschmelzen, während sie seitlich offenbar sich immer weiter um das Ei herum ausbreiten. Dabei soll die Chorda aus der in der Mitte zusammentreffenden und verschmelzenden Deckschicht des Epiblasten des Umschlages entstehen, also durch eine Art von Konkrescenz aus zwei seitlichen Hälften, ähnlich wie dies Roux, gestützt auf teratologische Befunde, angenommen hat. Referent hat versucht, die Anschauung des Autors, wie er sie verstanden hat, wiederzugeben; die Originaldarstellung (scheinbar eine Übersetzung aus dem Ungarischen) ist in einem recht schwierigen Deutsch geschrieben.

v. Erlanger (10) setzt sich in einer kurzen Notiz im Anatomischen Anzeiger mit der oben referierten Arbeit von Robinson und Assheton auseinander, indem er die von den Resultaten seiner früheren Arbeit etwas¹⁾ abweichenden Angaben der englischen Autoren im wesentlichen auf Verschiedenheiten des Materials (R. esc. bei Erlanger, R. temp. bei den Engländern) zurückführt.

Am Schlusse des Kapitels über die Amphibien muss noch der

¹⁾ Über den Blastoporus der anuren Amphibien, seine Schicksale und seine Beziehungen zum bleibenden After. Zool. Jahrbücher, Abt. für Anatomie und Entwicklungsgeschichte. B. IV, Heft 2.

schönen Untersuchungen der Herren Sarasin¹⁾ über die Entwicklung einer Coecilie gedacht werden. Obgleich die Ergebnisse noch keineswegs vollständig vorliegen, ist doch soviel sicher, dass die Eier dieses Amphibs, die in Bezug auf ihr Äusseres, die Ablage in feuchter Erde und eine Art Bebrütung durch die Mutter denen von *Amphiuma* (Hay American Naturalist 88) sehr ähneln, vielfache Anklänge an die Eier der Amnioten, in specie an die der Reptilien darbieten. Die Autoren bezeichnen die Furchung geradezu als meroblastisch, da sich der Prozess ganz nach der Weise der meroblastischen Sauropsideneier zunächst in der hier deutlich abgesetzten Keimscheibe abspielt. Ja selbst, wenn der Embryo schon weit entwickelt ist, findet man den Prozess der Zerklüftung des Dotters zwar weiter fortgeschritten, immerhin ist dann aber „erst eine im Verhältnis zum Dotterdurchmesser schmale und noch fast gänzlich auf die den Embryo tragende Eihälfte beschränkte Rindenzone in getrennte Stücke zerfallen, während die centralen und die dem Dotterpol naheliegenden Eipartien noch keine Zellgrenzen aufweisen. Ja es sind sogar Kerne, welche stets als Vorläufer der eigentlichen Zerklüftung auftreten, in der Gegend des Dotterpols noch spärlich und im Innern fehlen sie noch ganz.“

Über den Prozess der Gastrulation liegen erst Oberflächen-Bilder und -Schilderungen vor; auch in diesen tritt die Sauropsiden-Ähnlichkeit deutlich zutage; doch fehlen noch Angaben über die Verhältnisse der Gastrulahöhle zur Furchungshöhle. — Auf die Frage, ob letztere mit dem späteren Binnenraume des Dotters (der Dotterdrüse, wie die Autoren sagen) identisch ist, kommt Referent weiter unten zurück; über die Entstehung des Mesoblasten, der Chorda u. s. f. wird nichts mitgeteilt. Dass der Dotter in späteren Stadien den Bildern, die Strahl von dem in Resorption begriffenen Saurierdotter giebt, äusserst ähnlich ist, heben die Autoren selbst hervor. Es wird sich demnach empfehlen, eingehendere Vergleiche bis nach dem Erscheinen weiterer Mitteilungen aufzuschieben.

Wenn nach dem diesem Aufsätze vorausgestellten Ausspruche Rabls die Verhältnisse der Gastrulation innerhalb der Anamnioten relativ einfach liegen, so wachsen die Schwierigkeiten für das Verständnis bei den sekundär meroblastischen Eiern der Sauropsiden, mit denen wir zweckmässigerweise die Behandlung der Amnioten beginnen wollen, sehr erheblich. —

¹⁾ Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon in den Jahren 1884 bis 1886 von Dr. P. Sarasin und Dr. Fr. Sarasin; namentlich in Bd. II, Heft 1, und 3. Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der ceylonesischen Blindwühle, *Ichthyophis glutinosus*. Wiesbaden 1887 u. 1889.

Nach den Entdeckungen Caldwells und Haackes an Monotremen (Marsupialiern [Phascogaleos]?) besitzen diese Säuger noch teilweise grosse, dotterreiche (Monotremen), jedenfalls aber meroblastische Eier, so dass die übrigen holoblastischen Säugetiereier ganz sicher auf meroblastische Eier, die sich nach dem Sauropsiden-Typus entwickelten, zurückzuführen sind. — Die Schwierigkeiten des Verständnisses der Sauropsiden-Gastrulation liegen in Folgendem. Es furcht sich nur die relativ kleine Keimscheibe, der grosse Nahrungsdotter bleibt unfurcht, zwischen beiden bildet sich eine Höhle, die nach der älteren Auffassung als Furchungshöhle gedeutet wurde. Soweit wäre der Vorgang dem bei dem primär meroblastischen Selachier-Ei ähnlich. Nun sondert sich aber die gefurchte Keimscheibe in zwei Zellagen, die untere liefert in den allermeisten Fällen zweifellos die epitheliale Überkleidung der Darmhöhle. Das Entoderm würde also hier nicht durch einen Gastrulationsvorgang entstehen und die Furchungshöhle würde zur Darmhöhle. Dabei fehlt es aber nicht an Erscheinungen, die so augenfällig an den Urmund der Anamnioten erinnern, dass ihre Deutung als solcher seit Rauber und Balfour beinahe einstimmig geworden ist. Hinter der Mitte der Keimscheibe bildet sich bei den Reptilien, wie wir durch Agassiz, Kupffer u. A. wissen, eine Einsenkung in der oberen Keimschicht, welche weiterhin nach unten durch die untere Keimschicht in die Höhle unter dem Keim (Furchungshöhle?) durchbricht, so dass sich ihre obere (dorsale) Wand in das Entoderm einschaltet. Von dieser in das Entoderm eingeschalteten, dorsalen Wand der Einsenkung schnürt sich die Chorda ab, unter Erscheinungen, die den bei den Anamnioten beobachteten durchaus gleichen. Von den Wänden der Einsenkung aus breitet sich Mesoderm zwischen den beiden primären Keimschichten aus. Der Durchbruch selbst wird, wie das vordere Prostomaende der Amphibien, zum Canalis neurentericus.

Schon bei den Reptilien findet sich hinter der offenen Einsenkung ein mehr oder minder langer Streifen, in dem Zellmassen der oberen Schicht nach unten herauswachsen, um sich als Mesoderm seitlich und nach hinten auszubreiten; auch bei den Reptilien ist also nur der vordere Teil des Urmundes offen, der hintere, wie seitlich zusammengedrückt, geschlossen, in einen „Primitivstreifen“ umgewandelt.

Bei den Vögeln tritt im hinteren Teile der Keimscheibe meist nur ein geschlossener Primitivstreifen auf. Das vorderste Ende desselben kann (aber in viel späteren Stadien) hohl werden und wie bei den Reptilien nach unten durchbrechen. Aber auch da, wo das nicht der Fall ist, wächst am vorderen Ende des Primitivstreifens ein Zellstrang heraus (Kopffortsatz), der sich mit dem Entoderm in Verbindung setzt und das Material

zur Bildung der Chorda liefert. Der Unterschied zwischen der offenen oder geschlossenen Einsenkung gilt nach allgemeinen entwicklungsge-
schichtlichen Erfahrungen nicht für erheblich.

Muss man also den Primitivstreifen, mag er am vorderen Ende eine Einsenkung zeigen oder nicht, als Urmund oder wenigstens als vorderen Teil des Urmundes auffassen, so erheben sich folgende Schwierigkeiten:

1. Das Entoderm, die epitheliale Auskleidung der Darmhöhle, wird nicht durch die Einstülpung geschaffen, sondern ist schon vor dem Auftreten derselben vorhanden. Die Einstülpung schaltet zwar in dasselbe einen dorsalen medianen Zellstreifen ein, dieser liefert aber nicht viel mehr als das Material für die Chorda. Nicht die Lichtung der Einstülpung wird zur Darmhöhle, sondern der unter dem Keime befindliche Raum, welcher als Furchungshöhle angesprochen wurde.
2. Die Einstülpung, resp. der ihr entsprechende Primitivstreifen, liegt nicht randständig, wie bei den Selachiern, sondern in der Fläche der Keimscheibe.

Es hat nicht an Versuchen gefehlt, über diese Schwierigkeiten hinwegzukommen. Einer der bemerkenswertesten rührt von Duval her. Duval fand am Vogelei, dass die unter dem Keime im gelegten Ei befindliche Höhle nicht der Furchungshöhle der Anamnioten entspreche, sondern dass eine solche viel früher — in den ersten Furchungsstadien — auftrete, aber rasch verschwinde; die untere Keimschicht entstehe nicht durch einfache Abspaltung aus der Masse der Keimzellen, sondern bilde sich vom hinteren Rande des Keimes her durch einen Umschlag, durch eine Art Gastrulation; der hintere Rand des Keimes sei (wie bei den Selachiern) als primärer Urmundrand aufzufassen, die unter dem zweischichtigen Keim befindliche Höhle als Gastrulahöhle. In den ersten Stunden der Bebrütung erleide dieser randständige Urmund eine eigentümliche Umbildung, die mit der Ausdehnung des Keimes über den Dotter zusammenhänge. Die Mitte desselben lege sich zu einem Streifen zusammen, so dass das Bild einer (randständigen) Sichel mit einem aus der Mitte der Konkavität hervortretenden Stift entstehe. Allmählich verlängere sich der Stift auf Kosten der (zusammentretenden) Sichelhälften und schliesslich rücke der so gebildete „Primitivstreif“ bei weiterer Ausdehnung der Keimscheibe vom Rande ab und gewinne seine bekannte definitive Lage. Dieser sehr gewinnenden Darstellung hat sich auch Hertwig in seinem Lehrbuche angeschlossen. Keibel, der 1889¹⁾ die Schwierigkeiten des Verständnisses

¹⁾ Zur Entwicklungsgeschichte der Chorda bei Säugern (Meerschweinchen und Kaninchen). Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abt. 1889.

der Gastrulation bei den Amnioten namentlich gegenüber den unten zu erwähnenden Versuchen von Rabl und van Beneden hervorgehoben hat, neigt zu derselben Auffassung. Auch Oppel in seinem bemerkenswerten Buche (1) knüpft an Keibel und damit an Duval an. Auch dieser denkt sich die Gastrulation bei den Amnioten gewissermassen in zwei Phasen zerlegt. Es ist jedoch kaum möglich, den Gedankengang dieses Autors hier in Kürze wiederzugeben, wir müssen deshalb auf das Original verweisen (p. 34 u. ff.). Der Duval'schen Erklärungsweise steht folgendes entgegen. Die Bildung der unteren Keimschicht durch Umschlag stützt sich fast durchaus auf die Untersuchung unbefruchteter, sich parthenogenetisch entwickelnder Vogeleier, die man nicht gerade als einwandfreies Material bezeichnen kann; — auch ist es noch niemand gelungen, etwas ähnliches zu sehen. Ref. hat an ungelegten Hühnereiern vergeblich nach den Duval'schen Bildern gesucht. Bei den doch in erster Linie massgebenden Reptilien ist erst recht nichts ähnliches beobachtet worden. Schon bei den Vögeln ist die anfängliche Randstellung des Primitivstreifens, wie sie Duval braucht, recht unsicher gestützt, bei den doch massgebenden Reptilien zeigt sich die Invaginationsöffnung sicher im Anfang flächenständig und nicht randständig.

Rabl hat in seiner Theorie des Mesoderms (siehe oben p. 488 Anm.) die eine Schwierigkeit, die darin besteht, dass der Primitivstreifen bei den Amnioten nicht am Rande, sondern in der Fläche der Keimscheibe auftritt, durch folgende sinnreiche Annahme zu überwinden gesucht. Bei den primär meroblastischen Eiern der Selachier ist offenbar, wenn man sich dieselben aus einem dotterärmeren holoblastischen Ei, etwa dem des Amphioxus oder der Cyklostomen herzuleiten sucht, der Nahrungsdotter am unteren Pole des Eies aufgetreten; wenn sich der durchgefurchte Keim des Selachiereies zur Gastrulation anschickt, wird die Einstülpung daher, wie es auch in der That der Fall ist, (nur mit der bekannten und schon bei den Cyklostomen vorhandenen Bevorzugung des Meridians der dorsalen Hälfte der Medianebene) rings um den Rand des Keimes herum auftreten. — Die centralere Lage des Urmundes (Primitivstreifens) bei den sekundär meroblastischen Sauropsideneiern lässt sich nach Rabl dadurch erklären, dass die Entstehung dieser aus den holoblastischen Amphibieneiern in der Weise stattgefunden hat, dass der Nahrungsdotter nicht mehr am unteren Pole, sondern gegen diesen ventralwärts verschoben aufgetreten ist, so dass hinter der für den Urmund bestimmten Stelle gewissermassen noch ein Stück Keimscheibe übrig blieb. Rabl beruft sich dafür auf die centralwärts vom unteren Pol verschobene Lage des Nahrungsdotters in der Gastrula des Amphibieneies (vgl. dazu die Hertwig-Wilson'sche Figur 4 auf p. 505, in welcher die Linie x—y ungefähr die Grenze bezeichnet, unterhalb welcher nach R.

bei den Sauropsiden der Dotter aufgetreten ist). Es ist aber nicht zu übersehen, dass die Dotterzellen diese Lage erst durch sekundäre Verlagerungen einnehmen.

Übrigens unterscheidet sich die fertige Cyklostomengastrula in Bezug auf die Lage der Dottermasse zum Urmunde durchaus nicht von der Amphibiengastrula (vergl. in der oben refer. Götte'schen Arbeit Tafel I Fig. 5 mit der von Rabl [Theorie des Mesoderms p. 160 C] benützten Hertwig'schen Figur von Triton) und trotzdem sollen sich davon so verschiedene Formen ableiten, wie die Discogastrula der Selachier mit randständigem Urmunde und die „Epigastrula“ der Amnioten mit flächenständigem Prostoma. Auch die früheren Stadien der Gastrula (Rabl's und Götte's Figur 3) zeigen keine erheblichen Unterschiede. Diese sollen aber Einwände nur gegen die Art der Begründung der Rabl'schen Hypothese, nicht gegen diese selbst gerichtet sein; im Gegenteil, Ref. hält dieselbe an und für sich für durchaus annehmbar.

Abgesehen davon erklärt die Rabl'sche Annahme, wie namentlich Keibel in der oben angeführten Arbeit an vortrefflichen Schematen gezeigt hat, durchaus noch nicht das Vorhandensein des Entoderms oder sagen wir Enteroderms vor Beginn der Gastrulation.

Eines sei jedenfalls hervorgehoben: auch bei den Amphibien werden nach der Ansicht vieler, z. B. nach den Angaben von Houssay, Robinson und Assheton, die Zellen, welche die Urdarmhöhle begrenzen, nicht wie beim Amphioxus durch den Prozess der Invagination von aussen nach innen gebracht, sondern die Urdarmhöhle tritt nach diesen Autoren loco durch eine Art Spaltungsprozess zwischen den Zellen der unteren Hälfte der Blastula auf; diese Zellen waren also schon im Stadium der Blastula, durch den Furchungsprozess, an den Ort gebracht werden, an dem sie später die Begrenzung der Urdarmhöhle bilden. Eine sekundäre, mit der Ausdehnung der Urdarmhöhle und Verdrängung der Furchungshöhle einhergehende Verschiebung dieser Zellen wird wohl auch von diesen Autoren nicht geleugnet werden.

Es läge also schon bei den Vorfahren der Amnioten die Erscheinung vor, dass die später die Darmhöhle begrenzenden Zellen durch den Prozess der Furchung und Blastulabildung in das Ei gelangten. Natürlich müsste man dann mit Duval und, wenn ich recht verstehe, mit van Beneden, Oppel, Wenkebach (s. u.) u. A. annehmen, dass die Furchungshöhle der Amnioten nicht durch die „subgerminale Höhle“ des abgefurchten Sauropsiden-Eies, sondern vielleicht durch die minimale Spalte zwischen oberer und unterer Keimschicht repräsentiert werde.

Bleibt übrig die „neue“ Erscheinung, dass die subgerminale Höhle zur Darmhöhle wird, mit der die Einstülpungshöhle sich erst sekundär verbindet, ihre dorsale Wand als Chorda in die Begrenzung derselben einschaltet u. s. w. Die „subgerminale Höhle“ ist wohl als eine Art „Inter-cellularhöhle“ aufzufassen; dass eine solche aber bei reichlich vorhandenem Nahrungsdotter sich mit dem Lumen der Darmhöhle verbindet und vom Entoderm dorsal begrenzt wird, auch dafür giebt es schon bei den Amphibien Belege. Bei den Coccilien findet nach den Sarasin'schen Bildern (vergl. l. c. Taf. XIII Fig. 7 u. 8) sicher etwas derartiges statt. Genauer lässt sich darüber bei der vorläufigen Unvollständigkeit der von den Sarasins über die Gastrulation gegebenen Daten nicht aussagen.

Aus dem Folgenden erhellt, dass diese vom Referenten entwickelte Anschauung fast vollständig mit der Wenkebach'schen — wenn auch nicht in Bezug auf die Art der Begründung — übereinstimmt.

Wenden wir uns nun zu den wichtigen thatsächlichen Aufschlüssen, die uns die beiden letzten Jahre über die Gastrulationserscheinungen bei den Reptilien gebracht haben.

Von grossem Interesse erscheinen die Mitteilungen, die Will¹⁾ vor einiger Zeit über die Entwicklung des Geckos gemacht hat. Bei diesem Tiere legt sich die Gastrulaeinstülpung als eine am hinteren Ende des „Embryonalschildes“ nach unten wuchernde Zellmasse (Primitivplatte) an, noch ehe ein geschlossenes zweites unteres Zellblatt (sekundäres Entoderm, Dotterblatt, Enteroderm) vorhanden ist. Mit vollem Recht betrachtet Will die Zellen der Primitivplatte, ferner die tieferen Furchungszellen, sowie den ungefurchten Dotter als Entoderm (Referent: primäres Entoderm), entsprechend der unteren Hälfte der Makromerenmasse der Amphibien-Blastula, während das Blastoderm mit alleinigem Ausschlusse der Primitivplatte zum Ektoderm wird. Leider ist aus den Bildern und dem Texte nicht zu entnehmen, ob die unter dem Blastoderm befindliche Höhle, in welche die Zellen der Primitivplatte hineinwuchern, der Furchungshöhle der Anamnioten entspricht. Es ist aber kaum anders anzunehmen, als dass das nicht der Fall ist; diese Höhle muss wohl als subgerminal im Sinne Duval's, Mehnert's (s. u.) und Anderer anzusprechen sein. Es liegt dann beim Gecko nur das Besondere vor, dass sich die Gastrulation einleitet, ehe das Dotter-Entoderm fertiggebildet ist, was bei den übrigen Amnioten niemals geschieht. Am vorderen Rande der Primitivplatte

1) L. Will, Bericht über Studien zur Entwicklungsgeschichte von *Platydictylus mauretanicus*. Sitzungsber. d. K. preuss. Akad. d. Wissensch., Berlin 1889 12. Dez. und Zur Entwicklungsgeschichte des Geckos. Biolog. Centralbl. X. 1890–91. p. 592–599, mit 10 Abbildungen.

bildet sich in den folgenden Stadien eine Einstülpung, die sich sehr rasch nach vorn zwischen Entoderm und das auch unter dem „Embryonalschilde“ zu einer einfachen Lage platter Zellen vervollständigte „sekundäre Entoderm“ vorschiebt. Die dorsale Wand der Einstülpung besteht aus einer Schicht hoher Cylinderzellen; die ventrale Wand wird in den vorderen zwei Dritteln von einer einfachen Lage platter Zellen gebildet, im hinteren Drittel geht sie kontinuierlich in die (von ihr aus vermehrte) Zellmasse der Primitivplatte über, welche nebenbei überall scharf vom sekundären Entoderm geschieden ist. Diese Zellmasse der Primitivplatte bildete das Hauptmaterial für den Primitivstreifen, nur das Hauptmaterial, weil später auch die vordere Urmundlippe mit am Aufbau des Primitivstreifens in seiner definitiven Gestalt beteiligt ist. Das „Wie“ ist im Original nachzulesen. Hier sei nur hervorgehoben, dass die erste Anlage des Primitivstreifens der hinteren Urmundlippe und der davon ausgehenden Zellwucherung entspricht, dass er seine volle Länge aber erst durch Verschluss des Urmunds, dessen Seitenlippen sich zusammenlegen, erhält. Die Gastrulaeinstülpung erreicht beim Gecko die enorme Länge von 108 mm; die Länge des Urdarms erscheint mehr als ausreichend, um der gesamten Chorda den Ursprung geben zu können. Darauf bekommt die untere Wand der Gastrulahöhle und das unter derselben liegende sekundäre Entoderm Lücken; schliesslich verschwindet sie ganz und die dorsale Wand des Urdarmes erscheint unter dem Embryonalschilde in das Dotterentoderm eingeschaltet.

Will glaubt jetzt (entgegen seiner früheren Mitteilung), dass der dorsalen Urdarmwand „kein hervorragender Anteil an der Bildung des definitiven Darmepithels beschieden ist, sondern dass alles, was nach der Bildung der Chorda von ihr übrig bleibt, wenigstens zum grössten Teil zur Mesodermbildung verbraucht wird“. Über letzteren Punkt behält sich der Autor Mitteilungen vor, wir werden dann auch erst erfahren, was aus der Zellmasse des Primitivstreifens, die ihrer Entstehung nach zum primären Entoderm gehört, wird. Die Schlussworte Will's lauten: „Aus dieser Schilderung geht hervor, dass die Gastrulation beim Gecko in viel ursprünglicherer Form sich vollzieht, wie bei den bisher untersuchten Reptilien und die umfangreiche Ausdehnung des Urdarmes sich eng an die Amphibien anschliesst. Die zwischen beiden noch vorhandenen Unterschiede dürften lediglich durch die verschiedenen Dotterverhältnisse bedingt sein“ (folgt Hinweis auf Sarasins Befunde bei Ichthyophis). „Jedenfalls geht aus einem Vergleich der Gecko-Gastrula mit der der Urodelen hervor, dass der Blastoporus der Reptilien dem gesamten Blastoporus der Amphibien entspricht.“ Ferner: „Was bisher mehr eine Hypothese war,

wird durch die Verhältnisse beim Gecko bewiesen, dass nämlich die Primitivrinne (der Amnioten) von den Lippen des im Verschluss begriffenen Blastoporus gebildet wird, dessen Öffnung selbst bei den höheren Amnioten mit dem Urdarmlumen geschwunden ist und nur noch durch den Durchbruch eines *canalis neurent.* angedeutet wird. Mit Notwendigkeit ergibt ferner die Geckoentwicklung, dass der Kopffortsatz des Primitivstreifens bei den übrigen Amnioten nichts ist, als die solide gewordene Urdarmeinstülpung des Gecko, deren Lumen bereits bei *Lacerta* rudimentär zu werden beginnt. Damit fällt gleichzeitig die Auffassung der Amniotenchorda als einer mesodermalen Bildung.“ (Dieselben allgemeinen Resultate, wie van Beneden, der von der Fledermaus ausging.)

Wenkebach (20) hat den Gastrulationsprozess an einem ausgezeichnet konservierten Materiale von Embryonen von *Lacerta agilis* noch einmal untersucht. Folgen wir der eigenen kurzen Zusammenfassung des Autors, der wir einiges zur Erleichterung des Verständnisses hinzufügen. Das zweiblättrige Stadium der Keimscheibe von *Lacerta* entsteht als Resultat der Furchung, nicht durch Einstülpung (entgegen Duval). Die feine Spalte zwischen den beiden primären Keimblättern (Ektoderm und Darm-entoderm [Dotterentoderm]) ist als Furchungshöhle aufzufassen. Die Höhle unter der Keimscheibe entsteht in dem weissen Dotter durch Flüssigwerden dieses Nahrungsmaterials. Die Gastrulation findet statt durch Einstülpung des oberen Keimblattes; die Urdarmhöhle erreicht eine Länge von 0,4 mm. Die untere Wand derselben und das Darmentoderm weichen seitlich auseinander, während sich die Seitenränder und das vordere Ende der Urdarmhöhle innig mit dem Darmentoderm verbinden. So wird die dorsale Wand des Urdarms in das Darmentoderm „eingeschaltet“. Aus derselben bildet sich (in bekannter Weise) die Chorda und ein kleiner Teil der dorsalen Darmwand, an der seitlichen Grenze der Chordaplatte entsteht ganz nach der Anschauung Hertwig's das „gastrale Mesoderm“. Von dem ganzen Umfang des Blastoporus aus entwickelt sich mit letzterem im Zusammenhang das peristomale Mesoderm. Die Bildung von Chorda und gastralem Mesoderm setzt sich kranialwärts vom vorderen Ende der Urdarmanlage unter entsprechender Umbildung des Darmentoderms in dieser Schicht fort.

Der Verfasser macht selbst folgende Vergleiche: „Es ist klar, dass, nachdem (der Verf. sagt „indem“) der Dotter verschwunden ist, das käno-genetisch entstandene primäre untere Keimblatt (des Reptilieneies) sich auf die nunmehr tertiär holoblastische Form vererbt hat: daher stammt die primäre, zweiblättrige Keimblase der Säugetiere. Denkt man sich dazu das Lumen der Gastrulaeinstülpung mehr oder weniger reduziert, so wird, wie schon vielfach aus theoretischen Gründen verteidigt wurde,

die hintere Blastoporuslippe zum Primitivstreifen (Gastrulaleiste), die Stelle, wo die Einstülpung stattfindet, wird zum Hensen'schen Knoten. Die nach vorn gerichtete und von einer Einstülpung begleitete Zellwucherung von *Lacerta* ist der zeitweilig frei zwischen beiden Blättern sich vorwärtschiebende Kopffortsatz des Primitivstreifens; bei beiden verlötet sich die Spitze mit dem primären, unteren Keimblatt. Der Kanal (Chordakanal der Säuger, Urdarmhöhle der Reptilien), welcher sich bei den Säugetieren etwas später ausbildet, öffnet sich teilweise in die unter dem Blastoderm sich befindende Dotterhöhle, und zwar bei beiden Formen genau auf dieselbe Weise. Mediodorsal bildet sich in dem Urdarm die Chorda und so wie bei Reptilien das Mesoderm sich vom Umfang des Blastoporus und vom Urdarm ausbildet, entwickelt dieses sich bei vielen Formen der Säugetiere seitlich und nach hinten vom Primitivstreifen und seitlich vom Kopffortsatz.“ Der Vergleich mit den Amphibien wird in folgender Weise ausgeführt: „In den sekundär holoblastischen Eiern der Amphibien wird der Dotter zwar noch gefurcht, aber die dotterreichen Zellen sind in so grosser Menge vorhanden, dass nur ein kleiner Teil eingestülpt werden kann. Ein Teil des Entoderms kommt schon durch die Furchung ins Innere der Keimblase zu liegen und wird später, wenn die Einstülpung auf der Grenze der grossen Dotterzellen aufgetreten ist, dem Einstülpungsentoderm zugeteilt. Bei den Reptilien hat die Dottermasse dermassen zugenommen, dass nur ein kleiner Teil des Dotters gefurcht wird, an eine Einstülpung von Dotterelementen aber nicht mehr gedacht werden kann. Die oberflächlich auftretende Einstülpung muss sich sekundär verbinden mit den Dotterzellen, welche nicht mehr, wie im Amphibienei, ein in der Keimblase sich befindender Zellklumpen sind, sondern durch die Flächenausdehnung des Blastoderms in der Form einer unteren Zellschicht sich ausbilden (vergl. die Wenkebach'schen Schemata auf d. folg. Seite). — Aus dieser Anschauung geht hervor, dass die primäre untere Schicht des zweiblätterigen Keimes der Reptilien (und der Säugetiere) den Dotterzellen des Amphibieneies gleichzusetzen ist. Die Dotterhöhle unter dem Blastoderm ist, wie dies von van Beneden und Kiebel für möglich erachtet wurde, ein intercellulärer Raum, mit den Räumen zwischen den Dotterzellen der Amphibien vergleichbar. Die Zellen der primären unteren Schicht sind mit den Zellen des eingestülpten Urdarmes durchaus gleichwertig; nur sind die ersteren auf kängogenetischem Wege in die Lage einer unteren Keimschicht gekommen, indem (? Ref. während) durch die Einstülpung des primären, oberen Keimblattes die palingenetische Entodermbildung durch Gastrulation sich erhalten hat. Es liegt also auch nichts Wunderbares oder Widersinniges mehr darin, dass beide Entodermabteilungen gesondert auftreten, aber bald innig miteinander

verwachsen. Weiter ist es auch durchaus verständlich, dass das kängenetische Entoderm teilnimmt an der Bildung des Embryo, namentlich an dem normalen Wachstum von Chorda und gastralem Mesoderm.“

Die Darstellung und Auffassung Wills und Wenkebachs stimmen, wie man sieht, in sehr bemerkenswerter Weise überein; es sind dieselben Anschauungen, zu denen auch Referent, wie oben ausgeführt ist, gelangte. Die Differenzen der beiden genannten Autoren sind nur geringfügig. Beim Gecko bildet sich das Darmtentoderm erst, nachdem die Gastrulation be-

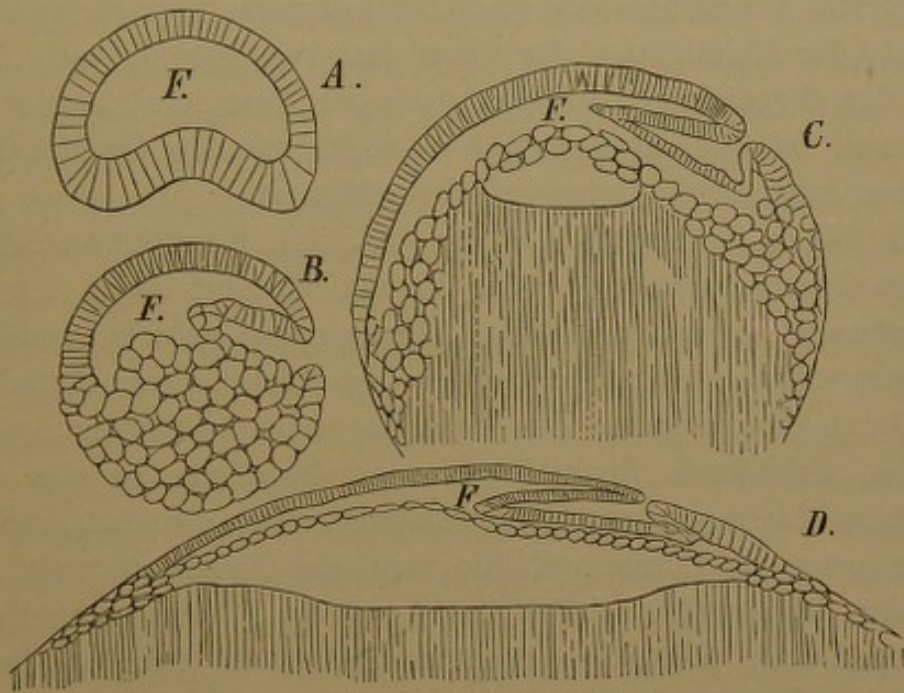


Fig. 5.

Nach Wenkebach. Gastrulation A. beim Amphioxus, B. bei den Amphibien, C. bei einer hypothetischen Zwischenform zwischen Amphibien und Reptilien (Proamniot), D. bei Lacerta, F. in allen Bildern Furchungshöhle.

gonnen hat, bei Lacerta vorher. Wenkebach setzt den Primitivstreifen nur der hinteren Blastoporuslippe homolog; nach Will beteiligen sich ausser dieser letzteren an der Bildung des Primitivstreifens auch die miteinander verschmelzenden seitlichen Blastoporuslippen.

Sehen wir nun, wie die entsprechenden Verhältnisse bei einer anderen Reptilienfamilie, den Schildkröten, über die im Berichtsjahre eine sehr ausführliche Untersuchung erschienen ist, liegen.

Mehnert (16) hat sich im Sommer 1889 in Süd-Russland (Gouvernement Cherson und Taurien) ein Material von circa 600, allen Stadien angehörenden, wohl konservierten Embryonen von *Emys lutaria taurica* gesammelt und verwertet dasselbe zu einer Reihe von entwickelungs-

geschichtlichen Monographien, von denen bis jetzt zwei vorliegen. Die zweite behandelt die Bildung der Keimblätter, die Gastrulation u. s. w., kurz fast lauter in unser Referat einschlagende Gegenstände; dieselbe bildet eine äusserst wertvolle Ausfüllung der empfindlichen Lücken, die unsere Kenntnis der ersten Entwicklungsvorgänge des Schildkröteneies bisher aufwies. Über die Sammlung und Behandlung des Materials müssen Interessenten im Original nachlesen; hier sei nur hervorgehoben, dass die Konservierung der ersten Stadien bei *Emys* recht erhebliche Schwierigkeiten zu bieten scheint. Der Arbeit ist ein vollständiges, sehr dankenswertes Verzeichnis der gesamten Litteratur über Entwicklung und Geschichte der Keimblätter der Chordaten beigegeben, nach Zusammenstellung der allgemeineren Arbeiten nach den Familien geordnet (275 Nr.); zu bedauern ist nur, abgesehen von nicht seltenen Druckfehlern, dass nicht allen Arbeiten die Jahreszahl beigelegt ist.

Wir folgen im allgemeinen der im XIII. Kapitel vom Autor selbst gegebenen Zusammenstellung. Die Morula wird bei *Emys* l. t. durch ein von Furchungsderivaten gebildetes Zellenaggregat gebildet, welches in der Gestalt eines flachen Kugelsegmentes den Keimpol der Dotterkugel darstellt. Durch eine zwischen den Furchungszellen auftretende, parallel der Oberfläche verlaufende Spaltbildung wird der Keim in eine obere und untere Keimschicht getrennt (*Discoblastula*). Die zwischen beiden Keimschichten gelegene Furchungshöhle resp. der Furchungsspalt der *Emys* ist homolog der Furchungshöhle des *Amphioxus*. Die obere Keimschicht bildet das Dach, das obere zusammenhängende Zellblatt der unteren Keimschicht (*Paraderm*) den Boden der *Discoblastula*. (Sollte es nicht richtiger sein zu sagen: das *Paraderm* mit dem gesamten Dotter bildet den Boden der *Discoblastula*? Ref.) Die „subgerminalen“ Zellen unter dem *Paraderm*, welche von vielverästelter Form netzförmig untereinander zusammenhängen, bringen die zwischen ihnen gelegenen feinkörnigen Dottermassen zum Schwunde. Durch diese Vorgänge erfolgt die Bildung von zahlreichen subgerminalen Vakuolen. Unterdessen wachsen die subgerminalen Kerne zu Riesendimensionen an; in denselben treten zahlreiche sich spezifisch färbende Granula auf. Die subgerminalen Vakuolen nehmen an Grösse zu und konfluieren endlich zu einer unter dem Keime gelegenen subgerminalen Höhle. Das *Paraderm* bildet jetzt die einzige Scheidewand zwischen der Furchungshöhle und der subgerminalen Höhle. Die Subgerminalhöhle tritt in einer viel späteren Entwicklungsperiode auf, als die Furchungshöhle. Beide Höhlen treten untereinander nie in Kommunikation. Der Autor ist der Ansicht, dass die subgerminalen Körnchenkugeln, welche aus den Riesenzellkernen hervorgehen (*Clasmatoeyten*),

zerfallen und dass die so frei werdenden Granula zur Ernährung der Zellen des Keimes dienen; wenigstens konnten in den untersten Zellen des Keimes durch besondere Farbenreaktionen Clasmatoctytengranula nachgewiesen werden.

Das Bemerkenswerte an dieser Darstellung ist die Behauptung, dass die einfache, aber bei Emys zusammenhängende Zellschicht, welche unter dem Furchungsspalt gelegen ist, nach Auftreten einer neuen Höhle, der Subgerminalhöhle unter derselben, das Paraderm, d. h. nach der alten Nomenklatur das Entoderm des Sauropsidenkeimes liefere; etwas ähnliches hat Duval für die Vögel beschrieben (vgl. oben die freilich nur sehr kurze Darstellung Wenkebachs). Schon Strahl bildet in Figur 2 seiner Arbeit über „die Dottersackwand und den Parablast der Eidechse“¹⁾ einen Schnitt ab, der so ziemlich der Figur 20 von Mehnert entspricht, nur dass die unter dem Furchungsspalt liegende Kernlage keine so deutlich geschiedenen Zelleiber und keine so geschlossene Anordnung darbietet, wie bei Mehnert; es geht aber aus dem Text und den Figuren bei Strahl mit Sicherheit hervor, dass er annimmt, die Furchungshöhle sei nichts anderes als die weiterhin zwischen Embryo und Dotter befindliche Spalte (Darmhöhle) und das Entoderm (Paraderm) differenziere sich aus der untersten Zellschicht der oberen Keimschicht, während die mit Pz in Figur 2 bezeichneten Zellen späterhin überhaupt nicht als epitheliale Lage nachweisbar seien. Diese für die Erklärung der Gastrulation bei den Sauropsiden sehr belangreiche Frage bedarf jedenfalls einer besonders auf die betreffenden Stadien gerichteten Untersuchung bei den immerhin viel leichter erreichbaren Eidechseneiern.

Eine cirkumskripte, auf eine relativ kleine Partie beschränkte Zone der oberen Keimschicht gerät in Wucherung und bildet eine Ursprungsstätte für diejenigen Zellen, welche in ihren späteren Differenzierungen das gesamte untere und mittlere Keimblatt und deren Derivate liefern. Dieses Emanationseentrum für die späteren Keimblätter ist homolog zu setzen den Blastoporuslippen niederer Formen. Der Ort dieser „Primitivplatte“ entspricht dem hinteren Leibesende des späteren Embryo. Die aus der oberen Keimschicht stammenden Zellmassen der Primitivplatte ergießen sich sehr bald in die Furchungshöhle und führen zur Bildung eines die obere Keimschicht und das Paraderm in Verbindung setzenden Zellenknotens. Sehr bald darauf beginnt die Primitivplatte in ihrer Mitte sich von der Oberfläche her leicht grubchenartig zu vertiefen. Dieser

¹⁾ Zeitschr. f. wissensch. Zoologie XLV. 2. 1887.

Prozess geht weiter und führt zu einer wahren Einstülpung. Der aus kubischen Zellen zusammengesetzte Einstülpungssack verläuft in der Längsachse des Embryo und schiebt sich zwischen die Zellen der oberen Keimschichte und den Primitivknoten und in seinem weiteren Verlaufe zwischen oberer Keimschicht und Paraderm vor. Der Primitivknoten liegt mit seiner grössten Masse dem Anfangsstück der unteren Wand des eingestülpten Zellrohres von unten auf.

Das Invaginationsrohr der Emys (Kupffer) entspricht dem Urdarme des Amphioxus nicht nur hinsichtlich seiner Genese, sondern auch hinsichtlich seiner Leistungen. Das Urdarmepithel der Emys liefert den gesamten Darmentoblasten und den gesamten Rumpfmesoblasten. Der Rand der Invaginationsöffnung ist homolog dem Prostoma oder Urmund des Amphioxus.

Die mit dem Primitivknoten in Zusammenhang stehenden Zellen der unteren Urdarmwand wuchern späterhin und vergrössern die Masse des Primitivknotens. Der letztere flacht sich mit der Zeit etwas ab, seine Zellen schieben sich seitlich in die mesodermfreie Zone hinein (zwischen Ektoderm und Paraderm) und bilden (wenn Referent den Autor recht versteht) die „Sichel“, d. h. eine „peristomale“ Mesoblastmasse, welche das Material für die Gefässe der Area vasculosa liefert. Später treten die Sichelhörner bei ihrer weiteren Ausbreitung nach vorn mit dem inzwischen gebildeten „gastralen“ oder Rumpfmesoblasten (s. u.) in Verbindung. Prinzipiell will Mehnert beide Mesoblastarten nicht geschieden wissen, beide sind schliesslich als Derivate der Blastoporuslippen aufzufassen.

Ausser den Sichel (warum der Plural? Ref.) entsteht aus dem Materiale des Primitivknotens der Kaudalknoten, welcher ganz unter dem Bilde des Dotterpfropfes der Amphibien aus dem in späteren Stadien geöffneten Prostoma hervorquillt und einen kranial gerichteten Fortsatz aussendet, welcher die dorsale Öffnung des neurenterischen Chordakanals überwölbt, sich mit den hinteren Endabschnitten der Medullarfalten vereinigt und das Material für das Schwanzende der Emys und seine Derivate abgiebt.

Die untere Wand des Urdarmkanales verwächst in ihrem vorderen Abschnitte mit dem Paraderm. Sodann bricht der Urdarmkanal an seinem äussersten (kranialen) Ende in die subgerminale Höhle durch. Die untere Urdarmwand und das Paraderm schwinden an dieser Stelle. Diese ventrale Urdarmapertur vergrössert sich successive, so dass in dem Gebiete des Keimes jetzt die obere Urdarmwand das sogenannte untere Keimblatt, resp. den Darmentoblasten bildet. (Nach der Ansicht des Ref. bleibt der Verfasser den Beweis schuldig, dass das so in das Paraderm als centrale

Tafel eingeschaltete Urdarmepithel (Urdarmepithelhof Mehnert) wirklich das ganze Darmepithel liefert, vergl. dazu die Angaben von Will und Wenkebach.)

Der Urdarm der Emys ist direkt homolog dem Kopffortsatze des Primitivstreifens der Säuger. Der sog. Chordakanal bei den Säugern ist direkt homolog dem Urdarmkanale der Emys.

Der Durchbruch des Urdarmkanals in die Subgerminalhöhle ermöglicht, dass subgerminale und Dottermassen in direkte Berührung mit dem definitiven Darmepithel treten können. Die Durchbruchöffnung besitzt somit die physiologische Valenz eines Mundes und findet ihre Analogie in der prinzipiell gleichen Stomadacumbildung der Wirbelblasen.

Der Rumpfmesoblast gelangt zuerst in dem vordersten Abschnitte des Urdarmes zur Entwicklung. Dieses geschieht auf die Weise, dass die Zellen der ursprünglich oberen Urdarmwand sich sondern in ein unteres flaches einzelliges Blatt (Darmmentoblast) und in ein Aggregat von freien vielverästelten Zellen, welche den zwischen den beiden primären Keimblättern bestehenden Furchungsspalt ausfüllen und das Urblastem für den Rumpfmesoblasten (sc. Urwirbel- und Seitenplatten) abgeben. Dieser Spaltungs- resp. Eliminationsprozess der oberen Urdarmwand schreitet kaudalwärts gegen den Blastoporus hin fort. An der Prostomaöffnung (sc. an der vorderen Urmundlippe) tritt der Rumpfmesoblast am aller spätesten auf. Dieser im Flächenbilde netzförmig erscheinende Rumpfmesoblasthof vereinigt sich erst in einer späteren Zeit mit dem Gefässhofmesoblast (sc. Sichelhörner) und die anfänglich zwischen ihnen gelegene mesodermfreie Zone schwindet. In dem hintersten Abschnitte des Embryo treten neben der Chordaanschwellung jederseits noch kleine von dem Urdarm ausgehende Divertikelbildungen auf, von welchen aus zahlreiche Mesoblastelemente ihren Ursprung nehmen (Rudimente von Cölomsäcken). Die Pleuro-Peritonealhöhle (Remak) geht bei Emys nicht aus dem Lumen der Cölomsäcke hervor, sondern entsteht (zuerst im vorderen Körperabschnitte) als eine neue auftretende intercelluläre Spaltbildung. Auch die Chorda differenziert sich zuerst in dem vordersten Abschnitte des Urdarmepithelhofes. In diesem Gebiete tritt die Chorda als rein mesodermale Bildung in Gestalt eines soliden prominenten Chordawulstes auf. In einer mehr kaudal gelegenen, relativ kurzen Partie steht die Chorda von Anfang an in engem Zusammenhange mit dem Darmmentoblasten und erscheint gewissermassen als eine mediane Verdickung desselben. In dem kaudalen Endabschnitte des Embryo bildet die obere Urdarmwand eine nach unten zu offene mediane Längsrinne, welche sich erst später zur Chorda umformt und sich abschnürt. In unmittelbarem Anschlusse an die Chordarinnen-

bildung geht von neuem eine Kanalbildung vor sich, welche an der Stelle des ursprünglichen Prostoma (das inzwischen verlegt war), vom Kaudalknoten von hinten überlagert, in das Medullarrohr durchbricht (neurenterischer Chordakanal).

Zum Schlusse führt der Autor die nachgewiesenen cänogenetischen Erscheinungen (Bildung des grösseren vorderen Teiles des Rumpfmesoblasten durch Abspaltung vom Urdarmepithel, die Bildung einer soliden Chorda im Kopfteile innerhalb des abgespaltenen Mesoderms u. s. w.) auf Acceleration in der Entwicklung zurück. Acceleration wie Retardation in der Entwicklung einzelner Organanlagen, welche nach Mehnert die Hauptgrundlage der cänogenetischen Erscheinungen bilden, scheinen in direkter, freilich noch kausal unverständlicher Beziehung zu der Entwicklungshöhe zu stehen, die das Organ in der betreffenden Tierart erreichen soll.

Die Befunde Mehnerts bei Emys reihen sich fast überall ergänzend und bestätigend an die von Will und Wenkebach bei Sauriern gemachten an. Die verschiedene Bildung des Mesoblasten und teilweise der Chorda kann nicht als wesentlicher Unterschied gedeutet werden, da wir in dieser Übersicht genugsam erfahren haben, dass ganz gleichartige Unterschiede sich zwischen Angehörigen einer Klasse (Triton und Rana), ja zwischen Angehörigen einer Familie (Triton und Amblystoma, Axolotl) vorfinden. Bei Rana hat Schwink dasselbe beschrieben, wie hier Mehnert bei Emys, dass sich nämlich der vordere Teil des Mesoblasten durch Delamination, der hintere in Form geschlossener Cölomdivertikel aus dem primären Entoderm bildet; ein gleiches gilt für die Chorda.

Es sei hier kurz erwähnt, dass Oppel (24) an Reptilieneiern, die er in der Befruchtung und in den ersten Furchungsstadien untersuchte, ähnliche Resultate erhalten hat, wie neuerdings Rückert bei den Selachiern. Er fand kurz vor und während der Konjugation mehrere „Nebenspermakerne“; zu der Zeit der vollendeten Teilung des ersten Furchungskerns beginnt bei *Anguis fragilis* und *Tropidonotus natrix* die Teilung einzelner Nebenspermakerne. Nebenspermakerne finden sich auch bei *Lacerta viridis*, es spricht dies dafür, dass Polyspermie bei Reptilien allgemein statt hat. Die Nebenspermakerne lassen sich in der sich furchenden Keimscheibe der Blindschleiche auch späterhin, z. B. im Stadium mit 16 Furchungskernen, auffinden, sie vermehren sich durch Teilung. Der Autor hat nicht den Eindruck erhalten als ob die Nebenspermakerne am Aufbau des Embryos irgend einen direkten Anteil nehmen.

Mitsukuri teilt in einer vorläufigen Mitteilung (17) seine Beobachtungen über die Entstehung des Mesoblasten bei *Clemmys japonicus*

mit. Diese zeigen noch viel deutlicher als die von demselben Autor mit Ischikawa veröffentlichten¹⁾ Bilder die Entstehung des Mesoblasten, wie sie die Hertwig'sche Anschauung fordert; der Mesoblast wächst an der Grenze von Chorda und Darmtentoderm heraus „unter Bildung eines ansehnlichen Urdarmdivertikels“. Dieselben Bilder hat Mehnert bei Emys nur im hinteren Teil des Embryos im Bereiche des Blastoporus gefunden, während sich nach diesem Autor der Mesoblast weiter vorn durch Abspaltung vom primären Entoderm sondert. Ausführliche Mitteilungen werden von Mitsukuri in Aussicht gestellt.

Die Aufsätze von Giacomini (21—23) enthalten nichts hierher Gehöriges.

Wir haben jetzt auch Aussicht, über die Gastrulation bei den Krokodilen genaue Auskunft zu erhalten, da Voeltzkow (18) eine vorläufige Mitteilung über die Eiablage und Embryonalentwicklung des Madagaskarkrokodils und Clarke (19) etwas ausführlichere und auch illustrierte Angaben über die Embryologie des mexikanischen Alligators geliefert hat. Beide Autoren beschränken sich aber bis jetzt auf Mitteilungen über Ablage, Form und Beschaffenheit der Eier, äusseres Aussehen des Keims und der Embryonen und dergl.; für unser Thema direkt verwertbare Untersuchungen liegen noch nicht vor; doch sind solche wohl in den nächsten Jahren zu erwarten; es wird damit eine empfindliche Lücke in unserem Wissen ausgefüllt werden.

Die Erklärung der Gastrulation bei den Vögeln geht aus dem bei den Reptilien Gesagten wohl zur Genüge hervor. Neue, für unser Thema belangreiche Arbeiten sind im Berichtsjahre nicht erschienen.

Auch die Deutung der gleichen Vorgänge bei den Säugern ist schon in dem für die Reptilien Gegebenen enthalten. Die Eier der Säuger (mit Ausnahme der Monotremen) sind nach Rabl tertiär holoblastisch. Der grosse Nahrungsdotter der Sauropsiden-Eier ist bis auf Spuren verloren gegangen. Unsere Auffassung der Gastrulation der Säugetiere stimmt fast vollständig mit der überein, die Ed. van Beneden schon im Jahre 1888 kurz entwickelt hat²⁾. Nach demselben ist man berechtigt, zu schliessen: 1. dass die Primitivrinne dem Urmund der Anamnia homolog ist, 2. dass

¹⁾ On the Formation of the Germinal Layers in Chelonia. Quart. Journ. Mikr. Sc. Vol. XXVIII und Journ. of Sc. Coll. Imp. Univ. Japan. Vol. I.

²⁾ Erklärung der von Werner u. Winter ausgeführten Tafeln, die die Blätterbildung, der Chordakanal und die Gastrulation bei den Säugetieren (Kaninchen und Vespertilio murinus) betreffen. Anat. Anzeiger 1888, p. 769—814, mit 5 Figuren.

die Chordahöhle dem Archenteron oder dem Darmkanal entspricht, 3. dass der Kopffortsatz mit der Anlage der Gastrulaeinstülpung zusammenfällt. Die Blastodermhöhle (subgerminale Höhle), in die sich das Archenteron öffnet, ist ursprünglich aus einer intracellulären (besser wohl mit Keibel intercellulären) Höhle oder richtiger durch Zusammenfliessen solcher Höhlen entstanden. Das sogenannte zweiblättrige Stadium der Säugetiere geht der Gastrulation, d. h. der Einstülpung, die man von der Epibolie unterscheiden muss, voran; die beiden Schichten entsprechen nicht dem Ektoderm und dem Entoderm des Amphioxus. Dieser Schluss geht schon daraus hervor, dass nicht allein die Organe des Epiblasten, sondern auch die Chorda und der ganze Mesoblast aus der äusseren Schicht sich bilden. Das sogenannte zweiblättrige Stadium der Keimblase der Säugetiere entspricht dem Blastulastadium der Amphibien. Die obere Schicht nennt van Beneden Blastophor (Keimschicht, Formation generative); sie ist der oberen gefurchten Halbkugel der Amphibien homolog. Die untere Schicht, welche der unteren weniger gefurchten Halbkugel der Amphibien entspricht, nennt van Beneden Lecithophor. Diese Auslegung findet ebenfalls Anwendung für die Sauropsiden, bei welchen die Epibolie wegen der viel grösseren Masse des Dotters sich viel später vollendet.

Die Einwände, die Keibel gegen diese van Beneden'schen Anschauungen in der p. 516 citierten Schrift erhebt, sind wohl nach den hier referierten neueren Reptilienarbeiten nicht mehr sehr schwer zu nehmen.

Bonnet hat in seinem Grundriss (28) die Anschauungen, welche er durch seine Studien am Säugetierei (namentlich dem des Schafes) gewonnen hat, kurz zusammengefasst. Er verwirft die Auffassung der Keimblätter als histologischer Primitivorgane. Der Kardinalpunkt, in dem Bonnet von anderen Autoren abweicht, ist der, dass er an einem Mesoblasthofe festhält, d. h. einer den Embryonalschild rahmenartig umgebenden Zone, in welcher sich Mesoblast vom Darmentoderm ausbilden soll (peripherer oder entoblastogener Mesoblast im Gegensatz zum centralen oder ektoblastogenen Mesoblasten des Primitivstreifens).

Es ist bemerkenswert, dass Keibel (27) beim Schweine, dessen frühe Embryonalstadien denen des Schafes so ähnlich sind, dass manche von ihnen ganz gut als die Originale für einige der von Bonnet für das Schaf gegebenen Abbildungen demonstriert werden könnten, nur centralen ektoblastogenen Mesoblast und keine Spur eines peripheren oder entoblastogenen Mesoblasten nachweisen konnte.

Dass Bonnet das vordere Ende der Chorda von dem sich an den Kopffortsatz vorn anschliessenden Darmentoderm ableitet, erscheint leicht

verständlich, wenn wir uns an die ganz gleichen Angaben Wenkebachs bei *Lacerta* erinnern.

Der periphere Mesoblasthof Bonnets hat aber eine starke Stütze durch die ausgezeichnete Arbeit von Hubrecht¹⁾ bekommen, den bei *Sorex* eine ganz ähnliche Bildung nachwies. Hubrecht findet freilich ausserdem noch eine andere entodermatische Mesoblastquelle in einem ovalen Bezirk (Protochordal-Platte) im vordersten Teile des Embryonalschildes. Diese Protochordalplatte liefert im Anschluss an das vordere Ende des Kopffortsatzes das vordere Ende der Chorda und der paarigen Mesodermplatten (vgl. das oben von Bonnet Angeführte und Wenkebach's Angaben über ganz ähnliche Vorgänge bei *Lacerta*; Wenkebach hat übrigens in Utrecht wohl im Hubrecht'schen Laboratorium gearbeitet). Die drei aus verschiedenen Quellen (entodermaler Mesoblasthof, entodermale Protochordalplatte und Primitivstreifen) stammenden Mesoblastanteile verschmelzen sehr rasch mit einander zu einer einheitlichen Schicht, an der man die verschiedene Abkunft der ursprünglichen Bestandteile nicht mehr erkennen kann.

Hubrecht fügt seiner Arbeit einen durchgearbeiteten Versuch, die Gastrulations-Phänomene der Säugetiere auf die der Amphibien zurückzuführen, an. Er meint, dass die untere Schicht im Keim der Amnioten, das Entoderm im alten Sinne, durch den (allgemein entwicklungsgeschichtlich sehr wichtigen) Prozess einer vorzeitigen Sonderung (precocious segregation) schon vor dem Beginne der Gastrulation ihre definitive Lage gewonnen habe; es ist dies das cänogenetische Entoderm; dasselbe verbindet sich dann in bekannter Weise mit dem palingenetischen Entoderm des Kopffortsatzes, der Gastrulaeinstülpung, und zwar meist so, dass sich dieses in das cänogenetische Entoderm einschaltet. Diese Anschauung entspricht der in diesem Bericht angenommenen, nur dass Referent darauf hingewiesen hat, dass auch schon bei den Amphibien ein Teil der später das Darmlumen begrenzenden Zellen sich vor der Einstülpung im Innern des Eies befinde. In seinem Schlusskapitel rekurriert Hubrecht zur Erklärung des Auftretens des cänogenetischen Hypoblasts auf die Beobachtungen Selenkas beim Opossum, nach denen der cänogenetische Hypoblast in einem sehr frühem Blastulastadium durch eine Art Gastrulation von der äusseren Blastulawand in's Innere gelange. Es wäre dies eine durch „vorzeitige Sonderung“ geschaffene cänogenetische Gastrulation.

¹⁾ Hubrecht, A. A. W., Studies in Mammalian Embryology. II. The Development of the Germinal Layers of *Sorex vulgaris*. Quarterly Journal of Microscopical Science Vol. XXXI. New Series London 1890 p. 499—563. Mit Tafel 36—42.

Referent gesteht, dass ihm dieser doppelte Gastrulationsvorgang, namentlich im Hinblick auf die Verhältnisse bei den Reptilien, nicht einleuchten will.

Die Art, in welcher Hubrecht die Säugetiergastrulation aus der Amphibiengastrula herleitet, lässt sich nicht gut ohne Zuhilfenahme seiner (farbigen) Schemata deutlich machen. Ref. verzichtet auf eine Darstellung derselben um so eher, weil ihm die Anknüpfung der Verhältnisse bei den Säugetieren an die bei den Reptilien beobachteten methodisch richtiger erscheint. Es sei aber ganz ausdrücklich auf die sehr interessanten Auseinandersetzungen über die Ursachen, die bei dem Säugetierei nach Verlust des Nahrungsdotters die Ausbildung der Blasenform des Eies veranlassten, hingewiesen (p. 529 u. ff.).

Die Entwicklung des Mesoderms, welche Hubrecht besonders im Auge hat, wird in diesen Berichten noch einmal eine besondere Behandlung erfahren. — Hubrecht polemisiert lebhaft gegen die kurzerwähnte Beneden'sche Auffassung der unteren Keimschicht des Säugetiereies als Lecithophor.

Referent möchte diesen Versuch, die Vorgänge der Gastrulation durch die Wirbeltierreihe bis zu den Säugern zu verfolgen, mit der Bemerkung schliessen, dass die hier entwickelte Auffassung naturgemäss nur als eine provisorische aufzufassen ist, die gewiss mit der Erweiterung und Vertiefung unserer Kenntnisse mannigfache Abänderungen erfahren wird. — Für die Deutung der betreffenden Vorgänge am Säugetierei bleibt es immer bedauerlich, dass das reiche Material von Monotremeneiern, das Caldwell gesammelt hat, nicht weiter bearbeitet worden ist; man wird zu der Frage gedrängt, existiert dasselbe noch? Vielleicht regt diese Frage die darüber unterrichteten Kreise zu einer Antwort an.

IV.

Placenta und Eihäute.

Mit 6 Figuren im Text.

Von

H. Strahl, Marburg.

Litteratur von 1891.

1. Ackermann, Zur normalen und pathologischen Anatomie der menschlichen Placenta. Internationale Beiträge z. wissensch. Medizin, Bd. I.
2. Ahlfeld, Die Entstehung der Placenta praevia. Zeitschrift für Geburtshilfe und Gynäkologie, Bd. XXI, H. 2.
3. Baume, Über die Entwicklung der menschlichen Placenta. Physikalisch-medizinische Gesellschaft zu Würzburg, 11. Juni 1891. (Wiener klinische Wochenschr. 1891, No. 33.)
4. Bumm, Über die Entwicklung der menschlichen Placenta. Physikalisch-medizinische Gesellschaft zu Würzburg, 1891. (Münchener medizinische Wochenschr., 1891, No. 32.)
5. Duval, Le placenta des rongeurs. Suite. Troisième partie. Journal de l'anatomie et de la physiologie, 1891, No. 1 und No. 4.
6. Finzi, Sulla struttura normale della placenta umana e sull' infarto bianco della medesima. Riforma medica. Napoli, 1891, Vol. VII.
7. Fleischmann, Embryologische Untersuchungen, Heft II. Wiesbaden, Kreidel, 1891.
8. Fleischmann, Entwicklung und Struktur der Placenta bei Raubtieren. Sitzungsberichte der Königl. Preuss. Akademie der Wissenschaften zu Berlin, 1891, XXXV.
9. Gottschalk, Weitere Studien über die Entwicklung der menschlichen Placenta. Archiv für Gynaekologie, 1891, Bd. XXXX.
10. Heinrich, Über die Entwicklung und Struktur der Placenta bei der Katze. Archiv für mikroskopische Anatomie, 1891, Bd. XXXVII.
11. Klebs, Zur vergleichenden Anatomie der Placenta. Archiv für mikroskop. Anatomie, Bd. 37, 1891.
12. Klein, Entwicklung und Rückbildung der Decidua. Zeitschrift für Geburtshilfe und Gynäkologie, 1891, Bd. XXII.
13. Lüsebrink, Die erste Entwicklung der Zellen in der Hundeplacenta. Anatomische Hefte von Merkel und Bonnet. Bd. I, No. 2.

14. Minot, A theory of the structure of the placenta. *Anatom. Anzeiger*, 1891, No. 5.
15. Paladino, Dei primi rapporti tra l'embrione e l'utero in alcune mammiferi. *Giornale della associazione dei naturalisti e medici di Napoli*, T. I.
16. Reinstein-Mogilowa, Über die Beteiligung der Zellschicht des Amnion an der Bildung der Serotina und Reflexa. *Archiv für pathologische Anatomie*, 1891, Bd. 124.
17. Romiti, Sur l'anatomie de l'utérus en gestation. *Archives italiennes de biologie*, 1891, T. XV.
18. Selenka, Studien über Entwicklungsgeschichte der Tiere. Heft V. Wiesbaden, Kreidel, 1891.
19. Spee, Graf, Meerschweinchenuterus mit Ei. *Verhandlungen der anatom. Gesellschaft auf der 5. Versammlung 1891*.
20. Strahl, Über Umwandlung einer gürtelförmig angelegten in eine doppelt-scheibenförmige Placenta. *Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft auf der 5. Versammlung 1891*.
21. Strahl, Untersuchungen über den Bau der Placenta, V. Die Placenta von *talpa europaea*. *Anatomische Hefte von Merkel und Bonnet*, Bd. I. Nr. 2. Wiesbaden, Bergmann.
22. Young, On some recent Observations on the Development and Structure of the Placenta. *Medical Chronicle*. Manchester, 1891, Vol. XIV.

A. Die Eihäute und die Placenta der Säuger.

Je mehr die vervollkommeneten Untersuchungsmethoden der neueren Zeit es ermöglicht haben, unsere Kenntnisse über die vergleichende Anatomie der Eihäute und der Placenta zu erweitern, um so mehr hat sich herausgestellt, dass der Bau der Schutz- und Ernährungsorgane des Fötus bei den verschiedenen Tierformen ganz ausserordentlich variiert. Es ist derselbe nicht nur, wie lange bekannt, bei grösseren Gruppen ein ganz ungemein wechselnder, sondern auch bei sonst sehr nahe stehenden Tierformen findet man namentlich in Bezug auf den Aufbau der Placenta innerhalb gewisser allgemein festgelegter Grenzen die weitgehendsten Unterschiede.

Die Arbeiten einer ganzen Reihe von Autoren haben im Laufe der letzten Jahre an der Feststellung dieser Thatsache mitgewirkt, und es muss als für den Gegenstand von besonderer Wichtigkeit bezeichnet werden, dass es — Alles zusammengefasst — ein Material von seltener Reichhaltigkeit ist, welches für die in Rede stehenden Untersuchungen hat verwendet werden können.

Vertreter der meisten grösseren Tiergruppen haben Berücksichtigung gefunden. Unsere einheimischen wilden Tiere ebenso, wie die vielfach gar schwierig zu beschaffenden Haustiere sind in ausgedehntestem Maasse benutzt worden, und in gleicher Weise war dies bei einer Reihe von seltenen ausländischen Tierformen der Fall. Von letzteren ist besonders hervorzuheben, dass wir erstlich genauere Aufschlüsse über die früheste Entwicklung der niedersten Säuger bekommen haben, von denen bis dahin uns jede eingehende Kenntnis fehlte.

Dann aber ist es auch ermöglicht, einen Einblick in die Entwicklung einer Reihe von Affen zu bekommen. Und die Ergebnisse, welche derselbe geliefert hat, sind nicht nur an sich von Wert, sondern eröffnen auch neue interessante Gesichtspunkte, welche uns das Verständnis für die Entwicklung und den Bau der menschlichen Placenta und Eihäute um vieles zu erweitern versprechen.

Es ist dies ganz besonders willkommen, da auch die Bearbeitung der menschlichen Placenta augenblicklich eine beträchtliche Zahl von Autoren in dankenswertester Weise beschäftigt. Bei der Lösung der hier vorliegenden Aufgaben erfreuen sich die Anatomen der thatkräftigsten Unterstützung teils der pathologischen Anatomie, teils der Gynäkologen. Das Interesse der ersteren ist — wenn auch nicht überall — durch den Wunsch begründet, die Vorgänge kennen zu lernen, welche sich bei dem Übergang von Infektionskrankheiten der Mutter auf den Fötus abspielen und den Gynäkologen hat die moderne Technik die Mittel an die Hand gegeben, bei ihrer Berufsthätigkeit ein Material zu sammeln, das für den Anatomen unerreichbar ist.

Wenn wir die Resultate der Untersuchungen des letzten Jahres kurz zusammenstellen wollen, so ergibt sich aus äusseren Gründen als zweckmässig eine Trennung der Besprechung des Baues der menschlichen Placenta von dem vergleichend anatomischen Teile.

An die Schilderung der menschlichen Placenta und Eihäute würde sich bei der grossen Übereinstimmung der Entwicklungsvorgänge aber anschliessen haben diejenige der Affenplacenta.

Beide zusammen werden weiterhin eine gesonderte Darstellung erfahren und wir geben in folgendem für diesmal zunächst nur den nach Abzug der genannten Teile verbleibenden Abschnitt unseres Gebietes. Wir thun dies hauptsächlich, weil wir hoffen, dass die nahe bevorstehende Veröffentlichung der Untersuchungen von Selenka über die Entwicklung der Affen nicht ohne Einfluss auf unser Verständnis des Baues der menschlichen Placenta bleiben wird und weil wir demgemäss wünschen, beide in Zusammenhang darstellen zu können.

Wenn wir den speziellen Fachgenossen in dem folgenden zu viel des ihm Bekannten bringen, so bitten wir, zu berücksichtigen, dass die Mitteilung auch für einen weiteren Leserkreis verständlich sein soll.

Es sind im ganzen hauptsächlich vier Säugetierordnungen, über deren Eihäute resp. Placenten weiterhin berichtet werden wird: die Beuteltiere, Insektenfresser, Raubtiere und Nager.

Vier schematische (resp. halbschematische) Figuren für die Anordnung der Eihäute bei Beuteltieren, Insektivoren, Raubtieren, Nagern.

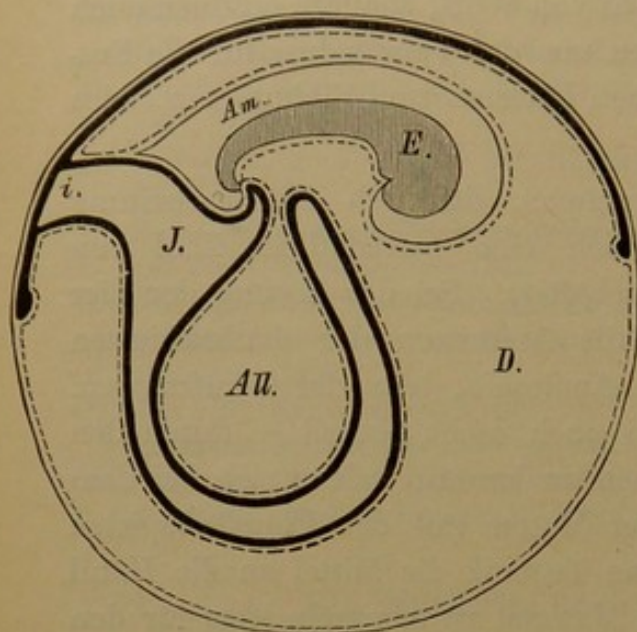


Fig. 1.

Opposum, Eihäute, Kopie nach Selenka, Studien über Entwicklungsgeschichte der Tiere.

H. IV. p. 136.

Die punktierte Linie = Entoderm, die dicke Kontourlinie = Mesoderm, die feine Kontourlinie = Ektoderm. E = Embryo. D = Dottersack, All. = Allantois, i. = Interamnionhöhle (Coelom), i. = Haftstiel z. Embryo.

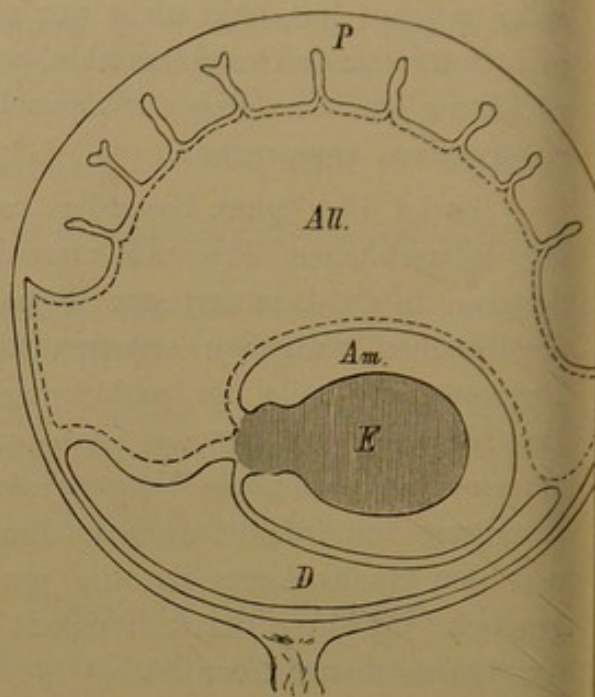


Fig. 2.

Eihäute vom Maulwurf. Etwas modifizierte Kopie nach Strahl, Untersuchungen über den Bau der Placenta. (Anatom. Hefte. 2. Taf. XVIII.)

P. = Placenta, All. = Allantois, Am. = Amnion, E. = Embryo, D. = Dottersack.

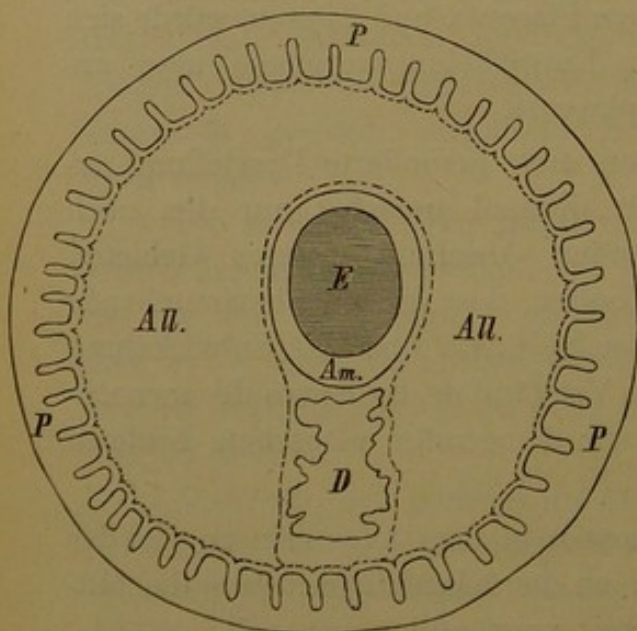


Fig. 3.

Eihäute der Katze. Kopie (in schematischer Darstellung) nach einem von Strahl (Arch. f. Anat. u. Physiologie. Anat. Abt. 1890. Suppl. Taf. VII. Fig. 16) abgebildeten Durchschnittpreparat.

E. = Embryo, P. = Placenta, All. = Allantois, Am. = Amnion, D. = Dottersack.

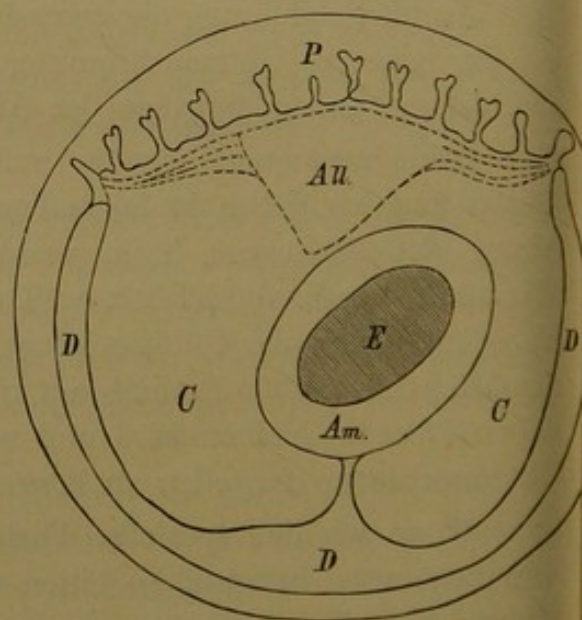


Fig. 4.

Eihäute vom Eichhörnchen. Nach einem Schnittpreparat von Strahl in schematischer Ausführung. E. = Embryo, P. = Placenta, All. = Allantois, Am. = Amnion, D. = Dottersack, C. = Coelom.

Wir glauben, dass das Verständnis der Beziehungen derselben erleichtert wird, wenn wir unseren Ausführungen eine Übersicht über die Eihäute den vier Ordnungen vorausschicken.

Von den vier Figuren ist die erste dem Werke von Selenka entlehnt, die drei anderen sind nach Präparaten oder Zeichnungen von Strahl wiedergegeben. Es ist auf dieselben auch weiter unten im Text mehrfach Bezug genommen.

Die einfachsten Verhältnisse zeigen die Eihäute des Maulwurfes (Fig. 2): den Embryonalkörper umhüllt vom Amnion, an seiner einen Seite, gegen die Placenta hin, die Allantois, dieser gegenüber der Dottersack; und hier von unterscheiden sich, wenn man von den Eigentümlichkeiten im Bau des Amnion beim Opossum absieht, die anderen Formen wesentlich durch die relativen Verhältnisse von Allantois und Dottersack.

Beim Opossum ist der Dottersack gross, die Allantois klein und in die Tiefe gedrängt, bei den Raubtieren der Dottersack klein, die Allantois gross; und bei den Nagern haben sowohl Allantois als Dottersack ein kleines Lumen und sind durch einen weiten (Cölo-) Raum voneinander getrennt.

Genaueres über die einschlägigen Verhältnisse findet sich unten.

Über den Bau der Eihäute der niederen Säuger besitzen wir zwar bereits manche Untersuchungen aus älterer Zeit; doch ist es den letzten Jahren vorbehalten gewesen, eine Reihe von bedeutsamen Fortschritten zu machen.

Wenn wir von den bislang nur in den ersten Anfängen veröffentlichten Untersuchungen von Caldwell über die Entwicklung des Ameisenigels (*Echidna hystrix*) und Schnabeltieres (*Ornithorhynchus paradoxus*) absehen, so sind vor allem die Arbeiten von Selenka über die Beuteltiere zu nennen.

Selenka hat bereits früher (Studien über Entwicklungsgeschichte der Tiere B. IV) ausführlich über die Entwicklung des amerikanischen Opossum berichtet und liefert weiter soeben (18) eine Fortsetzung seiner „Studien über Entwicklungsgeschichte der Tiere“, die sich in ihrem ersten Abschnitt mit der Entwicklung des Fötus und der Embryonalhüllen der Känguruhratte (*Hypsiprymnus cuniculus*) und des Beutelfuchses (*Phalangista orientalis*) beschäftigt.

Die letztere Darstellung fusst aber in einer Weise auf dem bereits früher über das Opossum Mitgeteilten und setzt die Kenntnis desselben so weit voraus, dass wir es uns mit Rücksicht auf das grosse Interesse, welches

der Gegenstand erweckt, nicht versagen können, eine Übersicht über die bereits älteren Untersuchungen von Selenka über das Opossum kurz voraus zu schicken.

Selenka ist es gelungen, im Erlanger zoologischen Institut eine Zucht von *Didelphys* anzulegen; dieselbe gelingt unter Beobachtung einer Reihe von Cautelen und hat Selenka in den Stand gesetzt, den Entwicklungsgang des Opossum von der Befruchtung bis zur Geburt, resp. zum Transport des Jungen in den Beutel in kontinuierlicher Serie verfolgen zu können.

Es bietet die Entwicklung des Embryo eine Reihe von bemerkenswerten Eigentümlichkeiten, auf deren Einzelheiten alle einzugehen, an dieser Stelle zu weit führen würde und in Betreff welcher wir Interessenten auf das Original verweisen müssen. Wir bemerken nur, dass die Furchung nach dem für die anderen höheren Säuger festgestellten Typus als totale Furchung abläuft, dass dieselbe am fünften Tage nach der Begattung beginnt und die Jungen am dreizehnten Tage bereits in einem noch sehr unvollkommenen Zustand geboren werden.

Die Schilderung des Verhaltens der Eihäute steht nicht ganz in Einklang mit dem, was Caldwell von den Beutlern beschreibt.

Während nach Caldwell's älterer Abbildung das Verhalten der Eihäute bei *Phascolarctos* im ganzen mit dem übereinstimmt, was wir von den Eihäuten der Reptilien und Vögel kennen, nur dass die Allantois auffällig klein bleibt, ist das Verhalten derselben beim Opossum nach Selenka ein anderes.

Auch Selenka ist das Kleinbleiben der Allantois nicht entgangen; während aber nach Caldwell die Allantois bei *Phascolarctos* sich wie bei anderen Tierformen von innen an das amniogene Chorion (die seröse Hülle v. Bär's) anlegt, ist das nach Selenka beim Opossum nicht der Fall, sondern hier geht die Allantois niemals einen Zusammenhang mit dem amniogenen Chorion ein.

Wir bitten hierfür die Figur 1, eine Kopie des Schemas, welches Selenka für die Anordnung der Eihäute des Opossum entworfen hat, zu vergleichen.

Dieselbe zeigt z. B. gegenüber der Figur 2, welche die Eihäute des Maulwurfes darstellt, bedeutende Abweichungen; und der Bau der letzteren kann innerhalb gewisser Grenzen für die Säuger als typisch insofern angesehen werden, als er sich am unmittelbarsten an die der niederen Säugetiere anlehnt.

Das Amnion des Opossum besteht nur aus Ektoblast und Entoblast, zeigt also eine Form als bleibend, wie dieselbe auf kürzere oder längere Zeit bei den Embryonen der meisten amnioten Wirbeltiere vorkommt.

Eine Allantois kommt, wie bei den Sauropsiden und bei den höheren Säugern zur Entwicklung, zeigt aber zwei sehr wesentliche spezifische Erscheinungen: erstens legt sie sich niemals, wie bei allen anderen Tieren, an die Innenwand des amniogenen Chorion und zweitens beginnt sie sich bereits vor der Geburt wieder zurückzubilden.

Der zweite Umstand ist jedenfalls als Folgeerscheinung des ersten zu betrachten, der erste bedingt eine ganz eigenartige Stellung der Marsupialien in der Tierreihe, vorausgesetzt, dass weitere Untersuchungen ihn als Allgemeinerscheinung bei denselben erweisen sollten.

Mit dem eigenartigen Verhalten der Allantois steht nun in direktem Zusammenhang dasjenige des Dottersackes; dieser ist nämlich im Gegensatz zu Allantois ganz ungeheuer gross, er füllt fast den gesamten Raum des amniogenen Chorion aus, scheidet die Allantois ein und sein Gefässgebiet bleibt an der Oberfläche der Chorion liegen und während der gesamten Dauer der Tragzeit in Funktion.

Das amniogene Chorion, welches den Dottersack umgiebt, verklebt nicht nur leicht mit der Uterinwand, sondern auch die Aussenwände der Keimblasen verbinden sich mit einander und die gesamten Keimblasen stellen schliesslich einen zusammenhängenden Körper dar.

Der Ektoblast des Chorion wuchert sogar an einzelnen Stellen gegenüber dem Uterusepithel so stark, dass es zur Bildung von kleinen Zöttechen kommt. Auch diese stehen aber nur in lockerem Zusammenhange mit der Uterinschleimhaut.

Man sieht, die Verhältnisse sind eigenartig und abweichend genug. Selenka sieht sich durch dieselben denn auch veranlasst, sie einer Reihe von theoretischen Betrachtungen zu Grunde zu legen.

Er erklärt sich die eigentümlichen Befunde über die Allantois so, dass er die Allantois der Beuteltiere für ein rudimentäres Organ ansieht. „Die Allantois der Sauropsiden spielt bekanntlich die wichtige Rolle eines embryonalen Atemorgans, während sie bei den höheren Mammalien die Ernährung und zugleich Atmung des Embryo vermittelt.

Die Allantois des Opossum ist dagegen als rudimentäres Organ zu betrachten, indem sie weder die Funktion der Atmung, noch die der Ernährung übernimmt, sondern beide Prozesse gänzlich dem Dotterkreislaufe überlässt; sie ist nicht mehr Atemorgan geblieben, wie bei den Vorfahren, den Sauropsiden und ist noch nicht zum Nährorgan geworden, wie bei den Nachkommen der placentalen Säugetiere.“

So fasst er seine Ansicht über die Allantois zusammen; und man würde ihm in derselben insoweit unzweifelhaft folgen können, als es schwer ist, sich vorzustellen, wie die tief in das Innere des Dottersackes einge-

lagerten Allantois Stoffe, die von aussen her kommen, für den Embryo sollte nutzbar machen können.

Dann aber folgt eine längere Reihe von Betrachtungen, welche den ursächlichen Zusammenhang der Verschiedenheiten beleuchten, welche in der Gestaltung von Gefässhof, Allantois, Amnion beobachtet sind.

Solche Betrachtungen stossen aber, wie so oft, wenn es sich um sogenannte Erklärungen dieser oder jener Entwicklungsvorgänge handelt, auf ganz ausserordentliche Schwierigkeiten, namentlich dann, wenn, wie auf dem in Rede stehenden Gebiet, die Grundlage, auf der man baut, noch nicht einmal nach allen Richtungen sicher gestellt ist.

Ob Selenka daher mit diesen seinen Ausführungen sich des ungetheilten Beifalles der Fachgenossen erfreuen wird, mag dahin gestellt sein.

Es würde für unsere Zwecke zu weit führen, ihm an dieser Stelle im einzelnen zu folgen; wir heben als einen der wichtigeren Punkte nur hervor, dass z. B. Selenka da, wo er von der Einrichtung der Eihäute bei den Sauropsiden und von deren Zweckmässigkeit bei der Lebensweise und Entwicklung der betreffenden Gruppe redet, dass er da, wie uns scheint, immer nur diejenigen Gruppen im Auge hat, welche Eier legen, demgemäss auch ein stärkere Eischale und ein Eiweiss bilden; nun ist aber doch bekannt, dass eine ganze Anzahl derselben lebendig gebären, ja nach den neuesten ausserordentlich wertvollen Untersuchungen von Giacomini kommt bei einer Dalmatiner Sandechse (*Seps chalcidica*) sogar eine Art Placenta zur Anlage.

Bei allen diesen so verschiedenen Formen sind aber, soweit unsere Kenntnisse reichen, die Eihäute in gleicher Weise angeordnet. Wir dürfen demgemäss wohl auch die Entwicklung ausserhalb oder innerhalb der mütterlichen Geschlechtsorgane, Entwicklung oder Fehlen von Eiweiss resp. Schale nicht als ausschlaggebend für Änderungen in dem Entwicklungsgang anführen, sondern müssen uns dabei bescheiden, dass uns der Kausalzusammenhang, wie in gar manchen anderen Sachen, auch hier noch unbekannt ist.

Neuerdings hat Selenka (18) dann, wie oben erwähnt, auch Mitteilungen über die Entwicklung einiger australischer Beuteltiere gemacht.

Dieselben liefern zwar kein vollständiges Bild des gesamten Entwicklungsganges der einen oder anderen Tierform, sind aber doch insofern wertvoll, als sie zeigen, dass in den wesentlichen Zügen die Entwicklung der australischen Beuteltiere mit der des amerikanischen Opossum übereinstimmt.

Selenka teilt uns hier Beobachtungen über die Entwicklung von der

Känguruhratte (*Hypsiprymnus*) und von dem Beutelfuchs (*Phalangista orientalis*) (auch von *Dasyurus viverrinus*) mit.

Da der Entwicklungsgang, wie gesagt, dem des Opossum sehr ähnlich ist, so glauben wir, was die thatsächlichen Verhältnisse anlangt, auf die oben von diesem gegebene Darstellung verweisen zu können.

Auch in diesem Hefte führt uns Selenka eine Reihe von theoretischen Erwägungen teils über die physiologische Bedeutung, teils über die Entstehungsweise der Embryonalhüllen vor. Ein grösseres Kapitel dieser Darstellung ist der Entstehungsgeschichte des Amnion gewidmet.

Das Amnion ist nach Selenka ein „durch Umgestaltung benachbarter Organe mechanisch gebildetes Organ“. Es soll aus zwei unabhängig von einander aufgetretenen Anlagen hervorgegangen sein.

Von diesen beiden Anlagen soll das Rumpfamnion durch die Entwicklung der Allantois entstanden sein, indem diese durch angesammelten Harn ausgedehnt wird und sich unter Spaltung des Mesoblast in dem Cölom ausbreitet.

Dem gegenüber soll das Kopfamnion bedingt sein durch die starke Entwicklung des Gehirnes zur Zeit der Anlage der Scheitel-Nackenbeuge; der Kopf soll sich in den Dotter senken und die Amnionfalte vor sich hertreiben.

Das Kopfamnion entsteht durch Einfaltung der Eiwand, das Rumpfamnion als Ausbuchtung derselben.

Dass einer strikten Durchführung seiner Hypothese aber doch noch mancherlei Schwierigkeiten entgegenstehen, fühlte Selenka selbst, denn er giebt zugleich eine nicht unbedeutende Anzahl von Ausnahmen an, welche sich der Regel nicht fügen.

Diese Ausnahmen würden sich wohl weiterhin noch vermehren lassen. Ich möchte ausserdem hervorheben, dass wir bei Durchführung der Theorie doch wohl nicht ausser Acht lassen dürfen, unter welchen Verhältnissen wir zuerst das Amnion und die Allantois auftreten sehen.

Bei den Reptilien, soweit unsere sehr spärlichen Kenntnisse in dieser Beziehung reichen, entsteht aber das Proamnion bereits zu der Zeit, in welcher die Urwirbel sich anzulegen beginnen, wenn also von einem Überwiegen der Entwicklung des Hirnteiles des Embryo eigentlich noch nicht wohl die Rede sein kann.

Noch weniger wird sich eine Beziehung zwischen der Entstehung der hinteren Amnionfalte und der Entwicklung der Allantois in dem Sinne von Selenka nachweisen lassen. Denn beide entwickeln sich gleichzeitig durch Differenzierung des Zellwulstes, der das hintere Embryonalende bildet, es spaltet sich die hintere Amnionfalte von dem oberen

Allantoisrande ab; man würde also hier kaum annehmen dürfen, dass sie ihre Entstehung dem Verwachsen der Allantois in den Cölomraum verdankt. Es wird jedenfalls noch mancherlei Schwierigkeiten machen, bis wir zu einer befriedigenden Theorie der Amnionentwicklung kommen werden.

Im Anschluss an seine Darstellung von der Entwicklung der Beuteltiere teilt uns Selenka (18) dann weiter eine Reihe sehr interessanter Beobachtungen über die Entwicklung des javanischen Moschushirsches oder Kantjil (*Tragulus javanicus*) mit.

Auf Grund der Untersuchung von jüngeren Embryonen stellt Selenka das Kantjil als Verwandten der Wiederkäuer dar; die Embryonen, die er abbildet, erinnern in der That an gleichalterige Embryonen vom Schaf, wie Bonnet dieselben gezeichnet hat.

In der Bildung der Eihäute zeigen sich bemerkenswerte Eigentümlichkeiten; unter diesen heben wir besonders hervor, dass der Embryo mit seinem Amnion und Dottersack zeitweilig fast frei innerhalb des retortenförmigen Chorion schwimmt, nur durch einige Fäden der Dottersackwand an dessen Innenfläche festgehalten; erst später verbindet er sich mit derselben wieder fester durch die vorwachsende Allantois.

Das Chorion nimmt von aussen, wie für das Schaf von Bonnet beschrieben, reichlich Nährmaterial für den Embryo auf.

An älteren Placenten steckt ein Teil der Chorionzotten in Seitentaschen der Uterindrüsen, ihre Epithelien sind meist zweikernig und bestimmt, flüssiges Drüsensekret aufzunehmen; in den Drüsen selbst befinden sich Zotten mit einkernigem Epithel, welche mit Aufnahme von Zellen beschäftigt sind.

Auch hier sind an die Darstellung der Objekte Betrachtungen über Entwicklungsmechanik angeschlossen. „Die Organe dauern, ihre Gestalt und Funktion aber wechselt und der Funktions- und Gestaltwechsel von Chorion, Cölomsack, Dottersack und Allantois, sowie das Vikariieren dieser Organe für einander will in erster Linie von physiologischen Gesichtspunkten aus beurteilt werden.“

Bei den Schwierigkeiten, welche es für eine ganzen Reihe von Thierformen macht, Klarheit über den Bau der Placenta und Eihäute zu bekommen, ist es nicht unerwünscht, wenn wir hier und da bei der Untersuchung auch wieder auf Objekte stossen, welche uns die Anordnung der genannten Teile in fast schematischer Einfachheit erkennen lassen.

Ein willkommenes Untersuchungsmaterial in dieser Beziehung liefert

ein Insektivore, der Maulwurf, über dessen Eihaut- und Placentarbildung Strahl (21) neuerdings eine Übersicht gegeben hat¹⁾.

Es werden die Entwicklungsverhältnisse, wie sie beim Maulwurf sich finden, sich am einfachsten darstellen lassen, wenn wir von der Betrachtung eines Durchschnittes ausgehen, den wir durch einen trächtigen Uterus etwa aus der Mitte der Tragzeit durch Placenta, Embryo und Eihäute hindurchlegen. Wir geben in Figur 2 die Abbildung eines solchen Schnittes, die wir der Arbeit von Strahl entnehmen.

Die Figur zeigt die dicke Placenta P., welche nicht ganz die Hälfte des Durchschnittes einnimmt, dieser gegenüber einen relativ dünnen Abschnitt der Uteruswand. Inmitten dieses Ringes liegt der Embryo E. umgeben vom Amnion; an seiner Bauchseite hängen die Allantois und der Dottersack.

Die Allantois ist an ihrer Aussenwand nicht nur mit der gesamten Placentaroberfläche verschmolzen, sondern sie überschreitet auch nach den Seiten den Placentarbezirk nicht unbeträchtlich. Der ihr gegenüberliegende, sie mit seinen Rändern fast berührende Dottersack ist stark abgeplattet. Er bleibt beim Maulwurf während der ganzen Tragzeit in Funktion.

An seine Aussenfläche verschmelzen die Zellen des Eisackes fest mit den Uterusepithelien, doch bleibt diese Aussenfläche dauernd gefässfrei, im Gegensatz zur Allantois, bei welcher starke Gefässe mitten durch das Lumen hindurch nach der äusseren placentaren Fläche führen. Während bei den Beuteltieren die Allantois klein bleibt und der Dottersack mit seinen Gefässen die Ernährung des Embryo besorgt, und während bei vielen höheren Tierformen (s. u.) andererseits der Dottersack ganz rückgebildet wird und die Allantois wohl allein die Ernährung des Embryos übernimmt, haben wir hier einen Fall vor uns, in welchem beide Teile neben einander erhalten bleiben, und, wie wir annehmen müssen, ihr Gefässsystem für die Ernährung des Embryo nutzbar machen.

Was den feineren Bau der Placenta anlangt, so ist auch dieser — in manchen Beziehungen wenigstens — verhältnismässig einfach. Die gesamte Placenta besteht aus einer bindegewebigen Wucherung der Uterusschleimhaut, den Placentarwulst (also einer placenta materna) und aus fingerförmigen, verästelten, feinen Zotten, welche sich bei ihrem Einwachsen in den Placentärwulst ihre Wege selbst bahnen. Zwischen dem gefässführenden Bindegewebe des Placentarwulstes, und den in den Zotten ent-

¹⁾ Die Arbeit ist im Druck zwar von 1892 datiert, wir glauben aber über dieselbe ebenso wie über die unten citierte von Lüsebrink bereits an dieser Stelle berichten zu dürfen.

haltenen Allantoisgefässen ist nach Strahl eine doppelte Epithelschicht aus mütterlichen und fötalen Zellen bestehend, vorhanden. Neben diesem Ernährungsapparat durch die Gefässysteme ist nun aber in der Maulwurfsplacenta noch ein zweiter vorhanden, indem innerhalb der Placenta ein nicht unbedeutender Teil der Uterindrüsen erhalten bleibt.

Die Drüsenknäuel liegen unter der Placenta, die Ausführungsgänge aber gehen mitten durch die Placenta durch und ergiessen das Sekret der Drüsen zwischen Placenta und Eihäute. Es kann demgemäss durch die Eihäute direkt aufgenommen werden.

Und mit grosser Wahrscheinlichkeit spielt sich innerhalb der Maulwurfsplacenta noch ein dritter Ernährungsvorgang ab, der neuerdings für eine ganze Reihe von anderen Tieren festgestellt ist, nämlich die direkte Aufnahme extravasierten mütterlichen Blutes, durch die fötalen Eihäute und die Verdauung und Nutzbarmachung desselben für den Embryo.

Es ist diese Aufnahme mütterlichen Blutes in besonders hohem Grade in den Placenten der Raubtiere nachgewiesen, kommt ferner in ausgedehntem Maasse bei Wiederkäuern vor, ferner auch bei Einhufern; und, wie gesagt, auch beim Maulwurf lässt sich teils innerhalb der Placenta, teils an deren Oberfläche nicht nur extravasiertes, mütterliches Blut nachweisen, sondern auch die Aufnahme derselben durch fötale Chorion-epithelien.

Abgesehen von einer Vergrösserung des Embryonalkörpers, mit der eine entsprechende relative Verminderung des Lumens von Allantois und Dottersack einhergeht, bietet der Durchschnitt durch Embryo und Eihäute eines Uterus unmittelbar vor der Geburt nichts von dem oben beschriebenen abweichendes.

Es möge übrigens hier nicht unerwähnt bleiben, dass die Entwicklung der Placenta des Maulwurfes durchaus abweicht von der eines anderen genauer untersuchten Insektivoren, des Igels, für den wir die schönen Untersuchungen von Hubrecht besitzen.

Die Verhältnisse bei der Spitzmaus scheinen dagegen, soweit sich aus einer sehr kurzen Nachricht ebenfalls von Hubrecht schliessen lässt, wieder mit denen von *talpa* mehr Übereinstimmung zu zeigen.

Zu einer lebhaften Diskussion haben die Arbeiten über die Entwicklung der Raubtierplacenta geführt.

In unabhängig von einander laufenden Untersuchungen, sind von Heinricius und Strahl eine Reihe von Beobachtungen über die Entwicklung der Hunde- und Katzenplacenta angestellt. Durch dieselben

war nachgewiesen, dass es bei diesen Tieren im Anfange der Tragzeit zu einer sehr erheblichen Wucherung der Uterusschleimhaut und namentlich der Uterindrüsen kommt.

Die gewucherten Drüsen schliessen sich aber der grösseren Mehrzahl nach gegen die Oberfläche der Uterinhöhle ab, und wenn das Ei sich mit der Uterusschleimhaut fester zu vereinigen beginnt, die Bildung der Placenta einleitend, so müssen die eindringenden Zotten sich zumeist neue Wege bahnen, ein kleiner Teil dringt auch in offengebliebene Drüsen ein. Mit der Anlagerung des Eies an die Uteruswand soll dann nach Heinricius das Uterus-Epithel zu Grunde gehen und von den Zotten als Nährmaterial aufgenommen werden, während nach Strahl nur ein Teil diesem Schicksal verfällt und so viel von demselben erhalten bleibt, dass damit ein Überzug mütterlichen Epithels über die einwachsenden Zotten geliefert werden kann.

Diesen Darstellungen ist Fleischmann (8) gegenüber getreten, er behauptet, dass nicht nur solche nach oben abgeschlossene Drüsenräume nicht vorhanden wären, sondern dass diese scheinbar geschlossenen Drüsen Seitenanhänge anderer seien, welche noch eine Ausmündung nach oben besässen. Und weiter nimmt er an, dass die einwachsenden Zotten sich unmittelbar in Uterindrüsen einsenken, weil man dieselben, wie seit langem bekannt, mit ihren Spitzen späterhin in stark erweiterten Uterindrüsen stecken sieht.

Auf Veranlassung von Strahl hat Lüsebrink (13) von neuem Untersuchungen angestellt, welche zur Entscheidung in dieser Streitfrage dienen sollten. Lüsebrink hat als Objekt für seine Untersuchung den Uterus der Hündin zur Verfügung gehabt und hat namentlich Wert darauf gelegt, eine möglichst vollständige Reihe von Stadien aus der ersten Entwicklungszeit der Zotten zu bekommen, da in dieser die entscheidenden Vorgänge ablaufen. Es haben seine Untersuchungen einmal zur Bestätigung der Angaben von Heinricius und Strahl geführt, wonach allerdings die Uterindrüsen sich nach oben zumeist abschliessen ehe die Zotten hineinwachsen. Sodann hat er fernerhin feststellen können, dass die Zotten dabei keineswegs einheitlich gebaut sind, sondern dass sich nach Form und Entwicklungszeit drei Arten derselben unterscheiden lassen. Er nennt dieselben: Primär-, Sekundär-, Tertiärzotten. Die Primärzotten besitzen beim Einwachsen ein grosses Lumen und senken sich in Uterindrüsen ein; die Sekundärzotten haben auch ein Lumen, bahnen sich aber neue Wege, und die Tertiärzotten entstehen nicht nur um Tage später als die beiden anderen Formen, sondern sind auch ganz ausserordentlich viel kleiner als jene. Dabei ist besonders hervorzuheben, dass diese so ver-

schieden angelegten Zotten insofern unabhängig voneinander sind, dass nicht etwa die eine eine Übergangsform zur anderen bildet, sondern sie existieren durchaus nebeneinander.

Auch in ihrer Funktion werden sich diese Zottenformen verschieden verhalten, indem die Primärzotten vorwiegend die Aufnahme des Nährmaterials aus den Drüsen der Mutter vermitteln, während die Tertiärzotten dasselbe aus den Blutgefässen der Mutter zu entnehmen bestimmt sind. Man sieht demgemäss, dass hier Verhältnisse obwalten, welche in mancher Beziehung mit dem von der Maulwurfsplacenta berichteten übereinstimmen. Wie in dieser, kommt auch hier die Ernährung von Gefäss zu Gefäss, weiterhin diejenige durch die Uterindrüsen, und endlich, wie bekannt besonders ausgiebig, die durch extravasiertes mütterliches Blut vor.

Über Veränderungen in der äusseren Form der Placenta des Frettchens, welche während der zweiten Hälfte der Trächtigkeit ablaufen, berichtete Strahl (20) in einem Vortrag auf der Anatomen-Versammlung zu München. Strahl beobachtete, dass die bereits den älteren Autoren bekannte doppelt scheibenförmige Placenta des Frettchens sich in gleicher Weise ringförmig anlegt, wie die der anderen Raubtiere, mit einer kleinen anfänglich sehr geringfügigen Unterbrechung am Mesometrium.

Von der zweiten Hälfte der Tragzeit an beginnt dann gegenüber dem Mesometrium die Placenta, die eben angelegt ist, sich wieder rückzubilden. Zwischen den eben angelegten Zotten zerfällt das Uteringewebe und es kommt zur Extravasierung von reichlichem mütterlichen Blut an gleicher Stelle.

Das Blut stülpt das Chorion in Gestalt einer Anzahl von Beuteln in das Innere des Eisackes hinein vor, und unter Zunahme des Extravasates findet ein weiterer Zerfall der Uterusschleimhaut statt.

Schliesslich bleibt von derselben gegenüber dem Mesometrium nur eine Lage von Drüsen übrig, zwischen denen sich sogar ein neues Oberflächenepithel bildet.

Dann schwindet gegen Ende der Tragzeit auch ein Teil des Blutes wieder aus den Beuteln und es liegt dann gegenüber dem Mesometrium eine breite Zone, in der eine ganz dünne Uteruswand die an den beiden Seitenflächen der Uterinhöhle liegenden Placenten voneinander trennt.

Da der erwähnte schmale Spalt am Mesometrium sich im weiteren Wachstum auch erheblich vergrössert, so sind damit dann die zwei isolierten Seitenplacenten gegeben.

Abgesehen von dem Fehlen des Placental-Ringes ist die Anordnung der Eihäute beim Frettchen die gleiche, wie bei den übrigen Raubtieren; unsere Figur 3, Kopie nach einem Durchschnittspräparat von Strahl,

giebt dieselbe so wieder, wie sie bei den meisten bekannten Raubtieren sich findet.

Eine ganz eigenartige Stellung nehmen in Bezug auf ihre Placentarentwicklung unzweifelhaft die Nager ein und eine Reihe von Autoren hat sich in der letzten Zeit mit der Bearbeitung derselben beschäftigt.

Es war bis dahin hauptsächlich die Placentarentwicklung des Kaninchens zwar genauer verfolgt, doch es sind die Autoren in der Erklärung der Erscheinungen, welche bei der ersten Anlagerung des Eies an die Uteruswand ablaufen, noch durchaus verschiedener Meinung. Und da diese frühesten Entwicklungsvorgänge selbstverständlich die Grundlage für die weitere Ausbildung der Placenta abgeben, so kann auch unsere Kenntnis von derselben noch nicht als sehr gesichert bezeichnet werden.

Strahl hat vor einiger Zeit beschrieben, in welcher Weise sich das Ei des Kaninchens mit der Uteruswand verbindet; er fand dabei eine eigentümliche Protoplasmaschicht mit eingestreuten Kernen, welche die Verbindung zwischen Ektoderm und Uterusepithel vermittelt.

Er hält diese Schicht für ein Produkt des Uterusepithels und führt eine Reihe von Gründen an, die ihn zu dieser Annahme bestimmten. Er bemerkt aber ausdrücklich, dass dieselben vorerst keine völlig entscheidenden sind, sondern sieht die Frage als eine offene an.

Von späteren Autoren hat besonders Minot sich den Ausführungen von Strahl angeschlossen.

Eine Anzahl anderer Forscher, von denen Masius, v. Beneden, Duval und Clivio genannt seien, fasst die betreffende Protoplasmaschicht als ektodermal auf, ohne aber auch ihrerseits, wie uns scheint, bislang zwingende Gründe für ihre Ansicht beigebracht zu haben.

Nun ist die genannte Zellschicht diejenige, in der später eine zeitlang das mütterliche Blut zirkuliert, und wenn die Ansicht der letztgenannten Autoren richtig wäre, so bestände alsdann wenigstens zeitweilig die gesamte Placenta des Kaninchens aus fötalen Zellen, von der Mutter würde nur Blut als Anteil geliefert werden und auch dieses zirkulierte in Bluträumen, deren Wandung aus fötalen Zellen bestünde.

Der eifrigste Verfechter dieser Lehre, Duval, hat nun neuerdings versucht (5), dieselbe durch Beobachtungen zu stützen, die er über die Placentarbildung der Ratte und der weissen Varietät der Hausmaus angestellt hat.

Die Untersuchungen von Duval stützen sich auf ein ganz ausserordentlich reiches Material, was ihnen demgemäss einen besonderen Wert

verleiht, und beginnen mit den frühesten Entwicklungsstadien, in denen das Ei noch locker in der Uterushöhle liegt; von da aus sind sie bis zur vollständigen Bildung der Placenta durchgeführt, doch liegt uns, während wir dies schreiben, der Schluss der Mitteilung noch nicht vor.

Es liegt auf der Hand, dass die Entwicklungsvorgänge, welche sich hier abspielen, in unmittelbarem Zusammenhang mit den Eigentümlichkeiten stehen, welche die Bildung der Keimblätter bei Maus und Ratte zeigen, mit der sogenannten Inversion der Keimblätter.

Duval schildert zuerst an der Hand einer Reihe von Abbildungen, wie sich in dem Uterus durch Wucherung des Bindegewebes der Schleimhaut ein Decidualwulst bildet; in diesem Decidualwulst liegt ein kleines Divertikel der Uterinhöhle, in dem sich das Ei festsetzt. Dann schliesst sich die Höhle des Divertikels gegen den Uterus ab und das Ei liegt dann in einer geschlossenen Decidualkapsel.

Weiterhin kommt es sodann zu einer völligen Unterbrechung der Uterushöhle an der Stelle, an welcher das Ei gelegen ist, und erst später stellt sich ein neuer Kommunikationsweg zwischen den getrennten Abschnitten der Uterushöhle her.

Die Decidualkapsel ist morphologisch etwas anderes, als der menschliche Decidualsack; sie unterscheidet sich von diesem in der Entwicklung, im Bau, und endlich dadurch, dass sie bereits in fötaler Zeit wieder vergeht.

Innerhalb der Decidualhöhle geht das Uterusepithel rasch zu Grunde; in dem Bindegewebe ihrer Wand entwickeln sich am mesometralen Abschnitt grössere unregelmässige Blutgefäss-Sinus und diese öffnen sich weiterhin in den Hohlraum der Kapsel.

Während dieser Zeit hat auch das Ei begonnen, sich zu vergrössern. Es kommt an dem einen Pol des kleinen cylindrischen Eichens zu einer ganz ausserordentlichen Wucherung des Ektoblast. Derselbe bildet sich an dem einen — embryonalen, proximalen — Pol zu einem Zapfen aus, der einmal tief in das Innere des Eies vorspringt, andererseits aber auch nach aussen (als Ektoplacentar-Conus) wuchert.

In diesem Ektoplacentar-Conus bildet sich dann weiterhin ebenfalls ein System unregelmässiger Lücken; diese treten in Kommunikation mit den angrenzenden mütterlichen Sinus, welche in die Decidualkapsel münden, bilden demgemäss alsdann gewissermassen eine Fortsetzung dieser Sinus und zwischen die Ektoblastzellen des Fötus kommt dann auf diese Weise mütterliches Blut, um in den Ektoblasträumen zu zirkulieren.

Nun wächst gegen den so veränderten Ektoblast-Kegel die Allantois von dem hinteren Ende des Embryo vor, und dringt weiterhin, ebenfalls

einen Ektoblastüberzug mitnehmend, mit den fötalen Gefässen in denselben ein.

Mütterliche und fötale Gefässe wandeln sich dann in zwei innig miteinander verflochtene Systeme um, welche schliesslich nur durch schmale Ektoblastbrücken voneinander getrennt sind, innerhalb deren die fötalen Gefässe noch eine besondere Endothellage aufweisen.

Eine Reihe anderer Besonderheiten der betreffenden Placenten hervorzuheben, dürfte für unsere Zwecke zu weit führen.

Das prinzipiell wichtige der Untersuchungen von Duval läge — ihre Richtigkeit vorausgesetzt — darin, dass bei den Nagern die gesamte Placenta in ihren zelligen Bestandteilen in dieser Zeit ein Produkt des Fötus wäre und von der Mutter nur das Blut bekäme, das in ihr zirkuliert.

Mit welchen Schwierigkeiten übrigens die Deutung der Bilder zu kämpfen hat, welche man bei Schnittpräparaten durch Uterus und Eihäute oder Eier der Nager erhält, ergibt sich z. B. daraus, dass durchaus abweichend von dem eben Beschriebenen nach Graf Spee (19) sich beim Meerschweinchen das Ei durch das Epithel des Uterus drängt und sich in einer Lymphspalte der Uterinschleimhaut festsetzt.

Es kann demgemäss auch nicht Wunder nehmen, wenn wir die eigenartigen Ergebnisse, zu denen Klebs (11) auf Grund der Untersuchung der Placenta der weissen Ratte kommt, erst dann annehmen, wenn dieselben sich durch eine etwas ausgiebigere Reihe von jungen Entwicklungsstadien stützen liessen; wir vermuten aber mit Duval, der sich den Angaben von Klebs gegenüber durchaus ablehnend verhält, dass dies seine Schwierigkeiten haben wird.

Jedenfalls müssen wir es für unmöglich erklären, aus einem Entwicklungsstadium soweit vorgeschrittener Zeit, wie das einzige von Klebs beschriebene, sich über den Aufbau der Nagerplacenta zu unterrichten; wir bemerken ausserdem, dass wir, ganz abgesehen von dem komplizierten Bau der Placenta auch die — übrigens durch ältere Untersuchungen schon ziemlich klar gelegten — Verhältnisse der Eihäute, wie sie Klebs schildert, für unrichtig halten müssen; von einem genaueren Eingehen auf die Arbeit von Klebs glauben wir daher absehen zu dürfen.

Eine wesentliche Rolle spielt übrigens auch die Nagerplacenta bei den Untersuchungen von Minot (14), auf deren Grundlage er zu einer „Theorie der Placenta“ kommt.

Wir glauben dieselbe am besten durch Anführung des zusammenfassenden Schlusssatzes der Minot'schen Mitteilungen wieder zu geben.

„According to the views explained in the preceeding pages, I hold the placenta to be an organ of the chorion; that primitively the chorion

had its own circulation, and formed the discoidal placenta by developing villi which grew down into the degenerating uterine mucosa; by the degeneration of the maternal tissues the maternal blood is brought closer to the villi, and the degeneration may go so far that all the tissue of the uterus between the villi disappears; a layer of the mucosa is preserved between the ends of the villi and the muscularis uteri to form the so called decidua; the placenta receives its foetal blood by the means of large vessels running in the mesoderm of the allantois. From this discoidal chorionic placenta the zonary placenta of carnivora, the diffuse placenta of the lower primates, and the metadiscoidal placenta of man have been evolved.

A second type of placenta, perhaps evolved from the first is found in ungulates, and is characterized by a vascular allantoic vesicle uniting with a now vascular chorion to form the foetal placenta and by the absence of degeneration in the maternal tissue. This type is the allantoic placenta, which offers many interesting modifications."

Auch Fleischmann (7) hat sich mit der Entwicklung von Placenta und Eihäuten von Nagetieren beschäftigt; er hat den Versuch gemacht die Einheit des Nagerstammes nicht nur auf vergleichend-anatomischen, sondern auch auf entwicklungsgeschichtlichem Wege zu erweisen und giebt als das Resultat seiner Untersuchungen ein Schema vom Bau der Eihäute der Nager, welcher nach seiner Angabe für alle Nager giltig ist.

Er ist zu demselben gekommen, indem er die Eihäute einer Reihe von Nagern unter einander verglich, besonders mit dem Wunsche, in dem Bau der Eihäute des Kaninchens einerseits und dem der Mäuse, Ratten, Hamster, Meerschwein (also der Nager mit umgekehrten Keimblättern) eine Übereinstimmung zu finden.

Er glaubt nun eine Übergangsform zwischen beiden Typen in dem Eichhörnchen gefunden zu haben, dessen Eihautentwicklung eine Mittelstellung einnehmen soll.

Er stützt diese seine Ansicht hauptsächlich auf Befunde an den Allantois des Eichhörnchen, welche bei ihrer Ausbreitung über der Placentaranlage eine sehr erhebliche Entfaltung der vom mittleren Keimblatt gelieferten Aussenwand bei kleinem Lumen zeigt.

Wir können diese Angabe von Fleischmann bestätigen und geben in Fig. 4 eine Abbildung eines Durchschnittes von Placenten und Eihäuten des Eichhörnchen aus mittlerer Entwicklungszeit nach einem eigenen Präparat.

Es ist die eigentümliche Form der Allantois übrigens das Ergebnis eines Entwicklungsvorganges, der ähnlich auch beim Kaninchen zeitweilig

vorkommt und hier früher bereits von Strahl beschrieben ist; auch beim Kaninchen ist die Allantois in gewisser Zeit ein grosser mesodermaler Zellenwulst, der sich ohne Lumen auf der Placentaranlage ausbreitet und erst später sekundär ein Lumen erhält.

Vielleicht wird die Untersuchung jüngerer Stadien noch weitere Aufklärung bringen; doch können wir jetzt schon sagen, dass die Keimblase des Eichhörnchens, die wir aus eigener Erfahrung kennen, in den wesentlichen Zügen mit der des Kaninchens übereinstimmt.

Das Wesentliche in der Anordnung der Nagereihäute ist, wie schon Bischoff für das Kaninchen festgestellt hat, dass der Dottersack, stark abgeplattet, sich erhält; dass die Allantois keine bedeutende Grösse erreicht und dass Allantois und Dottersack durch ein weites Exocölom voneinander getrennt sind.

Fleischmann giebt uns dann weiter eine Modifikation seiner früheren Versuche einer Gruppierung der Säugetiere nach dem Bau ihrer Eihäute und Placenta, die ihm notwendig erscheint, weil er frühere Spekulationen ergänzen will.

Er gliedert jetzt zwei Gruppen von einander ab, die er als Discoplacentartypus und als Megaplacentartypus trennt, je nachdem die Placenta klein bleibt oder sich stark ausdehnt.

Die Diskoplacenta lässt wieder zwei Abteilungen trennen, je nachdem die Allantois auf den Placentarbezirk beschränkt bleibt, oder denselben überschreitet; sie umfasst alle Tiere mit discoidaler Placenta.

Die Megaplacentalien sind Raubtiere mit gürtelförmiger, Tiere mit diffuser Placenta, [z. B. Perissodaktylen, Pferd] und Tiere mit Placenta kotyledoalis (z. B. Artiodaktylen, Schaf).

So dankenswert an sich die Versuche von Fleischmann sind, so können wir uns andererseits der Einsicht nicht verschliessen, dass unsere Kenntnisse von der vergleichenden Anatomie der Eihäute doch in mancher Beziehung noch sehr in den Anfängen befindlich sind, und dann hat das Generalisieren immer seine grossen Schwierigkeiten.

Zudem wird es Mühe machen, die Einteilung nach grossem und kleinem Placentarbezirk strikt durchzuführen. Wir finden z. B. den Placentarbezirk bei einzelnen Raubtieren und Wiederkäuern durchaus nicht übermässig gross; und in einigen Punkten ist die Darstellung von Fleischmann direkt irrtümlich.

So ist bei dem Maulwurf ein äquatoriales Cölochorion im Sinne Fleischmanns nicht vorhanden, auch keine kleine, sondern eine nach unserer Ansicht recht grosse Placenta.

Endlich sei noch die Mitteilung von Romiti (17) erwähnt, in welcher der Autor einen Bericht über schwebende Streitfragen des Placentarbaues giebt, besonders mit Rücksicht auf eigene ältere Arbeiten; es handelt sich für Romiti hauptsächlich um Stellungnahme zu der Frage, ob das Uterusepithel bei der Anlagerung der Keimblase zu Grunde geht oder nicht und schliesst er sich denjenigen Autoren an, welche das erstere annehmen.

In dem Vorstehenden glauben wir — innerhalb des oben bezeichneten Rahmens — ein Bild der Fortschritte gegeben zu haben, welche auf dem Gebiet der Eihaut- und Placentarbildung im Laufe des verflossenen Jahres zu verzeichnen sind.

Es möge uns aber gestattet sein, von den Ergebnissen zwei Punkte noch einmal kurz zusammenfassend hervorzuheben: Nämlich erstlich die eigenartigen Beziehungen der verschiedenen Eihaut-Abschnitte zueinander, namentlich die wechselseitigen Verhältnisse von Allantois und Dottersack.

Es sind nach dieser Richtung die Resultate der Selenka'schen Untersuchungen von grösstem Interesse, insofern dieselben gezeigt haben, dass bei entsprechend gestalteten Ernährungsbedingungen des Fötus die Allantois — welche stets angelegt und mit Gefässen ausgestattet ist — an Grösse und Lage ganz zurückbleiben kann, und ihre Funktion, soweit sie für die Ernährung in Frage kommt, wird dann lediglich vom Dottersack und seinem Gefässsystem übernommen.

So finden sich die Eihäute bei den niedersten Säugern angeordnet.

Daran schliesst sich dann, wie die Untersuchungen anderer Autoren ergeben haben, eine Reihe von Formen, welche wieder eine stärker entwickelte Allantois besitzen, neben der aber der Dottersack auch noch an Oberfläche eines Teiles des Eisackes angelagert bleibt; und da hier der Dottersack auch sein Gefässsystem während der ganzen Dauer der Gravidität behält, so haben wir kaum Veranlassung anzunehmen, dass er nicht auch befähigt wäre, Nährmaterial von aussen aufzunehmen und für den Fötus nutzbar zu machen. Die oben erwähnten Insektivoren und Nager zeigen diese Anordnung der Eihäute.

Bei einer weiteren Gruppe sehen wir dann den Dottersack mehr und mehr reduziert und gefässlos werden.

Eine Andeutung hiervon finden wir bereits bei den Raubtieren, insofern hier der Dottersack durch die Allantois von der Aussenfläche des Eisackes ein wenig abgedrängt erscheint. Immerhin möchten wir denselben deshalb nicht ohne weiteres für funktionslos halten, da sein Gefässsystem erhalten bleibt und er eine ziemlich beträchtliche Grösse erreicht; der

letztere Umstand tritt nur auf dem Querschnitt weniger hervor, weil der Dottersack stark in die Länge gezogen und ausserdem seine Wand vielfach gefaltet ist.

Bei einer Reihe anderer oben nicht besprochener Tiere und beim Menschen tritt dagegen der Dottersack ganz zurück und die Ernährung des Fötus wird nach allen Richtungen von der Allantois übernommen.

Zweitens möchten wir dann noch einmal darauf hinweisen, in wie verschiedener Form der Fötus sein Nährmaterial von der Mutter beziehen kann.

Bei den niederen Säugern, welche nur kurze Zeit im Uterus verweilen, ist die Ernährung wohl eine verhältnismässig einfache. Zeitweilig genügt offenbar das in der Uterinhöhle befindliche Sekret, um die frei im Uterus schwimmenden Eier zu erhalten. Und auch, wenn dieselben weiterhin sich mit der Uteruswand verbinden, demgemäss direkt aus dieser ihre Nahrung beziehen können, bleibt die Vereinigung beider Teile eine lockere, die Fläche, auf der sie aneinander stossen, eine kleine. Eine festere Verbindung von Mutter und Fötus ist für den letzteren noch nicht erforderlich.

Bei den höher stehenden Säugern tritt die Verbindung des Eiesackes mit der Uteruswand frühzeitig ein (relativ mit am frühesten wohl beim Menschen) und die Berührungsfläche beider Teile wird ausgiebiger, indem die Eioberfläche sich durch die vorsprossenden Zotten vergrössert und in dem weiter diese Zotten sich in entsprechende Vertiefungen der Uteruswand einsenken.

Zwischen Uterus und Eiesack findet dann allgemein der Austausch von Nährmaterial von den Gefässen der Mutter zu denen des Fötus statt; dazu kann dann weiterhin aber noch eine Abgabe von Nährmaterial aus den Uterindrüsen kommen, wie z. B. bei Raubtieren und beim Maulwurf; mit dem Unterschied, dass bei den Raubtieren die Zotten teilweise sehr lang werden und in die unterhalb der Placenta erhaltenen Drüsen eindringen, während beim Maulwurf die Ausführungsgänge der unter der Placenta liegenden Drüsen die Placenta durchsetzen und ihr Sekret bis auf die Placentaroberfläche bringen.

Und daran kann sich dann als dritte Form schliessen die ziemlich weit verbreitete der direkten Aufnahme korpuskulärer von der Mutter gelieferter Produkte durch die Chorionzellen des Fötus; sei es, dass es sich um lymphoide Zellen handelt, wie sie in der Uterinmilch vorkommen, sei es, dass das Blut der Mutter extravasiert und dann vom Fötus aufgenommen wird. Es wäre möglich, dass die letztere Form eine Rolle auch in der Pathologie spielt, insofern hier vielleicht Stellen gegeben sind, an

denen leichter als an anderen ein Übergang von Mikroorganismen von der Mutter auf den Fötus stattfinden kann.

B. Die Eihäute der Sauropsiden.

1. K. Mitsukuri, On the foetal membranes of Chelonia. Journ. of the College of Sciences, imperial university, Japan. Vol. IV. Pt. I. 1890.
2. E. Giacomini, Materiali per la storia dello sviluppo del Seps chalcides. Monitore zoologico italiano. Nr. 9 u. 10. 1891.
- id. Über die Entwicklung von Seps chalcides. Anatom. Anzeiger Nr. 19, 1891.
3. H. Virchow, Der Dottersack des Huhnes. Internationale Beiträge zur wissenschaftlichen Medizin. Bd. I.

Die Eihäute der Vögel und Reptilien haben sich in der letzten Zeit einer auffällig viel geringeren Berücksichtigung von Seite der Autoren erfreut, als die Embryonalhüllen der Säuger. Es mag diese Erscheinung zum teil darin ihren Grund haben, dass, soweit unsere Kenntnisse bis jetzt reichten, die Unterschiede in der Entwicklung der Eihäute bei den verschiedenen Formen der Sauropsiden ganz auffällig gering waren, während dieselben bei Säugern, wie bekannt, Abweichungen in sehr weiten Grenzen aufweisen.

Die Bildung des Amnion, der serösen Hülle (des amniogenen Chorion), des Dottersackes verläuft bei den bisher untersuchten Arten in prinzipiell gleicher Weise nur mit einzelnen gewissermassen graduellen Verschiedenheiten. Die Allantois macht insofern eine Ausnahme, als dieselbe bei einigen Reptilien sich, wie es scheint, zunächst unabhängig vom Darm anlegt, ihre Höhle bildet und erst später sekundär mit dem Darm in Zusammenhang tritt.

Was die Bildung des Amnion anlangt, so waren Fortschritte gegenüber den älteren Autoren in den letzten Jahren insofern gemacht, als von Strahl die Entwicklung des von van Beneden später sogenannten Proamnion bei Reptilien eingehend beschrieben wurde, welche Untersuchungen C. K. Hoffmann fast gleichzeitig und unabhängig ebenfalls bei Reptilien, Ravn bei Vögeln bestätigen und vervollständigen konnten.

Ausserdem sind hier die Arbeiten von Duval über die Eihäute der Vögel zu nennen und dabei namentlich dessen Darstellung von der Bildung des Eiweissorganes im Vogelei hervorzuheben.

Wenn es also im übrigen den Anschein hatte, als ob die Entwicklung der Eihäute bei den Sauropsiden in grosser Gleichförmigkeit ablief, so haben doch die Untersuchungen, über welche wir nachstehend berichten wollen, gelehrt, dass dies für die Reptilien nur bedingungsweise richtig

ist, dass vielmehr hier Variationen auf Gebieten vorkommen, auf denen wir dieselben kaum erwarten konnten.

Wir müssen in dieser Beziehung besonders auf die Beobachtungen von Mitsukuri verweisen und werden bei dem Interesse, welches dieselben erwecken, in dem Folgenden kurz über deren Ergebnisse berichten, wenngleich sie nicht zu den Resultaten der Forschung des vergangenen Jahres gehören.

Ebenso erscheinen die Beobachtungen von Giacomini von besonderem Werte, weil wir durch diese bereits in der Reptiliengruppe die erste Anlage von Einrichtungen zur Ernährung des Embryo kennen lernen, welche weiterhin in der Placenta der Säuger ihren weiteren Ausbau erfahren haben.

Mitsukuri (1) hat Gelegenheit gehabt, die Entwicklung zweier japanischer Schildkröten, *Clemmys japonica* und *Trionyx japonicus*, untersuchen zu können und hat bei beiden eine Reihe sehr bemerkenswerter Beobachtungen gemacht.

Er berichtet von denselben, dass bei *Clemmys* die erste Anlage des Amnion in ähnlicher Weise verläuft, wie von Strahl für *Iacerta* beschrieben, d. h. es bildet sich ein Proamnion aus; es ist aber zu bemerken, dass hierbei bereits eine Eigentümlichkeit zu verzeichnen ist, indem nämlich der Ektoblast an dem freien Rande der Amnionfalte den anderen Keimhäuten in seiner Entwicklung derart vorausseilt, dass zeitweilig über einem grossen Abschnitt des Embryonalrückens das Amnion lediglich von dem Ektoblast gebildet wird.

In der weiteren Entwicklung des Amnion sind es besonders zwei Vorgänge, welche von dem bisher Bekannten abweichen, nämlich einmal, dass das Amnion sich nach hinten weit über den Bereich des Embryonalkörpers hinaus entwickelt und ferner, dass es sich niemals ganz von der serösen Hülle trennt, sondern mit derselben durch eine Zellmasse verbunden bleibt, welche Mitsukuri als „sero-amniotic connection“ bezeichnet.

Der erste Umstand ist schon an sich als ganz ungewöhnlicher Entwicklungsvorgang von Bedeutung, sodann aber auch von theoretischem Interesse für die Hypothesen von der Entwicklung der hinteren Amnionfalte, über welche wir oben den Bericht über die Arbeiten von Selenka zu vergleichen bitten.

In prinzipiell gleicher Weise verlaufen die entsprechenden Vorgänge bei *Trionyx japonicus*, nur mit kleinen individuellen Abweichungen.

Es wird sodann die erste Bildung der Allantois geschildert, welche bei beiden Formen annähernd in der von Gasser früher für den Vogel beschriebenen Weise verläuft; d. h. also, sie entsteht als Ausbuchtung aus dem Enddarm und in stetem Zusammenhang mit diesem. Es wäre dies eine Abweichung von dem durch Strahl für *lacerta* angegebenen — zwar nicht unbestritten gebliebenen, wie wir aber glauben, trotzdem richtigen — Modus, nach welchem sich bei dieser die Allantois unabhängig vom Darm anlegt und erst später sekundär mit demselben in Zusammenhang tritt.

Wir nehmen die Darstellung von Mitsukuri für seine Objekte selbstverständlich als richtig an und halten dieselbe somit für eine Erweiterung der früheren Angaben von Strahl über die Allantoisentwicklung der Reptilien, nicht aber für eine Korrektur derselben.

Es kommen eben wie bei der Entwicklung des Amnion, so auch bei derjenigen der Allantois hier Besonderheiten vor. Bilder, wie Mitsukuri solche von der Allantois von *Clemmys* zeichnet, findet man bei *lacerta* im medianen Längsschnitt aus entsprechender Entwicklungszeit niemals.

In einem dritten Abschnitt wird dann die weitere Ausbildung der Embryonalhüllen zuerst von *Clemmys*, dann von *Trionyx* geschildert. Auch hier ist eine Reihe von Eigentümlichkeiten zu verzeichnen.

Es wird zuerst der fernere Entwicklungsgang von *Clemmys* beschrieben; in demselben wäre bemerkenswert, dass der sero-amniotische Strang erhalten bleibt, es also, wie oben bereits erwähnt, nicht zu einer völligen Trennung von Amnion und seröser Hülle kommt.

Hiermit steht es dann im Zusammenhang, dass die Allantois sich nicht einfach als Pilzhut oberhalb des Embryo ausbreiten kann, sondern, dass dieselbe zipflig auswachsen muss, um den sero-amniotischen Strang zu umwachsen.

Bei *Clemmys* lässt die Allantois sogar drei Lappen erkennen, deren Lage und Form beschrieben wird. Die Allantoisgefäße senken sich vermittelst mesenterialförmiger Duplikaturen in gleicher Weise in das Innere der Blase ein, wie dies früher von Strahl für die Eidechse und neuerdings von demselben auch für *talpa* beschrieben ist.

Vom Dottersack berichtet Mitsukuri, dass derselbe vor dem Ausschlüpfen der Embryonen in die Bauchhöhle aufgenommen wird. Von seinen Gefäßen verlaufen einzelne (die Dottervene) tief im Inneren des Sackes.

Während beim Vogel (s. u.) der Dottersack nach dem Ausschlüpfen verhältnismässig rasch rückgebildet wird, erhält er sich bei den jungen

Schildkröten lange, mindestens bis zu dem auf das Auskriechen folgenden Frühjahr.

Bemerkenswert ist endlich noch, dass ein Eiweissorgan ähnlich dem von Duval für den Vogel als rudimentäre Placenta beschriebenen sich bei den beiden genannten Schildkröten nachweisen lässt.

Die Quantität des Eiweiss ist nur eine geringe, das Eiweiss selbst scheint Veränderungen einzugehen; die Lage desselben an den Rändern der Allantois entspricht durchaus der für den Vogel Bekannten, doch scheint die Umwachsung des Eiweiss durch die Allantois nach den Schematen von Mitsukuri nicht gleich ausgiebig zu sein, wie bei den Vögeln.

Eine grosse Zahl von Abbildungen teils ganzer Objekten, teils von Durchschnitten und Schematen ist eine sehr willkommene Beigabe der interessanten Abhandlung.

Wir entlehnen den schematischen Abbildungen die Figur 5, welche eine Übersicht über das Verhalten der Eihäute von *Clemmys* giebt. Derselben eine weitere Erklärung zuzufügen, dürfte überflüssig sein.

Wie oben gesagt, ist auch die Mitteilung Giacomini's über die Entwicklung einer Sandechse, *Seps chalcides*, von besonderem Werte.

Seps chalcides gehört zu den lebendig gebärenden Reptilien.

Während die Eier der bis jetzt genauer beschriebenen viviparen Reptilienarten nach dem Eintritt in den Eileiter sich mit einer Schale umgeben und nicht in nähere Beziehung zur Eileiterwand treten, beschreibt Giacomini (2) für *Seps chalcides*, dass hier die Eier ohne jede sekundäre Membran in dem Eileiter liegen bleiben, in welchem sie sich zunächst jedes eine besondere Brutkammer bilden.

Die Eier sind bei ihrem Eintritt in den Eileiter sehr klein, so dass sie dem wachsenden Embryo nur wenig Nahrungsstoffe zuführen können;

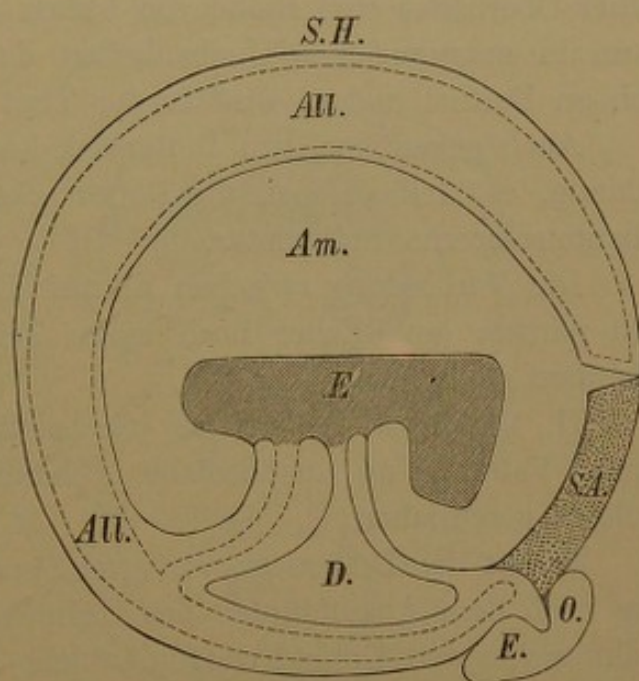


Fig. 5.

Schema der Eihäute von *Clemmys japonica* nach Mitsukuri.

darin glaubt Giacomini den Grund dafür zu sehen, dass die Aussenwand des Eies eine festere Verbindung mit der Innenwand des Eileiters eingeht.

Das Ei entwickelt in normaler Weise eine Allantois und nach Anlagerung derselben an die seröse Hülle verschmilzt letztere sowohl mit der Aussenfläche der Allantois als mit derjenigen des Dottersackes, so ein Allanto-Chorion und ein Omphalo-Chorion bildend.

Über dem Allanto- und Omphalo-Chorion ist die äusserste Zellschicht des Eies — der Epiblast — verstärkt, und das Allantochorion treibt auf seiner Oberfläche eine Reihe von Falten und Leisten. Diese senken sich dann in entsprechende Unebenheiten der Eileiterwand ein, Epithel fügt sich an Epithel und es wird in der That eine Art Placenta angelegt.

Auch gegenüber dem Dottersack kommt es zu einer entsprechenden Bildung, es bleibt jedoch die Dottersacksplacenta im Vergleich mit der Allantoisplacenta rudimentär.

Die Verbindung zwischen Ei und Fötus ist intensiv genug, um sogar post partum am Eileiter noch lange Zeit die Stellen der Brutkammern erkennen zu lassen.

H. Virchow (3) hat als Gratulationsschrift zum 70. Geburtstage seines Vaters eine ausführliche Abhandlung über den Dottersack des Huhnes geschrieben.

Er hat den Dottersack von seiner ersten Anlage an bis zum siebenten Tag nach dem Ausschlüpfen des Hühnchens verfolgt und giebt eine Darstellung von den Umänderungen, welche sich in dieser Zeit abspielen. Er schliesst damit teilweise an eigene ältere Untersuchungen über das Dottersackepithel an.

Bei einem so weiten Untersuchungsfeld ist es naturgemäss eine Reihe von Einzelfragen, welche einer Erörterung unterzogen werden muss.

H. Virchow giebt als Einleitung eine Übersicht über diese Fragen und bespricht weiter die area pellucida, den subgerminalen Spalt und die Entodermwülste des Dottersackes.

Alsdann folgt ein Kapitel über „Dotter und Technik“, an das sich eine Schilderung des fertigen Dottersackes anschliesst. Virchow erklärt den Dottersack für auf der Höhe seiner Entwicklung, gegen Ende der Brutzeit; er polemisiert damit gegen Hertwig, der denselben in seinem Lehrbuch von der zweiten Hälfte der Entwicklung an in regressiver Metamorphose begriffen sein lässt.

Der fertige Dottersack ist von unverminderter Ausdehnung, seine Aussenwand glatt mit einzelnen tiefen Einbuchtungen. Die Innenwand ist besetzt mit durchbrochenen, ein feinstes Gitterwerk darstellenden Blät-

tern, in denen die Gefässe verlaufen. Dieselben sind bereits den älteren Autoren bekannt gewesen und stellen eine in mancher Beziehung dem Eidechsendottersack ähnliche Einrichtung dar.

Der so gebaute Dottersack wird vor dem Ausschlüpfen des Vogels in die Bauchhöhle aufgenommen und zwar geschieht dies nach Virchow durch den Druck einer dem Amnion entstammenden muskulösen Haut, der Nabelhaut, durch welche, wie Virchow sagt, der Dottersack in die Bauchhöhle „hineingeboren“ wird. Die Nabelhaut wird nach der Aufnahme des Dottersackes in die Bauchhöhle unter rascher Verkleinerung ein Teil des Körpernabels.

Sodann wird eine an Duval sich anschliessende Darstellung von dem Bau des Eiweissorgans gegeben, d. h. also, des von der serösen Hülle des Eies gebildeten Sackes, in welchen behufs weiterer Verarbeitung das Eiweiss an einer Seite des Eies zusammengedrängt wird.

Es wird die Lage des Eiweissorgans — gegen Duval an der linken Seite des Hühnchens — beschrieben, dann die Gestalt — ein beim Huhn nur unvollkommen geschlossener Sack — ferner die Art und Weise der Verbindung desselben mit dem Dottersack. Endlich das Epithel, das zweischichtig aber sehr verschieden geformt ist.

Virchow nimmt an, dass das Eiweissorgan bis zum Schluss der Bebrütung funktionsfähig bleibt und dann mit Amnion und Allantois abgeworfen wird.

Die Lagerung des Eiweissorgans, das Verhalten desselben zu den übrigen Eihäuten geben wir in Fig. 6 nach einer Zeichnung von H. Virchow wieder: mit geringer Modifikationen dasselbe, was Duval in seinen bekannten Abbildungen gezeichnet hat.

Weiterhin wird die Rückbildung des Dottersackes nach dem Aus-

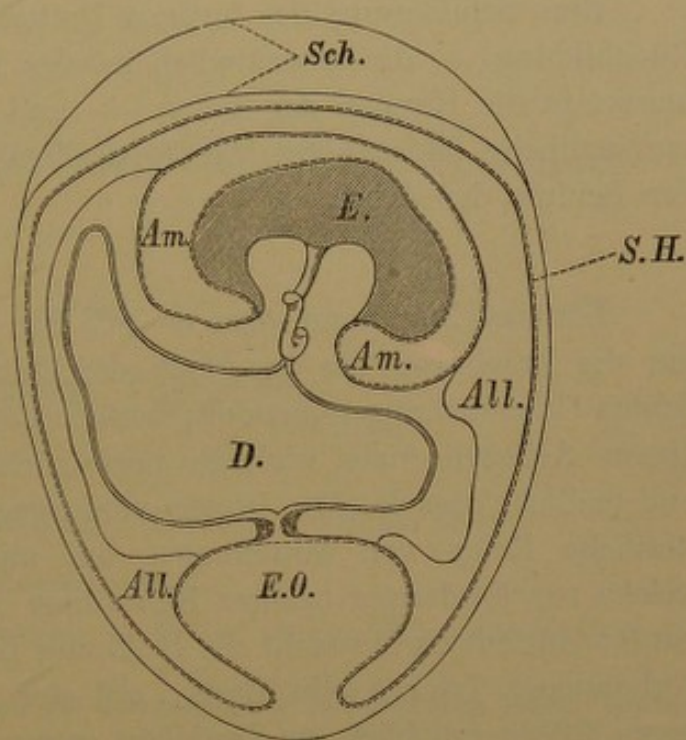


Fig. 6.

Schema der Eihäute des Hühnchens nach
H. Virchow.

schlüpfen des Hühnchens erörtert, und dabei geschildert, wie der freie Dotter, der in Zellen enthaltene Dotter, und endlich der Dottersack resorbiert wird.

Der ganze Vorgang läuft in wenigen Tagen ab und spielt das Bindegewebe bei der Verkleinerung des Dottersackes eine besondere Rolle. Die Leber nimmt währenddes zeitweilig so viel Dotterfett auf, dass dieselbe gesättigt-gelb von Farbe erscheint. Durch den Dottergang soll kein Dotter in den Darm gelangen, von dessen Epithelien solcher auch nicht resorbiert werden.

Eine Schilderung des fertigen Dottersacksepitheles, des Epitheles in Rückbildung — die ursprünglich basalen Kerne der Epithelzellen rücken hierbei in die Kuppen der Zellen — und des sich entwickelnden Dottersacksepitheles bildet nebst der Behandlung einer Anzahl von Streitfragen den Schluss der Arbeit.

Berücksichtigt man, dass es sich bei dem Berichteten fast lediglich um die Ergebnisse der innerhalb des Zeitraumes eines Jahres veröffentlichten Untersuchungen handelt; berücksichtigt man weiter, dass auch von diesen Arbeiten viele wichtige noch nicht wiedergegeben worden sind, und endlich, dass in den letzten vorausgegangenen Jahren ebenfalls eine stattliche Reihe von Mitteilungen auf unserem Gebiete erschienen ist, welche zur Förderung unserer Kenntnisse nicht unbedeutend beigetragen hat, so dürfen wir uns wohl der Hoffnung hingeben, dass trotz noch vieler vorhandener Lücken die Basis, auf der wir weiter kommen können, gegen früher erheblich an Festigkeit gewonnen hat.

Insbesondere erwarten wir, dass die zum Teil lebhaften Diskussionen auch zu sachlichen Fortschritten Veranlassung geben werden, insofern dieselben zu erneutem Arbeiten auffordern.

V.

Entwicklungsgeschichte des Kopfes.

Von

A. Froriep, Tübingen.

Chronologisches Verzeichnis der Litteratur.

Kopfmesoblast.

1. Al. Goette, Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig, 1875 (siehe p. 203 ff. und p. 740 ff.).
2. F. M. Balfour, A Monograph on the development of Elasmobranch fishes. London, 1878 (siehe p. 86 und 206!).
3. A. Milnes Marshall, On the head cavities and associated nerves of Elasmobranchs. Quart. Journ. Microsc. Science, Vol. XXI, 1881.
4. J. W. van Wijhe, Über die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Amsterdam, 1882.
5. Aug. Froriep, Über ein Ganglion des Hypoglossus und Wirbelanlagen in der Occipitalregion. Archiv f. Anat. u. Entwicklungsgesch., 1882.
6. J. W. van Wyhe, Over de Somieten en de Ontwikkeling der zenuwen van den kop der Vogels en Reptiliën. Proces verbaal, Afdeeling Natuurkunde, Kon. Akad. Amsterdam, Zitting van 24. Febr. 1883. Deutsche Übersetzung in: Zoolog. Anzeiger, IX, No. 237, 1886.
7. Aug. Froriep, Zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus und der Occipitalregion. Archiv für Anat. u. Entwicklungsgeschichte, 1883.
8. C. K. Hoffmann, Weitere Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. Morph. Jahrb., Bd. XI, 1886.
9. C. K. Hoffmann, Reptilien, in: Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches. VI. Bd., III. Abteilung, 1888.
10. N. Kastschenko, Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierembryos. Anat. Anz., Bd. III, No. 16, 1888.

11. C. Rabl, Theorie des Mesoderms. *Morph. Jahrb.*, Bd. XV, 1889.
12. C. Kupffer, Die Entwicklung von *Petromyzon Planeri*. *Archiv f. mikrosk. Anat.* Bd. XXXV, 1890 (siehe p. 501 und 512!).
13. Ant. Dohrn, Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers, No. 15. Neue Grundlagen zur Beurteilung der Metamerie des Kopfes. *Mitteilungen aus d. Zool. Stat. z. Neapel*, Bd. IX, 1890.
14. Alb. Oppel, Über Vorderkopfsomite und die Kopfhöhle von *Anguis fragilis*. *Archiv für mikrosk. Anat.*, Bd. XXXVI, 1890.
15. Ant. Schneider, Zur frühesten Entwicklung besonders der Muskeln der Elasmobranchier. In: *Zoolog. Beiträge*, Bd. II, 1890 (siehe p. 257–260!).
16. Julia B. Platt, Contribution to the Morphology of the Vertebrate Head. *Journ. of Morph.*, Vol. V, 1891.
17. Julia B. Platt, Further Contribution to the Morphology of the Vertebrate Head. *Anat. Anz.*, Bd. VI, No. 9 und 10, 1891.
18. G. Killian, Zur Metamerie des Selachierkopfes. *Verhandl. der Anat. Gesellschaft*, 5. Versammlung zu München, 1891.

Kopfnerven.

19. W. His, Untersuchungen über die Entwicklung des Wirbeltierleibes. Die erste Entwicklung des Hühnchens im Ei. Leipzig 1868 (siehe p. 87 und 105!).
20. F. M. Balfour, On the development of spinal nerves in Elasmobranch fishes. *Philos. Transactions of R. S. London*, 1875.
21. Al. Goette, Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig, 1875 (siehe p. 672!).
22. C. Semper, Das Urogenitalsystem der Plagiostomen. *Arbeiten a. d. Zoolog-zootom. Inst. z. Würzburg*, Bd. II, 1875 (siehe p. 398!).
23. J. W. van Wyhe, Über die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Amsterdam, 1882.
24. Aug. Froriep, Über ein Ganglion des Hypoglossus u. s. w. *Archiv für Anat. u. Entwicklungsgesch.*, 1882.
25. Aug. Froriep, Über Anlagen von Sinnesorganen am Facialis, Glossopharyngeus und Vagus, über die genetische Stellung des Vagus zum Hypoglossus und über die Herkunft der Zungenmuskulatur. *Archiv f. Anat. u. Entwicklungsgesch.*, 1885, p. 1.
26. W. Baldw. Spencer, Some notes on the Early Development of *Rana temporaria*, II. The Early Development of the Cranial Nerves. *Quart. Journ. Microsc. Science*, Vol. XXV, Suppl., Okt. 1885, p. 127.
27. John Beard, The system of branchial sense organs and their associated ganglia in Ichthyopsida. *Quart. Journ. Microsc. Science*. Vol. XXVI, Nov. 1885.
28. Alice Johnson and Lilian Shelton, Notes on the Development of the Newt (*Triton crist.*). *Quart. Journ. Microsc. Science*. Vol. XXVI, 1886.
29. W. His, Zur Geschichte des menschlichen Rückenmarkes und der Nervenwurzeln. *Abhandl. d. Kgl. Sächs. Gesellsch. d. Wiss. z. Leipzig*, Bd. XIII, No. 6, 1886.
30. C. Rabl, Über das Gebiet des N. facialis. *Anat. Anz.*, Bd. II, Nr. 8, 1887.
31. Aug. Froriep, Über das Homologon der Chorda tympani bei niederen Wirbeltieren. *Anat. Anz.*, Bd. II, No. 15, 1887.
32. John Beard, The Ciliary or Motoroculi ganglion and the Ganglion of the ophthalmicus prof. in Sharks. *Anat. Anz.*, Bd. II, No. 18 und 19, 1887.
33. W. B. Scott, Notes on the Development of *Petromyzon*. *Journ. of Morphol.*, Bd. I, 1887 (siehe p. 276–283!).
34. C. Gegenbaur, Die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskelettes. *Morph. Jahrb.*, Bd. XIII, 1887 (siehe p. 36–68!).

35. Aug. Froriep, Bemerkungen zur Frage nach der Wirbeltheorie des Kopfskelettes. *Anat. Anz.*, Bd. II, No. 27, 1887.
36. W. His, Die Entwicklung der ersten Nervenbahnen beim menschlichen Embryo. Übersichtliche Darstellung. *Archiv f. Anat. u. Entwicklungsgesch.*, 1887, p. 368.
37. W. His, Morphologische Betrachtung der Kopfnerven. *Archiv f. Anat. u. Entwicklungsgesch.*, 1887, p. 379.
38. C. Kupffer, Über die Entwicklung von *Petromyzon Planeri*. *Sitzungsber. der Kgl. Bayr. Akad. d. Wiss.*, 17. Febr. 1888, p. 71.
39. Ant. Dohrn, 13. Studie. Über Nerven und Gefässe von *Ammocoetes* und *Petromyzon Planeri*. *Mitteil. der zool. Stat. zu Neapel*, Bd. VIII, 1888, p. 233.
40. N. Goronowitsch, Das Gehirn und die Cranialnerven von *Acipenser ruthenus*. Ein Beitrag zur Morphologie des Wirbeltierkopfes. *Morph. Jahrb.*, Bd. XIII, Heft 3 und Heft 4, 1888.
41. W. His, Zur Geschichte des Gehirns, sowie der central. und peripher. Nervenbahnen beim menschlichen Embryo. *Abhandl. d. Kgl. Sächs. Gesellsch. d. Wiss. zu Leipzig*, Bd. XIV, No. 7, 1888.
42. John Beard, *Morpholog. Studies*, II. The Development of the Peripher. Nervous System of Vertebrates. *Quart. Journ. Microsc. Science*, Vol. XXIX, Okt. 1888.
43. J. Beard, A. contribution to the morphology and development of the nervous system of Vertebrates. *Anat. Anz.*, Bd. III, No. 29, 1888.
44. Franz Keibel, Über die Entwicklung des Sehnerven. *Sitzungsber. des med. Vereins zu Strassburg*, 14. Dez. 1888.
45. Ant. Dohrn, 14. Studie. Über die erste Anlage und Entwicklung der Rückenmarksnerven bei den Salachiern. *Mitteil. a. d. zool. Stat. z. Neapel*, Bd. VIII, 1888.
46. H. Orr, Note on the Development of Amphibians, chiefly concerning the Central Nervous System. *Quart. Journ. Micr. Science*, Vol. XXIX, Dec. 1888.
47. C. K. Hoffmann, Metamerie des Nach- und Hinterhirns und ihre Beziehung zu den segmentalen Kopfnerven bei Reptilienembryonen. *Zoolog. Anz.*, No. 310, 1889.
48. A. Ostroumoff, Über die Froriep'schen Ganglien bei Selachiern. *Zoolog. Anzeiger*, Nr. 311, 1889.
49. J. W. van Wijhe, Die Kopfreion der Cranioten beim *Amphioxus*, nebst Bemerkungen über die Wirbeltheorie des Schädels. *Anat. Anz.*, Bd. IV, No. 18, 1889.
50. C. Rabl, Theorie des Mesoderms. *Morph. Jahrb.*, Bd. XV, 1889 (siehe p. 220—224!).
51. F. Houssay, Etudes d'embryologie sur l'*Axolotl*. *Comptes rendus*, T. 109, No. 19, 1889.
52. W. His, Die Formentwicklung des menschlichen Vorderhirnes. *Abhandl. der Kgl. Sächs. Ges. der Wiss. zu Leipzig*, Bd. XV, No. 8, 1889.

1890.

53. G. Chiarugi, Le développement des nerfs vague, accessoire, hypoglosse et premiers cervicaux chez les sauropsides et chez les mammifères. *Archives ital. de Biologie*, T. XIII, 1890.
54. Anton Dohrn, Bemerkungen über den neuesten Versuch einer Lösung des Wirbeltierkopf-Problems. *Anat. Anz.*, Bd. V, No. 2, 1890.
55. E. Golowine, Sur le développement du système ganglionnaire chez le poulet. *Anat. Anz.*, Bd. V, Nr. 4, 1890.
56. Fréd. Houssay, Etudes d'embryologie sur les Vertébrés, II. Origine et développement du système nerveux périphérique. *Archives de Zool. expér. et gén.* 2me. Série, T. VIII, 1890 (siehe p. 178—208!).
57. C. Kupffer, Die Entwicklung von *Petromyzon Planeri*. *Arch. für mikr. Anat.*, Bd. XXXV, 1890.

58. A. Antonelli, Contribution à l'étude de la signification morphologique et de l'histologie du ganglion ciliaire. Archives Ital. der Biologie, T. XIV, 1890.
59. J. C. Ewart, On the Development of the Ciliary or Motoroculi Ganglion. Proc. of R. Soc., London, Bd. XXXVII, 1890.
60. J. C. Ewart, On the Cranial nerves in Torpedo. Prelim. note. Proc. R. Soc., London, Bd. XXXVII, 1890.
61. Anton Dohrn, 15. Studie. Neue Grundlagen zur Beurteilung der Metamerie des Kopfes. Mitteil. a. d. zool. Station z. Neapel, Bd. IX, 1890.
62. A. von Kölliker, Über die erste Entwicklung der Nervi olfactorii. Sitzungsber. d. med.-nat. Vereins z. Würzburg, 12. Juli 1890.
63. W. His, Histogenese und Zusammenhang der Nervelemente. Referat in. d. anatom. Sektion d. internat. mediz. Kongresses z. Berlin, 7. Aug. 1890. Archiv f. Anat. u. Entwicklungsgesch., 1890, Suppl.
64. P. J. Mitrofanow, Über die metamere Bedeutung der Seitenorgane. Biolog. Centralblatt, Bd. X, p. 423. 1890.
65. E. P. Golowin, Über die Entwicklung des Gangliensystems und besonderer Sinnesorgane bei Wirbeltieren (Branchial sense organs). Biolog. Centralbl., Bd. X, p. 425.
66. Howard Ayers, Concerning Vertebrate Cephalogenesis. Journ. of Morphol. Bd. IV, No. 2, 1890.
67. P. Martin, Die Neuroblasten des Oculomotorius und des Trochlearis. Anat. Anz. Bd. V, No. 18, 1890.
68. P. Martin, Die erste Entwicklung der Kopfnerven bei der Katze. Öster. Monatschrift für Tierheilkunde, 15. Jahrg., No. 9, 1890.
69. O. L. Strong, The structure and homologies of the cranial nerves in Amphibia. Zool. Anz., Bd. XIII, No. 348, 1890.

1891.

70. W. His, Die Entwicklung des menschlichen Rautenhirnes. Abhandl. der K. S. Gesellsch. d. Wiss. zu Leipzig, Bd. XVII, Nr. 1, 1891.
71. G. Chiarugi, Myotomes et nerfs de la tête postérieure des Anoures. Résumé. Arch. italiennes de Biologie, T. XV, 1891.
72. Bar. von Plessen und J. Rabinovics, Die Kopfnerven von Salamandra maculosa im vorgerückten Embryonalstadium. 2 Dpplaf. München, 1891.
73. Aug. Froriep, Über die Entwicklung des Sehnerven. Anat. Anzeiger, Bd. VI, No. 6, 1891.
74. O. Hebold, Der Faserverlauf im Sehnerven. Neurolog. Centralbl., 1891.
75. G. Chiarugi, Premières phases de développement des nerfs encéphaliques chez les Mammifères, et, en particulier, formation du nerf olfactif. Arch. italiennes de biol., T. XV, p. 418, 1891.
76. Paul Martin, Die Entwicklung des neunten bis zwölften Kopfnerven bei der Katze. Anat. Anz., Bd. VI, No. 8, 1891, p. 228—232.
77. M. von Lenhossék, Die Entwicklung der Ganglienanlagen bei dem menschlichen Embryo. Archiv f. Anat. u. Entwicklungsgesch., 1891, p. 1—25.
78. Julia B. Platt, Further Contribution to the Morphology of the head. Anat. Anz., Bd. VI, No. 9, 1891, p. 251—265.
79. C. von Kupffer, Die Entwicklung der Kopfnerven der Vertebraten. Referat. Verhandl. der Anat. Ges., 5. Versamml. zu München, 1891, p. 22—54.
80. Aug. Froriep, Zur Entwicklungsgeschichte der Kopfnerven. I. Über die Entwicklung des Trochlearis bei Torpedo. II. Über die Kiemenspaltenorgane der Sela-chierembryonen. Verhandl. der Anat. Gesellsch. 5. Versammlung zu München, 1891, p. 55—65.

81. Julia B. Platt, A Contribution to the Morphology of the Vertebrate Head. Journ. of Morph., Bd. V, 1891, p. 79—112.
82. Ant. Dohrn, 16. Studie. Über die erste Anlage und Entwicklung der Augenmuskelnerven bei Selachiern und das Einwandern von Medullarzellen in die motor. Nerven. Mitteil. d. zoolog. Stat. z. Neapel, Bd. X, 1891, p. 1—40.
83. M. Goldberg, Über die Entwicklung der Ganglien beim Hühnchen. Archiv für mikr. Anat., Bd. XXXVII, 1891, 587—602.
84. G. Kazzander, Sulla radice dorsale del nervo ipoglosso nell' uomo e nei mammiferi domestici. Anat. Anz., Bd. VI, No. 16, 1891, p. 444—450.
85. P. Mitrophanow, Sur la formation du système nerveux périphérique des Vertébrés. Compt. rend. Acad., Paris, T. 113, No. 19, 1891, p. 659—662.
86. Ant. Dohrn, 17. Studie. Nervenfasern und Ganglienzellen. Histogenetische Untersuchungen. Mitteil. a. d. zool. Stat. zu Neapel, Bd. X, H. 2. 1891, p. 255—341.

Metamerie des Medullarrohrs.

87. C. Kupffer, Primäre Metamerie des Neuralrohrs der Vertebraten. Sitzungsber. der Kgl. Bayr. Akad. der Wissensch. zu München, Bd. XV, 15. Dez. 1885, p. 469—476. (Hier findet sich die frühere Litteratur angeführt.)
88. E. Béranek, Etudes sur les replis médullaires du poulet. Recueil zoolog. suisse. T. IV, 1887, p. 305—364.
89. H. Orr, Contribution to the Embryology of the Lizard; with especial Reference to the Central Nervous System. Journ. of Morph., Bd. 1, 1887, p. 311—363 (siehe p. 335—338!)
90. A. Prenant, Replis médullaires chez l'embryon du porc. Bull. de la soci. des sciences de Nancy, 21. Année 1888. Paris 1889, p. 84—93.
91. C. K. Hoffmann, Metamerie des Nach- und Hinterhirnes. Zool. Anz., Bd. XII, No. 310, 1889, p. 337—339.
92. F. W. Mc. Clure, The primitive Segmentation of the Vertebrate Brain. Zool. Anz., Bd. XII, No. 310, 1889, p. 337—339.
93. Julia B. Platt, Studies on the primitive axial segmentation of the Chick. Bull. of the mus. of comp. zoologie at Harvard college. Vol. XVII, No. 4. 1889.
94. C. Kupffer, Die Entwicklung von Petromyzon Planeri. Archiv f. mikrosk. Anat., Bd. XXXV, 1890 (siehe p. 500!).
95. B. H. Waters, Some additional points on the primitive Segmentation of the Vertebrate Brain. Zool. Anz., Bd. XIV, No. 362, 1891, p. 141—144.
96. W. Zimmermann, Über die Metamerie des Wirbeltierkopfes. Verh. d. Anat. Ges., Vers. z. München, 1891, p. 107—113.

Visceralspalten und -Bogen.

97. Ant. Dohrn, 4. Studie. Die Entwicklung und Differenzierung der Kiemenbogen der Selachier. Mitteil. a. d. zool. Stat. z. Neapel, Bd. V, 1884, p. 102—196.
98. J. F. van Bemmelen, Über vermutliche rudimentäre Kiemenpalten bei Elasmobranchiern. Mitteil. a. d. zool. Stat. z. Neapel, Bd. VI, p. 165—184, 1885.
99. J. E. V. Boas, Über die Arterienbogen der Wirbeltiere. Morph. Jahrb., Bd. XIII, 1887, p. 115—118.
100. E. Liessner, Ein Beitrag zur Kenntnis der Kiemenpalten und ihrer Anlagen bei amnioten Wirbeltieren. Morph. Jahrb., Bd. XIII, 1887, p. 402—425.
101. F. Mall, The branchial clefts of the dog, with special reference to the origin of the thymus gland. Studies from the biolog. laborat. of Johns Hopkins Univ. Vol. IV, p. 193—216. 1888.

102. G. A. Piersol, Über die Entwicklung der embryon. Schlundspalten und ihre Derivate bei Säugetieren. Zeitschr. f. wiss. Zool., 1888, Bd. XXXVII, p. 155—189.
103. W. His, Schlundspalten und Thymusanlage. Archiv f. Anat. u. Entwicklungsgesch., 1889, p. 155—158.
104. J. F. van Bemmelen, Über die Suprapericardialkörper. Anat. Anz., Bd. IV, No. 13, 1889, p. 400—407.
105. W. Zimmermann, Über einen zwischen Aorten- und Pulmonalbogen gelegenen Kiemenarterienbogen beim Kaninchen. Anat. Anz., Bd. IV, No. 23, 1889, p. 720.
106. F. Houssay, Ordre de l'apparition des fentes branchiales chez l'Axolotl. Soc. de biologie, Paris, 1890, p. 416—418.
107. W. Zimmermann, Über die Kiemenarterienbogen des Menschen. Verhandl. des X. internat. med. Kongr. zu Berlin, 1890, p. 145—147.
108. F. Houssay, Les fentes branchiales et les somites qui leur correspondent chez l'Axolotl. Bull. scientif. de la France et de la Belgique, T. 23, 1891, 55—79.
109. F. Hochstetter, Über die Bildung der inn. Nasengänge oder primitiv. Choanen. Verh. der Anat. Ges. München, 1891, p. 145—151.
110. A. A. Kanthack, The Thyreo-glossal Duct. Journ. of Anat. a. Phys., Vol. XXV, 1891, p. 155—165.
111. W. His, Der Tractus thyreo-glossus und seine Beziehungen z. Zungenbein. Archiv f. Anat. u. Entwicklungsgesch., 1891, p. 26—32.
112. C. F. Marshall, Thyreo-glossal Duct or „Canal of His“. Journ. of Anat. a. Phys., Vol. XXVI, 1892, p. 94—99.

Wenn in dem Programm der „Ergebnisse“ dem Schreiber dieser Zeilen das Thema Kopf zur besonderen Bearbeitung zugeteilt worden ist, so ist damit die hier maassgebende Fragestellung gekennzeichnet. Es handelt sich nicht um die Entwicklung eines einzelnen Organsystems und nicht um die Befunde bei einer einzelnen Klasse. Die Frage lautet: wie entstand und entsteht derjenige Organkomplex des Wirbeltierkörpers, den man Kopf nennt? Ist derselbe ein Gebilde eigener Art oder ist er vielmehr ein Körperabschnitt, der, in seiner ursprünglichen Anlage mit dem Rumpfe übereinstimmend, erst durch allmähliche Sonderung sich so auffallend von diesem entfernt? Ist er von Hause aus ein einziges, einheitliches Körperglied, oder ist er vielmehr eine Summe einander gleichwertiger (homodynamer) Körperglieder, welche, wie im Rumpfe, in metamerer Folge hintereinander liegen und erst durch allmähliches Verschwinden ihrer Grenzen und durch Komplikation ihrer Ausbildung und Lagerung zu jenem einheitlichen Körperabschnitt verschmelzen?

Dies ist „das Kopfproblem“. Die Entwicklungsgeschichte des Kopfes schliesst eine grosse Zahl der interessantesten Einzelprobleme ein. Das Problem *καὶ ἐξοχόν* aber liegt in jener Frage.

Es ist das grosse Problem, welches 1790, also vor nun hundert Jahren, von Goethe zum erstenmal erkannt worden ist, welches Lorenz Oken 1807 in seinem Jenenser Antrittsprogramm, unabhängig von Goethe, zum erstenmal formulierte und durch Aufstellung der „Wirbeltheorie des

Schädels“ zu lösen versuchte, und welches seitdem zu den vornehmsten Problemen der Morphologie zählt.

Zu einem Problem der Entwicklungsgeschichte im engeren Sinn, über deren „Ergebnisse“ hier berichtet werden soll, zu einem ontogenetischen Problem ist die Entstehung des Kopfes aber erst in der neuesten Zeit geworden.

Überblickt man nämlich die Geschichte der Frage bis heute, so sind drei Phasen der Erforschung des Gegenstandes zu unterscheiden.

Die Oken'sche Wirbeltheorie bildet die erste Phase. Diese Theorie war auf die einseitig osteologische Betrachtung, und zwar vorzugsweise des Säugetierschädels gegründet, und wurde durch die Kritik Thomas Henry Huxley's 1864 als unhaltbar dargethan.

Darauf nahm Carl Gegenbaur das Problem wieder auf, mit Untersuchungen über den Knorpelschädel der Selachier, und führte die Frage dadurch in ihre zweite Phase. Es war aber nicht sowohl die direkte Analyse des Schädels selbst, als vielmehr die Prüfung der anderen, in die Bildung des Kopfes eingehenden Organsysteme, welche ihn, auf indirektem Wege, zu einem positiven Resultat führte. Indem er die Kopfnerven den Spinalnerven homodynam setzte, musste er folgerichtig auch einen zwischen zwei Kopfnervenpaaren gelegenen Abschnitt des Kraniums einem Wirbel gleich erachten. Und indem er die Visceralbogen als untere Wirbelbogen (bez. Rippen) deutete, durfte er mit vollem Recht die zu diesen unteren Bogen gehörigen Wirbelkörper und oberen Bogen im Cranium suchen. So ist es durch Vergleichung und geistreiche Kombination Gegenbaur 1872 gelungen, an dem vollkommen einheitlichen Primordialkranium, zwar nicht Wirbel nachzuweisen, aber die Zusammensetzung aus einer Anzahl von Wirbeläquivalenten indirekt wahrscheinlich zu machen, und dadurch der Wirbeltheorie eine, zwar nicht alle Morphologen befriedigende, darum aber nicht minder glänzende, neue Begründung zu geben.

Diese Begründung war aber eine ausschliesslich vergleichend-anatomische. Das Studium der Ontogenese des Kopfes, welches von anderen Gesichtspunkten aus eifrig betrieben wurde, schien in der Hauptfrage so unfruchtbar, dass es von Huxley, wie früher schon von Carl Vogt, sogar zur Widerlegung der Oken'schen Theorie benutzt werden konnte. So blieb es auch zur Zeit der Gegenbaur'schen Arbeiten und bis in die Mitte der siebziger Jahre.

Da erst begann die dritte Phase der Behandlung des Kopfproblems. Es ist die Phase, in der wir stehen: seine ontogenetische Erforschung. In Fluss gebracht wurde dieselbe durch Entdeckungen Francis M. Balfour's,

und begünstigt durch das Zugänglichwerden der Selachierembryonen als Untersuchungsmaterial.

Eine Darstellung des gegenwärtigen Standes der kephalogenetischen Forschung wird daher nicht umhin können, einen kurzen Rückblick auf die letzten 10 bis 12 Jahre zu werfen, und wird mit dem Namen Balfour beginnen müssen, welcher ja auch in manchem anderen Kapitel der Embryologie am Eingang der jüngsten Forschungsperiode steht.

Kopf-Mesoblast.

Die Metamerie, d. h. die Zusammensetzung aus Gliedern (Metameren, Folgestücken, Segmenten), von denen ein jedes in seiner Organisation die

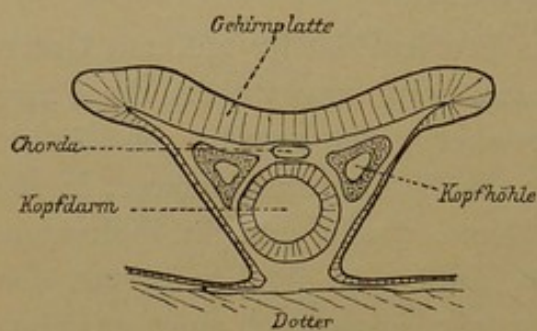


Fig. 1.

Querschnitt durch den Kopfbezirk einer Selachierkeimscheibe (Stad. E) nach Balfour.

Wiederholung des vorhergehenden darstellt, ist eine Eigenschaft des mittleren Keimblattes, dessen Glieder Mesoblast-Somite (Urwirbel) genannt werden. Zwar zeigen auch gewisse Abkömmlinge des Ektoblasts, wie z. B. die Spinalnerven, eine streng metamere Anordnung, diese kann man sich jedoch in Anpassung an die Gliederung des Mittelblattes entstanden denken. Die Produkte des äusseren Keimblattes sowohl, wie auch der Rumpfdarm sind unsegmentiert, die metamere Gliederung scheint ursprünglich an das Mesoblast gebunden. Wie verhält

sich nun das Mesoblast des Kopfes?

Da die hervorragendste Eigentümlichkeit des Mesoblasts die ist, in zwei Blätter auseinander zu weichen, welche als parietales und viscerales Mesoblast (Somatopleura und Splanchnopleura) einen Spaltraum, das Cölom oder die Leibeshöhle, zwischen sich fassen, so muss die ontogenetische Analyse des Kopfes vor allem nach dem Cölom fragen. Es war daher eine Entdeckung von bahnbrechender Bedeutung, als Balfour 1876 fand, dass sich bei Haifischembryonen gewisser Stadien die Pleuroperitonealhöhle vom Rumpfbezirk in den Kopfbezirk hinein offen fortsetzt und bis an die Augenblasen heranreicht.

In seiner Monographie der Elasmobranchier-Entwicklung (1878) hat Balfour seine Erfahrungen zusammengefasst. Nach Analogie der Bezeichnung „Leibeshöhle“ im Rumpfbezirk, nennt er den im Kopf eingeschlossenen Teil des Cöloms „Kopfhöhle.“ Dieselbe wird als deutlicher Spaltraum zeitlich früher sichtbar, als die Rumpfhöhle. Sie endigt vorn

in gleicher Höhe mit dem blinden Vorderende des Darmrohres, die Höhlen beider Seiten stehen ursprünglich nicht in Verbindung mit einander. So lange noch keine Kiemenspalte entstanden ist, erstreckt sich die Kopfhöhle jederseits als zusammenhängender Cölomspalt von der Perikardialhöhle offen bis an die Augenblasen. Eine Querteilung, nach Art der Urwirbelgliederung am Rumpfe, tritt nach Balfour am Kopfmesoblast überhaupt nicht auf. Da-

gegen erfolgt durch die vom Kopfdarme her lateralwärts sich ausstülpenden Visceraltaschen, welche später zur Bildung der Kiemenspalten nach aussen durchbrechen, eine Zerschneidung des Kopfecöloms in schlauchförmige Streifen, welche regelmässig vor den betreffenden Spalten und diesen parallel, in die hier entstehenden Kiemebogen zu liegen kommen. Der Vorgang beginnt vorn und schreitet kaudalwärts fort. Im Stadium G, d. h. bei Haifisch-Embryonen mit etwa achtzehn Urwirbeln, bildet sich die erste Visceraltasche (das spätere Spritzloch, spiraculum) und teilt die Kopfhöhle in einen vor und einen hinter

ihr gelegenen Teil. Der vordere, praespirakulare Teil wächst dann weiter vorwärts und teilt sich ohne Mitwirkung einer Visceraltasche in zwei Abteilungen, von denen die eine vor der sich bildenden Mundbucht, dicht am Auge, die andere hinter der Mundbucht, durchaus im Mandibularbogen gelegen ist. Diese beiden Teile sind als praemandibularer und mandibularer Abschnitt zu unterscheiden. Mit der Bildung der zweiten, dritten und folgenden Visceraltaschen werden schrittweis neue Abschnitte der Kopfhöhle abgetrennt, so dass diese endlich in acht gesonderte Abschnitte zerfällt. Für diese braucht nun Balfour im partiellen Sinn eben-

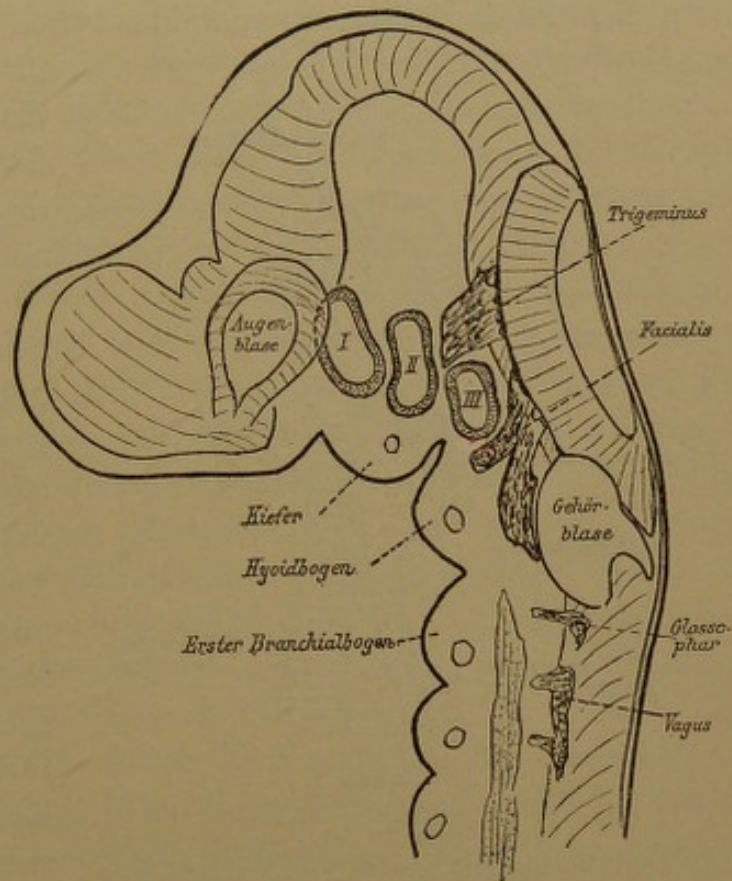


Fig. 2.

Kopf eines Haifischembryo (Stad. L) nach Milnes Marshall.

I = prämandibulare, II = mandibulare, III Hyoid-Kopfhöhle.

falls die Bezeichnung „Kopfhöhlen“, und unterscheidet eine praemandibulare, eine mandibulare, eine Hyoid-, und fünf Branchialhöhlen, d. h. ebenso viele Branchialhöhlen als Kiemenbogen zur Entwicklung gelangen. Die fünfte Branchialhöhle (d. i. die achte Kopfhöhle) hängt zunächst noch offen mit der Perikardialhöhle zusammen.

Schon Balfour hatte sich überzeugt, dass die Wandungen der Kopfhöhlen im weiteren Verlauf der Entwicklung nicht zu grunde gehen, sondern sich in Muskelgewebe umbilden und die Kiemen- und Kiefer-

muskeln liefern. Er hatte auch die Vermutung ausgesprochen, dass aus den Wandungen der prämandibularen Höhle die Augenmuskeln entstehen möchten.

Diese Vermutung hat A. Milnes Marshall 1881 bestätigt, indem er eine eingehendere Schilderung der Kopfhöhlen, ihrer Umbildung und ihrer Beziehung zu den Kopfnerven gab.

Wie die Hauptäste des Trigemini und des Facialis je zur Mandibular- und zur Hyoidhöhle gehören, so tritt der Oculomotorius zur prämandibularen Kopfhöhle. Diese vergrößert sich, stülpt sich ein, so dass sie becherförmig die innere und hintere Fläche der Augenblase umfasst, und teilt sich in eine obere, eine mediale und eine untere

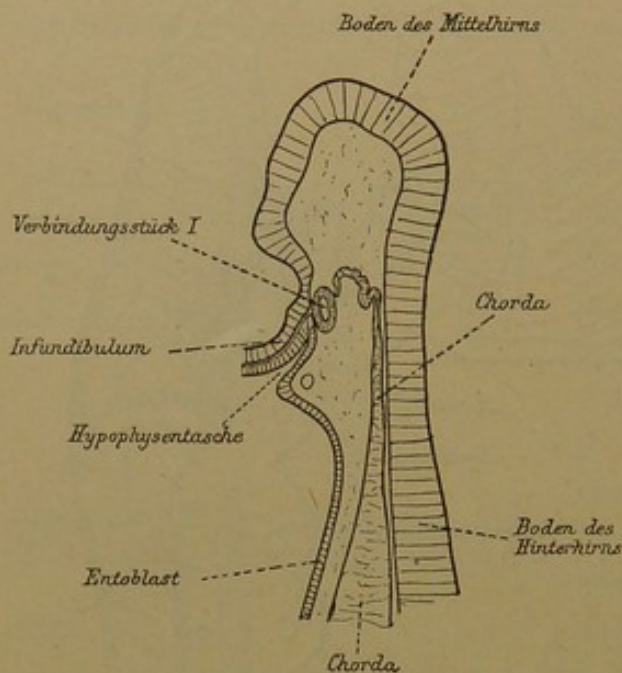


Fig. 3.

Aus dem Medianschnitt des in Fig. 2 abgebildeten Embryo (nach Milnes Marshall). Für die Lage des medianen Verbindungsstückes der prämandibularen Kopfhöhle.

Portion, aus welchen je die betr. Muskeln entstehen, nämlich drei Recti und der Obliquus inferior. Über die Herkunft des Obliqu. sup. und des Rect. ext. blieb M. Marshall noch im Unklaren, doch stellte er fest, dass der letztere in einer Gegend entsteht, wo früher Bestandteile der zweiten und dritten Kopfhöhle gelegen hatten.

Wie schon Balfour, so findet auch M. Marshall, dass die prämandibularen Kopfhöhlen der rechten und linken Seite zu Ende des Stadium I (d. h. bei Embryonen mit drei noch nicht durchgebrochenen Visceraltaschen und gegen vierzig Urwirbeln) durch eine offene Querkommissur mit einander in Verbindung treten. Er hebt die aus oben-

stehender Zeichnung (Fig. 3) ersichtlichen Lagebeziehungen dieses medianen Verbindungsstückes hervor, verfolgt ihre allmähliche Verkümmern, ist aber nicht im stande, zum Verständnis der merkwürdigen Bildung etwas beizubringen.

So war durch die Untersuchung eines neuen, über alles Erwarren klaren embryologischen Objektes, wie die Selachierembryonen es sind, zwar die Ausdehnung der Rumpfhöhle in den Kopf festgestellt und damit der Kopf als ein integrierender Abschnitt des Rumpfes erkannt. Diese Erkenntnis enthielt aber noch keine Entscheidung in der Frage, ob der Kopf nun ein einheitlicher oder ein gegliederter Rumpfabschnitt sei.

Denn die Teilung der Kopfhöhle in ihre acht Abschnitte konnte mit der Rumpfgliederung nicht ohne weiteres verglichen werden. Erstens weil sie eine passive ist, und lediglich durch die Kiementaschenbildung am Darne herbeigeführt wird. Zweitens weil sie den ganzen Mesoblastsack und zwar zuerst und vorzugsweise seine ventrale Hälfte betrifft, während es im Rumpfmesoblast, auch bei Selachierembryonen, im Gegenteil gerade die dorsale Hälfte ist, die sich gliedert, während die Bauchhälfte ungeteilt bleibt.

Balfour zwar, da er, ebenfalls an Selachierembryonen, die ursprüngliche Einheit des dorsalen Cöloms, (Myocöl, Urwirbelhöhle) und des ventralen Cöloms (Metacöl, bleibende Leibeshöhle) entdeckt hatte, nahm an, dass diese beiden Abteilungen sich im Kopfmesoblast überhaupt nicht von einander sondern, und setzte auf Grund dieser Annahme seine Kopfhöhlen einfach homodynam den Rumpf-Somiten (Ursegmenten, Urwirbeln). Er konnte darin nur bestärkt werden durch die Feststellung der muskelbildenden Funktion der Kopfhöhlen, da ja im Rumpfmesoblast gerade die Somite (die Glieder der dorsalen Cölomwand) durch diese Funktion ausgezeichnet sind.

M. Marshall dagegen empfand das Unbefriedigende dieser Annahme. Er suchte nach dorsalen Gebilden und machte darauf aufmerksam, dass nach Bildung der drei ersten Visceraltaschen die vorderen Kopfhöhlen an ihren oberen Enden zunächst noch, über die Taschen hinweg, mit einander kommunizieren, und dass erst ein wenig später sich auch diese dorsalen Enden von einander trennen in den Verlängerungslinien der Kiemenspalten. Darin sah M. Marshall eine von der Visceraltaschenbildung unabhängige Segmentation des Kopfmesoblasts. Und da diese dorsalen Portionen sich weiterhin von den in den betreffenden Kiemebogen gelegenen ventralen Portionen abschnüren und selbständig weiter entwickeln, verglich M. Marshall die dorsalen Portionen den Rumpf-Somiten, die ventralen den Seitenplatten. Er wagte aber nicht, für diese Homologisierung ernstlich einzutreten, besonders deshalb nicht,

weil er solche dorsalen Portionen nur an den drei vordersten Kopfhöhlen beobachtet hatte, an der praemandibularen, mandibularen und Hyoidhöhle, welche in Fig. 2 abgebildet sind.

Nun lag zwar damals bereits ein Nachweis des Vorhandenseins von Rumpf-Somiten im Kopfbezirk vor, die Schilderung Alexander Götte's von der Unke, schon aus dem Jahre 1875. Diese litt aber daran, dass sie neben zweifellos echten Somiten, Abschnitte als gleichwertig beschrieb, welche in Wahrheit grössere Organkomplexe waren. Da ferner die Angaben, dass sich aus diesen Somiten auch Nerven bilden sollten, das Misstrauen erregte, so wurde der Götte'sche Nachweis von Balfour (Handbuch Bd. II, S. 117) ausdrücklich abgelehnt und blieb ausserdem unbeachtet¹⁾.

Es waren daher die Ausführungen M. Marshalls, an welche J. W. van Wyhe 1882 anknüpfte, durch seine berühmte Schrift „Über die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes.“

Van Wyhe bestätigte zunächst alle wesentlichen Angaben von Balfour und M. Marshall, that aber dann den kühnen Schritt vorwärts, dass er die ventralen Portionen der Kopfhöhlen mit der Rumpfseitenplatte homologisierte, die, von Marshall zweifelhaft gelassenen drei dorsalen Portionen dagegen mit Bestimmtheit als echte Mesoblastsomite in Anspruch nahm. Indem er dann an dieselben anschliessend, weitere sechs ihnen gleichwertige Somiten beschrieb, schilderte er, wie bei Selachierembryonen der von Balfour und Marshall zu grunde gelegten Stadien, der dorsale Teil des Mesoblasts, ebenso wie im Rumpfe, auch im ganzen späteren Kopf unabhängig von den Kiementaschen in Segmente zerfallen sei.

Die Lagebeziehungen dieser Kopf-Somite sind aus nebenstehender Zeichnung (Fig. 4) zu ersehen, welche einen Sagittalschnitt durch einen Scylliumembryo des Stad. I. darstellt.

Das I. oder praeorale Somite ist identisch mit Balfours praemandibularer Kopfhöhle. Es ist in dem abgebildeten Stadium noch solid, erhält erst im folgenden seine Höhle. Es ist das einzige, welches scheinbar

¹⁾ Nur in Köllikers Entwicklungsgeschichte 1879 war Goette aufgeführt worden (S. 458), aber freilich in gleicher Linie mit Erdl (1845), dessen Darstellung eines „obersten Wirbelblättchens für die hinteren Schädelknochen“, ebenso unbestimmt war, wie Köllikers Angabe, „dass beim Hühnchen Urwirbeln ähnliche Zeichnungen in der Hinterhauptsgegend sich finden“. Dass die Abbildung, die Kölliker in Fig. 75 u. 76 (Grundriss, Fig. 35) von diesen „Zeichnungen“ gab, keinen Eindruck hinterliess, ist begreiflich, da die dort gesehene und als Urwirbel gedeutete Masse schon durch ihre unförmliche Grösse den Verdacht einer Täuschung nahe legt.

nicht mit einem zugehörigen ventralen Mesoblaststreifen in Beziehung steht. Doch ist als solcher vielleicht eine Verlängerung aufzufassen, die nach vorn bis zum Stiel der Augenblase reicht. Als die zugehörige Kiementasche wäre dann der Mund zu betrachten.

Für das IV.—VIII. Somit gilt für spätere Stadien die typische Anordnung, dass unter der vorderen Hälfte eines jeden Somites die als Seitenplatte ihm zugehörige Visceralbogenhöhle, unter der hinteren Hälfte dagegen eine Kiementasche gelegen ist.

Auch für das II. Somit gilt dieser Typus, nur dass die zugehörige Kiementasche (Spritzloch) nicht Platz unter dem Somit findet, und daher in das unter dem III. Somit gelegene Gebiet übergreift.

Für das III. Somit gilt der Typus aber gar nicht. Unter seiner hinteren Hälfte liegt keine Kiementasche, sondern er hängt hier mit der Hyoidhöhle zusammen, mit welcher jedoch ausser dem III. auch das IV. Somit (dem Typus entsprechend) zusammenhängt.

Diese Umstände führten van Wyhe zu der Hypothese, dass zwischen der ersten und zweiten Kiementasche eine Kiementasche phylogenetisch verloren gegangen sei, und dass infolgedessen der Hyoidbogen zwei miteinander verschmolzene Kiemenbogen darstelle.

In dem an das abgebildete unmittelbar sich anschliessende Stadium entwickelt sich aus der medialen Wand der Somite eine Masse embryonalen Bindegewebes (Mesenchym), wodurch die Somite sich in ein Muskelsegment (Myotom) und ein Skelettsegment (Sklerotom) sondern. Die Sklerotome fliessen längs der Chorda dorsalis zu einem ungegliederten perichordalen Bindegewebe zusammen; die Myotome entwickeln sich als metamere Muskelglieder weiter.

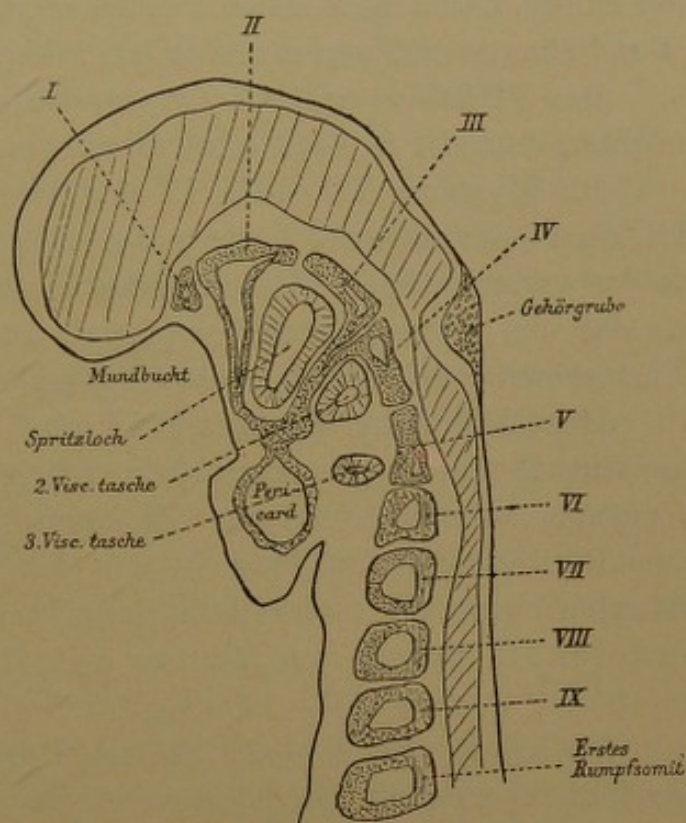


Fig. 4.

Sagittalschnitt des Kopfes eines Haifischembryo des Stad. J; schematisiert nach van Wyhe. Die römischen Ziffern bezeichnen die van Wyhe'schen Kopfsomite.

Die schon von Balfour und Marshall beschriebene Querkommissur, durch welche das I. Somit der rechten und der linken Seite in Verbindung stehen, liegt nach van Wyhe nicht ventral, sondern vor dem blinden Ende des Darmes, und ist daher eher als eine dorsale, zur Somitenplatte gehörige Bildung anzusehen.

Das IV. Myotom, unter der Ohrgrube und über der 2. Kiementasche, ist höchst rudimentär und verschwindet bald gänzlich, so dass seine Stelle von embryonalem Bindegewebe eingenommen wird. Auch das V. Myotom ist rudimentär und verschwindet frühzeitig.

Das VI. ist das erste Myotom, welches wirklich Muskelfasern besitzt, doch ist es noch sehr unbedeutend.

Die Myotome VII, VIII, IX sind besser entwickelt, und zwar in der Art, dass jedes folgende höher neben dem verlängerten Mark emporgreift, als das vorhergehende. Aber erst das letzte, das IX. hat die gleiche Höhe wie das nun folgende erste Rumpfsomit und stimmt auch in den sonstigen Dimensionen und im Bau vollständig mit demselben überein.

Hinsichtlich des späteren Schicksales der Kopfmyotome, insbesondere der Entstehung der Augenmuskeln, hat van Wyhe die Angaben seiner Vorgänger wesentlich ergänzt. Er konnte bestätigen, dass die vom Oculomotorius innervierten Muskeln aus dem I. präoralen Somit entstehen, weiterhin aber auch nachweisen, dass das II. Somit den Obliqu. sup. und das III. Somit den Rectus ext. liefert.

Die Arbeit van Wyhe's hat einen grossen Erfolg gehabt. Sie schien der Wirbeltheorie die bis dahin vermisste entwicklungsgeschichtliche Begründung zu geben und brachte die ursprünglich metamere Anlage des Wirbeltierkopfes bald zu ziemlich allgemeiner Anerkennung. Dass sie sich zunächst nur auf die Ordnung der Selachier stützte, that ihrer Wirkung keinen Abbruch. Im Gegenteil, gerade der Nachweis an dieser durch Gegenbaur's Untersuchungen als sehr primitiv erkannten Gruppe, musste die Wertschätzung der van Wyhe'schen Befunde erhöhen.

Überdies lagen partielle Bestätigungen aus anderen Klassen vor. Denn nun wurde die schon oben erwähnte, von Al. Goette 1875 gegebene Beschreibung von Ursegmenten im Kopf von Bombinator gewürdigt.

Und ausserdem war, ungefähr gleichzeitig mit der Schrift van Wyhe's, eine Arbeit von August Froriep 1882 erschienen, durch welche in der Occipitalregion von Wiederkäuerembryonen (Schaf und Rind) drei Urwirbel oder Mesoblastsomite nachgewiesen wurden. Über die Homologie dieser letzteren mit den drei hintersten Mesoblastsomen der Selachierembryonen van Wyhe's, liess eine Vergleichung

der beiderseitigen Schilderung keinen Zweifel bestehen. Und da im folgenden Jahr die gleichen Gebilde, vier an Zahl, auch bei Reptilien und Vögeln (van Wyhe, Froriep) aufgefunden wurden, so war nun für Vertreter aller Wirbeltierklassen der Nachweis geliefert, dass in dem kaudalwärts von der Gehörblase gelegenen (postauditiven) Abschnitt des Kopfbezirkes das Mesoblast sich metamer gliedert in genauer Übereinstimmung mit dem Rumpfmesoblast.

Bei allen untersuchten Formen schliesst sich an das vorderste Somit des Rumpfes ein nicht nur nach Bau- und Lagebeziehungen, sondern auch in den Dimensionen ganz übereinstimmendes Somit des Kopfes an. Vor diesem liegen in kontinuierlicher Reihe noch mehrere (2, 3 oder 4) Somite, welche, und zwar bei allen untersuchten Formen in übereinstimmender Weise, nach vorne zu an Grösse abnehmen, so dass das vorderste, dicht hinter oder unter der Gehörblase gelegene, nur mehr das Rudiment eines Somites darstellt.

Die Muskelplatten (Myotome) der Hinterkopfsomite verhalten sich im Laufe der weiteren Entwicklung in ihren dorsalen und ihren ventralen Produkten verschieden. Die dorsalen Teile werden bei der Entstehung des Schädels zusammengedrängt und bilden sich zurück, die ventralen Verlängerungen dagegen entwickeln sich und liefern, mit den sich anschliessenden Rumpfsomiten zusammen, Muskeln, die vom Schultergürtel zum Zungenbein verlaufen.

Das zu den occipitalen Myotomen gehörige Bindegewebe, welches in Selachierembryonen bei seinem ersten Auftreten in Gestalt der Sklerotome vorübergehend an der metameren Gliederung flüchtig teilnahm, lässt nach den Untersuchungen Froriep's bei seiner weiteren Entwicklung in Amnioten die Tendenz erkennen, sich, wie es im Rumpf geschieht, auch in der Occipitalregion sekundär zu metameren Skelettgliedern zu gestalten, in Anpassung an die zugehörigen Myotome. Diese Anlagen von primitiven Wirbelbogen der Occipitalregion geben jedoch bald ihre Selbständigkeit auf, und fliessen zur Bildung eines einheitlichen, zuerst bindegewebigen, später knorpeligen Occipitalskelettes zusammen, welches sich als integrierender Bestandteil in den Knorpelschädel einfügt.

So war für den Hinterkopf, d. h. für den zwischen Gehörblase und erstem Rumpfnerv gelegenen (postauditiven) Teil des Kopfbezirkes durch übereinstimmende Befunde von verschiedenen Seiten her, eine befriedigende Anschauung gewonnen. Es war festgestellt, dass in diesem Teil des Kopfes die Entwicklung des Mesoblasts anfänglich genau so vor sich geht, wie im Rumpf. Die Abweichungen, die sich später einstellen, führen nicht zu einer vollkommenen Verkümmern, sondern zu einer Ver-

schmelzung der metameren Glieder, durch welche diese letzteren sich am Aufbau des einheitlichen Kopfes beteiligen.

Nicht so befriedigend war das Verständnis des Vorderkopfes.

Zwar fehlte es der van Wyhe'schen Darstellung auch für diesen Teil nicht an vielseitigster Anerkennung. Da sich die vier im Hinterkopf gelegenen Somite so zweifellos den Urwirbeln des Rumpfes homodynam erwiesen, so musste man sehr geneigt sein, auch die nach vorn von der Gehörblase sich anschliessenden praeauditiven Mesoblastabschnitte, der Deutung van Wyhe's folgend, als echte Somite anzuerkennen. Und man that dies um so bereitwilliger, als die Zusammensetzung des Kopfes aus neun Segmenten, durch die vergleichend-anatomischen Untersuchungen Gegenbaur's indirekt bereits erschlossen war, und durch den van Wyhe'schen Nachweis der gleichen Somitenzahl eine höchst willkommene Bestätigung erhielt. Vorderkopf- und Hinterkopfsomite wurden daher, der Darstellung van Wyhe's entsprechend, als eine ununterbrochene Reihe identischer Körperglieder aufgefasst, und das Vorhandensein von neun Paar Metameren im Kopf der Wirbeltiere wurde als feststehende Tatsache in die Lehrbücher der vergleichenden Anatomie und Embryologie aufgenommen.

Aber so vielseitig diese Anerkennung auch war, sie war doch keine allseitige. Froriep 1885 und 1887, A. Dohrn 1885 und Gegenbaur 1887 äusserten ihre Bedenken gegen die Homologisierung der praeauditiven Segmente mit den postauditiven, echten Somiten.

Froriep sah auch in der van Wyhe'schen Schilderung der Mesodermsegmente des Selachierkopfes eine Differenz der occipitalen und der praeauditiven Elemente, welche ihm seine an Amniotenembryonen gewonnenen Anschauungen über die Ungleichwertigkeit der vorderen und der hinteren Kopfglieder nur zu bestätigen schienen.

Dohrn wies auf die Unterschiede der Muskelbildung hin. Da sich diese in den hinteren vier Kopfsomiten genau so vollzieht, wie in den Rumpf-Myotomen, in den vorderen Somiten van Wyhe's dagegen so wie in den Wandungen der Visceralbogenhöhlen, so acceptierte Dohrn den Nachweis von Somiten nur für den Hinterkopf, und nahm an, dass im Vorderkopf die dorsalen, den Somiten des Rumpfes homologen Bestandteile des Mesoblasts nicht zur Anlage gelangen.

Auch Gegenbaur wies die von van Wyhe behauptete Homodynamie seiner vorderen Kopfsomite mit den Somiten der Occipitalregion zurück. Er ging sogar so weit, in diesen letzteren, deren völlige Übereinstimmung mit Rumpfsomiten er anerkannte, gar keine dem Kopfe ursprünglich zugehörigen Teile zu sehen. Er betrachtete ausschliesslich die vorderen

Kopfsomite als die primitiven, wenn auch durch Reduktionen und Verschmelzungen veränderten, Glieder der „primären“ Kopfregion, die Occipitalsomite dagegen als ursprünglich dem Rumpf zugehörige Metamere, durch deren Einschmelzung eine „sekundäre“ Kopfregion jener primären hinzukomme.

Noch schwerer wiegend als all' diese mehr auf theoretischer Grundlage ruhende Kritik, waren die thatsächlichen Einwendungen, welche die ersten Nachuntersucher desselben Objectes erhoben, N. Kastschenko 1888 und Karl Rabl 1889.

Kastschenko fand in der Gegend über der 1. bis 3. Kiementasche (also im Gebiet etwa des II. bis V. Somites van Wyhe's) „nur Spuren der Segmentierung, welche so undeutlich sind, dass die Grenzen der einzelnen Urwirbel mit Sicherheit nicht bestimmt werden können. Die später auftretende unvollständige und ungleichmässige Teilung des Mesoblasts im Vorderkopf in mehrere Abteilungen verdankt ihren Ursprung dem mechanischen Einfluss der Nachbarteile, hauptsächlich demjenigen der Kiementaschen. Gerade diese sekundär auftretenden Abteilungen haben Balfour und Marshall als Kopfhöhlen, van Wyhe als vordere Kopfsomite beschrieben.“

Ebenso entschieden sprachen die Befunde Rabl's gegen die Kopfsomite v. Wyhe's, d. h. selbstverständlich nur gegen die vorderen Kopfsomite, denn über die Echtheit der hinteren bestand und besteht kein Zweifel. In der Entstehung der vorderen vier Kopfsomite fand Rabl „kaum eine entfernte Ähnlichkeit mit der Bildung von Urwirbeln“. Das vorderste echte Somit liegt nach Rabl's Untersuchungen dicht hinter jener Stelle, an der sich das Gehörbläschen bildet, und ist identisch mit dem von van Wyhe als V. Kopfsomit bezeichneten. An dieses und seine zugehörige Seitenplatte schliesst sich nach vorwärts ein zunächst unsegmentiert bleibender Abschnitt des Kopfmesoblasts an. Das Cölom dieses letzteren setzt sich nach hinten zu fort, sowohl in die Höhle jenes echten Somites, als auch in den Spalt der zu demselben gehörigen Seitenplatte. Dieses vordere Kopfmesoblast bleibt aber, wie gesagt, zunächst unsegmentiert. Später stellen sich nach Rabl gewisse unvollständige und unregelmässige Abschnürungen in ihm ein, so dass man dann an einzelnen Schnitten Bilder zu sehen bekommt, welche den Figuren van Wyhe's ähnlich seien. Diese Abschnitte seien aber, wie in ihrer Entstehung, ebenso in ihrer weiteren Entwicklung von den Urwirbeln und den mit diesen übereinstimmenden hinteren Kopfsomiten ganz verschieden; sie konstituieren in ihrer Gesamtheit einen Kopfabschnitt, welcher, im Gegensatz zu dem

hinteren segmentierten, sich als der vordere unsegmentierte Abschnitt des Kopfes darstellt.

So hatte es denn den Anschein, als ob die durch van Wyhe's Schrift gelieferte, entwicklungsgeschichtliche Lösung des Segmentproblems des Kopfes eine illusorische gewesen. Denn das Bedeutsame derselben war ja gerade einerseits der Nachweis einer gleichförmig und gleichwertigen Segmentierung des gesamten Kopfbezirktes von der Augenblase bis zum ersten Cervikalnerven, und andererseits die Möglichkeit, die Kiemenbogen als ventrale Glieder auf jene dorsalen Segmente beziehen zu können.

Hierin wurzelte die grosse theoretische Befriedigung, welche aus der Schrift floss und den durchschlagenden Erfolg derselben begründete.

Wenn sich herausstellte, dass diese einheitliche Auffassung auf einer Täuschung beruhte, dass im Kopfe ein grösserer vorderer Abschnitt enthalten wäre, dessen Segmente nach Froriep, Gegenbaur, Kastschenko und anderen gar nicht homodynam wären den echten Metameren des hinteren Abschnittes, oder welcher gar nach Rabl ganz unsegmentiert wäre, so würde dadurch zwar eine neue Formulierung des Kopfproblems gewonnen, dagegen eine Lösung desselben im Sinne van Wyhe's überhaupt ganz ausgeschlossen sein. Echte Somite, wie sie bei der Entwicklung des dorsalen Mesoblasts im Rumpfe und im Hinterkopf sich bilden, würden im Vorderkopf nicht vorhanden und auch gar nicht zu erwarten sein.

So schienen die Dinge zu liegen, als durch Veröffentlichungen Anton Dohrn's 1890 ein neuer Schritt geschah.

Dohrn fand, dass die Mesoblastabschnitte, welche van Wyhe als vordere Kopfsomite bei Selachierembryonen des Stadiums J beschrieben hatte, sekundäre Bildungen seien, entstanden durch Zusammenziehungen und Verschmelzungen einer viel grösseren Zahl echter Mesoblastsomite, welche bei Embryonen des Stadiums F noch gesondert und in voller Deutlichkeit zu erkennen seien. Bei einem solchen Embryo ist das Medullarrohr auf der hinteren Körperhälfte und im Bereich des Vorderhirns noch offen, von der Ganglienleiste ist noch keine Spur vorhanden, ebenso fehlt noch die Ektoblastverdickung der Ohrgrube. Eigentliche Visceraltaschen sind noch nicht vorhanden, doch dehnt sich der Hohlraum des Vorderdarms in die Breite etwas mehr aus an den Stellen, wo später die Spritzloch- und Hyoidspalte sich bilden werden.

Bei diesem Embryo nun fand Dohrn vom hinteren Ende der Somitenreihe an gezählt bis zur Hyoidspalte vierzehn Somitenpaare, d. h. wahrscheinlich acht Rumpfsomite und sechs hintere Kopfsomite. Diese vierzehn Somite sind ziemlich gleich lang, aber von hinten nach vorn nehmen sie

an Höhe ab, so dass die in der Nähe der zweiten Visceral- oder Hyoidtasche bedeutend niedriger sind, als die des Rumpfes.

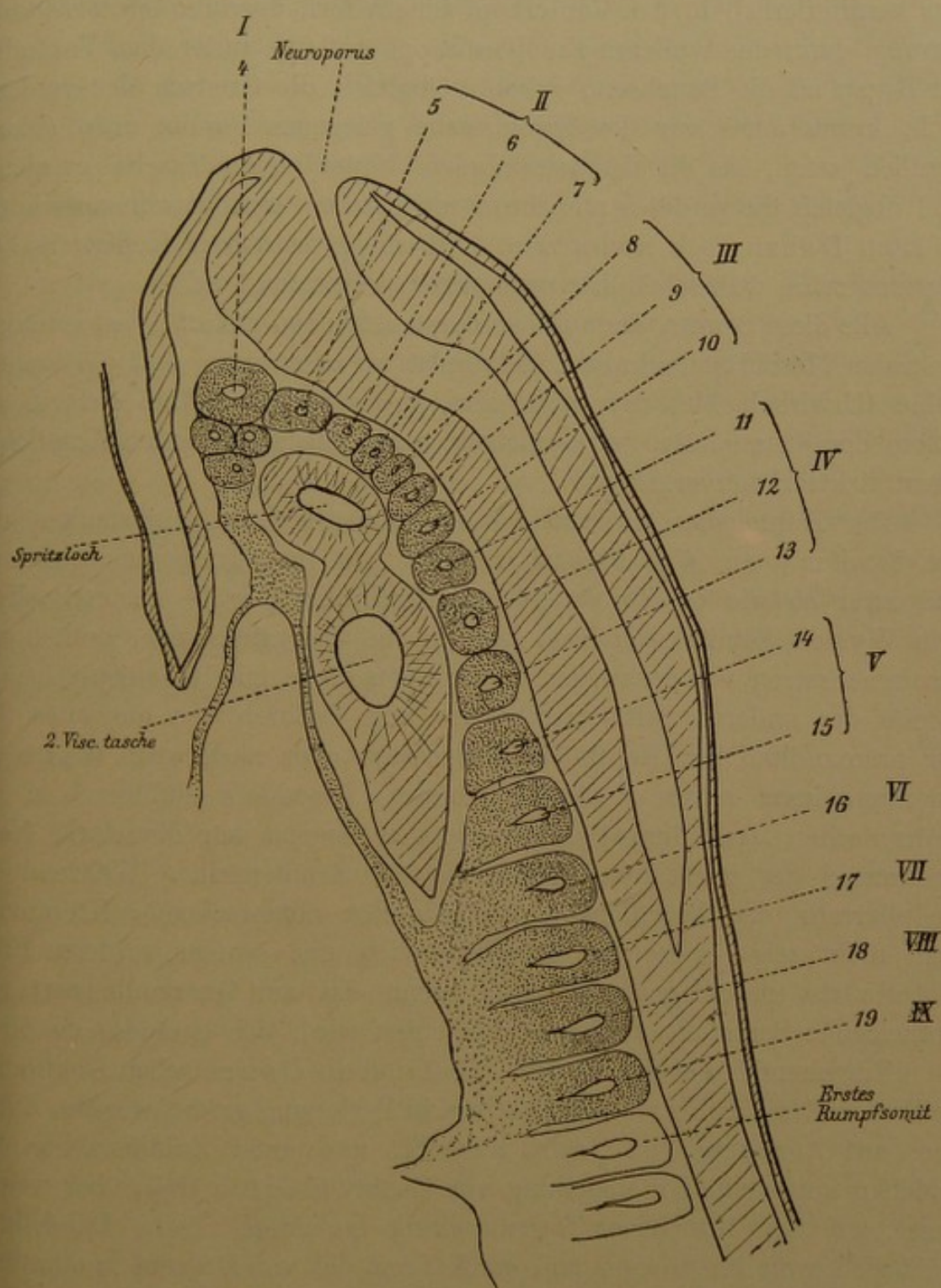


Fig. 5.

Sagittalschnitt des Kopfes eines Rochenembryo des Stad. F; schematisiert nach Dohrn. Die arabischen Ziffern bezeichnen die Dohrn'schen Somite, die römischen Zahlen geben die Beziehung zu den van Wyhe'schen Somiten.

In der Gegend der Hyoidtasche, d. h. in der Gegend der später sich bildenden Gehörblase ist aber nach Dohrn die Somitenreihe nicht zu Ende. Dieselbe setzt sich vielmehr, wie Sagittalschnitte ergeben haben, von hier aus kontinuierlich in den Vorderkopf hinein fort, über die Spritzlochtasche hinweg, dann der vorderen Entoblastkuppe entlang, unter dem Vorderhirn im Bogen an die Bauchseite herab. Obgleich die Grenzen der vorderen, d. h. kranialwärts vor der Hyoidtasche gelegenen Somite nicht ganz so deutlich seien, als die der kaudalwärts hinter dieser Tasche gelegenen, und obgleich die vorderen manchmal mehr neben- als hintereinander liegen, so kann Dohrn doch nachweisen, dass dieser vorderen Kopfsomite wenigstens zehn, wahrscheinlich noch mehr vorhanden sind.

Alle diese Somite, auch die vordersten, hängen mit zu ihnen gehörigen ventralen Mesoblastabschnitten (Seitenplatten) zusammen, und die Somitenhöhle (Urwirbelhöhle, Myocoel) eines jeden Somites öffnet sich in das Cölom der Seitenplatte, „aus welchem später die sogenannten Kopfhöhlen sensu strictiori hervorgehen“.

Die Homologien zwischen diesen neuentdeckten Kopfsomiten und den Somiten van Wyhe's hat Dohrn nur im allgemeinen bestimmt, und zwar so wie es die vorstehende Zeichnung (Fig. 5) veranschaulicht. van Wyhe's Somit I soll nach Dohrn aus wenigstens vier Somiten sich zusammensetzen, von denen eines medialwärts rücke, mit dem entsprechenden Somite der anderen Seite verschmelze und dadurch den medianen Teil der prämandibularen Kopfhöhle Balfours, oder nach van Wyhe die Querkommissur seines I. Somites bildet. Besonders auffallend in der Dohrn'schen Darstellung dieser vordersten Gegend war die starke Kopfkrümmung des vordersten Abschnittes der Somitenreihe. Während das Medullarrohr des betreffenden Embryo eine entsprechende Krümmung noch nicht zeigt, sollte das Mesoblast sich mit seinem vorderen Ende ventralwärts umschlagen, ja sogar, wenn das zur Querkommissur verschmelzende Somit als vorderstes aufgefasst wird, sich geradezu einrollen.

Eingehender als von Dohrn selbst sind die Dohrn'schen Kopfsomite studiert und zu den van Wyhe'schen in Beziehung gesetzt worden, durch eine, auf Anregung von Franz Keibel, und unter Zuhilfenahme von Modellen angestellte Untersuchung von Gustav Killian 1891, über welche dieser auf der Münchener Versammlung berichtete. Seine Darstellung deckt sich zwar im grossen und ganzen mit der von Dohrn, in einzelnen Punkten aber weicht sie nicht ganz unerheblich ab.

Abweichend ist zunächst sein Befund im Prämandibulargebiet. Dohrn's 2. und 3. Somit erklärt Killian für erweiterte Stellen der Mandibularhöhle und Dohrn's 1. Somit, welches nach Dohrn durch Verschmelzung

mit dem entsprechenden der anderen Seite das mediane Verbindungsstück der Prämandibularhöhle bilden soll, hält Killian für das Sklerotom seines 2. Mandibularsomites. Dadurch kommen die drei vordersten, ventralwärts umgeschlagenen Somite Dohrns in Wegfall.

In dem 4. Somite Dohrns glaubt Killian zwei Somite vereinigt, doch lässt er das erste derselben (welches überhaupt das vorderste der ganzen Reihe sein würde) hypothetisch, er folgert seine Existenz indirekt aus dem Verhalten der Ganglienleiste, und fügt in einer nachträglichen Anmerkung hinzu, dasselbe sei inzwischen von Miss Platt bei *Acanthias* entdeckt und „anterior cavity“ genannt worden.

Killian teilt die Reihe der Kopfsomite in Gruppen, die er Zonen nennt. Die vorderste oder „Oralzone“ umfasst die eben erwähnten zwei Somite, die zusammen dem 4. Somite Dohrns gleichwertig sind. Dem 5. Somite Dohrns entspricht demnach das 3. Somite Killians, d. i. sein erstes Somite der Mandibularzone, welche im ganzen drei Somite zählt. Sodann folgt die „Spritzlochzone“ mit drei, die „Hyoidzone“ mit vier, die „Glossopharyngeuszone“ mit zwei und die „Occipitalzone“ mit vier Somiten.

Die gegenseitige Beziehung der Auffassungen Dohrn's und Killian's, sowie ihr Verhältnis zu den Somiten van Wyhe's, zeigt die folgende Tabelle, in welcher auch die von Julia B. Platt bei *Acanthias* gefundenen Somite aufgenommen sind.

v. Wyhe	Dohrn	Killian	v. Wyhe	Platt
		1		1
I	{ 1 2 3 4	2	I	2
II	{ 5 6 7	{ 3 4 5 }	II	{ 3 4
III	{ 8 9 10	{ 6 7 8 }	III	5
IV	{ 11 12 13	{ 9 10 11 }	IV	{ 6 7
V	{ 14 15	{ 12 13 }	V	8
VI	16	14	VI	9
VII	17	15	VII	10
VIII	18	16	VIII	11
IX	19	17	IX	12
		18		

Die Killian'schen Zonen decken sich nicht einfach mit den van Wyhe'schen Somiten. Nur die Mandibularzone ist gleich dem II. Somit van Wyhe's oder dem 5., 6., 7. Somit Dohrn's. Dem III. Somit van Wyhe's dagegen setzt Killian vier Somite gleich, seine drei Somite der Spritzlochzone und das erste Somit der Hyoidzone. Da nun Dohrn dem III. van Wyhe'schen nur drei Somite zuteilt, so resultiert von der Hyoidzone ab nach hinten eine Inkongruenz der Killian'schen und der Dohrn'schen Deutung, welche ihren schärfsten Ausdruck darin findet, dass Killian ein Körpersegment mehr für den Kopfbezirk in Anspruch nimmt, als Dohrn.

Ganz neu ist in der Killian'schen Mitteilung der Versuch einer Zergliederung der vorderen Kopfsomite in die Elemente, welche durch die

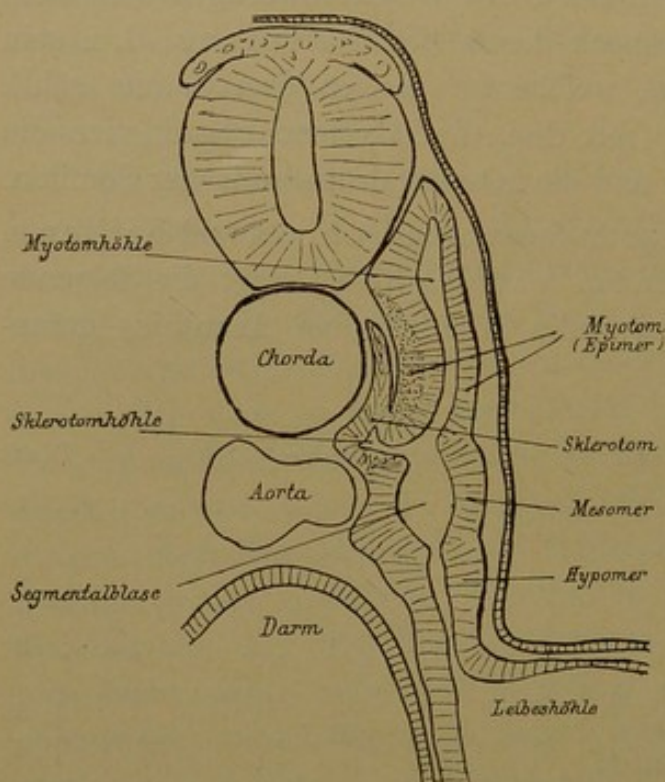


Fig. 6.

Querschnitt eines Rumpfsomites, schematisiert nach Rabl.
Bezeichnungen nach van Wyhe.

Untersuchung der Selachierembryonen durch Rückert, van Wyhe und Rabl, als typische Bestandteile der Rumpfsomite erkannt sind. In nebenstehendem Schema (Fig. 6) sind die Bezeichnungen eingetragen, deren sich Killian, wesentlich im Anschluss an van Wyhe, bedient.

In den Occipitalsomiten finden sich die Verhältnisse ziemlich übereinstimmend mit dem Bau eines Rumpfsomites, nur ist das Myotom sehr klein, das Sklerotom verhältnismässig mächtig. In den weiter nach vorn gelegenen Zonen dagegen wird die Deutung der einzelnen Zellengruppen immer schwieriger. Doch vermag Killian auch in den vorderen Somiten

die gleichwertigen Bestandteile zu unterscheiden. Eine Besonderheit tritt im mittleren und im vorderen Somit der Mandibularzone auf, d. h. im 4. und 3. Somit der ganzen Reihe. Hier hängen (im Stad. I) die Sklerotome der beiden Seiten durch eine mediane Kommissur zusammen, in welche sich jedoch die Sklerotomhöhle nicht fortsetzt. Beim mittleren (4.) Somit liegt diese Sklerotom-Kommissur ventral unter der Chorda, bei dem vorderen

(3.) Somit dagegen vor dem vorderen Ende der Chorda und über dem Aortensinus. Diese Kommissur ist von Interesse, weil Killian sie als das Homologon des wiederholt erwähnten medianen Verbindungsstückes des I. van Wyhe'schen Somites betrachtet.

Das I. van Wyhe'sche Somit (sein zweites Somit der Oralzone) sieht Killian sich bilden aus der hinteren Hälfte eines medianen Zellenkomplexes, welcher dadurch entstanden ist, dass die vordersten Zipfel des dorsalen Mesoblast die vordere Darmkuppe über- und umwuchsen. Erst

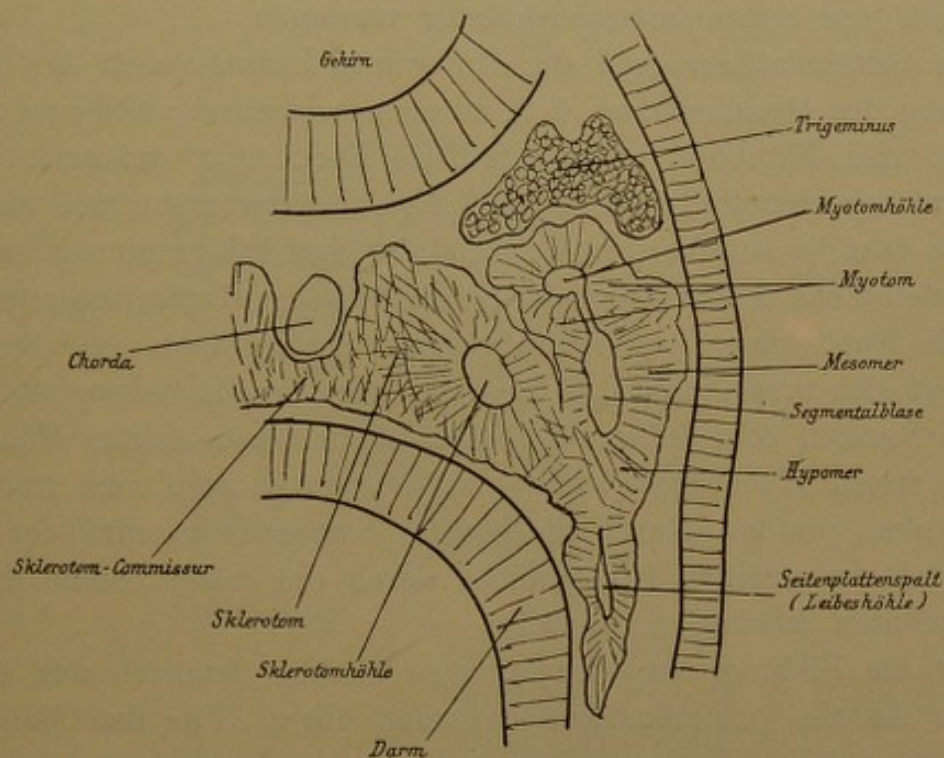


Fig. 7.

Querschnitt des mittleren Somites der Mandibularzone (d. i. des 4. Kopfsomites) nach Killian.

spät sollen sich in dem so entstandenen Somite drei Höhlen ausbilden. Eine laterale, welche die vereinigte Myotom- und Segmentalblasenhöhle repräsentiert, soll rasch ein sehr bedeutendes Volumen gewinnen; eine mittlere, die Sklerotomhöhle, hängt mit jener durch engen Gang zusammen und eine ganz medial liegende kommuniziert schon während ihrer Bildung mit der entsprechenden der anderen Seite durch einen in der Sklerotomkommissur gelegenen Kanal. Indem die beiden seitlichen Höhlen zusammenfließen, und die so gebildete mächtige Höhle durch den medianen Kanal mit der entsprechenden Höhle der anderen Seite in Zusammenhang bleibt, stellt sich die oben beschriebene Zwerchsackform der vereinigten I. van Wyhe'schen Somite der beiden Seiten her.

Die Seitenplatte des Kopfes entsteht nach Killian vom dorsalen Mesoblast aus durch sekundäre ventrale Umwachsung des Darmes. Alle Kopfsomite, mit Ausnahme der beiden vordersten, stehen mit entsprechenden Stücken der Seitenplatte in kontinuierlicher Verbindung, nur sind diese Stücke nicht gegeneinander abgegrenzt. Dass die beiden vordersten Somite (Oralzzone), obwohl Andeutungen nur am zweiten Somite vorhanden sind, doch auch einmal Seitenplatten besessen haben, schliesst Killian daraus, dass er jedem der beiden Somite eine früh abortierende dorsale Nervenwurzel zugeteilt findet; da ja dorsale Nerven, wie van Wyhe klargelegt habe, nur Seitenplattenmuskulatur versorgen.

Der Seitenplattenmangel der Oralsomite bedingt nach Killian die Entstehung des Mundbezirkes, d. h. eines mesoblastfreien Gebietes, in dem Entoblast und Ektoblast in unmittelbare Berührung gelangen. Durch Wachstum der Mandibularbogen wird dieser Bezirk mehr und mehr eingengt, so dass der Durchbruch des Mundes schliesslich genau median erfolgt.

Beträchtliche Reduktionen der Seitenplatte des Kopfmesoblasts werden durch die Entstehung der Visceralspalten herbeigeführt. Die Spritzlochtasche legt sich ursprünglich so breit an, dass sie die Seitenplattenanteile von fünf Somiten zum Schwund bringt, nämlich vom dritten Mandibularbis zum ersten Hyoidsomite oder mit anderen Worten vom fünften bis zum neunten Somite. Durch die zweite Visceraltasche wird der Seitenplattenanteil des zwölften Kopfsomites, durch die dritte Tasche derjenige des vierzehnten Somites unterdrückt.

Für die Bildung der Visceralbogen bleiben demnach nur eine beschränkte Anzahl von Seitenplattenanteilen übrig. Für den Mandibularbogen zwei, nämlich die des dritten und vierten Somites; für den Hyoidbogen ebenfalls zwei, die des zehnten und elften Somites; für die hinteren Bogen wahrscheinlich je nur einer. Die Seitenplatten der Occipitalsomite gehen in den von Killian untersuchten Stadien noch beinahe ganz im Perikardium auf; erst später, in dem Masse wie sich das Perikard rumpfwärts zurückzieht, wird Raum frei zur Bildung der vierten und der folgenden Visceralspalten. Killian nimmt an, dass diese hinteren Spalten nicht, wie die vorderen, ganze Seitenplattensegmente zerstören, sondern bei ihrem Durchbruch nur eine Verschmälerung derselben bedingen.

Während sich nach diesem allen die Beschreibung des Kopfmesoblasts, wie sie Killian von Torp. oc. giebt, im grossen und ganzen deckt mit Dohrn's auf Torp. marm. gegründeten Angaben, so schliesst sich Julia B. Platt 1891 wieder enger an van Wyhe an. Chronologisch gehen ihre beiden, im wesentlichen auf Acanthias gestützten Arbeiten der

Publikation Killian's voraus oder sind ihr gleichzeitig; die grössere Abhandlung (*Journal of Morphology*) ist früher verfasst, aber später erschienen als die kleinere im *Anatomischen Anzeiger*. Die Untersuchungen, welche der ersteren zu Grunde liegen, sind unter Leitung von C. O. Whitman, die der letzteren im Anatom. Institut zu Freiburg ausgeführt.

An van Wyhe schliesst sich Julia Platt insofern wieder enger an,

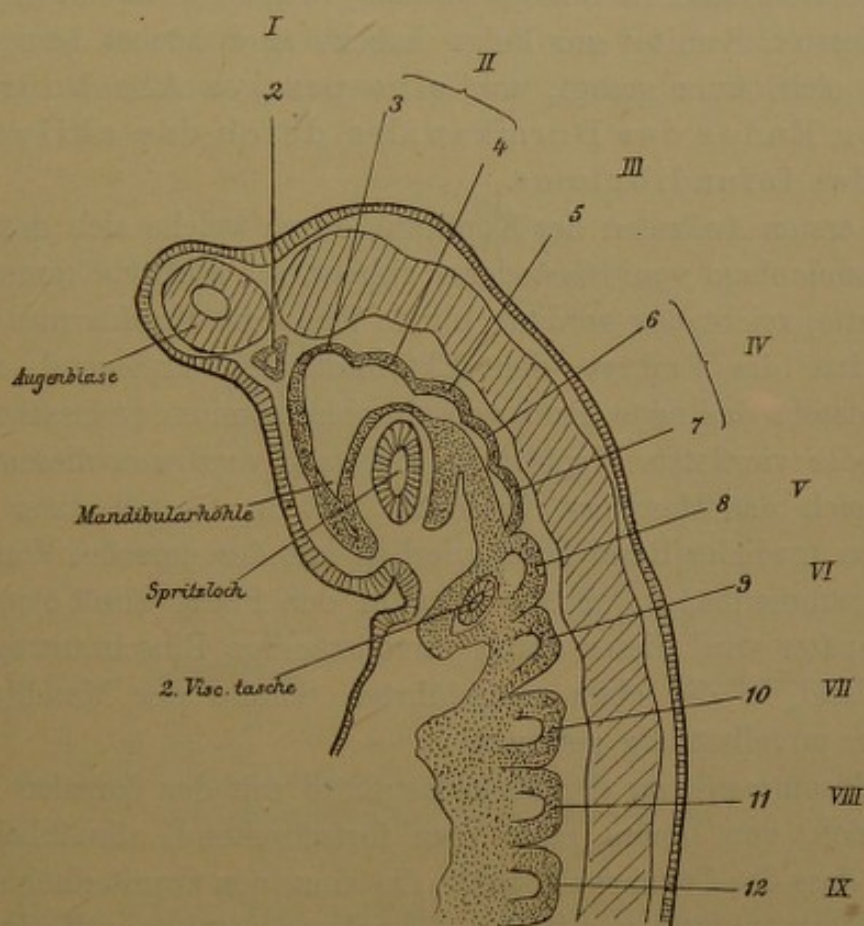


Fig. 8.

Sagittalschnitt des Kopfes eines Acanthiasembryo, schematisiert nach Julia Platt. Die arabischen Ziffern bezeichnen die Kopfsomite nach J. Platt, die römischen nach van Wyhe.

als die Zahl der von ihr aufgefundenen Kopfsomite eine viel geringere ist, als die von Dohrn und Killian. Nach ihrer Darstellung sind bei Acanthiasembryonen im ganzen zwölf Kopfsomite nachweisbar, also nur drei mehr als nach van Wyhe bei Scyllium. Von diesen drei überzähligen findet sich eines vor dem I. van Wyhe'schen Somite; ein anderes ist identisch mit der kaudalen Hälfte des II. van Wyhe'schen Somites; ein drittes liegt zwischen dem III. und IV. van Wyhe'schen Somite über der Mitte des Hyoidbogens. Bezüglich der fünf hintere-

ren Kopfsomite decken sich die Angaben von Julia Platt und van Wyhe genau. Die obenstehende Zeichnung (Fig. 8) giebt eine Übersicht.

Das erste Somit ist ein von Julia Platt neu entdecktes, und als „anterior headcavity“ bezeichnetes Element, welches vor dem I. Somite van Wyhe's gelegen ist. Es wurde oben bereits erwähnt, da Killian seine Existenz vermutet hatte, und die inzwischen erfolgte Auffindung bei *Acanthias* in seinem Vortrag schon anführt.

Die von Julia Platt aufgedeckten Vorgänge, welche die Bildung dieses vordersten Somites zur Folge haben, sind höchst bemerkenswert. Es handelt sich, kurz gesagt, um eine passive Abschnürung des vordersten Endes des Darmkanales durch das aktive Herabwachsen des Infundibulums.

Beim ersten Auftreten der Kopffalte, durch welche sich das Kopffende der Embryonalanlage vom Blastoderm abhebt, bei noch vollkommen flacher Medullarplatte, reicht das vordere, blinde Ende des Kopfdarmes bis in die vordere Spitze des Embryo, dem Ektoblast dicht anliegend. In diesem Stadium entsteht das erste Paar von Mesoblastsomiten (wahrscheinlich das drittletzte oder viertletzte Kopfsomit) und nach vorn von diesem Somitenpaar setzt sich das Mesoblast jederseits fort in Gestalt einer seitlichen Platte, deren medialer Rand kontinuierlich mit der dorsalen Wandung des Darmes zusammenhängt. Später tritt in der Platte ein Cölomspalt auf und noch später wird dieser durch unvollständige Einschnürungen seiner dorsalen Wand in die oben aufgeführten Somite der Mandibular- und Hyoidregion unvollständig getrennt.

Der Zusammenhang der Mesoblastplatte mit der dorsalen Darmwandung löst sich, von hinten nach vorn fortschreitend, allmählich ab. So kommt es, dass der Cölomspalt, bezw. die einzelnen Somitenhöhlen niemals in offener Kommunikation mit dem Darmlumen stehen, mit einziger Ausnahme des vorderen Mandibularsomites, worauf weiter unten zurückzukommen sein wird. Diese Mesoblast-Platte reicht aber nur bis über den Mandibularbogen und endet hier mit dem vorderen Mandibularsomit (dem II. Somite van Wyhe's, dem dritten nach J. Platt). Was weiter vorwärts noch an Mesoblast sich findet, geht nicht aus diesen Mesoblastplatten hervor, sondern wuchert direkt aus einer breiten Zellmasse, zu welcher die dorsale Wand des Kopfdarmes anschwillt.

Diese Zellmasse muss als indifferente Entoblastmasse aufgefasst werden, in welcher die Mesoblast- und die Chordaanlage noch mit enthalten sind. Denn nur bis in die Gegend zwischen die vorderen Mandibularsomite setzt sich der Abschnürungsprozess der Chorda von der dorsalen Darmwand fort.

Schon bevor sich die Ränder der Gehirnplatte zum Schlusse aufwärts biegen, senkt sich der Boden derselben in einer queren Furche ein, mitten über der indifferenten Entoblastmasse. Und indem diese Einsenkung des Hirnbodens, welche nichts anderes ist als die Bildung des Infundibulums, immer tiefer herabdrängt, komprimiert sie den Darm und schneidet die ganze Entoblastmasse in zwei Stücke auseinander, ein vorderes, welches vor, und ein hinteres, welches hinter das Infundibulum zu liegen kommt. Beide Stücke wuchern seitlich. Das vordere Stück erhält rechts und links eine Höhle und stellt nun die von J. Platt entdeckten „anterior cavities“ dar, ein vorderstes, präinfundibuläres

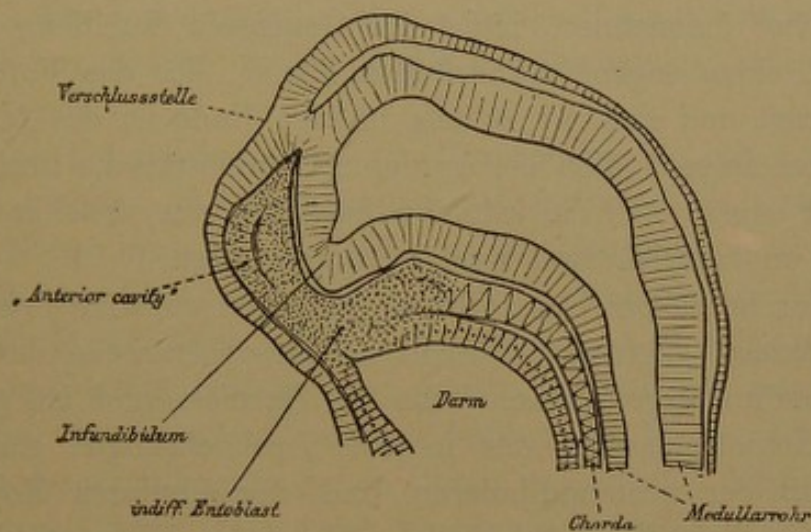


Fig. 9.

Medianschnitt des Kopfes eines Acanthiasembryos nach Julia Platt. Zeigt die Abschnürung eines präinfundibulären Teiles des Entoblasts.

dibuläres Somitenpaar. Das hintere Stück bekommt ebenfalls seitliche Höhlen, diese fließen aber median zusammen, und werden so zu den prämandibularen Kopfhöhlen Balfour's oder I. Somiten van Wyhe's mit ihrem medianen Verbindungsstück.

Diese letztere Bildung, das mediane Verbindungsstück, welches seit seiner Entdeckung durch Balfour für alle Untersucher gleich rätselhaft blieb, erhält nun auch einiges Licht durch die oben bereits erwähnte Beobachtung von J. Platt, dass die Höhle des vorderen Mandibular-Somites vorübergehend in offener Kommunikation mit dem Darmlumen steht. Diese Beobachtung deutet die Untersucherin im Anschluss an Befunde von Karl Kupffer 1890 bei Embryonen von *Petromyzon Planeri*.

In diesen holoblastischen, aber sehr dotterreichen Eiern hatte

Kupffer die wichtige Beobachtung gemacht, dass die Bildungsweise des Mesoblast's sich in der Kopfreion anders vollzieht, als im Rumpf.

Im Kopf, wo der Darm einen von Dotterzellen freien, epithelialen Schlauch darstellt, bildet er als echter Urdarm Mesoblastausstülpungen, wie im Rumpf bei *Amphioxus*. Beim Übergang in die Rumpfregion dagegen, wo der Darm eine dicke, aus Dotterzellen geschichtete Wand erhält, geht die offene Mesoblastfalte des Kopfdarmes allmählich unter Wandverdickung und Abnahme des Hohlraumes in den massiven Mesoblastwulst des Rumpfes über.

Ganz besondere Verhältnisse hatte Kupffer am vorderen Abschnitt des Kopfdarmes gefunden. Dieser Abschnitt, von Kupffer als „vordere Entodermtasche“ bezeichnet, bildet im Gegensatz zu dem geräumigen Kiemendarm, einen engen cylindrischen Kanal, der das Vorderende der Chorda überragt und sich mit seinem blinden Ende an das Infundibulum des Hirnrohres anlegt. Von der vorderen Entoblasttasche nun stülpt sich jederseits mit engem Stiel ein seitliches Säckchen aus, welches sich dorsalwärts erhebt und seitlich zwei Ausbuchtungen zeigt.

Kupffer betrachtet das seitliche Säckchen (wie ich brieflicher Mitteilung entnehme), gegenwärtig nicht als Mesoblasttasche des Urdarmes, sondern als rudimentäre Kiementasche des Darmes, und ist geneigt, auf Grund der Homologisierung des in zwei Ausbuchtungen sich teilenden Säckchens mit der prämandibularen und mandibularen Kopfhöhle der Selachier, auch diese Kopfhöhlen als rudimentäre Kiementaschen zu betrachten. Diese Auffassung würde, wenn näher begründet und ausgeführt, weittragende Konsequenzen haben. Da sie jedoch noch nicht veröffentlicht ist, so kann sie für diesen Bericht ebensowenig in Betracht kommen, wie für die Überlegungen von J. Platt. Diese Forscherin war daher vollständig berechtigt, den von ihr bei *Acanthias* aufgefundenen, vorübergehenden Zusammenhang zwischen Mandibularhöhle und Darm lumen zu vergleichen dem seitlichen Entoblastsäckchen am Vorderdarm bei *Petromyzon*. Und auf Grund der allgemeinen Darstellung, welche Kupffer von der Mesoblastbildung im Kopf des Neunauges giebt, konnte sie ihrem Befunde die Deutung geben, dass bei *Acanthias* die Mesoblastbildung im Bereich des vorderen Mandibularsomites noch einen Rest der primitiven, von *Amphioxus* bekannten, Entoblastausstülpung darstelle, während diese im übrigen durch abgekürzte Entwicklung verwischt sei.

Bedenkt man nun weiter, dass der mediane Teil der zur Prämandibularhöhle werdenden Zellmasse, wie aus der obigen Darstellung hervorgeht, die nicht gesonderten Bestandteile der dorsalen Urdarmwandung ent-

hält, nämlich Chorda, Mesoblastanlage und Darmwand, so ergibt sich aus der Darstellung von J. Platt die weitere, von ihr nicht gezogene Konsequenz, dass das rätselhafte, mediane Verbindungsstück der Prämandibularhöhle oder des I. van Wyhe'schen Somites nichts anderes ist, als ein abgeschnürtes Stück des Urdarmes. Dasselbe liegt demnach weder ventral, wie M. Marshall gemeint, noch dorsal, wie Dohrn geschlossen, sondern es liegt axial, d. h. vor dem Vorderrande der Chorda und des Vorderdarmes, wie van Wyhe ganz richtig angegeben hatte. Streng genommen, könnte es übrigens immer noch eher ventral, als dorsal genannt werden, wenigstens was sein Lumen und seine untere Wand anlangt. Denn das Äquivalent der Chorda, welche als Achsenfaden dorsale und ventrale Gebilde scheidet, ist selbstverständlich nur in der oberen Wand des medianen Verbindungsstückes zu suchen.

Alle die zuletzt besprochenen Untersuchungen über die vorderen Kopfsomite bezogen sich auf niedere Wirbeltiere, in erster Linie auf Selachier. Neuerdings ist nun auch in der Beurteilung der entsprechenden Verhältnisse bei Amnioten etwas mehr Sicherheit gebracht worden durch C. K. Hoffmann 1886 und 1888, und Albert Oppel 1890. Zwar war das Vorhandensein einer sehr umfangreichen prämandibularen Kopfhöhle bei den Reptilien, und von Spuren des II. und III. Kopfsomites in beiden Sauropsidenklassen schon durch van Wyhe 1883, C. K. Hoffmann 1886 und 1888, Orr 1887, Ostroumoff 1888 bekannt, aber die genauere Lokalisation und Kennzeichnung dieser Gebilde, sowie die Verfolgung ihrer Umgestaltungen, ist durch Oppel gefördert worden. Durch Untersuchungen an *Anguis fragilis* hat er gezeigt, dass die bekannte umfangreiche Kopfhöhle durch blasenartige Anschwellung hervorgeht aus einem im Mesenchym eingebetteten kleinen Epithelbläschen, welches nach Bau, Besitz einer kleinen Höhle, und Lage sich ganz wie ein rudimentäres Mesoblastsomit ausnimmt. Ganz ähnliche Epithelbläschen findet Oppel weiter hinten an den Stellen, an welchen die Homologa des II. und III. van Wyhe'schen Somites zu erwarten sein würden, und das hintere derselben konnte er auch als denjenigen Zellenkomplex feststellen, von dem aus sich später der Rectus externus bildet. Aber, wie Oppel hervorhebt, ist es nur der primitive Bau und die topographische Lage dieser Gebilde, welche dazu drängen, sie als Kopfsomite zu deuten, denn die Wege, welche zur Bildung von Muskeln aus diesen Somiten führen, sind ganz eigenartige und haben mit dem Prozess der Muskelbildung aus Rumpfsomiten gar nichts gemein.

Kopfnerven.

Nächst dem Kopfmesoblast sind es vorzugsweise die Kopfnerven gewesen, auf welche sich die Untersuchung zur Erforschung des Kopfproblems gerichtet hat. Und das ist begreiflich. Zwar ist, wie oben schon berührt, die metamere Anordnung der peripheren Nerven wahrscheinlich keine primäre, sondern stellt sich in Anpassung an die Gliederung der von ihnen versorgten Organsysteme her. Aber gleichwohl legen die mannigfachen Übereinstimmungen, die die Kopfnerven und die Rumpfnerven darbieten, die Frage nahe, ob beide Kategorien nicht Modifikationen ursprünglich identischer segmentaler Nerven seien. Und je nachdem diese Frage entschieden wird, enthielte ihre Beantwortung zugleich eine Entscheidung darüber, ob Kopf und Rumpf modifizierte Abschnitte eines ursprünglich in seiner ganzen Länge übereinstimmend organisierten und gegliederten Körpers darstellen.

Diese Frage, die man kurz als die spinale Hypothese der Kopfnerven bezeichnen kann, bildet demnach heute eine brennende Tagesfrage.

Vor dem Beginn des letzten Jahrzehnts, d. h. ehe die Frage zu einem Problem der ontogenetischen Forschung geworden war, galt sie auf Grund der vergleichend-anatomischen Beweisführung als entschieden; man hielt die ursprüngliche Identität beider Nervengattungen für feststehend.

Francis Balfour war wohl der erste, dem durch seine embryologischen Erfahrungen über den dorsalen Ursprung der gemischten Hirnnerven die Unsicherheit jener Anschauungsweise fühlbar wurde. Er half sich durch eine Hypothese über die Zweifel hinweg. Er nahm an, dass zwar die Kopfnerven keine umgewandelten Spinalnerven, wie auch die Spinalnerven keine umgewandelten Kopfnerven seien, dass aber beide unabhängig voneinander aus einer gemeinsamen Grundform segmentaler Nerven sich entwickelt hätten, welche nur dorsale, aber gemischte dorsale Wurzeln gehabt.

Eine andere Hypothese zum gleichen Zweck stellte van Wyhe auf. Er war durch seine oben ausführlich besprochenen Untersuchungen über das Kopfmesoblast zu der Anschauung gelangt, dass die motorischen Fasern der dorsalen Kopfnerven nur solche Muskeln innervieren, die aus den Seitenplatten sich bilden. Die aus den Somiten entstehenden Muskeln sah er von Nerven versorgt, welche seiner Auffassung nach einfache ventrale Wurzeln darstellen, von den drei Augenmuskelnerven und vom Hypoglossus. Da nun die gesamte willkürliche Rumpfmuskulatur sich aus den Somiten entwickelt, die Giltigkeit des Bell'schen Lehrsatzes aber nur für diese Muskulatur erwiesen sei, so nimmt van Wyhe an, dass dieser Lehrsatz für die Seitenplatten-Muskulatur des Rumpfes (Darmmuskulatur) nicht gelte, dass vielmehr die dorsalen Wurzeln der Spinalnerven ebenso

gemischter Natur seien wie diejenigen der Kopfnerven. Da van Wyhe ausserdem auch das Getrenntbleiben der dorsalen und der ventralen Wurzeln im Kopf verständlich zu machen suchte durch den Hinweis darauf, dass diese Wurzeln auch im Rumpf getrennt angelegt werden und sich erst später zu einem einheitlichen Nerven verbinden, so schien durch van Wyhe's Arbeit, wie die Segmenttheorie für das gesamte Kopfmesoblast, so für die Kopfnerven die spinale Hypothese neu und fest begründet. Indem van Wyhe ventrale und dorsale Elemente metamer zusammenordnete, vermochte er den einzelnen Kopfmeteren kombinierte Nerven zuzuteilen; vorne kamen die Augenmuskelnerven als ventrale, Trigeminus und Facialis als dorsale Elemente zusammen, hinten die Bestandteile des Hypoglossus als ventrale, Glossophar. und Vagus als zugehörige dorsale Wurzeln.

Nun war aber die Frage für den hinteren Teil des Kopfes inzwischen in ein neues Stadium getreten durch den von Aug. Froriep 1882 gelieferten Nachweis rudimentärer Spinalganglien im Hypoglossusbezirk.

In dem hinteren, postauditiven Abschnitt des Kopfes, in welchem sich die oben beschriebenen hinteren Kopfsomite finden, entstehen diesen entsprechend in jedem Metamer nebeneinander: eine ventrale Spinalnervenzurzel, eine gemischte Kopfnervenzurzel und eine dorsale Spinalnervenzurzel. Diese dorsalen Spinalnervenzurzeln besitzen, wie alle dorsalen Spinalnerven, je ein Ganglion, und indem sie sich mit metameren Gruppen der ventralen, den Hypoglossus darstellenden Wurzelfäden vereinigen, kennzeichnen sie diesen XII. Hirnnerven als einen Nervenkomplex, entstanden durch Verschmelzung mehrerer echter Spinalnerven. Indem dann weiter diese Hypoglossusganglien im Lauf der Ontogenese sich zurückbilden, dabei aber nicht mit der neben ihnen liegenden und zum Vagus werdenden gemischten Kopfnervenzurzel verschmelzen, so ist in diesem Nachweis der unzweideutige Beweis gegeben, dass dorsale Spinalnerven und gemischte Kopfnerven zwei genetisch verschiedene Dinge sind. Denn wenn sie genetisch identisch wären, d. h. wenn aus derselben Zellengruppe eines Metamers, aus welcher im Rumpf ein Spinalganglion wird, im Kopf ein metamerer Abschnitt eines Kopfnervenganglions würde, dann wäre es doch unmöglich, dass in ein und demselben Metamer beides nebeneinander entstünde, wie es in den Occipitalmetameren thatsächlich der Fall ist.

Dazu kamen noch andere tiefgreifende Unterschiede der beiden Nervengattungen, welche teilweise von van Wyhe selbst aufgedeckt, von ihm aber nicht in diesem Sinne gewürdigt worden waren.

So die Differenz in der Lagebeziehung zum Mesoblast. Während nämlich ein dorsaler Spinalnerv bekanntlich zwischen Medullarrohr und Somit, also medial vom Somit herab verläuft, greift ein dorsaler Kopfnerv, da wo neben ihm das Somit zur Entwicklung gelangt, über den dorsalen Rand des Somites hinweg und verläuft zwischen dem Somit und der Epidermis herab, also lateral vom Somit.

Und weiter eine Thatsache, zu deren Geltendmachung die Forscher, trotz augenscheinlicher Befunde, sich nur langsam und zögernd entschlossen haben: die Thatsache, dass zur Entwicklung der dorsalen Kopfnerven das Bildungsmaterial gewissermassen in zwei Schüben vom Ektoblaste sich trennt, d. h. dass die gleich den Spinalganglien vom Medullarrohr her entstandenen Ganglien der Kopfnerven sekundär an die Epidermis treten und bei ihr gewissermassen „nachträglich noch eine Anleihe von Bildungsmaterial erheben“.

Durch sich folgende, aber von einander unabhängige Beobachtungen von Alexander Götte 1875 an Amphibienembryonen, C. Semper 1875 an Plagiostomen, van Wyhe 1882 ebenfalls an Selachierembryonen, A. Froriep 1885 an Säugetierembryonen, Baldwin Spencer 1885 an Amphibien, John Beard 1885 an Selachier- und Vogelembryonen, ist diese Erscheinung zwar nach und nach ausser Zweifel gesetzt worden. Ihre Beurteilung aber ist auch heute noch eine sehr verschiedene, und daher bildet ihre genauere Erforschung und die Diskussion ihrer Bedeutung eine der wichtigsten Tagesfragen in der Entwicklungsgeschichte der Kopfnerven, ja der peripherischen Nerven überhaupt.

Denn es würde in der That eine fundamentale Veränderung unserer Anschauungen sein, wenn wir uns überzeugen müssten, dass mit dem Schluss des Medullarrohrs die Sonderung des Nervenkeimes vom Ektoblast nicht vollzogen ist, sondern dass für eine lange Periode der embryonalen Entwicklung das gesamte Ektoblast die Fähigkeit bewahrt, als Nervenkeim zu fungieren.

Diese Anschauungsweise lief der herrschenden Doktrin so scharf entgegen, dass Froriep, als er vor nun acht Jahren den morphologischen Wert der entdeckten Epidermverbindungen der Kopfnerven zum ersten Mal kritisch erörterte, vor ihr zurückschreckte. Er entschloss sich lieber zu einer sehr gewagten phylogenetischen Hypothese und nahm an, dass an den betreffenden Kontaktstellen, welche regelmässig je an dem dorsalen Rand einer jeden Kiemenspalte gelegen sind, bei verschollenen Vorfahrenformen Sinnesorgane existiert haben möchten, welche, phylogenetisch verloren gegangen, jetzt nur noch ontogenetisch durch jene rudimentären „Sinnesorgane der Kiemenspalten“ angedeutet würden. Und ebenso ging

es Beard, welcher später als Froriep, aber unabhängig von ihm zu der gleichen Auffassung gelangte.

Diese muss nun nach den neuesten Erfahrungen heute wesentlich modifiziert werden. Zwar bleibt die Überlegung, durch welche Froriep und ebenso Beard zu ihren Hypothesen geführt wurden, auch heute zu recht bestehen: die Überlegung nämlich, dass Ektoblastbezirke, welche sekundär mit Nerven in Verbindung treten, Sinnesepithelbezirke sind. Aber, wie die Dinge heute liegen, hat es den Anschein, als ob das gesamte Ektoblast ein einziger grosser Sinnesepithelbezirk wäre, auch noch nach der Abschnürung des Medullarrohrs.

Es sind in erster Linie die Untersuchungen von C. von Kupffer über die Entwicklung von *Petromyzon Planeri*, welche diese veränderte Situation herbeigeführt haben. Dieselben sind zwar bereits 1888 und 1890 teilweise mitgeteilt worden, haben ihre endgiltige Veröffentlichung aber erst im letzten Jahre durch Kupffer's Referat auf der Münchener Anatomenversammlung erhalten.

Die Entwicklung des peripheren Nervensystems der niedersten Kriechthiere enthüllt eine noch kompliziertere Genese der Kopfnerven, als schon nach den Erfahrungen an höheren Formen zu erwarten war. Und dadurch, dass hier während der in Betracht kommenden Entwicklungsperiode im Kopfbezirk das Mesenchym noch ganz fehlt, ist es Kupffer möglich geworden, die Nervenanlagen verschiedener Herkunft scharf auseinander zu halten und eine Analyse der Kopfnerven zu liefern, durch welche das oben unter der Bezeichnung der spinalen Hypothese der Kopfnerven präzisierte Problem eine vorläufig befriedigende Lösung findet.

Nach Kupffer sind nämlich die beiden, oben unterschiedenen und in einen gewissen Gegensatz gebrachten Bestandteile, nämlich die „dorsale Spinalnervenzwurzel“ und die „gemischte Kopfnervenzwurzel“, bei *Petromyzon* nicht nur nicht identisch, sondern vielmehr nebeneinander vorhanden als koordinierte Bestandteile eines typischen Kopfnerven. Kupffer nennt den ersteren Bestandteil das spinale System, den letzteren das branchiale System.

Das spinale System ist dem Kopfe und dem Rumpfe gemeinsam, das branchiale System tritt ausschliesslich am Kopfe hinzu.

Die Entwicklung eines dorsalen Kopfnerven von *Petromyzon*, wie sie sich am reinsten darstellt in der mittleren Kopfregion, d. h. in dem Gebiet zwischen hinterem Rand der Augenblase und Gegend des Vagusganglions, lässt folgende Züge erkennen.

Bei der Abschnürung des Zentralorgans vom Ektoblast entsteht zunächst ein auf dem Querschnitt dreilappiger Medullarstrang. Die mittlere Leiste desselben, die auf die Chorda dorsalis aufstösst, wird zum eigentlichen Medullarrohr, die beiden seitlichen Leisten¹⁾ vereinigen sich zu einer dem Medullarrohr aufliegenden „dorsalen Hirnplatte“, deren lateral- und abwärts vorwachsende Ränder nichts anderes darstellen, als die bekannte Nerven- oder Ganglienleiste der Autoren. Kupffer nennt dieselbe „Wurzel-leiste“, weil er sich überzeugt hat, dass sie bei *Petromyzon* ihren Zusammenhang mit dem Zentralorgan niemals aufgibt, sondern kontinuierlich in die bleibende dorsale Wurzel sich umgestaltet.

Aus dem Rande dieser Leiste wachsen die Nervenanlagen herab, aber nicht als zusammenhängende Masse, sondern nur an drei Stellen, einer vorderen, mittleren und hinteren, entsprechend dem späteren Trigemini, dem Facialis, dem Vagus.

An diesen drei Stellen stösst die Wurzel-leiste bei ihrem Wachstum auf die dorsale Mesoblastkante auf, verbindet sich mit ihr und teilt sich ausserdem in zwei Nerven, von denen der eine, der spinale, zwischen Medullarrohr und Mesoblast, der andere, der branchiale, zwischen Mesoblast und Epidermis ventralwärts weiter wächst. Der mit der Mesoblastkante sich verbindende Teil ist dem spinalen System zuzurechnen; er soll vorläufig unberücksichtigt bleiben.

Der spinale Nerv, zwischen Medullarrohr und Mesoblast, verlängert sich bis neben die Chorda, umgeht diese und gelangt bis zur Aussenseite der Aorta, wo er vorläufig endet. Er enthält die noch ungesonderten Anlagen des Spinalganglions und des sympath. Ganglions.

Der branchiale Nerv, zwischen Mesoblast und Epidermis, schwillt an und bildet eine Ganglienanlage, welche Kupffer „mediales Ganglion“ nennt (neurales Ganglion, Beard). Diesem gegenüber, in demjenigen Niveau, welches durch die Lage der Gehörgrube markiert wird, ist um diese Zeit bereits eine Verdickung der Epidermis vorhanden. An dieselbe tritt das mediale Ganglion heran, sie schnürt sich von der Epidermis ab, wird dadurch zum „lateralen Ganglion“, und beide

¹⁾ Diese Leiste ist identisch mit dem Zwischenstrang von His. Dass noch immer über die Existenz oder Nichtexistenz dieses Stranges gestritten wird, erklärt sich daraus, dass er nicht bei allen Formen in die Erscheinung tritt. Die Ganglienleiste bildet sich aus dem Rand der Medullarplatte. Eilt sie in ihrer Entwicklung dem Schluss des Medullarrohres voraus, wie beim Hühnchen, so entsteht ein Zwischenstrang, bleibt sie dagegen zurück, so wuchert sie aus der dorsalen Nahtlinie des Medullarrohres hervor, wie bei Selachierembryonen. Vergl. M. v. Lenhossék, Die Entwicklung der Ganglienanlagen etc. Arch. f. Anat. u. Entwickl., 1891. S. 1.

Ganglien verschmelzen miteinander zu einer grossen Masse, welche Kupffer „Hauptganglion“ nennt.

Damit ist der Prozess aber nicht abgeschlossen, es kommt noch ein drittes Element hinzu.

Noch ehe die Hauptganglien vollständig von der Epidermis abgelöst sind, entstehen in einer weiter ventralwärts gelegenen Längslinie, nämlich je hart über jeder Kiementasche, isolierte Epidermisverdickungen. Der branchiale Nerv, der an der Medialfläche des Hauptganglions

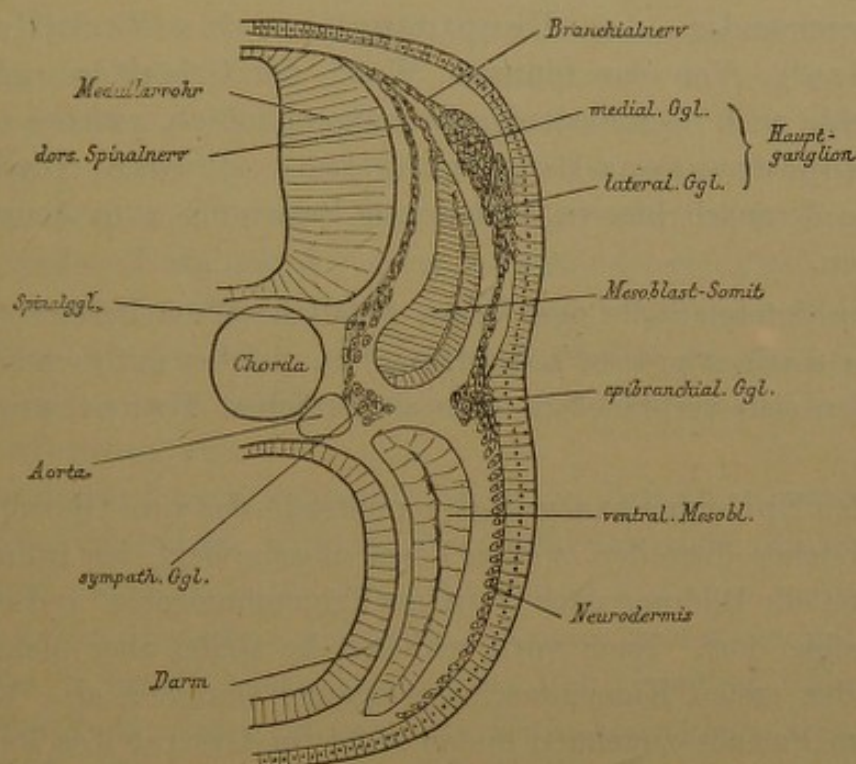


Fig. 10.

Querschnitt des Kopfes von Ammocoetes, schematisiert nach Kupffer.

weiter gewachsen ist, gelangt, nachdem er aus letzterem noch Zuwachs wahrscheinlich epidermoidaler („lateraler“) Herkunft bezogen hat, bald in das Niveau dieser unteren Epidermisverdickungen. Nun schnürt sich diese ebenfalls von der Epidermis ab und indem sie sich mit dem branchialen Nerven verbindet, stellt sie das dritte Konstituens der Ganglienanlagen dar, das „epibranchiale Ganglion“. Zuerst in der Umgebung des epibranchialen Ganglions und dann von hier aus sich über die ganze Ventralseite des Kopfes ausbreitend, sondert sich eine tiefe Schicht der Epidermis, welche Kupffer „Neurodermis“ nennt, weil sie sich später an der Bildung der peripheren Äste des branchialen Nerven beteiligt.

So der typische Entwicklungsgang eines beliebigen dorsalen Kopfnerven bei *Petromyzon*. Im Einzelnen gestalten sich die Verhältnisse ein wenig verschieden in den verschiedenen Gegenden.

Aus der vorderen, dem späteren Trigeminus entsprechenden Stelle sondern sich nach und nach zwei komplette Hauptganglien, die metamer hintereinander liegen: das erste (Ggl. ophthalmicum) und das zweite Hauptganglion des Trigeminus erscheinen bei *Petromyzon* als selbstständige, homodyname Ganglien.

An der mittleren Stelle sondern sich, ebenfalls als homodyname Anlagen hintereinander: das Hauptganglion des Facialis und die Gehörblase¹⁾. Von der hinteren Wand der Gehörblase schnürt sich aber weiterhin auch noch dasjenige Lateralganglion ab, welches zur Bildung des Glossopharyngeus-Hauptganglions mitwirkt. Dieser letztere Nerv würde demnach hier in sehr enger Beziehung zum Acustico-facialis sich befinden.

An der hinteren Stelle, dem Vagus-Anteil der Wurzelleiste entsprechend, entsteht ein einziges grosses Lateralganglion, welches mit dem entsprechenden medialen sich verbindet zu dem einheitlichen Hauptganglion des Vagus.

Von den Epibranchialganglien entsteht das zum Glossopharyngeus gehörige, welches über der zweiten Kiementasche liegt, am frühesten. Von hier schreitet die Bildung nach vorn ins Trigeminusgebiet und nach hinten ins Vagusgebiet fort. Nach vorn schliesst die Reihe aber nicht etwa mit dem über der ersten Kiementasche gelegenen Ganglion ab. Vor diesem, welches dem Facialis zugehört, finden sich, im Gebiet des Trigeminus noch vier Epibranchialganglien. Das hinterste von diesen viere liegt über der Mundeinstülpung. An dieses reihen sich die drei übrigen eng zusammengedrängt in einer nach oben konvexen, bogenförmigen Linie, welche mit ihrem vorderen Ende an den Hinterrand der Linsengrube anstösst, derart, dass diese als das vorderste Glied der Kette erscheint. Das Vorhandensein dieser vier Epibranchialganglien im Bereiche des Trigeminus deutet auf vordere abortierte Kiementaschen hin. Die Lagebeziehung der Linse zu der Kette der Ganglien wirft ein neues Licht auf die Phylogenie des Auges. „Wie das Gehörorgan der Reihe der

¹⁾ Hierin findet die auf Beobachtungen am Hühnchen gegründete Annahme von His eine gewisse Bestätigung, dass die Gehörgrube, ebenso wie auch die Riechgrube, aus einem Abschnitt der Ganglienanlage hervorgehe. Doch ist dabei nicht zu übersehen, dass es sich bei His um die Ganglienleiste, d. h. Kupffer's mediales Ganglion handelt, bei Kupffer dagegen um sein laterales Ganglion.

Hauptganglien zuzuweisen ist, so scheint das Auge der epibranchialen Reihe anzugehören.“

Während bei der ersten Anlage der spinale Arm des dorsalen Kopfnerven annähernd ebenso mächtig erschien, wie der branchiale, so hält derselbe in der weiteren Ausbildung nicht Schritt mit dem branchialen System, erfährt vielmehr beträchtliche Reduktionen. Zunächst schwindet der an die dorsale Mesoblastkante tretende Ast, da sich die zwischen Ohr und Auge vorhanden gewesenen Somite frühzeitig in Mesenchym auflösen. Der anderen, zwischen Medullarrohr und Mesoblast herabverlaufenden eigentlichen spinalen Nerven sind drei Paar nachweisbar. Der vorderste derselben liegt in derselben Querebene, in welcher auch der vorderste ventrale Spinalnerv gefunden wird, d. i. der einzige ventrale Spinalnerv, welchen Kupffer im Kopfbezirk hat nachweisen können. Ventraler und dorsaler Nerv vereinigen sich nicht, sie sind durch das blinde vordere Endstück der Aorta voneinander getrennt. Der ventrale Nerv tritt zwischen Aorta und Chorda dorsalis vom Boden des Mittelhirns herab zu dem queren Verbindungsstück, welches die beiden seitlichen Endodermssäcke miteinander verbindet. Kupffer hält diesen Nerven für den Oculomotorius.

Der vorderste dorsale Spinalnerv liegt im Bereich des ersten Hauptganglions des Trigeminus. Ein zweites Spinalganglion mit zugehörigem sympathischen Ganglion trifft Kupffer medialwärts vom zweiten Hauptganglion desselben Gebietes, in einer Querebene mit der Austrittsstelle des N. mandibularis aus diesem Hauptganglion. Ein drittes Spinalganglion findet sich zwischen dem Hauptganglion des Facialis und der Chorda. Und damit ist die Reihe aus. Denn denjenigen dorsalen Spinalnerven, welcher im Bereich des ersten postauditiven Somites liegt, d. h. des vordersten Somites, in dem sich ein Myotom entwickelt, zählt Kupffer nicht mehr zu den Kopfnerven, weil demselben das branchiale Element fehlt. Übrigens geht dieser Nerv, ebenso wie das Somit, zu dem er gehört, möglicherweise zu grunde. Denn die Seitenmuskeln des Kopfes gehen vom zweiten Somite aus, dicht hinter dem ersten Branchialnerven des Vagus. Hier, im zweiten postauditiven Somite beginnt die regelmässige Reihe der Spinalganglien und Spinalnerven des Rumpfes, dorsalwärts über der vierten Kiementasche.

Vergleicht man mit dieser Schilderung der Kopfnervenbildung bei *Petromyzon*, die oben erwähnten Arbeiten von van Wyhe, Froriep, Spencer, Beard, so zeigt sich, dass diese Beobachter bei ihren Untersuchungen an Selachiern, Säugetieren, Amphibien, Selachiern und Vögeln, zweifellos bei allen diesen Formen diejenigen Epidermisverbindungen

der Kopfnerven gesehen haben, welche Kupffer als „epibranchiale Ganglien“ bezeichnet. Möglicherweise haben Spencer und Beard neben diesen, und ohne sie von diesen zu unterscheiden, auch die für die Hauptganglien bestimmten Epidermisverdickungen vor sich gehabt; ihre Angaben lauten jedoch zu unbestimmt, um es entscheiden zu können.

Dagegen hat Kupffer selbst, im Anschluss an seine Petromyzonarbeit auch Vogelembrionen untersucht und hier Verhältnisse vorgefunden, welche im wesentlichen mit den Vorgängen bei Cyklostomen übereinstimmen. Es besteht also begründete Hoffnung, dass Kupffer in diesen letzteren Entwicklungsprozesse kennen gelehrt hat, welche allgemeine Giltigkeit besitzen, und geeignet sind, die Beziehungen zwischen Kopfnerven und Rumpfnerven aufzuklären.

Freilich handelt es sich dabei im wesentlichen nur um die dorsalen Kopfnerven. Hinsichtlich der ventralen Elemente hat die Untersuchung von Petromyzon wenig allgemein verwertbares ergeben.

In dieser Beziehung sind unsere Anschauungen im Laufe der letzten Jahre von anderer Seite gefördert worden. Zunächst durch die Untersuchungen von Wilhelm His 1886—1891 an menschlichen Embryonen. Sodann durch die von verschiedenen Forschern erweiterte Kenntnis der Entwicklung der Selachier, in erster Linie die Arbeiten Anton Dohrn's 1888—1891.

His ist durch die überaus klaren Anschauungen, welche ihm die Befunde am Zentralorgan menschlicher Embryonen bezüglich der Histogenese der motorischen Nervenfasern beim Menschen gewährt hatten, in die Lage gekommen, auch die morphologischen Beziehungen der motorischen Nerven des Gehirns einer eingehenden Prüfung unterwerfen zu können. Um seine Ergebnisse zu würdigen, wird es wünschenswert sein, zuvor seine histogenetischen Erfahrungen kurz in Erinnerung zu bringen.

Beim menschlichen Embryo beginnt die Entwicklung der Nervenfasern während der vierten Embryonalwoche.

Alle Nervenfasern entstehen als Ausläufer von Zellen.

Die Zellen des Medullarrohrs entsenden nur einen Ausläufer, den Achsenzylinderfortsatz. Die Zellen der Ganglien (Spinalganglien und Kopfganglien) entsenden zwei Ausläufer, einen zentralen und einen peripheren; der zentrale wächst als Wurzelfaser in's Medullarrohr hinein, der periphere wächst nach der Peripherie hinaus.

Übrigens werden nicht alle Zellen zu Nervenzellen, sondern nur ein Teil, die anderen werden zu Stützzellen und bilden das Myelo- oder Neuro-

spongium. Die ersteren nennt His Neuroblasten, die letzteren Spongioblasten.

In der Wand des Medullarrohrs sondert sich eine epithelial bleibende Schicht (zunächst an der Medullarhöhle) von einer aufgelockerten Mantelschicht. Die erstere ist die Keimschicht für Bildung neuer Zellen; die letztere ist die Faserbildungsschicht.

Die faserbildenden Zellen (Neuroblasten) verhalten sich in der dorsalen Hälfte des Medullarrohrs anders als in der ventralen Hälfte.

Der Fortsatz einer in der dorsalen Hälfte gelegenen Zelle tritt nicht aus dem Medullarrohr heraus, sondern wächst innerhalb der Mantelschicht ventralwärts herab zwischen den Zellen der ventralen Hälfte hindurch, theils in die vordere Kommissur hinein, theils in die Längsrichtung umbiegend.

Der Fortsatz einer in der ventralen Hälfte gelegenen Zelle dagegen wächst aus der Wand des Medullarrohrs heraus und wird zu einer motorischen Wurzelfaser. Sämtliche motorischen Wurzelfasern sind demnach Ausläufer von Zellen, welche in der ventralen Hälfte des Medullarrohrs liegen.

All' dies gilt für den Kopfabschnitt des Medullarrohrs so gut wie für den Rumpfabschnitt. Zwischen beiden besteht nach His im Verhalten der motorischen Wurzelfasern nur der Unterschied, dass dieselben im Rumpf durch eine einzige Pforte, im Kopf dagegen durch zwei auseinander gerückte Pforten austreten. Diese Differenz beginnt bereits in der Mitte des Halsmarkes. Während im ganzen übrigen Rückenmark alle motorischen Zellen in einem einheitlichen ventralen Kern, dem Vorderhorn, vereinigt liegen und ihre Fasern zwischen Vorder- und Seitenstrang heraussenden, treten dieselben in der Halsgegend in zwei Gruppen auseinander. Die einen bleiben in der gleichen Lage als Vorderhorn zurück und entsenden auch ihre Fasern in der gleichen Richtung als ventrale Spinalnervenzurzel. Die anderen rücken weiter dorsalwärts, bilden das Seitenhorn und senden ihre Faser quer durch den Seitenstrang heraus als Wurzel des Accessorius.

Demnach ist für His das Vorderhorn mit der von ihm ausgehenden ventralen Wurzel im Halsmark, dem gleichnamigen Bestandteil im übrigen Rückenmark nicht gleichwertig, da dem ersteren der Seitenhornanteil fehlt.

Mit anderen Worten: Die Gesamtheit der ventralen Nervenzellen, welche im Rumpf zu einer einzigen Reihe von Kernen wird, dem Vorderhorn, differenziert sich im Kopf zu einer ventralen und einer seitlichen solchen Reihe, dem Vorderhorn und Seitenhorn, reicht aber in Gestalt dieser zwei Reihen, wenn

auch mehrfach unterbrochen, doch bis in das mittlere Gebiet der Gehirn-anlage. Motorische Fasern, welche aus Zellen der ventralen Reihe entspringen, können Vorderhornnerven genannt werden, solche, die aus der seitlichen Reihe stammen, Seitenhornnerven.

Die sorgfältigen Feststellungen von His lassen nun keinen Zweifel

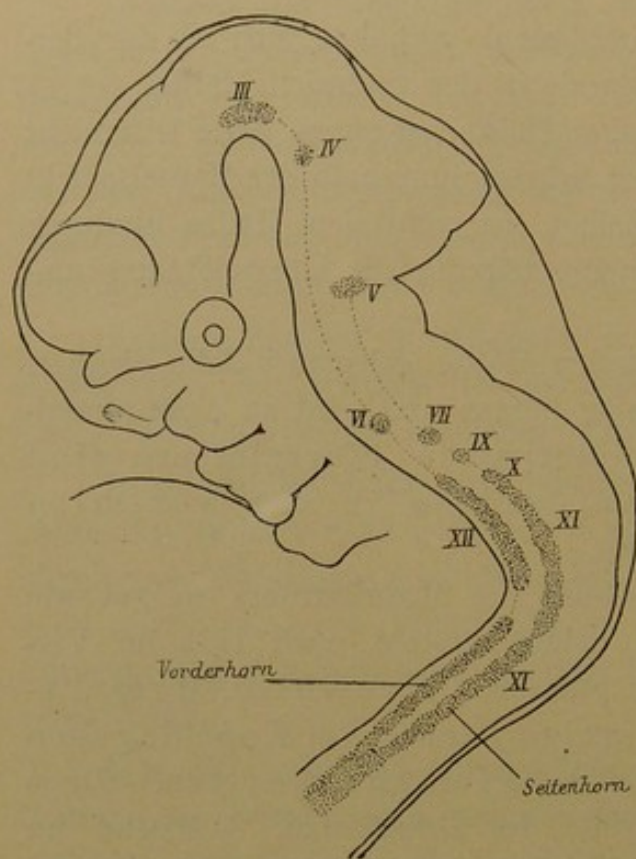


Fig. 11.

Kopf eines menschl. Embryo, Profilprojektion des Gehirnes mit den Kernen der motor. Kopfnerven, schematisiert nach His. Vorderhornnerven: III = Oculomotorius, IV = Trochlearis, VI = Abducens, XII = Hypoglossus. Seitenhornnerven: V = motor. Teil des Trigeminus, VII = Facialis, IX = Glossopharyngeus, X = Vagus, XI = Accessorius.

mehr darüber, dass, wie die ventralen Wurzeln des Hypoglossus, ebenso auch die Augenmuskelnerven, Abducens, Trochlearis, Oculomotorius sich wenigstens durch die Lage ihrer Kerne im embryonalen Gehirn als echte Vorderhornnerven charakterisieren. Der Abducenskern findet sich in der genauen Verlängerungslinie der Hypoglossuskern, die Trochlearis- und Oculomotoriuskerne liegen zwar weit nach vorn abgedrängt, aber doch auch in einem Bezirk der Medullarrohrwandung, welcher dem Bildungsbezirk jener durchaus homolog scheint.

Wenig dorsal- und seitwärts von dieser Vorderhornreihe liegen die Kerne der Seitenhornnerven. Bei menschlichen Embryonen entfällt ein sehr langer Abschnitt dieser letzteren Reihe für die Wurzeln des Accessorius.

Ohne bestimmte Grenze schliessen sich dem Accessorius

die motorischen Vagusbündel an und einige schwache Bündel treten in den Glossopharyngeusstamm. In der Verlängerung dieser seitlichen Austrittslinie verlassen vor der Gehörblase die Facialisfasern und noch weiter nach vorn die motorischen Trigeminusfasern das Gehirn.

Dadurch, dass die an sich rein motorischen Seitenhornnerven bei ihrem Austritt aus dem Zentralorgan mit den an sich rein sensiblen dorsalen Kopfnerven verschmelzen, entstehen die gemischten Kopfnerven. Diese sind demnach, den Anschauungen von His entsprechend,

nicht als dorsale Nerven zu betrachten, sondern als Zwittergebilde, durch Vereinigung dorsaler und ventraler Elemente entstanden.

Ursprünglich finden sich in beiden Körperabschnitten, Rumpf und Kopf, nur zweierlei Nerven: medulläre, deren Fasern von Zellen des Medullarrohrs, ganglionäre, deren Fasern von Zellen der Ganglienleiste gebildet werden; die ersteren sind motorisch, die letzteren sind sensibel.

Alle medullären Nerven sind ventraler Natur. Dass im Kopf einige derselben dorsal austreten, ist eine sekundäre, durch Wachstumsverschiebungen bedingte Einrichtung.

Zwischen Kopfnerven und Rumpfnerven besteht primär kein Unterschied.

Vergleicht man mit dieser Formulierung der Vorstellungen, zu denen His durch die Untersuchung von Embryonen der höchsten Amniotenform gelangt ist, die Vorstellungen, die Anton Dohrn an Embryonen der niedersten Gnathostomen gewonnen, so kann man auf den ersten Blick glauben, die beiden Anschauungsweisen seien ganz unvereinbar. Das rührt aber nur daher, dass von den beiden Forschern das histogenetische Moment in den Vordergrund der Diskussion gestellt worden ist. Geht man über dieses hinweg, zur morphologischen Fragestellung, so finden sich nicht unwesentliche Berührungspunkte.

Histogenetische Fragen sind aber, der Natur der Sache nach, heikler Art, histogenetische Befunde in besonderem Maasse subjektiven Verschiedenheiten der Deutung zugänglich. Und überdies hat es den Anschein, als ob in dem Vorgang der Nervenfaserbildung auch objektiv gewisse Verschiedenheiten zwischen niederen und höheren Wirbeltieren bestünden, wenn auch die Vorstellungen, welche Dohrn aus dem Studium seiner Präparate gewonnen, sich wohl nicht in vollem Umfang werden aufrecht erhalten lassen.

Denn in schroffem Gegensatz zu dem Befunde bei menschlichen Embryonen, wo die Nervenfaser als Ausläufer weit hinauswächst von einer einzigen im Centralorgan liegen bleibenden Zelle, sieht Dohrn bei Selachierembryonen die Nervenfaser entstehen aus Strängen zahlreicher Zellen, welche aus der Wand des Medullarrohrs ausgewandert sind und sich kettenartig aneinander reihen. In dem Plasma einer jeden Zelle tritt ein hellglänzender feiner Faden auf; dieser Faden der einen Zelle verschmilzt mit einem gleichen Gebilde der nächst benachbarten Zelle; der Zelleib streckt sich in die Länge und bleibt an seinen Enden verlötet mit den Enden der nächst benachbarten Zellen; in der Mitte der Zelle liegt der

Zellkern, neben welchem der glänzende, in den Zelleib eingebettete Faden vorüberläuft. Damit sind nach Dohrn alle Bestandteile des definitiven Nerven gegeben: die Kerne sind die Schwann'schen Kerne, der glänzende Faden ist der Achsencylinder, das Plasma des Zelleibes ist der Mutterboden für Schwann'sche Scheide und Markscheide.

Ebenso geht nach Dohrn die Bildung der sensibeln Nervenfasern vor sich, nur in umgekehrter Wachstumsrichtung; d. h. es sind nicht centrale, sondern periphere Ektoblastzellen, welche z. B. bei der Bildung der Schleimkanalnerven aus der Epidermis in die Tiefe treten und zu einer centralwärts wachsenden Zellkette sich verbinden.

Die Ganglienzellen des Medullarrohrs sowohl wie der Ganglien haben nach Dohrn's Befunden gar keinen Anteil an der Bildung der Nervenfasern. Was man als Fortsatz der Ganglienzelle, z. B. in einem Spinalganglion, beschrieben habe, stehe mit der Ganglienzelle in keinem genetischen, sondern nur in Kontaktzusammenhang.

Vollkommener, so scheint es, könnte der Gegensatz zu den His'schen Befunden an menschlichen Embryonen nicht sein. Geht man aber über die histogenetischen Differenzen hinweg, so treten doch gewisse Übereinstimmungen bei Dohrn und His hervor, vor allem gerade in der Auffassung der motorischen Hirnnerven.

Auch Dohrn bei seinen Untersuchungen am Selachierkopf kann Vorderhornnerven und Seitenhornnerven scharf sondern und charakterisiert die drei Augenmuskelnerven als echte Vorderhornnerven, deren teilweise bizarren Austrittsverhältnisse allerdings vorläufig unbegreiflich bleiben. Im Hypoglossus sieht er einen Komplex von mehreren ventralen Spinalnerven, deren zugehörige dorsalen Ganglien, wie schon Ostroumoff 1889 nachgewiesen, auch bei Selachierembryonen ontogenetisch sich noch anlegen, aber sehr frühzeitig schwinden.

Die dorsalen Kopfnerven sind, für Dohrn ebenso wie für His, kombinierte Nerven, zusammengesetzt aus Seitenhornnerven und Gangliennerven, und zwar gilt dies für die drei Komplexe, in welche Dohrn sie sondert, in gleicher Weise: für Vagus-Glossopharyngeus, Facialis-Acusticus und Trigeminus-Ciliaris. Bei allen erscheinen als die frühesten Wurzelbildungen, welche an Kopfnerven überhaupt auftreten, die motorischen Fasern aus dem Seitenhorn. Diese Fasern nehmen von ihrer Ursprungsstätte ihren Verlauf durch die Seitenschichten des Nachhorns in geschwungenem Bogen dorsalwärts und treten aus an der Stelle, wo jene Ganglienkomplexe dem Medullarrohr anlagern. Bei ihrem Austritt nach oben gerichtet, biegen sie sogleich um und senken sich in die Ganglienplatten ein, an denen sie abwärts verlaufen, um sich zu den ihnen

zugehörigen Abschnitten des ventralen Kopfmesoblasts zu begeben, d. h. zu der späteren Kiemen- und Kiefer-Muskulatur.

In der Auffassung des gegenseitigen Verhaltens von Vorderhornnerven und Seitenhornnerven weicht Dohrn allerdings von His ab. His sieht die Elemente beider Nervenanlagen im Vorderhorn des Rumpfmakes vereinigt und nimmt an, dass dieselben beim Übergang in den Kopfabschnitt des Medullarrohrs auseinanderweichen und so die zwei gesonderten Arten von Nerven darstellen. Dohrn dagegen stellt die Hypothese auf, dass Vorderhornnerven und Seitenhornnerven ursprünglich ein und dasselbe seien, d. h. also, nicht nebeneinander bestehen, sondern sich entweder zu der einen oder zu der anderen Art von Nerven ausgebildet hätten.

Was Dohrn zu dieser Vermutung geführt hat, ist die Bemerkung, dass die beiden motorischen Systeme einigermassen zu alternieren scheinen: Hypoglossus, Vagus-Glossopharyngeus, Abducens, Facialis-Trigeminus, Trochlearis-Oculomotorius. Die Glieder dieser Kette stossen zwar nicht in scharfen Grenzen aneinander, sondern greifen mannigfach übereinander; doch kann man immerhin in der Prävalenz des einen oder des anderen Systems eine gewisse alternierende Ordnung erkennen. Und ferner findet Dohrn bei beiden Arten von Nerven die bemerkenswerte Übereinstimmung im Bau, dass sie sich aus einer grösseren Anzahl metamer sich folgender Wurzelbündel zusammensetzen.

Der Bezirk des Medullarrohrs, aus welchem die Ursprungsfasern des Abducens hervorsprossen, ist ein so beträchtlicher, dass er ausreichen würde, um drei bis vier Spinalnerven aus sich hervorgehen zu lassen. Der Oculomotorius entspringt gleichfalls mit einer von vier bis sieben schwankenden Zahl von Wurzelfasern, deren Ursprungsbezirk im Vorderhorn sich noch weiter ausdehnt, als der des Abducens. Da nun Dohrn gefunden hatte, dass das I. und III. Kopfsomit van Wyhe's keine einfachen Somite, sondern Somitkomplexe seien, hervorgegangen je aus der Verschmelzung dreier oder mehr echter Somite, so ergab sich ihm der Schluss von selbst, dass auch die jene Somite versorgenden Nerven keine einfachen Nerven, sondern Nervenkomplexe seien, entstanden durch Verschmelzung von drei oder mehr metameren Nerven, welche den motorischen Spinalnerven durchaus homodynam erachtet werden dürfen.

Und ähnliche Spuren einer metameren Zusammensetzung fand Dohrn auch an den Seitenhornnerven. Auch hier sind die Wurzelgebiete, d. h. die Seitenhornbezirke, aus denen die Fasern hervorgehen, beträchtlich länger als die Ganglienplatten, in welche sie eintreten. Während die mittleren Fasern eines solchen Nerven in derselben Querebene ent-

springen, in der sie austreten, konvergieren zu dieser Austrittsstelle hin, von vorn und von hinten her, Wurzelbündel aus weit entlegenen Ursprungsbezirken. Diese Wurzelbündel fasst Dohrn als metamere Komponenten und den aus ihnen zusammengesetzten Seitenhornnerven als einen Nervenkomplex auf. Er sieht sich zu dieser Auffassung um so mehr veranlasst, als er Anhaltspunkte gewonnen hat für die Annahme, dass auch die von jenen Nerven versorgten, je in einem Visceralbogen eingeschlossenen Abschnitte des ventralen Mesoblasts nicht einheitlich metamere Abschnitte sind, sondern Komplexe von mehreren solchen Abschnitten.

So laufen die Dohrn'schen Darlegungen von verschiedenen Seiten zu der gleichen Anschauung zusammen, dass die primäre Gliederung des Vertebratenkopfes eine sehr viel grössere Zahl von Metameren aufgewiesen haben müsse, als die früheren Befunde vermuten liessen.

Es wird zu den zunächst vorliegenden Aufgaben der kephalogenetischen Forschung gehören, diese Anschauung auf ihre Berechtigung zu prüfen, bez. die Zusammensetzung der primitiven Kopfglieder genauer festzustellen.

Denn es liegt nahe, mit Dohrn anzunehmen, dass alle Organsysteme des Kopfes an ihrem Aufbau teilgenommen haben. Nicht nur das Mesoblast mit seinen Somiten und primitiven Visceralbogenhöhlen, sondern auch der Kopfdarm und das Medullarrohr. In dem oben stehenden Verzeichnis ist die Literatur über die Metamerie dieser beiden Organsysteme zusammengestellt.

Am Darmkanal ist noch nichts gefunden von solchen primitiven Kiementaschen, die je den Interstitien der Dohrn'schen Somite entsprechen und sehr viel zahlreicher sein müssten, als die uns bekannten Kiemenspalten.

Am Medullarrohr dagegen sind Andeutungen segmentaler Gliederung bekannt geworden, und zwar sind es zweierlei Befunde, die hier in Betracht kommen und wohl zu unterscheiden sind.

Zunächst Faltungen und blasenförmige Auftreibungen der Gehirnanlage, welche in verhältnismässig später Embryonalzeit, nämlich erst in dem sogenannten Fünfbläschenstadium, vorübergehend auftreten und besonders am Nachhirn seit langer Zeit und von zahlreichen Beobachtern gesehen worden sind.

Und sodann eine Gliederung der Medullarplatte in gleich lange, durch querverlaufende Furchen von einander getrennte Segmente, welche C. Kupffer 1885 an Eiern von *Salamandra atra* in einem sehr frühen

Stadium, nämlich bei noch ganz offener und flacher Medullarplatte beobachtet hat.

Obschon, wie auch Kupffer hervorgehoben, diese beiden Befunde augenscheinlich zwei ganz verschiedene Erscheinungen zum Gegenstande hatten, sind sie doch unter gemeinsamen Gesichtspunkt gestellt und als Beweise für eine ursprünglich metamere Anlage des Nervenrohres in Anspruch genommen worden. Die einzelnen Abschnitte, die in jenen Faltungen oder in den Segmenten der Medullarplatte sich darstellten, hat man Neuromere (Orr) oder Enkephalomere (Zimmermann) genannt und als die primitiven Gliedstücke eines metamer angelegten Organsystems betrachtet.

Ein Urtheil über die Berechtigung oder Nichtberechtigung dieser Auffassung abzugeben, ist zur Zeit noch nicht möglich. Jedenfalls aber dürfte bei der Prüfung der Frage grosse Vorsicht und Zurückhaltung geboten sein.

VI.

Entwicklung der Exkretionsorgane.

Von

J. Rückert, München.

1. Balfour, A preliminary account of the development of the Elasmobranch Fishes. Quart. Journ. of Micr. sc., 1874.
2. Balfour, On the origin and history of the urogenital organs of Vertebrates. Journ. of Anat. and Physiol., Bd. X, 1876.
3. Balfour, A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes. London, 1878.
4. Balfour, A Treatise on Comparative Embryologie. London, 1881.
5. Balfour, Die Kopfnieren der ausgewachsenen Teleostier und Ganoiden. Biol. Zentralbl., Bd. I, 1881.
6. Balfour, On the nature of the organ in adult Teleosteans and Ganoids, which is usually regarded as the headkidney or pronephros. Quart. Journ. of Microsc. sc., Bd. XXII, 1882.
7. Balfour and Parker, On the structure and development of Lepidosteus. Philos. Transact. of the Roy. Soc. of London, Vol. CLXXIII, I.
8. Balfour and Sedgwick, On the existence of a rudimentary head-kidney in the embryo chick. Proc. of the Roy. Soc., London, Vol. XXVII, 1878.
9. Balfour and Sedgwick, On the existence of a head-kidney in the embryo chick u. s. w. Quart. Journ. of m. Sc., Bd. XIX, 1879.
10. Beard, The origin of the segmental duct in Elasmobranchs. Anat. Anz., II, 1887.
11. Beard, On the early development of Lepidosteus osseus. Proc. Roy. Soc., London, Vol. XXXVI, 1889.
12. Boveri, Über die Niere des Amphioxus. Münch. medicin. Wochenschr. 1890, No. 26. (Auch in: Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München, Bd. VI.)
13. Bonnet, Über die ektodermale Entstehung des Wolffschen Ganges bei den Säugtieren. Sitzungsber. d. Ges. f. Morph. u. Phys. in München, 1887.
14. Bornhaupt, Untersuchungen über die Entwicklung des Urogenitalsystems beim Hühnchen. Inaug. Diss. Dorpat, 1867.

15. Brook, Note on the epiblastic Origin of the segmental duct in teleostean fishes and in birds. Proc. of R. Soc. of Edinburgh, Vol. XIV, 1887.
- 16a. Braun, Über die Entwicklung des Urogenitalsystems der einheimischen Reptilien. Verh. d. phys.-med. Ges. z. Würzburg, 1877.
- 16b. Braun, Das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien, entwicklungsgeschichtlich und anatomisch bearbeitet. Arb. zool.-zoot. Instit. Würzburg, Bd. IV, 1877.
17. Calderwood, The headkidney of teleostean fishes. Journ. of the Marine, Biol. Assoc. of the Unit. Kingd. Vol. II, 1891. (Dem Referenten nicht zugänglich.)
18. S. F. Clarke, The early development of the Wolffian body in *Amblystoma punctatum*. Stud. Biol. Lab. John Hopkins Univ., Vol. II, 1881.
19. Duval, Sur le développement de l'appareil génito-urinaire de la grenouille. Montpellier, 1882.
20. Emery, Le specie del genere *Fiererasfer* usw. Fauna und Flora des Golfes von Neapel. Leipzig, 1880.
21. Emery, Zur Morphologie der Kopfnieren der Teleostier. Biolog. Zentralblatt, Bd. I, 1881.
22. Emery, Recherches embryologiques sur le rein des mammifères. Archives italiennes de Biologie, T. IV, 1883.
23. Emery, Zur Morphologie der Kopfnieren der Teleostier. Zool. Anz., Bd. VIII, 1885.
24. Felix, Zur Entwicklungsgeschichte der Vornieren des Hühnchens. Anat. Anzeiger, Bd. V, 1890.
25. Felix, Die erste Anlage des Exkretionssystems des Hühnchens. Zürich, 1891.
26. Field, The development of the pronephros and segmental duct in Amphibia. Bull. of the Museum of Comp. Zool. at Harvard College, Vol. XXI, No. 5, 1889.
27. Fleischmann, Zur Entwicklungsgeschichte der Raubtiere. Biolog. Zentralblatt, Bd. VII, 1888.
28. Flemming, Die ektoblastische Anlage des Urogenitalsystems beim Kaninchen. Archiv f. Anat. und Entwicklungsgesch., 1886.
29. Fürbringer, Zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Exkretionsorgane der Vertebraten. Morph. Jahrb., Bd. IV, 1878.
30. Gasser, Beobachtungen über die Entstehung des Wolffschen Ganges bei Embryonen von Hühnern und Gänsen. Archiv f. mikr. Anat., Bd. XIV, 1877.
31. Gasser, Zur Entwicklung von *Alytes obstetricans*. Sitzungsber. d. Marb. Naturf.-Gesellsch., 1882.
32. Gasser und Siemerling, Das obere Ende des Wolffschen Ganges und die primäre Urnierenanlage. Sitzungsber. d. Ges. z. Bef. d. ges. Naturw. zu Marburg, 1878, No. 3.
33. Gasser und Siemerling, Beiträge zur Entwicklung des Urogenitalsystems der Hühnerembryonen. Sitzungsber. der Ges. z. Bef. d. ges. Naturw. zu Marburg, 1879, No. 5.
34. Gegenbaur, Grundzüge der vergleichenden Anatomie, 2. Aufl., 1870.
35. Gegenbaur, Grundriss der vergleichenden Anatomie, 2. Aufl., 1878.
36. Götte, Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig, 1875.
37. Götte, Über die Entwicklungsgeschichte von *Petromyzon fluvi.* Zoolog. Anzeiger, Bd. XI, 1888.
38. Götte, Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Tiere, 5. Heft. Entwicklungsgeschichte des Flussneunauges. Hamburg und Leipzig, 1890.
39. Groszlik, Zur Morphologie der Kopfnieren der Fische. Zool. Anz., Bd. VIII, 1885.
40. Groszlik, Zur Frage über die Persistenz der Kopfnieren der Teleostier. Zool. Anz., Bd. IX, 1886.
41. Haddon, Suggestion respecting the epiblastic origin of the segmental duct. Proc. of the Roy. Dublin Soc., New S., Vol. V, 1886—87.

42. Hamburger, Über die Entwicklung der Säugetierniere, Archiv für Anat. und Phys., 1890.
43. Hæckel, Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen, 4. Auflage, Leipzig, 1891.
44. Henneguy, Recherches sur le développement des poissons osseux. Journ. de l'Anat. et de la Phys., 1888.
45. His, Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbeltierleibes. Leipzig, 1868.
46. C. K. Hoffmann, Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Anamniern. Zeitschr. f. w. Zool., Bd. XXXIV, 1886.
47. C. K. Hoffmann, Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Reptilien. Zeitschr. f. w. Zool., Bd. XXXVIII, 1889.
48. Hyrtl, Das uropoetische System der Knochenfische. Denkschr. der K. Akad. d. W. zu Wien, 1851.
49. Janosik, Histologisch-embryologische Untersuchungen über das Urogenitalsystem. Sitzungsber. der Kais. Akad. d. W. zu Wien, Bd. LXXXI, 1885.
50. Janosik, Zwei junge menschliche Embryonen. Archiv für mikros. Anatomie, Bd. XXX, 1887.
51. Jnaba, Notes on the Development of the Suprarenal Bodies in the Mouse. Journ. of the College of Sc. Imp. Univ. Japan. 1891, Vol. IV. (D. Ref. nicht zugänglich.)
52. Keibel, Die Entwicklungsvorgänge am hinteren Ende des Meerschweinchenembryos. Archiv f. Anat. u. Entwicklungsgesch., 1888.
53. Keibel, Zur Entwicklungsgeschichte der Harnblase. Anat. Anz., VI, No. 7, 1891.
54. Kellog, Notes on the pronephros of Amblystoma punctat. John Hopkins Univ. Circ., Vol. IX 1890.
- 55a. Kölliker, Über die erste Entwicklung des Säugetierembryos. Verh. d. phys.-med. Ges. zu Würzburg, 1875.
- 55b. Kölliker, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Tiere, 1. und 2. Aufl. 1861 u. 1879.
56. Kollmann, Über die Verbindung zwischen Cölom und Nephridium. Festschr. 1882.
57. Kollmann, Die Rumpfsegmente menschlicher Embryonen von 13—35 Urwirbeln. Archiv f. Anat. u. Entwicklungsgesch., 1891.
58. Kowalewsky, Owsjannikow und Wagner, Die Entwicklungsgeschichte der Störe. Bull. Acad. Imp. Sc., St. Pétersbourg, T. XIV, 1870.
59. Kupffer, Untersuchungen über die Entwicklung des Harn- und Geschlechtssystems. Archiv f. mikr. Anat., Bd. I, 1865.
60. Kupffer, Über die Entwicklung von Petromyzon Planeri. Sitzungsber. der Kgl. Bayr. Akad. der Wiss. zu München, 1888.
61. Laguesse, Sur le développement du mésenchyme et du pronephros chez les Selachiens (Acanthias). Compt. rend. de la société de biologie, Serie IX, T. III, 1891.
62. Lieberkühn, Über die Allantois und die Nieren von Säugetieren. Sitzungsber. der Ges. zur Bef. d. ges. Naturw. zu Marburg, 1876.
63. Löwe, Zur Entwicklungsgeschichte der Säugetierniere. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. 16, 1879.
64. Lockwood, The Development and Transition of the Testis, normal and abnormal. Journ. of Anat. and Phys., Vol. XXI, 1887.
65. M'Intosh and Prince, On the development and life — histories of the teleostean food — and other fishes. Transact. Roy. Soc. Edinburgh, Bd. 35 b.
66. Marshall and Bleos, The development of the kidneys and fot-bodies in the frog. Stud. biol. Lab. 'Owens. College, Vol. II, 1890.
67. Martin, Über die Anlage der Urniere beim Kaninchen. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. 1888.

68. Fritz Meyer, Beitrag zur Anatomie des Urogenitalsystems der Selachier u. Amphibien. Sitzungsber. der naturf. Ges. zu Leipzig, 1875.
69. H. Meyer, Die Entwicklung der Urniere beim Menschen. Arch. f. m. Anat., Bd. 36, 1890.
70. von Mihalkovics, Untersuchungen über die Entwicklung des Harn- u. Geschlechtsapparates der Anmioten. Internat. Monatsschrift f. Anatomie, Bd. II, 1885.
71. Charles Sedgwick Minot, Differentiation of the primitive segments in Vertebrates. Proc. of the Amer. Assoc. for the advancement of Sc. for the 33 Meeting held at Indianapolis. Indiana 1890, (dem Ref. nicht zugänglich).
72. Mitsukuri, The ectoblastic origin of the Wolffian duct in Chelonia. Zool. Anz. Bd. XI, 1888.
73. Mollier, Über die Entstehung des Vornierensystems bei Amphibien. Arch. f. Anat. u. Phys., 1890.
74. Joh. Müller, Über die Wolffschen Körper bei den Embryonen der Frösche und Kröten. Arch. f. Anat. u. Phys., 1829.
75. Joh. Müller, Untersuchungen über die Eingeweide der Fische. 1845.
76. W. Müller, Über das Urogenitalsystem des Amphioxus u. des Cyklostomen. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft, Bd. IX, 1875.
77. Nagel, Über die Entwicklung des Urogenitalsystems des Menschen. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 34, 1889.
78. Nicolas, Les éléments u. s. w. Internat. Monatsschrift VIII, 7. 9. 10, 1891.
79. Orr, Contribution to the embryologie of the lizard. Journ. of Morph., Bd. I.
80. Ostroumoff, Zur Entwicklungsgeschichte der Eidechsen. Zool. Anz., Bd. XI, 1888.
81. Perenyi, Die ektoblastische Anlage des Urogenitalsystems bei Rana esc. u. Lacerta vir. Zool. Anz., Bd. X, 1887.
82. Pilliet, L'origine de l'appareil renal des vertébrés et la theorie des segments vertebraux. Tribune médicale, 1890, Serie 2, T. XXII.
83. Pilliet, Débris de capsule surrenale dans les organes dérivées du corps de Wolff. Progrès médical, 1891, Serie II, T. XIII.
84. Hans Rabl, Entwicklung u. Struktur der Nebenniere bei Vögeln. Arch. f. m. Anat. Bd. 38, 1891.
85. Reichert, Über die Müller-Wolffschen Körper bei Fischembryonen u. s. w. Arch. f. Anat. u. Phys., 1856.
86. Renson, Recherches sur le rein céphalique et le corps de Wolff chez les Oiseaux et les Mammifères. Arch. f. m. Anat., Bd. XXII, 1883.
87. Renson, Contributions à l'embryologie des organes d'excretion des oiseaux et des mammifères. Thèse, Bruxelles, 1883.
88. Riede, Untersuchungen zur Entwicklung der bleibenden Niere. Inaug.-Dissertation, München, 1887.
89. Riedel, Entwicklung der Säugetierniere. Untersuchungen aus dem anatom. Institut zu Rostock, 1874.
90. Romiti, Über den Bau und die Entwicklung des Eierstockes und des Wolffschen Ganges. Arch. f. mikr. Anat., Bd. X, 1874.
91. Rosenberg, Untersuchungen über die Entwicklung der Teleostier-Niere. Inaug.-Diss. Dorpat, 1867.
92. Rückert, Über die Entstehung der Exkretionsorgane bei Selachiern. Arch. f. Anat. u. Entwickl., 1888.
93. Rückert, Über die Entstehung des Vornierensystems bei Triton, Rana u. Bufo. Sitzber. d. Ges. f. Morph. u. Phys., München, Bd. V, 1889.
94. Ryder, Note au résumé du travail de Haddon. Americ. Naturalist, V. XXI, 1887 (citirt nach dem Jahresbericht der zoolog. Station zu Neapel).
95. Salensky, Recherches sur le developpement du Sterlet. Arch. de Biologie, T. II, 1881.

96. Schmiegelow, Studien über die Entwicklung des Hodens u. Nebenhodens. Arch. f. Anat. u. Entwickl., 1882.
97. A. Schultz, Segmentalorgane bei Rochen. Med. Centralbl., 1874.
98. A. Schultz, Zur Entwicklungsgeschichte des Selachiereies. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XI, 1875.
99. M. Schultze, Die Entwicklungsgeschichte von *Petromyzon Planeri*. 1856.
100. Scott, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der *Petromyzonten*. Morph. Jahrb., Bd. VII, 1882.
101. A. Sedgwick, Development of the kidney in its relation to the Wolffian body in the chick. Quart. Journ. of m. Sc., Nr. 20, 1880.
102. A. Sedgwick, On the development of the structure known as the glomerulus of the head-kidney in the chick. Quart. Journ. of m. Sc., Bd. 20, 1880.
103. A. Sedgwick, On the early development of the anterior part of the Wolffian duct and body in the chick u. s. w. Quart. Journ. of m. Sc., Bd. XXI, 1881.
104. Semon, Über die morphologische Bedeutung der Urniere in ihrem Verhältnis zur Vorniere u. Nebenniere u. über ihre Verbindung mit dem Genitalsystem. Anat. Anz. V, 16 u. 17, 1890. (Vergl. auch die Verhandlungen des Internat. Med. Kongresses, Berlin, 1891.)
105. Semon, Studien über den Bauplan des Urogenitalsystems der Wirbeltiere. Jen. Zeitschr. f. Nat., XIX, 1891.
106. Semon, Notizen über den Zusammenhang der Harn- u. Geschlechtsorgane bei den Ganoiden. Morph. Jahrb., Bd. XVII, 1891.
107. Semper, Die Stammesverwandschaft der Wirbeltiere u. Wirbellosen. Arb. zool.-zoot. Inst. Würzb., Bd. II, 1875.
108. Semper, Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für das der übrigen Wirbeltiere. Ibidem.
109. Siemerling, Beiträge zur Embryologie der Exkretionsorgane des Vogels. Inaug.-Diss., Marburg, 1882.
110. Shipley, On some points in the development of *Petromyzon fluviatilis*. Quart. Journ. of Micr. Sc., Bd. XXVII, 1887.
111. Graf Spee, Über die direkte Beteiligung des Ektoderms an der Bildung der Urnierenanlage des Meerschweinchens. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch., 1884.
112. Graf Spee, Über weitere Befunde zur Entwicklung der Urniere. Mitth. f. d. Ver. Schleswig-Holst. Aerzte, Heft XI, 1886.
113. Spengel, Wimpertrichter in der Amphibienniere. Centralbl. f. d. med. Wissensch. 1875.
114. Spengel, Das Urogenitalsystem der Amphibien. Arb. aus d. zool.-zoot. Inst. Würzburg, Bd. III, 1876.
115. Strahl, Über die Anlage des Wolffschen Ganges beim Kaninchen. Sitzber. d. Ges. z. Bef. d. ges. Naturwissensch. zu Marburg, 1886, Nr. 3.
116. Strahl, Über den Wolffschen Gang und die Segmentalbläschen bei *Lacerta*. Sitzber. d. Ges. z. Bef. d. ges. Naturwissensch. z. Marburg, 1886.
117. Toldt, Untersuchungen über das Wachstum der Nieren des Menschen und der Säugetiere. Sitzber. d. k. Akad. d. W. zu Wien, 1874.
118. Waldeyer, Eierstock und Ei. Leipzig 1870.
119. Weiss, Excretory tubules in *Amphioxus lanceolatus*. Quart. Journ. of M. Sc., Bd. 31, 1890.
120. Weldon, Note on the early development of *Lacerta muralis*. Quart. Journ. of mikr. Sc., Bd. 33, 1883.
121. Weldon, On the head-kidney of *Bdellostome* u. s. w. Quart. Journ. of m. Sc. m. Sc., Bd. 24, 1884.
122. Wiedersheim, Über die Entwicklung des Urogenitalapparates bei Krokodilen und Schildkröten. Anat. Anz. V, 1890.

123. Wiedersheim, Beiträge zur Entwicklungs-Geschichte des Urogenitalapparates der Krokodile u. Schildkröten. Verh. d. X. internat. Med. Kongresses, Berlin 1890.
124. Wiedersheim, Über die Entwicklung des Urogenitalapparates bei Krokodilen und Schildkröten. Arch. f. m. Anat., Bd. 36, 1890.
125. Wilson, The embryologie of the sea bass (*Serranus atrarius*). Extracted from the Bull. of the Unit. Stat. Fröle Comm., Vol. IX, for 1889. Washington 1891.
126. van Wyhe, Die Beteiligung des Ektoderms an der Entwicklung des Vornierenganges. Zool. Anz., Bd. IX, 1886.
127. van Wyhe, Über die Entwicklung des Exkretionssystems und anderer Organe bei Selachieren. (Ist in holländischer Sprache schon 1887 erschienen). Anat. Anz. III, 1888.
128. van Wyhe, Über die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Exkretionssystems bei Selachiern. Arch. f. m. Anat., Bd. 33, 1889.
129. H. E. Ziegler, Der Ursprung der mesenchymatösen Gewebe bei den Selachiern. Arch. f. m. Anat., Bd. 32, 1888.

Das nachstehende Referat behandelt den Inhalt der neueren über die Entwicklung der Exkretionsorgane erschienenen Arbeiten mit besonderer Berücksichtigung der Publikationen aus dem Jahre 1891. Es unterscheidet sich von den bisher üblichen Jahresberichten dadurch, dass es versucht, auch diejenigen Leser, welche dem Gegenstand ferne stehen, über den augenblicklichen Stand der wichtigsten einschlägigen Fragen einigermaßen zu orientieren. Dieser bei Abfassung des Referates massgebende Gesichtspunkt mag die etwas elementare Behandlungsweise des Gegenstandes rechtfertigen.

Da ein Verständnis für die heute herrschenden Anschauungen nur zu gewinnen ist, wenn man ihre historische Entwicklung verfolgt, schien es mir angezeigt, bis auf die Arbeiten aus den siebziger Jahren zurückzugreifen. Um eine leichtere Übersicht dieser reichhaltigen Litteratur zu ermöglichen, habe ich eine Einteilung derselben in drei historische Abschnitte vorgenommen nach zwei Arbeiten, von denen die eine vermöge ihres zusammenfassenden Charakters, die andere vermöge der neuen Richtung, welche sie anbahnte, sich zu Marksteinen eignen. Von diesen drei Perioden trägt jede ihr eigenes Gepräge hinsichtlich der von den Forschern bevorzugten Objekte, hinsichtlich der thatsächlichen Befunde und namentlich der an die letzteren geknüpften phylogenetischen Deduktionen. Ich verkenne im übrigen keineswegs, dass eine solche künstliche Zerlegung des Stoffes auch ihr Missliches hat, insofern sie oft dazu nötigt, verwandtes zu scheiden und schon gesagtes zu wiederholen. Die Litteratur der zwei ersten Perioden habe ich nur summarisch behandelt; viele Arbeiten deren Wert ich durchaus nicht verkenne, musste ich, um mich in der Fülle des Stoffes nicht zu verlieren, bei Seite lassen.

In jedem dieser Abschnitte sind wieder die drei Nierensysteme der Vertebraten: 1. die Vorniere oder Pronephros (Lankester, Balfour),

2. die Urniere oder Mesonephros, 3. die bleibende Niere der Amnioten oder Metanephros gesondert besprochen, aber nur mit Hinsicht auf die zur Zeit im Vordergrund des Interesses stehenden ersten Entwicklungsvorgänge. Es beschränkt sich das Referat ferner ausschliesslich auf die Exkretionsorgane ohne Berücksichtigung anderer naheliegender Gegenstände wie z. B. der Urogenitalverbindung, der Müller'schen Gänge u. s. w., bezüglich deren auf das Referat über die Entwicklung des Genitalsystems verwiesen werden muss.

A. Erste Periode

(bis einschliesslich zu der Arbeit von Fürbringer).

I. Pronephros.

Vorkommen
u. Bau der
Vorniere.

Unter dem System der Vorniere oder des Pronephros versteht man das onto- und phylogenetisch älteste Harnsystem der Wirbeltiere, welches jetzt für alle Vertebraten mit Ausnahme der Dipnoer nachgewiesen ist. Während die eigentliche Vorniere bei Selachiern und Amnioten (höchstens mit Ausnahme der Chelonier und Crocodilier) in der Jetztzeit nur mehr als ein, funktionell völlig bedeutungsloses, embryonales Rudiment auftritt, erlangt sie bei den übrigen Wirbeltieren eine mehr oder minder höhere Stufe der Ausbildung. Sie gelangt aber bei den Cranioten nur noch während des Embryonal- resp. Larvenlebens zur Funktion (Ausnahme: Fierasfer. Vielleicht noch einige andere Knochenfische?) und wird hier später durch die auftretende Urniere ersetzt. Nur bei Amphioxus (und Merlucius??) erhält sie sich zeitlebens als einziges Harnorgan.

Das typisch entwickelte Vornierensystem der Cranioten enthält:

1. Mehrere (bei Lepidosteus und den Teleostiern nur einen einzigen) im vorderen Teil des Körpers gelegene Drüsenkanäle („Vornierenkanälchen“, „Querkanäle der Vorniere“), welche mittelst Trichteröffnungen in der Leibeshöhle ihren Ursprung nehmen und in einen gemeinschaftlichen Ausführungsgang münden.
2. Einen Ausführungsgang („Vornierengang“), welcher die Querkanälchen aufnimmt und in longitudinaler Richtung gegen das hintere Ende des Rumpfes verläuft, wo er in die Kloake sich eröffnet.
3. Sieht man meistens als charakteristisches Attribut der Vorniere einen sogenannten „äusseren“ oder „freien“ Glomerulus an, d. h. einen Gefässknäuel, welcher, von der Aorta gespeist, frei in die Leibeshöhle vorragt, gegenüber den Ostien der Vorniere.

Die Querkänälen und der Glomerulus stellen zusammen die eigentliche Vorniere dar. Hierzu gehört noch derjenige proximale Teil des ausführenden Längskanals, welcher, im Bereich der Querkänälen gelegen, die Mündungen der letzteren aufnimmt. Ich werde diesen Abschnitt des Längskanals im folgenden als Sammelrohr (*collectiv trunc. Field*) bezeichnen und als eigentlichen Vornierengang nur den distal von der Drüse gelegenen Teil des Längskanals.

Mit Recht bezeichnet man Joh. Müller (58) als den Entdecker der Vorniere. Er hat 1829 das Organ bei Amphibien gefunden, und als eine provisorische Niere, analog dem Wolff'schen Körper der Amnioten, gedeutet. Schon vorher hatte Retzius die Drüse bei *Myxine* gesehen, sie aber nur vermutungsweise „als eine Andeutung von Nierenorganen“ angesprochen. Joh. Müller (59) hielt das Organ bei *Myxine* für die Nebenniere, und erst im Jahre 1875 lieferte Wilh. Müller (61) die erste genaue Beschreibung dieser hoch ausgebildeten Vorniere. Dass auch die Teleostier ein Homologon der von ihm bei Amphibien gefundenen Harndrüse besitzen, vermutete schon Joh. Müller, doch zeigte es Reichert (99) erst 1856. Es war die schon vorher von Lereboullet entwicklungsgeschichtlich nachgewiesene, der Kopfniere (*Hyrtl*) entsprechende Bildung. Klargestellt wurden die Verhältnisse bei Teleostiern erst durch Rosenberg (62), welcher auch die Vorniere der Myxinoiden zuerst mit derjenigen der Teleostier homologisierte. Bei *Petromyzon*larven wurde die Vorniere zuerst von Max Schultze (60, 1856) entdeckt und gleichfalls erst von W. Müller (1875) genauer beschrieben. Während man früher geglaubt hatte, dass die Vorniere ebenso wie die übrigen Harndrüsen der Wirbeltiere an ihrem proximalen Ende blind geschlossen sei, fand M. Schultze, dass dieselbe an ihrer der Leibeshöhle zugewandten Oberfläche beim *Ammocöles* sich durch wimpernde Kanäle („Rinnen“) eröfne, eine wichtige, erst in der Folgezeit von Gegenbaur, W. Müller u. A. genügend gewürdigte Entdeckung.

Entdeckung
der Vorniere.

Erst viele Jahre, nachdem die Vorniere der Anamnier entdeckt war, wurde ihre Beziehung zu den übrigen Harnsystemen der Vertebraten richtig erkannt. Es war dies zum grossen Teil durch den Umstand verschuldet, dass der Begriff der Urnieren selbst lange Zeit hindurch ein schwankender war. Zwar hatten schon ältere Forscher, so namentlich Rathke, die Urnieren oder den Wolff'schen Körper der Amnioten mit der bleibenden Niere des Anamnier richtig homologisiert, aber gerade die Entdeckung der Vorniere war es, welche diese Errungenschaft wieder in Frage stellte. Lag es doch nahe, das neu entdeckte embryonale Harnorgan der Amphibien mit der embryonalen Harndrüse der Amnioten zu

Ältere Auf-
fassungen
der Vorniere.

vergleichen. Dies that Joh. Müller und bezeichnete das Organ als „Wolff'schen Körper“ der Amphibien; die Mehrzahl der späteren Autoren folgte ihm. Nur diejenigen Forscher, welche an der Homologie zwischen der Urniere der Amnioten und der bleibenden Niere der Anamnier festhielten, konnten folgerichtig nicht auch noch die Vorniere mit der ganzen Urniere der Amnioten vergleichen, sondern höchstens mit einem (vorderen) Teil derselben. Unter den älteren Autoren hat meines Wissens Marcussen das Verhältnis der Vorniere zu den übrigen Harnsystemen am richtigsten aufgefasst. Eine Klärung der etwas verworrenen älteren Anschauungen konnte erst die unter dem Einfluss der Descendenztheorie aufblühende moderne morphologische Richtung bringen. Es war die Untersuchung der Cyclostomenvorniere durch W. Müller, welche für die heutige Auffassung den Grund legte. Aus der Thatsache, dass bei Petromyzonlarven eines bestimmten Stadiums die Vorniere schon vollständig entwickelt ist, bevor die Urnierenkanälchen auftreten, schloss Müller mit Recht, dass die erstere ein von der Urniere verschiedenes, älteres Organ darstellt. Er bezeichnete dasselbe, um diese seine Beziehung zur Urniere und zugleich seine proximale Lage zu kennzeichnen, als Vorniere (Proren) und wies darauf hin, dass ein solches provisorisches Harnorgan allen amnionlosen Cranioten zukomme. Auch den Umstand, dass die Vorniere mit der Leibeshöhle in Verbindung steht, die Urniere aber nicht, hob W. Müller als weiteres Unterscheidungsmerkmal hervor. Dieses letztere Kriterium erwies sich allerdings in der Folge nicht als stichhaltig, nachdem nahezu gleichzeitig die Peritonealtrichter der Selachierurniere bekannt wurden. Trotzdem wurde mehrfach, noch bis in die neueste Zeit hinein, der Besitz von Peritonealkommunikationen als charakteristisch für Vornierenbildungen angesehen und manche „Vorniere“ bei Amnioten wurde auf dieses Argument hin diagnostiziert.

Nächst W. Müller hat Fürbringer zur Klarstellung des gegenseitigen Verhältnisses der Wirbeltiernieren wesentlich beigetragen. In seiner, das Exkretionssystem sämtlicher Vertebraten umfassenden Abhandlung verteidigt er die inzwischen (von Semper) angezweifelte Auffassung W. Müller's und unterscheidet in präziser Form die Vorniere, Urniere und bleibende Niere als drei von einander verschiedene, selbständige, onto- und phylogenetisch nacheinander entstehende Exkretionssysteme.

Entwickel-
ung des Vor-
nieren-
systems.

Die ersten genaueren Untersuchungen über die Entwicklung des Vornierensystems wurden bei Knochenfischen und Amphibien angestellt und führten zu einer lange Zeit hindurch herrschenden Auffassung, nach welcher die Drüse und ihr Ausführungsgang aus

einer gemeinschaftlichen, sich abschnürenden Falte des parietalen Mesoblastblattes (Somatopleura) entstehen soll. Durch Rosenberg (62, Hechtembryonen) und namentlich durch Götte (77, Forelle und Bombinator) wurde diese Anschauung begründet, durch Fürbringer (75) wurde sie bestätigt.

Teleostier u.
Amphibien
(Rosenberg,
Götte, Für-
bringer).

Nach der Darstellung des letztgenannten Forschers entsteht die gemeinsame Anlage der Vorniere und ihres Ganges bei Amphibien (Triton und Rana) als eine rinnenartige Ausstülpung der Somatopleura, die zuerst proximal, und zwar hier als Vornierenanlage, auftritt und sich von da in abnehmender Stärke als Anlage des Ganges kaudal fortsetzt. Zuerst schnürt sich der distale Teil der Rinne als Vornierengang von vorn nach hinten vom Cölom ab und tritt dann sekundär an seinem kaudalen Ende mit der Kloake in Verbindung. Der proximale Abschnitt der Ausbuchtung entwickelt sich zur Vorniere, indem durch partielle Abschnürung desselben ein Horizontalkanal (das Sammelrohr) entsteht, der durch mehrere Mündungen seine Verbindung mit der Leibeshöhle aufrecht erhält. Bei Triton, Salamandra, Siredon (Spengel) treten zwei, bei Rana und Bombinator (Götte) drei, bei Cöcilia rostr. (Spengel) vier solcher Peritonealtrichter auf. Gegenüber den Ostien der Vorniere erhebt sich vom visceralen Peritoneum aus eine, mit Blut- und Spindelzellen erfüllte, frei in die Leibeshöhle vorragende Prominenz, ein Glomerulus.

Die Vornierenentwicklung der Teleostier unterscheidet sich von derjenigen der Amphibien namentlich dadurch, dass, wie ebenfalls Götte zuerst richtig erkannte, ein einziges Peritonealostium zur Ausbildung gelangt. Es existiert hier also auch nur ein einziges, aber um so stärker gewundenes Vornierenkanälchen. Die den Glomerulus und das Cölostium einschliessende Region der Leibeshöhle schnürt sich durch Verschmelzung zweier entgegenwachsender Falten der Peritonealwände vom übrigen Cölom ab. Dieses Divertikel der Leibeshöhle, das ich im folgenden mit Balfour als „Vornierenkammer“ (pronephric chamber) bezeichnen werde, haben Götte und Fürbringer mit einer Bowmanschen Kapsel, und das Divertikel plus Glomerulus mit einem Malpighi'schen Körperchen der Urniere verglichen. Es würde sich hiernach die Vorniere durch den Besitz eines „freien Glomerulus“ nicht so scharf von der Urniere unterscheiden, als es auf den ersten Anblick scheint, wenigstens bei Teleostiern nicht. Bei Amphibien ist der Abschluss der Vornierenkammer unvollständig und rasch vorübergehend.

Diese erste wohlbegründete Auffassung der Vornierenentwicklung stützte sich nur auf Amphibien und Teleostier. Der Pronephros von

Myxine (W. Müller). *Myxine* ward von W. Müller nur im ausgebildeten Zustand untersucht. Er besteht aus einem Hauptkanal (Sammelrohr) und einer grossen Anzahl von ventralen Seitenästen, die mit Trichtern in ein neben dem Herzen gelegenes Divertikel der Bauchhöhle münden. Auffallend ist, dass vom Sammelrohr auch einige dorsale Ausbuchtungen ausgehen, in die sich je ein Glomerulus einstülpt. Leider ist die Vornierenentwicklung von *Myxine* wie überhaupt die Entwicklungsgeschichte dieses Tieres, bis heute eine terra incognita geblieben.

Petromyzon (W. Müller, Fürbringer). In die ersten Entwicklungsvorgänge der Vorniere von *Petromyzon* konnten W. Müller's Untersuchungen einen genaueren Einblick nicht bringen, da die in Schnitte zerlegten Embryonen zu alt waren. Die Vorniere besitzt nach dem genannten Forscher vier, nach Fürbringer fünf Trichter und einen gelappten Glomerulus.

Accipenser (Fürbringer). Bei Embryonen von *Accipenser ruth.* fand Fürbringer eine Vorniere, die sich ähnlich verhielt wie die der Teleostier (ein Peritonealostium, ein Glomerulus und eine Vornierenkammer).

Bei Selachiern und Amnioten war zur Zeit von Fürbringer's Arbeit eine Vorniere noch nicht bekannt, sondern nur ihr Gang, der bekanntlich bei den Amnioten als „Wolff'scher Gang“ vielfach untersucht worden war. Was seine Entwicklung bei Selachiern anlangt, so stimmte die Beschreibung, welche A. Schultz (84) für *Torpedo* gab, teilweise sehr gut zu den Angaben für die übrigen Anamnier. Schultz lässt den Gang nämlich ebenfalls durch eine Ausstülpung der Somatopleura entstehen, die aber auf einen kleinen Abschnitt der vorderen Rumpfregeion beschränkt ist. Nach der Beschreibung und den Abbildungen kann es nicht zweifelhaft sein, dass dieser Autor den Pronephros und seine Peritonealostien gesehen hat, ohne sie jedoch als solche zu erkennen. Auch Semper nahm schon 1875 eine Entstehung des Vornierenganges von *Acanthias* durch Faltung der Somatopleura an.

Die zahlreichen älteren Angaben über die Entstehung des Vornierenganges der Amnioten, die zumeist am Hühnchen gewonnen wurden, weichen darin von einander ab, dass die einen denselben aus den Seitenplatten, andere aus den Mittelplatten und einzelne aus den Urwirbeln hervorgehen lassen, Differenzen, die leicht begreiflich sind, wenn man bedenkt, dass der Gang aus dem Grenzgebiet zwischen segmentiertem und nichtsegmentiertem Mesoblast hervorgeht und zwar zu einer Zeit, in welcher die Differenzierung der einzelnen Mesoblastabschnitte noch nicht abgeschlossen ist. Auch über den Modus der Entstehung aus dem mittleren Blatt herrschen verschiedene Ansichten. Während Romiti, der zugleich die Befunde von Rosenberg und Götte für *Bufo* und *Salmo*

bestätigte, auch für das Huhn eine Faltung des Peritonealepithels annahm, beschrieb die Mehrzahl der übrigen Forscher eine solide Wucherung des Mesoblast, die sich nachträglich aushöhlt, ein Unterschied der heutigen Tages als ein durchaus nebensächlicher erkannt ist. Von diesen mehr untergeordneten Meinungsverschiedenheiten abgesehen, liess sich also auch dasjenige, was man damals über die Entstehung des Vornierenganges bei Amnioten wusste, ganz gut mit den Befunden bei Anamniern vereinigen.

Es herrschte somit im grossen und ganzen über die Entwicklung des Vornierensystems am Schluss der geschilderten Zeitperiode eine ziemliche Übereinstimmung der Befunde, die in erfreulicher Weise absticht gegen den späteren Stand dieser Frage. Doch fehlte es auch damals nicht an vereinzelt Angaben, welche der herrschenden Ansicht zuwiderliefen. Obwohl dieselben, wie sich später herausstellte, zum Teil berechtigt waren, vermochten sie sich doch damals keine allgemeine Geltung zu verschaffen.

Hier ist vor allem die Darstellung anzuführen, welche Balfour (101, 12) von der Entstehung des Vornierenganges bei Selachiern giebt. Der Gang bildet sich hiernach nur in einem beschränkten vorderen Abschnitt des Rumpfes aus dem Mesoblast als eine solide Zellenwucherung der durch Verschmelzung der beiden Mesoblastblätter entstandenen intermediären Zellenmasse und wächst von da, dem Ektoblast dicht anliegend, frei nach rückwärts. In ähnlicher Weise berichtet Gasser (100), dass der Wolff'sche Gang bei Vögeln nur in seinem vordersten Abschnitt aus dem Mesoblast hervorgeht und von da ab zwischen mittlerem und äusserem Blatt frei nach hinten auswächst.

Ab-
weichende
Ansichten
Balfour.

Gasser.

Hier muss auch die bekannte Thatsache erwähnt werden, dass schon in den sechziger Jahren His und Hensen den Wolff'schen Gang aus dem Ektoblast entstehen liessen, eine Ansicht, der sich mit einigen Modifikationen auch Waldeyer anschloss. Von diesen drei Forschern hat nur Hensen (für Säugetiere) seine Ansicht in der Folgezeit aufrecht erhalten.

His, Hensen,
Waldeyer.

Endlich hat His (102) schon im Jahre 1868 gesehen, dass die erste Anlage des Wolff'schen Ganges beim Hühnchen keine einheitliche ist, sondern sich aus einzelnen Strängen zusammensetzt, „die aus der äusseren Seite des Urwirbels heraustreten,“ eine Beobachtung die später auch von Schmiegelow (103) bestätigt wurde.

II. Mesonephros.

Das zweite Nierensystem der Vertebraten, die Urniere, die bekanntlich nur bei den Anamniern entweder in toto oder nur mit einem bestimmten Abschnitt als bleibendes Harnorgan fungiert, besteht aus

Bau der Ur-
niere.

einer grösseren Anzahl hintereinander gelegener, ursprünglich metamerer Drüsenkanälchen, „den Urnierenkanälchen“. Diese münden in den schon vorhandenen Ausführungsgang des Vornierensystems ein, der dadurch zum Urnierengang wird.

Dasjenige Wirbeltier, dessen Urniere auch im ausgebildeten Zustand eine ursprüngliche Beschaffenheit bewahrt hat, ist, wie Gegenbaur hervorgehoben hat, *Bdellostoma*. Hier besteht das Organ nach der Entdeckung von Joh. Müller aus segmentalen, kurzen Röhrchen, deren erweitertes blind geschlossenes Anfangsstück durch einen Glomerulus eingestülpt wird, und die nach kurzem, gestreckten Verlauf in den Urnierengang sich eröffnen.

Bei den übrigen Cranioten geht diese einfachste Form der Urniere mannichfache Differenzierungen ein. So gliedern sich die Kanälchen unter stärkerem Längenwachstum in mehrere anatomisch und funktionell differente Abschnitte: einen distalen, stark gewundenen drüsigen Teil, der durch einen ausführenden Abschnitt in den Urnierengang mündet, ein bläschenartig erweitertes Kanalstück (Bowman'sche Kapsel), in welches ein von der Aorta versorgter Glomerulus eingestülpt ist (Glomerulus + Bowman'sche Kapsel = Malpighi'sches Körperchen der Urniere) und drittens den weiter unten zu besprechenden Peritonealkanal, den proximalen Teil der gesamten Anlage, welcher bei der Urniere von *Bdellostoma* nicht bekannt ist und auch bei einem Teil der übrigen Wirbeltiere nicht mehr zur Ausbildung gelangt.

Dazu kommen noch mannichfache sekundäre Abänderungen. So verliert die Urniere bei manchen Vertebraten (Amphibien, Amnioten) ihren metameren Charakter, sie wird „dysmetamer“, indem sich neu hinzugekommene Kanälchen zwischen die älteren einschieben; bis zu fünf und sechs Urnierenkanälchen können auf diese Weise im Bereich eines einzigen Körpersegmentes auftreten (z. B. im kaudalen Abschnitt der Urniere von *Salamandra* nach Fürbringer). Diese überzähligen Kanälchen können so frühzeitig erscheinen, dass das Organ von allem Anfang ab dysmetamer zu sein scheint. Dazu kommt noch, dass in einer späteren Entwicklungsperiode die Urniere, und zwar ebenfalls meist in ihrem kaudalen Abschnitt, neue Generationen von Kanälchen erhält, die dorsal von der ersten Reihe auftreten. Diese sekundären, tertiären u. s. w. Kanälchen münden nicht direkt in den Urnierengang, sondern in den distalen Abschnitt der primären ein.

Die Verbindung, welche die Urniere bei einem Teile der Anamnier (meiste Selachier und Amphibien) und bei den Amnioten mit dem männlichen Geschlechtsapparat eingeht, bleibt hier unerörtert. Doch

muss für das Verständnis des Späteren daran erinnert werden, dass bei einigen Anamniern (Selachier, mehrere Teleostier, Urodelen) der hintere, hier ausschliesslich als Harnapparat funktionierende Teil der Urniere durch Abspaltung von besonderen Ureteren sich zu einem höher differenzierten Harnorgan entwickelt.

Wenden wir uns nach diesen erläuternden Vorbemerkungen zu unserem eigentlichen Gegenstand, zu der ersten Entwicklung des Mesonephros.

Während die älteren Autoren die Urnierenkanälchen als blindgeschlossene Säckchen entweder durch Ausstülpung aus dem Vornierengang oder zumeist durch „Herausdifferenzieren“ aus dem Mesoblast entstehen liessen, kam in der Mitte der siebziger Jahre eine neue Anschauung zur Geltung durch die übereinstimmenden Befunde einer Anzahl von Forschern. Es haben im Jahre 1874 Semper (81 und 82), Balfour (80, 101, 12) und Schultz (83, 84) unabhängig voneinander die wichtige Entdeckung gemacht, dass bei Selachiern die segmentalen Urnierenkanälchen mit der Leibeshöhle durch je eine Trichteröffnung („Segmentaltrichter“) in Verbindung stehen, und zwar bei einem Teil dieser Tiere, wie Semper zeigte, dauernd, bei anderen nur im embryonalen Zustand. Die Entstehung dieser Segmentalkanälchen kommt nach Semper durch metamere, hohle Ausstülpungen des Peritonealepithels, nach Balfour durch anfänglich solide, später sich aushöhlende Sprossen der intermediären Zellenmasse zu stande. So entstehen segmentale Blindsäcke der Leibeshöhle, die gegen den Urnierengang auswachsen und sich in ihn eröffnen.

Entwickel-
ung der Ur-
niere.

Selachier
(Semper,
Balfour,
A. Schultz).

Wieder unabhängig von diesen Untersuchungen hatte Götte (77) gefunden, dass auch bei Amphibien die Urnierenkanälchen als schlauchförmige Sprossen der Urogenitalfalte des Peritoneums auftreten, eine Beobachtung, die von Spengel (79, 74) und Fürbringer bestätigt wurde. Dass auch die Amphibienniere Peritonealtrichter besitzt, haben Spengel und Fritz Meyer 1875 unabhängig voneinander gefunden. In seiner wertvollen Arbeit über „das Urogenitalsystem der Amphibien“ zeigte Spengel, dass bei Cöcilien anfänglich die Urniere einen metameren Bau besitzt, dass ihre Peritonealtrichter sonach ebenso wie bei den Selachiern den Namen von „Segmentaltrichtern“ verdienen; erst später erscheint eine Vermehrung der Trichterzahl, eine sekundäre Dysmetamerie, welche bei den übrigen Amphibien von Anfang an vorhanden ist. Die Entstehung der Cölomtrichter ist eine andere als bei Selachiern, insofern ein sekundärer Durchbruch der ursprünglich gegen die Leibeshöhle abgeschlossenen Kanälchen auftritt. (Unter ventraler

Amphibien
(Götte,
Spengel,
Fr. Meyer,
Fürbringer).

Ausbuchtung der letzteren und gleichzeitiger Verdickung des angrenzenden Peritonealepithels. Fürbringer.)

Petromyzon
(Für-
bringer).

Für Petromyzonten zeigte Fürbringer, dass die erste Anlage der Urniere ebenfalls aus metameren Zellensträngen besteht, die vom Peritonealepithel ausgehen und sich sekundär mit dem Vornierengang vereinigen. Das Gleiche gilt für die Teleostier nach den Angaben von Götte und Fürbringer. Bei Accipenser konnte Fürbringer zwar nicht die erste Entstehung der Urniere verfolgen, aber bei etwas älteren Embryonen doch das Vorhandensein von segmentalen mit Cölomtrichtern ausgestatteten Urnierenkanälchen konstatieren.

Amnioten
(Kölliker,
Braun).

Bei Amnioten hat zuerst Kölliker (87) schon im Jahre 1875 eine Entstehungsweise der Urniere beschrieben, die mit den Verhältnissen bei Anamniern in wesentlichen Punkten übereinstimmt. Nach der Schilderung, die er in der zweiten Auflage seines Lehrbuchs (88) giebt, entstehen beim Hühnchen „die Urnieren von der Bauchhöhle aus durch Wucherungen der Mittelplatten.“ Die so gebildeten „Urnierenschläuche“ münden durch „leicht erweiterte Öffnungen in die Bauchhöhle“, „sie setzen sich mit dem Urnierengang in Verbindung und stellen dann S-förmig gebogene Gebilde dar“, die sich später von den Mittelplatten ablösen. Kölliker homologisiert diese Urnierenschläuche mit den Trichtern der Selachier und Amphibien. Beim Kaninchen treten dieselben Urnierensprossen auf, doch war es hier nicht möglich, eine Höhlung in ihnen zu konstatieren.

Bei den Reptilien entwickelt sich nach den grundlegenden Untersuchungen Braun's (85, 86) die Urniere gleichfalls durch Sprossen des Peritonealepithels, die aber hier metamer wie bei Selachiern und solid wie beim Säugetier sind und sich zu Bläschen, den „Segmentalbläschen“ ausbilden. Die Verbindung mit dem Peritoneum schwindet im Gegensatz zu den Selachiern hier sehr bald, das Bläschen bildet sich zum Malpighi'schen Körper aus und entsendet zu dem Urnierengang einen Fortsatz, der zum Urnierenkanälchen wird.

So herrschte über die erste Anlage der Urniere in der zweiten Hälfte der siebziger Jahre eine seltene Übereinstimmung der Ansichten: bei allen Wirbeltieren, über welche neuere und genaue Untersuchungen vorlagen, fand sich der von Semper und Balfour für Selachier angenommene Entwicklungsvorgang bestätigt. Über die phylogenetischen Schlussfolgerungen dagegen, welche aus diesen Beobachtungen gezogen wurden, waren die Meinungen geteilt.

III. Phylogenetisches über die Vorniere und Urnieren.

Das Problem einer phylogenetischen Ableitung des Exkretionssystems der Wirbeltiere hat seit mehr als zwanzig Jahren die Forscher auf das Lebhafteste beschäftigt und beansprucht auch in der That ein ganz besonderes Interesse, denn wenn irgend ein Organsystem der Vertebraten vermöge seines Baues geeignet erscheinen konnte für eine direkte Anknüpfung an die bei Wirbellosen, speziell bei Würmern, vorhandenen Einrichtungen, so war es sicherlich das Exkretionssystem. Es lag daher in der Natur der Sache, dass die Mehrzahl der phylogenetisch denkenden Forscher sich nicht damit begnügte, zu ermitteln, wie das Exkretionssystem der Wirbeltiere ursprünglich in seiner einfachsten Form beschaffen war, sondern weiter ging und eine direkte Homologisierung desselben mit Harnorganen von Würmern versuchte. Es zielten solche Versuche somit auf nichts geringeres, als auf eine Entscheidung der kardinalen Frage nach der Abstammung der Wirbeltiere ab. Bei ruhiger Betrachtung muss man sich aber von vornherein sagen, dass eine Lösung dieses grossen Problems nur durch eine die gesamte Organisation der Vertebraten umfassende Vergleichung denkbar ist. Denn wenn ein einzelnes Organsystem bei zwei entfernten Tiergruppen eine noch so auffallende Übereinstimmung zeigt, wie das in der That zwischen den Exkretionsorganen der Wirbeltiere und bestimmter Würmer der Fall ist, so bleibt stets der Einwand, dass eine nur zufällige, vielleicht durch die gleichen physiologischen Bedingungen hervorgerufene Ähnlichkeit, eine Analogie, vorliegt. Von einer Homologie im strengen Sinn des Wortes, kann hingegen zur Zeit keine Rede sein, da diese eben den Nachweis der gleichen Abstammung zur Voraussetzung hat, und ein solcher, auf breiter Grundlage zu führender Nachweis aber bis jetzt nicht im Entferntesten erbracht ist. Dass deshalb die phylogenetischen Erklärungsversuche des Exkretionssystems der Vertebraten nichts von ihrem Wert verlieren, braucht kaum ausdrücklich bemerkt zu werden.

Entsprechend dem Plan dieses Referates beschränke ich mich hier und in späteren Abschnitten auf eine Besprechung nur derjenigen phylogenetischen Hypothesen, welche an Untersuchungen bei Wirbeltieren anknüpfen. Die einschlägigen Arbeiten derjenigen Autoren, welche, wie Eisig, Hatschek, Ed. Meyer, Cunningham u. a., von Wirbellosen ausgehen, werden nicht referiert.

Es ist das Verdienst von Gegenbaur (104), zuerst (1870) darauf Gegenbaur. hingewiesen zu haben, dass das Harnsystem der Vertebraten in seiner einfachsten Form eine prinzipielle Übereinstimmung mit demjenigen von Würmern (speziell mit Schleifenkanälen der Anneliden) insofern zeigt,

als in beiden Fällen das Kanalsystem seinen Ursprung in der Leibeshöhle nimmt. Es war das Vornierensystem von *Petromyzon* mit seinen durch Max Schultze entdeckten wimpernden Peritonealöffnungen, welches der Vergleichung zu Grunde lag.

Die Entdeckung der Segmentaltrichter bei Plagiostomen hatte Semper und Balfour zu der Hypothese geführt, dass die Urnierkanälchen den Schleifenkanälen der Anneliden homolog seien. Die Übereinstimmung war in einigen wesentlichen Punkten in der That eine überraschende: hier wie dort besteht das Exkretionssystem aus segmentalen Kanälchen („Segmentalorgane“), welche mit Trichteröffnungen von der Leibeshöhle ihren Ursprung nehmen, diese Kanälchen erstrecken sich ferner von der Trichtermündung aus nach rückwärts in das nächstfolgende Segment, wo ihre Ausmündung statthat, es entsteht weiterhin der Trichterabschnitt und der drüsige Teil aus dem mittleren Keimblatt, der ausführende Abschnitt aber gesondert (bei den Blutegehn allerdings aus dem Ektoderm, bei den Haien nach der damaligen Auffassung aus dem Mesoderm), endlich bestehen in beiden Fällen Beziehungen des Exkretionssystems zu dem Genitalapparat. Diese namentlich von Semper bis ins einzelne durchgeführte und auf sorgfältige Spezialuntersuchungen gestützte Homologisierung erregte berechtigtes Aufsehen, denn es ward hier zum erstenmal auf Grund von ganz augenscheinlichen Homologien, der Versuch gemacht, das Problem der Wirbeltierabstammung zu lösen. Auch beschränkte sich Semper nicht auf eine Vergleichung des Exkretionssystems allein, sondern er zog auch die übrigen Organisationsverhältnisse beider Tiergruppen in Betracht.

Indessen standen der Homologisierung schon allein von seiten des Exkretionssystems bei aller sonstigen Übereinstimmung einige erhebliche Schwierigkeiten im Weg. So namentlich die verschiedene Endigungsweise der Segmentalorgane: während sie bei Anneliden gesondert in jedem Segment gegen die Haut verlaufen und in den meisten Fällen auf deren Oberfläche ausmünden, eröffnen sie sich bei den Selachiern in einen gemeinschaftlichen Längskanal, den Urnierengang, und durch diesen in die Kloake. Semper glaubt auf diesen Unterschied kein Gewicht legen zu müssen. Er betrachtete den ausführenden Abschnitt des Systems als eine neu hinzugekommene, sekundäre Bildung, obwohl der Umstand, dass der Gang bei Vertebraten ontogenetisch früher entsteht als die Kanälchen, gegen eine solche Auffassung sprechen musste. In wesentlich anderer Weise suchte Balfour dieser Schwierigkeit Herr zu werden. Nach ihm ist der Urnierengang nicht eine neue, der Urniere ursprünglich fremde Bildung, sondern er stellt selbst ein Urnierkanälchen dar und zwar das

vorderste derselben. Die Exkretionskanälchen sind zu einer gemeinschaftlichen Drüse verschmolzen, und für diese musste eine einzige Öffnung genügen, infolge dessen alle übrigen Mündungen atrophierten.

Ferner liess sich gegen die in Rede stehende Hypothese der Einwand machen, dass bei einer phylogenetischen Ableitung der Harnorgane der Vertebraten nur das älteste Exkretionssystem der letzteren, die Vorniere, und nicht die später entstandene Urnieren in Betracht zu ziehen sei. Semper wendete sich daher auch mit aller Entschiedenheit gegen die Aufstellung einer Vorniere im Sinne von W. Müller und betrachtete dieses Gebilde nur als einen eigentümlich modifizierten Teil des Urnierenganges, hervorgerufen durch das spätere Erscheinen der Urnieren beimanchen Anamniern. Balfour seinerseits ging über die Vorniere mit den Worten: „it is only an embryonic structure“ hinweg.

Gegen die Semper-Balfour'sche Hypothese erhob Fürbringer ^{Fürbringer.} entschieden Widerspruch. Speziell gegen Semper führte er ausser dem oben schon erwähnten noch andere Gründe ins Feld, gegen Balfour aber machte er den Einwand, dass die durchaus verschiedene Entstehungsweise des Vornierenganges und eines Urnierenkanälchens eine Homologisierung der beiderlei Bildungen nicht zulasse. Fürbringer trat wieder für die angezweifelte Stellung des Vornierensystems als eines selbständigen, primitiven Exkretionsorganes ein. Er verglich ebenfalls das Harnsystem der Wirbeltiere mit dem der Würmer, aber erstens war es das Vornierensystem der Vertebraten, von dem er in Übereinstimmung mit Gegenbaur ausging und zweitens zog er die Parallele nicht mit den Schleifenkanälen der Anneliden, sondern mit dem ungegliederten Exkretionssystem niederer Würmer. „Bei mehreren Abteilungen der Würmer (aber nicht bei den Annulaten) — und seine Spuren sind auch bei anderen Wirbellosen zu verfolgen — findet sich ein ungegliedertes Exkretionssystem, das im einzelnen die mannigfachste Anordnung darbietet, das aber in der Hauptsache aus zwei (paarigen) Gängen besteht, die einerseits durch mehr oder minder zahlreiche Peritonealkommunikationen (Wimpertrichter) mit der Bauchhöhle kommunizieren, andererseits mit ihren hinteren Enden in das Ende des Darmes resp. die Kloake einmünden. Damit ist zugleich die Definition des Vornierensystems der Vertebraten gegeben.“ Man sieht, dass der Vergleich sich bis ins einzelne durchführen liess und mit den damals bekannten entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen nicht in Widerspruch stand. Vor der Semper-Balfour'schen und der Mehrzahl der späteren Hypothesen hatte diese Auffassung namentlich den Vorzug, dass sie das ontogenetisch ältere Vornierensystem zum Vergleich heranzog

und nicht die jüngere Urniere oder gar Urniere und Vorniere zusammen, wie das spätere Autoren versucht haben. Erst nachdem durch die neuesten Untersuchungen gezeigt wurde, dass der Längskanal der Vorniere eine sekundäre Bildung ist, wurde jener Hypothese der Boden entzogen.

Balfour's
spätere An-
sichten.

Übrigens erkannte auch Balfour nachträglich die Schwierigkeiten, welche der Homologisierung der Urniere mit Schleifenkanälen entgegenstanden, an. In dem im Jahre 1881 erschienenen zweiten Band seiner vergleichenden Embryologie lässt er, wie ich vorgreifend erwähne, diese „schwierige Frage“ ausdrücklich unerörtert und neigt sich der Ansicht zu, dass die Vorniere das einzige Exkretionsorgan der ungegliederten Vorfahren der Chordaten gewesen sei. Mit der Segmentierung des Rumpfes ist dann eine Reihe segmentaler Nierenkanälchen (Urnierenkanälchen) aufgetreten, deren jedes ein seriales Homologon der Vorniere darstellt. Man erkennt, dass Balfour zwar seine ältere Ansicht von der Homodynamie der Urnierenkanälchen mit dem Vornierengang aufrecht erhält, im übrigen aber seine frühere Hypothese dem Standpunkt von Gegenbaur und Fürbringer anpasst.

Doch lässt er noch eine zweite Möglichkeit für die phylogenetische Entstehung der Urniere offen. Vielleicht, so meint er, sind die Urnierenkanälchen nur modifizierte Derivate von hinteren Vornierenkanälchen. Der Pronephros würde sich in diesem Falle ursprünglich über die ganze Länge des Rumpfes ausgedehnt und eine grosse Zahl von Seitenzweigen (= Vornierenkanälchen) besessen haben, die sich in den Vornierengang eröffneten. Mit dem Auftreten der Segmentierung im Verlauf der Phylogenie der Vertebraten erhielten dann die hinteren Kanälchen eine segmentale Anordnung und wurden so zu Urnierenkanälchen, während die vorderen ihre ursprüngliche Beschaffenheit behaltend die Vorniere darstellten. Nach dieser zweiten Hypothese Balfour's wäre somit ein Urnierenkanälchen nicht homodynam mit dem Vornierengang, sondern nur mit einem Vornierenkanälchen. Durch diese Auffassung nähert sich Balfour einigermaßen einer Ansicht, die in dem gleichen Jahr von Sedgwick aufgestellt wurde und die im folgenden Abschnitt näher besprochen werden soll.

IV. Metanephros.

Kupffer.

Dass die erste Anlage des Metanephros durch eine dorsale Ausstülpung („Ureterausstülpung“, „Nierengang“) des kaudalen Abschnittes des Urnierenganges entsteht, hat Kupffer (62, 6) zuerst beobachtet. Er hat zugleich in seiner grundlegenden Arbeit schon die beiden Möglichkeiten ventiliert, welche für die weitere Entwicklung in Betracht kommen. Diese Eventualitäten sind folgende: 1. es bildet sich das gesamte Kanal-

system der Niere durch fortgesetzte Ausstülpung von dem Nierengang aus, oder 2. es entsteht nur der distale Teil des Systems auf diesem Wege, während der proximale, die Harnkanälchen umfassende, Abschnitt eine gesonderte, selbständige Entstehung nimmt und sich nachträglich mit dem ersteren vereinigt. Der letzteren Ansicht neigte sich Kupffer zu, da er eine separate Anlage der Harnkanälchen beobachtet hatte.

Um die Entscheidung zwischen diesen zwei Möglichkeiten dreht sich von da ab der Streit lange Jahre hindurch. Es traten Waldeyer (106), Kölliker (88) und Toldt (107), der letztere namentlich auf Grund einer eingehenden Spezialarbeit, für die einheitliche Entwicklung der Niere durch fortgesetzte Ausstülpung des Nierenganges ein, eine Ansicht, die auch von Löwe (108) verfochten wurde. Auf der anderen Seite sprachen sich His (102), allerdings nur mit einer kurzen Angabe, ferner Lieberkühn (109) und namentlich Braun, in seiner wichtigen Arbeit über das Urogenitalsystem der Reptilien für die diskontinuierliche Anlage der Niere aus. Dann sind hier vor allem zwei Spezialuntersuchungen zu nennen, von Thayssen (110), einem Schüler Kupffer's, und von Riedel (56), einem Schüler Merkel's, welche genauere Angaben darüber brachten, welche Teile des Kanalsystems im einzelnen aus den beiden getrennten Anlagen hervorgehen. Diese beiden Arbeiten stimmen trotz einiger Differenzpunkte darin überein, dass die Sammelröhren aus dem Ureter, die gewundenen Harnkanälchen erster Ordnung und mindestens auch die Henle'schen Schleifen aus der gesonderten Anlage hervorgehen.

Vertreter
der kontinuierlichen
Anlage. (Waldeyer, Kölliker, Toldt, Löwe).

Vertreter
der diskontinuierlichen
Anlage. (His, Lieberkühn, Braun, Thayssen, Riedel).

Für diejenigen Forscher, welche eine diskontinuierliche Entstehung der Niere vertraten, war vor allem die weitere wichtige Frage zu beantworten: Woher stammt die selbständige Anlage der Harnkanälchen? Hier stimmen nun zunächst die Autoren darin überein, dass ein das vordere Ende des Nierenganges umgebendes Lager mesodermalen Gewebes, von den meisten als „Nierenblastem“ bezeichnet, den fraglichen Abschnitt der Niere liefert. Für die Vertreter der einheitlichen Entstehung der Niere vom Ureter aus, würde dieses Blastem nur die Bindesubstanzen (Kapsel, bindegewebiges Gerüst, Blutgefäße) liefern und daher kein spezielles Interesse verdienen; wenn aber ein Teil des Kanalsystems aus ihm hervorgeht, steht die Sache anders. Über die Abkunft des Blastems sind nun sehr verschiedene Ansichten laut geworden. So soll es, wenigstens in seinem wesentlichen, für die Drüsenkanälchen bestimmten Teil, von dem Epithel des Nierenganges abstammen (Kupffer und später Riedel 57), eine Ansicht, die eine vermittelnde Stellung zwischen den zwei Hauptgruppen der Forscher einnimmt, als sie zwar eine diskontinuierliche Anlage, in letzter Instanz aber doch eine einheitliche Abstammung

Das Nierenblastem und seine Abstammung.

des gesamten Nierenepithels postuliert. Braun hingegen und vermutungsweise auch Fürbringer, nehmen an, dass das Blastem, ebenso wie die Urnierenanlage, aus dem Peritonealepithel entsteht, eine Auffassung, welche für die phylogenetische Deutung des Metanephros in Betracht käme (s. unter Semper und Balfour). Eine dritte, von Sedgwick vertretene Auffassung kann erst an späterer Stelle besprochen werden.

Diesen unzureichenden positiven Kenntnissen entsprechend, standen die phylogenetischen Ableitungsversuche des Metanephros auf schwachen Füßen. Bekannt ist die Auffassung Semper's und Balfour's, nach welcher der Metanephros der Amnioten dem kaudalen Abschnitt des Mesonephros der Selachier und Urodelen homolog ist, weil in beiden Fällen besondere Ureteren, keine Verbindung mit dem Genitalsystem und endlich eine ähnliche Entwicklung (s. oben Braun) vorliegt. Gegen diese Hypothese wandte sich Fürbringer, unter anderem mit dem Hinweis auf die verschiedene Entstehungsweise der Ureteren. Er verteidigte den Satz, dass der Metanephros bei den Anamniern kein Homologon hat, sondern erst bei den Amnioten auftritt, als ein neuerworbenes drittes Harnsystem, welches einen Ersatz für die vergängliche Urniere darstellt. Doch hält es Fürbringer in Anbetracht der mancherlei Übereinstimmungen zwischen beiden Harnsystemen für wahrscheinlich, dass die Niere von einem früheren urnierenartigen Stadium ausgegangen ist. „Sie hat sich aber aus diesem in einer so eigenartigen Weise differenziert, dass sie in ihrer jetzigen Bildung als ein besonderes Harnsystem aufzufassen ist.“ Ebenso hat Kölliker auf Grund seiner eingehenden Untersuchung der Niere von Kaninchenembryonen entschieden die Ansicht vertreten, dass der Metanephros „ein Organ sui generis ist und keine Vergleichung mit der Urniere zulässt.“

B. II. Periode.

(Zeitraum zwischen der Arbeit Fürbringers und der des Grafen Spee.)

I. Pronephros.

Über die Entwicklung des Pronephros wurden in der vorliegenden Periode wesentlich neue Anschauungen nicht zutage gefördert, doch wurde die Kenntnis dieses Exkretionssystems erweitert durch die Entdeckung der Vorniere bei *Lepidosteus* und namentlich bei Vögeln und Säugetieren. Eine neue phylogenetische Auffassung des Vornierensystems, die bis in die neueste Zeit manche Anhänger gefunden hat, wurde durch Sedgwick eingeführt.

1. Anamnier.

Die Vorniere von *Bdellostoma* hat Weldon (121) am ausgewachsenen Tiere untersucht. Der Autor gelangt zu der inzwischen bestätigten Ansicht, dass dieses Organ bei seiner Rückbildung die Nebenniere liefert. Die Angabe Scotts (100), dass die Vorniere von *Petromyzon Planeri* durch segmentale Ausstülpungen des Vornierenganges sich bildet, kann ich übergehen, da dieselbe von späteren Untersuchern nicht bestätigt wurde.

Bdellostoma
(Weldon).

Petromyzon
(Scott).

Über die Entwicklung des Vornierensystems von *Accipenser ruthenus* teilt Salensky (95) mit, dass der „Wolffsche Gang“ als solider Strang, nicht als Peritonealfalte, wie Kowalewsky, Owsjannikow und Wagner (58) angaben, aus dem Mesoblast zwischen Urwirbeln und Seitenplatten entsteht. Nach seiner Abtrennung von diesem Blatt faltet er sich an seinem vorderen Ende und eröffnet sich mittelst eines Ostiums in die Bauchhöhle. Auch Balfour (4) hat bei *Accipenser* nur eine einzige Peritonealkommunikation gefunden; er weist auf die Ähnlichkeit dieses Pronephros mit dem der Teleostier hin¹⁾.

Accipenser
(Salensky,
Balfour).

Eine etwas ausführlichere Besprechung verdient die wichtige Arbeit von Balfour und Parker (7), in welcher die Vorniere von *Lepidosteus* zum erstenmal beschrieben wurde. Der Pronephros dieses Knochenganoiden stimmt, wie sich erwarten liess, in wesentlichen Punkten mit dem der Teleostier überein. Das System soll hier, ebenso wie von früheren Autoren für Knochenfische und Amphibien angegeben wurde, durch Abschnürung einer Peritonealfalte entstehen. Wie bei Knochenfischen kommt nur ein einziges Cölomostium zustande, das in ein, später stark gewundenes, Vornierenkanälchen führt. Es schnürt sich alsdann, ebenfalls wie bei Teleostiern, der den Trichter enthaltende Teil der Leibeshöhle als „Vornierenkammer“ von dem übrigen Cölom ab, und stülpt sich in diesen Raum ein Glomerulus ein. Doch unterscheidet sich diese Vornierenkammer durch ein sehr interessantes Merkmal von derjenigen der Knochenfische. Bei den letzteren erfolgt, wie bekannt, alsbald ein totaler Abschluss der Kammer gegen das Cölom, bei *Lepidosteus* dagegen bleibt eine Kommunikationsöffnung erhalten, die sich zu einem ziemlich langen, flimmernden Kanal ausbildet. Die Vorniere von *Lepidosteus* besteht somit auf der Höhe

Lepidosteus
(Balfour und
Parker).

¹⁾ Diese Angaben werden in einer soeben erschienenen Mitteilung durch v. Kupffer berichtet. Nach dieser im nächsten Jahre zu referierenden Arbeit sind bei *Accipenser sturio* jederseits 6 Trichter vorhanden, was mit dem sonstigen primitiven Verhalten des *Accipenser* besser im Einklang steht als die Angabe Salensky's und Balfour's.

ihrer Ausbildung: 1. aus einem gewundenen Drüsenkanälchen. Dieses mündet 2. in ein den Glomerulus enthaltendes Cölomdivertikel, und das letztere eröffnet sich 3. durch einen flimmernden Kanal in die allgemeine Leibeshöhle. Mit Recht weist Balfour darauf hin, dass diese Vorniere von *Lepidosteus* mit ihrem einzigen Kanälchen einem Urnierenkanälchen ähnlich gebaut ist. Schon früher hatten Fürbringer und Götte die Vornierenkammer nebst ihrem Glomerulus mit einem Malpighischen Körper der Urniere verglichen, Balfour und Parker aber können jetzt diesen Vergleich bis ins einzelne durchführen. Wie bei der Urniere von dem Malpighischen Körper einerseits das Drüsenkanälchen, andererseits der Peritonealtrichter, so geht von der Vornierenkammer einerseits das Vornierenkanälchen, andererseits der flimmernde Peritonealkanal aus. Dieser Beobachtung und Deutung Balfour's wurde in der Folgezeit wenig Beachtung zu teil, vielleicht deshalb, weil sie an einem Objekt gemacht wurde, dessen Vorniere in anderer Hinsicht stark reduziert ist. Sie scheint mir aber jetzt ein besonderes Interesse zu beanspruchen, nachdem kürzlich durch Semon nachgewiesen wurde, dass eine ganz ähnliche Einrichtung bei *Ichthyophis* besteht und sich in jedem Segment dieser sehr ausgebildeten Vorniere wiederholt. Semon zieht, wie wir sehen werden, auch denselben Vergleich mit der Urniere wie Balfour und Parker.

Auch die Teleostier haben, wie die beiden Autoren vermuten, ursprünglich einen solchen Peritonealtrichter der Vornierenkammer besessen, denn es kommt hier ontogenetisch eine entsprechende Peritonealkommunikation zustande, die sich aber im Gegensatz zu *Lepidosteus* alsbald schliesst, ohne sich in einen Flimmerkanal umzuwandeln.

Teleostier
(Balfour,
Emery,
Grossglick).

Für mehrere Arten von Teleostiern zeigte Balfour (5, 6), dass die sogenannte „Kopfniere“ (Hyrtl) beim erwachsenen Tier kein funktionierendes Exkretionsorgan mehr ist, sondern aus lymphoidem Gewebe besteht. Balfour ist geneigt, dieses Resultat, das er auch bei Ganoiden fand, zu verallgemeinern und anzunehmen, dass die Vorniere bei allen Ichthyopsiden, bei welchen sie überhaupt auftritt, lediglich ein embryonales resp. larvales Organ darstellt. Hiergegen erhob Emery (20, 21) Einsprache, indem er darauf hinwies, dass bei einigen Teleostiern wie *Zoarces*, *Fierasfer*, *Merlucius* die Vorniere zeitlebens, bei dem letztgenannten Fisch sogar als einziges Exkretionsorgan, persistiert. Aus der zwischen Emery (23) und Grossglick (39, 40) über diese Frage entstandenen Polemik geht soviel hervor, dass Emery's Angaben für *Fierasfer* wahrscheinlich zu Recht bestehen, und dass bei einigen anderen Knochenfischen die Vorniere sich jedenfalls auffallend

spät zurückbildet. Das Verhalten von *Fierasfer* allein dürfte aber nicht geeignet sein, die Stellung der Vorniere als eines nur embryonalen Exkretionsorgans zu erschüttern, da die parasitische Lebensweise dieses Knochenfisches das Stehenbleiben des Harnapparates auf einer embryonalen Entwicklungsstufe einigermaßen verständlich macht (vergl. Grossglick Nr. 40).

In wesentlich anderer Weise als sein Vorgänger hat Gasser (31) die Entwicklung des Vornierensystems bei Amphibien (*Alytes*) dargestellt. Diese Beschreibung gehört zu den korrektesten, welche über die Vornierenentwicklung nicht nur der Amphibien, sondern der Anamnier überhaupt in dieser und der vorigen Periode geliefert wurden. Nach derselben entsteht zuerst die Anlage der Vorniere als ein solider Mesoblastwulst an der Übergangsstelle der Urwirbel in die Seitenplatten. Vom hinteren Ende dieser Anlage wächst der Vornierengang als ein ebenfalls zunächst solider Zellenstrang nach hinten bis zur Kloake aus und zwar ohne dabei mit dem Mesoblast in Verbindung zu stehen; nur für das Anfangsstück desselben lässt sich ein Zusammenhang mit diesem Keimblatt nicht ebenso sicher ausschliessen wie weiter hinten. Während des Wachstums des Ganges enthält die Vornierenanlage ihre Lichtung und bilden sich ihre drei Peritonealkommunikationen aus.

Amphibien
(Gasser).

Die Arbeiten von Clarke (18) und Duval (19) waren mir nicht im Original zugänglich. Wie ich aus dem Jahresbericht der zoolog. Station zu Neapel entnehme, hat Duval die Entstehung der Vorniere aus einem soliden Mesoblastwulst gleichfalls richtig erkannt.

Clarke,
Duval.

2. Amnioten.

Hinsichtlich der Amnioten brachte der vorliegende Zeitabschnitt einen entschiedenen Fortschritt, der sich dadurch kennzeichnet, dass die vergleichend embryologischen Gesichtspunkte mehr in ihre Rechte traten als bisher. Man suchte bei den Amnioten nach einem Homologen der Anamniervorniere und fand es, resp. glaubte es gefunden zu haben, bei Vögeln und Säugern. Als Untersuchungsobjekt behauptete auch jetzt noch das Hühnchen den Vorrang. Unter den einschlägigen Arbeiten stehen die der Marburger Schule (Gasser, Siemerling) und die der englischen Forscher Balfour und Sedgwick im Vordergrund.

Nach Gasser und Siemerling (32, 33, 109) entsteht zuerst der Vornierengang, dann die Urniere. Erst später erheben sich im Bereich eines proximal von der Urniere gelegenen Abschnittes des Ganges Ausstülpungen der Pleuroperitonealhöhle gegen den Vornierengang, die sich

Gasser und
Siemerling.

von den Anlagen der Urnierenkanälchen durch ihre deutliche Kommunikation mit dem Cölom unterscheiden. Gegenüber diesen Cölomastülpungen befindet sich, wie Gasser schon 1878 mitteilte, ein freier Glomerulus, der von der Radix mesenterii ausgehend, dem Vornierenglomerulus der Amphibien vergleichbar ist. Häufig sind mehrere Glomeruli bis zu vier Stück vorhanden. Gasser und Siemerling sehen diese gesamte Anlage als Rudiment einer Vorniere an, eine Auffassung, die zur damaligen Zeit durchaus berechtigt erscheinen musste. Heutigen Tages wird man allerdings gegen die Deutung der Peritonealeinsenkungen als Vornierenkanälchen ihre späte Entstehung einwenden. In Bezug auf die Auffassung des Verhältnisses zwischen Vorniere und Urniere stellte sich Siemerling ganz auf den Standpunkt von Fürbringer. Noch muss erwähnt werden, dass derselbe namentlich deutlich bei Gänseembryonen einen allmählichen Übergang der Vornieren- in die Urnierenglomeruli konstatierte.

Balfour und
Sedgwick.

Unabhängig von den genannten Autoren hatten Balfour und Sedgwick (8, 9) einen äusseren Glomerulus beim Huhn gefunden und denselben ebenfalls mit dem Vornierenglomerulus der Amphibien homologisiert. Bald darauf kam aber Sedgwick (102) durch Untersuchung jüngerer Entwicklungsstadien zu dem Befund, dass dieser Glomerulus kein einheitlicher ist, sondern aus einer Anzahl von Gefässknäueln besteht, die den Malpighischen Körpern der vorderen Urnierenkanälchen entsprechen. Sie unterscheiden sich aber von den weiter hinten gelegenen echten (inneren) Glomeruli der Urniere dadurch, dass sie durch die Peritonealöffnungen der Urnierenkanälchen hindurch sich frei in die Leibeshöhle vorstülpen. Auch Balfour erkannte später (4) diese Thatsache an und nahm ebenfalls seine frühere Deutung zurück.

Homologa der Vornierenkanälchen glaubten die beiden englischen Forscher beim Huhn gefunden zu haben in Gestalt von mehreren (meist 3) Peritonealeinstülpungen, welche die erste Anlage des vorderen Abschnittes des Müller'schen Gangs darstellen. Diese Vorniere ist nach Balfour eine rasch vorübergehende Bildung, nur ihre vorderste Peritonealöffnung persistiert als Ostium der Tube. Sie entsteht ziemlich spät nach Ausbildung des Wolff'schen Ganges und hinter dessen vorderem Ende. Die betreffenden mehrfachen Peritonealausstülpungen wurden übrigens auch noch von einigen anderen Autoren konstatiert. Balfour behielt die Deutung dieser Gebilde als Vornierenkanälchen auch späterhin bei (4). Sedgwick (103) hingegen beschrieb schon 1881 eine völlig andere Bild-

ung als Vorniere¹⁾. Die Befunde dieses Forschers müssen hier etwas ausführlicher besprochen werden.

Sedgwick statuiert in der Anlage des Exkretionssystems der Vögel Sedgwick. drei hintereinander gelegene Abschnitte, die sich durch ihre Entwicklungsweise von einander unterscheiden. 1. Beschreibt er einen proximalen, über die Region des siebenten bis elften Somiten sich erstreckenden Teil, welcher zuerst auftritt. Hier entsteht durch eine kontinuierliche, von vorn nach hinten fortschreitende Wucherung des parietalen Mesoblast im Bereich der intermediären Zellmasse der proximale Abschnitt des Wolff'schen Ganges. Die Abtrennung des Zellwulstes vom Mesoblast, die ebenfalls in kraniokaudaler Richtung verläuft, ist hier eine unvollständige; es bleiben in bestimmten Intervallen verbindende Zellstränge erhalten, welche die Anlage der vordersten, rudimentären Exkretionskanälchen („Wolffian Tubules“) darstellen. Die Anordnung derselben ist keine segmentale, sie finden sich ebenso oft zwischen den Mesoblastsegmenten wie im Bereich derselben und scheinen meist zu ca. zweien in der Ausdehnung eines Somiten zu liegen. Auf den Umstand, dass diese proximalen Kanälchen sich nicht sekundär mit dem Gang verbinden, wie sonst die Urnierenkanälchen, sondern in Zusammenhang mit demselben entstehen, legt Sedgwick mit Recht Gewicht; er vergleicht ihre Bildungsweise mit der Entstehung der Vornierenkanälchen bei den Ichthyopsiden (nach Götte und Fürbringer) und zieht aus der Übereinstimmung den Schluss, dass der betreffende proximale Abschnitt des Exkretionssystems beim Huhn das Homologon einer Vorniere darstelle. 2. Im zweiten Abschnitt der gemeinschaftlichen Anlage (Region des zwölften bis fünfzehnten Somiten wächst der Vornierengang als Fortsetzung des peritonealen Stückes frei nach hinten aus. Dann aber treten im Anschluss an die fortschreitende Segmentierung des Mesoblasts auch hier Exkretionsröhrchen (Wolffian tubules), und zwar in segmentaler Anordnung auf, dadurch, dass Auswüchse des Ganges mit solchen der intermediären Zellmasse zusammen treffen. 3. Vom fünfzehnten Somiten nach rückwärts wächst der Gang völlig frei bis zur Kloake nach hinten. Mit diesem Abschnitt desselben verbinden sich die aus der intermediären Zellmasse entstandenen „Wolffian tubules“ verhältnismässig spät, nachdem sie in ihrer Entwicklung schon beträchtlich vorgerückt sind. Diesen Abschnitt fasst Sedgwick als Urnieren, den zweiten, wenn ich ihn recht verstehe, als eine Art Übergangsgebiet zwischen Vorniere und Urnieren auf.

¹⁾ Übrigens hält auch Sedgwick seine frühere Auffassung aufrecht und glaubt sie mit seiner neueren Ansicht vereinigen zu können, ohne jedoch die Gründe dafür anzuführen.

Von besonderem Einfluss auf die phylogenetische Auffassung, zu welcher Sedgwick gelangte, ist das Verhalten des von ihm und Balfour entdeckten Vornierenglomerulus. Es hatte sich wie erwähnt (s. o.) bei näherer Untersuchung (102 und 103) herausgestellt: erstens, dass derselbe kein einheitliches Gebilde ist wie bei den Amphibien, sondern aus einer Anzahl von Gefässknäueln besteht, und zweitens, dass diese letzteren nicht allein den Charakter von äusseren, freien Glomeruli tragen, sondern sich zum Teil in innere Glomeruli, d. h. unzweifelhafte Bestandteile der Urniere fortsetzen. Ein solcher Gefässknäuel beginnt nämlich in der zu einer Bucht sich erweiternden Peritonealmündung des Exkretionskanälchens und ragt mit diesem seinem proximalen Abschnitt später, wenn er sich mächtiger entwickelt, frei in die allgemeine Leibeshöhle vor als „äusserer Glomerulus.“ Er setzt sich aber auch auf die weiter distal gelegenen Teile des Kanälchens fort und stülpt hier einen der Bowman'schen Kapsel entsprechenden Kanalabschnitt ein, mit welchem zusammen er alsdann als „innerer Glomerulus“ einen echten Malpighischen Körper der Urniere bildet. Man kann einen solchen Gefässknäuel als gemischten Glomerulus oder Übergangsglomerulus bezeichnen. Dieselben finden sich im zweiten Abschnitt des Exkretionssystems (Übergangsgebiet), während proximal von ihnen einige rudimentäre äussere und distal, die echten, inneren Glomeruli der Urniere allein vorhanden sind. Ihr Vorkommen ist geeignet, den Gegensatz zwischen äusseren und inneren Glomeruli zu verwischen und damit einen Unterschied zwischen Vorniere und Urniere, auf den man bis dahin grosses Gewicht gelegt hatte. Es ist dies um so mehr der Fall, als die beidrei Gefässknäuel nach Sedgwick sich in „anatomisch korrespondierenden, d. h. homologen Teilen der Leibeshöhle entwickeln,“ denn das Lumen der Urnierenkanälchen ist, wie weiter unten ausgeführt werden soll, nach Sedgwicks Entdeckung ein abgeschnürter Teil des Cöloms.

An diese und andere Übereinstimmungspunkte zwischen Pro- und Mesonephros knüpft Sedgwick phylogenetische Schlüsse von grosser Tragweite, indem er die Ansicht entwickelt, dass beide Harndrüsen verschieden differenzierte Unterabteilungen eines ursprünglich einheitlichen Nierensystems seien. Vornieren- und Urnierenkanälchen wären somit seriale Homologa oder homodynamische Teile. Jenes ursprüngliche Exkretionssystem, welches die Vorfahren der heutigen Vertebraten besaßen, stellt sich Sedgwick in folgender Weise vor: es war segmental gebaut und bestand aus einem Gang, der sich in jedem Segment in die Leibeshöhle, eröffnete dicht

bei einem kontinuierlichen äusseren Glomerulus. Nur der vordere Abschnitt des Systems funktionierte während des Larvenlebens und behielt seine ursprüngliche Entwicklungsweise auch für späterhin bei. Es ist dies der Pronephros. Der nächstfolgende Abschnitt, die Urniere, erfuhr infolge der Ausbildung und alleinigen Funktion des Pronephros eine Verspätung und Modifikation seiner Entwicklung.

Sedgwick gründet seine Hypothese unstreitig auf eine sehr genaue Untersuchung der Entwicklung des Exkretionssystems. Wenn er trotzdem das Verhältnis zwischen Vorniere und Urniere in einer, wie erst später dargelegt werden kann, unrichtigen Weise auffasst, so ist das wohl hauptsächlich dem Umstand zuzuschreiben, dass er nicht von den einfacheren und klaren Befunden bei Anamniern, sondern von einem so schwierigen Objekt wie dem Hühnchen ausging. Seine Schlussfolgerungen sind daher auch nicht ganz frei von inneren Widersprüchen. So wird auf der einen Seite ein segmentaler Bau der primitiven Harndrüse der Vertebraten postuliert und andererseits soll doch der Vornierenabschnitt derselben, der gerade nach seinen Befunden beim Vogel dysmetamer ist, eine ursprüngliche Entwicklungsweise bewahrt haben. Die Annahme einer segmentalen Vorniere wiederum stützt sich nur auf die Angabe Fürbringer's, dass bei Amphibien die Zahl der Trichter mit der Zahl der im Bereich der Vorniere gelegenen Körpersegmente korrespondiert, während doch gerade Fürbringer darauf aufmerksam gemacht hatte, dass dies Verhältnis für *Petromyzon* nicht zutrifft, und auch beim Hühnchen Sedgwick selbst keine Metamerie gefunden hatte.

Nach Renson (86, 87), der in Waldeyer's Laboratorium die Entwicklung des Exkretionssystems der Vögel und Säugetiere in sorgfältiger Weise bearbeitete, entsteht die Vorniere beim Hühnchen nicht, wie Sedgwick angab, aus der intermediären Zellmasse, sondern aus dem Peritonealepithel in Gestalt von isolierten, segmentalen Zellenwucherungen. Diese enden zum Teil blind, zum Teil hängen sie mit dem Wolffschen Gang zusammen, dessen vorderer Abschnitt, wie schon Gasser beschrieben hatte, aus mehreren getrennten Stücken besteht. Namentlich aus den letzteren Angaben geht hervor, dass Renson die Vornierenanlage des Hühnchens im wesentlichen ganz richtig gesehen und nur in der Deutung der Bilder geirrt hat; das, was er als Gang ansah, sind offenbar Teile von Vornierenkanälchen, wie sich nach den neuesten Untersuchungen herausstellt. Der Irrtum ist leicht begreiflich, wenn man bedenkt, dass Renson ebenso wie Sedgwick u. a. für den Vergleich keine andere Grundlage hatte, als die damals herrschende unrichtige Ansicht von der

Renson.

Vornierenentwicklung der Amphibien durch partielle Abschnürung einer Peritonealfalte.

Renson fasst, ebenso wie Sedgwick, den Pro- und Mesonephros als Unterabteilungen eines einheitlichen Exkretionssystems auf und stützt sich dabei hauptsächlich ebenfalls auf die Beziehungen, die er zwischen äusseren Glomerulis der Vorniere und inneren Glomerulis der Urnieren gefunden zu haben glaubt.

Vorniere der
Säuger (Ren-
son, Jano-
sik).

Beim Kaninchen und der Ratte traf Renson ganz entsprechende Verhältnisse: einen vorderen Abschnitt des Exkretionssystems, dessen vorgängliche Kanälchen eine direkte Verbindung zwischen Cölom und vorderem Teil des Wolff'schen Ganges darstellen, und in Verbindung damit Andeutungen von äusseren Glomeruli. Renson fasst auch hier den gesamten Anlagekomplex als Vorniere auf und war somit der erste, welcher für Säugetiere das Vorhandensein eines Pronephros aufstellen konnte. Die von ihm als Vorniere beschriebenen Kanälchen bestätigte später Janosik (49) für das Kaninchen.

II. Meso- und Metanephros.

Sedgwick.

Sedgwick (101) fand zuerst beim Huhn, dass die Urnierenkanälchen nicht, wie man seit den Befunden Semper's und Balfour's allgemein annahm, durch Peritonealausstülpungen entstehen, sondern dass sie entsprechend einer älteren Ansicht in loco durch Differenzierung im Mesoblast, und zwar innerhalb der intermediären Zellenmasse, sich bilden. Der Hauptbestandteil dieser Substanz liefert die primären Tubuli, ein kleiner dorsaler Rest die sekundären, tertiären usw. Kanälchen. Sedgwick dehnte seine Untersuchungen auch auf Selachier aus. Hier, wo die Urnierenkanälchen vorübergehend oder dauernd offene Divertikel der Leibeshöhle darstellen, schien kaum ein Zweifel möglich, dass sie durch einen tatsächlichen Ausstülpungsprozess des Peritonealepithels sich bilden, wie es bisher angenommen ward. Um so überraschender war das Resultat, dass sie hier ebenfalls innerhalb der intermediären Zellenmasse sich anlegen. Während Balfour dieses Zellenlager durch eine totale Verschmelzung der Somato- und Splanchnopleura in der zwischen den Myotomhöhlen und der eigentlichen Peritonealhöhle gelegenen Region hatte entstehen lassen, fand Sedgwick, „dass die offene Verbindung („passage“) zwischen den beiden genannten Hohlräumen sich länger erhält, als bisher beschrieben ward“. Der verbindende Gang („passage“) wird von der Myotomhöhle später getrennt und stellt dann ein blindsackartiges, nur gegen die Peritonealhöhle zu offenes Röhrchen dar, und dieses ist die erste Anlage eines Urnieren-

kanälchens. — Bald darauf zeigte Weldon (120), dass auch bei *Lacerta* die Urniere nicht, wie Braun es angab, durch Peritonealausstülpungen, sondern im Sinne von Sedgwick entsteht. Weldon.

Über die Entwicklung des Metanephros beim Vogel kam Sedgwick zu folgendem Resultat. Es setzt sich die Anlage der Urniere (Blastem des Wolff'schen Körpers) nach rückwärts vom dreissigsten Ursegment ab ununterbrochen in das Zellenmaterial für die bleibende Niere fort. Das letztere, das Metanephrosblastem, hat die gleiche Genese und die gleichen Lagebeziehungen wie das Urnierenblastem und ist nur als ein hinterer Abschnitt desselben aufzufassen. Später umhüllt es das proximale Ende des vom Wolff'schen Gange auswachsenden Ureters, den es bei seinem weiteren Vorrücken begleitet. Die Ureterausstülpung erfährt dann stellenweise Erweiterungen, um welche sich das Nierenblastem anhäuft. Von diesen Stellen wachsen die Harnkanälchen aus und zwar auf Kosten der Zellen des Nierenblastems. Sedgwick stellt sich die Sache so vor, dass die Wände der Kanälchen vom Nierenblastem entstehen, das Lumen aber von Anfang ab mit dem des Ureter zusammenhängt. Sedgwick.

Dass die bleibende Niere der Amnioten aus einer mit der Urniere gemeinschaftlichen Anlage hervorgeht, bestimmt Sedgwick zu der Annahme, dass diese beiden Harndrüsen ebenfalls nur verschieden differenzierte Abschnitte eines ursprünglich einheitlichen Exkretionssystems seien. Es stimmt dies mit der Ansicht von Semper, Balfour und Braun überein, die aus anderen Gründen die Hypothese aufgestellt hatten, dass der Metanephros nur ein modifizierter kaudaler Abschnitt des Mesonephros sei.

So kam Sedgwick zu der Anschauung, dass alle drei Exkretionssysteme, denen wir bei Vertebraten begegnen, Pro-, Meso- und Metanephros, nur verschiedenartig umgestaltete Unterabteilungen eines von den Vorfahren ererbten einheitlichen Harnsystems sind, eine Auffassung, die der von Gegenbaur, W. Müller und Fürbringer und — was den Metanephros anlangt — speziell der von Kölliker vertretenen Anschauung diametral gegenübersteht. Dieser Gegensatz ist, wie im Folgenden gezeigt werden soll, bis heute noch nicht völlig ausgeglichen, wenngleich inzwischen wenigstens das Verhältnis zwischen Vorniere und Urniere wesentlich aufgeklärt und eine in gewissem Sinne vermittelnde Ansicht aufgestellt wurde, die in jüngster Zeit an Boden zu gewinnen scheint.

C. III. Periode.

(Von der Arbeit des Grafen Spee bis auf die neueste Zeit).

I. Pronephros.

1. Säugetiere.

Graf Spee.
Flemming.

Eine neue Wendung nahm die Frage nach der Entstehung der Exkretionsorgane, als im Jahre 1884 Graf Spee (111) seine vielgenannte Arbeit „Über die direkte Beteiligung des Ektoderms an der Bildung der Urnierenanlage des Meerschweinchens“ veröffentlichte. In dieser und ebenso in der zwei Jahre später erschienenen Publikation von Flemming (28) über das Kaninchen, wurde auf Grund sehr sorgfältiger, mit den Hilfsmitteln der neuesten Technik angestellter Untersuchungen der Nachweis erbracht, dass die erste Anlage des Exkretionssystems in Verbindung mit dem Ektoblast steht. Es ergab sich nämlich, dass der Vornierengang an seinem hinteren, kaudal vorwachsenden Ende in Zusammenhang mit jenem Keimblatt steht und in dasselbe ausläuft. Aus dem Umstand, dass an der Verbindungsstelle die Abgrenzung des Keimblattes gegen die Anlage des Ganges sich verwischt, dass ferner die Membrana prima sich vom Ektoblast auf die Innenfläche der genannten Anlage schlägt und endlich aus der Anwesenheit zahlreicher Mitosen des Ektoblast an der kritischen Stelle, schlossen die genannten Forscher, dass die fragliche Anlage aus dem äusseren Keimbatt entstehe.

Graf Spee und Flemming waren geneigt, das gesamte Exkretionssystem aus dem Ektoblast hervorgehen zu lassen, und glaubten in einem solchen Verhalten eine Bestätigung des His'schen Satzes, dass nur die Grenzblätter echte Epithelien liefern, zu sehen.

Bonnet.

Hiergegen erhob für Säugetiere (für Selachier schon vorher V. Wijhe, s. unten) zuerst Bonnet (13) mit Recht Einsprache, indem er an der mesoblastischen Entstehung der Urniere festhielt. Auch lässt er es offen, ob nicht ein proximaler Abschnitt des Wolffschen Ganges vom Cölom abstammt. Den überwiegenden Teil des Ganges aber leitet er beim Hund und Schaf in Übereinstimmung mit Spee und Flemming aus einer leistenförmigen Ektodermverdickung ab, welche nach ihrer Ablösung durch die gleichzeitig mit abgetrennte Membrana prima wie von einer Cuticula umscheidet wird.

Keibel.

Auch Keibel (52) sprach sich dafür aus, dass der Vornierengang beim Meerschweinchen aus dem Ektoblast entsteht. Er sagt: „Über

allen Zweifel erhaben ist, dass der Wolff'sche Gang in gewissen Entwicklungsstadien in eine Ektodermleiste übergeht, und zwar macht diese Verbindung mit dem Ektoderm durchaus nicht den Eindruck einer Einschaltung. Sie ist auch nicht von so kurzer Dauer.“ Dann hebt er hervor, dass der Gang an seinem distalen Ende mit dem Ektoderm verbunden bleibt, bis er die Aftermembran erreicht.

Auch für menschliche Embryonen wurden vor zwei Jahren durch H. Meyer (69) die obigen Angaben bestätigt. Der genannte Autor nimmt an, dass zwar ein proximaler Abschnitt des Ganges aus dem Mesoblast hervorgeht, dass aber der distale Teil der Anlage mit dem Ektoblast sich verbindet und hier seinen Ursprung erhält. Nach den Abbildungen Meyer's (Fig. 4 und 5) möchte man seiner Deutung im ersten Augenblick unbedingt zustimmen, namentlich seine Fig. 4 macht den Eindruck, als ob hier der Gang, wie Meyer es will, durch einfache Einfaltung des Ektoblasts entstände. Die beschriebene Ektoblastverbindung zeigt aber in einigen Einzelheiten, auf welche auch Felix zum Teil kürzlich hingewiesen, ein aussergewöhnliches Verhalten.

Meyer.

Im folgenden Jahre bestätigte Kollmann (57) den Befund Meyers, von dessen Richtigkeit er sich an den Originalpräparaten überzeugt hat, und beschrieb die erste Anlage des Vornierenganges an einem noch jüngeren menschlichen Embryo mit dreizehn Urwirbeln. Er bildet (Fig. 3, 4 und 8a) eine rinnenartige Einstülpung des Ektoblast ab (im Bereich des neunten und zehnten Ursegmentes) und deutet diese Einfaltung, an welcher eine Vergrösserung und Vermehrung der Zellen stattfindet, als Anlage des Vornierenganges. Leider ist das Objekt, wie das bei menschlichen Embryonen so häufig der Fall, mangelhaft konserviert. Wenn hier keine Kunstprodukte vorliegen, und die Deutung Meyers und Kollmanns die richtige ist, dann wäre in den menschlichen Embryonen ein wertvolles Beweismaterial für die ektoblastische Abkunft des Vornierenganges bei Säugern gefunden. Ich wüsste wenigstens keinen Entstehungsmodus, welcher so einwandfrei wäre, als die Abschnürung einer faltenartigen Einstülpung des Keimblattes.

Kollmann
1891.

Diese übereinstimmenden, zumeist durch sorgfältige Spezialuntersuchungen gewonnenen Befunde, können nicht widerlegt werden durch die kurzen gegenteiligen Angaben von Lockwood (64) und Fleischmann (27), in denen die ektoblastische Entstehung des Wolffschen Ganges einfach in Abrede gestellt wird, ohne dass die, wie mir scheint, unter allen Umständen vorhandene Verbindung des Ganges mit dem äusseren Keimblatt näher berücksichtigt ist. Einen wesentlich anderen Standpunkt nimmt in dieser Frage Martin (67) ein, der in genauer und kritischer

Gegner der
ektoblasti-
schen Ent-
stehung des
Vornieren-
ganges.
Lockwood u.
Fleisch-
mann.

Martin.

Weise die Entstehung der Exkretionsorgane beim Kaninchen behandelt. Martin giebt zunächst zu, dass der Urnierengang, abgesehen von dem Stadium seines ersten Auftretens, an seinem hinteren Ende mit dem Ektoblast verbunden ist, und zwar in der Regel so innig, dass sich eine Grenze zwischen ihm und dem genannten Blatt nicht ziehen lässt, und dass man von einer wirklichen Verschmelzung reden darf. Insoweit stimmt sein Befund mit dem von Graf Spee, Flemming u. a. überein. In der Deutung weicht er aber von diesen Forschern ab, insofern er die Verschmelzung des Ganges mit dem Ektoderm als eine sekundäre Erscheinung ansieht, etwa vergleichbar der „zeitweisen Einschaltung der Chorda in den Entoblast bei Säugern.“ Die Gründe für diese Auffassung findet Martin einmal darin, dass die Verschmelzung bei einzelnen Embryonen sich nur über einen einzigen Schnitt erstreckt, vor allem aber in der Thatsache, dass in einem jüngeren Stadium der Gang frei endet. Er hat anfänglich mit dem äusseren Keimblatt nichts zu thun, sondern entsteht mit der Urniere aus den Mittelplatten in der Weise, dass die anfangs gemeinschaftliche Anlage beider sich bei Embryonen von zehn bis elf Urwirbeln im Gebiet des neunten bis elften Urwirbels durch einen Spalt in eine ventrale und dorsale Abteilung trennt. Die erstere stellt die Anlage der Urniere, die zweite die des Ganges dar, welche letztere alsdann frei nach rückwärts wächst und sich mit dem Ektoblast verbindet. Dass Martins Darlegungen auf jeden Fall alle Beachtung verdienen, braucht kaum ausdrücklich bemerkt zu werden. In eine Diskussion der Ektoblastfrage kann ich erst weiter unten, nach Darlegung sämtlicher Befunde eingehen.

Zum Schluss mag noch notiert werden, dass auch Lockwood (64) das Vorhandensein einer Vorniere für das Kaninchen angiebt und Janosik (50) beim Menschen am vorderen Ende des Exkretionssystems eine Bildung fand (zwei Peritonealeinstülpungen nebst einer glomerulus-artigen Prominenz), die vielleicht einer Vorniere entspricht.

2. Selachier.

Den Anstoss zu einer neuen Auffassung der Vornierenentwicklung gaben die mitgeteilten Beobachtungen an Säugetierembryonen, die eigentliche Grundlage aber lieferten hier, wie auf so manchen anderen Gebieten der neueren Embryologie, Untersuchungen an Selachiern.

Balfour.

Nach den schon oben referierten Angaben Balfour's (2—4) entsteht die erste Anlage des Exkretionssystems bei Selachiern im Bereich des fünften Ursegmentes in Gestalt eines soliden, von der intermediären Zellmasse ausgehenden Wulstes (knob), der gegen den Ektoblast vor-

springt. Von demselben wächst ein anfänglich gleichfalls solider Zellenstrang (rod) nach rückwärts und stellt die Anlage des Vornierenganges (segmental duct.) dar. Der mesodermale Wulst erlangt ein Lumen, das sich auf den Gang fortsetzt, und eröffnet sich in die Leibeshöhle (Ostium abdominale der Tube). Er „stellt die einzige Bildung dar, welche als ein Rudiment der Vorniere betrachtet werden kann“ (4. pag. 570), eine Homologisierung, an die übrigens schon Fürbringer gedacht hatte. Durch irgend welche Struktureigentümlichkeiten liess sich dieselbe damals freilich nicht belegen, sie war eine Vermutung, wie denn auch die genannten Autoren an anderen Stellen den Mangel einer Vorniere als charakteristisch für die Selachier angaben.

Nachdem die Frage der ektodermalen Entstehung der Ex- van Wyhe. kretionsorgane durch Graf Spee wieder aufgeworfen war, zeigte van Wyhe 1886 in einer vorläufigen Mitteilung, (126), dass auch bei Raja der Vornierengang, nicht aber das übrige Exkretionssystem, in Verbindung mit dem Ektoblast entsteht. Der zuerst auftretende vordere Mesodermwulst erscheint nicht als solide Wucherung, wie es Balfour wollte, sondern als eine kontinuierliche Falte des Somatopleura unterhalb fünf Somiten. Dass dieser Teil der Anlage ein Homologon der Vorniere sei, sprach van Wyhe noch bestimmter aus als Balfour, aber ohne einen Grund hierfür anzuführen. Das Hinterende der Ausstülpung verschmilzt mit dem Ektoblast und bildet, indem es von da ab an diesem Keimblatt nach hinten weiter wächst, den Vornierengang.

Bald darauf bestätigte Beard (10) in einer vorläufigen Mitteilung die Angaben van Wyhe's an je einem Embryo von Torpedo und Scyllium.

In einer zweiten vorläufigen Mitteilung (127) erweiterte van Wyhe zwei Jahre später seine früheren Angaben. Er hatte inzwischen die Entwicklung des Vornierensystems auch bei Pristiurus und Scyllium untersucht und hier ebenfalls eine Beteiligung des Ektoblast bei der Entstehung des Vornierenganges gefunden; als beweisend erwähnt er, ebenso wie in seiner früheren Mitteilung, eine Teilungsfigur, bei welcher der eine Tochterkern in der einschichtigen Epidermis, der andere in der Anlage des Ganges sich befindet. Dass der zuerst entstehende vordere Mesodermwulst, welcher bei Pristiurus und Scyllium durch eine Ausstülpung des Cölomepithels unter drei Somiten sich bildet, in der That eine Vorniere ist, wurde hier zum erstenmal begründet, durch die Angabe, dass derselbe vorübergehend mittelst mehrerer (drei) Öffnungen mit der Leibeshöhle kommuniziert. Durch spätere Verschmelzung der drei Ostien entsteht die abdominale Tubenöffnung.

Rückert.

Gleichfalls im Jahre 1888, aber nach van Wyhe's zweiter vorläufiger Mitteilung, erschien meine eigene ausführliche Arbeit (92), deren Resultate unabhängig von denen van Wyhe's gewonnen waren. Ich war ebenfalls zu der Überzeugung gelangt, dass die erste mesodermale Anlage des Exkretionssystems der Selachier eine Vorniere sei, und konnte als Beweismomente hierfür die Struktur des Gebildes (Längskanal mit mehreren in die Leibeshöhle mündenden Querkäna len) und den Besitz von äusseren Glomeruli anführen.

Was die Entstehung dieser Vorniere anlangt, so wies ich zunächst darauf hin, dass eine intermediäre Zellenmasse im Sinne Balfour's bei Selachiern nicht existiert. Was als solche bezeichnet wurde, ist der ventrale Teil der Mesoblastsegmente. Aus diesen entwickelt sich die Vorniere, und dorsal von der letzteren später die Urnieren, weshalb der betreffende ventrale Somitenabschnitt im Gegensatz zu dem Sklero-Myotom als Nephrotom bezeichnet werden kann, oder auch als Gononephrotom, da ein Teil der Keimdrüsenanlage ebenfalls in sein Bereich fällt. Die Vornierenanlage entsteht nun aus einer Anzahl (*Torpedo* sechs, *Pristiurus* vier) metameren, von dem parietalen Blatt der Nephrotome hervorwuchernder Zellenstränge, die sich vorübergehend mit dem Ektoblast verbinden und dabei wahrscheinlich von ihm einen oberflächlichen Zellenbelag erhalten. Später, wenn diese in kaudaler Richtung auswachsenden Stränge hohl werden, stellen sie segmentale Divertikel oder Ausstülpungen des Mesoblast dar, welche mit der Leibeshöhle in offener Kommunikation stehen.

Die weitere Entwicklung ist für den proximalen und für den distalen Teil der Anlage bei *Torpedo* eine verschiedene. Der ventrale Abschnitt der Nephrotome, welcher die Ausgangsstelle der Divertikel vom Mesoblast darstellt, wird unter zunehmender Ausweitung des angrenzenden Abschnittes der unsegmentierten Leibeshöhle (Peritonealhöhle) in die letztere einbezogen. In Zusammenhang damit gehen die proximalen Divertikel, indem sie sich abflachen und verstreichen, in der Peritonealwand auf. Das Material der distalen Kanälchen hingegen bleibt dem Exkretionssystem erhalten. Diese Blindsäckchen konfluieren an ihrem peripheren, der Leibeshöhle abgewandten Umfang zu einem gemeinschaftlichen Längskanal (= Sammelrohr der übrigen Vornieren). Ausserdem verfallen sie einer von hinten nach vorn fortschreitenden Abschnürung vom Mesoblast, bis schliesslich nur die Peritonealkommunikation eines mittleren Divertikels erhalten bleibt. Dieser abgeschnürte Teil stellt den vorderen Abschnitt des primären Vornieren-

ganges dar und die erhaltene Peritonealkommunikation das ostium abdominale tubae.

Die Glomeruli gehen von der visceralen Peritonealwand, wo sie in Verbindung mit den intermetameren, die Aorta mit der Subintestinalvene verbindenden P. Mayer'schen Darmgefäßen stehen, aus und ragen in die abdominale Öffnung der Vornierenfalten vor.

In Bezug auf die ektoblastische Entstehung des Vornierenganges wird van Wyhe's Angabe bestätigt und ein Fall erwähnt, in welchem das hintere in Bildung begriffene Ende des Ganges eine sich abschnürende Falte des Ektoblast darstellt, ein Entstehungsmodus, welcher neuerdings (s. oben pag. 637) auch für den Menschen von Meyer und Kollmann angegeben wurde.

Endlich ist noch zu erwähnen, dass durch van Wyhe und mich das Auftreten von rudimentären Anlagen von Vornierenkanälchen im Bereich der Vorniere beschrieben wurde.

In seiner im folgenden Jahre erschienenen ausführlichen Arbeit führt van Wyhe (128) die Entstehung der Vorniere gleichfalls auf van Wyhe. Ausstülpungen der ventralen Somitenabschnitte zurück. Er rechnet aber die letzteren, die er als „Hypomeren“ bezeichnet, zu den Seitenplatten. Eine vorübergehende Verbindung der „Pronephrotome“ mit dem Ektoblast vor der Anlage des Vornierenganges stellt er in Abrede. An dem der Beschreibung zugrunde liegenden Embryo verschmilzt das mittlere der drei vorhandenen Pronephrotome mit dem genannten Keimblatt und stellt den Ausgangspunkt für die Anlage des Ganges dar. Was die Abstammung des letzteren anlangt, „so beteiligt sich das Ektoderm sicher an seiner Bildung“. Doch ist „die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass Zellen des Pronephros unter fortgesetzter Teilung den Gang in seiner ganzen Länge mitbilden helfen“. Diese letztere Eventualität wird jedoch als nicht wahrscheinlich bezeichnet. Für den Vornierenglomerulus schlägt van Wyhe den Namen „Glomus“ vor. Als solchen beschreibt er bei „Haifischembryonen“ einen Strang der von der dorsalen Lippe eines Vornierenostiums schräg zur ventralen zieht. Die von mir in der Mehrzahl gefundenen Vornierenglomeruli von Torpedo, die von der Splanchnopleura ausgehen, verwachsen, wie ich hier ergänzend zu meiner früheren Mitteilung (92) bemerke, ebenfalls mit der ventralen Lippe der ostien.

Die im Jahre 1891 erschienene kurze Mitteilung von Laguesse (61) Laguesse
1891. bestätigt für *Acanthias* die Resultate der übrigen Autoren. Bei einem Embryo von 37 Urvirbeln dehnt sich die Vorniere über den 7ten—10ten Somiten aus und ist oberflächlich in mindestens drei Unterabteilungen getrennt. Der Vornierengang verläuft vom hinteren Ende des Pronephros

aus gegen den Ektoblast, dem er sich anlegt und mit dem er weiter hinten innig verschmilzt; er endet als linsenförmige Anschwellung dieses Blattes und nimmt aus demselben seinen Ursprung.

3. Ganoiden und Teleostier.

Beard. Nach Beard's (11) vorläufiger Mitteilung entsteht die Vorniere von *Lepidosteus* als eine solide Ausstülpung des Mesoblast vom vierten bis neunten Somiten, die wahrscheinlich mit dem Ektoblast verschmilzt (am hinteren Ende? d. Ref.). Der Vornierengang bildet sich wahrscheinlich aus der inneren Zellenlage des Ektoblast, indem er nach rückwärts wächst. Anfänglich dehnt sich die Vorniere wohl über fünf oder sechs Somiten aus, aber ihr vorderer, unter den drei ersten Somiten gelegener Abschnitt atrophiert bald (würde mit *Torpedo* übereinstimmen. D. Ref.). Es scheinen in der Regel jederseits drei Trichter gebildet zu werden, deren hinterster wieder schwindet. Die zwei übrig bleibenden persistieren während der Larvenperiode. Es sind (im Gegensatz zu der Angabe Balfour's und Parker's pag. 627) jederseits zwei Vornierenkammern vorhanden.

Brook, Ryder. Für Teleostier wurde eine ektodermale Entstehung des Ganges in zwei vorläufigen kurzen Mitteilungen von Brook (15) und Ryder (94) behauptet. C. K. Hoffmann (46) dagegen erwähnt in seiner 1886 erschienenen Arbeit keine Beziehungen zum Ektoblast und schildert die Entstehung des Pronephrosystems in Übereinstimmung mit den älteren Angaben. Henneguy. Ferner trat Henneguy (44) in sehr bestimmter Weise für den mesodermalen Ursprung des Ganges ein, indem er denselben als einen „point indiscutable“ bezeichnet. Im übrigen leitet er das Vornierensystem der Teleostier, wie die älteren Autoren, von einer Falte der Somatopleura ab. M'Intosh and Prince. Auch M'Intosh and Prince (65) lassen den Wolff'schen Gang aus dem Mesoblast entstehen. Dasselbe giebt Wilson (125) für *Serranus* an. Wilson 1891. Es bildet sich der Gang hier in seiner vorderen Hälfte als hohle Ausstülpung der Somatopleura, in der hinteren als solider Strang. Am zweiten oder dritten Tag nach dem Ausschlüpfen lässt der Gang an seinem vorderen Ende eine nach vorn gerichtete Schleife entstehen (ähnlich wie bei *Accipenser* nach Salensky). Das Peritonealostium wird undeutlich, seine Stelle entspricht aber morphologisch dem Vorderende des Ganges.

4. Amphibien.

Das Vornierensystem der Amphibien wurde in neuester Zeit zum Gegenstand mehrerer gründlicher Arbeiten gemacht. Von den vorläufigen

Perenyi,
Brook.

Mitteilungen Perenyi's (81) und Brook's (15), deren Jeder mit ein paar Worten die ektoblastische Entstehung des Wolffschen Ganges für *Rana* behauptete, kann füglich abgesehen werden, denn keiner der Nachuntersucher fand diese Angaben bestätigt. Ebenso muss ich die Arbeiten von Kellog (54) und die von Marshall und Bles (66) übergehen, da sie mir nicht zugänglich waren.

Mollier.

Einen Fortschritt in der Erkenntnis der Vornierenbildung bei Amphibien brachte die Darstellung Molliers (93, 73). Dieselbe bestätigt zunächst die Ansicht von Gasser, dass die Vornierenanlage als ein solider Mesoblastwulst zwischen Somiten und Seitenplatten auftritt und nicht durch Faltenbildung. Allerdings nimmt diese Zellenwucherung später die Form einer Falte an, die vom ventralen Umfang des Somiten ausgeht und in die Seitenplatte sich fortsetzt. Man könnte daher glauben, dieselbe sei durch einen wirklichen Faltungsprozess der Somitenwand entstanden, der vielleicht nur deshalb, weil die Anlage solid ist, sich der Beobachtung entzieht. Das ist aber nicht der Fall. Vielmehr verdankt sie ihre Entstehung einer an Ort und Stelle auftretenden Zellenanhäufung, in deren Gefolge zunächst nur eine einzige und dann eine zweite Zellenreihe zu der schon vorhandenen hinzutritt. Erst dadurch, dass diese anfangs mehr regellos gelagerten Zellen sich später zu Blättern aufreihen, entsteht die Form der Falte. Ist dieses Stadium erreicht, dann zeigt die gesamte Vornierenanlage eine wesentliche Übereinstimmung mit derjenigen der Selachier, denn sie setzt sich aus einzelnen (bei Triton zwei, bei Anuren drei) metameren Abschnitten zusammen, deren jeder formell als eine Ausstülpung des zugehörigen Somiten erscheint. Ein jedes solches Divertikel wird zu einem Vornierenkanälchen und seine Kommunikation mit der Leibeshöhle zum Trichter. An ihren peripheren Enden verschmelzen wie bei Selachiern die Divertikel zu einem gemeinschaftlichen Längskanal (Sammelrohr).

Die Fortsetzung dieses Horizontalkanals, die von Fürbringer als „ventraler Teil der Vorniere“ beschrieben wurde, entsteht nicht kaudal von der Vorniere, wie man früher geglaubt hatte, sondern im Bereich der letzteren selbst, als ein kleiner ventro-lateraler Abschnitt des Vornierenwulstes. Dieses später zu einer S-förmigen Schlinge ausgezogene Kanalstück setzt sich distal in den eigentlichen Vornierengang fort. Die Anlage des letzteren tritt als eine kaudale Fortsetzung der Vornierenanlage auf und zeigt in ihrem vorderen, über zwei Somiten sich erstreckenden Abschnitt mit der letzteren eine grosse Übereinstimmung, so dass man sie von ihr, namentlich bei *Bufo*,

nur durch das geringere Volumen unterscheiden kann. Sie stellt im Bereich der vollgetroffenen Somiten eine Falte des parietalen Mesoblast dar, die sich dann jeweils nach rückwärts abschnürt. Der Unterschied gegenüber der Vorniere besteht nur darin, dass die segmentale Falte im Bereich des Ganges eine völlig einheitliche Bildung darstellt und nicht wie dort eine Trennung im Einzelstücke erkennen lässt. Ferner erfolgt später eine vollständige Abschnürung der Falte im Gegensatz zur Vorniere, deren segmentale Verbindungsstellen mit der Leibeshöhle als Trichter persistieren.

Die Beobachtung, dass bei Amphibien ein proximaler Abschnitt des Vornierenganges sich im Prinzip ebenso anlegt wie die Vorniere selbst, stimmt, wie ich hier schon hervorheben möchte, mit der Thatsache überein, dass bei *Torpedo* der distale Teil der Pronephrosanlage durch Abtrennung von der Leibeshöhle sich in den vorderen Abschnitt des Ganges umwandelt. Dieser für die phylogenetische Stellung des Vornierenganges meines Erachtens sehr bezeichnende Entwicklungsprozess, ist, wie weiter unten gezeigt wird, neuerdings auch für das Hühnchen festgestellt worden.

Ob der distale Abschnitt des Ganges in der gleichen Weise wie der proximale in loco aus dem Mesoblast entsteht oder ob er, wie Gasser es will, frei nach hinten auswächst, konnte Mollier nicht mit Sicherheit entscheiden; die letztere Möglichkeit bezeichnet er als die wahrscheinlichere. Mit dem Ektoblast steht die Anlage des Vornierenganges niemals in Verbindung.

Im Jahre 1891 erschien über die Vornierenentwicklung der Amphibien eine ausführliche Arbeit von Field (26), die sich ebenfalls durch die Sorgfalt der Beobachtungen auszeichnet. Sie enthält ausser dem rein beschreibenden Teil ein umfangreiches Kapitel mehr allgemeiner Natur, in welchem zuerst die gesamte über das Vornierensystem der Wirbeltiere vorhandene Litteratur besprochen wird. Es lässt sich nicht leugnen, dass Field an diese schwierige Aufgabe mit Kritik herantritt und mancher unrichtigen Angabe und Deutung mit Geschick zu Leibe geht; indessen möchte ich doch nicht allen Einwänden beistimmen, welche Verfasser gegen die Arbeiten anderer Autoren erhebt. Unter allen Umständen ist aber diese Zusammenstellung der neueren Litteratur, schon ihrer Vollständigkeit wegen, von Wert, wie Referent, dem sie bei Abfassung dieses Aufsatzes gute Dienste geleistet hat, dankbar anerkennen muss. Zum Schluss werden einige allgemeinere Fragen, welche sich an die Entwicklung des Vornierensystems anknüpfen, behandelt. Auf die daselbst entwickelten Anschauungen

werde ich später an geeigneter Stelle zurückkommen und beschränke ich mich zunächst auf eine Inhaltsangabe des beschreibenden Teils.

Das Material bestand aus Eiern und Larven von *Rana*, *Bufo* und *Amblystoma*. Der Beschreibung zugrunde gelegt ist *Rana*. Hier ist die erste Anlage der Vorniere als eine schwache Verdickung des parietalen Mesoblast schon sehr frühzeitig sichtbar (wenn sich die Ränder der Medullarplatte erst wenig erheben), was mit Mollier's Befunden übereinstimmt. Mit der Verdickung geht eine Ausweitung des angrenzenden Cölomabschnittes einher; der dorsale Teil der erweiterten Leibeshöhle stellt die „Vornierenkammer“ dar. Der Pronephroswulst verdickt sich ganz allmählich, indem an Stelle des ursprünglich einschichtigen parietalen Mesoblast zuerst zwei, dann drei Zellenreihen treten. Im Stadium von fünf Urwirbeln reicht er vom zweiten bis zum vierten Somiten, besitzt also schon die volle Ausdehnung der späteren Vorniere. Diese zwischen Urwirbeln und Seitenplatten gelegene Anschwellung besteht aus drei segmentalen Stücken, welche mit den drei zugehörigen Somiten in Verbindung stehen. Ventral, gegen die Seitenplatten zu, verschwindet dagegen der segmentale Charakter. An der Bildung des Wulstes nimmt auch das parietale Blatt der Somite einigen Anteil.

Nach Schluss des Medullarrohres tritt das Lumen des Kanalwerkes auf. Die erste Anlage eines Vornierenkanälchens erscheint auf dem Querschnitt als eine Falte, deren beide Blätter nebst dem unterliegenden parietalen Blatt des Peritoneums den drei Zellenreihen des früheren Wulstes entsprechen. Die Anlagen der drei Vornierenkanälchen sind aber nicht als getrennte Ausstülpungen des parietalen Mesoblast entstanden, sondern haben sich in dem ursprünglich zusammenhängenden Vornierenwulst differenziert. Nach Abschnürung der Somiten von den Seitenplatten münden sie in den dorsalen Teil der Leibeshöhle. Ob das „Sammelrohr“ (collecting trunk) durch Konfluenz der peripheren Teile der Querkänälchen entsteht, wie es Mollier angiebt, ist mir aus der Beschreibung nicht klar geworden. Der ventrale Teil der Vorniere, als „common trunk“ bezeichnet, bildet sich auf die von Mollier beschriebene Weise. Hinsichtlich der weiteren Ausbildung der Vorniere, die von Field eingehend verfolgt wurde, muss auf das Original verwiesen werden.

Die bindegewebige Hülle der Vorniere (Vornierenkapsel) entwickelt sich, wie Verf. in Übereinstimmung mit Duval angiebt, von den Urwirbeln aus. Es bildet schon in frühen Stadien die parietale Wand des Somiten eine Falte, die an der Aussenfläche der Vorniere vorbei in ventrolateraler Richtung auswächst und sich ventral von der Vorniere mit der Somatopleura verbindet. In den Lücken, die zwischen der Kapsel und der Vor-

niere und ebenso zwischen den einzelnen Windungen der letzteren übrig bleiben, bildet sich ein System von venösen Hohlräumen aus. Auch der Vornierengang wird von einem venösen Gefäss begleitet, welches die Anlage der hinteren Kardinalvene darstellt. Mit dem vorderen Ende der Vorniere sind zwei Venen verbunden, eine ventrale, die sich nach hinten in die Kardinalvene öffnet, und eine dorsale, die sich nach vorn in den Kopf fortsetzt.

Der Glomerulus entsteht als eine horizontale Falte der Splanchnopleura, welche schon bei ihrer ersten Anlage einige, wahrscheinlich zugewanderte, Mesenchymzellen einschliesst. Nachdem sich die Urwirbel vollständig von den Seitenplatten abgetrennt haben, sieht man, dass der Glomerulus am dorsalen Ende der Leibeshöhle haftet. Er erstreckt sich hier, nachdem er seine volle Ausdehnung erlangt hat, vom ersten Trichter bis etwas hinter den dritten und stellt in seiner Hauptmasse alsdann einen weiten Blutsinus dar. Ein Zusammenhang mit der Aorta ist vorhanden, in späteren Stadien wurde auch ein Eintritt von mehreren Aortaästen, deren Zahl sich aber nicht feststellen liess, beobachtet. Mehrmals hat Verf. an günstigen Objekten gesehen, dass der Aortenast nicht im Glomerulus selbst endigt, sondern diesem nur einen Seitenzweig abgibt, während der Hauptast zwischen Darm und Splanchnopleura nach abwärts verläuft. Field weist auf die Übereinstimmung hin mit der Gefässversorgung der Vornierenglomeruli bei Selachiern durch die morphologisch wichtigen P. Mayer'schen Darmgefässe.

Die Vornierenkammer ist von der übrigen Leibeshöhle nicht abgeschlossen; nur eine vorspringende Leiste, welche durch die Lungenanlage bedingt ist, führt eine unvollständige Abtrennung herbei. — Die Anlage des Vornierenganges entwickelt sich aus der caudalen Fortsetzung des Vornierenwulstes und lässt sich von diesem nicht abgrenzen. Der Gang entsteht in seiner ganzen Länge in loco aus einer ventral von der Abschnürungsstelle der Urwirbel gelegenen Verdickung der Somatopleura. Nur ein ganz kurzes caudales Endstück wächst unabhängig vom Mesoblast aus, um die Kloake zu erreichen. In dieser Hinsicht geht Field weiter als Mollier, welcher nur für einen vorderen, kurzen Abschnitt des Ganges mit Sicherheit eine Entstehung aus dem Mesoblast konstatiert hat, für den übrigen Abschnitt aber ein freies Auswachsen nach hinten als das Wahrscheinlichere annimmt. Wer die Schwierigkeit des Objektes kennt, wird sich über eine solche Meinungsverschiedenheit nicht wundern und mit seinem Urteil zurückhalten, bis weitere Untersuchungen vorliegen.

Was die Einmündung des Ganges in der Kloaka anlangt, so geht sein hinteres Ende durch den Spalt zwischen den abgetrennten Ur-

segmenten und der Leibeshöhle hindurch und eröffnet sich in den entodermalen Abschnitt des Darmrohres, der sich beim Frosch durch sein histologisches Verhalten von der Ektodermeinstülpung scharf unterscheidet. An der Mündungsstelle wachsen zwei seitliche Fortsätze aus der dorsalen Wand des Enddarms aus, in welche sich die Vornierengänge eröffnen. Später verschmelzen diese Fortsätze zu einem dorsalen Divertikel der Kloake.

Bei *Bufo* wurde im wesentlichen das Gleiche gefunden wie bei *Rana*. *Amblystoma* unterscheidet sich von den Anuren durch den Besitz von nur zwei Vornierensegmenten. Da der vordere Trichter hier ebenso wie bei *Triton* (nach Mollier) unterhalb des dritten Somiten liegt, also um ein Segment weiter kaudal als bei den Anuren, so vermutet Field, dass er dem zweiten Trichter der Anuren homolog ist. Es wäre hiernach bei den Anuren ein vorderes Vornierensegment ausgefallen. Ein accessorischer dritter Trichter, welcher bei *Amblystoma* ebenso wie bei *Triton* (Mollier) zuweilen vorkommt, tritt aber hinter dem zweiten auf und entspricht somit nicht den verloren gegangenen. (Vielleicht ist er einem Aussentrichter (Semon) von *Petromyzon* oder *Ichthyophis* homolog? d. Ref.)

Mit Rücksicht auf die Selachier und *Ichthyophis* (s. u.) verdient der Umstand Erwähnung, dass der Glomerulus von *Amblystoma* von der Splanchnopleura bis zur Somatopleura sich erstreckt und mit dem letzteren Blatt verschmilzt.

Die Resultate Field's stimmen zum grössten Teil mit denen Mollier's überein, was umso erfreulicher ist, als dieselben unabhängig von der Arbeit Mollier's gewonnen wurden. Nur in einem Punkt herrscht anscheinend eine Differenz, die aber nur auf einem Missverständnis beruht. Field hat ebenso wie Mollier gefunden, dass die Vorniere der Amphibien sich aus segmentalen Abschnitten aufbaut, die mit den zugehörigen Somiten anfänglich zusammenhängen und dass (bei *Amblystoma*) die zwei Vornierendivertikel mit den Höhlen der zugehörigen Somiten kommunizieren. Mit Recht vermeidet er, daraus zu schliessen, dass die Vornieren divertikal durch einen thatsächlich stattfindenden Ausstülpungsprozess der Somiten entstehen, wogegen ihre ganze Entwicklungsweise spricht. Er ist aber nicht im Recht, wenn er angiebt, dass Mollier eine solche Entstehung behauptet habe, da dieser sich doch pag. 216 ausdrücklich gegen einen solchen Vorgang erklärt. Das Missverständnis wurde offenbar dadurch veranlasst, dass Mollier an anderer Stelle sagt, die Vornierensegmente, wenn sie ein Lumen erhalten, „erscheinen“ als Ausstülpungen der Somiten, womit aber nur ihre Faltenform und der Zusammenhang der Falten mit den Urwirbeln gekennzeichnet werden sollte.

Auch mit der von mir beschriebenen Entwicklung der Selachier-vorniere sind die Befunde Field's, wie er selbst sagt, in voller Übereinstimmung (striking agreement), abgesehen von der Verbindung des Systems mit dem Ektoblast.

Im Interesse der Darstellung sollen die

5. Cyclostomen

erst an dieser Stelle, nach den Amphibien, besprochen werden.

Shipley. Shipley (110) und neuerdings auch Götte (37) beschreiben die Entstehung des Vornierensystems von *Petromyzon fluv.* wieder im Sinne der älteren Auffassung als Abschnürung einer Mesoblastrinne und bestreiten die gegenteiligen Angaben Scott's.

v. Kupffer. Nur die Darstellung, welche von Kupffer (60) von der Entwicklung der Vornierenkanälchen bei *Petromyzon Planeri* giebt, steht in Einklang mit den neueren Befunden bei den übrigen Wirbeltieren. Nach Kupffer treten die Kanälchen „successive als kegelförmige Erhebungen des Parietalblattes gegen das Exoderm auf“.

Eine segmentale Struktur der Vornierenanlage, ist für *Petromyzon* nicht nachgewiesen. Shipley wendet sich ausdrücklich gegen die diesbezüglichen Behauptungen Scott's und hat vier bis fünf Trichter im Bereich von drei Somiten konstatiert, was zu den Angaben Fürbringer's passt. Ebenso berichtet neuestens Götte, dass er „sowohl drei als fünf Kanäle im Bereich zweier oder dreier Metameren fand“. Trotzdem scheint mir eine ursprünglich segmentale Struktur der Vorniere auch für *Petromyzon* wahrscheinlich, denn nach v. Kupffer und Götte enthält die erste Anlage des Pronephros bei *Petromyzon fluv.* und *Planeri* drei Kanälchen resp. Peritonealkommunikationen, was mit der Zahl der in ihrem Bereich vorhandenen Somiten stimmt. Die Vermehrung der Trichterszahl tritt, wie Götte beschreibt, erst später auf und dürfte wohl einfach durch die neuesten Befunde Semons (104 und 105 s. unten pag. 659) aufgeklärt werden, nach welchen bei *Petromyzon* ebenso wie bei *Ichthyophis* die Vornierenkanälchen nachträglich noch eine zweite Art von Trichtern („Aussentrichter“) erhalten. Die Beobachtung Götte's, dass bisweilen zwei Trichterkanäle an ihrer Wurzel vereinigt sind, harmoniert mit einer solchen Auffassung.

Alle Autoren stimmen darin überein, dass jederseits ein einziger Vornierenglomerulus gebildet wird. Wie bei Urodelen und Anuren tritt eine vorübergehende Anschnürung einer Vornierenkammer auf; der Abschluss derselben ist nach Götte noch unvollständiger als bei Amphibien.

Der Vornierengang entsteht nach Götte „genau ebenso wie die Kopfniere und unterscheidet sich von dieser erst dadurch, dass er sich vollständig vom Parietalblatt abschnürt“. Götte's Beschreibung lässt sich mit den neueren Befunden bei Amphibien vortrefflich in Einklang bringen. Er hat ebenso wie Mollier die Anlage des Ganges in der vorderen Hälfte des Rumpfes streckenweise als offene Falte der Somatopleura und dazwischen wieder als abgeschnürten Strang gesehen. Dass der Wechsel der Bilder in jedem Segment einmal auftritt, erwähnt er allerdings nicht. In der hinteren Hälfte des Rumpfes erscheint die erste Anlage nur als ein solider Strang, welcher sich nach rückwärts unmerklich verliert. Götte nimmt an, dass auch hier der Gang in loco aus dem Mesoblast hervorgeht, was mit den Angaben Field's für Amphibien übereinstimmen würde. Wenn aber die Verhältnisse bei Petromyzon nicht wesentlich klarer liegen als bei Amphibien, so dürfte die Möglichkeit, dass der hintere Abschnitt des Ganges durch kaudales Auswachsen seines vorderen Teiles entsteht, vorderhand kaum mit Sicherheit auszuschliessen sein.

6. Reptilien.

Auch für Reptilien haben mehrere Forscher in kurzen, vorläufigen Mitteilungen eine Entstehung des Vornierenganges aus dem Ektoblast behauptet, so Perenyi (81) und Orr (79) für *Lacerta*, Mitsukuri (72) für *Chelonier* und Ostroumoff (80) für *Phrynocephalus*.

Perenyi,
Orr, Ostrou-
moff.

Mit diesen Befunden stimmen aber die sorgfältigen neueren Untersuchungen einiger anderer Autoren nicht überein. Hier ist vor allem v. Mihalkovics (70) zu nennen, der Erste, welcher das Vorhandensein einer Vorniere für Reptilien angab. Als solche fasste er bei *Lacerta agil.* die 3—4 vorderen Segmentalbläschen (Braun) auf, die man bisher als Anlagen von Urnierenkanälchen angesehen hatte. Dieselben entstehen nach Mihalkovics durch Abschnürung des medialen (dorsalen) Teiles der Seitenplatten, ihre Höhle ist ein Teil des Cöloms, ihre Wände sind abgetrennte Abschnitte der Seitenplatten. Auch mit der Höhle der Mesoblastsegmente stehen diese Bläschen vorübergehend in Verbindung, doch soll ihre Zahl eine geringere sein, als die der ersteren, indem ein Segmentalbläschen am lateralen Teile je eines oder zweier Körpersegmente liegt. Durch ihre vorübergehende Kommunikation mit dem Cölom unterscheiden sie sich von den weiter distal gelegenen Segmentalbläschen, den eigentlichen Urnierenkanälchen, die sich aus dem Urnierenblastem herausdifferenzieren und niemals mit dem Cölom in Verbindung stehen. Auf dieses Unterscheidungsmerkmal allein (Vornierenglomeruli hat

v. Mihal-
kovics.

er nicht gefunden) gründet v. Mihalkovics seine Diagnose „Vorniere“. Es steht somit in dieser Hinsicht auf dem Standpunkte von Gasser, Siemerling, Sedgwick und Renson, welche als charakteristisch für die Vorniere der Amnioten — abgesehen von den äusseren Glomeruli — die Peritonealkommunikationen ansehen. Dass dieses Merkmal für sich allein kein entscheidendes sein kann, wurde schon oben erwähnt. Trotzdem halte ich es für sehr wohl möglich — soweit ich ohne eigene Beobachtungen ein Urteil haben kann — dass die vorderen Segmentalbläschen in der That einer Vorniere angehören und zwar deshalb, weil sie sehr früh, wie es scheint noch vor der Anlage des Vornierenganges, auftreten. Nach Mihalkovics würde allerdings der proximale Abschnitt des Ganges (Sammelrohr) gleichzeitig mit den Vornierenkanälchen erscheinen, doch ist möglicherweise die betreffende Anlage nicht die des Ganges, sondern nur die caudale Fortsetzung weiter vorn gelegener Vornierenkanälchen¹⁾.

Strahl.

Einen weiteren Fortschritt brachte die kurze Mitteilung Strahl's (116), da hier die Exkretionskanälchen der Reptilien mit aller Bestimmtheit von den Ursegmenten abgeleitet wurden, was vor dem Erscheinen der oben besprochenen Selachierarbeiten geschah. Strahl's Angaben sprechen allerdings nicht gerade zu Gunsten einer Auffassung der vorderen Segmentalbläschen als Pronephros. Er erwähnt von einer „Vorniere“ nichts, sondern redet nur von „Segmentalbläschen“, deren Entstehung er im Bereich des 5. bis 18. Ursegments verfolgt hat, ohne einen bemerkenswerten Unterschied in der Genese zwischen vorderen und hinteren Bläschen zu konstatieren. Doch bemerkt er, dass bei den ersteren sekundär „ein Zusammenhang mit der Pleuroperitonealhöhle eintreten“ kann. Den Wolff'schen Gang leiten Mihalkovics und Strahl vom Mesoblast ab. (Mihalkovics vom medialen Teil der oberen Seitenplatte, Strahl von der Aussenwand der Segmentalbläschen). Nach Strahl erscheint der Gang in der Gegend etwa des 9.—10. Urwirbels, er wächst frei zwischen Ekto- und Mesoblast nach hinten weiter.

Hoffmann.

Erst durch die neueste Darstellung, die C. K. Hoffmann (47) von der Entstehung des Exkretionssystems bei *Lacerta* und *Tropidonotrix* giebt, erscheint ein engerer Anschluss an die Verhältnisse bei Anamniern ermöglicht. Nach Hoffmann tritt bei *Lacerta ag.* ebenso wie bei Selachiern eine Vorniere in Gestalt „einer segmentierten Falte oder einer Reihe segmentaler Ausstülpungen der Somatopleura“ an der Übergangsstelle des Somiten in die Seitenplatten im Bereich von

¹⁾ In diesem Sinn wurden ähnliche Bilder, welche Weldon beschrieben hat, von C. K. Hoffmann, wie mir scheint mit Recht, gedeutet.

6—7 Urwirbeln auf. Die Ausstülpungen verlaufen, wie für einen Teil derselben aus der Beschreibung und den Figuren hervorgeht, in caudaler Richtung wie bei Selachiern (während sie bei Amphibien konvergieren). Ein Unterschied besteht nur darin, dass in Zusammenhang mit der frühzeitigen Abtrennung des Somiten von den Seitenplatten, die Nephrostomen mit Ausnahme eines (bei *Lac. mur.* zweier) vorderen ihre Verbindung mit der Pleuroperitonealhöhle alsbald verlieren, so dass es hier nicht zur Ausbildung von Ostien kommt. Es ist dies eine Verkürzung der Entwicklung, die bei der Funktionslosigkeit der Vorniere nichts Ausserordentliches bietet, zumal auch bei *Torpedo* ein Teil der Ostien schon bald wieder verloren geht. Auch das weitere Verhalten der Vornierendivertikel würde mit den Vorgängen bei *Torpedo* bis in's Einzelne übereinstimmen. Es gehen bei *Lacerta* ein oder zwei vorderste Ausstülpungen ganz zu Grunde, die folgenden konfluieren dagegen zu einem Längskanal, welcher den Anfangsteil des Vornierenganges darstellt und mit dem Sammelrohr der übrigen Vorniere zu vergleichen wäre. Von der hintersten Ausstülpung wächst dann die Anlage des eigentlichen Vornierenganges caudal aus, indem sie sich dem Ektoblast dicht anlegt; eine wirkliche Verschmelzung mit diesem Blatt tritt aber nicht auf, und es kann daher eine ektoblastische Entstehung des Ganges nicht in Betracht kommen.

Eine wesentliche Übereinstimmung mit den Selachiern besteht ferner darin, dass im Bereich der Vorniere Urnierenkanälchen sich entwickeln. Während sie aber bei den Selachiern hier rudimentär bleiben und bald sich zurückbilden, brechen sie bei *Lacerta* in das Sammelrohr durch, ein Befund, der zu den neuesten Angaben von Felix über das Hühnchen stimmt. Drei bis vier am vorderen Abschnitt des Exkretionssystems gelegene „Malpighi'sche Körperchen“ sieht Hoffmann als zur Vorniere gehörig an.

Diese Mitteilungen über die Entstehung einer Vorniere bei Reptilien macht Hoffmann mit aller Vorsicht, indem er die Schwierigkeiten der Untersuchung ausdrücklich betont. Wenn die Entwicklung aber in der Weise vor sich geht, wie sie von Hoffmann aufgefasst wird, dann ist die Übereinstimmung mit den Selachiern in wesentlichen Punkten eine so grosse, dass man an der Identität dieser „Vorniere“ mit dem *Pronephros* der Anamnier nicht zweifeln kann. Sehr erwünscht wäre es, wenn sich noch nachweisen liesse, dass die vorderen Urnierenkanälchen wie bei den Selachiern dorsal, nicht ventral, von der Ursprungsstätte der *Pronephros*-Ausstülpungen entstehen¹⁾. Dieser Punkt dürfte für die Diagnose sehr

¹⁾ Auf diesen Punkt macht Field bei der Besprechung von Hoffmann's Arbeit schon aufmerksam.

in's Gewicht fallen, denn man kann nicht gut annehmen, dass die beiderlei Kanälchen bei dem einen Wirbeltier in einem umgekehrten Lageverhältnis zu einander aus dem Mesoblast hervorgehen als bei dem anderen. Wie sich der Reptilienpronephros von v. Mihalkovics zu dem von Hoffmann verhält, ob er einen Teil des letzteren darstellt oder nichts mit ihm zu thun hat, vielleicht den vordersten Urnierenkanälchen von Hoffmann entspricht, ist mir aus des Autors diesbezüglichen Bemerkungen nicht ganz klar geworden.

7. Vögel.

Brook,
Beard.

Auch für das Hühnchen suchten zwei Forscher, Brook (15) und Beard (10) in kurzen Mitteilungen den ektoblastischen Ursprung des Wolff'schen Ganges wahrscheinlich zu machen. Es dürfte aber heute wohl Niemand mehr an einen solchen Entstehungsmodus des Ganges beim

Graf Spee.

Vogel glauben, zumal selbst Graf Spee (112), gewiss ein unverdächtigster Gewährsmann, nicht im Stande war, einen solchen aufzufinden. Zu dem gleichen Resultate sind alle übrigen neueren Autoren (v. Mihalkovics, Janosik, Felix) gekommen.

v. Mihalkovics.

v. Mihalkovics fand beim Vogel in der Gegend des 6.—8. Somiten 2—3 Exkretionsröhrchen, die mittelst trichterartiger Öffnungen mit dem Cölom in offener Verbindung stehen. Er betrachtet sie im Gegensatz zu den aus dem „Urnierenblastem“ sich herausdifferenzierenden, viel später entstehenden Urnierenkanälchen als Vornierenkanälchen. Medial von denselben entstehen freie Glomeruli an der Wurzel des Gekröses. Es sind ihrer 5—6 und sie erstrecken sich über das Gebiet der Vornierenkanälchen nach rückwärts hinaus. In Bezug auf die Bildung des Vornierenganges stimmt Mihalkovics mit Gasser überein. Der Gang legt sich im Bereich des 5.—8. Somiten aus den Mittelplatten an und wächst von da, ohne Verbindung mit dem Mesoblast, frei nach hinten aus wahrscheinlich durch „interstitielle Vermehrung“ seiner eigenen Zellen.

Janosik.

Nach Janosik (49) entwickelt sich der Pronephros „etwas später als die Urniere“ und am vorderen Ende des Wolff'schen Ganges. Gegenüber den Vornierenkanälchen finden sich drei äussere Glomeruli. Dann folgt nach rückwärts ein Übergangsteil zwischen Pro- und Mesonephros mit 2—5 Kanälchen, die mit dem Peritonealepithel in Verbindung stehen und rasch atrophieren; an dieser Stelle tritt ein Übergangsglomerulus auf. In Bezug auf die Entstehung des Wolff'schen Ganges stimmt Janosik im Wesentlichen Gasser bei.

Die zahlreichen, zum Teil vortrefflichen Arbeiten, welche dem Exkretionssystem des Hühnchens gewidmet waren, vermochten, so sehr sie im allgemeinen unsere Kenntnisse gefördert haben, doch keinen befriedigenden Einblick in die erste Entstehung dieses Systems zu gewähren, wie die widersprechenden Angaben über die thatsächlichen Befunde beweisen. Hinsichtlich der Deutung der Thatsachen herrscht seit Ende der Siebziger Jahre allerdings insoweit eine gewisse Einhelligkeit, als fast alle Untersucher — es gilt dies auch für einige Bearbeiter der Reptilien und Säugetiere — geneigt waren, einen vorderen, vorgänglichen Abschnitt des Systems, mochte er sich in dieser oder jener Weise entwickeln, mochte er etwas früher oder später auftreten, als Vorniere anzusprechen. Aber die Kriterien, auf welche sich diese Deutung stützte, waren keine ausreichenden, oder können wenigstens heute nicht mehr als solche angesehen werden. Wenn man äussere Glomeruli fand und wenn zugleich die Entwicklung in dem betreffenden vorderen Abschnitt des Systems eine andere war als weiter caudal, im unzweifelhaften Gebiet der Urnieren (wobei namentlich Gewicht auf Verbindungen mit dem Cölom gelegt wurde), so schien die Diagnose gesichert. Ein Teil der Autoren bemühte sich auch, die Entwicklungsweise dieser Vornieren mit derjenigen des Amphibienpronephros in näheren Einklang zu bringen, ein Unternehmen, welches an der nicht hinreichend erkannten Vornierenentwicklung der Anamnier scheitern musste.

Erst durch die im vorigen Jahre erschienene Arbeit von Felix (24, 25.) Felix 1891. wurden die anscheinend verwickelten Verhältnisse beim Vogel aufgeklärt und auf die neueren Befunde bei Anamniern zurückgeführt. Hierbei ergab sich, dass das Hühnchen in Bezug auf die erste Entstehung des Exkretionssystems weit primitiver ist, als man es erwarten durfte; besonders die Übereinstimmung mit den Selachiern ist — soweit es sich um die Entstehung der Vorniere selbst handelt — eine auffallende.

Der erste Abschnitt der Arbeit von Felix behandelt die Entstehung und Beschaffenheit der intermediären Zellenmasse. Dieser die Seitenplatten und die Ursegmente verbindende Zellenstrang, welcher den Mutterboden für die Anlage des Exkretionssystems darstellt, war bisher nicht richtig aufgefasst worden, ein Umstand, welcher das Verständnis für die Genese des Exkretionssystems erschweren musste. Schon Kowalewsky und Gasser hatten den wichtigen Nachweis erbracht, dass die intermediäre Zellenmasse von feinen Spalten („Mittelplattenspalten“) durchsetzt ist, welche die Pleuraperitonealhöhle mit den Urwirbelhöhlen verbinden. Felix zeigt nun, dass dieser Zellenstrang, der in Abhängigkeit von der Bildung der Ursegmente und zum Teil direkt aus der Ursegmentplatte entsteht, im ausgebildeten Zustand segmentirt ist. Die Segmentirung ist eine ver-

schiedene, bald betrifft sie die ganze intermediäre Zellenmasse, bald nur den medialen Teil derselben. Ferner ergab sich, dass die Entstehung der intermediären Zellenmasse in innigem Zusammenhang mit der Entwicklung der Exkretionsorgane steht: sie geht der letzteren unmittelbar voran und fehlt in derjenigen (proximalen) Region, in welcher keine Exkretionskanälchen auftreten. Durch den segmentalen Bau der intermediären Zellenmasse nähert sich das Hühnchen den Selachiern. Dieser Befund und die gleichlautenden Angaben von Kollmann (siehe unten pag. 671) eröffnen, wie mir scheint, die Möglichkeit, auch für die Amnioten ebenso wie für die Selachier den Begriff der intermediären Zellenmasse in Zukunft ganz fallen zu lassen und durch den der Nephrotome zu ersetzen.

Was nun die erste Anlage des Exkretionssystems anlangt, so besteht dieselbe aus soliden, segmentalen Auswüchsen des parietalen Mesoblast, die vom hinteren Umfang des vierten bis achten Ursegmentes ausgehen und sich in kaudaler Richtung erstrecken. An einer der Serien fanden sich den vorderen Mesoblastwülsten gegenüber viermal Verdickungen des Ektoblast, die sich zweimal in Verbindung mit ersterem nachweisen liessen. Dieses Verhalten zeigt, wie Verfasser hervorhebt, eine völlige Übereinstimmung mit der von mir (92) für die Vornierenkanälchen der Selachier gegebenen Beschreibung. Während ich aber eine Beteiligung des Ektoblast am Aufbau der Vorniere nur als wahrscheinlich hinstellen konnte, ist sie nach Felix beim Hühnchen eine „ganz zweifellose“.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung erhalten die von Ektoblast wieder abgetrennten Mesodermwülste ein Lumen, das mit der Leibeshöhle in Zusammenhang steht, sie werden, wie die Vornierenkanälchen der Anamnier, zu Divertikeln des Cölom. Ihr distales Ende hat sich vom Mesoblast abgelöst und ist selbständig in kaudaler Richtung weitergewachsen, indem es sich entweder über oder lateralwärts von dem nächstfolgenden Mesodermwulst vorbeischiebt. Inzwischen hat sich der „Segmentalwulst“ (= Summe der segmentalen Mesoblastwülste) weiter nach rückwärts ausgedehnt, und sind auch vom neunten und zehnten Ursegment aus Divertikel entstanden. Die Gesamtzahl der letzteren (fünf) ist sich aber gleich geblieben, denn es beginnt der Segmentalwulst jetzt um zwei Somiten weiter kaudal (am sechsten) als früher, was wahrscheinlich auf ein Zugrundegehen der beiden vordersten Divertikel zurückzuführen ist.

Weiterhin verbinden sich die einzelnen den Vornierenkanälchen homologen Divertikel untereinander und bilden so einen

longitudinalen Gang, welcher dem Anfangsstück des Vornierenganges oder richtiger dem Sammelrohr entspricht. Die Verbindungen mit der intermediären Zellenmasse, den Querkanälen der Vorniere vergleichbar, bleiben zunächst noch erhalten. Die Lumina der Divertikel schwinden aber wieder, es geht die Lichtung des Ganges aus ihnen nicht hervor, sondern entsteht selbständig.

Bisher zeigte die erste Anlage des Exkretionssystems beim Hühnchen eine völlige Übereinstimmung mit der Vornierenentwicklung der Anamnier, speziell der Selachier. Wenn aber die Ausbreitung des Segmentalwulstes den zehnten Somiten kaudal überschreitet, tritt insofern eine Modifikation der Entwicklung auf, als die Zellenwucherungen von jetzt ab auch aus dem noch nicht segmentierten Mesoblast entstehen. Im Prinzip bleibt aber die Entwicklung die gleiche wie weiter vorn, d. h. es entstehen ebenfalls segmentale Zellenstränge, die durch Konfluenz den Längskanal bilden. Der ganze Unterschied ist einfach darin begründet, dass die Entwicklung des Vornierensystems rascher nach hinten fortschreitet als die Segmentierung des Mesoblast. Solche Mesoblastwülste treten bis zum fünfzehnten Somiten nach hinten auf.

Die gesamte von Felix als Vorniere aufgefasste Anlage erstreckt sich sonach vom vierten bis zum fünfzehnten Mesoblastsegment, kommt aber nicht gleichzeitig auf der ganzen Strecke zur Ausbildung, vielmehr atrophieren die vorderen Kanälchen, während die hinteren sich ausbilden. Vom fünfzehnten Somiten ab wächst der Gang frei nach rückwärts gegen die Kloake zu, ohne mit dem Ektoblast in Verbindung zu treten.

Auch das Vorkommen von rudimentären äusseren Glomeruli beschreibt Felix. Dieselben treten im Bereich des hinteren Vornierenabschnittes (10—15 Somit.) als Ausstülpungen des Splanchnopleura in die Leibeshöhle auf; sie stellen kleine polypenartige Gebilde dar, die durch einen hohlen Stiel mit der Leibeshöhle in Verbindung stehen. Ob in den Stiel ein Aortenast hineingeht ist zweifelhaft, doch zeigt die anliegende Aorta, genau im Bereich der Vorniere, eine scharf abgesetzte beträchtliche Erweiterung ihres Kalibers. Felix glaubt nicht, dass seine Glomeruli mit den von Sedgwick für ältere Stadien beschriebenen identisch seien, denn „sie sind ungemein labile Gebilde und scheinen sehr schnell wieder zu verschwinden“. Wenn dem so ist, würden zwei Generationen äusserer Glomeruli zeitlich nacheinander beim Hühnchen auftreten, was für die Auffassung dieser Gefässknäuel von grosser Bedeutung wäre.

Als weiterer wichtiger Befund ist noch das Vorhandensein von Urnierenkanälchen im Bereich der Vorniere zu erwähnen. Dieselben

sind nicht so rudimentär, wie bei den Selachiern, sondern verbinden sich wie bei den Reptilien (Hoffmann) mit dem Gang. Im vorderen Bereich der Vorniere sind sie bei der frühzeitigen Rückbildung der Vornierenkanälchen im einzelnen Fall schwer von den letzteren zu unterscheiden, doch kommen sie auch hier vor. Dass Urnierenkanälchen im Bereich des freien Glomerulus erscheinen, hebt Felix besonders hervor.

Die von Felix gegebene Beschreibung der ersten Anlage des Exkretionssystems beim Huhn steht — abgesehen von der nicht ektodermalen Entstehung des Ganges — fast Punkt für Punkt mit der Vornierenentwicklung der Selachier in Einklang, wie nach den bisherigen Darlegungen im einzelnen nicht mehr ausgeführt zu werden braucht. — Noch einen Gegenstand möchte ich dem Referat ergänzend beifügen. Auf meine briefliche Anfrage, wie sich die Urnierenkanälchen in Bezug auf ihre Lage zu den Vornierenkanälchen der gleichen Segmente verhalten, d. h. ob sie dorsal (= medial, = myotomwärts) von der Ursprungsstätte der letzteren aus dem Mesoblast entstehen oder nicht, übersandte mir Herr Kollege Felix eine Zeichnung, welche mir entschieden dafür zu sprechen scheint, dass auch in Bezug auf das gegenseitige Lageverhältnis der beiderlei Kanälchen Übereinstimmung zwischen Vögeln und Selachiern herrscht. Dieses Verhalten ist meines Erachtens geeignet (vgl. pag. 651) die von Felix gegebenen Deutungen zu stützen. Dass die von ihm als „Vorniere“ beschriebene Anlage in der That dem Pronephros der Anamnier homolog ist, kann angesichts der bis in's Einzelne gehenden Übereinstimmung nicht zweifelhaft sein.

Überraschend ist die grosse Länge dieser Vornierenanlage, bei einem so hochstehenden Vertebraten wie dem Hühnchen, denn im grossen und ganzen ist der Pronephros bei den niederen ausgedehnter als bei den höheren. Doch sind so auffallende Ausnahmen von dieser Regel schon bekannt, dass die Verhältnisse beim Hühnchen nicht gerade etwas Absonderliches bieten. Wenn man die kurze Vorniere der Urodelen und Anuren mit der des Hühnchens vergleicht, so könnte man auf die Vermuthung kommen, dass ein hinterer Abschnitt der von Felix als Vorniere gedeuteten Anlage nicht dem Pronephros der genannten Amphibien, sondern demjenigen vorderen Teil des Vornierengangs entspricht, welcher dortselbst in loco aus dem Mesoblast hervorgeht; die Entwicklungsweise des letzteren ist ja im wesentlichen die gleiche, wie die der Vorniere, wenigstens in den ersten Stadien. Ich erwähne diese Möglichkeit, weil sie unter Umständen als ein Einwand gegen die Felix'sche Auffassung geltend gemacht werden könnte. Dagegen spricht nun zu-

nächst das Vorhandensein rudimentärer Glomeruli gerade im hinteren Abschnitt der Vorniere. Ganz abgesehen davon verträgt sich aber die angedeutete Möglichkeit ganz gut mit der von Felix gegebenen Deutung, wie erst an späterer Stelle näher begründet werden kann.

Zum Schluss wird man fragen: in welchem Verhältnis steht der von Felix gefundene Pronephros des Hühnchens zu den von früheren Autoren beschriebenen „Vornieren“ bei Vögeln. Man kann, ohne in das Detail einzugehen, hierauf antworten, dass die früheren Forscher das entscheidende jüngste Stadium, in welchem die getrennten Anlagen von Vornierenkanälchen allein existieren, entweder nicht gesehen oder, soweit sie dasselbe gekannt hatten, nicht richtig gedeutet haben. Sie nahmen die getrennten Kanälchen als kontinuierliche Anlage des Ganges. Daher die fast allgemeine Angabe, dass der Gang gleichzeitig oder gar früher als die Vornierenkanälchen entstünde. Dass unter diesen Umständen auch mehrfach andere Bildungen wie z. B. rudimentäre Urnierenkanälchen als Vorniere angesehen wurden, kann in anbetracht der Schwierigkeit des Objektes und der rasch sich abspielenden Entwicklungsvorgänge nicht Wunder nehmen.

Schliesslich muss noch die Arbeit von Hans Rabl (84) über die Nebennierenentwicklung hier berührt werden, soweit dieselbe auf die Vornierenfrage Bezug hat. H. Rabl fand hinter der eigentlichen Vornierenanlage in einem verhältnismässig späten Entwicklungsstadium eine Anzahl (bis zu 8 auf einer Seite) von Kanälchen, die als Peritonealeinstülpungen auftreten. Er hält sie für distale Vornierenkanälchen wegen ihrer Lage und ihrer Entwicklung. Von den proximalen unterscheiden sie sich abgesehen von ihrem verspäteten Erscheinen dadurch, dass sie sich nicht mit dem Wolffschen Gang vereinigen.

Hans Rabl
1891.

Es schnürt sich ein solches Kanälchen alsbald vom Cölomepithel ab zu einem geschlossenen Bläschen; unter den Erscheinungen der Zellproliferation obliteriert dasselbe und bildet Sprossen, so dass später ein unter dem Cölomepithel gelegener Zellenstrang und hiervon gleichsam abgesprengte Epithelzellenhaufen vorhanden sind. Die Epithelzapfen wachsen dorsalwärts in das Mesodermgewebe zwischen Aorta und Urniere ein und liefern als „Nebennierenstränge“ die erste Anlage der Nebenniere. Ob sich H. Rabl's Ansicht von der Zugehörigkeit der Kanälchen zur Vorniere wird aufrecht erhalten lassen, müssen Untersuchungen bei anderen Vertebraten, wie Verf. selbst meint, lehren.

Im Anschluss an die eigentliche Vornierenentwicklung mögen noch einige wichtige Arbeiten der letzten Jahre besprochen werden, die, wenn

sie auch die Entstehung des Pronephros nicht behandeln, doch unsere Kenntnisse vom Bau des fertigen Organs in hervorragender Weise gefördert haben.

8. Die Vorniere von *Amphioxus*.

Im Jahre 1890 wurde die seit langer Zeit vergeblich gesuchte Niere des *Amphioxus* von Boveri (12) gefunden, eine der glänzendsten Entdeckungen auf dem Gebiet der neueren Morphologie. Nach Boveri's Beschreibung erstreckt sich dieses Organ über den ganzen Kiemendarm und besteht aus einer grossen Zahl (gegen 91) segmentaler, von Flimmer-epithel ausgekleideter Röhren, deren jedes mit mehreren (einem vorderen und gewöhnlich drei hinteren) Ostien in der Leibeshöhle beginnt und mit einer einzigen Öffnung in den Peribranchialraum mündet. Die letztgenannten Mündungen sind genau branchiomer angeordnet, d. h. auf jede primäre Kiemenspalte kommt ein Kanälchen. Da nun die primären Kiemenspalten, wie Boveri vermutet, höchst wahrscheinlich der durch die Myotome vorgezeichneten Körpermetamerie folgen, so wird ursprünglich jedes Nierenkanälchen einem zugehörigen Rumpfsegment entsprochen haben. Die Kiemengefässe bilden genau in jenem Bereich, wo sie an der medialen Seite der Nierenkanälchen vorbeiziehen, Glomeruli. Durch Karminfütterung wurde in den letzteren eine äusserst reichliche Ansammlung des Farbstoffes erzielt.

Weiss. In demselben Jahr erschien eine Arbeit von Weiss (119), in welcher die Nephridien des *Amphioxus* gleichfalls beschrieben wurden. Boveri und Weiss haben also die gleiche Entdeckung unabhängig voneinander gemacht. Weiss fand die Exkretionskanälchen durch Karminfütterung der lebenden Tiere. Ihre Cölomöffnungen hat er nicht sicher stellen können.

Während Weiss sich auf die Mitteilung des rein thatsächlichen Befundes beschränkt, knüpft Boveri an seine Entdeckung vergleichend anatomische Schlussfolgerungen von grosser Bedeutung, welche nicht nur für die Ableitung der Wirbeltiernieren im speziellen eine feste Grundlage liefern, sondern überhaupt für die Vergleichung des *Amphioxus* mit den Cranioten eine weite Perspektive für die Zukunft eröffnen.

Die erste Frage, welche der vergleichende Anatom stellen wird, ist die: wie verhält sich die *Amphioxus*nieren zu den Exkretionssystemen der Cranioten? Ist sie einem dieser Systeme homolog oder nicht? Mit überzeugenden Gründen liefert Boveri den Nachweis, dass die Segmentorgane des *Amphioxus* der Vorniere der Cranioten entsprechen. Der Pronephros ist der älteste und ursprünglichste Exkretionsapparat der

Vertebraten und es muss daher bei der Stellung, welche der Amphioxus im Stammbaum dieser Tiere einnimmt, von vornherein der Schluss nahe liegen, dass, wenn „der Amphioxus überhaupt ein den Verhältnissen der Cranioten vergleichbares Nierensystem besitzt, dies wohl eine Vorniere sein muss“. Und damit steht nun das Verhalten dieser Niere durchaus in Einklang, denn sie stimmt in so wesentlichen Punkten (segmentale Kanälchen, die in der Leibeshöhle beginnen und gegen das Ektoderm verlaufen) mit der Vorniere der Cranioten, speziell einem Entwicklungsstadium der Selachier, überein, dass an der Homologie kaum zu zweifeln ist. Allein die Beziehungen beider Bildungen zu den offenbar homologen segmentalen Darmgefässen (P. Mayer'sche Gefässe der Selachier und Kiemengefässe des Amphioxus) sind in dieser Hinsicht ausschlaggebend.

9. Die Vorniere von *Ichthyophis glut.*

Wichtige Aufschlüsse über das Urogenitalsystem der Cöcilien lieferte in neuester Zeit Semon (104, 105) durch Bearbeitung des wertvollen von P. und F. Sarasin gesammelten Materials von *Ichthyophis glut.* Die umfassenden Untersuchungen der beiden letztgenannten Forscher machen es sehr wahrscheinlich, dass die Cöcilien eine ursprünglichere Stellung einnehmen, als man bis dahin geglaubt hatte, dass sie der Stammform der Amphibien nahe stehen. Mit diesem Resultate harmonieren nun Semon's Befunde über das Exkretionssystem auf das Beste. Semon fand nämlich bei *Ichthyophis* eine verhältnismässig so vollkommen entwickelte Vorniere, wie sie bei keinem anderen Cranioten bisher angetroffen wurde.

Semon.

In dem jüngsten Stadium, das zur Beobachtung kam (Embryonen mit drei Kiemenknötchen), ist die Vorniere bereits voll ausgebildet und funktioniert als einziges Exkretionsorgan. Sie besitzt 12—13 Paar streng segmental angeordneter Kanälchen, von denen die hinteren rudimentär sind und teilweise den Vornierengang nicht mehr erreichen. Jedes dieser Querkänälehen mündet mit zwei Trichtern in das Cölom. Der eine Trichter („Innentrichter“) eröffnet sich in ein der Vornierenkammer anderer Anamnier entsprechendes Cölomdivertikel. Das letztere schnürt sich bei *Ichthyophis* mit Ausnahme von gleich zu erwähnenden Kommunikationsöffnungen total von der übrigen Leibeshöhle ab, zum wenigsten in späteren Entwicklungsstadien. Der „Innentrichter“ verhält sich sonach wie die bisher bekannten Vornierentrichter bei andern mit Vornierenkammern versehenen Anamniern. Hierzu kommt nun bei *Ichthyophis* für jedes Vornierenkanälchen noch ein zweiter Trichter, ein „Aussentrichter“, welcher in die allgemeine Leibeshöhle mündet. Man kann das Verhältnis auch ausdrücken, indem man sagt:

bei Ichthyophis ist der Vornierentrichter in zwei Äste gespalten, von denen der eine in die abgeschnürte, der andere in die freie Leibeshöhle mündet (vergl. pag. 627 *Lepidosteus*).

Das Zustandekommen der Aussentrichter erklärt Semon in folgender Weise. Ursprünglich münden die Querkanäle der Vorniere direkt durch je einen Trichter „in den innersten Winkel der unsegmentierten Leibeshöhle“. Später schnürt sich dieser letztere Abschnitt des Cöloms (als Vornierenkammer) von der übrigen Leibeshöhle ab, indem die beiden gegenüberliegenden Peritonealblätter der Länge nach miteinander verlöten. Die Vereinigung ist aber keine totale, wie z. B. bei Teleostiern, sondern immer an den Stellen, wo die Vornierenkanälchen sich in das Cölomdivertikel eröffnen, bleibt eine Kommunikation mit der allgemeinen Leibeshöhle bestehen. „Die Kommunikationsstelle selbst erhält Wimperung, und indem diese Stelle somit zu dem Trichter hinzugezogen wird, mündet das Vornierenkanälchen sowohl in die abgeschnürte, als auch in die freie Leibeshöhle. Später trennen sich die beiden ihrer Entstehung nach eng zusammengehörenden Trichtermündungen mehr und mehr von einander.“ Es entsteht der eingangs geschilderte Zustand, „wo ein gemeinsamer Trichterkanal sich in zwei gesonderte Trichter spaltet: den Innentrichter, der in die abgeschnürte, den Aussentrichter, der in die freie Leibeshöhle mündet.“

In das abgeschnürte Divertikel der Leibeshöhle (Vornierenkammer) dringen segmentale Gefässsprossen der Aorta vor, indem sie, immer zwischen je zwei aufeinander folgenden Innentrichtern, die dorsale Wand des Divertikels gegen die ventrale vorbuchten. Die Aortenäste entwickeln an ihrem Ende ein Wundernetz, und so entstehen die Vornieren-*Glomeruli*, welche eine streng segmentale Anordnung erkennen lassen. Die Gefässknäuel enden nicht frei im Cölomdivertikel, sondern dringen bis zur gegenüberliegenden Divertikelwand vor. Dadurch wird die von ihnen vorgestülpte dorsale Wand des Divertikels mit der ventralen in Kontakt gebracht, und das ursprünglich einheitliche Divertikel in segmentale Unterabteilungen zerlegt, doch ist die Trennung der letzteren keine vollständige.

Der im Bereich der Querkanäle gelegene Abschnitt des Vornierenganges (Sammelrohr) ist in den jüngsten Stadien mit Ausnahme seines proximalen, gewundenen Abschnittes gestreckt, später erlangt er bis zur Einmündungsstelle des vordersten Urnierenkanälchens einen stark gewundenen Verlauf. Die Fortsetzung des Kanals, der eigentliche Vornierengang, behält dagegen seine gerade Richtung bis zur Einmündung in die Kloake bei.

Auch die Querkanäle des Pronephros nehmen im weiteren Verlauf der Entwicklung eine starke Schlängelung an. Hierbei ist charakteristisch für die Kanäle der Vorniere im Gegensatz zu denen der Urnieren das Auftreten blindsäckförmiger Ausbuchtungen. Mit Beginn der Rückbildung der Vorniere treten Kontinuitätsunterbrechungen sowohl des Sammelrohres als der Querkanäle auf, namentlich findet man die Trichterkanäle von den Drüsenkanälen abgelöst. Im Larvenstadium, wenn die Tiere im Wasser leben, ist die Vorniere rückgebildet und funktionslos.

Von besonderem Interesse ist die Auffassung, zu welcher Semon bezüglich der Entstehung des Interrenal-Organ (nicht nervöser Teil der Nebenniere) gelangt. Der Malpighische Körper der Vorniere (= Cölomdivertikel + Glomeruli) schliesst nicht mit dem hinteren Ende der Drüse ab, sondern erstreckt sich, ebenso wie der Vornierengang, weit über die letzten Querkanäle nach rückwärts hinaus bis zum hinteren Ende des Rumpfes. Das Verhalten desselben ist dabei folgendes: Der Malpighische Körper lässt schon im Bereich der hintersten Vornierenkanälchen häufig die Glomeruli vermissen, es bleibt nur noch das leere Cölomdivertikel (= Böwmann'sche Kapsel) erhalten, das alsbald sein Lumen einbüsst. Die sich dicht aneinander legenden Wände erzeugen durch Epithelwucherung die Nebennierenballen. Der ursprünglich metamere Bau des Malpighischen Körpers der Vorniere erhält sich im interrenal-Organ in Gestalt von segmentalen Anschwellungen. Später mit der Rückbildung der Vorniere wird auch im Bereich der letzteren der Malpighische Körper in dieser Richtung umgewandelt, d. h. die Glomeruli bilden sich zurück, das Lumen des Cölomdivertikels schwindet und die Epithelwandungen liefern auch hier Nebennierenballen. So lässt sich das interrenale Organ als ein Umbildungsprodukt des Malpighischen Körpers der Vorniere deuten. Die Ausdehnung der Kapsel des Malpighischen Körpers auf den ganzen Rumpf liefert eine Stütze für die Ansicht, dass die Vorniere ursprünglich sich vom Herz bis zur Kloakengegend erstreckt hat.

10. Die Vorniere und Urnieren von Crocodiliern und Cheloniern.

Über die Anlage der Exkretionsorgane von Krokodilen und Schildkröten, die bisher so gut wie unbekannt war, hat Wiedersheim (122—24) Aufschluss gebracht. Es ergab sich, dass die genannten Reptilien weit primitivere Verhältnisse in Bezug auf die Exkretionsorgane darbieten, wie die bisher ausschliesslich untersuchten Eidechsen, Blindschleichen und Schlangen. Wiedersheim hatte Embryonen von *Crocodylus biporeus*

Wiedersheim.

tus von 10 mm an aufwärts und von *Chelonia midas* von 13 mm an aufwärts zur Verfügung. Die erste Anlage der Vorniere und auch die der Urnieren, mit Ausnahme ihres hintersten Abschnittes, war bei den jüngsten Embryonen schon abgelaufen, und es war aus diesem Grunde eine scharfe Abgrenzung der beiden Exkretionssysteme nicht durchzuführen. Ich werde daher auch im Referat entgegen der sonstigen Disposition den Pro- und Mesonephros der genannten Reptilien zusammen abhandeln.

Im vorderen Bereich der Harndrüse findet sich ein dem Vornierenglomerulus anderer Tiere vergleichbarer starker Gefäßknäuel, ein „Glomus“ (van Wyhe), der vom Peritonealepithel überzogen frei in die Bauchhöhle hinabhängt. Derselbe erstreckt sich über mehr als vier Körpersegmente und stellt ein einheitliches, nicht segmentiertes Gebilde dar, wie Wiedersheim ausdrücklich betont; er ist aber gelappt und besitzt, wie aus der Beschreibung des jüngsten Stadiums vom Krokodil hervorgeht, zwar nirgends vollständige Unterbrechungen, aber stellenweise doch starke Abflachungen.

Dieser Gefäßknäuel, welcher erst bei Krokodilen von 70–80 mm schwindet, gehört seinem Verhalten nach dem Vornierensystem an. Ob aber der in seinem Bereich gelegene Abschnitt der Harndrüse in seiner ganzen Länge in den vorliegenden Stadien als Vorniere aufzufassen ist, lässt Wiedersheim unentschieden; er hält es für wahrscheinlich, dass auch ein vorderer Teil der Urnieren mit in das Bereich des „Glomus“ fällt. Sicher aber müssen einige vordere, schwach entwickelte Drüsenkanälchen, die mit Wimpertrichtern in das Cölom münden, als Vornierenkanälchen angesprochen werden. Dieselben erfahren erst ziemlich spät eine Rückbildung. Ihre Zahl lässt sich wegen der Unmöglichkeit einer Abgrenzung gegen die Urnierenkanälchen nicht bestimmen.

Verfolgt man die Harndrüse von vorn nach rückwärts so trifft man auf stufenweise Umgestaltungen: die am meisten proximal gelegenen Trichter münden direkt in das Cölom, ohne jede nähere Beziehung zu dem auch hier schwach entwickelten Glomerulus. Ihre Thätigkeit beschränkt sich auf die Aufnahme der im Cölom vorhandenen serösen Flüssigkeit. Etwas weiter kaudalwärts kommen dann die Trichtermündungen in nächste Nachbarschaft des stärker entwickelten Glomerulus, so dass ein Teil „Glomussekretes“ jetzt direkt in die Trichter abgeführt werden kann. Noch etwas mehr nach hinten erfährt diese physiologisch bedeutsame Umgestaltung des Organs eine weitere Steigerung. Es wird hier der Glomus durch das zwischen ihm und dem Mesenterium heraufgewachsene Peritoneum vom Cölom abgekapselt, so dass die Trichter jetzt nicht mehr in das Cölom münden, sondern sich nur gegen den ihnen

dicht anliegenden Glomus eröffnen. Sie werden jetzt hauptsächlich nur Glomusexkret aufnehmen, doch wird die seröse Flüssigkeit der Bauchhöhle ihnen deshalb nicht völlig entzogen sein, da das den Glomus enthaltende abgekapselte Cölomdivertikel (Vornierenkammer) nach vorn noch frei gegen den Hauptraum des Cöloms zu offen ist. Wiedersheim bezeichnet diese letzteren Trichter, die er als später erworbene Bildungen ansieht, als solche „zweiter Ordnung“ im Gegensatz zu den in das Cölom mündenden, den „Trichtern erster Ordnung“. Semon (105) glaubt, dass die ersteren den „Innentrichtern“ von *Ichthyophis* entsprechen. Da ich die beiden Objekte nicht aus eigener Anschauung kenne, bin ich nicht im stande zu beurteilen, in wie weit die betreffenden Gebilde einander vergleichbar sind.

Noch mehr kaudalwärts erfolgt eine weitere ganz allmähliche Änderung der Verhältnisse. Einzelne Teile des bis dahin einheitlichen Glomus erscheinen von der Hauptmasse wie abgesprengt, und es wird schliesslich durch das Einwachsen von Scheidewänden der grosse, einheitliche Glomus in eine Anzahl getrennter Glomeruli zerlegt. Dieselben behalten anfänglich ihre ursprüngliche Lage an der medialen Seite der Harndrüse bei. Gegen die Beckenregion zu büssen sie dieselbe ein, man trifft sie dann in grosser Zahl an den verschiedensten Stellen der ersteren. Dasselbe ist auch mit den zugehörigen Nephrostomen der Fall, welche von Wiedersheim als solche dritter Ordnung bezeichnet werden.

Aus seinen Beobachtungen folgert Wiedersheim, dass die Glomeruli dem Glomus morphologisch gleichwertig sind und ebenso die Nephrostomen dritter Ordnung denen der ersten und zweiten Ordnung. Es lässt sich in der Ontogenese der Harndrüse „der ganze Etappenweg verfolgen, welchen das Harnorgan der Vertebraten zwecks Anbahnung günstigerer physiologischer Zustände in seiner allmählichen Emancipation vom Hauptraum des Cöloms genommen hat. Alle jene drei Arten von Nephrostomen sind nur Modifikationen einer und derselben Einrichtung, und alle fallen deshalb, ebenso wie Glomus und Glomerulus unter den gleichen morphologischen Gesichtspunkt“.

Schliesslich hebt Wiedersheim noch hervor, dass bei den von ihm untersuchten Krokodilen und Schildkröten im vorderen Abschnitt der Harndrüse zahlreiche wimpernde und funktionierende Peritonealtrichter vorhanden sind, während bei den übrigen Reptilien die Peritonealkommunikationen höchstens in den allerersten Entwicklungsstadien auftreten. „Dadurch stellt das embryonale Harnsystem dieser beiden Reptiliengruppen ein wichtiges Bindeglied zwischen dem Harnsystem der übrigen Sauropsiden

und Säuger einer- und demjenigen der Anamnier, wie vor allem der Selachier und Amphibien andererseits dar.“

Kritische Zusammenfassung der neueren Befunde über die Entwicklung des Vornierensystems

Überblicken wir zum Schluss die in neuerer Zeit über die Entwicklung des Vornierensystems gewonnenen Resultate, so ergibt sich zunächst über die Vorniere selbst eine ziemliche Übereinstimmung. Dieselbe entsteht überall da, wo sie in jüngster Zeit genauer untersucht wurde, aus segmentalen Divertikeln des parietalen Mesoblast, die an ihren distalen Enden mit einander verschmelzen, und so einen die Querkanäle aufnehmenden Längskanal (Sammelrohr) bilden. Strittig ist nur die Frage, ob sich die erste Anlage der Vorniere auch proximal von ihrem hinteren Ende bei Selachiern vorübergehend mit dem Ektoblast verbindet, wie ich (92) angegeben habe und Felix (24, 25) neuerdings für das Hühnchen bestätigt hat, oder ob dies nicht der Fall ist, wie van Wijhe meint. Ich kann meinen früher beschriebenen Präparaten nach nochmaliger Durchsicht keine andere Deutung geben als damals und möchte in Übereinstimmung mit Felix die widersprechenden Angaben dadurch erklären, dass die Verbindung ein so rasch vorübergehender Zustand ist, dass sie sich leicht der Beobachtung entzieht; vielleicht tritt sie nicht einmal regelmässig auf, da sie funktionell völlig bedeutungslos ist. Dass sie aber vom morphologischen Gesichtspunkt aus keine rein zufällige Erscheinung ist, möchte man nach dem Verhalten des *Amphioxus* annehmen.

Charakteristisch ist ferner für die Vorniere der Besitz eines Gefässknäuels, der durch die Aorta versorgt, von der Radix mesenterii aus ursprünglich frei in die Leibeshöhle vorragt gegen die Vornierentrichter zu. („freier“, „äusserer“ Glomerulus). Der den Glomerulus und die Vornierentrichter enthaltende Abschnitt der Leibeshöhle kann sich von dem übrigen Cölom durch Verlötung von Splanchno- und Somatopleura als „Vornierenkammer“ abschliessen, entweder vollständig (Teleostier) oder partiell (*Lepidosteus*, *Ichthyophis*, *Crocodyli*, *Chelonier*) oder nur ganz vorübergehend und unvollständig (übrige Amphibien, *Petromyzonten*).

Bei *Ichthyophis* unterbleibt der Verschluss der Vornierenkammer an den Stellen der ursprünglichen Trichtermündungen und bilden sich hier wimpernde Kommunikationsöffnungen mit der Leibeshöhle aus, so dass die Vornierenkanäle dann je zwei Trichter besitzen, einen „Innentrichter“, der in die Vornierenkammer, und einen „Aussentrichter“, der in die freie Leibeshöhle mündet. Da diese Einrichtung sich gerade bei der

vollkommensten Craniotenvorniere (pag. 659), welche wir kennen, vorfindet, so wird man geneigt sein, derselben eine mehr als zufällige Bedeutung zuzusprechen. Dass dieselbe bei den Cranioten in der That eine weitere Verbreitung besessen haben muss, macht das ganz entsprechende Verhalten des Lepidosteusvorniere (pag. 627) wahrscheinlich. Auch liegt Grund zu der Annahme vor, dass auch bei den übrigen Amphibien, bei Petromyzonten und bei Teleostiern eine ebenso gebaute Vornierenkammer existiert habe. Dieselbe würde dann bei den erstgenannten Tieren sich nur mehr andeutungsweise anlegen (offene Vornierenkammer der Amphibien und Petromyzonten, zweierlei Trichter bei Petromyzonten und ausnahmsweise bei Urodelen ?) oder aber, wie bei den Teleostiern durch Verschluss des Aussentrichters eine sekundäre Modifikation erfahren können. Nur bei denjenigen Cranioten, deren Vorniere durchaus rudimentär ist und auch nicht mehr vorübergehend zur Funktion gelangt (Selachier, Vögel, Säugetiere, Teil der Reptilien) ist bis jetzt nichts bekannt, was sich auf eine derartige Anlage beziehen liesse. Im übrigen muss man im Auge behalten, dass die Vornierenkammer, mag sie nun ein ganz allgemein verbreiteter, typischer Bestandteil einer ausgebildeten Craniotenvorniere gewesen sein oder nicht, sicher eine sekundär erworbene Einrichtung darstellt, wie die Entwicklungsgeschichte und das Verhalten von *Amphioxus* zeigt. Die Abkapselung der ursprünglich freien Glomeruli und der Vornierenostien repräsentiert, wenn man will, die erste Stufe zur Emancipation des Exkretionssystems vom Cölom und zur Ausbildung von Verhältnissen, welche in den Malpighischen Körpern des Meso- und Metanephros ihren Höhepunkt erreicht haben.

Als Merkmal des Vornierenglomerulus wird von einem Teil der Autoren dessen einheitliche Beschaffenheit angesehen. Er soll sich ohne Unterbrechung über eine Anzahl von Vornierensegmenten erstrecken, während bei der Urniere jedes Segment seinen eigenen Glomerulus besitzt. Dem gegenüber ist zu erinnern, dass auch die Vorniere ursprünglich segmentale Glomeruli besessen hat, wie das Beispiel von *Amphioxus* lehrt. Auch bei den Cranioten haben sich noch segmentale Glomeruli erhalten, so unter den Anamniern bei *Torpedo* und *Ichthyophis*. Der metamere Bau der Gefässknäuel prägt sich auch in ihrer Gefässversorgung aus, die durch segmentale Aortenäste bewirkt wird (Kiemengefässe bei *Amphioxus*, P. Mayer'sche Darmgefässe bei Selachiern, segmentale Aortenäste bei *Ichthyophis*). Getrennte Glomeruli wurden auch für Amnioten, namentlich für die Vögel von den meisten neueren Autoren beschrieben. Der einheitliche Glomerulus von *Lepidosteus* und den Teleostiern spricht nicht gegen die vorgetragene

Ansicht, da bei diesen Fischen nur mehr ein einziges Vornierensegment sich erhalten hat. Hingegen ist es auffallend, dass bei *Petromyzon* und den höheren Amphibien, bei Krokodiliern und Cheloniern ein, wie es scheint, ganz einheitlicher, nicht segmentierter Vornierenglomerulus existiert. Diese Bildung muss mit Rücksicht auf *Amphioxus*, *Torpedo* und *Ichthyophis* als eine sekundäre Modifikation aufgefasst werden. Vielleicht lässt sich aber auch an jenem völlig einheitlichen Glomerulus bei näherer Untersuchung der ersten Anlage, die aber auf Längsschnitten ausgeführt werden müsste, noch ein, wenn auch vorübergehend segmentaler Charakter nachweisen.

Die das viscerele Peritonealblatt vor sich her stülpenden Glomeruli kommen bei einem Teil der Vertebraten mit der gegenüberliegenden Leibeshöhlenwand an der Trichtermündung in Berührung, resp. Verlötung. Es kann so die Vornierenkammer durch Vereinigung der gegenüberliegenden Peritonealblätter in segmentale, aber nicht vollständig getrennte Unterabteilungen zerlegt werden (*Ichthyophis*), vergleichbar den Malpighischen Körpern der Urniere.

Über die Entstehung des Vornierenganges haben im letzten Jahrzehnt die Ansichten mehrfach geschwankt und ist bis jetzt keine Einhelligkeit erzielt. Es ist nicht ohne Interesse, der historischen Entwicklung dieser Frage zu folgen, weil sie Erscheinungen zeigt, die mit einer gewissen Gesetzmässigkeit auch auf anderen Gebieten unserer Wissenschaft sich wiederholen.

Die Vertreter der neueren Richtung von der ektoblastischen Entstehung des Vornierenganges hatten schon in früherer Zeit einige wenige Vorläufer (namentlich Hensen), deren Stimme aber gegenüber der allgemein herrschenden Ansicht nicht zur Geltung kommen konnte. Erst als zwei auf die Fortschritte der neuesten Technik gestützte, sorgfältige Spezialuntersuchungen (die von Spee und Flemming) bei Säugetieren für die Beteiligung des Ektoblast eintraten und van Wyhe unabhängig hiervon das gleiche bei Selachiern gefunden hatte, änderte sich die Sachlage völlig. Von den verschiedensten Seiten und für alle Klassen der Wirbeltiere liefen Bestätigungen ein, so dass eine Verallgemeinerung der bei Säugern und Selachiern gemachten Befunde berechtigt erscheinen konnte. Trotz des Widerspruchs einzelner Autoren (z. B. Mihalkovics, Janosik, Strahl, Martin) ging die herrschende Meinung eine Reihe von Jahren dahin, dass der Vornierengang bei allen Wirbeltieren vom äusseren Keimblatt stamme. Man hatte mit dieser Verallgemeinerung weit über das Ziel hinausgeschossen, und ganz allmählich erfolgte der Rückschlag.

Wenn man die Arbeiten näher betrachtet, welche für den Ektoblast eintraten, so zeigt sich, dass es mit Ausnahme weniger auf Selachier und Säugetiere beschränkter Untersuchungen nur kurze, vorläufige Mitteilungen waren, die sich dabei noch zum Teil auf recht schwierige Objekte bezogen.

Von allen gründlichen Arbeiten dagegen, welche während jener Zeit und bis heute erschienen sind, brachte eine nach der andern das gleiche Resultat: dass bei sämtlichen genauer untersuchten Wirbeltieren mit Ausnahme der Selachier und Säuger, also namentlich bei Amphibien, Reptilien und Vögeln der Gang nicht aus dem Ektoderm entsteht. Im einzelnen sind freilich auch hier die Meinungen wieder geteilte. Die einen (z. B. Götte für Petromyzon, Field für Amphibien) lassen den Gang in nahezu seiner ganzen Länge aus dem Mesoblast hervorgehen, nach den andern (z. B. Hoffmann für Reptilien und Felix für Vögel) wächst er aus dem kaudalen Ende der Vornierenanlage frei hervor ohne Zusammenhang mit dem Mesoblast, nach einer dritten Ansicht endlich (Mollier für Amphibien) entsteht ein kurzes, proximales Stück des Ganges aus dem mittleren Blatt, der grössere distale Abschnitt aber durch freies Auswachsen. Wenn diese differierenden Angaben auch zum Teil (z. B. zwischen Mollier und Field) durch die Schwierigkeiten der Untersuchung zu erklären sind, so ist es doch andererseits sehr wahrscheinlich, dass sie zum Teil auf wirklich vorhandenen Entwicklungsunterschieden beruhen (z. B. zwischen Amphibien und Sauropsiden). Eine Erklärung hierfür soll in einem späteren Kapitel bei Besprechung der Phylogenie des Ganges versucht werden. Wir können uns hier zunächst mit der Thatsache begnügen, dass in allen diesen Fällen das Zellenmaterial des Vornierenganges dem Mesoblast entstammt, mag es nun auf direkte oder mehr indirekte Weise aus diesem Blatt hervorgehen. Unter allen Umständen würden also die Petromyzonten, Amphibien und Sauropsiden in dieser Beziehung in einem tief greifenden Gegensatz zu Selachiern und Säugern, bei denen der Gang aus dem Ektoblast abgeleitet wird, stehen.

Es muss daher vor allem die Frage aufgeworfen werden: ist es denkbar, dass der Gang bei zwei, überdies etwas bunt zusammengesetzten, Gruppen von Wirbeltieren aus verschiedenen Keimblättern entsteht? Eine solche Annahme ist a priori gewiss nicht wahrscheinlich, man wird daher ehe man sich zu ihr entschliesst, den Massstab einer strengen Kritik an die Beobachtungen legen müssen. Wenn man dies thut, so kann zunächst kein Zweifel sein, welche der beiden Angaben unter allen Umständen stichhaltig ist: es ist dies der Befund, dass bei Petromyzon, Amphibien, und Sauropsiden der Gang **nicht**

aus dem Ektoblast entsteht. Dieser negative Befund ist leicht und in völlig unzweideutiger Weise zu konstatieren, weil das jeweilige hintere Ende des Ganges hier niemals mit dem äusseren Keimblatt verschmilzt. Die diesbezüglichen Angaben der Autoren kann ich aus eigener Anschauung für *Salamandra atra*, ein günstiges Untersuchungsobjekt unter den Amphibien, und für *Anguis frag.* nur voll bestätigen.

Wie steht es nun bei Selachiern und Säugetieren? Hier muss vor allen Dingen zugegeben werden, dass die Entscheidung eine weit schwierigere ist, als bei der erstgenannten Gruppe, schon deshalb weil es sich hier darum handelt, einen positiven Befund zu erlangen. Zwar kann die Thatsache, dass das jeweilige hintere Ende des sich entwickelnden Ganges mit dem Ektoblast innig verbunden ist, nicht in Zweifel gezogen werden, aber ob dabei eine Abgabe von Zellenmaterial aus diesem Keimblatt erfolgt, oder ob das Material des Ganges aus der nach hinten auswachsenden (mesoblastischen) Vornierenanlage hervorgeht, ist nicht so ohne weiteres festzustellen, besonders, wenn man bedenkt, dass sein hinteres Ende sehr schwach ist und nur mittelst weniger, oft nur einer einzigen Zelle mit dem Ektoklast zusammenhängt. Wenn man daher aus allgemeinen Gründen davon ausgeht, dass eine Entstehung des Vornierenganges aus zwei verschiedenen Keimblättern überhaupt nicht existieren kann, dass daher die eine, weniger strikt bewiesene Deutung zu Gunsten der anderen fallen müsse, so kann es nicht zweifelhaft sein, dass dieses Schicksal nur die Ansicht von der ektodermalen Entstehung treffen wird. Auf diese Weise wäre die Frage allerdings rasch gelöst, aber wie mir scheint mit Anwendung einiger Gewalt. Ich brauche nur an mehrere von den einzelnen Autoren oft in ganz übereinstimmender Weise gemachte Befunde z. B. auf die stellenweise völlige Verschmelzung des Ganges mit dem Ektoblast unter Verwischung jeglicher Grenze, auf das Auslaufen desselben in einer sich abschnürenden Ektoblastfalte, auf die Teilungsfiguren der Ektoblastzellen u. A. hinzuweisen, um zu erinnern, dass die Ansicht von einer aktiven Beteiligung des Ektoblast keine mangelhaft begründete ist. Es wären daher, bevor man dieselbe aufgibt, erneute, an peinlich konserviertem Material ausgeführte, Untersuchungen unter Zugrundelegung der neueren Gesichtspunkte wünschenswert. Aber selbst, wenn dieselben das positive Resultat bringen sollten, dass eine Beteiligung des Ektoblast sicher nicht stattfindet, so werden sie doch schwerlich die Thatsache aus der Welt schaffen, dass bei Selachiern und Säugern das hintere Ende des in Bildung begriffenen Ganges

mit dem Ektoblast verbunden ist. Hierin zeigen die genannten Wirbeltiere unter allen Umständen einen Entwicklungsunterschied gegenüber den übrigen. Eine Erklärung für denselben kann vielleicht die phylogenetische Betrachtungsweise liefern, wie weiter unten ausgeführt werden soll.

II. Mesonephros.

Die zur Zeit herrschende Auffassung über die erste Entstehung der Urnierenkanälchen wurde durch die Untersuchungen Sedgwick's an- Sedgwick.
gebahnt. Wie pag. 634 berichtet ist, hatte dieser Forscher schon im Jahre 1880 (101) gefunden, dass die Segmentalkanälchen bei Selachiern nicht durch Ausstülpung des Peritonealepithels entstehen, wie Semper und Balfour geglaubt hatten, sondern dass ihre ersten Anlagen durch einen bereits vorhandenen Abschnitt des Cöloms dargestellt werden. Sedgwick's Angaben über Selachier fanden indessen wenig Beachtung, zum Teil wohl deshalb, weil sie in einem Anhang zu einer Arbeit über die Entwicklung der Niere des Hühnchens niedergelegt waren, zum Teil, weil seine Darstellung in einem wichtigen Punkt einen Fortschritt nicht hervortreten lässt. Sedgwick leitet nämlich die Urnierenkanälchen nicht von den Mesoblastsegmenten, sondern noch von der intermediären Zellenmasse ab, einem von den Amnioten (durch Balfour) entlehnten Begriff, der das Verständnis für die Entstehung des Exkretionsystems nicht gerade gefördert hat. Während Balfour die intermediäre Zellmasse durch eine totale Verschmelzung der beiden Mesoblastblätter entstehen liess, hatte Sedgwick gezeigt, dass dieselbe Gänge enthält, die vom Cölom aus in die Myotomhöhlen führen. Diese den Mittelplattenspalten der Amnioten (Kowalewsky, Gasser) vergleichbaren Cölomabschnitte stellen nach Sedgwick das Lumen der Anlagen der Urnierenkanälchen dar.

Erst acht Jahre später drang die jetzt geltende Auffassung durch infolge von Untersuchungen die gleichfalls an Selachiern angestellt waren. Zunächst bestätigte van Wijhe in seiner zweiten vorläufigen Mitteilung van Wyhe.
(127) die Angaben Sedgwick's; ein Urnierenröhrchen, so sagt er, „ist nichts anderes als das Rohr, durch welches die Höhle eines Somiten anfänglich mit der Leibeshöhle kommuniziert.“ Ich selbst habe dann in dem Rückert.
gleichen Jahre (92) unabhängig von van Wyhe und ohne Sedgwick's Angaben zu kennen, zuerst ausgesprochen, dass der ventrale Abschnitt der Somiten die erste Anlage der Urnierenkanälchen bei Selachiern darstellt. Ich war zu dem Resultat gekommen, dass eine inter-

mediäre Zellenmasse bei Selachiern überhaupt nicht existiert, sondern nur auf Querschnitten vorgetäuscht wird, durch Anschnittsbilder der Somiten. Für den an ihrer Stelle vorhandenen Somitenabschnitt wählte ich, da er der Urniere sowohl wie der Vorniere den Ursprung giebt, den Namen Nephrotom.

Dass bei Selachiern der ventrale Somitenabschnitt die Anlage eines Urnierenkanälchens darstellt, erklärte dann auch Ziegler (129) und ebenso van Wyhe in seiner ausführlichen Arbeit (128), in welcher er den Namen Mesomer für den betreffenden Teil vorschlug.

Mit diesen bei Selachiern gewonnenen Resultaten stimmen nun die neueren Untersuchungen bei Amphibien und Amnioten gut überein. Was zunächst die Sauropsiden anlangt, so hatten wie oben erwähnt, schon Sedgwick für Vögel und Weldon für Reptilien gezeigt, dass die Urnierenkanälchen nicht durch Ausstülpungen des Peritonealepithels sich bilden. Für die Vögel gab dann zwar Janosik (49) eine solche Entstehungsweise wenigstens der vorderen Urnierenröhrchen an, aber auch noch in demselben Jahr betonte von Mihaleovics in Übereinstimmung mit Sedgwick und Weldon, dass bei Sauropsiden die Urniere sicher nicht durch Wucherung des Peritonealepithels sich bilde, wie Braun es für Reptilien angegeben, sondern durch Differenzierung aus den Mittelplatten. Dann erschien die kurze Mitteilung von Strahl (116), in welcher die Segmentalbläschen von *Lacerta* als Abschnürungsprodukt der Urwirbel aufgefasst wurden. Schliesslich teilte C. K. Hoffmann (47) 1889 mit, dass bei *Lacerta* die Mesonephroskanälchen in der gleichen Weise entstehen wie bei Selachiern, nur mit dem Unterschied, dass die Abschnürung der Nephrotome von den Seitenplatten bei *Lacerta* frühzeitiger stattfindet, infolgedessen ihre Anlagen alsbald geschlossene Bläschen darstellen. Es kommen also hier die bei Elasmobranchiern vorhandenen Cölomtrichter in Wegfall. Dass in dieser Hinsicht die Krokodilier und Chelonier ein primitiveres Verhalten darbieten, hat Wiedersheim (124) gezeigt.

Auch die neueren Angaben über die Bildung der Urniere bei Säugern lassen sich mit den eben besprochenen Resultaten vereinigen. So giebt Janosik (50) an, dass die Urnierenkanälchen beim Menschen aus dem Urnierenblastem entstehen und auch Martin (67) sagt, dass beim Kaninchen die Anlage sich selbständig aus den Mittelplatten herausdifferenziert, indem sie sich zunächst von den Urwirbeln ablöst. Auch Meyer (69), der die Entstehung der Kanälchen im kaudalen Abschnitt des Wolff'schen Körpers beim Menschen untersucht hat, ist der Ansicht, dass dieselben durch kaudal fortschreitende Segmentierung eines Urnierenblastems sich bilden. Das Lumen derselben soll aber sekundär entstehen

und nicht von abgeschnürten Teilen bereits vorhandener Höhlen abzuleiten sein. Endlich teilt Kollmann (57) mit, dass die Mittelplatten der Amnioten segmentiert sind. Das Resultat wurde durch Flächenbetrachtung ausgebreiteter Keimhäute gewonnen und durch Schnitte bestätigt. Beim Menschen liess sich das gleiche Verhalten zwar nicht direkt erweisen, muss aber nach Kollmann angenommen werden, da die Urnierenkanälchen hier metamer angeordnet sind, und die Urnierengefässe segmentalen Charakter zeigen.

Kollmann
1891.

Die Entwicklung der Urniere der Amphibien wurde in neuester Zeit von Field und ausführlich von Semon untersucht. Field ist bei *Amblystoma* zu keinem entscheidenden Resultat gekommen, doch hält er es für wahrscheinlich, dass sie aus einer Proliferation des Peritonealepithels (aber nicht einer deutlichen Einstülpung) hervorgeht. Nach dem, was wir über die Urnierenentstehung bei anderen Vertebraten und speziell bei *Ichthyophis* wissen, hat die Vermutung Field's nicht viel Wahrscheinlichkeit für sich. Die vordersten Urnierenkanälchen treten nach Field im fünften hinter der Vorniere vorhandenen Segment auf, doch finden sich in der dazwischen gelegenen Strecke Zellenstränge, die möglicherweise rudimentären Urnierenkanälchen entsprechen, eine Beobachtung und Deutung, die mit den Angaben früherer Autoren über Amphibien übereinstimmt.

Field 1891.

Bei seinen jüngsten Embryonen von *Ichthyophis* fand Semon (105) den vorderen Teil der Urniere schon angelegt, den hinteren noch nicht; er konnte daher bei Durchmusterung der Querschnittsserien in der Richtung von hinten nach vorn, die Entwicklung der Kanälchen stufenweise verfolgen. Hierbei ergab sich, dass dieselben wie bei *Selachien* durch Abschnürung eines ventralen Somitenabschnittes entstehen. Die Abspaltung des letzteren von den Myotomen wird durch Ausbildung einer horizontalen Scheidewand der Urwirbelhöhle eingeleitet. Bei *Ichthyophis* sind aber die Somiten von den Seitenplatten schon abgeschnürt, bevor die Nephrotome sich von den Myotomen trennen. Es treten also die ersten Anlagen der Mesonephroskanälchen hier ebenso wie bei den Reptilien als geschlossene Säckchen auf. Indessen erhält sich an der Abtrennungsspalte von den Seitenplatten ein epithelialer Kontakt zwischen den letzteren und den Somiten, d. h. den Nephrotomabschnitten der letzteren. Diese Kontaktstelle spielt in der weiteren Entwicklung eine wichtige Rolle. Der laterale Teil des Kontaktes zieht sich zu einem epithelialen Zellenstrang aus, durch welchen nach wie vor eine Verbindung zwischen dem Nephrotom und dem Peritonealepithel hergestellt wird. Aus diesem Strang entwickelt sich weiterhin der Peri-

Semon 1891.

tonealtrichter („Aussentrichter“) des Urnierenkanälchens, welcher sonach im Gegensatz zu dem der Selachier sekundär d. h. nach vorausgegangenem Abschluss des Nephrotoms entsteht (vergl. pag. 619 Fürbringer). Semon scheint anzunehmen (104 pag. 464), dass dieser Entstehungsmodus ursprünglicher sei als der bei Selachiern, wo seiner Ansicht nach infolge einer Abkürzung der Entwicklung die von Anfang an vorhandene Cölomverbindung als Trichter persistiert. Der mediale Teil der Kontaktstelle zieht sich zu einem Epithelstrang aus, dem „Segmentalstrang“. Dieser gabelt sich in zwei Seitenäste, von denen der eine zum Keimepithel führt („Sexualstrang“), der andere, mehr medial gelegene, zur Nebenniere („Nebennierenstrang“).

Die weitere Entwicklung der Urnierenkanälchen besteht darin, dass das beschriebene Bläschen sich streckt und sich in verschiedenen Richtungen des Raumes zu winden beginnt. Das Dorsal und lateral gerichtete Ende desselben legt sich dann innig dem Vornierengang an, es erfolgt eine Verklebung der beiderseitigen Epithelien und schliesslich ein Durchbruch an der Verklebungsstelle. Ein Entgegenwachsen des Vornierenganges gegen das Urnierenkanälchen findet aber bei den primären Kanälchen im Gegensatz zu den sekundären (s. unten) nicht statt. Aus dem medialen und ventralen Ende des Kanälchens, eben jener Stelle, von welcher die oben erwähnten Epithelstränge ausgehen, wird das Malpighische Körperchen der Urniere. Bezüglich der weiteren Ausbildung der primären Kanälchen und des histolog. Details muss auf das Original, bezüglich der Urogenitalverbindung auf das Referat über das Genitalsystem verwiesen werden.

Metamerie
und Dys-
metamerie
der Urniere.

Durch die Entstehung der Urnierenkanälchen aus Nephrotomen wird die metamere Anordnung der letzteren bei Fischen in befriedigender Weise aufgeklärt. Bekanntlich zeigt aber die Urniere bei Amphibien (und auch bei Amnioten) schon frühzeitig eine auffallende Abweichung der segmentalen Struktur, insofern auf ein Körpersegment mehr als ein Kanälchen zu liegen kommt und die Zahl derselben nach rückwärts progressiv zunimmt. Diese Anordnung hatte schon die früheren Autoren beschäftigt, denn sie konnte als Einwand gegen die Semper-Balfour'sche Theorie von der Homologie der Urnierenkanälchen mit den Segmentalorganen der Anneliden geltend gemacht werden. Mit Recht haben aber Semper und Spengel hervorgehoben, dass diese Dysmetamerie aus vergleichend anatomischen Gründen als ein sekundär erworbener Zustand anzusehen sei. Der direkte ontogenetische Beweis hierfür ist inzwischen wiederholt erbracht worden. Für Amnioten haben Sedgwick (Vögel), Hoffmann (Reptilien) und Kollmann (Mensch) und für Ichthyophis neuerdings

Semon 1891. Semon ebenso wie schon früher Spengel (s. pag. 619) gezeigt, dass die

erste Anlage der Urniere eine segmentale ist wie bei Selachiern. Die Anlagen der überzähligen Kanälchen treten bei Ichthyophis schon frühzeitig, genau zwischen den ursprünglichen, metameren Kanälchen auf. Sie entstehen von den letzteren aus der Wand der Malpighischen Körperchen, aber auch unter Beihilfe des Vornierenganges, welcher ihnen je eine Ausstülpung entgegen sendet. In späteren Stadien schreitet diese Vermehrung fort, indem bis zu fünf Generationen auftreten. Hier ist also die Dysmetamerie nachweisbar eine sekundäre. Bei Urodelen und Anuren soll gleich von Anfang an die vermehrte Zahl auftreten. Doch dürfte es sich hier, wie Semon in Übereinstimmung mit Spengel meint, im Prinzip um die gleichen Verhältnisse wie bei Cöcilien handeln, nur mit dem Unterschied, dass die Nephrotome sehr frühzeitig in Teilstücke zerfallen.

Während die bisher erwähnten Kanälchen in einer Reihe liegen und wegen ihres gleichzeitigen Erscheinens bei Amphibien als primäre Urnierenkanälchen aufgeführt werden, treten später dorsal von den vorigen neue Generationen, die man als sekundäre, tertiäre u. s. w. Kanälchen bezeichnet, auf. Bei Ichthyophis erscheinen sie erheblich später als die primären, erst bei dem Übergang der Larve zum ausgebildeten Tier. Dieselben scheinen in die Mündungsstücke der ventralen sich zu eröffnen.

Entstehung
der sekund.,
tertiären etc.
Kanälchen.

Die Vorstellungen über die Genese der sekundären u. s. w. Urnierenkanälchen haben von jeher ebenso sehr oder eigentlich noch etwas mehr geschwankt als die über die Entstehung der primären. Es lag dies in der Natur der Sache, denn die Zahl der a priori gegebenen Möglichkeiten war hier noch eine grössere. Es kam ausser einer Einwucherung oder Einstülpung des Peritonealepithels und einem Herausdifferenzieren aus dem Urnierenblastem noch die Möglichkeit eines Hervorgehens der neuen Generationen aus der primären, sei es durch Knospung oder durch Spaltung, in Betracht. Alle diese Eventualitäten haben ihre Vertreter gefunden. Nachdem jetzt die Genese der primären Kanälchen endgiltig festgestellt ist, dürfte auch die Frage nach der Bildung der jüngeren Generationen im Prinzip entschieden sein: Überall da, wo wie bei den Selachiern, der die gesamte Anlage des Exkretionssystems enthaltende Somitenabschnitt (Nephrotom) in der Bildung eines primären Urnierenkanälchens aufgeht, bleibt für die Bildung von jüngeren, dorsalen Generationen nur ein Hervorgehen aus der primären übrig.

III. Metanephros.

Die pag. 625 erörterte Streitfrage, ob die Niere sich kontinuierlich oder diskontinuierlich entwickelt, spielt bis in die jüngste Zeit herein. Dass

es der modernen Technik vorbehalten war, dieselbe zum Austrage zu bringen, ist einleuchtend. Es musste sich hierbei um Konstatierung der Thatsache handeln, ob in einem bestimmten Entwicklungsstadium ein Zusammenhang zwischen benachbarten epithelialen Anlagen besteht oder nicht, und dies konnte nur durch Serienschritte von hinreichender Feinheit geschehen. Der gewünschte Beweis scheint mir, wenn ich ohne persönliche Erfahrung auf diesem Gebiet ein Urteil fällen darf, durch die neuen Arbeiten nun in der That erbracht und zwar zu Gunsten der Ansicht von der diskontinuierlichen Anlage. Unter den ausschlaggebenden neueren Arbeiten ist vor allem diejenige von Emery (22) zu nennen. Nach dieser entstehen die sekretorischen Kanälchen, und zwar wie schon von Riedel angegeben, von der Bowmann'schen Kapsel bis zur Einmündung der Schaltkanäle in die Sammelröhren, selbständig innerhalb des Nierenblastems, ein jedes aus einer Gruppe radiär gestellter Zellen, die ein Lumen oder eine blasse Zelle umschliessen. Es liess sich auf Schnittserien verfolgen, dass diese ersten Anlagen der Drüsenkanälchen, die „Nierenbläschen“, von den blindgeschlossenen Ästen des Ureters, d. h. den Anlagen der Sammelröhren anfänglich getrennt sind. Sie liegen den T-förmigen freien Enden der Sammelröhren an, sind aber scharf gegen sie abgesetzt, während sie mit ihrem gegenüberliegenden Umfang ohne Grenze in das Nierenblastem übergehen. Erst später, nach der Bildung der Malpighi'schen Körper, erfolgt der Durchbruch in die Sammelröhren. Mit der weiteren Entwicklung verästeln sich die letzteren dichotomisch. Jeder dieser Teilungen entspricht das Erscheinen einer neuen Generation von gewundenen Kanälchen und Malpighi'schen Körpern im Nierenblastem. Die Kanälchen dieser jüngeren Generationen sind in einem bestimmten Entwicklungsstadium wiederum abgeschlossen gegen die Sammelröhren, während die inzwischen stärker gewundenen Kanälchen der ersten Generation schon durchgebrochen sind. Also auch hier wieder der Nachweis einer anfänglich getrennten Anlage. — Über das Nierenblastem spricht sich Emery nur kurz aus, indem er hervorhebt, dass es mit dem Urnierenblastem zusammenhängt (vergl. pag. 635 Sedgwick), ein Umstand, aus welchem der Autor in Übereinstimmung mit Sedgwick eine Homologie des Meso- und Metanephros folgert.

Die im Jahre 1887 aus Kupffer's Laboratorium hervorgegangene Arbeit Riede's giebt eine klare und übersichtliche Darstellung von der Entstehung der Niere beim Schaf. Riede bestätigt die Befunde Emery's und erweitert dieselben. So konnte er namentlich über den wichtigsten Punkt, die sekundäre Vereinigung der beiderlei Kanalabschnitte, genaueren Aufschluss bringen. Die Entwicklung der Harnkanälchen beschreibt er

in folgender Weise: Es entstehen getrennt von den T-förmigen Enden der Sammelröhren in den Winkeln, welche die horizontalen Schenkel des T gegen den vertikalen bilden, die schon von Emery beschriebenen epithelialen Zellenhaufen des Nierenblastems, welche sich zu Blasen erweitern. Diese stellen die Anlagen der Ampullen oder Bowman'schen Kapseln dar. Die dem vertikalen Schenkel des T abgewendete Wand der Blase verdickt sich unter Schichtung ihres Epithels und senkt sich ein, so dass das Bläschen Sichelform erhält. An der konkaven Seite der Sichel tritt der Glomerulus auf in Gestalt einer rundlichen Zellengruppe. Die Verbindung dieser Anlage mit dem Sammelrohr entsteht durch eine Hohlspresse der Ampulle, welche geknickt dem blinden Ende des horizontalen T-schenkels entgegenwächst. Alsdann eröffnen sich beide Blindsäcke ineinander. Aus dem Hohlspross der Ampulle bildet sich „die gesamte Anlage des Harnkanälchens, vom gewundenen Kanal erster Ordnung bis zu dem zweiter Ordnung inklusive“. Es lauten somit die Angaben von Riedel, Emery und Riede in Bezug auf die Ausdehnung des aus dem Nierenblastem hervorgehenden Teiles des Kanalsystems übereinstimmend, und man darf daher diese Befunde als gesicherte ansehen. — Was die Entstehung des Nierenblastems anlangt, so konnte Riede zunächst die Möglichkeit einer Bildung desselben durch Wucherung des Cölomepithels ausschliessen. Er neigt mit Kupffer zu der Annahme, dass das Epithel des Nierenkanals, welches er in lebhafter Proliferation begriffen fand, an der Herstellung des Blastems beteiligt ist.

Nagel, der die Entwicklung der Nierenanlage beim Menschen untersucht hat, schildert dieselbe für einen 12 mm langen Embryo wie folgt: „Jede Niere besteht aus einem . . . epithelialen Schlauch, welcher mehrfache Ausbuchtungen treibt. . . . Die ganze epitheliale Anlage wird umgeben von einer Form dicht gedrängter Bildungszellen“, d. h. Elementen, aus welchen die nicht epithelialen Bestandteile des Organs ihren Ursprung nehmen. Weiter heisst es dann, dass die Zellen des Nierenbeckens und der jungen Harnkanälchen „sich überall deutlich von den umgebenden Bildungszellen abgrenzen“ lassen. Wie ich dieser und einigen anderen Stellen entnehme, scheint Nagel der Ansicht, dass das gesamte Kanalsystem der Niere vom Ureter abstammt. So dankenswert seine Untersuchungen der menschlichen Embryonen sind, so können sie in der vorliegenden Frage doch nicht ausschlaggebend sein gegenüber den vorher erwähnten Spezialarbeiten. Das gleiche gilt für die kurze Angabe Janosik's (50), in welcher ohne Vorführung von Beweismaterial die Befunde Toldt's für Säugetiere bestätigt werden.

Nagel.

Janosik.

C. K. Hoffmann.

Auch bei Reptilien wurde die gesonderte Anlage der beiden Nierenabschnitte in neuerer Zeit wieder festgestellt, so von C. K. Hoffmann (47) für *Lacerta*. Dieser Forscher bezeichnet ferner die Ansicht Braun's über die Entstehung des Nierenblastems als höchst unwahrscheinlich, weil dasselbe sich kaudalwärts viel weiter erstreckt als das Cölomepithel. Eine positive Angabe macht er aber nur mit Einschränkung, indem er sagt, es habe ihm den Eindruck gemacht, als ob die Zellenmasse aus ventralen Verlängerungen der Somiten entstände.

Wiedersheim.

Einen Fortschritt in einigen wesentlichen Punkten bringt die Untersuchung von Wiedersheim (124) über die Nierenbildung vom Krokodil und der Schildkröte. Wiedersheim hat bei Krokodilembryonen von 12 mm eine noch unverzweigte, blindgeschlossene Anlage des Ureters gefunden, die aber schon beträchtliche Länge besass (55 Querschnitte). In deren Umgebung findet sich der als Nierenblastem bekannte kompakte Zellencylinder. Er stellt vorn eine konzentrisch geschichtete wuchernde Zellenmasse dar, deren Elemente sich aber formell nicht von den umgebenden Mesoblastzellen unterscheiden und auch keine drüsigen, sondern offenbar nur die bindegewebigen Bestandteile der Niere liefern. Die Bezeichnung Metanephrosblastem passt daher nicht für diesen Abschnitt. Es ist vermutlich der „durch den einwuchernden Ureter im mesodermalen Gewebe gesetzte Reizzustand“, welcher die Zellenansammlung hervorruft.

Kaudalwärts verliert sich die konzentrische Schichtung der wuchernden Mesoblastzone, und es treten nun unregelmässige Zellennester und -Stränge auf. Dieselben kommen weiter hinten mit der Annäherung der Ureteren an den kaudalen Rest der Urniere in direkten Zusammenhang mit dem Epithel des hintersten Urnierenabschnittes. Man muss diese Gebilde, welche der drüsigen Metanephrosanlage entsprechen, als durch dorsale Sprossenbildung entstandene Derivate der Urniere betrachten. Mit dem zu dieser Zeit noch unverzweigten Metanephrosgang haben diese Anlagen der Drüsenkanälchen nichts zu thun, sie brechen erst sekundär in dessen Seitenkanäle durch.

Durch diese Untersuchung wird der bisherige, durchaus provisorische Begriff des „Metanephrosblastems“ in rationeller Weise analysiert, d. h. in seine histogenetisch differenten Bestandteile zerlegt, in die Anlage der Drüsenkanälchen, die auf das Epithel der Urniere, und in die der Binde-substanzen, die auf indifferente Mesodermzellen der Nachbarschaft zurückgeführt werden. In den Einzelheiten der Metanephrosentwicklung bleibt, wie Wiedersheim selbst bemerkt, für spätere Untersucher noch viel zu thun übrig.

IV. Phylogenetisches.

Neue Gesichtspunkte für die phylogenetische Ableitung der Exkretionsorgane der Vertebraten eröffneten sich erst, nachdem die Ansicht von der ektoblastischen Entstehung des Vornierenganges in weiteren Kreisen der Forscher Anhänger gewann. Auch hier waren es wieder embryologische Untersuchungen bei Selachiern, von welchen der Anstoss ausging.

Zuerst sprach van Wyhe (126) im Jahre 1886 in der vorläufigen van Wyhe. Mitteilung, in welcher er die Beteiligung des Ektoblast bei der Entstehung des Vornierenganges beschrieb, die Ansicht aus, dass die Verbindung des Ganges mit dem äusseren Keimblatt dahin zu deuten sei, dass das System sich ursprünglich auf die Haut eröffnet habe. Anfänglich mündete „die Vorniere durch einen Porus lateral von der Drüse nach aussen aus. Diese Öffnung rückte später nach hinten, und aus ihrem Aussenrande entwickelte sich der Gang, der die Kloake erreichend in dieselbe einmündete.“

In zwei kurzen Mitteilungen verwerteten dann Haddon (41) und Haddon,
Beard. Beard (10) die ektoblastische Entstehung des Ganges als Stütze für die Semper-Balfour'sche Annelidentheorie. Sie nehmen an, dass die Nephridien der Wirbeltiere (eine Unterscheidung zwischen Vorniere und Urnieren wird dabei nicht gemacht) sich ursprünglich in eine Längsfurche der Haut eröffneten, welche bis zur Kloake nach hinten reichte und sich sodann als Kanal abschnürte. Unter den verschiedenen Gründen, welche diese Hypothese als unhaltbar erscheinen lassen, mag nur der eine, von van Wyhe geltend gemachte, erwähnt sein, dass nämlich die Urnierenkanälchen später entstehen als der Gang. Nach Haddon und Beard müsste gerade das Umgekehrte der Fall sein.

Im Jahre 1888 brachten die zweite vorläufige Mitteilung von van Wyhe (127)¹⁾ und meine eigene Arbeit (92) das übereinstimmende van Wyhe,
Rückert. Resultat, dass Vorniere und Urnieren nicht homologe Gebilde sein können, wie die meisten älteren Autoren vor W. Müller und unter den neueren besonders Sedgwick und Renson, dann neuestens wieder Field angenommen haben.

Gegen die Homodynamie von Vor- und Urnierenkanälchen wurden folgende Gründe angeführt:

1. die verschiedene Entwicklungsweise. „Der Pronephros entsteht durch Ausstülpung aus dem Somiten, der Mesonephros dadurch,

¹⁾ In holländischer Sprache erschien diese Mitteilung schon 1887.

dass ein benachbarter, dorsal angrenzender Abschnitt des Somiten als solcher sich in die Anlage eines Urnierenkanälchens umwandelt.“ (92, pag. 261).

2. Das Auftreten von rudimentären Urnierenkanälchen im Bereich der Vorniere.
3. Die spätere Entstehung der Urniere (Rückert).
In seiner im Jahre 1889 erschienenen ausführlichen Arbeit begründet van Wyhe (128) nochmals diese Anschauung und fügt den Argumenten Nr. 1 und 3 weiter hinzu, dass
4. der Gang „in Kontinuität mit dem Pronephros“ dagegen „diskontinuierlich vom Mesonephros“ entstehe und
5. Der Mesonephros Malpighische Körper besitze, der Pronephros nicht; „sein Glomus ist mit den Glomerulis der Urniere nicht homodynam, weil er ein in die Leibeshöhle (Metacölon) eingestülpter Gefässknäuel ist“. (l. c. p. 506).

Betrachten wir diese einzelnen Punkte, die von späteren Autoren inzwischen zum Teil bestätigt, zum Teil in Frage gestellt wurden, etwas näher.

- Field. ad 1. Gegen dieses Argument macht Field neuerdings geltend, dass auch die Urnierenkanälchen nach aussen vorwachsen, um den Urnierengang zu erreichen, und dass dieser Vorgang mit der Ausstülpung des parietalen Mesoblast bei der Pronephrosentwicklung sehr wohl vergleichbar ist. Ich gebe dies zu und kann sogar die Parallele, die Field zieht, noch vervollständigen durch den Hinweis, dass bei dem Auswachsen des Urnierenkanälchens vorzugsweise, vielleicht ausschliesslich, das parietale Blatt des Nephrotoms beteiligt ist, während das viscerele infolge der austretenden Sklerotomelemente stark rarefiziert erscheint. Hierin liegt eine entschiedene Übereinstimmung zwischen der Entstehung des Pro- und der Mesonephroskanälchen. Aber Field lässt ein Moment unberücksichtigt, das namentlich in Zusammenhang mit dem sub 2 aufgeführten Argument, meines Erachtens völlig ausschlaggebend gegen die Homodynamie ist, nämlich: die von mir zuerst hervorgehobene Tatsache, dass das Urnierenkanälchen aus einem anderen, weiter dorsal gelegenen Abschnitt des Nephrotoms entsteht als das Vornierenkanälchen. Dass die Urniere sich dorsal von der Vorniere entwickelt, hat auch neuerdings Semon hervorgehoben.
- ad 2. Dass Urnierenkanälchen im Bereich der Vornierensegmente sich anlegen, wurde inzwischen für Reptilien (C. K. Hoffmann),

Vögel (Felix) und Ichthyophis (Semon) bestätigt. Von Bedeutung ist, dass diese Anlagen hier weniger rudimentär sind als bei Selachiern, sondern in den Vornierengang durchbrechen.

ad 3. und 4. Diese beiden Argumente, so wertvoll sie in Verbindung mit den übrigen sind, können für sich allein betrachtet allerdings nicht ausschlaggebend sein. Wenn aus anderen Gründen die Annahme gestattet wäre, dass Pro- und Mesonephros Unterabteilungen eines ehemals einheitlichen Exkretionssystems sind, so würde das ontogenetisch spätere Auftreten der Urniere kein unüberwindliches Hindernis gegen eine solche Auffassung bilden. Man könnte vielmehr mit Sedgwick und Field ganz gut annehmen, dass eine zeitliche Verschiebung der Entwicklung eingetreten ist infolge des Funktionierens der Vorniere als einzigen laryalen Exkretionsorganes.

ad 5. Die hier durchgeführte Gegenüberstellung eines „Vornierenglomerus“ und der Urnierenglomeruli dürfte am ehesten geeignet sein, Widerspruch hervorzurufen, wie ein Blick in die neuesten einschlägigen Arbeiten (Semon, Felix, Field) auch bezeugt. Es ist hier zunächst zu erinnern, dass ein einheitlicher, über eine Anzahl von Vornierensegmenten sich erstreckender Gefässknäuel, ein „Glomerus“, keine ursprüngliche Bildung, sondern, soweit er überhaupt vorkommt, einen cenogenetischen Zustand (s. pag. 665) bedeutet. Das Ursprüngliche sind segmentale Vornierenglomeruli; hierin und in der Versorgung derselben durch segmentale Aortenäste gleicht die Vorniere der Urniere. Zweitens dürfte auch der Umstand, dass die Vorniere keine Malpighischen Körper, wie die Urniere, sondern freie Glomeruli besitzt, als Unterscheidungsmerkmal nicht ins Gewicht fallen, denn sie kann eine den Malpighischen Körpern vergleichbare Bildung erhalten durch Abschnürung eines Cölomdivertikels. Durch den von Semon gelieferten Nachweis, dass das Cölomdivertikel von Ichthyophis in segmentale, den Glomeruli entsprechende, Unterabteilungen sich trennt und durch einen weiteren von Balfour und Semon aufgedeckten Übereinstimmungspunkt (Aussentrichter) lässt der Vergleich mit den Malpighischen Körpern der Urniere sich sogar bis ins einzelne durchführen. Indessen darf man aus diesen Thatsachen wohl auf eine nahe Verwandtschaft zwischen Vorniere und Urniere schliessen, wie später ausgeführt werden soll, nicht aber auf eine Homodynamie ihrer korrespondierenden Bestandteile. Dass speziell die „Malpighischen Körper“ des Pronephros denen des Mesonephros

nicht homolog sind, ergibt sich mit aller Sicherheit allein aus der Thatsache, dass die zugehörigen Cölomabschnitte, in welche die Gefässknäuel eingestülpt sind, einander nicht entsprechen: die Bowmannsche Kapsel der Urniere entstammt einem weiter dorsal gelegenen Teil des Cöloms als die Vornierenkammer, ganz entsprechend der dorsalen Lage der Urnierenkanälchen zu den Vornierenkanälchen.

Man wird von gegnerischer Seite vielleicht das Vorhandensein der „Übergangsglomeruli“ bei Amnioten geltend machen. Ohne die Bedeutung dieser Gebilde zu leugnen, glaube ich doch, dass dieselben, bevor sie für weittragende Schlüsse verwertbar sind, noch mehr untersucht, d. h. von ihrem ersten Auftreten Schritt für Schritt in ihrer Entwicklung verfolgt werden müssen. Hierbei wäre unter Anderem auch die Möglichkeit im Auge zu behalten, ob nicht der Urnierenanteil eines Übergangsglomerulus als dorsales Abspaltungs- resp. Wucherungsprodukt einer ursprünglich zur Vorniere gehörigen Anlage aufgefasst werden könnte. Mit den bisher vorliegenden Beobachtungen lässt sich schon deshalb nicht viel anfangen, weil zu der Zeit, in welcher sie angestellt wurden, die Vor- und Urnierenkanälchen nicht mit Sicherheit zu unterscheiden, und daher auch die Gefässknäuel zu ihnen nicht in bestimmte und klare Beziehungen zu bringen waren. Das richtige Objekt für das Studium der Glomeruli bei Amnioten dürften Embryonen von Krokodilen und Schildkröten sein, in Stadien, die etwas jünger sind, als die, welche Wiedersheim zu Gebote standen.

Fassen wir die Resultate des zwischen Vorniere und Urniere angestellten Vergleiches zusammen, so kommen wir zu folgendem, bestimmten, wenn auch negativen Ergebnis:

Die metameren Bestandteile des Pro- und Mesonephrosystems (Kanälchen und Malpighische Körper) sind nicht homodynam, weil

1. Vornieren- und Urnierenkanälchen aus nicht homologen Teilen der Nephrotome hervorgehen,
2. die Kapseln der sogenannten Malpighischen Körper der Vorniere und des Malpighischen Körpers der Urniere aus nicht homologen Teilen des Cöloms hervorgehen,
3. Urnierenkanälchen in den gleichen Segmenten neben Vornierenkanälchen angetroffen werden.

Auf den Umstand, dass die Urniere ontogenetisch später entsteht als die Vorniere, wurde bisher kein Nachdruck gelegt, weil dieses Argument für sich allein nicht unanfechtbar ist. Wenn es aber feststeht, dass die beiderlei Exkretionssysteme aus anderen Gründen nicht homolog sind, dann liegt auch nicht der geringste Grund vor, das Moment der ungleichzeitigen Entstehung zu ignorieren oder abzuschwächen, etwa durch den Hinweis auf eine infolge der larvalen Funktion der Vorniere eingetretene Abänderung. Man wird im Gegenteil aus dem embryologischen Befund den natürlichen Schluss ziehen, dass das ontogenetisch zuerst entstehende System auch phylogenetisch das ältere ist. So kommen wir heute, nach einem längeren Irrwege, der durch das Zusammenwerfen von Vorniere und Urniere veranlasst wurde, wieder zurück auf die schon vor fast zwei Dezennien von W. Müller und sodann von Fürbringer formulierte Auffassung. Und es lauten die weiteren Fragen jetzt klar und bestimmt:

1. wie ist die Vorniere phylogenetisch zu deuten?
2. wie ist die Urniere phylogenetisch zu deuten?

1. Phylogenetische Deutung des Pronephrösystems.

a) Die Vorniere selbst.

Aus dem embryologischen Befund, dass die erste Anlage der Vorniere aus segmentalen Strängen sich zusammensetzt, die von der Leibeshöhle nach hinten und lateral gegen den Ektoblast zu verlaufen und sich sogar vorübergehend mit diesem Keimblatt verbinden, schloss ich (92), dass die Vorniere auch phylogenetisch ursprünglich aus segmentalen Kanälchen zusammengesetzt gewesen sei, die von der Leibeshöhle direkt auf die äussere Haut führten. Ein so beschaffenes Exkretionssystem, welches ich den Vorfahren der heutigen Vertebraten zuschrieb, würde in wesentlichen Punkten mit dem der Anneliden übereinstimmen, so dass man beide Bildungen „aus einer gemeinschaftlichen Grundform ableiten könnte“. Ich habe schon in meiner früheren Arbeit darauf hingewiesen, dass eine direkte phylogenetische Ableitung nur auf Grund einer alle Organsysteme umfassenden Vergleichung denkbar ist und dass man bis dahin sich begnügen müsse zu sagen: „es liegen nach den neueren embryologischen Befunden bei Selachiern von Seite des Exkretionssystems prinzipielle Schwierigkeiten gegen die Annelidentheorie nicht vor, vorausgesetzt, dass man nicht, wie früher, in der Urniere, sondern in der Vorniere die Überreste eines ursprünglich auf die Haut mündenden Exkretionssystems sucht“. Ich kann daher auch heute

Rückert.

die Annelidenfrage ganz aus dem Spiele lassen. Ebenso kann unerörtert bleiben, ob die Vornierenkanälchen ursprünglich in metamere Abschnitte des Cöloms sich geöffnet haben, wie ich es in meiner früheren Arbeit formuliert hatte, oder in die unsegmentierte Leibeshöhle. Da die Pronephrosausstülpungen zur Zeit ihres ersten Auftretens ventral bis an die Grenze des unsegmentierten Mesoblast und der Nephrotome herabreichen, wären beide Fälle denkbar.

Wie aus dem oben definierten ursprünglichen Exkretionssystem der Vertebraten die Vorniere in ihrer heutigen Gestalt hervorgegangen ist, lässt sich gleichfalls aus der Ontogenie entnehmen. Diese lehrt, dass die einzelnen Anlagen der Vornierenkanälchen, indem sie weiter nach hinten auswachsen, mit ihren peripheren Enden konfluieren und so die erste Anlage eines gemeinschaftlichen Längskanals bilden. Eine ebensolche Vereinigung der vorher getrennt auf die Haut mündenden Kanälchen hat nun, wie ich annahm, auch phylogenetisch stattgefunden. Im einzelnen wird man sich den Vorgang etwa so vorzustellen haben, „dass von den nach hinten auswachsenden Kanälchen immer ein vorderes mit dem nächst hinteren zur Vereinigung kam und infolge dessen alle ihre eigene Ausmündung auf der Haut verloren, mit Ausnahme des letzten, welches die erste Anlage des Vornierenganges bildete.“ So entstand der Teil des Längskanales, für den ich mit Field den Namen Sammelrohr gebrauche.

Die Resultate aller inzwischen erschienenen einschlägigen Arbeiten sind, so weit sie mir bekannt, entweder geeignet, diese phylogenetische Hypothese direkt zu stützen oder, sofern dies nicht der Fall, bringen sie doch keinen Einwand, welcher zu einem Aufgeben oder auch nur zu einer wesentlichen Modifikation desselben nötigte. Es sind hier zunächst die Untersuchungen von C. K. Hoffmann, Mollier, Felix und Field zu nennen, welche gezeigt haben, dass die Vorniere bei Amphibien und Sauropsiden sich im Prinzip in der gleichen Weise entwickelt wie bei Selachiern. Eine weitgehende Übereinstimmung mit den Selachiern zeigt namentlich das Hühnchen durch die von Felix gefundenen segmentalen Verbindungen der Vornierenstränge mit dem Ektoblast. Felix hat auch dementsprechend der vorgetragenen phylogenetischen Auffassung vollständig beigestimmt. Da die Verbindung mit dem Ektoblast von anderer Seite angezweifelt wurde und möglicherweise auch bei Selachiern und Vögeln (s. pag. 664) keine konstante Erscheinung ist, mag darauf hingewiesen werden, dass sie, wenn sie auch die in Rede stehende Hypothese zu kräftigen vermag, doch andererseits keine notwendige Voraussetzung für dieselbe ist. Ausschlaggebend ist an sich schon der Befund, dass in einem gewissen frühen

ontogenetischen Stadium isolierte gegen den Ektoblast vorragende Cölomdivertikel vorhanden sind als einzige Anlage der Vorniere. Will man dieses Stadium phylogenetisch deuten, so bleibt nichts anderes übrig, als eine Ausmündung der getrennten Harnkanälchen auf die Haut anzunehmen, es sei denn, man glaubt, dass peripher geschlossene Blindsäcke des Cöloms als ursprüngliches Exkretionsorgan fungiert hätten.

In seiner im Jahre 1889 veröffentlichten Arbeit kommt van Wyhe ^{van Wyhe.} (128) zurück auf seine früher (126) aufgestellte Ansicht, dass die Vorniere ursprünglich durch einen einzigen Porus sich nach aussen eröffnet habe. Doch erklärt er es jetzt auch für „denkbar, dass der Pronephros mehrere Ausmündungen besass, weil er ja segmentiert auftritt“. Da Pro- und Mesonephros sowie der Gang „nur den Cranioten zukommen und erst auftreten, wenn der Typus der Chordaten längst angelegt ist, so war bei den ersten Chordaten keines derselben vorhanden. Sie sind also mit Nieren bei „Wirbellosen“ nicht zu homologisieren“.

Wie das Vornierensystem der Vertebraten in Wirklichkeit ursprünglich beschaffen war, sollte rascher, als man dies hoffen konnte, gezeigt, ich möchte sagen, ad oculos demonstriert werden. Boveri's Entdeckung der Amphioxus-Vorniere hat an Stelle der Hypothesen die Tatsache gesetzt, und wir können jetzt mit Gewissheit sagen: dass das ursprüngliche Harnorgan der Cranioten aus Kanälchen bestand, die von der Leibeshöhle ausgehen und auf das Ektoderm sich eröffnen. Es ist dies die Vorniere, welche ich auf Grund ontogenetischer Untersuchungen für die Vorfahren der Selachier theoretisch postuliert hatte, und hätte ich mir eine bessere Bestätigung meiner Hypothese nicht wünschen können.

Boveri.

b) Der Vornierengang.

Viele neuere Autoren, welche eine phylogenetische Ableitung des Vornierenganges versucht haben, stimmen in Würdigung der ontogenetischen Verhältnisse darin überein, dass der Gang, wenigstens in der Form, wie er heute bei den Cranioten existiert, eine Bildung darstellt, welche später erworben wurde, als die Vorniere selbst (van Wyhe, Beard, Haddon, ich, Boveri, Felix, Field). Auch ziehen diese verschiedenen Forscher übereinstimmend die ontogenetische Verbindung des Vornierensystems mit dem Ektoblast in Betracht und fassen zumeist direkt auf der Annahme einer ektodermalen Entstehung des Ganges. Im Einzelnen freilich gehen die Ansichten der genannten Forscher ziemlich weit auseinander.

Boveri.

Vom vergleichend anatomischen Standpunkt aus gelangt Boveri zu der Hypothese, dass der Peribranchialraum des *Amphioxus* dem Vornierengang des Cranioten homolog ist. Boveri nimmt keine „komplete Homologie“ der einen Hälfte des Peribranchialraumes mit dem Vornierengang derselben Seite an, weil der erstere weiter nach vorn, der letztere weiter nach hinten sich ausdehnt. „Auch wäre es denkbar, dass sich der beim *Amphioxus* einheitliche, zur Ausführung sowohl des Harnes, als auch des Atemwassers dienende Raum zunächst der Länge nach in zwei Kanäle gespalten hat: in einen dorsalen Harnleiter, der als Vornierengang fortbesteht, und in einen ventralen Kiemengang, der sich bei den Cranioten rückgebildet hat.“ Dieser Vergleich beruht zunächst auf der Thatsache, dass sich die Segmentalkanälchen beim *Amphioxus* in den Peribranchialraum eröffnen wie bei den Cranioten in den Vornierengang. Es wäre gewiss die einfachste Lösung, wenn bei beiden Objekten die Räume, welche die Mündungen der homologen Kanälchen aufnehmen, gleichfalls homolog wären. Auch die ektoblastische Entstehung des Vornierenganges bei Selachiern und Säugern ermöglicht den Vergleich, da der Peribranchialraum bekanntlich ein Derivat des Ektoblast ist. Diese Übereinstimmung ist so auffallend, dass sie geradezu als Stütze für die Ansicht von der Ursprünglichkeit der ektoblastischen Entstehung des Vornierenganges bei Cranioten sich verwerten liesse. Ferner beruht Boveri's Auffassung auf einem weiteren wichtigen Übereinstimmungspunkt, der allerdings zunächst selbst noch hypothetischer Natur ist. Boveri sieht, wie weiter unten näher ausgeführt werden soll, die Geniteldivertikel des *Amphioxus* als Homologa der Urnierenkanälchen der Cranioten an. Vorausgesetzt, dass diese Hypothese richtig ist, so müsste sie die Deutung des Peribranchialraumes als Vornierengang wesentlich unterstützen, denn die Lage der Geniteldivertikel zu jenem Raum ist genau dieselbe wie die der Urnierenkanälchen zum Vornierengang. Und wie sich in jenen die Genitalkammern periodisch, so eröffnen sich in diesen die Urnierenkanälchen dauernd. So einleuchtend und wohlbegründet Boveri's Hypothese erscheint, so steht ihr doch zur Zeit eine Schwierigkeit im Weg, nämlich die sicher erwiesene Thatsache, dass bei einem Teil, wahrscheinlich der Mehrzahl, der Cranioten, der Vornierengang nicht aus dem Ektoderm stammt. Man könnte sich damit helfen, dass man den mesodermalen Gang als eine cenogenetische, später erworbene Bildung ansieht, welche an Stelle des ursprünglichen, ektodermalen Ganges getreten ist, aber es dürfte schwer sein, für eine solche, gewiss ungewöhnliche, phylogenetische Abänderung ontogenetische Anhaltspunkte zu finden. Auch scheint mir die Entwicklungsgeschichte in ziemlich bestimmter

Weise auf eine andere Entstehung des Ganges hinzuweisen, wie gleich gezeigt werden soll.

Von den Ansichten der übrigen Autoren, die im wesentlichen allein von der Ontogenie des Ganges bei den Cranioten ausgehen, ist die von Haddon (41) und Beard (10) aufgestellte Hypothese mit Boveri's Auffassung noch am nächsten verwandt. Nach der Meinung dieser Forscher soll der Gang durch Abschnürung einer Längsrinne des Ektoblast, welche die Mündungen der Drüsenkanälchen enthielt, sich gebildet haben. Diese Auffassung setzt ebenfalls eine rein ektodermale Entstehung des Ganges voraus. Dass sie auch aus einem anderen Grunde unhaltbar ist, wurde pag. 677 erwähnt.

Haddon,
Beard.

Mehr in Einklang mit den embryologischen Thatsachen steht van Wyhe's Ansicht, nach welcher die Hautmündung der Vorniere phylogenetisch nach hinten rückte und dabei aus ihrem Aussenrande den Gang entstehen liess. Van Wyhe steht dabei ebenfalls auf dem Standpunkt, dass bei der Bildung des Ganges der Ektoblast beteiligt ist. Immerhin würde es sich mit dieser Hypothese auch vertragen, wenn sich herausstellen sollte, dass der Gang allein durch Auswachsen von der Vorniere entsteht, sofern sich nur die Ektoblastverbindung seines hinteren Endes als ursprünglicher Zustand für alle Vertebraten aufrecht erhalten lässt. Indessen sprechen die Thatsachen der vergleichenden Embryologie dafür, dass der Vornierengang ursprünglich weder ausschliesslich aus dem Ektoblast noch durch Auswachsen aus der Vorniere sondern auf eine andere Weise entstanden ist, wie gleich besprochen werden soll.

van Wyhe.

In seiner neueren Arbeit (128) giebt van Wyhe auch eine Erklärung für die kaudale Wanderung der Gangmündung. Da dieselbe in Konnex mit seiner phylogenetischen Auffassung der Urnierenkanälchen steht, dürfte es zweckmässig sein, die letztere gleich an dieser Stelle mit abzuhandeln. Van Wyhe nimmt an, dass das „Procölon“, d. h. die ursprüngliche, bis in die Somiten sich erstreckende Leibeshöhle anfänglich exkretorische Funktion besass „hauptsächlich in der Region der Meso- und Hypomeren“, d. h. derjenigen Abschnitte der Somiten, aus welchen Meso- und Pronephroskanälchen entstehen. Nachdem sich nun die Vorniere (aus den Hypomeren) entwickelt hatte, rückte deren Hautmündung „behufs einer besseren Entfernung des Exkretes der Mesomeren . . . kaudalwärts, so dass der Gang entstand. Das Vorderende des Ganges war nämlich hierbei der Somatopleura fest angeschmiegt, so dass nun auch hinter der eigentlichen Vorniere, durch eine nicht näher zu definierende Thätigkeit der Zellen, Exkret in den Gang treten konnte“. „Als nun die exkretorische Funktion des Mesomerenepithels sich steigerte . . . genügte

die Zellenthätigkeit zur Herausbeförderung des Exkretes nicht mehr, sondern es entstanden an den erwähnten Berührungsstellen — also segmental — Öffnungen in den Gang durch Auseinanderweichen der Zellen der Grenz wand.“ Was das Zustandekommen der Kloakenmündung des Ganges anlangt, so hält es van Wyhe nach den ontogenetischen Thatsachen für wahrscheinlicher, dass dieselbe selbständig am Gang auftrat, nachdem er das Entoderm an der Kloake berührte, als dass die Hautmündung des Ganges bei der Bildung des Proktodäums mit eingestülpt wurde.

Rückert.

Ich selbst (92) habe auf zwei Möglichkeiten hingewiesen, durch welche man sich die Entwicklung des Vornierenganges über das hintere Ende der Vorniere nach rückwärts hinaus phylogenetisch verständlich machen könnte. Die eine dieser Möglichkeiten, für die ich auch einige Gründe anführen konnte, scheint mir durch die neueren Forschungsergebnisse sehr an Wahrscheinlichkeit gewonnen zu haben und mag daher ausführlicher dargelegt werden, als dies in meiner Arbeit geschah unter Herbeiziehung von einigen Gesichtspunkten, die sich erst in neuerer Zeit ergeben haben. Es ist dies die Vermutung, dass die Vorniere ursprünglich weiter nach rückwärts gereicht habe, als dies heute der Fall ist, und dass sie in diesem ihren kaudalen Abschnitt rudimentär geworden sei, d. h. sich nur in Gestalt des Ganges erhalten habe. Für diese Ansicht haben sich inzwischen durch die Untersuchungen anderer Autoren weitere Anhaltspunkte ergeben. So lehrt uns namentlich Amphioxus, dass die Vorniere ursprünglich eine erheblich stärkere Ausdehnung besessen haben muss, als dies bei den heute lebenden Cranioten der Fall ist, und es haben sich dementsprechend auch Boveri, Wiedersheim und Semon in diesem Sinne ausgesprochen. Wenn dies aber der Fall war, wenn die Vorniere sich ehemals nahezu über den ganzen Rumpf erstreckte, wie heute ihr Gang, dann bietet die phylogenetische Ableitung des letzteren keine Schwierigkeit. Der heutige Vornierengang würde dann nichts anderes darstellen, als den übrig gebliebenen Längskanal (Sammelrohr) eines Vornierenabschnittes, dessen Querkanaäle und Glomeruli zu Grunde gegangen sind.

Ontogenetisch wird sich diese Hypothese am besten prüfen lassen am proximalen Abschnitt des Vornierenganges, denn wenn sich die Entwicklung des Ganges irgendwo rein erhalten hat, so wird es nach unserer Hypothese hier, in der Nähe der Vorniere, der Fall sein müssen. Es lehrt auch die vergleichende Anatomie der Vorniere, dass die Rückbildung hier zuletzt aufgetreten ist. Wie entsteht nun der fragliche vordere Teil des Ganges? Er bildet sich, wie ich bei Torpedo gezeigt habe,

dadurch, dass ein kaudaler, von vornherein etwas schwächer gebauter Abschnitt der Vornierenanlage sich vom Mesoblast abtrennt. Es kommen hier die gleichen segmentalen Vornierendivertikel (ebenso die Vornierengefäße) wie weiter vorn zur Entwicklung, aber sie schnüren sich alsbald vom Mesoblast ab und werden so zu Bestandteilen des Ganges. Es wandelt sich also hier, wie man es auch ausdrücken könnte, ontogenetisch ein Abschnitt der Vornierenanlage in ein Stück des Ganges um.

Besonders lehrreich sind die Verhältnisse bei den Sauropsiden, namentlich beim Hühnchen nach der Darstellung von Felix. Hier gestaltet sich ein noch viel beträchtlicherer Teil einer Vornierenanlage zum Gang um als bei Torpedo und die Rückbildung geht noch einen Schritt weiter als dort, insofern kein einziges Vornierendivertikel seine Peritonealverbindung behält. Solange beim Huhn die einzelnen Mesoblastdivertikel ihren Zusammenhang mit dem Cölom beibehalten, wird man die ganze Anlage mit der einer Vorniere anderer Vertebraten vergleichen und das durch Verschmelzung der distalen Divertikelabschnitte gebildete Längsrohr mit dem „Sammelrohr“ eines Pronephros. Dass der Vergleich ein richtiger ist, beweist ausser der Entwicklung auch das Vorhandensein rudimentärer Glomeruli. Sobald aber die Anlage sich vom Peritonealepithel abschnürt, nennt man sie mit Recht Vornieren- resp. Urnierengang. Es wandelt sich hier fast die ganze Vorniere resp. deren Sammelrohr in den Vornierengang um.

So liefert die Ontogenie ganz bestimmte Anhaltspunkte dafür, dass zum Mindesten ein vorderer Abschnitt des Vornierenganges phylogenetisch durch Rückbildung einer Vorniere entstanden ist. Es liegt daher die Annahme nahe, dass der gleiche Umbildungsprozess auch weiter caudal gelegene Teile des Systems befallen hat und sich nur deshalb ontogenetisch nicht mehr verfolgen lässt, weil er hier in Folge seines frühzeitigeren Auftretens schon eine weitergehende Reduktion der Anlage herbeigeführt hat.

In Einklang damit steht auch die Entwicklung des Vornierensystems bei Amphibien. Hier stimmt, wie Mollier und Field beschreiben, der proximale Teil des Ganges mit der Vorniere in der ersten Anlage, abgesehen von Volumsdifferenzen, sehr überein. Man ist — wenigstens ist es mir so ergangen — anfänglich gar nicht im stande, es dem gemeinschaftlichen Segmentalwulst anzusehen, welcher Teil von ihm später zur Vorniere und welcher zum Gang wird. Nur durch Vergleichung mit älteren Stadien kann man das Gebiet beider genau abgrenzen. Würde sich hier, wie bei den Sauropsiden, die gesamte Anlage, bevor sie sich weiter differenziert, vom Mesoblast abtrennen, so käme man in Verlegen-

heit, wenn man das Gebiet der Vorniere bestimmen sollte. Man würde wahrscheinlich den proximalen Teil des Ganges mit zur Vorniere rechnen, und mit einem gewissen Recht, denn seine Ontogenie spricht deutlich dafür, dass er ursprünglich einmal zum Pronephros gehört hat. Wie weit dieser Abschnitt kaudalwärts reicht, mag für jetzt ausser Betracht bleiben, da die Ansichten der Autoren in diesem Punkt differieren. Wenn Field's Angabe, dass die Anlage des Ganges bis kurz vor die Kloakenmündung in loco aus dem Mesoblast entsteht, richtig ist, so würde sie darauf hinweisen, dass die Vorniere sich ursprünglich ebenso weit nach rückwärts erstreckt hat. Allerdings würde in diesem Falle die embryonale Anlage des Ganges nach rückwärts mehr und mehr den Vornierencharakter verlieren, da sie nur mehr in Gestalt weniger Zellen zum Vorschein kommt. Es hat eben, wie man erwarten muss, die Rückbildung am kaudalen Abschnitt, wo sie offenbar auch zuerst aufgetreten ist, einen höheren Grad erreicht. Ebenso wie die Amphibien nach der Darstellung Field's würde sich *Petromyzon* auf Grund von Götte's Beschreibung auffassen lassen.

Durch die Hypothese, dass der Vornierengang das übrig gebliebene Sammelrohr einer ursprünglich über den ganzen Rumpf sich erstreckenden Vorniere darstellt, lässt sich nun die verschiedene ontogenetische Entstehungsweise des ersteren bei den einzelnen Vertebraten auf eine gemeinsame Grundlage zurückführen und somit verständlich machen. Lassen wir vorerst die Ektodermfrage bei seite, so bleibt immer noch ein Unterschied in der Entwicklung, den wir als verbürgt ansehen dürfen. Es wächst bei Selachiern der Gang vom hinteren Ende der Vornierenanlage nach rückwärts sicher ohne Zusammenhang mit dem Mesoblast. Sollte er, was ich übrigens nicht annehme, hierbei ohne Beteiligung des Ektoblast entstehen, so kann er nur durch selbständiges Wachstum seines aus dem Vornierenwulst stammenden Anfangsstückes sich entwickeln, keinesfalls auf Kosten des angrenzenden Mesoblast. Bei *Lacerta* und beim Vogel wächst er ebenfalls ohne jede Beteiligung des mittleren Blattes vom hinteren Ende der Vornierenanlage aus. Bei Amphibien dagegen entsteht zweifellos sein vorderer Abschnitt aus dem anliegenden Mesoblast, vielleicht (Field) sogar der weitaus grösste Teil des ganzen Ganges. Das letztere ist auch bei *Petromyzon* nach Götte der Fall. Nach unserer Hypothese müssen wir diese letztere Entstehungsweise als die palingenetische betrachten, weil sich in ihr der ursprüngliche Vornierencharakter der Anlage ausspricht. Die Entwicklung durch freies Auswachsen dagegen würde einen cenogenetischen Vorgang bedeuten,

der sich aber leicht von dem palingenetischen ableiten lässt. Es würde die Anlage der funktionell nutzlos gewordenen, rudimentären Vornierendivertikel ganz ausfallen, und das Material für den Längskanal durch vermehrtes distales Auswachsen der weiter vorn gelegenen Divertikel herbeschafft werden. Dass eine Tendenz zu einer solchen Abänderung der Entwicklung thatsächlich besteht, kann man heute noch ontogenetisch bei der Vornierenentstehung beobachten. Man findet bei Selachiern und Vögeln, dass die hintersten Vornierenkanälchen, die sich etwas später und (bei Torpedo) unvollkommener entwickeln als die nächst vorderen mit den letzteren erst zusammentreffen, nachdem diese schon merklich über sie nach rückwärts hinausgewachsen sind. Auch die Beobachtung von Semon, dass die letzten Pronephroskanäle den Gang spät oder überhaupt nicht mehr erreichen, muss in diesem Sinn gedeutet werden. Es ist dies der erste Schritt auf dem Wege zu dem frei auswachsenden Gang, der zweite besteht in dem gänzlichen Ausfall der rudimentären Querkanäle.

Ziehen wir nun die Ektoblastverbindung des Ganges in Betracht. Ich sage absichtlich Verbindung und nicht Entstehung, weil ich die angezweifelte aktive Beteiligung des äusseren Blattes offen lassen will. Die innige Verbindung seines hinteren Endes mit diesem Keimblatt bei Selachiern und Säugern ist dagegen nicht in Zweifel zu ziehen und stellt unter allen Umständen eine auffallende Differenz gegenüber dem Verhalten bei den übrigen Cranioten dar. Es lässt sich nun auch dieser Unterschied verständlich machen, wenn man nur davon ausgeht, dass die Kanälchen der ursprünglich über den ganzen Rumpf ausgedehnten Harndrüse sich wie bei *Amphioxus* auf das Ektoderm eröffnet haben. Da die Entwicklung der *Amphioxus*niere unbekannt ist, gehen wir von denjenigen Cranioten aus, deren Vornierenkanälchen sich ontogenetisch am meisten an das Verhalten der fertigen Segmentalröhrchen des *Amphioxus* anlehnen und deren Entwicklung daher als primitive anzusehen ist. Es sind dies die Vornierendivertikel bei Selachiern und beim Huhn, die sich distal vorübergehend mit dem Ektoblast verbinden und dabei wahrscheinlich (Selachier) oder sicher (Huhn) einen geringfügigen oberflächlichen Zellenbelag von Seite dieses Blattes erhalten. Aus diesem *amphioxus*ähnlichen Entwicklungsstadium ging der Pronephros der Chordaten, wie man nach dem ontogenetischen Befund vermuten darf, dadurch hervor, dass die peripheren Abschnitte der Vornierenkanälchen zu einem Sammelrohr sich vereinigten. Es beteiligte sich somit an der Bildung des Sammelrohres gerade derjenige Teil der Anlage, welcher die erwähnten Beziehungen zum Ektoblast besass. Wenn nun im weiteren Verlauf der Phylogenie eine Rückbildung des caudalen Abschnittes dieser

ursprünglich über den ganzen Rumpf ausgedehnten Vorniere erfolgte, in der Weise, dass das Sammelrohr unter Verlust der Querkänäle sich in den Vornierengang umwandelte, so standen für einen solchen Umgestaltungsprozess zunächst zwei Wege offen: es konnte erstens der mesoblastische Anteil der Anlage in Wegfall kommen und zweitens derjenige Teil, welcher die Ektoblastverbindung eingeht, bzw. aus Ektoblastelementen entsteht. Beide Wege sind, wie es scheint, in der That eingeschlagen worden, der erstere von den Selachiern und Säugern, der letztere von den übrigen Cranioten. Die stärkste Rückbildung aber erfuhr das System da, wo es seine Verbindung sowohl mit dem Ektoblast wie dem Mesoblast verlor, wie das bei dem völlig frei auswachsenden Gang der Sauropsiden (vielleicht auch dem hinteren Abschnitt des Ganges der Amphibien) der Fall ist.

Es besassen also, um zu rekapitulieren, die Cranioten ursprünglich eine über den ganzen Rumpf ausgedehnte Anlage des Vornierensystems, welche aus segmentalen mit dem Ektoblast verbundenen Mesoblastdivertikeln bestand (Amphioxusstadium). Diese Anlage kommt heute nur noch vorübergehend im vorderen Teil des Systems bei einigen Cranioten (Selachier, Huhn), und vielleicht hier nicht einmal konstant zum Vorschein, als palingenetische Entwicklungsweise der Vorniere. Der grössere distale Teil des Systems entsteht cenogenetisch und bildet nur mehr einen Längskanal, welcher, gemäss der ursprünglichen Verbindung der Anlage mit zwei Keimblättern, den Zusammenhang erstens mit dem Ektoblast, zweitens mit dem Mesoblast, drittens, (stärkster Grad der Rückbildung) mit beiden Blättern verloren haben kann.

Ich habe diese Auffassung der Entwicklungsdifferenzen des Vornierenganges vor zwei Jahren, noch ehe die Amphioxusnieren bekannt war, in der Gesellschaft für Morphologie zu München vorgetragen, im Anschluss an die Befunde Mollier's bei Amphibien, weil sie mir einen Ausweg zu bieten schien für unsere beiderseitigen widersprechenden Resultate hinsichtlich der Entstehung des Vornierenganges. Publiziert habe ich dieselbe bisher nicht, abgesehen von einer brieflichen Mitteilung derselben an Herrn Prof. Kollmann.

- Field.

Wie ich aus der kürzlich erschienenen Arbeit von Field ersehe, ist dieser Forscher auf einen im Wesentlichen gleichen Ausweg verfallen, die ekto- und mesoblastische Entstehung des Ganges verständlich zu machen. Field erklärt sich übrigens nicht recht befriedigt von dieser Lösung und weist auf die Schwierigkeit hin, dass gerade zwei so entfernte Wirbeltierklassen wie Selachier und Säuger den gleichen Entwicklungsgang im Gegensatz zu

allen anderen eingeschlagen haben sollten. Genau denselben Einwand machte in der erwähnten Sitzung der morphologischen Gesellschaft, Herr Prof. von Kupffer. Ich erkenne durchaus die Berechtigung desselben an, doch halte ich die Schwierigkeit nicht für unüberwindlich. Man braucht nur anzunehmen, dass die ursprüngliche Entstehungsweise des Ganges d. h. eine solche, welche in Zusammenhang mit beiden Keimblättern verlief, sich bis zu den Protomammalia hinauf erhalten hatten. In diesem Falle bestand die Möglichkeit, dass die Rückbildung auch bei zwei so entfernten Klassen wie den Selachiern und Säugern zufällig die gleiche Bahn einschlug.

2. Phylogenetische Deutung des Mesonephros.

Die Feststellung der Thatsache, dass die Vornieren- und Urnierenkanälchen nicht homodynamische Bildungen sind, giebt zwar eine präzise, aber doch nur negative Antwort auf die Frage nach der Urgeschichte des Mesonephros. Diese Frage in positivem Sinne zu beantworten, ist in letzter Zeit von zwei verschiedenen Seiten aus versucht worden.

Auf der einen Seite steht Boveri, welcher annimmt, dass die Urnierenkanälchen der Cranioten den Genitalkammern des *Amphioxus* homolog sind, dass sie also keinen Neuerwerb der Cranioten darstellen, sondern altvererbte, durch Funktionswechsel in den Dienst des Exkretionssystems getretene Bildungen. Zur Begründung seiner Hypothese wies Boveri erstens darauf hin, dass die Genitaldivertikel des *Amphioxus* morphologisch als segmentale Blindsäcke der Leibeshöhle aufzufassen seien, ebenso wie die Urnierenkanälchen der Selachier. Über die Entstehung derselben war damals noch nichts bekannt. Diese Lücke hat nun Boveri inzwischen ausgefüllt, denn in einer soeben erschienenen weiteren Mitteilung¹⁾ liefert er den wichtigen Nachweis, dass ein dem Gononephrotom der Selachier seiner Lage nach vergleichbarer ventraler Somitenabschnitt bei *Amphioxus* die Anlage der Geschlechtsorgane liefert. Als weiteres Argument führt Boveri die eigenartige Entwicklung der Urnierenkanälchen bei Selachiern an, welche darauf hindeutet, „dass es sich bei der phylogenetischen Entwicklung dieser Organe zunächst nicht um die Herstellung einer Kommunikation zwischen Leibeshöhle und Urnierengang gehandelt haben kann, sondern dass das Primäre der Blindsack war, der als solcher bei gewissen Vorfahren der Cranioten bereits eine Funktion besessen haben muss“, nämlich die Funktion eines Genitaldivertikels.

Boveri.

¹⁾ Über die Bildungsstätte der Geschlechtsdrüsen und die Entstehung der Genitalkammern beim *Amphioxus*. Anat. Anz. VII 6. 1892.

Boveri's Hypothese stehen zwei Ansichten gegenüber, die eine von van Wyhe, die andere von Semon und mir vertreten, nach welchen die Kanälchen der Urniere von vornherein Exkretionsorgane waren und ihre Anlage später auftrat als die der Vorniere. Die Auffassung van Wyhe's wurde bereits pag. 685 dargelegt und es bleibt somit nur noch die andere Hypothese zu besprechen.

Rückert.

Ich habe in meiner öfter erwähnten Arbeit (92) darauf hingewiesen, dass Vornieren- und Urnierenkanälchen, wenngleich sie nicht homodynam sein können, doch in mehreren wesentlichen Punkten ihrer Entwicklung miteinander übereinstimmen, und habe diese Thatsache damit zu erklären versucht, dass die Urnierenkanälchen phylogenetisch vielleicht als eine zweite, vervollkommnete Generation von Exkretionskanälchen aufgefasst werden müssten, die etwa in analoger Weise entstanden sein könnten, wie bei der Urniere selbst jüngere Generationen (sekundäre usw. Kanälchen), und zwar ebenfalls dorsal von den primären, auftreten.

Semon.

Diese Ansicht wurde in neuerer Zeit von Semon entschieden vertreten und ausführlich begründet. Daraufhin hat auch Häckel in der neuen Auflage seiner Anthropogenie dieselbe acceptiert. Die belangreichen Schlussfolgerungen Semon's, die man in seiner vorläufigen Mitteilung (104) in kurzer und übersichtlicher Weise dargelegt findet, sind im wesentlichen folgende: Schon Götte und Fürbringer haben auf die Übereinstimmung hingewiesen, die das abgeschnürte Cölomdivertikel der Vorniere nebst seinem Glomerulus mit einem Malpighischen Körper der Urniere zeigt. Einem näheren Vergleich stand aber der Umstand im Wege, dass der Malpighische Körper der Urniere sich ursprünglich durch einen Trichter in die Peritonealhöhle eröffnet, die Vorniere aber nicht. Diese Schwierigkeit erscheint jetzt beseitigt, nachdem an der Vorniere von Ichthyophis Trichtermündungen gefunden wurden, die von der Vornierenkammer gegen die Leibeshöhle führen. Diese „Aussentrichter“ der Vorniere sind mit den Peritonealtrichtern der Urniere zu vergleichen und die ursprünglichen Pronephrostrichter, die „Innentrichter“, mit den Mündungen der Urnierenkanälchen in die Malpighischen Körper des Mesonephros (vergl. auch pag. 628 die damit übereinstimmende Deutung Balfour's für *Lepidosteus*). Dazu kommt, dass der Malpighische Körper der Vorniere von Ichthyophis einen segmentalen Bau besitzt. „Selbst in den Einzelheiten der Art der Einmündung der Innentrichter in die Malpighi'schen Körperchen, der Verbindung beider Trichterarten untereinander ergiebt sich eine vollkommene, bis in die feineren anatomischen und histologischen Details gehende Übereinstimmung. Auf Querschnitten kann es dem nicht genau Orientierten

Mühe machen, zu entscheiden, ob er Vorniere oder Urnieren vor sich hat.“ Aus der Übereinstimmung der Malpighischen Körper beider Harnsysteme zieht Semon den Schluss, dass ein Malpighischer Körper der Urnieren nicht mehr wie bisher als blasenartig aufgetriebene Strecke eines Urnierenkanälchens aufzufassen sei, sondern ebenso wie der Malpighische Körper der Vorniere als abgeschnürtes Cölomdivertikel, in welches ein Urnientrichter (Innentrichter) mündet und in das ein Gefässknäuel hineinragt. Es wären sonach auch in dieser Hinsicht die Malpighischen Körper beider Harnsysteme direkt mit einander vergleichbar. Semon weist ferner darauf hin, dass in den jüngsten Entwicklungsstadien die Anlage der Urnieren und der Vorniere in dem Übergangsgebiet beider mit einander zusammenhängen. Er beschreibt (105) pag. 14 eine frühe Anlage, „die aus ihrem ventralen Teil Vorniere, aus ihrem dorsalen Urnieren hervorgehen lässt“, und fasst die Urnieren als „ein dorsales Abspaltungsprodukt, ein Derivat der Vorniere auf“.

Die Beweisführung Semon's beruht zum Teil auf einer Vergleichung der Urnieren mit der Vorniere in Entwicklungsstadien, in welchen die Vorniere bereits ausgebildet und die Urnierenanlage zwar noch jung, aber doch schon vorhanden ist. Eine solche Methode ist an sich gewiss berechtigt, mindestens ebenso wie die vergleichend anatomische Methode, welche fertige Bildungen nebeneinander stellt. Indessen würde es die Hypothese gewiss nur befestigen, wenn es gelänge, sie mit der ersten Entstehung der Urnieren in noch näheren Einklang zu bringen. Soweit die Genese der Urnieren von anderen Objekten her bekannt ist, wäre sie geeignet, gegen die Hypothese einige Einwände wach zu rufen, die übrigens Semon selbst zum Teil berührt. So könnte von gegnerischer Seite darauf hingewiesen werden, dass bei der Urnieren der Aussentrichter, repräsentiert durch einen ventralen Somitenabschnitt, die primäre Bildung ist, von welcher sekundär die Anlage der Bowmann'schen Kapsel und, in Kontinuität mit ihr, die des Drüsenkanälchens auswächst. Bei der Vorniere dagegen ist umgekehrt die Anlage des Drüsenkanälchens das Primäre, und zu ihr tritt sekundär die Bowmann'sche Kapsel und der Aussentrichter, beide dem unsegmentierten Cölom entstammend. Der weitere Einwand, dass das Vornierenkanälchen durch eine Ausstülpung der Somatopleura entsteht, das Vornierenkanälchen aber nicht, halte ich aus den pag. 678 angeführten Gründen, ebenso wie Semon für wenig belangreich.

Ich habe versucht, die beiden Ansichten (Boveri's und Semon's), welche sich über die phylogenetische Ableitung der Urnieren zur Zeit gegenüberstehen, möglichst objektiv darzulegen, obwohl ich selbst bei der Frage nicht ganz unbeteiligt bin. Dass die eine dieser Auffassungen die andere

ohne weiteres ausschliesst, braucht kaum besonders bemerkt zu werden. Eine Entscheidung ist erst von der Zukunft zu erwarten. Jedenfalls handelt es sich auch hier um eine Frage von nicht geringer Tragweite, auf deren Lösung man gespannt sein darf.

3. Phylogenetische Deutung des Metanephros.

Bei Beurteilung der Urgeschichte des Metanephros wird man sich vor allem die Frage vorlegen: kann dieses dritte Harnsystem der Amnioten in irgend welche phylogenetische Beziehung zu dem nächst älteren, dem Mesonephros, gebracht werden oder nicht. Man wird diese Frage verschieden beantworten nach dem ontogenetischen Befund. Wer heute noch daran festhält, dass das gesamte Kanalsystem der Niere vom Nierengang, also in letzter Linie vom Urnierengang aus sich entwickelt, hat keine Veranlassung, irgend welche phylogenetische Verwandtschaft anzunehmen, sondern muss die Niere als eine Neubildung betrachten, die nur in ganz loser, vielleicht zufälliger Beziehung zur Urniere steht, in sofern sie deren Ausführungsgang entspricht. Man könnte in diesem Fall, da der Gang ursprünglich zum Vornierensystem gehört, mit demselben Recht eine Verwandtschaft mit der Vorniere statuieren, statt mit der Urniere, was doch gewiss niemandem einfallen dürfte.

Lässt man aber den sekretorischen Abschnitt der Niere nicht aus der Ureterausstülpung entstehen, was, wie wir gesehen haben, zur Zeit der berechnigte Standpunkt ist, so liegt die Sache anders. Es wird in diesem Falle sich zunächst wieder darum handeln, woher die selbständige Anlage der Harnkanälchen stammt. Gehen sie in letzter Instanz aus dem Epithel des Nierenganges hervor, dann behält alles soeben gesagte seine Giltigkeit, es hat dann die Niere mit der Urniere phylogenetisch nichts zu thun. Nun sprechen aber die neuesten Befunde von Wiedersheim in sehr bestimmter Weise dafür, dass die Harnkanälchen direkt aus dem kaudalen Abschnitt der Urniere entsteht. Dies würde die Niere in nahe verwandtschaftliche Beziehung zur Urniere bringen. Wiedersheim zieht auch in Übereinstimmung mit einer Anzahl früherer Autoren aus seiner Beobachtung den Schluss, dass die Niere „nur als ein hinterer, zeitlich später auftretender Abschnitt der Urniere zu betrachten“ sei.

Einer strikten Homologisierung des Meso- und Metanephros steht aber die im einzelnen durchaus verschiedene Entwicklungsweise im Weg. Unter den verschiedenen Differenzpunkten, die sich hier namhaft machen liessen, mag nur einer erwähnt werden: die Kanälchen der Urniere ent-

stehen nur aus dem Nephrotomen, während ein Teil vom Kanalsystem der Niere aus dem Urnierengang hervorgeht. Indessen scheint es nicht ausgeschlossen, dass sich durch weitere Untersuchungen diese Schwierigkeit heben liesse. Ich möchte in dieser Hinsicht nur an den pag. 673 erwähnten Befund von Semon erinnern, nach welchem die als junge Generationen aufzufassenden Urnierenkanälchen zweiter, dritter u. s. w. Ordnung mit Auswüchsen des Urnierenganges sich vereinigen. An einen solchen Entwicklungsmodus liesse sich derjenige des Metanephros möglicherweise anknüpfen, und es würde dann die Möglichkeit in Betracht kommen, ob die Niere nicht als ein, allerdings modifiziertes, Homologon jüngerer Generationen von Urnierenkanälchen aufgefasst werden könnte. Dass der Metanephros, wenn überhaupt mit dem Mesonephros, dann nur mit den späteren Generationen desselben homologisiert werden könnte, hob schon Fürbringer hervor, wobei er allerdings die dorsalen Generationen, auf welche sich die obige Angabe Semon's nicht bezieht, im Auge hatte. Auch Häckel (43) fasst die Niere der Amnioten als jüngere Generation von Harnkanälchen auf. Ob diese, mehr vermittelnde Hypothese, welche viel für sich hat, die richtige ist, oder ob eine der beiden anderen, vorher erwähnten Auffassungen zu Recht besteht, müssen weitere Untersuchungen lehren. Zur Zeit ist die erste Anlage des Metanephros nicht annähernd in dem Masse bekannt, dass sich eine Entscheidung treffen liesse.

VII.

Entwicklungsgeschichte des Gefäßsystems.

Mit 9 Figuren im Text.

Von

F. Hochstetter, Wien.

Benützte Litteratur.

Herz.

1. G. Born, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Säugetierherzens (aus dem anat. Inst. z. Breslau). Arch. f. mikr. Anat., Bd. 33, 1889.
2. C. Röse, Zur Entwicklungsgeschichte des Säugetierherzens. Morpholog. Jahrbuch, Bd. XV.
3. C. Röse, Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Herzens der Wirbeltiere. Morpholog. Jahrbuch, Bd. XVI.

Arterien.

4. E. V. Boas, Über die Arterienbogen der Wirbeltiere. Morpholog. Jahrb., Bd. XIII.
5. W. Zimmermann, Über die Kiemenarterienbogen des Menschen. Verh. d. X. internat. med. Kongresses, Berlin, 1890, Bd. II, 1. Abt., p. 145—147.
6. W. Zimmermann, Über einen zwischen Aorten- und Pulmonalisbogen gelegenen Kiemenarterienbogen beim Kaninchen. Anatom. Anzeiger, Jahrg. IV, 1889, Nr. 23, p. 720.
7. W. Zimmermann, Rekonstruktion eines menschlichen Embryos von 7 cm Länge aus der 4. Woche. Verh. d. anat. Ges., 1889.
8. J. Jule Makay, The developpment of the branchial arterial arches in birds with special referene to the origin of the subclavians and carotids. Philosophical Transactions, 1888, Nr. 23.
9. J. Jule Makay, The arterial system of the Chamaeleon (Chamaeleo vulgaris). Memoirs and Memoranda in Anatomy, Vol. I, London, 1889.

10. J. Jule Makay, The arterial system of vertebrates homologically, considered. Memoirs and Memoranda in Anatomy, Vol. I.
11. F. Hochstetter, Über die Entwicklung der A. vertebralis beim Kaninchen nebst Bemerkungen über die Bildung der Ansa Vieussenii. Morpholog. Jahrbuch, Bd. XVI, p. 572.
12. F. Hochstetter, Über die ursprüngliche Hauptschlagader der hinteren Gliedmasse des Menschen und der Säugetiere nebst Bemerkungen über die Entwicklung der Endäste der Aorta abdominalis. Morpholog. Jahrbuch, Bd. XVI, p. 300.
13. F. Hochstetter, Über den Ursprung der Arteria subclavia der Vögel. Morpholog. Jahrbuch, Bd. XVI, p. 484.

Herz.

Die Lehre von der Entwicklung des Herzens und seiner Scheidewände ist in den letzten Jahren durch die ausgezeichneten Arbeiten von Born und Röse zu einem gewissen Abschlusse gelangt, ein Umstand, der es rechtfertigen mag, wenn trotzdem insbesondere die Arbeit Born's bereits vielfach Anerkennung gefunden hat und seine Angaben zum Teil auch schon in Lehrbücher der Entwicklungsgeschichte Aufnahme gefunden haben, oder so wie in neuester Zeit von H. Ruge zur Erklärung der Defekte der Vorhofsscheidewand des Herzens mit bestem Erfolg herangezogen wurden, hier doch noch eine Darstellung der Entwicklung des Herzens, wie sie sich aus der umfangreichen Arbeit Born's ergibt, unter gleichzeitiger Berücksichtigung der vergleichend anatomischen Darstellung Röse's gegeben werden soll.

Sehen wir ab von der paarigen Anlage des Herzens bei Knochenfischen und den Amnioten, die, wie Rabl zuerst gezeigt hat, wahrscheinlich infolge der mächtigen Entwicklung des Nahrungsdotters, sich aus einer ursprünglich einfachen Anlage, wie sie bei den Selachiern und Amphibien gefunden wird, entwickelt haben dürfte, so erfolgt die erste Entwicklung des Herzens bei sämtlichen Wirbeltieren in übereinstimmender Weise. — Der ursprünglich schon einfache (Selachier, Amphibien) oder durch Verschmelzung der paarigen Anlage einfach gewordene (Knochenfische, Amnioten) Herzschlauch, nimmt an seinem Hinterende die Dottervenen auf und entlässt an seinem Vorderende die ventrale Aorta, welche sofort in zwei den Kopfdarm umgreifende Äste, die beiden ersten Aortenbogen sich teilt. — Infolge vermehrten Längenwachstums krümmt sich der Herzschlauch; dabei lagert sich sein kaudales Ende hinter den vorderen sich schleifenförmig krümmenden Anteil. — Zugleich entwickelt sich an ihm eine cirkulare Einschnürung am Übergange aus dem hinteren oder Vorhofsteil in den vorderen schleifenförmig gekrümmten als Ventrikelschleife zu bezeichnenden Abschnitt, der sogenannte Canalis auricularis. — Die Ventrikelschleife dreht sich nun so, dass ihr absteigender Schenkel links,

ihr aufsteigender rechts vor den Vorhofsabschnitt zu liegen kommt und dieser letztere setzt sich dann, indem er sich allmählich verjüngt, ohne Grenze in den als Bulbus arteriosus zu bezeichnenden Herzabschnitt fort. — Von der Vorhofsabteilung sondert sich endlich durch seitliche Einfaltung der Wand, der hinterste Herzabschnitt, welcher bei den Amnioten das Blut der Dotter-, Umbilikal- und Körpervenen aufnimmt, als Sinus venosus ab.

Born geht bei seiner Beschreibung der Entwicklung des Kaninchenherzens von einem dem eben geschilderten ähnlichen Stadium aus. — Bei Kaninchenembryonen von 9 bis 9½ Tagen ist der Sinus venosus noch in weiter Kommunikation mit dem Vorhof, von demselben nur linkerseits durch eine Falte scharf abgegrenzt, er hängt mit der Leberanlage zusammen. — Seine beiden Enden werden durch das gemeinsame Endstück der V. omphalo-mesenterica und umbilicalis jeder Seite gebildet und verstärkt durch die von rückwärts her in sie einmündenden Ductus Cuvieri. Der Vorhofsabschnitt liegt ober dem Sinus venosus und hinter der Ventrikelschleife, seine obere Wand ist durch den Bulbus etwas eingebuchtet, seine hintere Wand am Ansätze des Lungengekröses gefurcht. Dieser Furche entspricht ein niedriger Kamm im Inneren. Die Mündung des Sinus venosus nimmt den ganzen Boden der rechten und einen Teil des Bodens der linken Vorhofsabteilung ein. Die Mündung des Vorhofes in den Ventrikelsabschnitt liegt hinten oben im linken Ventrikelschenkel, sie bildet einen kurzen schlitzförmigen Gang der Canalis auricularis. Die Verbindung zwischen beiden Ventrikelschenkeln bildet das Ostium inter-ventriculare, welches durch eine von oben hervorragende Falte eingeengt wird. Fig. 1 u. 2, S. 703. Vorhof und Sinus sind dünnwandige Säcke, das Endothel liegt hier der Muskelwand an. Im Ventrikelsabschnitt besteht zwischen Muskelwand und Endothel ein von Flüssigkeit erfüllter Zwischenraum. Der rechte Ventrikelschenkel geht ohne Grenze in den Bulbusabschnitt über und eine als Fretum Halleri zu bezeichnende Einengung des Lumens existiert nicht.

In der Folge schnürt sich der Sinus venosus vom Vorhofe immer mehr ab, indem sich die links gelegene Einfaltung der Wand zwischen Vorhof und Sinus verstärkt und auch nach rechts hin übergreift. So wird die ursprünglich weite Öffnung der Sinus zu einem kreisrunden Loche verengert, welches ausschliesslich dem Boden der rechten Vorhofs Hälfte angehört. Dieses kreisrunde Loch wird zu einem Spalt umgewandelt, indem der rechte und linke Teil seiner leistenförmigen Umrandung stärker hervortreten und ein selbständiges Wachstum gewinnen. So entwickeln sich die Mündung des Sinus gegen den Vorhof zu abgrenzend zwei klappenförmige Gebilde, die sogenannten Valvulae venosae, die jedoch in diesem Stadium besser als Sinusklappen zu bezeichnen wären. Fig. 1—3 S. 703. Die

rechte Klappe tritt früher auf und ist, so lange sie besteht, mächtiger als die linke. Beide Klappen vereinigen sich an der Hinterwand des Vorhofes und laufen in eine muskulöse Leiste das sogenannte Septum spurium (His) aus, welche als Spannmuskel der Klappen funktioniert. Inzwischen erfolgt eine Verlagerung des Sinus venosus und des Vorhofes gegenüber dem Ventrikel, durch die massige Entwicklung der Leber, welche sich zwischen Sinus venosus und Vorhof einer- und Ventrikel andererseits eindrängt. Dieses führt dazu, dass sich der Vorhof über den Ventrikel lagert und der Canalis auricularis nicht mehr nach vorne, sondern nach unten und vorne gerichtet erscheint. An der Innenwand dieses kurzen spaltförmigen Kanales ist es unterdessen zur Entwicklung von Endokardwucherungen, den sogenannten Endothelkissen gekommen, von denen eines seiner vorderen, das andere seiner hinteren Wand angehört. (Siehe die Figuren.)

Der Vorhof wächst beiderseits neben dem Bulbus vor und bildet die ersten Anlagen der Herzohren und der Sinus venosus rückt allmählich auf die hintere Fläche des Vorhofes; seine spaltförmige Öffnung findet sich daher jetzt in der hinteren Vorhofswand. Zu gleicher Zeit rückt der rechte Ventrikelschenkel vor, während der linke zurücktritt. Dieses Stadium der Entwicklung des Kaninchenherzens zeigt uns ähnliche Verhältnisse wie wir sie am ausgebildeten Fischherzen nachweisen können, nur ist hier der Sinus venosus noch nicht vollständig auf die hintere Wand des Vorhofes verschoben. An Stelle der beiden Endothelkissen des Aurikularkanals finden sich aus ihnen hervorgegangen zwei Taschenklappen und die Ventrikelwand zeigt eine Differenzierung, wie wir sie erst bei älteren Säugerembryonen vorfinden können, ausserdem ist es in dem als Konus zu bezeichnenden Herzabschnitt zur Bildung von Taschenklappen gekommen.

Nun geht beim Kaninchenembryo die Schleifenform des Ventrikels verloren, indem die Verbindung zwischen den beiden Ventrikelschenkeln höher wird und die beiden Ventrikelschenkel mit einander verschmelzen. — Aeusserlich sind dann die beiden Ventrikelschenkel durch eine seichte Furche, die interventrikuläre Furche, gegeneinander abgegrenzt und buchten sich nach abwärts neben ihr kuppelförmig vor. — Hand in Hand mit dieser Veränderung geht eine Verschiebung des Canalis auricularis von links nach rechts vor sich, so dass dieser bald die Interventrikularfurche erreicht und überschreitet und nun nicht mehr der linken Ventrikelhälfte allein zugewendet ist. — Der Bulbus richtet sich dabei auf und kommt seine vordere Fläche in die geradlinige Fortsetzung der vorderen Fläche des rechten Ventrikelschenkels zu liegen. — Die Überlagerung des Vorhofes über den Ventrikel macht weitere Fortschritte, indem die oberen Teile des Vorhofes zu beiden Seiten des Bulbus diesen umfassend

immer mehr emporwachsen. Mit der Verschiebung des Sinus venosus auf die hintere Wand des Vorhofes gehen an ihm wichtige Veränderungen vor sich. Er bleibt im Wachstum gegenüber dem Vorhof zurück und verbirgt sich ganz hinter demselben, seine beiden Enden, die sogenannten Sinushörner richten sich auf und kommen in die geradlinige Fortsetzung der beiden inzwischen ebenfalls aufgerichteten Ductus Cuvieri zu liegen, während sein quer gelagerter Abschnitt das Sinusquerstück sich von der Leberanlage abschnürt, was zur Bildung des Herzendes der V. cava inferior führt. Durch die Wucherung der Leberschläuche werden nämlich die V. omphalo-mesentericae innerhalb der Leber in ein Venennetz zerfällt und stellen ihre centralen Enden, sowie die von Leberschläuchen umwachsenen Sinusenden der V. umbilicales nun V. hepaticae revehentes dar. Nun entwickelt sich die V. Arantii (His), welche sich an das centrale Ende der V. umbilicalis und omphalomesenterica dextra anschliesst. Zugleich schnürt sich der Sinus venosus von dem Zwerchfell und der Leberanlage ab. Diese Abschnürung geht linkerseits rascher vor sich und dadurch werden die Mündungen der aus den centralen Enden der V. omphalomesenterica und umbilicalis sinistra hervorgegangenen V. hepaticae revehentes immer mehr nach rechts hin verschoben bis dieselben die Mündung der V. Arantii treffen und mit derselben zusammenfliessen. Das so entstandene kurze Mündungsstück sämtlicher aus der Leber hervorkommender Venenstämme wächst nun allmählich in die Länge und stellt nun das dar, was man als Herzende der V. cava inferior bezeichnet. Die Mündung dieses Gefässes findet sich dann am hinteren Ende des rechten Sinushornes über dem Sinusquerstück. Der Sinus venosus hat nun eine Form erhalten, die der eines vertikal gestellten Hufeisens verglichen werden kann.

Während sich die besprochenen Veränderungen der äusseren Form des Herzens vollziehen, bahnt sich im inneren zunächst die Scheidung in eine rechte und linke Vorhofsabteilung an, indem es zur Entwicklung der Vorhofsscheidewand kommt. Dort nämlich, wo äusserlich eine Furche die Trennung beider Vorhofsabteilungen von einander andeutete, entsteht im inneren an der oberen und hinteren Wand eine leistenförmige Hervorragung deren freier Rand eine Endokardverdickung trägt. Diese Leiste wächst allmählich zu einer halbmondförmigen Platte der Vorhofsscheidewand (Septum I., Born) aus, welche die Kommunikationsöffnung zwischen beiden Vorhöfen (Foramen ovale I., Born) immer mehr einengt (Fig. 1). Indem die Vorhofsscheidewand (Septum I.) immer mehr an Ausdehnung gewinnt, greifen ihre Enden auf die vordere und untere Vorhofswand über und verbinden sich mit hier befindlichen Endokardverdickungen, welche mit

dem Endokardkissen des Ostium atrio ventriculare commune zusammenhängen und von ihnen ausgegangen sind. Im weiteren Verlaufe entwickelt sich dann an der Ansatzstelle der Vorhofsscheidewand (Septum I.) an der oberen Wand des Vorhofes, eine Öffnung in derselben, welche Born als Foramen ovale II bezeichnet (Fig. 2) und die immer grösser wird, je mehr die Vorhofsscheidewand (Septum I) gegen das Ostium atrio ventriculare herabwächst. Sie stellt demnach in einem bestimmten Entwicklungsstadium ein den Vorhof von vorne nach rückwärts durchziehendes Band dar. Endlich rückt die Vorhofsscheidewand (Septum I) mit ihrem unteren Rand bis an die Endokardkissen des Ostium atrio ventriculare commune heran. Nun verschmilzt sie mit diesen und giebt so den Anstoss zur Scheidung des Ostium atrio ventriculare in die beiden Ostia venosa, die noch dadurch vervollständigt wird, dass die beiden Endokardkissen des Ostium atrio ventriculare mit einander verschmelzen (Fig. 3).

In der Wirbeltierreihe begegnen wir einem zunächst unvollständigen Septum atriorum zuerst bei den Diploern, wo es durch Verschmelzung von Muskelbalken entsteht und sehen es weiter ausgebildet bei den urodelen Amphibien. Bei den Anuren erreicht es unter den Amphibien die mächtigste Ausbildung. Doch ist es auch hier noch nicht zu einer Scheidung des Ostium atrio-ventriculare commune in zwei Ostia venosa gekommen, vielmehr kommunizieren die beiden Atrien noch unter dem freien Rand des undurchbrochenen Septum atriorum mit einander. Erst bei den Reptilien findet eine Verbindung des Septum atriorum mit den Taschenklappen des Ostium atrio-ventriculare commune und eine Verwachsung dieser unter einander statt, und findet man daher bei diesen Tieren ein undurchbrochenes Septum atriorum und zwei Ostia venosa, also eine vollständige Scheidung der ursprünglich einheitlichen Vorhofsabteilung des Herzens in zwei Vorhöfe vor. Bei Vögeln und Säugetieren kommt es dann durch Anpassung an die eigentümlichen embryonalen Kreislaufverhältnisse zu einer Durchbrechung der Vorhofsscheidewand. Diese Durchbrechung ist bei Vögeln (Lindes, Masius) eine mehrfache und ebenso bei den Marsupialiern und einigen anderen Säugetieren (Röse), beim Kaninchen und beim Menschen dagegen, wie Born gezeigt hat, in der Regel (was auch der Referent zu bestätigen vermag) eine einfache, das Foramen ovale II. Während man bei den Vögeln und den Marsupialiern sich die Öffnungen im Septum atriorum durch Endokardwucherungen allmählich schliessen, erfolgt bei den placentalen Säugetieren der allmähliche Verschluss des Foramen ovale II. unter Beteiligung einer schon bei den Amphibien nachweisbaren Gebildes (Röse) des sogenannten Limbus Vieussenii (Septum II, Born) (Fig. 3).

Beim Kaninchen und beim Menschen entsteht nämlich von der vorderen und oberen Wand des Vorhofes etwas rechts von der Stelle, von welcher aus das Vorhofsseptum (Septum I) seinen Ursprung nahm, eine zunächst sichelförmige, muskulöse Leiste, welche nach Röse durch eine Einfaltung der Vorhofswand, die durch die Einbuchtung dieser von Seiten des Truncus arteriosus bedingt ist, entsteht. Diese Leiste (Septum II.) Fig. 3 beginnt dann selbständig zu wachsen und ihre Enden schieben sich an der rechten Seite des Septum atriorum vorbei, so dass durch diesen Vorgang das Foramen ovale II verkleinert wird. Das Septum primum stellt dann das dar, was gewöhnlich als Valvula foraminis ovalis bezeichnet wird. — Durch die Entwicklung des Septum (atriorum) primum und des Limbus Vieussenii erscheint nun zwischen diesen Teilen und den Valvulae venosae und ihrer Fortsetzung nach aufwärts, dem Septum spurium ein Raum von dem übrigen Raum des rechten Vorhofes abgegrenzt, der als Spatium interseptovalvulare (Röse) (Spatium interseptale s. intervalvulare (Born), zu bezeichnen ist. Dieser Raum erscheint auch äusserlich durch eine dem Ansätze des Septum spurium entsprechende Furche nach rechts hin abgegrenzt. Mit dem früher erwähnten Emporwachsen der Vorhöfe gewinnt auch er bedeutend an Höhe.

In den linken Vorhof mündet knapp neben dem Septum I unmittelbar über dem Sinusquerstück vorbeiziehend die einfache Vena pulmonalis durch eine spaltförmige Öffnung ein und zwar erfolgt die Mündung schon von vorne herein stets an der linken Seite des Septum I in den linken Vorhof, womit auch die vergleichend anatomischen Thatsachen (Röse) im Einklange stehen.

Während sich im Vorhofsabschnitte des Herzens die Bildung der Scheidewände vollzieht, greifen auch in der Ventrikelabteilung des Herzens beträchtliche Veränderungen Platz. Es entstehen zunächst gegen den Ventrikelhohlraum zu, während dieser sich erweitert, Leisten und Bälkchen, die Trabeculae carneae und das Endothel legt sich der Muskelwand immer inniger an. Die Verschmelzung der Ventrikelschenkel macht sich innerlich durch ein in die Höhe wachsen des Ostium interventriculare geltend. Dieses in die Höhe wachsen führt jedoch nicht zu einer Vergrösserung dieser Öffnung, da Hand in Hand damit von der vorderen und unteren Ventrikelwand aus entsprechend der äusserlich sichtbaren Interventrikularfurche, die Bildung einer des Ostium interventriculare von unten her einengenden Muskelleiste das Septum interventriculare beginnt. Fig. 5 u. 6. Die Verschiebung des Canalis auricularis nach rechts hin führt dazu, dass das Ostium atrioventriculare, welches früher ausschliesslich dem linken Ven-

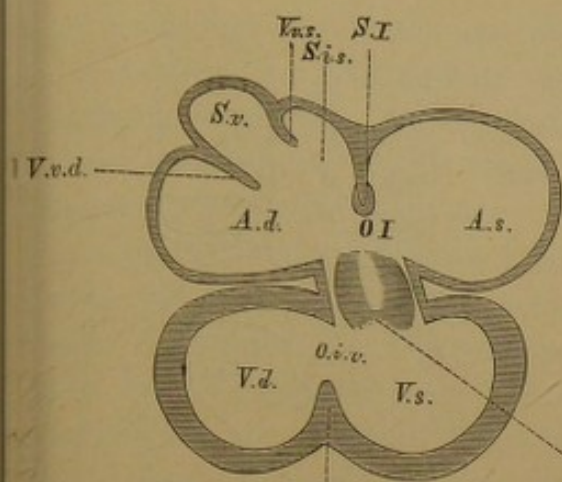


Fig. 1.

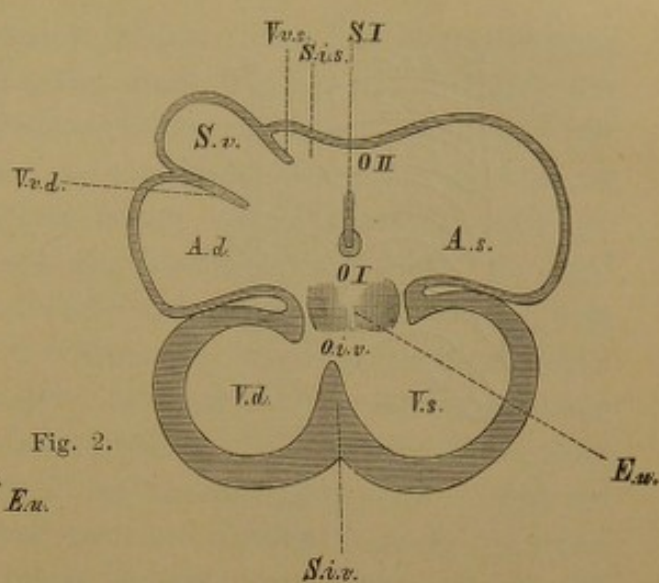


Fig. 2.

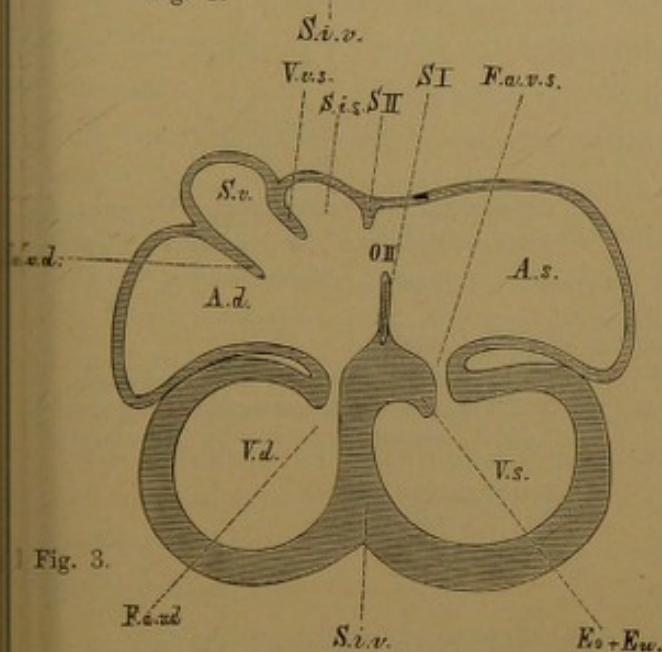


Fig. 3.

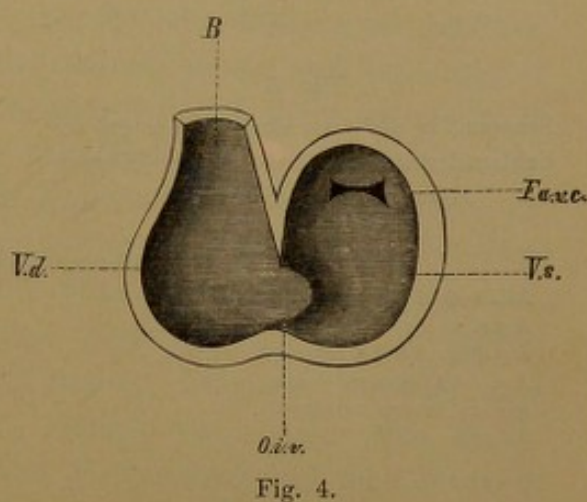


Fig. 4.

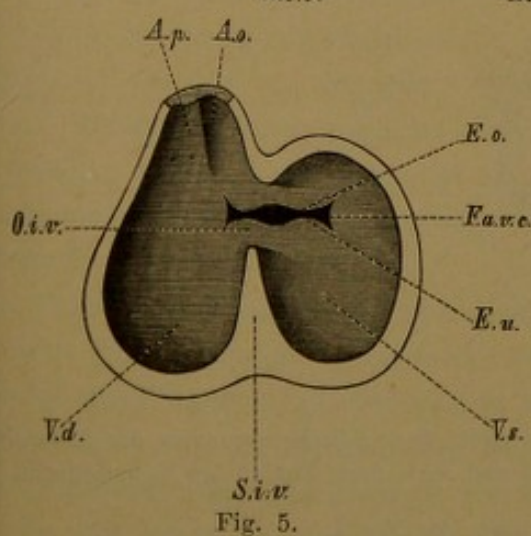


Fig. 5.

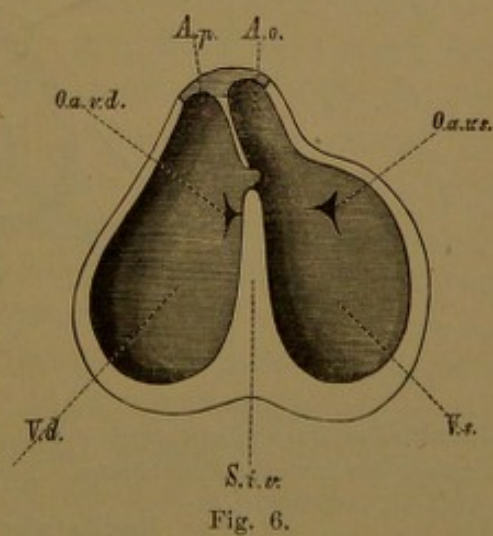


Fig. 6.

Buchstabenerklärung für Fig. 1-6. (Nach Born).

A.d. = Atrium dextrum, A.s. = Atrium sinister, A.p. = Arteria pulmonalis, A.o. = Arteria Aorta, B. = Bulbus, E.a. = Endothelkissen, E.o. = oberes Endothelkissen, F.a.v.c. = For. atrio ventriculare comm., F.a.v.d. = For. atrio ventriculare dextr., F.a.v.s. = For. atrio ventriculare sin., O.I. = For. ovale I, O.II = For. ovale II, O.i.v. = Ostium interventriculare, S.i.v. = Septum interventriculare, S.i.s. = Spatium interseptum valvulare, S.I. = Septum primum, S.II = Septum secundum, S.v. = Sinus venosus, V.d. = Ventriculus dexter, V.s. = Ventriculus sinister, V.v.d. = Valvula venosa dextra, V.v.s. = Valvula venosa sinistra.

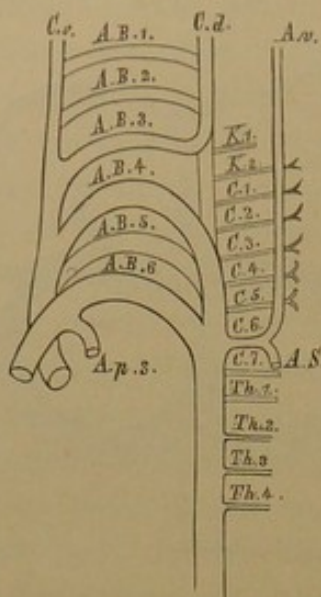


Fig. 7.

Schema für die Entwicklung der grossen Schlagaderstämme der vorderen Körperregion. Linke Seitenansicht.

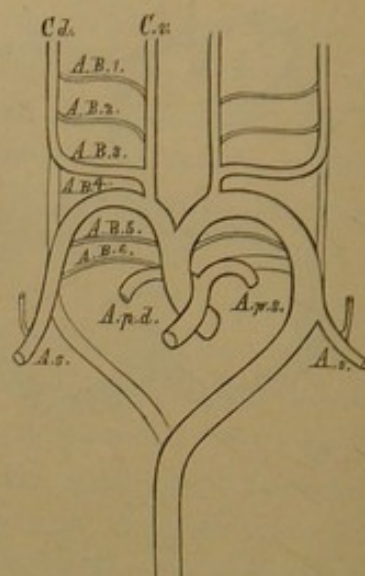


Fig. 8.

Schema für die Entwicklung der grossen Schlagaderstämme der vorderen Körperregion. Vorderansicht.

Buchstabenerklärung für Fig. 7 und 8.

A.B.1-6 = Aortenbogen 1-6.
A.p.s. = Arteria pulmonalis sinistra.
A.p.d. = Arteria pulmonalis dextra.
A.s. = Arteria subclavia.
A.v. = Arteria vertebralis.

C.1-7 = Arterien des 1-7 Cervicalsegmentes.
Th.1, 2, 3 u. s. f. = Arterien der Thoracalsegmente.
K.1 u. 2 = Segmentale Arterien der Hinterhauptsregion.
C.d. = Carotis dorsalis.
C.v. = Carotis ventralis.

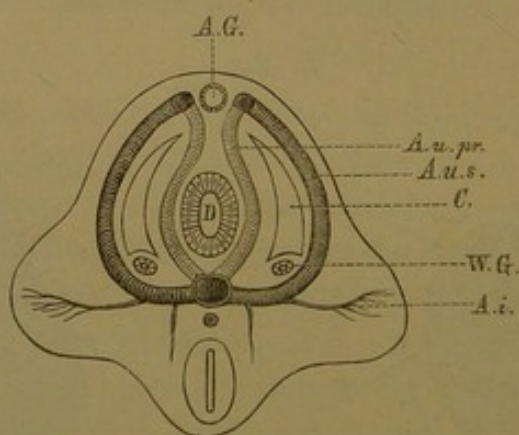


Fig. 9.

Schematischer Durchschnitt durch das hintere Körperende eines Säugerembryos in der Höhe der Anlage der hinteren Extremitäten. Ursprüngliche und sekundäre Wurzel der A. umbilicalis.

Buchstabenerklärung für Fig. 9.

A.u.pr. = primäre Wurzel der A. umbilicalis.
A.u.s. = sekundäre Wurzel der A. umbilicalis.
A. i. = A. ischiadica.
D. = Darmrohr.

A.G. = Allantoisgang.
W.G. = Wolffischer Gang.
C. = Leibesöhle.

trikelschenkel angehörte, nun mit seinem rechten Ende bis in das Bereich des Ostium interventriculare und später noch bis in das Bereich der hinteren Wand des rechten Ventrikelabschnittes zu liegen kommt. Der Canalis auricularis wächst dabei nicht in demselben Masse wie die übrigen Herzteile weiter in die Länge, sondern bleibt verhältnissmäßig kurz, so dass er bald nicht mehr als besonderer Herzabschnitt imponiert. Er wird dabei von den sich allseitig ausdehnenden Ventrikelwänden umgriffen, von einer Einstülpung des Ohrkanales in den Ventrikel, wie His sie beschrieben hat, ist jedoch keine Rede. Durch die Entwicklung der Endokardkissen hat der Canalis auricularis und das Ostium atrioventriculare die Form einer engen Spalte mit seitlichen Erweiterungen angenommen. Fig. 4 u. 5. Indem die beiden Endokardkissen mit einander verschmelzen, bleiben dann die seitlichen Erweiterungen der Spalte als Ostia venosa erhalten und diese werden nun einerseits von den verschmolzenen Teilen der Endokardkissen, andererseits von der freibleibenden Wand des Aurikularkanales, an der sich keine irgend wie bedeutendere Endokardverdickung nachweisen lässt, begrenzt. Fig. 6. Von den verschmolzenen Endokardkissen, von denen jederseits zwei Höcker, die Randhöcker vorspringen, setzen sich Endokardverdickungen auch auf die Ventrikelwand fort, die mit ähnlichen aus dem Bulbus gegen den Ventrikel zu absteigenden Verdickungen, den Bulbuswülsten, zusammenhängen. Eine ist gegen die hintere Ventrikelwand gerichtet, sie wird späterhin wieder vollständig zurückgebildet. Die andere hingegen, welche sich auf die obere Ventrikelwand erstreckt, erfährt zwar auch eine Rückbildung, bleibt jedoch auch später noch in Verbindung mit dem hinteren Bulbuswulst.

Im Bulbusrohre entwickeln sich auch zwei Endothelwülste, von denen der eine rechts der andere links gelegen ist. Der linke geht gegen den Ventrikel zu auf die vordere Bulbuswand über, kann daher auch als vorderer Bulbuswulst bezeichnet werden. Der rechte dagegen gelangt im Absteigen gegen den Ventrikel zu an die hintere Wand des Bulbus und kann daher auch als hinterer Bulbuswulst bezeichnet werden. Der hintere Bulbuswulst rückt dann später bis an den rechten vorderen Randhöcker der verschmolzenen Endokardkissen nach abwärts zu vor, der vordere erstreckt sich hingegen bis an den rechten Abhang des vorderen Abschnittes des Septum interventriculare nach abwärts. Fig. 6. Beide Bulbuswülste erscheinen somit im Bulbusrohre spiralig gedreht. Indem sie sich nun mit ihren Firsten aneinanderlagern und später dort, wo sie sich berühren, miteinander verschmelzen, erfolgt die Scheidung des Bulbusrohres in die beiden entsprechend der Anordnung der Bulbuswülste spiralig umeinander gedrehten Rohre der A. pulmonalis und der A. Aorta. Dieser Scheidung im Innern

entsprechend erscheint dann auch an der äusseren Oberfläche die Scheidung in Form zweier spiralig verlaufender Furchen angedeutet.

Im Innern des Ventrikels kommt es nun allmählich zu einer vollkommenen Scheidung in eine rechte und eine linke Hälfte. Vor allem gewinnt das Septum interventriculare eine immer grössere Höhe (Fig. 5 u. 6) und erreicht mit seiner hinteren Partie die verschmolzenen Endokardkissen an deren rechter Seite, um sich zwischen den beiden Ostia venosa am rechten Rande der verschmolzenen Endokardkissen, bis zu deren rechten vorderen Randhöcker vorzuschieben. Fig. 5 u. 6.

Das Ventrikelende des Bulbus, welches ursprünglich ausschliesslich dem rechten Ventrikelschenkel angehörte (Fig. 4) und über dem Ostium atrioventriculare dextrum lag, weitet sich nun nach links hin immer mehr aus, so dass der linke Anteil seiner Ventrikelloffnung über das bereits gegenüber früheren Stadien verhältnismässig enge Ostium interventriculare zu liegen kommt. So wendet sich die Öffnung des Aortenrohres, denn diese nimmt ja den linken Abschnitt der Bulbusöffnung gegen den Ventrikel, hinein dem linken Ventrikel zu (Fig. 6).

Das Septum interventriculare wächst nun nicht mehr weiter nach aufwärts, sondern es erhält sich das Ostium interventriculare bleibend und wird später in die Wandung des Aortenkonus einbezogen. Diese Einbeziehung vollzieht sich indem die beiden Bulbuswülste immer weiter nach abwärts zur Verschmelzung kommen. Dabei hat sich der linke vordere Bulbuswulst, der schon früher bis auf den rechten Abhang des oberen Randes des Septum interventriculare verfolgt werden konnte, noch weiter auf der rechten Seite des freien Randes des Septum interventriculare fortgesetzt und es bleibt indem die Verwachsung der beiden Bulbuswülste noch weiter fortschreitet, schliesslich nur noch eine kleine Kommunikationsöffnung zwischen rechter und linker Ventrikelabteilung vor dem rechten vorderen Randhöcker den verschmolzenen Endokardkissen übrig. Diese Öffnung (Fig. 6) ist es, welche bei Krokodilen als Kommunikationsöffnung zwischen beiden Ventrikeln zeitlebens erhalten bleibt und unter dem Namen Foramen Panizzae bekannt ist. Auch bei Marsupialiern (Röse) ist die Öffnung noch zur Zeit der Geburt erhalten und schliesst sich erst einige Zeit nach der Geburt. Jedenfalls kommt es jedoch bei allen Säugern unter normalen Verhältnissen zum Verschlusse dieser Öffnung, indem sich die in ihrer Umwandung befindlichen Teile einander nähern und schliesslich zur Verwachsung kommen.

Die Stelle ist jedoch auch noch am Herzen des erwachsenen Individuums von der übrigen Ventrikelscheidewand deutlich unterschieden, es ist die sogenannte Pars membranacea septi. Das Ostium interventriculare

wird nach abwärts zu von dem Rand des Septum interventriculare, nach hinten von den vorderen oberen Teilen der verschmolzenen Endokardkissen umgrenzt, nach aufwärts zu fehlt die Abgrenzung, da hier das Aortenrohr des Bulbus gelegen ist. Indem sich das Septum arteriosum, gebildet durch die verschmolzenen Bulbuswülste, mit dem Septum interventriculare verbindet, verschwindet die Umrandung des Ostium interventriculare und wird der rechte Wandteil des Aortenostiums gebildet. Die hintere Begrenzung des Interventrikularostiums dagegen wird in die hintere Wand des Aortenkonus einbezogen, die somit aus einem Teil der verschmolzenen Endokardkissen hervorgeht. Und zwar befindet sich dieser einbezogene Teil des Endokardkissens rechts von der Ansatzstelle des Septum arteriosum an dasselbe. Mit der Verbindung des Septum interventriculare mit dem Septum arteriosum ist die vollständige Scheidung der beiden Ventrikelabteilungen vollzogen.

Die Scheidung der Ventrikel des Vogelherzens erfolgt, wie aus den Arbeiten von Lindes und Masius hervorgeht, in ganz ähnlicher Weise wie beim Kaninchen und beim Menschen.

Die Veränderungen, welche sich an den Vorhöfen bis zu ihrer definitiven Ausgestaltung vollziehen, bestehen im wesentlichen, abgesehen von äusseren Formveränderungen, in der Einbeziehung des rechten Sinushornes in den rechten und des Lungenvenenstammes in den linken Vorhof. Indem der rechte Vorhof sich immer mehr ausweitet, beginnt sich das an seiner Hinterwand gelegene rechte Sinushorn in ihn einzusenken, so dass endlich die Hinterwand dieses Sinusabschnittes in die Hinterwand des Vorhofes aufgenommen erscheint. Diese Einbeziehung ist zunächst jedoch nur eine äusserliche, da sämtliche Körpervenien immer noch durch den Spalt zwischen den beiden Valvulae venosae in den Vorhof münden. Dabei scheinen nun die beiden Valvulae venosae von der Hinterwand des Vorhofes auszugehen. Der Spannmuskel der Klappen (*S. spurium*) ist beim Kaninchen in diesem Stadium durchbrochen. Nun bilden sich sowohl das Septum spurium als auch die Valvulae venosae zurück. Vom Septum spurium erhält sich nur manchmal auch noch beim erwachsenen Tier ein Rest als ein neben der Mündung der *V. cava superior dextra* zur vorderen Vorhofswand ziehender Muskelstrang. Die Mündung der *V. cava superior dextra* entfernt sich von der Mündung der *V. cava inferior* und zwischen der Mündung dieses Gefäßes und der Mündung des darunter gelegenen Sinusquerstückes, welches die Fortsetzung der *Vena cava superior sinistra* (*D. Cuvieri s.*) darstellt und nur noch einige Herzvenen aufnimmt, entwickelt sich eine Leiste, welche nach rechts hin zu einer Platte auswachsend, die Valvula venosa dextra erreicht, um sich einerseits mit dieser,

andererseits mit dem Septum I zu verbinden. Auf diese Weise wird die Mündung der V. cava inferior von der der V. cava superior sinistra geschieden.

Beim Kaninchen bilden sich nun die beiden *Valvulae venosae* fast vollständig zurück, und zwar geschieht dies in der Weise, dass die rechte ihrer ganzen Länge nach niedriger wird und schliesslich vollständig oder bis auf einen kleinen Saum, der an der hinteren Umrandung der Mündung der Cava superior sinistra und der V. cava inferior erhalten bleibt, schwindet. Die *Valvula venosa sinistra* nähert sich allmählich mit ihrer nach links gewendeten Fläche dem Septum atriorum und verschmilzt schliesslich mit demselben, wodurch das *Spatium intersepto valvulare* vollständig verschwindet.

Beim Menschen vollzieht sich die Rückbildung der *Valvulae venosae* in ähnlicher jedoch nicht so weitgehender Weise. Das *Septum spurium* bildet sich, ohne dass es zu einer Durchbohrung desselben gekommen wäre, zurück und erhält sich nur manchmal als ein Rest von ihm eine Leiste an der vorderen Vorhofswand unterhalb der Mündung der V. cava superior. Das *Spatium intersepto valvulare* ist ursprünglich schon schmaler und höher wie beim Kaninchen und verschwindet oben durch Verlötung des *Septum spurium* mit der medialen Vorhofswand, unten durch Anlagerung der *Valvula venosa sinistra* an das Septum atriorum. Diese Klappe verbindet sich oben und unten mit dem *Limbus Vieussenii* und verschmilzt schliesslich mit dem hinteren Abschnitte des Septum I. Nach Röse wird durch diese Verschmelzung eine Verdickung des Septum I erzeugt, welche mit dem *Limbus Vieussenii* die Bildung eines *Annulus Vieussenii* veranlasst, während Born die den *Annulus* nach rückwärts zu abschliessende Verdickung des Septum I aus diesem selbst hervorgehen lässt. —

Das Sinusquerstück erfährt beim Menschen eine beträchtliche Kaliberreduktion durch die frühzeitige Obliteration der linken oberen Hohlvene. Es persistiert von ihm nur der als *Sinus coronarius cordis* (His) bekannte Abschnitt, der das Herzvenenblut dem rechten Vorhofe zuführt. Die Scheidung seiner Mündung von der Mündung der V. cava inferior erfolgt in ganz ähnlicher Weise wie beim Kaninchen. Die *Valvula venosa dextra* wird zuerst in dem zwischen oberer und unterer Hohlvene gelegenen Abschnitte niedriger und schwindet hier zuerst. Dann an der Einmündung der V. cava superior, an der man übrigens noch in späteren Fötalmonaten noch recht häufig einen feinen Saum als Rest der Klappe vorfinden kann. Der untere an der Mündung der V. cava inferior und des *Sinus coronarius cordis* gelegene Abschnitt der Klappe erhält sich dagegen fast regelmässig

zerfällt aber, da sich die die beiden Venenmündungen von einander scheidende Platte mit ihr und dem Septum I verbindet in zwei Abschnitte, die allmählich immer selbständiger werdende *Valvula Thebesii* und den hinteren Abschnitt der *Valvula Eustachii*, deren vorderer mit dem Septum atriorum sich verbindender Teil aus der Platte zwischen Mündung des *Sinus coronarius cordis* und der *V. cava inferior* hervorgeht.

Die allmähliche Einbeziehung des *Sinus venosus* in den rechten Vorhof, sowie die meisten an den *Valvulae venosae* vor sich gehenden Veränderungen lassen sich, wie Röse gezeigt hat, in ganz ausgezeichneter Weise an den Herzen der Wirbeltiere verfolgen. Bei den Amphibien bereits eingeleitet, macht die Einbeziehung des *Sinus venosus* bei den Reptilien bereits weitere Fortschritte, um bei den Vögeln und den Säugetieren sich endlich definitiv zu vollziehen. Bei den Reptilien münden noch alle Körpervenien zwischen den vollständig schlussfähigen mit einem Spannungsmuskel in Verbindung stehenden Sinuskappen aus und dies gilt auch für die *Cursores* unter den Vögeln. Innerhalb des Sinus findet sich aber schon bei den Reptilien eine mit freiem Rande endigende Platte, das *Sinusseptum*, welches innerhalb des Sinusraumes die Mündung des linken *Ductus Cuvieri* (*V. cava superior sin.*) von der Mündung der *V. cava inferior* scheidet. Bei den Laufvögeln erreicht das *Sinusseptum* einen so hohen Grad der Ausbildung, dass es fast bis an den Rand der rechten Sinuskappe vorrückt. Bei den niedrigst stehenden Säugern, den Monotremen finden sich noch deutliche Reste beider Sinuskappen vor, dieselben umsäumen die drei Mündungen der Körpervenien, auch besteht bei ihnen besonders bei *Ornithorhynchus* deutlich der hintere Abschnitt des *Spatium intersepto valvulare* fort. Auch bei Edentaten sind Reste der beiden Klappen mehr oder weniger deutlich erhalten.

In ähnlicher Weise, wie rechts der *Sinus venosus* in den Vorhof aufgenommen wird, erfolgt beim Menschen linkerseits eine Vergrößerung der Vorhofsabteilung des Herzens auf Kosten des Lungenvenenstammes und seiner Äste. Der Lungenvenenstamm erweitert sich und seine Wand wird in die Wand des Vorhofes eingezogen, ein gleiches Schicksal trifft seine beiden Äste und endlich werden auch die Anfangsstücke der auf diese folgenden Äste zur Vergrößerung des Vorhofes herbeigezogen. Der so sekundär entstandene Wandabschnitt des linken Vorhofes ist späterhin als solcher durch den Mangel von *Musculi pectinati* gekennzeichnet und in gleicher Weise ist auch der aus dem *Sinus venosus* hervorgegangene Wandabschnitt des rechten Vorhofes charakterisiert. Beim Kaninchen bleibt der Lungenvenenstamm einfach und es erfolgt nur eine Erweiterung seiner Mündung.

Während sich diese Einbeziehung des Sinus venosus und der Lungenvenen in die betreffenden Vorhofsabschnitte vollzieht, macht auch die Aufrichtung der Vorhöfe gegenüber den Ventrikeln noch weitere Fortschritte. Dieses erkennt man daran, dass das Ostium atrio ventriculare nicht mehr im untersten Teile der vorderen Vorhofswand, sondern in der unteren Wand des Vorhofes seinen Sitz hat. Hand in Hand damit verändern auch die beiden Vorhofssepten ihre Stellung. Die Ansatzlinie des Septum I rückt von der unteren auf die hintere Vorhofswand hinauf und die des Limbus Vieussenii (S. II) von der oberen auf die vordere Wand herunter. Der Rand des Septum I (Valvula foraminis ovalis) sieht jetzt nach vorn und oben während der Limbus Vieussenii mit seinem Rand (S. II) nach hinten und unten gerichtet ist.

Die Entstehung der Atrioventrikularklappen findet nach Born und Röse im wesentlichen in der von Bernays angegebenen Weise statt. Die Ventrikelhöhle erweitert sich immer mehr und aus ihrer Wand springen immer deutlicher und zahlreicher die Muskelbalken hervor. Die Ausdehnung der Ostia venosa hält mit dieser Ausdehnung der Ventrikelhöhle nicht gleichen Schritt und so werden ihre mit den Fleischbalken des Ventrikels in Verbindung stehenden Umrandungen gewissermassen unterminiert und ragen nun in die Ventrikelhöhle hinein vor. Aus diesen frei vorragenden Rändern nun entwickeln sich die Atrioventrikularklappen. Dabei ist jedoch zu bemerken, dass diese Ränder nicht überall gleichen Ursprung und gleiche Beschaffenheit haben. Zu beiden Seiten des Septum ventriculorum sind die Ränder des Atrioventrikularostiums aus der Verschmelzung der Randhöcker der Endokardkissen hervorgegangen, also ursprünglich rein bindegewebiger Natur, in der übrigen Partie aber bestehen sie aus der unterwühlten Muskelwand des Ventrikels. Das septumständige Segel der V. tricuspidalis und der Aortenzipf der V. mitralis entwickeln sich demnach aus den verschmolzenen Randhöckern der Endokardkissen, an die sich beiderseits Partien der unterhöhlten Muskelwand anschliessen, die später bindegewebig degenerieren. Sie sind also gemischten Ursprunges, während das wandständige Segel der V. mitralis und vorderes und hinteres Segel der V. tricuspidalis aus dem später bindegewebig degenerierenden, durch Unterminierung der Ventrikelswand entstandenen Randteil des Ostium atrioventriculare hervorgehen. Von den mit den Rändern der Ostia atrioventricularia zusammenhängenden Muskelbalken erhalten sich einige und aus ihnen entwickeln sich die Papillarmuskeln und Chordae tendineae der Klappen.

Bei den Wirbeltieren lässt sich der Vorgang bei der Entwicklung der Atrioventrikularklappen in ähnlicher Weise feststellen. An Stelle der

Endokardkissen findet man bei Fischen und Amphibien eine vordere und hintere Atrioventrikularklappe. Bei den Reptilien verwächst das Septum atriorum mit ihnen und sie selbst untereinander [die Verwachungsstelle ist bei Schildkröten durch eine an der Ventrikelfläche der Klappen vorfindliche feine Leiste noch erkennbar (Röse)] so zwar, dass jetzt von der Umrandung jedes der beiden so geschiedenen Ostia venosa vom Septum atriorum ausgehend gegen die Ventrikelhöhle zu eine Taschenklappe vorragt, während wandständige Klappen noch nicht bestehen. Erst bei Krokodilen, bei denen die Ventrikelhöhle stärker ausgedehnt erscheint, womit eine Erweiterung der Ostia venosa Hand in Hand geht, genügen die beiden medialen Taschenklappen nicht mehr und es entwickeln sich an der lateralen Umgrenzung der Ostia venosa Muskelklappen, auch werden die Flächen der rein endokardialen medialen Taschenklappen an ihrer vorderen und hinteren Partie durch sekundäre Unterwühlung der mit ihnen zusammenhängenden Muskelplatten des Randes der Ostia atrio ventricularia vergrößert.

Bei Vögeln ist rechterseits die mediale Klappe vollständig oder wie bei einigen Formen bis auf geringe Reste rückgebildet, dafür besteht eine mächtige, laterale Muskelklappe. Linkerseits besteht eine mediale Klappe gemischten Ursprungs wie bei Krokodilen und zwei seitliche Klappen, die durch bindegewebige Degeneration und Sonderung aus dieser lateralen Muskelklappe entstanden sind. Sowohl die mediale Klappe als auch die lateralen stehen durch Chordae tendineae und Papillarmuskeln in Verbindung mit der Ventrikelfwand. Die Verhältnisse bei den Monotremen sind denen bei den Vögeln sehr ähnlich.

Über die im allgemeinen einfache Entstehung der Arterienklappen, die übrigens schon seit langem bekannt ist, ist folgendes zu sagen. Nachdem die Scheidung der Arterienrohre, durch die Verschmelzung der beiden Bulbuswülste vollzogen ist, ragen gegen jedes Lumen noch zwei Endothelwülste vor, zu denen sich von der Stelle der Wand, welche bis dahin keine besondere Endothelverdickung zeigte, ausgehend ein dritter Endothelwulst gesellt. Das Lumen jedes Arterienrohres zeigt nun die Gestalt einer dreistrahligen Spalte. Diese Endothelwülste gehören nur mehr dem Anfangsteil jeder Arterie an. Nun wird jeder von seinem der Peripherie zugewendeten Ende aus ausgehöhlt und bildet so eine zuerst dickwandige Tasche, die dann allmählich erst ihre definitive Beschaffenheit annimmt.

Arteriensystem.

Sehen wir ab von der ersten Anlage des Arteriensystems, so basierten unsere Kenntnisse von seiner Entwicklung bei den Amnioten Wirbel-

tieren und der an diesem System während der Entwicklung sich vollziehenden Umwandlungen bis in die neueste Zeit fast ausschliesslich auf den Resultaten der grundlegenden Untersuchungen Rathke's über dieses System. Und zwar ist es nur ein verhältnismässig beschränkter Teil des Arteriensystems nämlich die Aortenbogen und die mit ihnen im Zusammenhang stehenden Schlagadern des Halses und Kopfes, deren Entwicklung von Rathke untersucht worden waren, während über die Entwicklung aller anderen Arterien bis in die neueste Zeit so gut wie gar nichts bekannt geworden ist.

Eine wesentliche Erweiterung unserer Kenntnisse über die Entwicklung der Aortenbogen haben wir nun in neuester Zeit durch die Untersuchungen von Boas, van Bemmelen und Zimmermann erlangt.

Boas fand bei Amphibienlarven und Dipnoern vier Paare von Aortenbogen erhalten, während zwei Bogenpaare, die den beiden vordersten Visceralbogen angehörten, wie dies für Bombinator festgestellt ist, frühzeitig zu Grunde gingen. Es waren also ursprünglich für die genannten Tiere im ganzen sechs Aortenbogenpaare anzunehmen. — Von den bei Amphibienlarven bestehen gebliebenen vier Aortenbogenpaaren, deren letztes (also ursprünglich der sechste) die beiden Lungenarterien abgiebt, bildet sich dann während der Metamorphose in der Regel das vorletzte (fünfte) zurück, kann jedoch bei Salamandra gelegentlich auch erhalten bleiben. Nach Rathke sollten nun bei den amnioten Wirbeltieren im ganzen nur fünf Aortenbogenpaare zur Entwicklung kommen und von dem fünften die A. pulmonales ihren Ursprung nehmen. Demzufolge hätte sich zwischen Amnioten einer- und Amphibien andererseits ein wesentlicher Unterschied ergeben. Da aber eine solche Differenz wenig Wahrscheinlichkeit für sich hatte, wurde Boas zu der Annahme geführt, dass bei den Amnioten zwischen dem vierten und fünften Aortenbogenpaar noch ein Bogenpaar angelegt werden müsse, das frühzeitig zu Grunde gehe und aus diesem Grunde übersehen worden sei. Die Berechtigung dieser Annahme, die Boas freilich nicht veröffentlicht hatte, wurde nun glänzend dadurch erwiesen, dass van Bemmelen bei den Embryonen von *Lacerta*, *Tropidonotus* und dem Hühnchen thatsächlich zwischen viertem und fünftem Aortenbogenpaar noch ein Bogenpaar auffand, welches dem fünften Aortenbogenpaar der Amphibien und Dipnoer entspricht. Dieses Bogenpaar ist seither bei *Lacerta* auch von C. K. Hoffmann¹⁾ gesehen worden und Referent hat sich von seiner Existenz bei *Lacerta* ebenfalls überzeugen können. Nun trat Boas mit seiner Hypothese in die Öffentlichkeit und

¹⁾ Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Reptilien, Bd. VI, Abt. III, p. 2072.

sprach zugleich die Vermutung aus, dass man auch bei Säugetieren in bestimmten Stadien der Entwicklung ein solches Aortenbogenpaar werde auffinden können. Und in der That gelang es bald nachher W. Zimmermann bei einem menschlichen Embryo, dann auch bei Kaninchen- und Schafembryonen die Existenz dieses vermuteten Aortenbogenpaares nachzuweisen. Dieses neuentdeckte Aortenbogenpaar nun entspricht seiner Lage nach genau dem fünften Aortenbogenpaar der Amphibienlarven und kann man von nun an von sechs Aortenbogenpaaren auch bei den Amnioten Wirbeltieren sprechen, womit die Schwierigkeit bei der Vergleichung der Aortenbogen und der Homologisierung der A. pulmonales der Anamnier mit denen der Amnioten beseitigt erscheint. Fig. 7.

Da das fünfte Aortenbogenpaar so wie die beiden ersten Bogenpaare frühzeitig zu Grunde geht, wie es denn überhaupt nur sehr kurze Zeit hindurch vorhanden ist, bleiben bei den Amnioten in späteren Stadien entsprechend den Angaben Rathke's nur drei solcher Bogenpaare übrig.

Aber auch bezüglich der Umbildungen, welche sich an diesen drei Bogenpaaren vollziehen und bezüglich der Herstellung des definitiven Verhaltens müssen die Angaben Rathke's in manchen Punkten berichtigt werden.

Hiezu ist es notwendig, etwas weiter auszuholen. Der einfache, ventral vom Darm gelegene Aortentruncus entlässt, wie seit Rathke bekannt ist, in späteren Stadien der Entwicklung die beiden sechsten oder Pulmonalisbogen, spaltet sich hierauf in zwei Längsstämme, die kurz nach einander jederseits den vierten und den dritten oder Karotidenbogen entlassen, um als ventrale Fortsetzung der Aorta weiter zu verlaufen. Aus dieser Fortsetzung entsteht die Arteria carotis externa (Carotis ventralis Makay). Fig. 8. Alle drei Aortenbogen münden dorsal vom Darm jederseits in ein Längsgefäß, die dorsale Aortenwurzel, welche sich mit der der Gegenseite kaudalwärts zum Aortenstamme vereinigt, während sie sich kopfwärts als Carotis interna (Carotis dorsalis Makay) fortsetzt. Fig. 7 u. 8. Aus den dorsalen Aortenwurzeln und ihrer kaudalen Fortsetzung gehen nun in regelmässigen Zwischenräumen, den einzelnen Segmenten entsprechend, Arterien ab. Diese finden sich zunächst zwischen zwei Ursegmenten verlaufend, später sind ihre Abgangsstellen durch die Wirbelkörperanlagen markiert. Die zwei vordersten dieser Arterien (K_1 u. K_2 Fig. 7) gehören der Hinterhauptsregion des Schädels an, jede folgende entspricht einem Wirbelkörper. Die erste segmentale Arterie ist nur in frühen Entwicklungsstadien aufzufinden und bildet sich bald zurück, sie verläuft mit dem N. hypoglossus. Ihr Vorkommen beim Menschen ist durch Zimmermann sichergestellt. Die zweite setzt sich als A. vertebralis cephalica (His) in die zunächst paarige Basilararterie des Gehirns fort

und diese verbindet sich vorne an der ventralen Fläche des Gehirns mit dem Endzweig der *A. carotis interna*. Durch Verschmelzung der Arterien der beiden Seiten wird dann die Basilararterie einfach (Rathke, His). Die Arterie, welche ihrem Abgange nach der sechsten Cervikalwirbelkörperanlage (*C₆* Fig. 7) entspricht, ist stärker als alle vorhergehenden. Sie entsendet einen seitlichen Ast in den Extremitätenstummel während ihr dorsaler Ast sich so verhält, wie die vor und hinter ihr befindlichen segmentalen Arterien. Diese segmentale Arterie ist die *A. subclavia*, sie entspringt beim Kaninchen und bei der Katze (wie dies Referent neuerdings nachzuweisen in der Lage war) in frühen Stadien aus dem Aortenstamme selbst, rückt aber später, indem sich die Aortenwurzeln durch eine in sagittaler Richtung kaudalwärts erfolgende Spaltung des Aortenstammes verlängern auf die dorsalen Aortenwurzeln über.

Indem die Aortenbogen ihre ursprüngliche Lage verlassen und mit dem Herzen kaudalwärts vorrücken, werden die Bedingungen für das Weiterbestehen der vordersten segmentalen Arterien höchst ungünstige und dies hat zur Folge, dass sich zwischen der Arterie des sechsten Cervikalsegmentes, der *A. subclavia* und allen vorhergehenden segmentalen Arterien eine zwischen der Anlage der Querfortsätze und der Rippenrudimente der Halswirbel verlaufende Längsanastomose entwickelt, die kopfwärts in die *A. vertebralis cephalica* übergeht, während die Ursprungstücke der so mit der *A. subclavia* in Verbindung getretenen segmentalen Arterien zu Grunde gehen. Das auf diese Weise neugebildete Gefäß (*A.v.* Fig. 7) ist der Abschnitt der *A. vertebralis*, den His als *A. vertebralis cervicalis* bezeichnet hat.

Die Entstehung dieser Arterie wurde bei Froriep nach den Untersuchungen an Rindsembryonen richtig beschrieben. Auch His war ihre Entstehungsweise bekannt, nur nahm er so wie Rathke an, dass die Arterie der vorderen Gliedmasse erst aus der *A. vertebralis* ihre Entstehung nehme, also als ein Zweig von dieser erscheine. Eine Asymmetrie, wie sie von Rathke angegeben wurde, besteht dabei nicht, sondern verhalten sich die Arterien der beiden Seiten vollkommen gleich.

Die definitiven Verhältnisse (vgl. Fig. 7 u. 8) stellen sich nun im allgemeinen in der von Rathke angegebenen Weise her. Der Herzbulbus und im Anschluss daran der Truncus arteriosus zerfallen in die beiden Arterienrohre, das der *A. pulmonalis* und das der *A. Aorta*. Das sechste Aortenbogenpaar (oder die Pulmonalisbogen) schliessen sich an das Pulmonalisrohr an. Die Art und Weise wie dies geschieht bedarf noch der Aufklärung. Nun obliteriert von der dorsalen Aortenwurzel linkerseits der Abschnitt zwischen viertem Aortenbogen und (drittem) Karotidenbogeneinmündung und das gleiche erfolgt rechterseits. Auf diese Weise entsteht die *A. carotis communis* aus

der ventralen Fortsetzung des Aortentruncus bis zum Karotidenbogen und ihre Fortsetzung in gerader Richtung wird zur Carotis externa. Karotidenbogen sowie ursprüngliche Fortsetzung der dorsalen Aortenwurzel werden zur Carotis interna.

Rechterseits obliteriert dann auch die dorsale Aortenwurzel kaudalwärts vom Abgange der A. subclavia, sowie der zwischen Abgangsstelle der A. pulmonalis dextra und dorsaler Aortenwurzel gelegene Abschnitt des Pulmonalisbogens. Auf diese Weise wird der vierte Aortenbogen der rechten Seite zum Anfangsstück der A. subclavia.

Links erhält sich die dorsale Aortenwurzel in Verbindung mit dem vierten Aortenbogen und tritt abgesehen von Wachstumsverschiebungen bezüglich der A. subclavia sinistra keine weitere Veränderung ein. Der Pulmonalisbogen der linken Seite persistiert bis zur Geburt als Anfangsstück der linken A. pulmonalis und als Ductus arteriosus Botalli. Dass der linke Pulmonalisbogen nicht, wie Rathke annahm, beide Äste der späteren A. pulmonalis abgibt, sondern auch hier ein symmetrisches Verhalten vorwaltet in der Weise, dass der rechte Pulmonalisast aus dem rechten, der linke Pulmonalisast aus dem linken Anfangsstück der Pulmonalisbogen hervorgehe, hat bereits His für den Menschen nachgewiesen.

Bezüglich der A. subclavia wäre nun noch folgendes zu bemerken: Nicht alle Wirbeltiere besitzen eine A. subclavia, die der A. subclavia des Menschen und der meisten Säugetiere vergleichbar wäre. Bei den Schildkröten und Krokodilen sowie bei den Vögeln und unter den Säugern, bei den Cetaceen (J. Makay) zeigt der Stamm der A. subclavia eine Lagebeziehung zum N. vagus und der V. cava superior (anterior), sie verläuft nämlich ventral von diesen Gebilden, die mit der Lagebeziehung der A. subclavia zu diesen Gebilden bei den meisten Säugern, bei denen sie dorsal von ihnen verläuft, nicht übereinstimmt, woraus geschlossen werden musste, dass es sich hier um verschiedene Gefäße handle, welche die Extremität mit Blut versorgen. Und in der That zeigte es sich, dass die A. subclavia des Hühnchens ein sekundäres aus dem ventralen Abschnitt des dritten Aortenbogens hervorsprossendes Gefäß sei (J. Makay). Aber es stellte sich dann auch weiter heraus (Ref.), dass beim Hühnchen sowie bei den Säugetieren ursprünglich eine segmentale Arterie, die des vierzehnten Segmentes vom Kopfe an gerechnet, die Extremität versorgt, dass diese Arterie an der Wurzel der Gliedmasse mit der sekundär entstehenden Arterie ventralen Ursprunges in Verbindung tritt und nachdem sich diese Verbindung erweitert hat, in ihrem proximalen Abschnitte obliteriert. Das Gefäß, welches so zur Hauptarterie der vorderen Extremität wird, ist ursprünglich ein Schultergürtelgefäß, wie dies bei Chamaeleo (J. Makay)

bleibend der Fall ist. So wie beim Hühnchen dürfte auch bei den übrigen Vögeln, den Cheloniern, Crocodiliern und Cetaceen die Entwicklung der *A. subclavia* vor sich gegangen sein.

Aber auch bei den übrigen Sauriern zeigen die *A. subclaviae* ein etwas abweichendes Verhalten. Sie entspringen dort beim ausgebildeten Individuum nicht wie bei Säugerembryonen aus den beiden dorsalen Aortenwurzeln symmetrisch, sondern wir sehen sie aus der rechten Aortenwurzel allein, entweder knapp nebeneinander oder mittelst eines gemeinschaftlichen Stammes hervorgehen. Bei den Embryonen von *Lacerta* entspringen sie jedoch, wie dies auch von C. K. Hoffmann¹⁾ gefunden wurde, wie bei Kaninchen- und Hühnerembryonen aus dem Stamm der Aorta als segmentale Arterien und rücken erst sekundär auf die rechte Aortenwurzel über, indem sich die beiden Aortenwurzeln durch Spaltung des Aortenstammes nach rückwärts zu verlängern. Diese Spaltung ist jedoch keine symmetrische wie beim Kaninchen, sondern eine asymmetrische, indem die Spaltungsebene nicht sagittal gestellt ist wie dort, sondern um einen Winkel von etwa 45° gegenüber der sagittalen im Sinne des Zeigers einer Uhr gedreht erscheint. Daher gehen die segmentalen Arterien des in den Bezirk der Spaltung fallenden Abschnittes der Aorta und somit auch die *A. subclaviae* nachdem die Verlängerung der Aortenwurzeln erfolgt ist, von der rechten (zugleich auch hinteren) Aortenwurzel ab.

Auch rücksichtlich der Entwicklung der Carotiden finden wir bei den Vögeln und Reptilien wesentliche Abweichungen von den Verhältnissen wie sie von Rathke bei den Säugern festgestellt wurden, vor und bedürfen auch hier die Rathke'schen Schemen einer Verbesserung.

Beim Hühnchen besteht zwar in frühen embryonalen Stadien eine der *Carotis externa (ventralis)* der Säuger entsprechende Arterie, doch bildet sich dieselbe fast vollständig, vielleicht auch gänzlich zurück. Der *Carotis communis* der Säuger entspricht genetisch bei den Vögeln der Gefäßabschnitt, den wir als *Truncus anonymus* zu bezeichnen gewöhnt sind, denn dieser entwickelt sich aus dem Abschnitt der Fortsetzung des ventralen Aortentruncus, zwischen viertem und drittem Aortenbogen. Das Gefäß aber, welches Rathke und alle übrigen Autoren als *Carotis communis* bezeichnen, entspricht, da es aus dem Carotidenbogen und der kopfwärts verlaufenden Fortsetzung der Aortenwurzel entstanden ist (J. Makay) der *A. carotis interna (dorsalis)* der Säugetiere.

Bei den Reptilien ist meist ein schwaches der *A. carotis externa (ventralis)* der Säuger entsprechendes Gefäß (der Kehlzungenbeinast der Saurier, *A. collateralis colli* der Krokodile) vorhanden, doch versorgt auch hier

¹⁾ loco cit.

wie bei den Vögeln die *A. carotis dorsalis* den grössten Teil des Kopfes mit Blut.

Was nun die kaudalwärts von der *A. subclavia* befindlichen segmentalen Arterien beim Menschen anlangt, so bilden sich die Arterien des letzten (siebenten) Cervikalsegmentes und des ersten, unter Umständen auch des zweiten Brustsegmentes zurück, während ihre Verzweigungen von einem sekundär entstandenen Gefässe, dem *Truncus costocervicalis* übernommen werden. Die Arterien der folgenden Segmente bis zum vierten Lumbalsegmente, inklusive bleiben zeitlebens erhalten und entwickeln sich weiter.

Während es relativ leicht fällt zu beweisen, dass die *A. subclavia* aus einer segmentalen Arterie ihre Entstehung nimmt, ist dies bezüglich der Arterie der hinteren Extremität weit schwieriger, weil dieses Gefäss durch die Abgabe der *A. umbilicalis* bei Säugern schon sehr frühzeitig eine kolossale Mächtigkeit erlangt. Die *A. umbilicalis* hat jedoch ursprünglich (Kaninchen-Embr. vom 10. und Anfang des 11. Tages) nichts mit der Arterie der hinteren Gliedmasse zu thun, sie ist ein selbständiges Gefäss, welches aus dem ventralen Umfange der Aorta (oder der beiden Aorten bevor es zu einer Verschmelzung dieser in der hintersten Region des Körpers gekommen ist) ihren Ursprung nimmt. Sie verläuft jederseits an der medialen Seite des Wolf'schen Ganges vorbei in das dorsale Darmgekröse und von da aus in die Splanchnopleura eingebettet den Darm passierend zur vorderen Bauchwand und zur Allantois resp. Placenta. Fig. 9. Dass auf diese Weise die Allantois ursprünglich auf dem Wege des hier freilich sehr kurzen Darmgekröses ihr Blut zugeführt erhält, kann uns nicht Wunder nehmen, da sie ja aus dem Enddarm hervorgegangen ist und so wie dieser von der Aorta durch ventralwärts im Gekröse verlaufende Zweige versorgt werden muss.

Bald jedoch erfolgt (Kaninchen-Embr. vom Ende des 11. Tages) von einer der segmentalen Arterien im Gebiete der Anlage der hinteren Extremität, welche in diese mit Zweigen eindringt, aus, die Entwicklung einer Gefässbahn, welche in der Leibeswand verlaufend, mit der *A. umbilicalis* in Verbindung tritt, sich rasch erweitert und indem es zur Obliteration des ursprünglichen Anfangsstückes der *A. umbilicalis* (*A.u.pr.*) zwischen Aorta und vorderer Bauchwand kommt, nun der Allantois resp. Placenta alles Blut zuführt (vgl. Fig. 9). Nun erscheint die Arterie, welche in die Extremitätenanlage eindringt, nur mehr als ein Zweig der so gebildeten *A. umbilicalis* ein (*A.u.s.*) Zustand, welcher sich bis zur Geburt erhält. Trotzdem wird daran festzuhalten sein, dass das, was man als *A. iliaca communis* bezeichnet, schon ursprünglich Anfangsstück der Arterie der hinteren Gliedmasse war und

nur durch die von ihm aus erfolgte Bildung eines neuen Anfangsstückes für die Nabelarterie so mächtig erweitert wurde. Die Arterie, welche auf die Anlage der hinteren Gliedmasse übergeht, ist jedoch nicht die *A. femoralis* des ausgebildeten Individuums. Bei Kaninchen- und Katzenembryonen, bei welchen die Extremität sich bereits zu gliedern beginnt, verläuft nämlich diese Arterie, und dies konnte Referent neuerdings auch für einen menschlichen Embryo feststellen, mit dem Plexus ischiadicus und seiner Fortsetzung dem Nervus ischiadicus zum Oberschenkel. Hier verläuft sie an der späteren Rückseite der Oberschenkelknorpelanlage bis in die Kniekehle, um von da aus sich auf den Unterschenkel fortzusetzen. Die Arterie ist als *A. ischiadica* zu bezeichnen und entspricht dem gleichnamigen Gefässe bei den meisten Vögeln, sowie der Hauptschlagader der hinteren Gliedmasse bei Reptilien und Amphibien.

Die *A. femoralis* kommt erst später zur Entwicklung und zwar als ein Zweig der *A. iliaca*. Sie erstreckt sich zuerst nur auf den der Bauchseite des Embryo zugewendeten Teil des Oberschenkels, wächst jedoch rasch distalwärts an der Innenseite des Oberschenkelknorpels vorbei in die Kniekehle, wo sie sich mit der *A. ischiadica* verbindet. Nun erweitert sich die so gebildete *A. femoralis* rasch, während der Oberschenkelabschnitt der *A. ischiadica* zu Grunde geht und es stellt sich auf diese Weise das definitive Verhalten her. Von der *A. ischiadica* erhält sich nur ein ganz kurzes Stück als *A. glutea inferior* s. *ischiadica*.

Beim Menschen ist es wahrscheinlich die Arterie des vierten Lumbalsegmentes, welche der hinteren Extremität einen Zweig zusendet. Durch die Übernahme des peripheren Verbreitungsgebietes der *A. umbilicalis*, erfolgt dann eine Erweiterung ihres Anfangsstückes und die Trennung von ihrem dorsalen Aste, der *A. lumbalis quarta*.

Viel deutlicher als bei Säugetieren, wo der segmentale Charakter der Arterie der hinteren Gliedmasse fast vollständig verwischt ist, erscheint derselbe bei Vögeln, Reptilien und den urodelen Amphibien. Auch bei Vögeln und Reptilien greift eine zweite Arterie ins Gebiet der hinteren Gliedmasse über, doch ist dieselbe der *A. femoralis* der Säuger nicht zu vergleichen, da sie aus der Arterie eines anderen Segmentes, wie die *A. ischiadica* ihren Ursprung nimmt.

Die Bildung eines Truncus hypogastrico-sacralis in der geraden Fortsetzung der Bauchaorta, wie er bei vielen Säugern gefunden wird, ist wie an Katzenembryonen nachgewiesen wurde, ein durch Wachstumsverschiebungen erlangter sekundärer Zustand.

Auch die Aorta sacralis entsendet ursprünglich segmentale Arterien in regelmässiger Reihenfolge, dieselben bilden sich jedoch in dem Masse zurück als die Arterie der hinteren Gliedmasse sich mächtiger entwickelt und mit ihren Verzweigungen (*A. sacralis lateralis*, *A. ileo lumbalis*) ihr Verzweigungsgebiet an sich reisst.

Ausser den segmentalen Arterien der Leibeswand entlässt die Aorta beiderseits auch eine Reihe wahrscheinlich ursprünglich segmental angeordneter lateralwärts verlaufender Zweige zur Urniere, welche mit dem Zugrundegehen dieses Organs ebenfalls verschwinden. Ein Zweig, welcher die Geschlechtsdrüse versorgt, persistiert als *A. spermatica interna*. Die Nieren besitzen so lange sie sich auf der Wanderschaft vom Becken an ihren definitiven Lagerplatz befinden keine Arterienzweige, erst wenn sie an Ort und Stelle angelangt sind, erhalten sie von der Aorta aus gewöhnlich einen Arterienast zugeteilt.

Unsere Kenntnis der Entwicklung der Darmarterien ist ebenfalls eine sehr beschränkte. Ursprünglich in grösserer Zahl paarweise vorhanden, reduzieren sie sich beim Menschen und vielen Säugetieren bald auf drei unpaarige Stämme: die *A. coeliaca*, *A. omphalo-mesenterica* (später *A. mesenterica superior*) und auf die *A. mesenterica inferior*. Die Umwandlung der paarigen in unpaare Stämme hängt mit der Bildung des dorsalen Darmgekröses und dem Verschluss des Darmkanales zusammen und hat Referent diesen Vorgang an der *A. omphalo-mesenterica* der Katze verfolgen können. Indem sich die Darmrinne von der Wirbelsäule entfernt, vereinigen sich die beiden *A. omphalo mesentericae* zu einem gemeinschaftlichen Stamm, der im dorsalen Darmgekröse verläuft und erst unmittelbar dorsal vom Darm in zwei Zweige, die beiden *A. omphalo mesentericae*, zerfällt. Indem sich die Darmrinne zum Rohre schliesst, verschmelzen die beiden *A. omphalo mesentericae* ventralwärts vom Darm eine Strecke weit mit einander, so dass das Darmrohr nun in einer Insel der *A. omphalo mesenterica* steckt. Der linke Schenkel dieser Insel geht aber rasch verloren und so verläuft der nun auch hier unpaar gewordene Stamm der *A. omphalo mesenterica* an der rechten Seite des Darmes vorbei zum Nabel. Mit der Rückbildung des Dottersackkreislaufes schwindet die *A. omphalo mesenterica* in ihrem peripheren Abschnitt, Reste derselben werden jedoch bei manchen Säugern in späten Embryonalstadien noch angetroffen. Der im Gekröse verlaufende Abschnitt der *A. omphalo mesenterica* entlässt zahlreiche Zweige an den Darm und wird später zum Hauptstamme der *A. mesenterica superior*.

Venensystem.

Über den momentanen Stand unserer Kenntnisse der Entwicklung des Venensystems zu berichten, darauf soll für dieses Jahr verzichtet werden. Referent steht im Begriffe, eine grössere Arbeit über die Entwicklung des Venensystems bei Reptilien und Säugern zu veröffentlichen und hofft, nach dem Erscheinen dieser Arbeit ein ziemlich vollständiges und zusammenhängendes Referat über den Gegenstand im Berichte des nächsten Jahres liefern zu können.

VIII.

Alte und neue Probleme der entwickelungs-
geschichtlichen Forschung auf dem Gebiete
des Nervensystems.

Von

H. Strasser, Bern.

1. J. Beard, On the segmental sense organs of the lateral line and on the morphology of the vertebrate auditory organ. Zool. Anz. 1884, Nr. 161 u. 162.
2. J. Beard, The system of branchial sense organs and their associated ganglia in Ichthyopsida, 1885. Quart. Jour. of Micr. Sc. 1886, Vol. XXVI, New-Series.
3. J. Beard, A contribution to the morphology and development of the nervous System of Vertebrates. Anat. Anz. III, 1888, Nr. 29 u. 30.
4. J. Beard, Morphological Studies, Nr. 11. The Development of the peripheral nervous System in Vertebrates Part. I, 1888. Quart. Journ. of Micr. Sc., Vol. XXIX, New-Ser., 1889.
5. J. Beard, The transient Ganglion cells and their nerves in Raja batis. Anat. Anz., VII, 1892, Nr. 7 u. 8.
6. J. Beard, The histogenesis of herve. Anat. Anz., VII, 1892, Nr. 9 u. 10.
7. R. y Cajal, Sobre la aparicion de las expansiones celulares en la medula embrionaria. Gac. san. Barcelona, II, 413. Französisch in Anat. Anz., V, 1890.
8. A. Dohrn, Studien zur Urgeschichte des Wirbeltier-Körpers, XIV. Über die erste Anlage und Entwicklung der motorischen Rückenmarksnerven. Mitteil. der zool. Stat. Neapel 8. Bd., 1888.
9. A. Dohrn, Studien zur Urgeschichte der Wirbeltiere, XV. Neue Grundlagen zur Beurteilung der Metamerie des Kopfes Mitteil. a. d. zool. Stat. Neapel 9. Bd., 1890.
10. A. Dohrn, Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers, XVI. Über die erste Anlage und Entwicklung der Augenmuskelnerven bei Selachiern und das Einwandern von Medullarzellen in die motorischen Nerven. Mitteil. a. d. zool. Stat. Neapel 10. Bd., 1891.

11. A. Dohrn, Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers, XVII. Nervenfasern und Ganglienzellen, Histogenetische Untersuchungen. Mitteil. a. d. zool. Stat. Neapel X, Bd. 2, 1891.
12. Froriep, Über Anlagen von Sinnesorganen am Facialis, Glossopharyngeus und Vagus, über die genetische Stellung des Vagus zum Hypoglossus und über die Herkunft der Zungenmuskulatur. Arch. f. Anat. u. Phys., Anat. Abteil., 1885.
13. Froriep, Zur Entwicklungsgeschichte der Kopfnerven. Verh. d. anat. Ges. 5. Vers. München, 1891.
14. A. Froriep, Über die Entwicklungsgeschichte des Sehnerven. Anat. Anz. VI, 1891.
15. Goette, Entwicklungsgeschichte des Flussneunauges. (P. fluv.) Abh. z. Entwicklungsgeschichte d. Tiere, 5. Heft.
16. A. van Gehuchten, Contribution à l'étude de la muqueuse olfactive chez les mammifères. La Cellule, VI. Bd., 1891, 2. Heft.
17. M. Goldberg, Über die Entwicklung der Ganglien beim Hühnchen. Arch. f. mikr. Anat. XXXVII, 1891.
18. Golowine, Sur le développement du système ganglionnaire chez le poulet. Anat. Anz., V, 1890.
19. W. His, Zur Geschichte des menschlichen Rückenmarkes und der Nervenwurzeln. Leipzig, 1886. Abh. d. math.-phys. Kl. kgl. sächs. Ges. d. Wiss., XIII. (XXIII.) Bd., 1887.
20. W. His, Die Entwicklung der ersten Nervenbahnen beim menschlichen Embryo. Übersichtliche Darstellung. — Die morphologische Betrachtung der Kopfnerven. Eine kritische Studie. Arch. f. Anat. u. Phys. An. Abteil., 1887.
21. W. His, Zur Geschichte des Gehirns sowie der centralen und peripherischen Nervenbahnen. Abh. d. math.-phys. Kl. kgl. Sächs. Ges. d. Wiss., XIV. (XXIV.) Bd., 1888.
22. W. His, Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Mark. Leipzig, 1889. Ebenda, XV. (XXVI.) Bd., 1890.
23. W. His, Die Entwicklung des menschlichen Rautenhirns vom Ende des ersten bis zum Beginn des dritten Monats. I. Verlängertes Mark. Ebenda, XVII. Bd., Nr. 1, Leipzig, 1891.
24. W. His jun., Die Entwicklung des Herznervensystems bei Wirbeltieren. Abh. d. math. phys. Kl. d. kgl. Sächs. Ges. d. Wiss. XVIII. Bd. 1891.
25. Houssay, Sur la question du développement du système ganglionnaire chez le poulet. Arch. zool. exp. II, Tome IX, 1891, Nr. 1.
26. Fréd. Houssay, Etude d'Embryologie sur les vertébrés. L'Axolotl. Archives de zool. expér. et gén. L. D. II. Sér. T. VIII, 1890.
27. A. v. Kölliker, Nervenzellen und Nervenfasern. Rede zur Eröffnung der 5. Versammlung der anat. Ges. in München, 1891. (Biolog. Cbl. XII. Bd., 1892.)
28. A. v. Kölliker, Über den feineren Bau des Bulbus olfactorius. Sitzber. d. Würzbg. phys.-med. Ges., 1892.
29. A. v. Kölliker, Zur feineren Anatomie des centralen Nervensystems. 1. das Kleinhirn, 2. das Rückenmark. Zeitschr. f. wiss. Zool. XLIX, 1890 u. LI, 1891.
30. K. Kupffer, Entwicklung der Cerebrospinalnerven bei Petromyzon. München. med. Wochenschr. XXXVII, 11.
31. K. Kupffer, Über die Entwicklung von Petromyzon Planeri. Sitzber. d. k. bayr. Akad. d. Wiss. Math. phys. Kl., 1888.
32. K. Kupffer, Die Entwicklung von Petromyzon Planeri. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 35, 1890.
33. K. v. Kupffer, Die Entwicklung der Kopfnerven der Vertebraten. Verhandl. d. Anat. Ges. a. d. 5. Versammlg. in München, 1891.
34. J. Kollmann, Die Rumpfsegmente menschlicher Embryonen von 13 bis 35 Urwirbeln. Arch. f. An. u. Phys. An. Abteil., 1891.

35. M. v. Lenhossék, Zur ersten Entstehung der Nervenzellen und Nervenfasern beim Vogelembryo. Mitteil. a. d. anat. Institut im Vesalianum. Basel, 1890.
36. v. Lenhossék, Die Entwicklung der Ganglienanlagen bei dem menschlichen Embryo. Arch. f. Anat. u. Phys., An. Abt. 1891.
37. Martin, Neuroblasten des Oculomotorius und Trochlearis, Anat. Anz., V, 1890.
38. P. Martin, Die Entwicklung des 9. bis 12. Kopfnerven bei der Katze. Anat. Anz., VI, 1891, Nr. 8.
39. M. Sagemehl, Untersuchungen über die Entwicklung der Spinalnerven, J. D. Dorpat, 1882.
40. W. Vignal, Développement des éléments du système nerveux cérébrospinal. 8°, Paris, 1889.
41. W. van Wyhe, Über die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes (vgl. Akad. d. Wiss. Amsterdam, 1882).

Die Forschung auf dem Gebiete des Nervensystems hat mit Hilfe der von Flechsig, Weigert, Golgi und Ehrlich eingeführten neuen Methoden einen Aufschwung sondergleichen genommen, der ganz besonders einer vergleichenden Lehre von der Entwicklung des Nervensystems zu Gut kommt. Zum Teil eignen sich diese Methoden überhaupt nur für embryonale Objekte oder kleine, niedrig und einfach organisierte Tiere, zum Teil sind sie mit Vorbedacht auf solche Objekte vorzugsweise angewendet worden, in der ausgesprochenen und wohlbegründeten Erkenntnis, dass manche Grundzüge des Baues dem Nervensystem der verschiedenen Geschöpfe gemeinsam sein müssen, und an den einfacher organisierten und wegen ihrer Kleinheit leichter übersehbaren nervösen Organen von Embryonen und niederen Tieren leichter erkannt werden können als am vollkommen ausgebildeten Nervensystem des Menschen. Der Effekt der genannten Methoden ist verblüffend, nicht minder wunderbar aber die Arbeitskraft, peinliche Sorgfalt und Gewissenhaftigkeit, mit welcher Männer wie Retzius, Golgi und seine Schüler, Ramón y Cajal, Kölliker, Lenhossek, van Gehuchten u. a. zum Teil mit Hilfe der Ehrlich'schen Methylenblaufärbung, ganz besonders aber mit den Golgi'schen Methoden den Faserverlauf im Gehirn und Rückenmark und auch im peripheren Nervensystem und in den Sinnesorganen, verfolgt haben. Ganz besonders verdient Beachtung das Interesse, welches von vornherein gewissen wichtigen allgemeinen Fragen von der Art der Verbindung der nervösen Strukturelemente und ihren Funktionen zugewendet worden ist.

Mit der Ausdehnung der neuen Untersuchungsmethoden auf immer grössere Kreise von Geschöpfen und auf immer jüngere Stufen der embryonalen Entwicklung bis zu den Stadien, wo die ersten Faserbildungen im Nervensystem überhaupt erst in Bildung begriffen sind, ist die grosse Bedeutung derselben für die Erforschung rein vergleichend entwicklungsgeschichtlicher Fragen immer klarer zu Tage getreten. Das mit den bis-

herigen Hilfsmitteln auf diesem Gebiet Geleistete ist freilich nicht gering anzuschlagen. In letzter Zeit ist namentlich unsere Kenntnis von der Bildungsgeschichte der ersten Anlagen des Nervensystems durch eine grosse Anzahl wichtiger, systematisch aufeinander folgender, über alle Systeme des Körpers und alle Klassen der Wirbeltiere und auch über Wirbellose sich erstreckender Arbeiten, gefördert worden. Ja es beginnt hier eine gewisse Sicherheit unserer Erkenntnis und in manchen Fragen eine gewisse Abklärung, mindestens hinsichtlich der Ziele der Forschung sich bemerkbar zu machen. In anderer Hinsicht freilich ist die gegenwärtige Periode der Forschung eine Periode der Revolution gegenüber Anschauungen, die eben noch wohlbegründet und durch ihr Alter geheiligt schienen.

So gross die bereits errungenen Erfolge sind, so riesig sind die noch zu bewältigenden Aufgaben. Man kommt vor allem zu der Überzeugung, dass bezüglich der späteren Ausgestaltung von Gehirn und Nervensystem die bisherigen Versuche, ja die ganzen Grundlagen zu einer vergleichenden entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung mangelhaft und ungenügend sind, und dass eine solche Vergleichung nur auf Grund genauester Kenntnis der Entwicklungsgeschichte, nicht bloss der äusseren Form, sondern auch des Faserverlaufes möglich ist.

Und nun sind es thatsächlich erst die oben erwähnten neuen Untersuchungsmethoden, welche den Verlauf der Fasern und Strukturelemente des Nervensystems bis in's Einzelne verfolgen lassen. Im Moment, da sich ein solch ungeheueres Feld neuer Arbeit vor uns öffnet, ist die Frage wohl berechtigt, welches denn eigentlich das Endziel der vergleichend entwicklungsgeschichtlichen Forschung ist, die blosser Registrierung der thatsächlichen embryonalen Bauverhältnisse in Wort und Bild oder nicht vielmehr die Vermittelung des Verständnisses für die Erscheinungen, ihre Einreihung unter andere bekannte Erscheinungen, die Aufdeckung ihres kausalen Zusammenhanges, allgemein gesagt, die Erkenntnis von Gesetz und Regel in der Formbildung und Formumgestaltung, im Werden und Vergehen. Gerade der Mediziner muss am allermeisten verlangen, dass die Entwicklungsgeschichte zur Entwicklungslehre im weiteren Sinne des Wortes mit Einschluss der Entwicklungsmechanik werde.

Für die Lehre von den Gesetzen der organischen Gestaltungsprozesse ist neben dem Experiment die vergleichende Betrachtung ein besonders wichtiges Hilfsmittel. Der Vergleich verwandter Entwicklungsprozesse ermöglicht es, gleiche Ergebnisse auf gleiche Vorbedingungen und abweichende Resultate auf einzelne variierte Faktoren zurückzuführen. Dem gegenüber erscheinen sowohl die ganz direkten Aufklärungen, welche die

vergleichende Entwicklungsgeschichte für die Kenntnis der Verhältnisse des Menschen liefert, als auch andererseits die Aufschlüsse, welche man durch sie über die Verwandtschaftsverhältnisse der Geschöpfe unter sich und die Stammesgeschichte des Menschen erhalten kann, als minder wichtig.

Im allgemeinen wird die vorhandene Arbeitskraft nützlicher verwertet, wenn wie beim Experiment nach bestimmter Fragestellung gearbeitet wird, ja wenn sich ganze Gruppen von Forschern auf die Prüfung derselben Frage konzentrieren. Man sollte glauben, dass es auf dem Gebiet der Entwicklung des Nervensystems der einigenden Fragen und Probleme gerade genug giebt. Gewiss und doch glaube ich, dass durch nochmalige Revision des Arbeitsprogrammes ein Fortschritt erzielt werden kann. Insbesondere komme ich bei einer Umschau über die Erscheinungen auf diesem Gebiet über die Empfindung nicht hinweg, dass es an der Zeit ist, den rein morphologischen Standpunkt aufzugeben und mehr als bisher den funktionellen Wechselbeziehungen Rechnung zu tragen.

Einem Bericht über die neueren Forschungen, welche die spätere Ausentwicklung des Nervensystems und seines Faserverlaufes betreffen, glaube ich deshalb die allgemeine Erörterung der schon bei der ersten Entwicklung in Betracht kommenden kausalen Wechselverhältnisse vorausschicken zu müssen, eine Erörterung mehr spekulativer Natur, der man aber, wie ich hoffe, nicht jede Berechtigung und jeden Nutzen absprechen wird.

Dem Prinzip der funktionellen Anpassung wird im allgemeinen für das Nervensystem eine gewisse Bedeutung eingeräumt. Man denkt dabei aber mehr nur an eine Ausschleifung von gegebenen Reizbahnen durch stärkeren Gebrauch. Einem solchen Einfluss dürfte eine grössere Wirksamkeit auch bei der ersten Bildung der nervösen Leitungsbahnen zugeschrieben werden, wenn sich bestätigt hätte, dass das ganze centrale Nervensystem, Nervenfasern sowohl als Protoplasmafortsätze als auch Stützfasern, sich aus einem kontinuierlichen zellhaltigen Netzwerk herausdifferenzieren; eine Annahme, die auf Grund unserer heutigen Kenntnisse kaum verteidigt werden kann. Die zelligen Elemente, aus denen sich nervöse Bahnen bilden, sind nach unserer jetzigen Erfahrung, anfänglich wenigstens, von einander und von den Elementen der Stützsubstanz vollständig isoliert. Dass zur Übertragung von Erregung von einer Nervenzelle (einer Neurone Waldeyers) auf die andere Kontinuität der Substanz überhaupt erforderlich sei, wird von berufener Seite in Abrede gestellt (Forel, Ramon y Cajal, His, Kölliker). His z. B. denkt sich im centralen Nervensystem die Übertragung

der Erregung von einem Zellbezirk auf den andern durch chemische Veränderung einer intercellularen Kittsubstanz vermittelt. Forel nimmt innige Nebeneinanderlagerung der Faserenden verschiedener Zellen und Übertragung der Erregung durch eine Art von Induktion an; eine solch innige Nebelagerung scheint vielerorts zwischen Nervenenden und Sinneszellen thatsächlich zu bestehen. Ich für meinen Teil bin schon lange der Überzeugung, dass der Reiz zur Erregung des nervösen Protoplasmas nicht bloss mit der Erregung in diesem selbst fortzuschreiten, sondern unter Umständen auch über den Bereich der Nervenzelle selbst über weitere Strecken hinauszuschreiten vermag, und dass bei der Bildung und Umwandlung des Nervensystems ein Auswachsen der nervösen Substanz auf dem Wege solcher Reizströmungen stattfindet, so dass also gleichsam diese Reizströme von den Nervenzellen aus insubstantiiert werden. Eine Reizleitung und Reizübertragung zwischen verschiedenen Zellen und Zellkomplexen würde bestehen, noch bevor die nervöse Bahn angelegt ist. Die oben erwähnten neueren Anschauungen von der Übertragung der Erregung im centralen Nervensystem lassen heute eine derartige Annahme von vornherein weniger paradox erscheinen. Immerhin wird eine solche Annahme, auch wenn sie im Einzelnen durch manches gestützt wird, auf grossen Widerstand stossen. Man hat sich vielfach ganz in den Gedanken eingelebt, dass in der embryonalen Entwicklung die Teile zunächst überall nur materiell, nicht dynamisch für die spätere Funktion vorbereitet werden und dass, erst nachdem alle materiellen Vorbereitungen getroffen sind, von bestimmter Zeit an — über das Wie macht man sich keine Gedanken — die Kräfte und Funktionen in's Leben treten. Demgegenüber darf nun ganz ebenso allgemein hervor gehoben werden, dass auch die Funktionen sich allmählich entwickeln, zunächst vielleicht in ihren Teilerscheinungen, zwischen denen sich allmählich erst Wechselbeziehungen komplizierterer Art ausbilden, und dass die Ver richtungen der Teile nach Massgabe des Baues und der Verbindungen der letzteren im allgemeinen allmählich nach Intensität und Charakter sich verändern, dass also von der Stufe des Eies an bis zu derjenigen der vollkommensten Entwicklung der Organismus jederzeit einen lebenden Körper darstellt, dessen Teile funktionieren und verändernd aufeinander einwirken.

Und was das Nervensystem betrifft, wann beginnt denn hier eigentlich der Reizaustausch, erst wenn die Nervenbahn endgültig gebildet ist? und wann ist sie vollkommen endgültig gebildet? Und was giebt nun eigentlich den Anstoss zum plötzlichen Beginn der Thätigkeit?

Die auffallende Thatsache, dass die Nerven, obschon sie zuerst getrennt sind von ihren Endorganen, ihren Endorganen zuwachsen und sie

mit Sicherheit erreichen, hat am meisten zum Nachdenken Anlass gegeben. His nimmt an, dass beim Auswachsen der Nerven die räumlichen und physikalischen Dispositionen der angrenzenden Teile im wesentlichen bestimmend seien, abgesehen von dem Wachstums- und Wanderungsvermögen, das den nervösen Elementen selbst innewohnt, und er stellt sich vor, dass diese räumlichen Verhältnisse der Umgebung durch die ganze vorausgegangene Entwicklung von der befruchteten Keimzelle an so genau normiert sein können, dass die Bahn für den Nerven gegeben sei. Die Nervenfasern, mitunter auch die ganzen Nervenzellen — wie dann insbesondere His jun. für den Sympathikus eingehender erläutert — dringen durch die Orte geringsten Widerstandes vor, sie werden durch Widerstände zeitweise gestaut oder bleibend abgelenkt. Auch ein Aufsuchen günstiger Ernährungsverhältnisse wird von His jun. für die wandernden Nervenzellen in Betracht gezogen. Man kann die Mitwirkung all dieser Verhältnisse berücksichtigen, muss sie aber doch, in offener Abweichung von His Vater und Sohn, entschieden als ungenügend für die sichere Wegleitung der auswachsenden Nerven erklären. Die geringste Abänderung in den räumlichen Dispositionen müsste ja ein fehlerhaftes Weiterschreiten des Nerven zur Folge haben. Nun variiert allerdings die Anordnung des Nervensystems sehr stark von Art zu Art und von Individuum zu Individuum; aber der Nerv gelangt dabei immer ans richtige Ziel. Irgend ein korrigierender Einfluss muss also vorhanden sein und dieser kann, wie mir scheint, nur von dem bestimmten Ziele ausgehen, welches zunächst vom auswachsenden Nerven erreicht werden soll.

Dass bei der Ausgestaltung des Nervensystems frühzeitig funktionelle Verhältnisse und zwar Erscheinungen wirklicher Reizausbreitung in Frage kommen, scheint mir besonders deutlich aus dem Verhalten der Nervenzellen bei der Bildung der ventralen Nervenwurzeln der gnathostomen Wirbeltiere hervorzugehen.

Auswachsen der vorderen Nervenwurzeln.

Das Thatsächliche ist insbesondere durch His mit bewundernswürdiger Sorgfalt für Vertreter der verschiedensten Wirbeltierklassen ermittelt und beschrieben worden. (nam. 19, 20 u. 22).

Nachdem eine Sonderung der Zellen der epithelialen Medullarplatte in die auch weiterhin in epithelialer Anordnung verbleibenden Spongioblasten und in isolierte runde Keimzellen stattgefunden hat, und während aus den

Innenteilen des Zellenleibes der Spongioblasten die kernfreie Säulenschicht, aus den Aussenteilen aber der Randschleier sich bildet, reifen die Keimzellen oder ihre Abkömmlinge zu den Neuroblasten heran. Letztere zeichnen sich aus durch die längliche Gestalt des Kernes und dadurch, dass ihr Zellenleib zu einem auswärts gerichteten, früher oder später fibrilläre Streifung zeigenden Spitzenfortsatz ausgezogen ist. Zugleich mit dieser Umformung schieben sich die heranreifenden Neuroblasten mehr und mehr nach aussen und sammeln sich aussen an der Schicht der zurückbleibenden Kerne (Innenschicht) in einer „Mantelzone“, die vorerst ihre grösste Mächtigkeit an der ventrolateralen Kante des Markes besitzt. Insbesondere die hier aus der Innenzone herausgetretenen Zellen, doch auch solche aus mehr dorsal gelegenen Teilen sind bei der Bildung der vorderen Wurzel beteiligt. Ihre Spitzenfortsätze wachsen zu „Achsenfasern“ aus und sprossen, die äussere Grenzschiebt des Markes durchbrechend, nackt, wie seiner Zeit auch Altmann genauer gezeigt hat, über die Oberfläche des Medullarrohres hinaus, gegen das nah gelegene Myotom hin, um schliesslich in dasselbe einzudringen. Sie erreichen also, wie His besonders hervorhebt, auf dem direktesten Wege ihr Endorgan. Jede vordere Wurzelfaser ist in dieser Weise entstanden, als Achsenfortsatz einer in der Medulla gelegenen und dort verbleibenden Nervenzelle. Der Austritt geschieht an beschränkter Stelle, bei *Pristiurus* in zwei getrennten Wurzelbündeln. Frühzeitig nun, sobald überhaupt Neuroblasten gebildet sind, fällt auf, dass dieselben mit ihrer Längsachse und den von ihnen ausgehenden Spitzenfortsätzen gegen die Stelle des nachmaligen Austrittes büschelartig konvergieren, von hinten und vorn und von oben und unten her, wobei natürlich die mehr in der Oberfläche des Büschels liegenden Elemente am meisten vom radiären Verlauf abweichen, die am meisten längs verlaufenden, von höheren und tieferen Niveaus der Medulla kommenden Fasern bilden im Randschleier die erste Spur eines Vorder- und Seitenstranges. Frühzeitig treten auch, namentlich unter den weiter dorsalwärts austretenden Neuroblasten, solche auf, ja es finden sich zum Teil dorsalwärts lange Zeit nur solche Neuroblasten, die im ganzen und mit ihren Achsenfortsätzen der vorderen Kommissur zustreben; sie bilden die erste Anlage der „Bogenschiebt“, welche die Innenplatte eine Zeit lang scharf abgrenzt; die Hauptmasse der vorderen Wurzelzellen wird von ihnen teils durchsetzt, teils namentlich an der Innenseite umgangen. Die Zellenleiber dieser „Kommissurenzellen“ erreichen zwar zum Teil die vordere Kommissur, werden aber dort durch ein aus der Bodenplatte gebildetes engeres Stützgerüst angehalten. Die Wurzelzellen aber schieben sich gegen die Oberfläche des Rückenmarkes vor, erreichen sie zum Teil, einzelne schieben sich wohl auch zeitweilig

zur Hälfte (Mensch) oder gänzlich (Pristiurus) über dieselbe hinaus, sollen aber schliesslich vom Randschleier wieder umwachsen und eingedeckt werden und nicht bleibend in die extramedullare Nervenbahn gelangen. Gegenüber den Angaben von Balfour, van Wyhe, Beard und Dohrn, welche einem bleibenden Übertritt von Medullarzellen in die Stämme der vorderen Wurzeln das Wort reden, nimmt His entschieden Stellung; seine so sorgfältigen Beobachtungen und Abbildungen, betreffend die Bildung der vorderen Wurzeln bei Selachiern, verdienen neben und gegenüber den von Dohrn in seiner 16. Studie gegebenen Schilderungen und Abbildungen, wie mir scheint, alle Beachtung und muss deshalb die in Rede stehende Streitfrage als zur Zeit noch nicht endgültig entschieden betrachtet werden.

Dem Argument a priori aber, dass die Nervenbildung bei Selachiern nicht etwas abweichend von derjenigen bei den übrigen Wirbeltierklassen vor sich gehen könne, was den Übertritt von medullaren Zellen betrifft, möchte ich nicht zuviel Gewicht beilegen.

Beim Hühnchen fand His am Beginn des 4. Bebrütungstages die Neuroblasten bereits in vollster Entwicklung, es sind auch die vorderen Wurzelfasern bereits über die Markoberfläche hinausgewachsen. Die Beobachtungen von His werden durch die Ergebnisse, die mit Golgi's Methoden, insbesondere durch Ramon y Cajal (7) gewonnen sind, in erfreulicher Weise bestätigt. Nur bezüglich der Herkunft der Neuroblasten besteht eine Differenz, die zur Zeit noch nicht beigelegt ist. Auch andere Untersucher konnten an ihren Untersuchungsobjekten den von His betonten Gegensatz zwischen freien Keimzellen und epithelialen Spongioblasten nicht finden. Nach Ramon y Cajal gehen die jungen annähernd unipolaren Nervenzellen, welche ihrer Form und Lage nach den His'schen Neuroblasten entsprechen, aus epithelial gestellten bipolaren Zellen direkt hervor, indem der periphere Fortsatz zum Achsencylinder auswächst, der centrale aber sich aus dem Ependym löst und mehr oder weniger vollständig sich rückbildet, worauf dann aus seinem Rest und dem anstossenden Zellenleib die protoplasmatischen Fortsätze auszuwachsen beginnen.

Diesen Ursprung aus epithelialen Elementen glaubt Ramon y Cajal ganz speziell auch für die ersten überhaupt auftretenden Nervenzellen nachgewiesen zu haben, es sind das Zellen für die vordere Wurzel, von denen am dritten Tag Achsenfasern auszuwachsen beginnen. Am gleichen Tag entstehen auch schon die vordersten Kommissurenzellen und solche, deren Fortsätze (im Bezirk des Vorderstranges, später auch solche, die im Bezirk des Seitenstranges) längs verlaufen. Es wäre möglich, wie mir scheint, dass man es hier mit Wurzelzellen zu thun hat, die sich schliesslich

noch in höherem oder tieferem Niveau einer Wurzel der gleichen oder der gekreuzten Seite anschliessen.

Am vierten Tage treten auch aus dem hinteren Teil der Innenplatte Kommissurenzellen aus (die Bogenschicht von His bildend). Man findet sie noch deutlich bipolar, zum Teil schon herausbiegend aus der Innenzone, zum Teil noch in derselben, ja noch deutlich epithelial gestellt. Ihre Achsenfortsätze sind am fünften Tage bis in die vordere Kommissur, ja bis in den gekreuzten Vorderstrang zu verfolgen. Am fünften Tag besitzen sie selbst, am vierten Tage nur die zuerst aufgetretenen Nervenzellen verästelte Protoplasmafortsätze. Bis zum neunten Tage sah Ramon y Cajal immerfort neue Nervenzellen aus der Innenplatte sich entwickeln und ausbilden; ihre Fortsätze treten in die Stränge der gleichen oder gegenüberliegenden Seite ein; die ersten Kollateralen von Strangfasern zur grauen Substanz treten auf am Vorderstrang am fünften, am Seitenstrang am sechsten, am Hinterstrang am siebenten Tag.

Nach den übereinstimmenden Angaben von His und Ramon y Cajal münden schon am dritten Tage hintere Wurzelfasern ein, und teilen sich in einen auf- und absteigenden Zweig, so dass in Gestalt eines umschriebenen schmalen Bündels der Hinterstrang angelegt ist. Aber erst viel später, nach Ramon y Cajal am 7.—9. Tag, treten Kollateralen auf, welche vom Hinterstrang und von hinteren Wurzelfasern aus in die graue Substanz eintreten.

Noch später, wie durch verschiedene Untersucher festgestellt ist, entwickeln sich die langen Bahnen des Goll'schen Stranges, der Pyramidenstränge und des Kleinhirnseitenstranges. Es scheint übrigens die für das Hühnchen beobachtete zeitliche Aufeinanderfolge in ganz übereinstimmender Weise auch für die anderen höheren Wirbeltiere Geltung zu haben.

Kehren wir nun zu den zuerst auftretenden Wurzelzellen zurück. Welche Kraft richtet die Neuroblasten und ihre Spitzenfortsätze, welche Kraft leitet die auswachsenden Achsencylinder gegen eine bestimmte Stelle der Rückenmarksoberfläche und gegen die Mitte des Myotoms (Dohrn 8) hin? Und welche Kraft veranlasst das einseitige Auswachsen der Achsenfortsätze, sowie die einseitige Verschiebung des Zellenleibes nach diesen Stellen hin? Man muss doch wohl annehmen, dass der gleiche Einfluss sowohl richtend wirke bei der Gestaltveränderung der Zelle, wie bei ihrer Lageveränderung. His ist der Meinung, dass die Konfiguration der Umgebung, dass namentlich die besondere Anordnung der Lücken im Myelospongium mitbestimmend sei auf die Richtung des Auswanderns und Auswachsens, die treibende Kraft aber verlegt er offenbar in die Zelle selbst. Mir scheint nun, dass in einem kernlosen Balkenwerk, wie sich

Hin den Randschleier denkt, und ebenso auch in dem von Bindegewebsanlagen und Gefässen durchzogenen, zwischen den besser gefestigten Strukturelementen sich ausbreitenden Interstitiensystem der Rumpfwand sehr viel Zufälliges, Schwankendes vorhanden sein muss. Die kleinste Abänderung aber, eine kleine Änderung in der Art, wie die anwachsende Faser auf widerstehende Teile aufstösst, müsste eine veränderte Ablenkung und ein fehlerhaftes Weiterwachsen zur Folge haben. Wie sollten auf diese Weise die Fasern mit Sicherheit ihre Endorgane erreichen können. Der richtende Einfluss muss vielmehr derart sein, dass Abweichungen korrigiert werden. Ich kann denselben nur in einer Einwirkung suchen, welche von dem Endorgan ausgeht, von aussen und von bestimmter Stelle her durch zwischenliegende Teile hindurch auf die Nervenzelle einwirkt.

Man könnte daran denken, dass infolge des Stoffwechsels im Myotom die Umgebung desselben mit besonderen chemischen Bestandteilen geschwängert sei, die nun anregend auf das Wachstum der Nervensubstanz wirken; mit anderen Worten, dass die Zellen im Sinne einer Aufsuchung der besseren Ernährungsgelegenheit auswachsen und wandern (chemotaktischer Reiz). Aber eine solche Imprägnation des Gewebes könnte in unserem Fall doch wohl nicht bewirken, dass Neuroblasten und Achsenfasern so genau büschelförmig gegen eine beschränkte Stelle hin konvergieren, wie es thatsächlich geschieht. Die Richtungslinien in diesen Büscheln erinnern auffallend an die Trajektorien, in denen raschströmende, von beengter Stelle ausfliessende Teilchen sich bewegen, oder in denen elektrische Spannungen von beschränkter Stelle aus in leitenden Medien sich ausgleichen, von Elektroden her Ströme sich ausbreiten.

Besteht nun irgend ein Anhaltspunkt dafür, dass einerseits das Myotom ein Sitz elektromotorischer Kräfte ist, so dass von ihm aus Induktionswirkungen oder Ausgleichsströme hervorgerufen werden könnten, und dass andererseits das nervöse Protoplasma auf derartige Einwirkungen in besonderer Weise reagiert?

Die Physiologen sind der Meinung, dass im ausgebildeten Muskel bei der Erregung jedes Teilchens der elektrische Zustand desselben verändert wird und zwar bevor die Elasticitätsänderung, die eigentliche Kontraktion in Erscheinung tritt, entsprechend dem Stadium der latenten Reizung. Jeder Kontraktionswelle schreitet eine elektromotorische Welle voran, vom erregten Teil strömt positive Elektrizität ab, der in den Erregungsprozess schon länger einbezogene und stärker veränderte Teil wird elektronegativ nach alter Ausdrucksweise oder eine Stelle mit niedrigem elektrischem Potential nach neuerer Auffassung. Ob nun das Abströmen

von positiv elektrischer Energie nach den noch nicht erregten Teilen hin dort, wenigstens in allernächster Nachbarschaft Erregung hervorzurufen vermag, die nun selbst wieder in ihrem Beginn mit neuer elektromotorischer Leistung verbunden ist? Versuche von Kühne zeigen allerdings, dass die Erregung an zwei direkt aufeinandergepressten Muskeln von dem einen auf den andern weiterschreitet, und dass dies nicht geschieht, wenn ein dünnes Metallplättchen zwischen hineingelegt wird. Es scheint mir aber nicht, dass obige Vermutung über die Natur des Erregungsreizes dadurch widerlegt wird. Jedenfalls aber kann die Annahme eines Abströmens von positiv elektrischer Energie von der latent erregten Stelle aus und einer sogenannten negativ elektrischen Ladung der länger erregten Stelle nicht ausser Frage kommen. Vom Nerven aus, resp. von nachrückenden Erregungswellen her erfolgt Aufhebung des negativ elektrischen Zustandes, ohne dass oder bevor ein Ausgleich nach der Seitenfläche der Muskelfaser hin stattfindet. An den Faserenden aber müsste wohl von jeder dort anlangenden Erregungswelle her eine wenn auch noch so kleine Menge von positiver elektrischer Energie, vielleicht den Sehnen entlang, in den Körper abströmen.

Wie verhält es sich nun aber mit dem erst in Bildung begriffenen Muskel?

Gewiss sind die Muskelbildungszellen, bevor sie zu Fasern mit Fibrillen geworden sind, bereits in unvollkommenerem Masse kontraktile, und es kann wohl kaum bezweifelt werden, dass sich in den Muskelanlagen von frühester Zeit an Erregungszustände abspielen und ausbreiten und dass Veränderungen des elektrischen Zustandes an diese Erscheinungen geknüpft sind.

Nach His (22) dringt bei Selachierembryonen (*Pristiurus*) der motorische Nerv in das Myotom ein zu einer Zeit, wo dieses noch aus kubischen epithelial geordneten Zellen besteht. Wenig später werden aber schon lang ausgezogene Muskelzellen gefunden, wie aus den Untersuchungen von Dohrn hervorgeht.

Kurz bevor der Nerv das Myoepithel erreicht, muss dieses also doch wohl bereits durch die Einlagerung von kontraktile Substanz in seine Zellen vor anderen Anlagen ausgezeichnet sein. Die elektromotorischen Erscheinungen an einem solchen Epithel möchten wohl am ehesten mit denjenigen verglichen werden, welche an Drüsenepithelien und Schleimhäuten vielfach beobachtet sind. Dort sind einsteigende Aktionsströme nachgewiesen worden, positive Energie strömt der tiefen Seite der arbeitenden Epithelzellen von der Unterlage aus zu, wenigstens von einem angelegten Leiter her.

Welche Verhältnisse in den Muskelanlagen die sozusagen spontan auftretenden Erregungsprozesse hervorrufen und unterhalten, muss vor-

läufig dahingestellt bleiben. Es ist nicht unmöglich, dass der Prozess der Erregung sich zunächst in regelloser Weise von Zelle zu Zelle ausbreitet. Immerhin wird es gewisse Stellen geben, gegen welche hin die Erregung abnimmt und ausklingt, wo auch das Abströmen der positiven elektrischen Energie hauptsächlich erfolgt. Es sind dies wahrscheinlich vorzugsweise die Ränder des Myotoms. Demgegenüber wird die Mitte der Innenfläche des Myotoms wohl diejenige Stelle sein, an welcher die Anhäufung negativer Spannung am intensivsten sein und am längsten dauern wird.

Gegen eine solche Stelle hin wird nun also aus dem umgebenden leitenden Medium positive Energie hinströmen, oder soweit dies gehindert ist und insofern als die benachbarten Teile isoliert sind, wird sich an diesen eine Induktionswirkung geltend machen.

Dass die benachbarten Zellen der Medulla solchen Einflüssen besonders ausgesetzt sein werden, erhellt von selbst. Es fragt sich also nur, wenn man die elektromotorischen Prozesse im Myotom als vorhanden annimmt, ob vielleicht die Nervenzellen vermöge ihrer Natur und Bestimmung auf solche Einflüsse in besonderer Weise reagieren. Gewiss sind in den Zellen der Medullarplatte schon frühzeitig, wenn auch in unentwickelter Form und in Spuren jene Qualitäten vertreten, welche später die ausgebildete Nervensubstanz charakterisieren. Die Grundeigenschaften der nervösen Substanz sollen in einem besonderen kleinen Aufsatz besprochen werden. Jedenfalls muss uns die nervöse Substanz als in hohem Masse erregbar gelten. Der Erregungsprozess ist an einen chemischen Umsatz geknüpft. Derselbe beschränkt sich an Ort und Stelle von selbst, ohne dass es notwendigerweise zum gänzlichen Verbrauch der Ladung kommt. Er schreitet rasch in Form einer Welle weiter. Auch hier ist der Beginn des Prozesses mit einer elektromotorischen Arbeitsleistung verknüpft, das Endstadium des Prozesses führt aber nicht wie bei der Muskelsubstanz zur Kontraktion. Die Erregung wird besonders leicht hervorgerufen durch Vergrößerung des elektrischen Potentials und dies ist wahrscheinlich der Reiz, welcher von der erregten Substanz auf die benachbarte nicht erregte Substanz ausgeübt wird, und dort Erregung und somit das Fortschreiten der Erregung hervorruft.

Besonders wichtig zum Verständnis des Unterschiedes der Leistungen von Nerven und Muskelzelle scheint mir zu sein, dass an der Nervenzelle die Negativität der länger erregten Substanz an sich rasch wieder aufgehoben werden kann durch Ausgleich nach der Oberfläche des Zellenleibes und der protoplasmatischen Fortsätze hin.

Diese Entladung nach rückwärts ist mit derjenigen eines Elektrophors zu vergleichen. Sie ermöglicht, dass durch neuen Umsatz und neue elektro-

motorische Arbeit die positive Spannung an der Seite des ableitenden Fortsatzes nochmals erhöht werden und eine erhebliche Grösse erreichen kann. Dies macht die Nervenzelle zum aktiven Organ, zur Batterie und macht verständlich, dass die Reizleitung durch das Nervensystem in den protoplasmatischen Teilen ein Inkrement an Energie, aber auch eine Abänderung hinsichtlich des zeitlichen und phasischen Verlaufes erfahren kann, ein Verhalten, wie es aus gewissen Gründen a priori postuliert werden muss.

„Ich stelle nun die Hypothese auf, dass infolge des elektromotorischen „Prozesses am Myoepithel an der tiefen Fläche des letzteren und insbesondere in den mittleren Teilen derselben ein Herd erniedrigter („negativer“) elektrischer Spannung auftritt, welcher einerseits einsteigende „Ausgleichsströme, andererseits aber an den benachbarten Zellen der „Medullarplatte durch Influenz eine elektrische Verteilung hervorruft. Die „Medullarzellen werden dabei teilweise oder im ganzen erregt, wodurch „Menge und Spannung der am Aussenpol der Zelle sich sammelnden (und „teilweise abströmenden) positiven Energie vergrössert wird. Das Auswachsen des Zellenleibes an der Seite dieses Poles und die Verschiebung „der Zelle im ganzen gegen die Muskelplatte hin ist zunächst Folge „der direkten Anziehung in der Richtung der grössten Differenz des „Potentials der elektrischen Ladung.“ His hat gezeigt, dass die Menge des an den Neuroblasten rings um den Kern angehäuften Protoplasmas wohl genügt, um durch blosse Umlagerung das Material für einen sehr weit reichenden Achsenfortsatz zu liefern.

Ausserdem könntewohl die besondere Art der Inanspruchnahme des Protoplasmas am Spitzenfortsatz die Assimilation und das Längen-Wachstum der Substanz an dieser Stelle begünstigen.

Sind einmal die Zellen gerichtet und ist ihre Verbindung ihrer Ausläufer mit dem Myoepithel hergestellt, so kann sich das Verhältnis der Beeinflussung umkehren: primäre Veränderungen an den Wurzelzellen führen nun zur Erregung des Muskels und erschöpfen ihn; die ganze Muskelthätigkeit muss infolge dessen mehr und mehr in Abhängigkeit vom Nervensystem geraten; im Muskel selbst geht die Erregung regelmässiger als zuvor von einer bestimmten Stelle, nämlich von der Eintrittsstelle des Nerven aus. Der Zeitpunkt für eine weitere histologische Ausgestaltung der Muskelanlage, Faserbildung in derselben u. s. w. ist nun gekommen.

Dem Wachstum des Muskels entsprechend, können die motorischen Wurzelzellen sich vergrössern, es können aber zunächst auch noch neue Neuroblasten in die Wirkungssphäre der vorderen Wurzel einbezogen

werden. Man erkennt, dass dies thatsächlich nicht rückwärts von den schon vorhandenen Wurzelzellen liegende Neuroblasten sind, sondern seitlich gelegene.

Ringsherum schliessen sich den Wurzelbüscheln neue Elemente an. Seitliche Nebenströme bestehen offenbar noch und wirken zurück, die medialen durch die vordere Kommissur hindurch auf die Zellen der inneren Peripherie der gekreuzten Wurzelzone, die lateralen aber auf der gleichen Seite rückwärts auf weiter dorsal gelegene Regionen, sowie kopfwärts und kaudalwärts auf höher und tiefer gelegene Zellen. So entstehen Vorder- und Seitenstrangzellen auf der gleichen Seite und Kommissurenzellen auf der Gegenseite. Dass die direkt einwärts vom Wurzelbüschel, dem Centralkanal näher gelegenen Zellen zunächst intakt bleiben, deutet darauf hin, dass ihnen durch die aussen gelegenen, zuerst in die Wurzelbildung einbezogenen Zellen der Reiz vorweg genommen wird, und dies wird nur verständlich bei Annahme einer in diesen Nervenzellen hervorgerufenen elektromotorischen Arbeitsleistung. Die in denselben Linien liegenden Zellen verbinden sich aber auch nicht ohne weiteres zu Ketten, woraus weiterhin der Schluss gezogen werden muss, dass die erregten Nervenzellen auf die rückwärts liegenden Nervenzellen nicht in derselben Weise einwirken, wie die arbeitende Muskulanlage. Ich nehme, wie oben schon angedeutet wurde, an, dass nirgends an der Oberfläche des protoplasmatischen Zellenleibes Stellen mit besonders erniedrigter Spannung entstehen, indem sich der Ausgleich an allen Punkten der Oberfläche und überall rasch vollzieht. Die Umgebung der Wurzelzellen bekommt dadurch wohl im Ganzen die Eigenschaft eines reizhungerigen Bezirkes, in welchen ableitende Fortsätze rückwärts liegender, primär erregter Nervenzellen hineinwachsen. Man versteht aber, warum dies mit möglichst zahlreichen feinen Ausläufern geschieht und dass vielleicht dieser Reizhunger nicht genügt, um die rückwärts liegenden Nervenzellen unter allen Umständen sekundär in Erregung zu versetzen. So lange die Oberfläche der protoplasmatischen Teile der Nervenzellen gut leitend und von einer isolierenden Hüllschicht frei bleibt, wird durch allzu nahes Heranwachsen jener Ausläufer über eine gewisse Grenze der Annäherung hinaus ihre Fähigkeit, zur Ableitung zu dienen, nicht weiter vergrössert. Eine bessere Ausnutzung der Abflussgelegenheit kann nur durch Vermehrung der Zahl der Ausläufer erreicht werden. Dabei brauchen sich diese Ausläufer der rückwärts liegenden Nervenzellen nicht notwendig an das Gebiet einer einzigen vor ihnen liegenden Zelle zu halten.

Mit der Zeit, immer aber, nachdem bereits der ableitende Fortsatz der Wurzelzellen, Kommissurenzellen etc. entstanden ist, bilden sich an

ihnen auch protoplasmatische Fortsätze. Sie vermitteln meiner Auffassung nach den Ausgleich jener Wirkung, welche wir als die Reaktion bei dem elektromotorischen Prozess bezeichnen können, im Gegensatz zu der Erzeugung von positiver, elektrischer Energie als der Aktion. Der Ausgleich geschieht durch einsteigende Ströme von geringer Dichte, an einer ausgebreiteten Oberfläche. Solche Ströme, wenn sie durch Erregung rückwärts liegender Zellen veranlasst sind, geben nun andererseits an der ruhenden Stelle bei gewisser Intensität und Ausbreitung den Anstoss zur Erregung. Eine Ausbreitung des Gebietes der protoplasmatischen Ausläufer entspricht also einem Aufsuchen der Erregungsgelegenheit.

Wir hätten zum Schluss noch die Aufgabe, die eigentlichen Ursachen für die Ausbreitung der Achsencylinderfortsätze, sofern es sich dabei nicht bloss um eine Umlagerung des Materials handelt, und diejenigen für die Ausbreitung des Dendriten zu besprechen, und zu zeigen, dass sie für beide Prozesse in mancher Hinsicht dieselben sind. Doch ist dieser Gegenstand etwas schwierig und soll deshalb bei anderer Gelegenheit eingehend behandelt werden, zusammen mit der Frage über die Verschiedenartigkeit der Leistungen der protoplasmatischen Teile der Nervenzelle und ihrer nervösen Fortsätze.

Erste Entwicklung des Sympathikus.

Die Art und Weise, wie die sympathischen Nerven zu ihren Endorganen gelangen, ist durch His jun. und Romberg und in einer weiteren wichtigen Arbeit durch His jun. (24) genau und eingehend verfolgt worden. Es handelt sich im wesentlichen um ein Vordringen von Zellströmen gegen die Peripherie. Der Prozess wurde besonders genau verfolgt beim Hühnchen.

Am Ende des zweiten Tages erscheinen bei diesem Geschöpf die ersten Spuren der hinteren Wurzeln, und zwar in der Halsgegend, die motorischen Wurzeln aber am dritten Tage. Am vierten Tage sind motorische und sensible Wurzeln jenseits des Spinalganglions vereinigt, und setzen sich zusammen schon in die Rumpfwand und in die Extremitätenanlagen fort (Köl liker).

Der Grenzstrang bildet sich nun nach W. His jun. am Ende des vierten Tages, und ist anfänglich rein faserig, erst später treten in ihm Zellen auf, während zugleich andere Zellen von der Gegend der Vereinigung der hinteren und vorderen Wurzeln mehr in Querebenen sich ventralwärts wenden. Es ist, wie mir scheint, nicht unmöglich, dass die ersten

Grenzstrangfasern aus vorderen oder hinteren Wurzeln kommen und in einem weiter cerebral- oder kaudalwärts gelegenen Spinalnervenstamm (Ventralast?) weiter laufen.

Bei der Forelle bildet sich ferner vom Hals aus der Karotis entlang ein zellfreier Faden nach vorn in den Kopf hinein, eben solche Fäden wachsen vom zehnten, neunten und fünften Gehirnnerven aus dem erstgenannten entgegen.

In jenen queren, zelligen sympathischen Nervenanlagen aber tritt Faserbildung erst später auf, doch auch schon vom vierten bis zum sechsten Tage. Die Zellen des sympathischen Systems sind nach den bekannten Untersuchungen von Onody, denen sich His jun. und Romberg anschliessen, von den hinteren Wurzeln abzuleiten.

Die dem Grenzstrang folgenden Zellen häufen sich frühzeitig an gewissen Stellen, z. B. entsprechend dem oberen Halsganglion reichlicher an. Die ventralwärts wandernden Zellen bilden lose Schwärme, die ohne scharf begrenzte Bahnen beiderseits der Bauchseite zustreben; am Hals und am oberen Brustteil bilden sie grössere Gruppen an der Dorsalseite der beiden Karotiden; eine weitere Anhäufung entsteht am unteren Halsganglion des Vagus, auch wieder an seiner dorsalen Fläche, während im Bereich der grösseren Gefässe hier nur vereinzelte Zellen liegen (solche z. B. zwischen den beiden Aorten).

Unterhalb des Zwergfelles vereinigen sich zwei Schwärme von beiden Seiten her zu einer Schlinge, welche die Aorta an der Ventralseite umfasst; von hier gehen weitere Schwärme ins Gekröse und gegen die Urnieren, wo sich grössere Ansammlungen bilden. Kleinere Ansammlungen zeigen sich ausserdem vielerorts an den Gefässen.

Bei den Säugetieren zeigt sich ähnliches; die vom primitiven Spinalganglion ausgehenden Zellen durchsetzen hier die vordere Wurzel.

An den Kopfganglien findet sich ventralerwärts eine Gruppe von Zellen, die von den übrigen Zellen des Ganglions durch ihre Kleinheit ausgezeichnet sind. Sie liefern Zellen für den vorderen Teil des Grenzstranges. Ein anderer Teil bleibt namentlich bei Fischen und Amphibien mit den Kopfganglien in Verbindung. Vom Vagusganglion aus bildet sich ein Zellstrom nach dem Herzen hin; bei Fischen folgt er der Vena Cardinalis und dem Ductus Cuvieri, beim Frosch zuletzt namentlich den Lungenvenen, bei Vögeln und Säugern nehmen ähnliche Zellen ihren Weg den Schlundbogenarterien und dem arteriellen Stiel des Herzens entlang, und nur ein kleiner Zellstrom, der später auftritt und bei Säugern auch aus dem Grenzstrang des Sympathikus Zuschuss erhält, folgt dem venösen Stiel.

Zur Ergänzung dienen Beobachtungen, welche von Kupffer bei *Ammocötes* gemacht worden sind. Im Rumpfgebiet schwärmen Zellen von der Gegend der Spinalganglien weiter zur Seite der Chorda dorsalis und zur Umgebung der Aorta. Im Kopfgebiet finden sich:

- a) entsprechende Zellströme, welche zwischen den Myotomen einerseits, dem Medullarrohr und der Chorda andererseits ventralwärts bis in die Gegend der Dorsalaorten gelangen;
- b) ein zweiter Zellstrom dringt jeweilen aus dem System der Branchialnerven (s. u.), ventralwärts vom Somiten gegen das dorsale Ende der Schlundbogenarterie vor, um sich zum Teil mit dem erst genannten Schwarm zu vereinigen;
- c) auch weiter ventral, aus dem in die Tiefe des Schlundbogens eindringenden Ramus postbranchialis gelangen Zellen zur Schlundbogenarterie.

Es ist nun sehr wahrscheinlich, dass diese Zellströme sich zum Teil gegen das Herz hin fortsetzen. Für den Weg zum Herzen stehen überhaupt im allgemeinen verschiedene Wege offen, einmal die Bahnen entlang den verschiedenen hinteren Schlundbogen, sodann seitwärts davon die Rumpfwand (Ductus Cuvieri), andererseits die Darmwand (Ende der Vena cava und Lungenvenen).

Es handelt sich, wie insbesondere His jun. betont, nicht um vollständig geschlossene Zellströme, sondern mehr um langgezogene Reihen lockerer Schwärme. Die Zellen sammeln sich offenbar an Punkten, wo sie Widerstand finden; so auch an den Gefässen; da aber die Ansammlungen hier zum Teil auch an der entgegengesetzten Seite des Gefässes liegen, so handelt es sich offenbar nicht bloss um Aufstauung sondern um ein Aufsuchen der besseren Ernährungsgelegenheit. Die Zellen sind anfänglich überall ausgezeichnet durch ihre Kleinheit, z. B. auch gegenüber den im Spinalganglion zurückbleibenden Zellen; sie sind anfänglich rundlich oder oval oder polygonal, und für Vögel, Säuger und Mensch konnte nachgewiesen werden, dass ihnen anfänglich Fortsätze fehlen. Der Kern ist verhältnismässig gross und chromatinreich, beim Menschen aber verhält er sich wie der Kern der Keimzellen des Medullarrohres, also entsprechend einer noch unentwickelteren Zellform. Bei der Forelle konnte das Fehlen der Fortsätze wenigstens für die ersten zum Herzen wandernden Zellen konstatiert werden. Später findet man lange Zeit nur einen einzigen Fortsatz, der z. B. beim Hühnchen regelmässig centralwärts gerichtet ist.

Es unterliegt nun keinem Zweifel, dass die hier in Betracht kommenden Zellen „wandern“ und durch ihre Kleinheit zur Wanderung besonders geeignet sind. Die Wege der Wanderung sind an die Metameren

wenig gebunden. Die Zellen folgen offenbar den mit lockerem Gewebe gefüllten Interstitien, anscheinend den Stellen geringsten Widerstandes. Andererseits ist wohl nicht zu leugnen, dass sie sich nicht überall hin auf diesen Wegen und nicht in nutzloser Weise ausbreiten, dass sie sich vielmehr mit nützlicher Beschränkung, im Sinn ihrer funktionellen Bestimmung, gegen bestimmte Endorgane wenden. Die blosse angeborene Lust zu wandern, wo überhaupt ein Weg offen ist, und zu verweilen, wo gute Verpflegung winkt oder ein Hindernis im Wege liegt, erklärt also die That-sachen ihrer Ausbreitung nicht genügend. So viel kann man den Zellen kaum zutrauen, dass sie die Stellen erkennen, wo ihnen später ein günstiger Wirkungskreis geboten sein wird und ihnen zustreben. Auch hier drängt sich die Vermutung auf, dass die Zellen durch zwingende Einflüsse den Stellen zugeführt werden, wo chemische oder elektromotorische Prozesse oder beiderlei zugleich sich abspielen, durch Einflüsse, welche von diesen Stellen selbst ausgehen, mitunter von Etappe zu Etappe über weit ausgedehnte Wegstrecken.

Zu diesen Stellen gehört gewiss in aller erster Linie das Herz, gehören wohl auch zum Teil die Gefässe, so weit an ihnen Kontraktionsphänomene vorhanden sind. Das Herz pulsiert, wie His jun. hervorhebt, lange Zeit bevor das Herznervensystem angelegt ist, bei *Scyllium* zum Teil schon bei Embryonen von 5 mm Länge, während die Herzganglien erst bei 13 mm auftreten. Das Herz des Hühnchens fängt an zu schlagen, so bald es überhaupt gebildet ist, nach Preyer in der 36. Stunde, und zwar handelt es sich um eine Art von Peristaltik um eine Kontraktionswelle, die in der Richtung des Blutstromes vorrückt. Das Blut selbst bildet ein in vorzüglicher Weise ableitendes Gewebe. Auch das Darmepithel und der Wolff'sche Körper sind der Sitz von Stoffwechselprozessen, die aller Wahrscheinlichkeit nach mit elektromotorischen Erscheinungen verknüpft sind. Dies sind nun gerade die Stellen, denen die sympathischen Zellen zustreben. Man kann zunächst gänzlich dahingestellt sein lassen, ob es sich im einzelnen Fall, wo die Zelle in den elektrischen Wirkungskreis einer solchen Stelle gerät, um Einflüsse im Sinne eines zum peripheren Organ einsteigenden, oder eines entgegengesetzten Stromes handelt. Ich vermute allerdings, dass zunächst in der Regel das erstere der Fall ist.

Die Nervenzelle, so jung sie ist, muss im Bereich einer solchen Einwirkung erregt werden und zum mindesten eine intensivere Änderung in ihrem elektrischen Zustand erfahren, als irgend eine andere Zelle der Nachbarschaft, und zwar im Sinn einer Vergrößerung der Differenz, welche zwischen den Potentialen der einander wechselweise zugewendeten Seiten von Organ und Nervenzelle besteht. Eine direkte gegenseitige An-

ziehung kann wohl auch hier in Frage kommen. Die Nervenzelle als das bewegliche Element wird dabei allein verschoben. Oder sollte sie geradezu mit aktiver Beweglichkeit begabt sein und sich, einem niedern einzelligen Lebewesen gleichend nach der Seite wenden, von welcher der Reiz einwirkt?

Die Einflüsse, welche hier in Frage kommen, gehen offenbar von weniger eng begrenzten Stellen aus, als dies bei der Muskelplatte der Fall ist. Einflüsse von verschiedener Seite her wechseln miteinander ab. Ausserdem kann die Zelle durch Widerstände bei ihrer Verschiebung eine Drehung erfahren. Die Kleinheit der Zelle begünstigt ihre Verschiebung im ganzen. Alles das zusammen macht verständlich, dass es zunächst nicht zur Bildung von Fortsätzen kommt, die wohl nach der Peripherie hin erst möglich ist, wenn die Zelle sich festgesetzt hat und nur mehr einem ganz bestimmt gerichteten Einfluss unterworfen ist. Nach dem Centrum hin ist umgekehrt die Bahn für den Reizaustausch mehr eingeengt, als dies im Rückenmark zwischen den Wurzelzellen und den rückwärts davon liegenden Teilen der Fall ist, denn die sympathische Zelle behält immer eine gewisse Fühlung mit den rückwärts liegenden Zellen desselben Zellstromes bei. Wenn der erste auftretende Fortsatz in vielen Fällen ein centraler ist, so hängt dies offenbar mit den erwähnten Verhältnissen zusammen, ganz gleichgültig, ob die Zelle nach dem Centrum hin, oder nach der Peripherie leitet; es darf dies nicht als Beweis für den sensiblen Charakter der Zelle genommen werden.

Nach His jun. wäre nun allerdings die erste Anlage der sympathischen Nerven, sobald überhaupt Reizleitung in ihr vorhanden ist, sensibel. Es stützt sich diese Annahme offenbar auf die Wahrnehmung, dass die Zellen der sympathischen Anlage von der hinteren Wurzel, resp. dem primären Spinalganglion stammen, und dass diese Teile später der centripetalen Leitung dienen. Auch die sympathischen Zellen können später nach Analogie der Zellen des eigentlichen Spinalganglions einen ableitenden Fortsatz durch die hintere Wurzel bis in die Medulla treiben. Die vorderen Wurzeln aber würden nach His Vater und Sohn gar keinen Beitrag von Zellen für die sympathischen Nervenanlagen liefern, da sie ja extra medullam keine Zellen medullaren Ursprungs führen.

Alle diese Annahmen stehen auf schwachen Füßen und sind auch in letzter Zeit in diesem und jenen Punkt und von verschiedenen Seiten her bekämpft worden.

1. So lange die Möglichkeit vorhanden ist zur Annahme, dass medullare Zellen bleibend in die vordere Wurzel übertreten, ist auch die Frage nach der Herkunft der Zellen der ersten Sympathikusanlagen noch nicht vollständig entschieden. Ein Teil der Zellen und jedenfalls der

grössere stammt allerdings aus dorsalen Wurzeln. Es ist aber durchaus nicht sicher erwiesen, dass die hintere Wurzel von Anfang an und in toto sensibel ist (s. u).

2. Die Herkunft der Zellen an sich ist am Ende auch nicht so wichtig und jedenfalls nach den von mir vertretenen Gesichtspunkten, wonach die Funktionen allmählich sich entwickeln und zum Teil umgestalten, nicht einzig massgebend für die spätere Funktion.

Ein Strom von Nervenzellen, der anfänglich bloss gegen eine Reizabflussstelle hin wächst, kann mit der Zeit mit einem Teil seiner Zellen, die in Vermehrung begriffen sind (durch Teilung und Nachschub) in den Bereich der Wirkung einer zweiten, und zwar einer reizbedürftigen Stelle geraten und umgekehrt, ja es liegt eine gewisse Wahrscheinlichkeit vor, dass solches geschieht, indem nach Insubstantiierung einer bestimmten dominierenden Reizströmung entgegengesetzt gerichtete Einflüsse nunmehr besser für sich zur Geltung gelangen können.

Es kann andererseits der Zellstrom gleich von Anfang an in die Mitte zwischen zwei entgegengesetzt gerichtete Ausgleichsströme geraten, so dass seine Zellen in einer resultierenden Richtung zwischen den zwei auf verschiedene Pole der Zellen wirkenden Anziehungskräften verschoben und gleichsam in den Scheitel immer engerer Stromkreise einbezogen werden, bis schliesslich eine Sonderung in eine zuleitende und eine ableitende centrale Bahn und in eine Reflexbahn stattfindet.

Was speziell die peripheren sympathischen Nerven anlangt, so spricht bei Berücksichtigung des funktionellen Prinzipes alles mehr dafür, dass zunächst eine motorische Leitungsbahn hergestellt wird (Einfluss des Herzens, der Gefässwände, des Entoderms, der Wolff'schen Drüse). Ist der Zellstrom einmal in der Peripherie angelangt, so können sich, nach Massgabe, wie die Einflüsse reizabgebender Stellen zur Geltung kommen, auch Reflexbahnen und centripetal leitende Bahnen neben den motorischen ausbilden.

3. Die Physiologie postuliert motorische Centra (resp. Reflexcentra) in der Peripherie des sympathischen Gebietes. Ein Teil der im ausgebildeten Sympathikus gelegenen Nervenzellen wird demnach als motorisch aufgefasst werden müssen. Man hat also nur die Wahl anzunehmen, dass von Anfang an zwei Sorten sympathischer Zellen, sensible und motorische, vorhanden sind, oder dass irgend welche funktionelle Ausgestaltung und Umänderung in der sympathischen Anlage Platz greift.

4. Es ist nun übrigens nicht gesagt, dass alle Zellen der ursprünglichen sympathischen Anlage wirklich zu Ganglienzellen werden. In dieser Beziehung verweise ich auf die Ausführung am Schluss dieses Aufsatzes.

Dort sind auch die Verhältnisse der Faserbildung in zellig angelegten Nerven besprochen.

3. Die dorsalen Wurzeln und Ganglien im Rumpfgebiet.

Ein grosser Teil der Zellen der Sympathikusanlage stammt jedenfalls vom primitiven Spinalganglion. Wie aber gelangte die Zellmasse dieses letzteren an Ort und Stelle zwischen Medullarrohr und Somit? Eine bestimmte Stelle des Ektoderms, jedenfalls schon lange vorher im Prinzip distinkt, fängt an zu wuchern, in die Tiefe zu wachsen und sich vom Mutterboden abzutrennen nach gewöhnlicher Auffassung, ähnlich etwa, wie der Schmelzkeim eines Zahnes in die Tiefe wächst. Die Zellen der Anlage verbinden sich nachträglich durch Auswachsen von centralen und peripheren Fortsätzen mit dem Medullarrohr einerseits, den peripheren Endorganen andererseits, zuvor aber zeigen sie sich scharf umgrenzt, und ohne irgendwelche Verbindung mit benachbarten Anlagen oder Anzeichen irgend einer Einwirkung seitens der letzteren an sich zu zeigen.

Die der Anlage innewohnende Wachstumstendenz scheint zu genügen, um das Auswachsen nach der Tiefe zu veranlassen. Der zur Verfügung stehende Weg zur Wanderung aber ist so eingengt, dass eine Führung anderer Art für den Zellspross und vielleicht auch für die von ihm aus weiter gehenden sympathischen Zellen überflüssig erscheinen mag. Dies ist die allgemein verbreitete Annahme. Höchstens wird man zugestehen, dass die Reizleitung in der hinteren Wurzel zugleich mit der Faserbildung beginnt. Eine genauere Untersuchung zeigt nun, dass die oben dargelegten Vorstellungen von dem Gang der Entwicklung in wichtigen Einzelheiten nicht vollkommen zutreffend sind.

Die erste Ausentwicklung der Anlagen für die dorsalen Wurzeln und Ganglien ist von Beard (insbes. 4) am genauesten untersucht worden. Beim Hühnchen (vgl. auch Golowine 18) zeigen sich nach diesem Forscher ihre ersten Spuren lange bevor sich die Medullarplatte zum Rohr geschlossen hat, ebenso bei der Eidechse, hier mitunter bevor überhaupt ein erstes Ursegment abgegliedert ist. Bei Hühner-Embryonen von vier bis sechs Somiten ist bereits eine grössere Zahl solcher Anlagen zu sehen, jede noch im Zusammenhang mit dem Ektoderm, dicht seitlich vom Rand der Medullarplatte in der schärfsten Knickung der Medullarfalte. Jede erscheint als eine lokale Wucherung der tiefen Lage des Ektoderms, welche sich zwischen dem Rand der Medullarplatte einerseits und andererseits einem auswärts folgenden verdickten Ektodermstreifen (den Beard dem His'schen Zwischenstrang gleichsetzt) einkeilt, oberflächlich mit ihnen

zusammenhängt, aber von der tiefen Fläche her durch Furchen von beiden abgesetzt ist.

Die Faltenränder mit den in ihrem Gipfel befindlichen „dorsalen“ Anlagen schliessen sich nun von beiden Seiten her zusammen. Zuerst stellt sich ein einheitlicher Zusammenhang und Übergang von einer Seite zur andern im oberflächlichen Epidermisblatt her (wobei dahin steht, wie weit der oberflächliche Überzug der Wurzelanlagen in der Tiefe verbleibt oder mit in das Hornblatt hineingezogen wird). Darauf verschmelzen die sich berührenden „Ganglienanlagen“ beider Seiten miteinander, indem sie sich zugleich aufflockern. Die Ränder der Medullarplatte sind dieser Zellmasse gegenüber nunmehr in ihrer ganzen Dicke abgesetzt, aber von einander zunächst noch getrennt, so dass diese Zellmasse eine Strecke weit an die Lichtung des Medullarrohres direkt angrenzt. Später findet man die Ränder der Medullarplatte miteinander in Berührung und Verschmelzung, und hat es ganz den Anschein, als ob die Ganglienanlage sich teilweise in den inneren Schenkel der Medullarplatte, resp. die Wand des Medullarrohres hineingewälzt hat und als ob ein Teil ihrer Zellen zur Ausdehnung der Medullarplatte verwendet worden ist.

Mit dieser Darstellung des Sachverhaltes bei Vögeln, Reptilien und Selachiern stimmt nun im wesentlichen die Schilderung, welche Kupffer für *Petromyzon* gegeben hat (30—33). Eine Einfaltung des Ektoderms in der dorsalen Mittellinie führt hier zur Bildung eines massiven mittleren Stranges, des Medullarstranges, und zugleich, wenigstens in der Kopf- und vorderen Rumpfregeion zur Bildung zweier paariger Stränge, welche als Wurzeleisten bezeichnet werden können.

Alle drei Stränge hängen dorsalerseits untereinander und mit dem Ektoderm in schmalem gemeinsamem Strang zusammen. Aus diesem Strang sondert sich zunächst das kontinuierliche Hornblatt heraus; die seitlich weit vorspringenden paarigen Wurzeleisten aber rücken medianwärts gegeneinander, so zwar „dass dieselben sich dorsal am Hirnstrang zu einer zwischen „diesem und der Epidermis gelegenen Platte vereinen, welche sich von den „regelmässig epithelial geordneten in Doppelreihe liegenden langen Zellen „des Hirns durch die unregelmässige, später locker werdende Lagerung „ihrer Elemente unterscheidet (dorsale Hirnplatte)“. Von der mittleren Rumpfregeion an kommt es überhaupt nur zur Bildung von ganz wenig über den Medullarstrang vorspringenden seitlichen Leisten und nur wenige Zellen treten hier nach aussen aus, während im vorderen Körperbezirk frühzeitig eine grössere Masse von Zellen vom Dorsalbezirk des Medullarstranges aus sich nach der Seite vorschiebt. Es scheint, dass hier später, dort frühzeitiger die paarige Anlage in den Medullarstrang einbezogen

wird und dass sich hier ein grösserer, dort ein kleinerer Teil der Anlage nachträglich noch herauszulösen vermag.

Kupffer selbst giebt der Vermutung Raum, dass am Gehirn des *Ammocötes* ein Teil der dorsalen Nervenanlage zur Bildung der Schlussplatte verwendet wird. Sollte nicht aus den hier besprochenen Erscheinungen hervorgehen, dass Medullarplatte und Medullarrohr nicht überall dasselbe ist, und dass z. B. bei *Petromyzon* im Rumpfgebiet die Medullarplatte weiter nach der Seite übergreift, als bei höheren Wirbeltieren?

Wenn sich nun ein Teil der Zellen der dorsalen Wurzelanlage dem Einschaltungsprozess ins Medullarrohr nachträglich erst entzieht, so spricht dies einigermaßen zu Gunsten eines Einflusses, der sich von aussen her mit der Zeit stärker geltend macht. Oder sind es die überflüssigen Zellen, die im Raum des Medullarrohres nicht Platz finden, die nach aussen herausgedrängt werden? Beard scheint nicht abgeneigt, derartige grobmechanische Ursachen anzunehmen. Das Hinausrücken der Zellen aus dem engen Raum zwischen Medullarrohr und Ektoderm oder aus dem dorsalen Schlussstück des Medullarrohres selbst geschieht nun durchaus nicht immer von Anfang an in Form eines eng geschlossenen Zellpropfes, wie man sich das wohl gewöhnlich denkt, und wie z. B. Sagemehl (39) es dargestellt hat, sondern nach den Darstellungen von Beard und Kupffer zunächst mehr in Form eines locker ausschwärmenden Stromes von Zellen, so weit dies in dem auch weiter aussen noch engen Raum überhaupt möglich ist. Ganz besonders bedeutungsvoll aber ist die neuerdings erst von Kupffer, Froriep und andern gemeldete Thatsache, dass die auswachsende dorsale Wurzel stellenweise mit der dorsalen Kante des Urwirbels in eine eigentümliche Verbindung tritt.

Kupffer hat dies für das Kopf- und vordere Rumpfgebiet bei *Ammocoetes* angegeben und Froriep fand eine Verbindung der Spinalganglien (des Rumpfes) mit der dorsalen Kante des Somiten bei Reptilienembryonen.

Ausgehend von der Überlegung, dass die Bildung einer zusammenhängenden Medullarplatte und eines Medullarrohres auf embryonaler Stufe sowie die damit zusammenhängende Centralisation des Nervensystems bei den Wirbeltieren ein Zeichen abgeänderter Entwicklung sei, gegenüber einer mehr multilokularen, decentralisierten Ausbildung des Nervensystems bei den Stammformen, und unter Berücksichtigung der übrigen Entwicklungsverhältnisse bin ich schon vor längerer Zeit zu der Frage gekommen, ob nicht Spuren direkter Verbindungen zwischen den ektodermalen Nervenanlagen und den unterliegenden metamer angelegten Mesodermteilen bei Wirbeltieren zu finden seien, insbesondere solche zwischen

dorsaler Wurzelanlage und Somit. Obige Befunde erscheinen mir in dieser Hinsicht äusserst willkommen. Indessen, mag es sich hier auch wirklich um ein sogenanntes altes Erbstück und Zeugnis aus grauer Vergangenheit handeln, so enthebt uns dieses doch nicht der Aufgabe, zu untersuchen, welches die nächst liegenden Bedingungen für das Herantreten hinterer Wurzelzellen und Wurzelfasern an den Somiten sind. Über einen ähnlichen Bestandteil der hinteren Wurzel mit Riesenganglienzellen und Riesenfasern bei gewissen Ganoiden, oviparen Elasmobranchiern etc. berichtete Beard im Jahre 1889. In allerletzter Zeit (5) erfolgten weitere, höchst interessante und wichtige Mitteilungen über diese nur vorübergehend auftretenden Bildungen, welche bei Raja anscheinend ihre schönste Entwicklung zeigen, aber auch hier als rudimentär gekennzeichnet sind.

Sie finden sich nach Beard bei Ganoiden und Selachiern nur im Rumpfbezirk, bei Raja vom 6. zum 31. Rumpfsomiten. Bald nachdem die zur Bildung des Spinalganglions und seiner Wurzel bestimmten Zellen ihre Wanderung von dem Medullarfaltenrand aus begonnen haben, und bevor sie vollendet ist, bekommen die am meisten dorsal in dem Medullarrohr gelegenen Zellen den Charakter riesiger Ganglienzellen mit grossem Kern, während dabei die Decke des Medullarrohres sich etwas emporzuheben scheint. Einige der Riesenzellen wandern nun in's Mesoderm aus und bilden einen frühzeitig und sozusagen von Anfang an mit Fasern ausgestatteten Zellstrom gegen die dorsalen Kanten der Myotome hin. Stellenweise geht dieser Strom auch aussen am Myotom, der Haut entlang, weiter, um sich in nicht genauer ermittelter Weise zu verlieren. Auf dem Wege zum Myotom lehnt der transitorische Teil der hinteren Wurzel zum Teil eng an den viel mächtigeren Zellstrom zum Spinalganglion und an dieses selbst an. Auf die histologischen Veränderungen in dieser Nervenanlage, die Faserbildung und das verschiedene Schicksal der Zellen gehe ich nicht ein. Einige Riesenganglienzellen bleiben in Verbindung mit Riesennervenfasern erhalten, vorab solche, die im Medullarrohr verblieben sind. Die Endigung der Nervenfasern an der Spitze des Myotoms zeigt sich entweder als freie Endigung (Kontakt), an oder zwischen den Zellen des Myotoms, oder es zeigt sich eine Verbindung mit mächtigen, im Myoepithel eingelagerten, später von Muskelsubstanz umlagerten Zellen. Beard glaubt den sicheren Nachweis erbracht zu haben, dass diese Zellen sich in situ entwickeln und nachträglich erst mit dem transitorischen Teil der hinteren Wurzel verbinden. Sie können höchstens vor der Ausbildung getrennter Mesodermsegmente vom Ektoderm her ins Mesoderm eingewandert sein. Andererseits hält er für erwiesen, dass sie zur Bildung der motorischen Nervenendplatten am Muskel

verwendet werden. Danach wäre der transitorische Teil der hintern Wurzel motorisch. Nur der aussen am Myotom weitergehende Bestandteil sei möglicherweise sensibel. Was letzteren betrifft, so scheint mir, beiläufig gesagt, seine Analogie mit den Branchialnerven (Kupffer) des Kopfgebietes auf der Hand zu liegen.

Die ersten Spuren des genannten Apparates wurden gefunden bei fünfmonatlichen Rajaembryonen; die letzten Spuren kurz nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei bei Tieren von 20 mm Länge (*Raja batis*), etwa nach 17 Monaten der Entwicklung.

Bevor mir die Beard'sche Entdeckung bekannt war, erschien es mir nicht unwahrscheinlich, dass der zur Mesodermkante gehende Teil der hinteren Wurzel einem vom Myotom austretenden Reizstrom entspricht, auf Grund folgender Überlegung:

So lange der Somit mit dem Entoderm verbunden ist, bietet sich die dorsale Mesodermkante (und über ihr der Medullarfaltenrand), als besonders günstige Stelle für das Abströmen von Reiz, der infolge der Erregungs- und Stoffwechselprozesse im Entoderm (und der Muskelplatte) entsteht. Auch nach Abtrennung des Ursegmentes, bei zunehmender Intensität der Prozesse in der Muskelplatte, kann solches zunächst noch der Fall sein. Beard's Befund hat mich in dieser Annahme stützig gemacht.

Für den Rest der hinteren Wurzel, soweit ihre Zellen ventralwärts von der Gegend zwischen Myotomkante und Rand der Medullarplatte liegen, ist jedenfalls eine Beziehung zu irgend einer peripheren Reizstelle, von der aus positive Elektrizität abströmt oder induzierend wirkt, schwer aufzufinden. Ich wüsste nicht, wie die Annahme begründen, dass die hintere Wurzel entgegen einem centralwärts gerichteten Reizstrom, zwischen Myotom und Medullarrohr weiter hineinwächst. Die Mitte der Innenseite des Myotoms kann nicht zugleich gegenüber den Zellen der vorderen Wurzel eine Stelle niedrigeren und den Zellen der hinteren Wurzel gegenüber eine Stelle höheren elektrischen Potentials, sie kann nicht Stelle des Reizzuflusses und des Reizabflusses zugleich sein.

Es ist aber auch nicht gesagt, dass der Reiz durch das Spinalganglion und seine Wurzel durchaus von Anfang an in centripetaler Richtung strömen muss, selbst wenn dies in späterer Zeit der Fall ist.

So fern also wirklich beim Auswachsen der hinteren Wurzel zwischen Medullarplatte und Myotom hinein die elektromotorischen Vorgänge benachbarter Teile eine Rolle spielen, muss an die Möglichkeit gedacht werden, dass es sich um Insubstantierung von Zuleitungsströmen handelt, die von der Gegend der Medullarfalte und von der Medullar-

platte her gegen Muskelplatte, Aorta, Darmentoderm etc. einsteigen. Diese Einwirkungen sind aber wohl zunächst auf breite Zonen verteilt, und an jeder einzelnen Stelle von geringer Intensität. Der Zellstrom fliesst langsam und in verhältnismässig grosser Breite weiter. Inzwischen schreiten die Zellen der Medullarplatte in ihrer histologischen Entwicklung weiter fort. Vermöge ihrer Lage, vielleicht auch vermöge eines Vorsprungs, den sie hinsichtlich der Erregungsfähigkeit besitzen, laufen sie den Zellen der hinteren Wurzel den Rang ab, nehmen ihnen den Reiz vorweg und vermitteln die Bildung der vorderen, motorischen Wurzel. Nachdem nun aber auf diese Weise die Einwirkung des Myotoms auf seine Umgebung gänzlich ausgeschaltet ist, können die übrigen Einflüsse, die zuvor schon angedeutet waren, besser zur Geltung kommen: Einwirkungen von seite der grossen Gefässe, des Entoderms, des Wolff'schen Körpers her, die zur Ausbildung des Sympathikus führen (s. o.), von aussen her wohl auch Einflüsse im Sinn einer centripetalen Reizströmung, z. B. von den Myosepten aus, welche mit der Umgestaltung der hinteren Wurzel in eine sensible Bahn in Beziehung stehen. Der Rest der motorischen Funktion der hinteren Wurzel, für das sympathische System, würde schliesslich ebenfalls an die vordere Wurzel abgetreten werden. Ich bemerke übrigens bei dieser Gelegenheit, dass unsere Kenntnisse über das Auswachsen der sensibeln Rückenmarksnerven vom Spinalganglion aus äusserst dürftig sind und erst in allerletzter Zeit durch Kollmann (34) eine wichtige Bereicherung erfahren haben.

Ist der hier aufgestellte Erklärungsversuch richtig, so muss auch die Möglichkeit zugegeben werden, dass die am meisten vorangerückten Teile der hinteren Wurzel resp. des primitiven Spinalganglions in die Bildung der Myotomnerven, wenigstens vorübergehend, mit hineingezogen werden können. Letzteres kommt auch wirklich vor. Ramon y Cajal und Lenhossek haben gefunden, dass im Rückenmark des Hühnchens im Bereiche des Vorderhorns Wurzelzellen liegen, welche gleichzeitig mit den übrigen vorderen Wurzelzellen heranreifen, aber ihren Fortsatz zur hinteren Wurzel hinaus senden. Dies scheint mir darzuthun, dass unter Umständen die hintere Wurzel ihr Erstlingsrecht auf das Myotom nicht von vornherein gänzlich preisgibt. Solche motorische hintere Wurzelzellen scheinen aber auch beim Hühnchen die Konkurrenz auf die Dauer nicht bestehen zu können. Wenigstens konnten sie in späteren Tagen nicht mehr aufgefunden zu werden. Ähnliche Verhältnisse, wie hier am Rumpf, möchten auch im Kopfgebiet beim Nervus trochlearis in Betracht kommen (s. u.).

Ich kehre nun zu der transitorischen Portion der hinteren Wurzel, welche zur dorsalen Myotomkante geht, zurück. Durch Beard's

Entdeckung wird das hier bezüglich des Restes der hinteren Wurzel vertretene kaum ernstlich in Frage gestellt. Ist aber durch sie die motorische Natur ihrer transitorischen Portion wirklich bewiesen? Ich kann mich nicht davon überzeugen. Die frisch ins Mesoderm verirrten Zellen, welche nachträglich vom Nerven erreicht werden, können sehr wohl ebenso gut reizaufnehmende und centralwärts weitergebende Zellen, gewissermassen Sinneszellen sein, selbst wenn man sie nachträglich von Muskelsubstanz umgeben findet. Ich betrachte die Frage nach der funktionellen Bedeutung dieser transitorischen Portion als noch nicht endgültig festgestellt.

Kopfnerven.

Im Kopfgebiet entstehen neben ventralen Wurzeln dorsale Wurzelanlagen, und zwar bilden sich beide zunächst in wesentlich derselben Weise wie am Rumpf. Wie dort erscheinen die Anlagen der dorsalen Wurzeln bei ihrem ersten Auftreten das einmal schon besser metamer gesondert, das andere mal mit den Nachbaranlagen verschmolzen. An verschiedenen Bezirken des Kopfes aber machen sich in dieser Hinsicht grössere Unterschiede geltend. Bei Selachiern und beim Ammocötes z. B. gliedert sich zunächst jederseits die anfänglich kontinuierliche Wurzelleiste in drei Komplexe, den Trigemini-, den Akustico-Facialis- und den Vaguskomplex und erst allmählich kommt es zu weiterer Sonderung. Nach Houssay (26) sind beim Axolotl, nach ihm und Golowine sind beim Hühnchen die Anlagen anfänglich ganz kontinuierliche Leisten, gliedern sich aber später in eine immer grössere Zahl von Unterabteilungen. Wir müssen aber doch wohl annehmen, dass, um es ganz deutlich zu sagen, auch hier schon, in den noch vollkommen einheitlich erscheinenden Anlagen bereits segmentweise besondere Centren vorhanden sind, sei es in Form von Zellen oder Zellkomplexen, die qualitativ von ihrer Umgebung verschieden oder mit besonderer Wachstumsenergie ausgerüstet sind. Dies gilt für alle segmentalen Anlagen mit primärer, nicht von aussen erst hervorgerufener Metamerie, an jedem Segment also mindestens für einen Bestandteil. Die Ausentwicklung aber kann im einen Fall früher, im anderen später stattfinden, oder gar niemals manifest werden; Koalition und Reduktion von Segmenten ist gut möglich, aber kaum eine beliebige nachträgliche Vermehrung der Segmentzahl, wie Houssay sie befürwortet. Auf diesen Gegenstand werde ich übrigens noch zurückkommen.

Nachdem einmal der Gegensatz zwischen den Systemen dorsaler und ventraler Gehirnnerven erkannt war — Trochlearis, Optikus und Olfaktorius konnten nicht ohne weiteres in eines der beiden eingereiht werden — entwickelte sich die Auffassung, dass die dorsalen Nerven mit ihren Gang-

lien von den dorsalen zelligen Wurzelanlagen herzuleiten sind. Die Angaben von His, dass die sensiblen Fasern als Fortsätze der Zellen dieser Anlagen einmal zur Peripherie und zweitens ins Gehirn einwachsen, und dass die Zellen der Wurzelanlage ausschliesslich zu Ganglienzellen werden, die in die sensible Bahn eingeschaltet sind, wurden fast allgemein acceptiert; ebenso wenn auch mit Widerstreben die durch van Wyhe, Froriep und insbesondere durch Beard begründete Erkenntnis, dass zu den vom Rand der Medullarplatte stammenden Zellen weiter seitlich vom Ektoderm abgelöste Zellen hinzukommen. Froriep und Beard entdeckten reihenweis geordnete seitliche Ektodermverdickungen, die mit den Kopfnerven in Verbindung treten, ja einen Zuwachs zum Kopfnervensystem liefern. Spuren solcher Verdickungen sind auch im Rumpfgebiet in der Seitenlinie gefunden, doch bleiben sie, einmal abgetrennt, ausser Konnex mit den dorsalen Rumpfnervenzellen und verbinden sich dafür nach vorn mit dem Kopfgebiet durch Vermittlung des Nervus lateralis vagi. Die motorischen Portionen der dorsalen Hirnnerven müssen nach His aufgefasst werden als Achsencylinderfortsätze von im Hirn verbleibenden Zellen, welche der schon angelegten sensiblen Portion der hinteren Wurzel entlang zu ihren Endorganen auswachsen.

In vier wichtigen Punkten verhalten sich diesen Annahmen zufolge die dorsalen Wurzeln des Kopfgebietes verschieden von denen des Rumpfes:

1. im Auswachsen an der Aussenseite der Myotome, wo diese vorhanden sind,
2. im Unterbleiben der Verbindung mit den ventralen Wurzeln,
3. in der Mitbeteiligung seitlicher Ektodermregionen bei der Bildung ihrer Ganglien und Nerven,
4. im Hinzutreten einer motorischen Portion für die Seitenplatten.

Gegenwärtig nun sind diese Annahmen nicht mehr in allen Punkten haltbar. Ja mit Bezug auf die Histogenese des Nervensystems sind unsere bisherigen Anschauungen gründlich erschüttert worden. Besonders bemerkenswert sind in dieser Hinsicht Untersuchungen von Dohrn, Beard, Kölliker, Kupffer. Ganz neue morphologische Verhältnisse sind aufgedeckt worden durch Kupffer's klassische Darstellung des Entwicklungsganges des Kopfnerven beim *Ammocötes*. Letztere ganz besonders wird von mir im Folgenden eingehend berücksichtigt werden. Ich glaube, dass die Berücksichtigung der funktionellen Wechselbeziehungen geeignet ist, in dem Wirrwarr von Erscheinungen und Meinungen, die sich zu widersprechen scheinen, zur Wegleitung zu dienen und zu richtiger Fragestellung zu führen.

Von den Ergebnissen der neueren Forschung sind vorab folgende Punkte als besonders wichtig und weittragend hervorzuheben:

1. der von Kupffer erbrachte Nachweis, dass beim *Ammocötes* die dorsalen Wurzeln und alle ihre Verzweigungen in der ganzen Länge zunächst aus Zellen bestehen, auch in ihren motorischen Teilen;
2. der Nachweis, dass auch im Kopfgebiet ein genaues Homologon zu den dorsalen Wurzeln am Rumpfe sich bildet (mit Nebenast zur dorsalen Mesodermkante, Spinalganglion und Fortsetzung für den Sympathikus);
3. das Ektoderm liefert einen wirklichen Zellzuschuss zur Anlage der Kopfnerven und Ganglien nicht bloss aus einer einzigen Reihe umschriebener segmentaler Wucherungen an jeder Seite, sondern aus einer dreifachen Reihe, abgesehen von der Beteiligung längerer Streifen des Ektoderms an der Bildung von Hautnerven und Ganglienkommissuren;
4. aus Nr. 1 folgt, durch zahlreiche direkte Beobachtungen wird bestätigt die Annahme, dass bei der Bildung der Kopfnerven die Zellen der ersten Anlage zum Teil entweder sich gänzlich rückbilden, oder zur Bildung der Nervenfasern gebraucht werden.

Die dorsale Wurzel setzt sich nach Kupffer beim *Ammocötes* da, wo der segmentale Typus am reinsten erhalten ist, in Form von zwei Hauptzellströmen ventralwärts fort: 1. als Spinalnerv, 2. als Branchialnerv.

Der Spinalnerv geht zum Teil direkt zur Dorsalkante des Urwirbels, zum Teil schiebt er sich einwärts von letzterem ventralwärts. Dieser letztere mediale oder ventrale Ast streicht zwischen Mesoderm und Hirn gegen die Chorda, umgeht diese und gelangt bis zur Aussenseite der Aorta. Zuerst aus reihenweise geordneten Zellen bestehend, enthält dieser Zug in sich zugleich die Anlagen der Spinalganglien und der sympathischen Ganglien, aber mit allen Zeichen der Reduktion.

Die Entdeckung dieses spinalen Systems am Kopf ist, wie schon hervorgehoben wurde, von grosser Tragweite. Sobald wir nicht mehr genötigt sind, die gesamte, vom Rand des Medullarrohres bis zu den lateralen Ganglienanlagen wandernde Zellmasse dem Spinalnerven und Spinalganglion gleichzusetzen, fallen sehr viele Schwierigkeiten der morphologischen Deutung weg, zugleich aber auch solche, die sich einem Versuche, die funktionellen Verhältnisse zu analysieren, in den Weg gestellt haben würden. Unter anderem wird auch das Verhalten des Trochlearis unserem Verständnis näher gerückt.

Der Trochlearis ist hinsichtlich seines Ursprunges am besten einer dorsalen Wurzel vergleichbar; aber er ist wegen seiner Endigung nicht mit den motorischen Portionen anderer dorsaler Hirnnerven zu homologisieren, wenn wirklich der *Musc. obliquus superior* aus einem Myotom hervorgeht, wie van Wyhe (41) schon angegeben hat und Döhrn (11) neuerdings auf das Ausdrücklichste bestätigt. Dass nun der Trochlearis in frühester Zeit wirklich, wenn auch vielleicht nur vorübergehend, Beziehungen zur Ganglienleiste hat, meldet für Selachier Döhrn in seiner fünfzehnten und sechzehnten Studie. Froriep hat bei Selachierembryonen (*Torpedo*) ein zugehöriges Ganglion entdeckt und ein Hervorgehen des Nerven aus einer zelligen Anlage festgestellt (13).

Genannte zellige Anlage erscheint bei *Torpedo* vorübergehend als vorderste Wurzel des Trigeminusganglions oder einer solchen Wurzel angeschlossen, löst sich aber später vom Trigeminus ab. Für die dorsalen Wurzeln am Rumpf habe ich eine wenn auch nur vorübergehende Beteiligung an der Reizzuleitung zum Myotom geltend gemacht; für eine solche sprechen jene Wurzelzellen, welche ihre ableitenden Fortsätze in die hintere Wurzel hineinsenden. Der Trochlearis illustriert, wie mir scheint, einen analogen Fall im Kopfgebiet. Das frühzeitige Abrücken des Myotoms von der ventralen Peripherie des Medullarrohrs möchte der Grund sein, warum hier eine ventrale Wurzel nicht zur Ausbildung kommt und der frühzeitige, dorsale Verschluss des Medullarrohrs im Bereich des Mittelhirns möchte bewirken, dass nicht bloss gleichzeitige Neuroblasten des Medullarrohrs, sondern durch die hintere Kommissur hindurch auch solche der Gegenseite zur Reizabgabe herangezogen werden (vgl. Frorieps Angaben). Ohne zu Hilfenahme funktioneller Beziehungen möchten die paradoxen Ursprungsverhältnisse dieses Nerven überhaupt wohl kaum zu erklären sein.

Vom spinalen System ist nach Kupffer streng zu sondern das System der branchialen Kopfnerven, die aus derselben Wurzel hervorgehen, aber an der Aussenseite der Mesodermkante weiter wachsen.

Das Ektoderm ist bei ihrem weiteren Auswachsen direkt beteiligt, teils indem es Zellen für den Nerven liefert, teils dadurch, dass der Nerv mit bestimmten Zellkomplexen des Ektoderms Fühlung nimmt. Es sind überall die tiefen Schichten des Ektoderms, welche beteiligt sind. Zunächst entstehen in drei getrennten Stellen derselben Längslinie, welche durch die Gehörblase und verläuft wo Somiten vorhanden sind, höher oder tiefer neben denselben, nach innen vorspringende Wucherungen der Epidermis, dem Gebiet des Trigeminus, des Akustiko-Facialis und des Vagus entsprechend; diese werden als laterale Ganglien bezeichnet. Indem der Branchialnerv an

sie heranwächst, und indem seine Zellen und diejenigen des Ganglions sich mischen, entsteht das „Hauptganglion des Branchialnerven“, in welchem die beiden aus verschiedenen Quellen stammenden Bestandteile nicht mehr scharf zu trennen sind. Im Trigeminiisgebiet findet bald eine Sonderung in ein I. und II. Hauptganglion statt. Das Akustiko-Facialisganglion ist durch die Einsackung der oberflächlichen Ektodermschicht zur Labyrinthblase kompliziert. Das Vagusganglion bleibt einheitlich, sein medio-dorsaler Teil, vorzugsweise dorsalen Ursprunges, erscheint besonders gross. Ausser dem in das Ganglion eintretenden Teil des Branchialnerven findet sich am Akustiko-Facialisgebiet eine direkte Abzweigung in die Labyrinthwand, und überall streicht eine Fortsetzung des Branchialnerven dicht innen am Ganglion weiter ventralwärts. Sekundär schliessen sich ihm auch Zellen aus dem Ganglion selbst nach der Peripherie hin an, von denen aber Kupffer nicht sagen kann, ob sie dorsalen oder lateralen Ursprunges sind.

Während die Hauptganglien in Bildung und Ablösung von der Haut begriffen sind, bilden sich ventralwärts davon und noch bevor der Branchialnerv so weit ausgewachsen ist, in einer zweiten Längslinie, und zwar diesmal in grösserer Zahl und deutlicher Branchiomerie, neue Verdickungen der Epidermis nach innen: die „epibranchialen Ganglien“, zunächst wenigstens ohne dass ein Sinnesepithel darüber deutlich ist, hart über den primitiven (inneren) Kiementaschen. Nach Massgabe wie hinten neue Kiementaschen auftreten, entstehen auch über diesen ähnliche Bildungen, während die Branchialnervenzwurzeln hier nicht zu finden sind. Im ganzen bilden sich zwölf solcher Ganglien, zuerst dasjenige über der zweiten Kiementasche. Die später im Gebiet des Trigeminiis entstehenden deuten auf abortierte Kiementaschen hin. In der Umgebung derselben, von ihnen aus beginnend, sondert sich vom Ektoderm eine besondere tiefe Zellschicht, deren Zellen den epithelialen Zusammenhang untereinander verloren haben, meist eine Zellschicht dick, an der Grenze zwischen Ventral- und Dorsalregion, aber mehrschichtig. Diese „Neuroderm“-zellen tragen bei zur Herstellung der Verbindung der Epibranchialganglien mit den heranwachsenden Enden der Branchialnerven und mit den Hauptganglien, sowie zur Verbindung der Epibranchialganglien untereinander durch Längskommissuren, ferner zur weiteren Ausbreitung der Branchialnerven über die Epibranchialganglien hinaus nach der Ventralseite. Das Hauptmaterial für letztere Fortsetzung scheint aber zunächst aus dem Hauptganglion zu stammen. Zu den hinteren fünf Epibranchialganglien und an ihnen vorbei zum Schlundbogengebiet gelangt der Nerv vom einen, ungeteilten Hauptganglion des Vagus aus, teils direkt, teils vermitteltst der epibranchialen Längskommissur. Jenseits der

Epibranchialganglien der Vagusregion verzweigt sich jeder Nerv (Branchialnerv im engern Sinn des Wortes) in typischer Weise in einen Hautnerv und in zwei tiefe Zweige. Der Hautnerv erscheint oben von dem Ektoderm abgelöst, während er weiter ventral mit einer Epidermisverdickung in Verbindung steht, an die sich weiterhin ein in Ablösung begriffener Neurodermstreif anschliesst. Die äussere Kiemenöffnung, welche der unter dem Epibranchialganglion gelegenen Kiementasche entspricht, entsteht hinter ihm. Dieser Hautast ist der Ramus praetrematicus, jene lokale Epidermisverdickung aber das Ganglion praetrematicum.

Die tiefen Äste verhalten sich folgendermassen. Gewöhnlich schon vom Gangl. epibranchiale aus geht ein Zellstrom gegen die vom spinalen System stammende Anhäufung sympathischer Ganglienzellen neben der Aorta hin.

Weiter ventral zweigt sich vom Branchialnerven ein Zellstrom ab, der dicht hinter der Schlundtasche in die Mesodermmasse des Schlundbogens eindringt und zum Teil dem Arterienbogen ventralwärts folgt (Ramus posttrematicus).

Im Akustico-Facialis- und Trigeminusgebiet sind ebenfalls in drei Etagen übereinander Ganglien nachweisbar, dem Hauptganglion, den epibranchialen und den prätremaischen Ganglien der Vagusregion vergleichbar.

Welche Kräfte nun können beim Auswachsen der Branchialnerven in Betracht kommen?

Um mit den peripheren Teilen anzufangen, so unterliegt der von der Gegend der Epibranchialganglien aus in die Tiefe des Schlundbogenmesoderms eindringende Zellstrom wohl Einflüssen, die von den im Schlundbogenmesoderm zu dieser Zeit sich entwickelnden Muskelanlagen im Schlundbogen ausgehen, weiterhin aber möchten sich die von den Schlundbogenarterien und dem Herzen ausgehenden Einflüsse geltend machen. Höher hinauf auf die in der Gegend des Epibranchialganglions lagernden tiefen Zellen aber scheint derselbe Einfluss zu wirken, der die sympathischen Zellen des spinalen Systems zur Wanderung nach der Gegend der Aorta zwingt. So kommen sympathische Zellen, welche vom Branchialnerven ausgehen, mit solchen vom Spinalnerven an den Dorsalenden der Schlundbogenarterien zusammen und für die weitere Ausbreitung nach dem Herzen hin stehen nicht bloss verschiedene Wege zur Verfügung, sondern auch eine wechselnde Beteiligung der einzelnen Bezugsquellen ist denkbar.

Neben der Verbindung mit tiefliegenden Teilen handelt es sich nun aber bei den Branchialnerven um eine für uns neue Erscheinung, um die

Herstellung einer Verbindung der Nervenanlage mit der Haut und um ein Auswachsen der Haut entlang.

Der zellig angelegte Branchialnerv verbindet sich zum ersten Mal mit der Haut an der lateralen Ganglionanlage. Dort schieben sich nach Kupffer's Schilderung bei *Ammocötes* die Zellen des Nerven in das Ganglion hinein; an der Labyrinthgrube aber sah er Nervenzellen bis zwischen das Epithel der Wand vordringen. Demgegenüber ist daran zu erinnern, dass nach den Darstellungen von Beard bei Selachiern und andern Wirbeltieren tiefe Zellen der seitlichen Ganglienanlagen sich ablösen und sich dem dorsalen Nerven entgegen centralwärts schieben. His beobachtete ein sich Ablösen von Zellen vom Epithel der Riechgrube und eine Verschiebung gegen das Gehirn, eine Angabe, die neuerdings auch von Kölliker (28) bestätigt werden konnte.

Nimmt man an, dass die Zellen all der in Rede stehenden ektodermalen Anlagen frühzeitig erregungsfähig sind, und dass andererseits von der Oberfläche her angeregt oder spontan wirklich in ihnen Erregungsprozesse ablaufen im Sinn eines Abströmens von positiver Energie nach der Tiefe, nach Stellen niedrigerer Spannung hin, so mag es von den Umständen abhängen, ob eine Verschiebung der Zellen nach diesen Stellen hin erfolgt oder nicht. Sind die erregten Zellen frei, so kann sie stattfinden, sind sie umgekehrt noch durch epithelialen Verband festgehalten und andererseits reizhungrige bewegliche Nervenzellen der Unterlage in der Nähe, so werden letztere es sein, welche das epitheliale Organ aufsuchen. So ist ein verschiedenes Verhalten im einzelnen Fall denkbar. Doch wird eine genaue Feststellung des wirklichen Sachverhaltes bei dem Zusammenwachsen von Nervenzellstrom und Hautganglion öfters recht schwierig sein. Die Ablösung der Zellen vom Ektoderm wird keinesfalls so weit gehen, dass dadurch die Fühlung mit der Haut als der Reizbezugsquelle verloren geht.

Am schönsten zeigt sich dies beim Auswachsen des *Ramus praetrematicus* über das Ganglion *praetrematicum* hinaus, wo successive eine Zelle nach der andern in distalwärts fortschreitender Folge sich ablöst und in den Nerven einrückt, ohne die Fühlung mit ihrem ventralen Nachbar, welcher der Epidermis noch näher liegt, zu verlieren.

Bei dem Versuch, die Ursachen für das Auswachsen der Branchialnerven zu ermitteln, bietet eine besondere Schwierigkeit die Thatsache, dass der Branchialnerv nicht einzig und allein der Haut, und auch nicht einzig und allein Stellen mit Reizbedürfnis zuwächst, sondern allem Anschein nach den beiden verschieden wirkenden Teilen gleichzeitig zustrebt. Doch ist diese Schwierigkeit wohl nicht unüberwindlich. Nehmen wir einmal

an, bei dem ersten Auswachsen der dorsalen Wurzel überwiege der Einfluss der dorsalen Mesodermkante; auf die nach aussen überströmenden Zellen aber mache sich mehr und mehr der Einfluss der Haut und des lateralen Ganglions geltend, so dass ein Nebenstrom nach letzterem hingeleitet wird. An ihm können nun wieder gegenüber den an seiner medialen Seite am meisten vorgeschobenen Zellen mehr und mehr Einflüsse von der Tiefe des Schlundbogens her das Übergewicht bekommen, sei es, dass die Reizleitung von der Haut zum Centrum sich auf schmalere Bahn einschränkt, sei es, dass Zellvermehrung auftritt, sei es endlich, dass die Macht jener Einflüsse vom Schlundbogen her zunimmt, — oder aus allen diesen Ursachen zugleich. Dabei wird es freilich geschehen, dass auch direkt vom Hautorgan aus nach diesen tiefen Stellen hin unter Umgehung des Centrums Reiz abfließt und eine Leitungsbahn sich insubstantiiert.

Insofern aber im Gehirn grössere Maxima und niedrigere Minima der Reizspannung vorhanden sind, muss die ganze In- und Ableitung mehr und mehr auf die centrale Bahn lokalisiert werden.

Ob nun der Einfluss der tiefen (reizhungerigen) Teile ausschliesslich das Weiterwachsen des branchialen Nerven über das Lateralganglion hinaus bewirkt, dieser dann aber nachträglich auf dem Wege zur Peripherie zum Teil in den Wirkungsbereich des Ggl. epibranchiale gezogen wird, oder ob die Einwirkung seitens des eigentlichen Schlundbogenmesoderms erst beginnt, wenn der Nerv das Epibranchialganglion erreicht hat, ist zur Zeit schwer zu entscheiden. Im letzteren Falle würde der Branchialnerv über das Ganglion laterale hinaus zunächst nur der Haut entlang zum Ganglion epibranchiale geleitet sein.

Jedenfalls findet sich später die motorische Bahn bis zum Lateralganglion hin einigermaßen von den oberflächlichen Teilen gesondert. Letztere werden vom Ganglion epibranchiale zum Ganglion praetrematicum weiter geleitet u. s. w.

Bedeutung der multilokulären Anlage des Kopfnervensystems.

Die Thatsache, dass der Branchialnerv von Etappe zu Etappe weiter wächst, ist unbestreitbar. Diese Einrichtung erscheint aber bedeutungsvoll erst durch die Annahme, dass sich an der zuletzt vom Nerven erreichten Etappe früher oder später der Einfluss der nächstfolgenden geltend macht und gleichsam den Nerven an sich zieht.

Die bei der Nervenbildung beteiligten Anlagen im Ektoderm (incl. Medullarplatte und dorsale Wurzelanlagen) einerseits, die arbeitenden Stellen in der Tiefe (Muskel- und Drüsenanlagen u. dgl.) andererseits, erscheinen

dann als die Pfeiler und Ecksteine des ganzen Baues. Ihre Bildung an bestimmter Stelle und Ausentwicklung zu bestimmter Zeit ist langer Hand vorbereitet und geregelt. Die späteren Bildungen aber richten sich nach diesen Teilen, wodurch der Ausbau auf verhältnismässig einfache Weise realisierbar wird. Dabei sind nicht bloss die Anordnungsverhältnisse der Anlagen zu einander massgebend, sondern auch die zeitliche Folge, in der sie sich ausentwickeln und ihren Einfluss geltend zu machen beginnen. Nachträgliche Abänderungen in dem Stärkeverhältnis ihrer Einwirkung können auch später noch umgestaltend auf die Leitungsbahnen einwirken; doch liegt der weiteste Spielraum zur Abänderung vor bei der ersten Ausbildung der Reizbahn.

Einige Beispiele mögen andeuten, in welcher Richtung das hier vertretene Prinzip, falls es sich überhaupt als richtig herausstellt, zur Erklärung auffälliger Erscheinungen am Nervensystem verwerthet werden kann.

1. Ich wähle zur Exemplifikation zunächst das Vagusgebiet. Seit der grundlegenden Arbeit van Wyhes über die Metamerie des Selachierkopfes (41) ist es keinem Morphologen zweifelhaft, dass zum mindesten dem hinteren Kopfgebiet eine regelmässig segmentierte Anlage zu Grunde liegt mit gewissen Unterschieden, die zunächst von Segment zu Segment nicht allzu bedeutend sind, und ganz besonders die quantitativen Verhältnisse und die zeitliche Entwicklung der einzelnen, sich im übrigen entsprechenden Bildungen betreffen. Diese Unterschiede gleichen sich zum Teil wieder aus, zum Teil spitzen sie sich an bestimmten Stellen zu und führen zu immer innigerer Vereinheitlichung einzelner Regionen des Körpers und schärferer Abgrenzung von den Nachbarregionen. Es sondern sich Gehirn und Rückenmark, Schädel und Wirbelsäule, muskelarmer und muskelreicher, an der Ortsbewegung beteiligter Bezirk in der Dorsalregion, im Ventralbezirk aber sondert sich die Kiemenregion vom Bezirk der zusammenhängenden Leibeshöhle. Im hinteren Schlundbogenbezirk selbst tritt eine Konzentration nach vorn hin, ein Anschluss hinterer Teile an vordere in den Vordergrund der Erscheinung, während im vorderen Kopfgebiet im Anschluss an die Ausbildung des Kieferapparates und der Nase eine andere, zum Teil entgegengesetzt gerichtete Konzentration und Umbildung statthat.

Die Reduktion des hinteren Schlundbogengebietes wird eingeleitet dadurch, dass von Anfang an die vorderen Segmentabschnitte den hinteren gegenüber in der Entwicklung voraus sind, was sich im Auftreten der Mesodermsegmente, Kiementaschen und nervösen Anlagen äussert. Damit hängt zusammen eine Centralisation des Branchialnervensystems. Die Bildung einer einheitlichen oder nahezu einheitlichen Vaguswurzel be-

ruht kaum auf dem Zusammenrücken, der Verschmelzung, resp. unterbleibenden Sonderung einer grösseren Zahl von Wurzelanlagen, sondern darauf, dass ein oder zwei vorderste segmentale Wurzelanlagen viel früher als die übrigen sich bilden und die Funktion der übrigen an sich reissen. Dies zeigt sich einmal in ihrem Verhalten gegenüber den mehr ventralwärts liegenden Teilen. Die Vaguswurzel und ihre Verbindung mit dem ersten Epibranchialganglion des Vagusgebietes ist bei *Ammocötes* hergestellt, rückwärts liegende Wurzel- und Hauptganglionbezirke sind noch nicht entwickelt, während schon successive von vorn nach hinten fortschreitend neue Schlundbogen und Epibranchialganglien in Wirksamkeit treten. Ihre Einwirkung vermag in querer Richtung nach oben hin disponible Nervenzellen nicht zu erreichen, wohl aber bietet sich ihr je- weilen die Nervenzellmasse am nächst vorderen Epibranchialganglion als Objekt dar und so weiter.

Andererseits wächst in der einen oder doppelten Vaguswurzel die Grösse der centripetalen und centrifugalen Reizströmung und immer grössere Kreise des Medullarrohrs werden in ihren Bereich eingezogen.

2. Später erst gelangen in der Längslinie des lateralen Vagusganglions, aber hinter diesem, neue ektodermale Anlagen mehr oder weniger zur Ausbildung.

Nachdem Kupffer gezeigt hat, dass an Stelle der seitlichen Anlagen der Kopfganglien, wie Beard sie beschrieben hat, zwei Reihen von Ganglien zu setzen sind, die lateralen und die epibranchialen, besteht wohl kein Zweifel mehr, dass die Anlagen der Seitenlinie des Rumpfes mit den lateralen Kopfganglien und dem Labyrinthbläschen eine Längsreihe bilden. Houssay lässt beim Axolotl die Epidermisleiste des Kopfes, aus welcher die letztgenannten Anlagen entstehen, sich in jene Epidermisleiste des Rumpfes fortsetzen, welche nach Beard aussen an den Anlagen der dorsalen Wurzeln liegt und von ihm mit dem Zwischenstrang von His identifiziert worden ist, und lässt aus ihr den Seitennerven entstehen. Kupffer giebt für *Ammocötes* an, dass sich das Hauptganglion des Vagus nach hinten verlängert und zuspitzt und in den Nervus lateralis übergeht, der unter Zuwachs von Zellen aus dem Neuroderm rückwärts wächst. Bei der Herstellung der Verbindung dieser Anlage mit centralen Teilen wiederholt sich offenbar ein ganz ähnlicher Prozess wie bei den Branchialnerven und Epibranchialganglien der Vagusregion.

3. Es ist eine auffallende Erscheinung, dass im Laufe der Einzelentwicklung und bei Vergleichung ähnlicher Entwicklungsstufen verwandter Geschöpfe die sensiblen Nerven in ihrer Ausbreitung viel grössere Abänderungsfähigkeit zeigen, als die motorischen. Einzelne sensible

Dorsaläste im Kopfgebiete greifen ganz besonders weit nach allen Seiten aus, während andere dafür reduziert erscheinen. Die motorischen Nerven aber bleiben in der Regel auf das ihnen ursprünglich zugehörige Segment beschränkt. An den Extremitäten behalten die motorischen Nerven überall ihre ursprüngliche Ausbreitung, sei es in der ventralen, sei es in der dorsalen Muskulatur, bei, während die sensiblen Nerven ähnlich den Gefässen gegenüber dem ursprünglichen Modus der Ausbreitung vielfach abändern. Ähnliches gilt für andere Körperregionen.

Die Konstanz des motorischen Nerven hängt damit zusammen, dass die Anlagen der Skelettmuskulatur im allgemeinen frühzeitig ihren Nerven bekommen und mit diesem zugleich sich ausbreiten. Der schon gebildete Muskelnerv ist immer die nächste und beste Reizbezugsquelle für die von ihr aus gebildete neue Muskelsubstanz. Doch beweisen die motorische Portion des Vagus und der Nervus branchiogastricus und Accessorius die Möglichkeit der Ausbreitung eines motorischen Nerven auf neue Muskelanlagen, die dem Segment, aus welchem der Ursprungstamm des Nerven entsteht, ursprünglich fremd sind. Ähnlich ist vielleicht das Verhältnis des Nervus hypoglossus zur Zungenmuskulatur.

Die Vorbedingungen (Disposition) zur Abänderung liegen, ganz allgemein gesagt, besonders günstig da, wo verschiedene annähernd gleich gut praktikable erste Wege für den Reizzufluss oder Reizabfluss zur Verfügung stehen.

Solches ist der Fall:

1. Im splanchnischen Gebiet des Rumpfes entlang der Darmwand und den grossen Gefässen (sympathisches System).
2. Für die Rumpfwandnerven und ihre Wurzeln, an den Stellen, wo ihre ersten Anlagen in der Mehrzahl einem und demselben peripheren Einfluss ausgesetzt sind, durch keine geformten Teile getrennt sind und an sich nahe beisammen liegen (Rumpfwandteile des Grenzstranges; Spinalnerven, welche nach Bildung und Konzentrierung der Extremitätenanlage und fortschreitender Ausentwicklung derselben durch eine verhältnismässig enge Stelle hindurch, unter Konvergenz aus dem Gebiet vieler Spinalnervenzwurzeln zur Extremität treten — Bildung der grossen Plexus).
3. Im centralen Nervensystem, z. B. bei der Ausbreitung eines Abflussgebietes einer hinteren Wurzel auf immer grössere Bezirke (auf- und absteigende Wurzeln); bei der Einbeziehung immer grösserer Bezirke von Neuroblasten in die motorische Bahn einer hinteren Wurzel, z. B. am Vagus der Quere nach (Seitenhornzellen) oder der Länge nach (Nervus accessorius) u. s. w.

4. Bei der Ausbreitung sensibler Nerven der Haut entlang, die wohl auch später noch, insbesondere da wo es noch nicht zur Abspaltung von Neurodermzellen gekommen ist, in ihrer tiefen Schicht eine Zellenlage besitzt, welche die Weiterleitung der Erregung vermittelt.

Bei *Ammocötes* hat offenbar auch jenseits der lateralen Ganglien und abgesehen von den Epibranchial- und Präbranchialganglien die Haut die Fähigkeit, mit ihrer tiefen Lage (Neuroderm, Kupffer) nicht bloss zur Weiterleitung der Erregung und des Reizes funktionell, sondern auch durch frühzeitige Ablösung materiell zum Auswachsen der Hautnerven beizutragen. Dabei handelt es sich hinsichtlich dieser Fähigkeit anscheinend um bestimmte Streifen und Felder, die in irgend einer Weise zum voraus begünstigt sind. Soviel ist sicher, dass bei überall gleichmässig verteilter Fähigkeit zur Neurodermausbildung äussere, mehr zufällige Verhältnisse für die frühere oder spätere Ausgestaltung massgebend sind und eine grössere Freiheit und Variabilität der Richtung und Zeit des Auswachsens der Hautnerven gegeben ist, während umgekehrt durch langer Hand vorbereitete, bevorzugte Neurodermentwicklung an bestimmten Streifen und Feldern der Weg für die zukünftigen Hautnerven genauer vorgezeichnet werden kann.

Weitere Ausbildung der Nerven. Bildung der Nervenfasern.

Nach Kupffer's Beobachtungen bei *Ammocötes* sind hier alle Nerven vielleicht mit Ausnahme der ventralen Wurzeln zellig angelegt, d. h. sie bestehen anfänglich aus getrennten Zellen, die früher oder später spindelförmig ausgezogen erscheinen. Später ist ein Zellenleib kaum mehr nachweisbar und zwischen den weit auseinandergerückten, in die Länge gezogenen Kernen hat Faserbildung Platz gegriffen. Die hier in Betracht kommenden Zellen stammen vom Ektoderm oder von der Medullarplatte. Nach His jun. besteht bei allen Wirbeltierklassen der Sympathikus mit Ausnahme des Grenzstranges zunächst nur aus lose aneinandergereihten Zellen, die ebenfalls ektodermaler resp. medullarer Herkunft sind. Dasselbe gilt nach His und Kölliker für den Nervus olfactorius. Aus den neueren Untersuchungen von Beard und Dohrn geht mindestens das eine mit ziemlicher Sicherheit hervor, dass Zellen ektodermaler resp. medullarer Herkunft in den Anlagen der Kopf- und Rumpfnerven in viel grösserer Ausdehnung vorhanden sind, als dem Vorkommen von Ganglienzellen im ausgebildeten Nervensystem entspricht. Die bis jetzt fast allgemein verbreitete Anschauung vom Entstehen der Nervenfasern als Achseneylinderfortsätze je einer einzigen central oder peripher gelegenen Ganglienzelle, unter Mitwirkung von Mesodermzellen zur Bildung der Schwann'schen

Scheide, eine Anschauung, die ihre hauptsächlichen Vertreter in Kölliker und bis heutigen Tages in His gefunden hat, ist durch das Gewicht dieser Thatsachen von Grund aus erschüttert worden. In der nächsten Zeit wird der Kampf um diese Frage wohl noch heisser entbrennen.

Es wird gut sein, hierbei verschiedene Punkte auseinander zu halten. Zuerst muss endgültig entschieden werden, ob wirklich alle Zellen ektodermaler und medullarer Herkunft, welche bei der Anlage der Nerven eine Rolle spielen, als Ganglienzellen persistieren oder nicht. Nur wenn es nicht geschieht, so folgt als zweites die Frage, was aus den Zellen wird, die es nicht zu Ganglienzellen bringen, ob sie zu Grunde gehen, oder zur Bildung der Nervenfasern verwendet werden; im letzteren Falle bleibt kaum für eine andere Annahme Raum, als dass jeder Schwann'sche Kern resp. jedes interannuläre Segment einer markhaltigen Nervenfaser aus einer solchen Zelle entsteht. Es ist aber damit noch nicht entschieden, woher der Achsencylinder stammt, ob aus derselben Zelle, oder ob nicht vielleicht die Schwann'schen Zellen, obwohl sie ektodermaler Herkunft sind, den Achsencylinder gerade so als etwas Fremdes umscheiden, wie man dies bisher im Glauben an eine mesodermale Herkunft der Schwann'schen Scheide angenommen hat.

Was die erste Frage betrifft, so liegen, wie schon erwähnt, zur Zeit gewichtige Gründe vor zu Gunsten der Annahme, dass nur ein Teil der Zellen der Nervenanlagen und ihrer Nachkommenschaft zu Ganglienzellen wird. Die Beobachtungen Dohrn's (17. Studie) über die Bildung der Nerven der Schleimkanäle im Vorderkopfgebiet von Selachiern lassen kaum einen Zweifel daran aufkommen, dass hier ektodermale Zellen zur Bildung von Nerven verwendet werden, die nachher frei von Ganglienzellen sind. Ganz besonders beweisend müsste sein der Nachweis der zelligen Anlage rein motorischer Nerven, in denen später keine Ganglien eingeschaltet sind, insbesondere, wenn sich zeigen lässt, dass zur Bildung der motorischen Endplatten kein erheblicher Zellverbrauch stattfindet, oder gar keiner. Doch liegt in dieser Hinsicht vielleicht noch kein vollständig unanfechtbares Beweismaterial vor. Bei den ventralen Wurzeln hat immer noch die Auffassung von His und Vignal (40) einige Berechtigung, dass die extra medullar gefundenen Zellen im Nerven mesodermatischen Ursprungs sind. Und bei den Nn. postbranchiales kann man die eingelagerten Zellen allenfalls als für den Sympathikus (Kiemenbogenganglien etc.) bestimmt halten. Vielleicht fallen ins Gewicht die Angaben von Beard über den transitorischen Teil der hinteren Wurzel, wo allem nach die bei der höchsten Ausbildung des Apparates vorhandenen Ganglienzellen nur einem kleinen Teil der Zellen der ursprünglichen Anlage entsprechen.

Die zweite Frage aber, nach dem Schicksal von Zellen, die nicht zu Ganglienzellen werden, und nach der Art und Weise der Faserbildung lässt verschiedene Möglichkeiten der Beantwortung und Lösung zu. Dohrn hat Meinungen, die schon durch Schwann und Götte, und neuerdings durch Apáthy vertreten worden sind, wieder zu Ehren gebracht (11), indem er die Nervenfasern vom ersten Schwann'schen Kern an, der sich allerdings bei gewissen Ganglienzellen z. B. den motorischen Zellen des Vorderhorns erst in beträchtlicher Entfernung vom Zellenleib findet, aus so vielen aneinander gereihten Zellen entstehen lässt, als Schwann'sche Kerne vorhanden sind. Dohrn unterscheidet also mit Apáthy Zellen der Anlage, die zu Ganglienzellen werden, und Nervenzellen, ebenso Beard (6).

Die Nervenzellen sollen sich zu Spindeln ausziehen, zu Ketten aneinanderlegen und verschmelzen. Durch die ganze Länge des Syncytiums differenzieren sich sodann die Nervenfibrillen. In den Hauptganglien des Kopfgebietes (Dohrns Nebenganglien), sowie in den Spinalganglien entdeckte Dohrn zwei Zellarten, einen centralen Herd mit grossen, blassen, grosskernigen, fortsatzlosen Ganglienzellen und eine periphere Zone kleiner, chromatinreicher Zellen. Letztere nun sollen sich stark vermehren, zum Teil dem peripheren Nerven entlang weitergleiten, zum Teil durch die Peripherie des Ganglions hindurch Nervenzellketten bilden, zum Teil endlich zwischen die Ganglienzellen eindringen und sie mit einer kernhaltigen Scheide umgeben. An den beiden Polen jeder Ganglienzelle aber liegen zwei Polzellen, welche die Verbindung der Ganglienzelle einerseits mit einer ventralwärts, andererseits mit einer diastalwärts verlaufenden Nervenzellkette vermitteln. Fortsatzbildung würde also an den Ganglienzellen hier gar nicht in Betracht kommen.

Mir scheint, dass gerade diese Verhältnisse ausserordentlich schwierig zu untersuchen sind und einer Nachuntersuchung dringend bedürfen.

Ich habe die 17. Studie von Dohrn erst in allerletzter Zeit zu Gesicht bekommen, nachdem der ganze vorliegende Aufsatz bereits fertiggestellt war. Zuvor schon habe ich mir klar zu machen versucht, ob und in welcher Weise die Umwandlung eines zellig angelegten Nerven in einen faserigen zustande kommen kann.

Bei der von mir vertretenen Auffassung, dass durch das Auftreten bestimmter, lokalisierter Neurodermwucherungen das Auswachsen des Nerven in bestimmte Bahnen gezwungen wird, und dass der Kampf um die Funktion in hohem Grade die Umgestaltung des Nervensystems beherrscht, erscheint es durchaus nicht unwahrscheinlich, dass ein Teil der Zellen der Nervenanlagen nur provisorisch der Reizleitung dient. Günstiger gestellte Zellen könnten stellenweise, so vermutete ich, die Leitung mehr

und mehr an sich reissen, Fortsätze treiben, die an den anderen Zellen vorbei wachsen, diese Zellen dadurch noch mehr durch Reizentzug benachteiligen und sie zur Rückbildung veranlassen. Auch jetzt noch halte ich dafür, dass solche Verhältnisse eine Rolle spielen. Manche Schilderungen und Zeichnungen von Nerven, die in Faserbildung begriffen sind (z. B. von Kupffer für *Ammocötes*) lassen sich nach dieser Annahme in befriedigender Weise deuten. Es bliebe dabei noch zu entscheiden, ob die ausser Funktion gesetzten Zellen vollständig schwinden, oder ob sie eine andere Funktion übernehmen und zu Stütz- und Hüllzellen werden.

Aber auch wenn es sich bei der faserigen Umwandlung zelliger Nervenanlagen in manchen oder in allen Fällen um Nervenfaserbildung aus einer Reihe verschmolzener Zellen handelt, wie Dohrn behauptet, so kann dabei doch ein Rest der Anlage in ähnlicher Weise der Rück- oder Umbildung verfallen, und auch hier müsste der Kampf um die Funktion fast in derselben Weise wirksam sein. Gewisse Zellen der Zellstränge würden mehr und mehr nur noch zur Leitung benutzt, insbesondere an den Stellen, wo der Reiz in lineärer Bahn und stets in derselben Richtung strömt. Im Gegensatz zu der grauen Substanz des centralen Nervensystems, wo allseitiger Reizaustausch stattfindet, können und müssen sich hier die Nervenzellen aneinanderlegen und miteinander verschmelzen. Sie büssen gerade dadurch die Möglichkeit ein, grössere Mengen erregbarer Substanz gleichsam in Form einer Ladung in sich aufzuspeichern.

Die Zellen aber, die im Verlaufe der peripheren Nerven zu Ganglienzellen werden, sind entweder von Haus aus zu diesem Zweck besonders ausgerüstet, oder, was mir wahrscheinlicher erscheint, sie befinden sich vermöge ihrer Lagerung und frühzeitigen Entwicklung in besonders günstigen Verhältnissen. Günstigere Ernährung, Entlastung von mechanischen Einwirkungen u. dgl. spielt wohl die geringste Rolle. Wichtiger ist die Möglichkeit des Reizaustausches nach verschiedenen Seiten hin. Besonders massgebend erscheint mir, neben einem durch frühzeitige Entwicklung gegebenen Vorsprung die Lage in Knotenpunkten des Nervensystems, wo Einflüsse von verschiedener Richtung her zusammentreffen.

Die neueste Arbeit von Dohrn enthält ausser den soeben berührten Punkten noch eine Reihe von positiven Angaben und Beobachtungen, welche für die von mir in dieser Skizze hervorgehobenen Verhältnisse der funktionellen Beziehungen von Wichtigkeit sind. Ich kann meine ganze Darstellung deshalb nicht ändern und will es nicht, möchte aber hier in einer nachträglichen Bemerkung wenigstens einen Punkt nachholen. Ich

bemerkte oben, dass wir über das Auswachsen des Spinalnerven zu wenig positive Kenntnis besitzen. Dohrn giebt nun hierüber einigen Aufschluss. Der sensible Nerv wächst nach ihm durch das Sklerotom resp. durch das Septum zwischen den Myotomen weiter und verzweigt sich von da aus mit den Muskelsepten und nach der Haut hin. Ein solches Verhältnis stimmt mit unserer Annahme, dass die Nerven etappenweise weiter geleitet werden. In den Myosepten möchte zunächst ein Reizabfluss von den Myotomen her sich geltend machen. Ist einmal der Nerv zwischen den Muskeln hindurch getreten, so kann er nun auch in die Wirkungssphäre der äusseren Haut geraten. Weniger verständlich ist die Angabe, dass auch die Zweige des motorischen Nerven durch die Sklerotome zu den Myosepten gehen. Sollten die Muskelfasern wirklich von ihren Enden aus innerviert werden wie Dohrn angiebt! Dies erscheint durchaus unwahrscheinlich. Oder handelt es sich um Einflüsse, die sich von den Aussenseiten der Muskelanlagen her aber im Sinn des Reizungers bemerkbar machen und gewinnen erst nach Ausbildung einer motorischen Bahn an dieser Stelle diejenigen Einflüsse die Oberhand, welche das Auswachsen des sensibeln Nerven veranlassen können?

Bildungsgeschichte der ersten, ektodermalen Anlagen des Nervensystems. a) Im Allgemeinen.

Im vorigen wurde kein Versuch gemacht das Auftreten der lokalen Wucherungen des Ektoderms, welche zur Bildung des Nervensystems beitragen, aus funktionellen Wechselwirkungen zu erklären; wir bezeichneten diese Bildungen und ihr Auftreten an bestimmtem Ort und zu bestimmter Zeit als aus langer Hand vorbereitet. Ich leugne durchaus nicht a priori, es scheint mir vielmehr durchaus wahrscheinlich und wird auch durch gewisse in der Litteratur zerstreute Angaben gestützt, dass auch schon vor der Zeit, wo Nervenfasern und zellige Nervenanlagen auswachsen, elektromotorische Prozesse im Keim sich abspielen und Ausgleichströme vorhanden sind. Ihr Vorhandensein und ihre Wirkung kann aber wohl in dieser Zeit nur aus Experimenten mit einiger Sicherheit erschlossen werden. Die Konkordanz zwischen den Ursegmenten des Mesoderms und den Segmenten des Nervensystems, so sonderbar und bedeutsam sie erscheint, berechtigt doch nicht zu dem Schluss, dass die eine Bildung durch die andere direkt hervorgerufen und veranlasst sei zu einer Zeit, da Ektoderm und Mesoderm resp. primäres Entoderm schon gesondert sind. Es besteht nämlich noch eine zweite Möglichkeit, diese Konkordanz zu erklären, die bei genauer Betrachtung die grössere Wahrscheinlichkeit für

sich hat, die nämlich, dass sämtliche zusammengehörige Teile eines Segmentes, bevor sie in die verschiedenen Keimblätter auseinander treten, zugleich zeitlich und örtlich im Urmundrand oder im Rande der Primitivrinne vereinigt sind und dass sie hier, gleichzeitig miteinander und durch denselben Prozess, den Anstoss zur späteren segmentalen Abgrenzung von den vor und hinter ihnen gelegenen Teilen erhalten.

In der That sind die Grundbedingungen zur Segmentbildung wohl am ehesten gegeben an einer auswachsenden Spitze oder einem auswachsenden Rand. Ein vollständig kontinuierlicher Wachstumsprozess aller Teile ist genau genommen überhaupt nirgends denkbar, da ja jede Zellteilung periodisch abläuft und jede Folge von Zellteilungen schliesslich eine Reihe periodischer Prozesse darstellt. Es muss aber doch noch etwas besonderes hinzukommen, um die räumliche Kontinuität in einer bestimmten einzigen Zellreihe der auswachsenden Spitze zu unterbrechen oder mindestens in derselben eine segmentale Gliederung anzubahnen, entweder eine Art von Generationswechsel mit regelmässig wiederkehrendem Turnus oder im Kampf der Zellen mit der Umgebung ein Moment, welches die etwas älter gewordenen, von der wachsenden Spitze zurückliegenden Zellen zu innigerem Verband unter sich zwingt, zur Bildung eines Centrums, eines Komplexes, der sich von der wachsenden Spitze selbst abtrennt und abgliedert, sobald eine gewisse Grösse erreicht ist.

Als Paradigma für eine derartige Bildung von segmentartig aufeinander folgenden Centren möchte ich die Phalangenbildung bei Amphibien und Amnioten hinstellen, die ich nach dieser Hinsicht und im Anschluss an die Untersuchungen von Henke und Preyer genauer untersucht habe. Auch bei dem Auswachsen der Lungenanlage und Bildung der Bronchial- und Trachealknorpel möchte ein ähnlich instruktiver Prozess gegeben sein. In welcher Weise nun im einzelnen am Urmundrand (Teloblast), oder seinem Analogon bei Amnioten, dem Rande der Primitivrinne, der periodische Prozess sich abspielt, entzieht sich freilich einstweilen noch gänzlich unserer Beurteilung.

Dass die bereits am Urmundrand im Prinzip vollzogene segmentale Gliederung lange Zeit verdeckt und erst viel später manifest werden kann, nachdem die betreffenden Zellmassen längst vom Urmundrand weggerückt sind, habe ich oben schon vertreten und es mag das wohl verständlich erscheinen. Ebenso dass die Produktion der Urmundlippe allmählich ihren Charakter ändere. Auch dass nur an gewissen Stellen des Randes der periodische Charakter des Wachstums hervortritt, an andern nicht. Aber selbst wenn der Prozess in den Urmundrand verlegt wird, so ist doch bei räumlich getrennten Herden periodischen Wachstums, sogar

wenn es symmetrische Herde sind, die Konkordanz der Segmentbildung schwer zu erklären. Man möchte vermuten, dass jederseits zunächst nur ein einziger Herd segmentalen Auswachsens vorhanden ist, von dem einerseits die segmentalen Bildungen des Ektoderm, andererseits diejenigen des Entoderms resp. Mesoderms stammen. Die Sonderung der beiden Herde in verschiedene Längsstreifen, so z. B. die Sonderung zwischen Medullarplatte, Wurzeleiste, seitlicher Ektodermleiste u. s. w., müsste dann um etwas später beginnen. Dass auch die Medullarplatte Spuren von konkordanter primärer Segmentierung von Anfang an aufweisen kann, ist auf Grund einer solchen Annahme erklärlich.

b) Im vordersten Kopfgebiet.

Ich glaube, dass man die morphologischen Probleme der Metamerie des Wirbeltierkörpers und insbesondere des Kopfgebietes auf breiter entwicklungsgeschichtlicher Basis nicht lösen kann, bevor man weiss, wie und wo der Prozess der Segmentbildung vorbereitet wird. Die Gefahr liegt nahe, bei dem Versuch den Kopf aus einer Reihe von Segmenten entstanden zu denken, welche bei den Stammformen noch unter sich und mit den Rumpfsegmenten gleichartig sind, dass man schliesslich eine Stammform konstruiert, die eigentlich ohne Anfang und Ende, und vorn und hinten hinaus bis zum Ende vollständig gleich gebildet ist, vom Typus einer vorn und hinten offenen, aus gleichen Segmenten zusammengesetzten Röhre. Ein solcher Irrweg wird nur vermieden, wenn man im Auge behält, dass in der Einzelentwicklung der segmentierten Form stets ein unsegmentiertes Stadium vorausgeht; als solches ist praeter propter das „Gastrulastadium“ aufzufassen.

Bei jedem Beginn von Segmentierung an diesem Gastrulakeim müssen von vornherein am vorderen Ende und hinten besondere Verhältnisse gegeben sein. Insbesondere wenn die Segmentierung auf einem Prozess in der Gegend des Urmundes beruht, ergibt sich zunächst folgendes Problem: Was wird aus dem unsegmentierten Grund der Gastrula? Jedenfalls muss derselbe in dem Feld gesucht werden, das vom vordersten Schlundbogenmesoderm, dem Ende der Chorda und dem vorderen Ende des Medullarrohres umfasst wird, zum mindesten aber in demjenigen Teil der primitiven Rachenhaut, der zwischen Rathke'scher Tasche und Darm, bei Petromyzon zwischen dem Grund des Nasenganges und dem Darm liegt. Man braucht nicht anzunehmen, dass dieses Niveau sekundär gegenüber den ersten Schlundbogenanlagen sich rückwärts gezogen hat. Wie sich infolge der stärkeren Ausentwicklung der dorsalen Teile das Gehirn über das Chordaende verschiebt oder hinüberbiegt, so beruht meiner Meinung

nach auch das Vortreten des Mandibular- und Maxillarbezirkes auf einem leistenartigen Auswachsen der Schlundbogenanlagen vom Niveau der primitiven Rachenwand aus nach aussen, wobei der ektodermale Rand sich stärker nach vorn verschiebt, zugleich mit dem zugehörigen Ektodermstreifen des Dorsalgebietes, der entodermale Rand aber noch wie vor im Niveau der primitiven Rachenhaut verbleibt.

Nach His (20) bekommen infolge der Kopfbeuge die vorderen Kopfsegmente im dorsalen und ventralen Teile die Gestalt von Keilen. Ich glaube, dass diese Vorstellung noch nicht den wesentlichen Sachverhalt aufdeckt. Es werden vielmehr an Stelle von scheibenartigen Segmenten ineinander geschachtelte, nach vorn offene Trichter gebildet, die von einer gewissen Stelle an nach vorn zu kleiner und enger werden, so dass die hinteren Segmente die vorderen umfassen, ja zum Teil überragen; letzteres ist namentlich oben und unten der Fall. So gelangen z. B. der Trochlearis mit seinem Somiten an die Aussen- und Oberseite des Okulomotorius und seiner Myotome, der Abducens mit seinem Myotom an die Aussenseite der vorigen.

Im Oberkiefergebiet sind die Rudimente der ursprünglich vordersten Schlundbogen einwärts zu gegen die Rathke'sche Tasche resp. die Seessel'sche Tasche und das Ende der Chorda hin zu suchen. Die Oberkieferregion erhebt sich später mehr und mehr über das Niveau der primitiven Rachenhaut, wobei auch wieder die dem Mandibularbogen näher gelegenen Teile stärker vordrängen. Dabei treffen zuletzt die über das Niveau der Rachenhaut am meisten vorragenden Teile mit den kontralateralen zusammen und zwar entweder in einer von der primitiven Rachenhaut abgehobenen Brücke (Amnioten), oder in der ganzen Ausdehnung bis zu dieser hin, aber in einigem Abstand von der Wölbung des dorsalen Vorderkopfbezirkes (Petromyzon), oder endlich im Anschluss an den dorsalen Vorderkopf (Acipenser z. B.).

Es erscheint mir wohl wünschenswert, alle diese Dinge noch eingehender, mit genaueren Belegen und Zeichnungen zu erläutern. Vorläufig glaube ich sagen zu dürfen, dass bei den Cyklostomen und Gnathostomen der eigentliche, unsegmentierte vordere Pol der Gastrula, um den herum die ersten segmentalen Bildungen des ventralen Bezirkes liegen, thatsächlich nur im oberen Teil der primitiven Rachenhaut gesucht werden kann.

Wie verhält es sich nun aber im Dorsalgebiet, ist hier vielleicht noch ein grösserer Rest von unsegmentierter Grundlage erhalten geblieben, mit der Fähigkeit, Nervengewebe, differente Nerven und Sinnesorgane zu bilden, die dann gleichsam auf Teile der Gastrularlarve zurückzuführen

wären? Gehören hierher vielleicht Auge, Nasengrube und Parietalaugenhöhle oder hat etwa, dem Dorsalgebiet der Urmundslippe entsprechend der Segmentierungsprozess früher eingesetzt, so dass über die vordersten Schlundbogen hinaus noch Neuromeren vorhanden sind? Die grössere Wahrscheinlichkeit kommt schon jetzt der Annahme zu, dass die dorsalen Teile bis zum vordersten Ende hinaus Spuren der Segmentierung zeigen, wogegen sich das Verhältnis der einzelnen Segmentteile zu einander und der dorsalen Segmentteile zu den ventralen noch nicht mit Sicherheit ermitteln lässt.

Das grösste Gewicht, ja das einzige bei der Ermittlung der zu erläutern den Fragen ist auf das Verhalten der Somiten, der dorsalen Wurzelanlagen und der in der Linie der lateralen und epibranchialen Ganglien des hinteren Kopfgebietes auftretenden, ektodermalen Verdickungen (resp. Ganglien und Sinnesorgananlagen) zu legen.

Es ist nun fast nicht zu begreifen und zu verantworten, dass man bei der vergleichend entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung und Betrachtung des Kopfgebietes nicht vor allem aus, und mit der grössten Energie die eine und einzige Aufgabe aufgenommen hat, zu ermitteln, welche Stelle dem ursprünglich vordersten Ende des Medullarrohres entspricht. Die Geschichte dieser Frage soll nicht weitläufig erörtert werden. Kupffer hat das Verdienst, zuerst wieder mit einiger Entschiedenheit befürwortet zu haben, dass es die Trichtergegend sei. Ich habe mich mit diesem Gegenstand seit Jahren beschäftigt und bin insbesondere seit den Untersuchungen von Keibel über den Kaninchenkopf vollkommen überzeugt, dass die Sache sich verhält, wie Kupffer vermutet. Ich habe auch die Konsequenzen dieser neuen Lehre für die morphologische Deutung des weiter ausgebildeten vorderen Kopfgebietes weiter durchgearbeitet und gefunden, dass eine solche Theorie wohl durchführbar ist. Ich habe dieser Ansicht wohl mündlich vielfach Ausdruck gegeben, glaubte aber erst im Anschluss an eine ausgedehnte Spezialuntersuchung meine Anschauungen öffentlich litterarisch vertreten zu sollen. Man möge entschuldigen, wenn ich nun doch, auf Kupffer's Besprechung hin, welche entscheidende Argumente für die Frage nicht beibringt, schon früher mich äussere.

Die Frage nach dem vorderen Ende des Medullarrohres hängt zusammen mit derjenigen, ob das Auge ein Gebilde des Randes der Medullarfalte ist oder nicht. Ist es der Fall, und repräsentieren das Chiasma und der Recessus opticus die primäre Ausgangsstelle der Augenblase, so ist zweifelsohne die Trichtergegend, resp. die hintere Peripherie des Stieles der Hypophysis das ursprünglich vorderste Ende der Medullarplatte in der Mittellinie, es ist ferner der Optikus der

erste Gehirnnerv, der Olfaktorius der zweite, der bei Reptilien vorkommende Nerv des Parietalauges der dritte.

Nun hat schon Köl liker angegeben, dass beim Kaninchen die Augenblase entsteht, während das Medullarrohr noch offen ist. Keibel hat diese Verhältnisse genauer verfolgt. Keibel, Zur Entwicklungsgeschichte der Chorda bei Säugern. Arch. f. Anat. u. Phys. An. Abt. 1889.

Er stellte fest, dass wirklich am Medullarfaltenrand ein querverlaufender Streif zur Rinne einsinkt und successive von vorn und hinten und von aussen her überdeckt und zur Augenblase und zum Augensiel geschlossen wird. Damit scheint mir die Frage entschieden, denn wenn man alsbald nach Schluss des ganzen Kopfmedullarrohres der dorsalen Mittellinie vom Mittelhirn aus nachgeht, so trifft man zuerst auf die Abgangsstelle des Stiels der Augenblase und dann erst auf die Trichterregion. Aber auch die Riechgrube und der Nervus olfactorius sind Gebilde des Randes der Medullarplatte, wie aus den Angaben van Wyhe's über die Selachier hervorgeht, desgleichen das Pinealauge. Durch die Überbeugung des Hirns gelangt die Abgangsstelle des Auges an die Ventralseite und das Hemisphärenbläschen mit dem Olfaktorius über das Auge hinaus nach vorn. Die Reihe der Somiten folgt beiläufig gesagt dieser Ausbiegung, am meisten der Obliquus superior.

Keibel ist nun freilich trotz des genannten Befundes nicht zu dem gleichen Schluss gekommen. Er sah die noch offene Medullarplatte über den Hypophysenbezirk hinaus sich verlängern und deutete dies als eine Verschiebung der Medullarplatte in toto. Er hat wohl übersehen, dass die Möglichkeit eines Vorwachsens in zwei bilateral symmetrischen lappenförmigen Anlagen mit successive erfolgendem Nahtverschluss vorliegt nach ähnlichem Modus, wie er sich bei der Verlängerung der dorsalen Urmundslippe zeigt. Es kann sehr wohl die Vereinigung der Medullarfaltenränder zugleich vom Mittelhirn aus und an dem ursprünglichen vorderen, breitgestellten Endrand beginnen.

Wenn die Augenrinne sich zum Augensiel schliesst, schieben sich nicht bloss zwei Lappen des äusseren Blattes der Medullarfalte über der Rinne zusammen, sondern auch vom inneren Blatte wachsen zwei Lappen hinten und vorn am Eingang der Rinne empor und vereinigen sich über demselben miteinander. Die Anlage der Retina ist aber zu dieser Zeit vom Rand der Medullarplatte bereits entfernt. Tritt diese Ablösung später ein, ist die Retinaanlage noch in Berührung mit dem Medullarplattenrand, während sich dieser nach vorn und hinten davon mit dem Höherwerden der Medullarfalte erhebt, so muss die Retinaanlage umwachsen und in das

Innere der Medullarplatte einbezogen werden, um sich nachträglich aus derselben wieder abzulösen.

Nachdem festgestellt ist, dass Optikus und Retina, Olfaktorius und Riechepithel, Tractus pinealis und Pinealauge Gebilde der Medullarfalte und des Randes der Medullarplatte sind, liegt es sehr nahe, sie für segmentale Bildungen anzusehen. Lassen sie sich in eine der Längsreihen segmentaler Bildungen einreihen? Die Reihe der epibranchialen Ektodermverdickungen reicht nach Kupffer bei *Ammocötes* bis zur Augengegend und es ist dieser Forscher geneigt, die Linse als ein gleichwertiges Gebilde, das letzte der Reihe, anzusehen. Doch liegt nach seinen Abbildungen auch die Möglichkeit vor, dass die Linse sich der Reihe der lateralen Ganglienanlagen anfügen lässt. Die Reihe der Epibranchialganglien möchte direkt oberhalb der Maxillarregion gegen die Rathke'sche Tasche einbiegen. Jedenfalls, wenn die Linse ein segmentales Gebilde ist, so muss es auch die Retina sein, denn nur dann erklärt sich das gesicherte Zusammentreffen von Augenblase und Linse, selbst wenn man ausserdem noch einer funktionellen Wechselanziehung einen gewissen Spielraum einräumen wollte. Für Retina, Riechgrube und Pinealauge aber bleibt übrig: entweder die Reihe der lateralen Ganglien (und Sinnesepithel-)Anlagen, die sich rückwärts durch die Gegend des Labyrinthbläschens in die Seitenlinie fortsetzt, oder die Reihe von Ektodermwucherungen, welche bei der Bildung der dorsalen Wurzeln beteiligt ist.

Für erstere Annahme ist der plötzliche Sprung von der Lage des Sinnesfleckes am Pinealauge an der Innenseite der Medullarfalte zu derjenigen des Hörepithels an ihrer Aussenseite etwas gross; dagegen sprechen auch die Befunde Kupffer's bei *Petromyzon*, betreffend die Fortsetzung der lateralen Trigeminusganglienanlagen gegen die Linsengegend hin. Das Verhalten der zu den Trigeminushauptganglien tretenden primären Wurzelanlagen scheint übrigens noch nicht genügend genau festgestellt und sind hier unter Berücksichtigung der wirklichen Lage der Hirnachse genauere Untersuchungen frühester Stadien notwendig. Die zweite Annahme muss als die wahrscheinlichere gelten. Nicht bedeutungslos ist in dieser Beziehung der von Beard und Kupffer gelieferte Nachweis, dass auch weiter rückwärts die ektodermale Verdickung am Rand der Medullarplatte nicht ohne weiteres und in toto zur Wurzelbildung verwendet wird. Gerade die oberflächlichste Schicht nimmt an dieser Wurzelbildung möglicherweise keinen Anteil. Es bliebe also Raum zu der Annahme, dass bei Stammformen eine grössere Zahl von Sinnesorganen am Rande der Medullarfalte, über der Anlage der dorsalen Wurzeln, bestanden hat.

Namenverzeichnis.

Die fettgedruckten Zahlen beziehen sich auf den Text, die nicht fettgedruckten auf die Litteraturverzeichnisse.

A.	Axenfeld 261.	Beal 47.
Acqua 47.	Ayers 243, 248 , 249.	Beard, J. 500 , 501 , 562, 563,
Ackermann 533.		592 , 593 , 594 , 597 , 598 , 606,
Adamkiewicz 3, 28 , 33, 103,	B.	639 , 642 , 652 , 677 , 683 , 685 ,
134 .	v. Bär, C. 361 , 362 , 363 , 364 ,	721 , 729 , 742 , 744 , 745 , 746 ,
Aeby 222 .	365 , 366 , 372 , 378 .	749 , 754 , 757 , 759 , 760 , 761 ,
Agassiz, L. 372 , 386, 398 , 502 ,	Baginsky 257.	769 .
515 .	Balbani 43, 73 , 103, 112 , 115 ,	von Bechterew 257, 260, 312 ,
Ahlfeld, F. 533.	127 , 476 .	313 .
Albrecht 133 .	Balfour, F. 194, 196 , 362 , 369 ,	Beddard 257.
Alexander 162, 261.	509 , 510 , 515 , 561, 562, 567	Bellini 141, 144 .
Alexenko 200, 212 .	— 570 , 571 , 572 , 574 , 577 ,	Bellonci 270.
Alezais 141.	580 , 587 , 590 , 606, 611 , 617 ,	Beltzow 104, 131 .
Allmann 365 .	619 , 620 , 622 , 623 , 624 , 626	van Bemmelen, J. 565, 566,
Altmann 1, 8, 9, 27 , 31 , 49,	bis 630 , 632 , 634 , 635 , 638 ,	712 .
55 , 56 , 57 , 58 , 59 , 85 , 179 ,	640 , 642 , 669 , 679 , 729 .	Benda 1, 3, 4, 7, 29 , 32 , 201 .
182 , 216 .	Ballantyne 325, 344 , 345 .	Benecke, B. 388, 398 .
Andeer 1, 11 .	Ballowitz 43, 60 , 84 , 95 , 200,	van Beneden, E. 62 , 63 , 68 , 74 ,
Anderson 325, 334, 348 .	207 , 390.	75 , 76 , 115 , 362 , 372 , 386,
Andrews 83, 87 .	van Bambeke 43, 65 , 78 .	398 , 402 , 404 , 406 , 410 , 411 ,
Antonelli, A. 564.	Bannwarth 162, 166 , 168 .	417 , 423 , 443 , 444 , 448 , 452 ,
Apathy 3, 28 , 761 .	Baquis 21 .	456 , 459 , 460 , 474 , 481 , 517 ,
Arloing 260.	Baraldi 141.	518 , 521 , 522 , 529 , 530 , 532 ,
Arnold 127 , 128 , 129 , 134 , 191.	Bardeleben 145, 151 , 152 , 153 ,	547 , 554 .
Arnstein 3, 26 , 173 , 183.	157 , 158 , 160 , 221 , 231 , 232 ,	Benedict 257.
Aronson 3.	390.	Bennet 141.
Arsaki 131 .	Bardenheuer 134 .	Béraud 325 .
Askanazy 103.	Barfurth 43, 83, 92 , 103, 112 ,	Béraneck, E. 565.
Assaky 324.	124 , 127 , 128 , 131 — 134 , 137 ,	Bergh 43, 72 , 421 — 423 .
Assheton, R. 486, 496 , 509 ,	138 , 382 .	Bernays 710 .
513 , 518 .	Bartiniéff 261.	Bergonzini 43, 84 , 95 .
Asverus 189 , 191.	Baum, H. 162.	Bernhard 2, 4, 15 , 36 , 192 ,
Auerbach 43, 70 , 200, 207 , 208 ,	Baume, W. 533.	196 , 196 .
209 , 210 , 257, 386, 390, 395 ,	Baumgarten 80 .	Bernheimer 257, 261 .
405 , 406 .	Baur 152 .	Bertacchini 200, 203 , 204 .

Bertelli 242, 257, 260.
 Berthold 48, 57, 104, 131.
 Bezold 248.
 Bianchi, S. 141, 197, 324, 342.
 Biedermann 263, 272.
 Binet 264.
 Biondi 33.
 Birmingham 141, 242, 247, 324, 339.
 Bischoff 332, 362, 363, 551.
 Bisson 46, 73.
 Bistrzycki 243, 248.
 Bizzozero 84, 101, 104, 127, 169, 176, 177, 182.
 Blake 243, 248.
 Blanc, H. 390, 398.
 Blandin 325.
 Blank 69.
 Bleos 608.
 Blochmann, F. 386, 399, 471, 473.
 Blumenau 257, 258, 313.
 Boas, J. 565, 696, 712.
 Bobritzki 134.
 Boecardi 104.
 Böhm 2, 21, 69, 277, 295, 315, 386, 396, 398, 489.
 Bonnet 111, 161, 163, 164, 216, 359, 369, 371, 377, 384, 487, 530, 531, 542, 606, 636.
 Born, G. 380, 382, 386, 387, 398, 507, 696, 697, 698, 700, 701, 702, 703, 708, 710.
 Bornhaupt, E. 606.
 Boucheron 261.
 Bourne 47.
 Boveri, Th. 62, 63, 74, 75, 115, 382, 386, 387, 404, 409, 410, 424, 428, 434, 441, 442, 443, 445, 448, 449, 452, 456, 458, 459, 468, 469, 470, 471, 475, 606, 658, 683, 684, 691, 693.
 Brandes 4, 42.
 Brass 52.
 Brauer 43, 75.
 Braun, M. 607, 620, 625, 626, 635, 649, 676.
 Braune 144, 154, 155.
 v. Braunschweig 161, 165, 166.
 Breglia 145.
 Broca 332, 335.

Broesicke 325, 345, 347.
 Brook, H. 607, 642, 643, 652.
 Brosset 258.
 Bruce 258.
 Brücke 52, 55, 323, 328, 329.
 Brunetti 4, 41, 42.
 v. Brunn 127, 142, 146, 250, 253.
 Brunner, K. 142.
 Bryant 243, 248.
 Buck 243.
 Buchholz 277.
 Budde 242, 246.
 Bumm, A. 533.
 Büngner 104, 133.
 Bürger 43, 65, 67, 264.
 Burekhardt 263.
 Burns 325.
 Busachi 104, 137.
 Buscalioni 142.
 Bütschli 43, 49, 54, 55, 57, 64, 67, 73, 363, 387, 395, 396, 447, 476, 482, 483.

C.

Calberla, E. 387, 398, 492.
 Calderwood, J. 607.
 Caldwell, W. 515, 532, 537, 538.
 Canalis 171.
 Caporaso 104, 132.
 Capparelli 180, 181, 181, 261.
 Carlsson 142, 152, 153.
 Carnoy, J. 387, 404, 441, 456, 457, 469, 460.
 Carrière 111, 123.
 Caspary 219, 222.
 Cattani 264.
 Ramon y Cayal 2, 17, 21, 180, 182, 237, 254, 257, 259, 261—263, 269, 271, 273, 274, 276, 278, 283—289, 291, 297, 302—310, 313, 314, 317, 320—322, 721, 723, 725, 729, 730, 747.
 Cazin 47.
 Celli 43, 61.
 Centouze 142.
 Chabry 115.
 Champonnière 334, 335, 336, 337.
 Chevral 263.

Chiarurgi 144.
 Chievitz, J. 389, 384.
 Christensen 104.
 Ciagliński 1, 12, 13, 28.
 Civinini 146.
 Clapp, C. M. 486, 502, 506.
 Clarke, S. 487, 529, 607, 629.
 Claus 277.
 Clivio, C. 547.
 Cocchi 197, 324, 342.
 Coën 104, 132.
 Coggi 243, 256, 270.
 Cooper 325.
 Costa 142.
 Courmont 258.
 Cox 2, 18.
 Cramer 258.
 Credé 104, 131.
 Cuccati 3, 26.
 Cunningham 160, 258, 333, 621.
 Czapski 4, 34, 35.
 Czerny 104.

D.

Damourette 142.
 Dana 334.
 Daresté, C. 382.
 Darkschewitsch 258, 261.
 Darwin 244, 373, 374, 381.
 v. Davidoff 187, 191.
 Debierre 324, 334, 335, 336, 337.
 Deckhuyzen 1, 9, 43, 61, 134, 137, 170, 192, 196.
 Decressac 323.
 Deiters 271, 277, 278, 295, 309, 310, 315, 321.
 Delius 104.
 Demény 145.
 Demme 324.
 Denys 127.
 Dewitz 122.
 Dexter, S. 359.
 Dimmer 234, 237.
 Disse 325, 348.
 Djatschenko 104.
 Dobouc 325, 343.
 Dogiel 3, 26, 27, 221, 229, 231, 233, 235, 236, 237.
 Dohrn, A. 562, 563, 564, 565, 576, 578—582, 584, 598, 601—603, 604, 721, 722, 729,

730, 732, 749, 751, 759, 760,
761, 762, 763.
Le Double 145.
Doyon 262.
Drasch 127, 180, 182.
Driesch 115, 382.
Dugés 111.
Dührssen 201, 218.
Dumas, A. 363.
Dupérié 126.
Duret 340.
Düsing, C. 387.
Duval 104, 136, 516—519, 525,
533, 547—549, 554, 557, 559
607, 629, 645.
Dwight 325, 343.

E.

Eastman 17.
Eberth 43, 80, 104, 128, 129
387.
v. Ebner 201, 226.
Ecker 332.
Edinger 4, 37, 177, 182.
Egger 104, 124.
Ehrlich 3, 4, 17, 25, 32, 43,
55, 60, 254, 723.
Ehrmann 224.
Eichhorn 114.
Eigenmann 220.
Eisig 621.
Eisler 262.
Eitelberg 248.
Emery 152, 607, 628, 674, 675.
Enderlen 2, 21, 161.
Engel 345.
Engelmann 119, 382, 476.
Epow 256.
Erdl 572.
v. Erlanger, R. 487, 510, 513.
Errera 57.
Etzold 200, 202, 203, 205.
Evelt 221, 232.
Ewald 264, 267.
Ewart, J. 564.
Exner 253, 254.
Eyle 242, 246.

F.

Falcone 258.
Falchi 104.
Fanton 104.

Fayod 43, 53.
San Felice 136.
Felix 105, 127, 138, 607, 637,
651—657, 664, 667, 679,
682, 683, 687, 688.
Féré 332, 335.
Ferguson 262.
Ficalbi 142, 220.
Fick 2. 19, 144, 145, 156.
Fick, E. 234.
Fiedler 115.
Field, A. 607, 644—649, 651,
667, 671, 677, 678, 679, 682,
683, 687, 690.
Firket 44, 61.
Fischer, E. 30, 149.
Fischer, O. 105, 131, 144, 145,
154, 160.
Fiuzi, C. 533.
Flatau 161.
Flehsig 272, 723.
Fleischmann, A. 359, 533, 545,
550, 551, 607, 637.
Flemming 1, 4, 6, 30, 33, 44,
54, 64, 69, 75, 76, 80, 84,
98, 105, 115, 125, 127, 170,
183, 185, 191, 203, 387, 390,
401, 404, 466, 474, 607, 636,
638, 666.
Flesch 133, 189, 191.
Fletscher, 105.
Foá 84, 99, 162, 165, 166.
Focken 142.
Fol 44, 64, 67, 69, 70, 72, 74,
387, 390, 397, 398, 412—
415, 423, 425, 469.
Forel, A. 260, 294, 725, 726.
Le Fort 323.
Foulhouze 332, 339.
Fraisie 105, 112, 122—123,
127, 128, 131, 132, 133, 134,
137, 138.
Fränkel, B. 324, 341.
Franque 105.
Fraser 4, 42.
Frédéricq 122.
Frenzel 44, 53, 54, 55, 73,
105, 127.
Freud 277.
Friedländer 60.
Friedmann 105, 132.
Fritsch 331.

Frommann 51.
Fromme 14.
Fromont 325, 343, 344.
Froriep, A. 561, 562, 563, 564,
574, 575, 576, 578, 591, 592,
593, 597, 714, 722, 744, 749,
751.
Fürbringer, M. 607, 612, 614,
615, 616, 618—620, 623,
624, 626, 628, 630, 631, 633,
635, 639, 648, 681, 692, 695.
Fürstner 260.
Fusari 182, 262, 272, 277, 292.

G.

Gachet 111, 112.
Gärtner, G. 418.
Galton 221, 228, 377.
Garcia 220, 226.
Garcier 105.
Garnier 234, 238, 239.
Garré 105.
Garrison 242.
Gasser, E. 556, 607, 617, 629,
630, 633, 643, 644, 650, 652,
653, 669.
Gastreich 220.
Gaudry, A. 359.
Gaule 30, 266.
Gaupp 323, 328, 330.
Geberg 44, 79.
Gedoelst 267.
v. Gegenbaur, C. 111, 152, 362,
365, 376, 383, 562, 567, 574,
576, 578, 607, 613, 618, 621,
623, 624, 635.
v. Gehuchten 1, 2, 21, 83, 86,
87, 175, 181, 182, 250, 253,
257, 258, 260, 282—284,
314—317, 319, 320, 322.
v. Gerlach 21, 28, 44, 271,
274, 277, 278, 291, 315, 323,
325—327, 336, 337, 382.
Gerloff 234.
Giacomini 334, 336, 487, 529,
540, 554, 555, 557, 558.
Giard, A. 387, 447, 448, 480.
Gilis 145.
Giesenhausen 4, 37.
Giovannini 105, 132, 220, 224,
227.
Gluck 105, 131.

Göppert 44, 193, 194, 196.
v. Goethe, W. 566.
Götte, A. 111, 194—196, 372,
377, 380, 381, 489, 491, 492,
493, 494, 495, 496, 501, 508,
510, 518, 561, 562, 572, 574,
592, 607, 615, 616, 619, 620,
628, 631, 648, 649, 667, 688,
692, 722, 761.
Goldberg, M. 565, 772.
Goldmann 142.
Golgi 2, 17, 20, 22, 257, 264,
269, 272—276, 278, 280,
289—293, 295, 296, 300,
303—309, 313, 315—320,
322, 723, 729.
Golowine, E. 563, 564, 722,
742, 748.
Goronowitsch, N. 563.
Gottschalk, S. 533.
Gottschau 171.
Gradenigo 242, 244, 245, 246.
Gram 30.
Grandry 229.
Gratiolet 332.
Graser 325, 347.
Grawitz 44, 62, 84, 101, 102,
106, 129.
Greeff 44, 50, 114.
Greppin 2, 19, 20.
Griesbach 44, 51, 95.
Griffin 262.
Griffini, G. 105, 133, 135, 136.
Griffini, L. 105, 106.
De Groot 13.
Grosszik 607, 628, 629.
Grote 220.
Gruber 106, 112, 114, 242, 382.
Grünberg 161, 165, 203.
Gudden, H. 258.
Güttinger 323, 331.
Güntherich 106.
Guignard 44, 64, 67, 69, 388,
390, 398.
Guillaud 162.
Guitel 255, 263.
Gulland 183, 184, 185, 186,
188, 189, 190.

H.

Haacke 515.
Haasler 106, 136.

Hackenbruch 106, 136.
Hadden 258.
Haddon, A. 607, 677, 683, 685.
Hadlich 277.
Haeckel, E. 114, 359, 362, 363,
367, 368, 373, 374, 375, 377,
380, 498, 608, 692, 695.
Haecker, V. 388, 390, 464, 465.
Haller 263, 272.
Halpern 219, 222, 223.
Hamburger, E. 608.
Hanken 133.
Hannover 277.
Hanseman 44, 78, 80.
Hare 334, 334, 335, 336, 337.
Hartmann, A. 242, 247, 324, 341.
Harvey, W. 364.
Hasse 142, 197, 198, 323, 328,
330.
Hatschek 148, 388, 431, 491,
621.
Haug 1, 4, 10, 11, 33.
Haycraft 44, 73, 74.
Hayem 184, 191.
Hebold 262, 564.
Heffler 332, 335, 336.
Heider, K. 360, 384.
Heidenhain, M. 3, 4, 28, 32,
44, 64, 65, 67, 68, 178, 180,
182.
Heidenhain, R. 173, 174, 176,
178, 182, 184, 185, 191.
Heilbrunn 184, 191.
Heinricius, G. 533, 544, 545.
Heinsius 4, 36.
Heitler 325, 342.
Heitzmann 47, 49, 51, 52.
Held 259.
Helferich 131.
Henke 156, 325, 326, 343, 764.
Henking 1, 4, 9, 37, 44, 45,
75, 388, 390, 399, 424, 450,
464—467, 470, 475, 476.
Henle 210.
Henneguy 3, 29, 44, 74, 76,
504, 608, 642.
Hennig 142.
Hensen, V. 375, 388, 418, 617,
666.
Hermann 1, 45, 64, 65, 67, 74,
75, 101, 115, 174, 182, 201,
388, 406.

Herrich 263.
Hertwig, O. 45, 67, 72, 78,
192, 196, 363, 364, 369—372,
382, 388, 395—398, 402, 408,
—410, 412, 413, 417—419,
423, 425, 427, 431, 433, 441,
444—448, 450, 451, 453, 454,
456, 460—464, 472, 474, 475,
493, 501, 505, 508, 516, 521,
529, 588.
Hertwig, R. 382, 388, 398, 412,
413, 419, 425, 427, 431, 469,
478, 479.
Heubner 340.
Heuser, E. 388.
v. Hippel 106, 131.
Hipple 106.
Hirschberg 234.
His 4, 13, 42, 132, 243, 246,
275, 276, 278, 296, 359, 367,
368, 375, 377, 378—380, 504,
562—564, 566, 594, 598, 599,
600—603, 608, 617, 625, 636,
699, 700, 705, 708, 713—715,
722, 725, 727—732, 734, 740,
749, 757, 759, 760, 766.
His, W. junior 722, 727, 736,
740, 759.
Hitzig 331.
Hoche 260.
v. Hochwart 133.
Hodenpyl 189, 190.
Hofer 106, 112, 114, 382.
Hoffmann, C. E. 137.
Hofmann, C. K. 554, 561, 563,
565, 589, 608, 642, 650—652,
656, 667, 670, 672, 676, 678,
682, 712, 716.
Holl 69, 142, 148, 149, 200,
212, 213, 388, 391.
Honneger 259.
Hopley, C. 486.
Hopmann 142, 250.
Hoppe Seyler 176, 182.
Horsley 162, 334, 334, 335.
Horst 106.
Hosch 233, 235.
Houssay, F. 359, 390, 487,
507—509, 511, 518, 563, 566,
722, 748, 759.
Howard, A. 564.
Howes 251.

Hoyer 3, 30, 31, 33, 185, 191.
 Hubrecht, A. 491, 531, 532, 544.
 Hunter 325.
 Huschke 338.
 Huxley, Th. 122, 365, 369, 374,
 567.
 Hyrtl 146, 326, 608, 613, 628.

I.

Ide 45, 61, 173, 182.
 v. Ihering 243.
 Inaba 162, 608.
 Ishikawa 45, 66, 106, 118,
 121, 390, 391, 471, 481.

J.

Jaboulay 142.
 Jäger, G. 374.
 Janosik 262, 608, 634, 638,
 652, 666, 670, 675.
 Jarjavay 325.
 Jarisch 219, 223, 224.
 De la Jarrige 250.
 Jastrowitz 295.
 Jelgersma 258.
 Jössel 326.
 Johansson 256, 266.
 Johnson, A. 510, 562.
 Jolly, F. 142.
 Jonnesco 344, 345, 346.
 Julin, Ch. 386, 443, 444, 460,
 474.
 Jung 14.
 Jungengel 106, 131.

K.

Kaas 3, 25.
 Kaes 258, 311.
 v. Kahlden 106, 132.
 Kaiser 83, 87, 181, 182, 243,
 249.
 Kaposi 219, 222, 223.
 Karg 106, 131, 223.
 Kastschenko 106, 118, 496,
 561, 577, 579.
 Katz 243, 250.
 Kanthack, A. 566.
 Kazzander 145, 201, 216, 217,
 260, 261, 565.
 Keber 388, 417.
 Kehrer 152.

Keibel, F. 360, 563, 487, 516,
 517, 518, 522, 530, 563, 580,
 608, 636, 767, 768.
 Keilmann 201, 217.
 Kellog 608, 643.
 Kennel 106.
 Killian 189, 191, 562, 580—587.
 Klaatsch 106.
 Klebs 130, 533, 549.
 Klein 52, 106, 144, 533.
 Kleinenberg 34, 371.
 Klien 45, 61.
 Klingel 242, 247.
 Klinkowström 262.
 Klose 176, 182.
 Koch 2, 15.
 v. Kölliker, A. 2, 17, 76, 115,
 134, 177, 182, 191, 195, 196,
 222, 226, 257, 258, 260, 269,
 271, 272, 274, 276, 277, 278,
 279, 280, 299, 309, 316, 257,
 272, 275, 281, 324, 362—365,
 368, 369, 372, 377, 380, 381,
 388, 418, 433, 474, 564, 572,
 608, 620, 625, 626, 635, 722,
 723, 725, 736, 749, 754, 759,
 768.
 Körner 143.
 Koken 243.
 Koneff 54.
 Kolisko 324, 340.
 Kollmann 152, 360, 368, 486,
 608, 637, 641, 654, 671, 672,
 690, 722, 747.
 Kolreuter 207.
 Korschelt, E. 360, 384, 388,
 440.
 Kossel 83, 85.
 Koschewnikow 277.
 v. Kostanecki 45, 79, 145, 243,
 248.
 Kowalewsky, A. 365, 366, 608,
 627, 653, 669.
 Knoblauch 260.
 Knoll 45, 62.
 Krahé 106, 136.
 Krapoll 106.
 Kraske 137.
 Krause, W. 223, 236, 237.
 Krause 196, 196.
 Krehl 85, 179, 182.
 Kroenig 325, 342.

Kromayer 161, 219, 221, 222,
 228, 229.
 Krotoschin 233, 235.
 Kuczyński 191, 196.
 Kuborn 60.
 Kühne 264, 267, 732.
 Küstner 107, 131.
 Kukenthal 152.
 Kultschitzky 1, 3, 10, 24, 25.
 Kummel 106.
 v. Kupffer, C. 49, 62, 148, 371,
 388, 398, 399, 489, 490, 491,
 492, 493, 495, 505, 506, 515,
 562, 563, 564, 565, 587, 588,
 593—598, 604, 605, 608, 624,
 625, 627, 648, 675, 690, 722,
 743, 744, 746, 749, 750, 751,
 752, 754, 757, 759, 767, 769.
 Kuroiwa 221.

L.

Labbé 45, 61.
 Laguesse 161, 166, 192, 194,
 196, 360, 608, 641.
 Lamarck, J. 373.
 Lameere, A. 388, 460.
 Landerer 107, 133.
 Lang 277.
 Langdon 258.
 Langendorff 260.
 Langer 156, 234, 241, 244, 329.
 Langerhans 81.
 Lankester, R. 366, 367, 369,
 611.
 Larsen-Utke 243.
 Laura 277, 315.
 Lauth 31.
 Lawdowsky 3, 27, 28, 260, 312.
 v. La Valette St. George 127,
 201, 389, 441, 444, 445, 474.
 Leber 240.
 Legouis 192, 196.
 Leguen 325.
 Leichtenstern 231.
 Lejars 197, 197.
 Lendl 4, 35.
 v. Lenhossek 2, 21, 44, 295
 —297, 564, 594, 723, 723.
 Lenoble 259.
 Lerebaillet 613.

Letzerich 181, 183.
 Leuckart, R. 362, 382, 439.
 Leuwenhoek 364.
 Leven 107.
 Leydig 49, 52, 111.
 Lieberkühn 608, 625.
 Liessner, E. 565.
 Lindemann 162.
 Lingnau 107.
 Lirder, C. 707.
 List 31.
 Lockwood 325, 346, 608, 637,
 638.
 Lode 107, 200, 206.
 Loeb 107, 121, 122.
 Löwe, L. 608, 625.
 Löwenthal, N. 389.
 Löwit 45, 52, 84, 99, 107, 127,
 162, 168—170.
 Löwy 220, 227.
 Lothrop, H. E. 107, 136.
 Lovén, F. 363.
 Ludwig 107, 122.
 Lüsebrink, F. 533, 543, 545.
 Lukjanow 45, 51, 174, 182.
 Luschka 326, 344, 347.
 Lustig 162.

M.

Maass 126, 255.
 Maggi 49, 143.
 Magini 256, 257, 269, 270,
 271, 300.
 Makay, J. 696, 697, 713, 714,
 715, 716.
 Makins 325, 334, 348.
 Malgaigne 325.
 Mall 84, 96, 161, 165, 565.
 Mallory 3, 24.
 Manley 325, 343.
 Mann 45.
 Marchand 84, 101, 107, 128,
 161, 163, 172.
 Marchi 258, 304.
 Marchio 133.
 Marcussen, C. 614.
 Marengi 256, 264, 265.
 Marinescu 180, 182, 262.
 Mark, E. 389, 404, 448.

Marshall, A. 119, 360, 377, 561,
 566, 569, 570, 571, 574, 577,
 589, 608.
 Martin, E. 608, 637, 638, 666,
 670.
 Martin, P. 233, 237, 564, 723.
 Martins 148.
 Martinotti 2, 21, 107, 135, 137,
 272, 300, 301, 303.
 Masius, J. 261.
 Masius, M. 547, 707.
 Maupas, M. 389, 391, 431, 440,
 477, 478, 484.
 Mauthner 267.
 Maurer 145.
 Mayer, P. 4, 34.
 Mayer, S. 3, 26, 27, 45, 61,
 80, 127, 134, 190, 191.
 Mayzel 129.
 Mazza 107, 125.
 Mc. Clure, F. 565.
 Meckel 192, 195, 196.
 Mehnert, E. 360, 369, 377, 487,
 488, 491, 519, 523, 525, 526,
 527, 528, 529.
 v. Meister 107, 135.
 Mercier 3, 21, 22, 24.
 Merian 234, 239.
 Merkel 74, 107, 126, 145, 224,
 229, 238, 323, 326, 327.
 Mertens 162.
 Mertsching 225.
 Metzner 59, 179, 182.
 Meves 45, 65, 66, 69, 391, 441.
 Mewes 127.
 Meynert 311.
 v. Meyer 144, 156.
 Meyer, F. 609, 619.
 Meyer, H. 609, 637, 670.
 Meyer, L. 244.
 Meyer 119, 270.
 Michelson 197.
 Miess 324.
 Mihalkovicz 314, 609, 649, 650,
 652, 666, 670.
 Mikosch 32.
 Mingazzini 107, 122—123, 143,
 258, 261.
 Minot 13, 60, 360, 389, 510,
 533, 547, 549, 609.
 M'Intosh and Prince 608, 642.
 Mitrophanow, J. 360, 564, 565.

Mitsukuri, K. 360, 487, 528,
 554, 555, 556, 557, 609, 649.
 Mollier, S. 609, 643, 644, 645,
 646, 647, 649, 667, 682, 687,
 690.
 Mondino 264.
 Montandon 162.
 Monti 323.
 De Moor 256, 267, 268.
 Moos 107.
 Morat 262.
 Morgan, T. 487, 510.
 Morison 225.
 Morpurgo 107.
 Moser 144.
 Mossé 107, 134.
 Mouret 258.
 Müller, A. 111.
 Müller, E. 45, 53, 54, 261.
 Müller, F. 112, 363, 373, 374.
 Müller, H. 111, 112, 113, 132,
 133.
 Müller, H. F. 45, 61, 77, 78,
 169.
 Müller, J. 365, 395, 431, 609,
 613, 614, 618.
 Müller, L. A. 334, 335.
 Müller, N. F. 162, 170.
 Müller, W. 609, 613, 614, 616,
 623, 635, 677, 681.
 Munzer 261.

N.

v. Nägeli 55, 389, 417, 418,
 431, 433.
 Nagel, W. 609, 675.
 Nansen 272, 279, 297.
 Natalucci 221.
 Nauwerck 108, 112, 137, 138.
 Nawrocki 262.
 Neese 108, 131.
 Nepveu 47.
 Neumann 60, 127, 137, 138.
 Neumeister 108.
 Neyt, A. 386, 411.
 Nicolaides 45, 60.
 Nicolas 83, 86, 101, 143, 173,
 179, 181, 609.
 Niemeyer 219.
 Nikoforoff 2, 15, 32, 184, 191.
 Nothnagel 207.

Nussbaum 108, 112, 113, 114,
118—121, 127, 382, 389, 431,
438, 441.

O.

Obersteiner 277.
Obregia 2, 20.
Ochotin 108.
Oddi 261.
Oken, L. 566, 567.
Ollier 108.
Onodi, C. 737.
Oppel 2, 21, 69, 84, 97, 161,
193, 196, 360, 369, 377, 391,
398, 399, 486, 487, 517, 518,
528, 562, 589.
Ornstein 220, 246.
Orr, H. 563, 565, 589, 609, 649.
Osborn, H. 509.
Ostroumoff, A. 563, 589, 609,
649.
Owsjannikow 256, 277, 312,
486, 608, 627.

P.

Packard 264.
Pal 3, 19.
Paladino 256, 268, 269, 533.
Panasci 182, 277.
Pander, C. 361, 364.
Paneth 31, 33, 176, 178, 179,
182.
Panum, E. 382.
Parigi 145.
Parker, W. 606, 627, 642.
Parona 108, 122.
Pasewaldt 108, 136.
Paterson 145.
Pawlow 108.
Pedro, S. 259.
Pelletan 92.
Pemberton 259.
Penzo 108, 262.
Perényi, J. 360, 487, 513, 609,
643, 649.
Perlia 262.
Perlin 259.
Peters 47, 108, 130, 131.
Pétrequin 325.
Petrone 264.
Pfitzner 77, 110, 127, 131, 137,
143, 149, 150, 151, 152.

Pflüger 108, 125, 127, 377, 382,
490, 502, 507.
Philipeaux 123.
Piana 251, 254.
Pianese 221, 229.
Picqué 325, 347.
Pictet 200, 204, 205, 391, 441.
Piersol, A. 566.
Pilliet 250, 609.
Plateau 57.
Platner 3, 29, 66, 389, 443,
445, 450, 454, 471, 473, 475,
476.
Platt, J. 562, 564, 565, 581,
584, 585, 588, 589.
v. Plessen 564.
Plüschkow 220.
Podwyssozky 108, 111, 135.
Poirier 325, 324, 335—339, 347.
Politzer 248.
Ponfick 109, 135.
Popescu 259.
Pouchet 261.
Pozzi 334.

R.

Rabinowitz, J. 564.
Rabl, H. 162, 171, 609, 657.
Rabl 63, 67, 75, 115.
Rabl, C. 368, 369, 372, 380,
389, 408, 488, 496, 497, 499,
500, 506, 514, 517, 518, 529,
562, 563, 577, 582, 697.
Raehlmann 109, 132.
Randall 241.
Ranvier 60, 74, 83, 84, 88,
92—96, 98, 254, 266, 267,
275, 298.
vom Rath 45, 109, 111, 127,
391, 441, 464, 466.
Rathke, H. 362, 613, 712, 713,
716.
Rauber, A. 368, 382, 501, 515.
Ravn, B. 554.
Rawitz 234, 238.
Réaumur 111.
Reeker 220.
Reichl 32.
Reichert 194, 196, 363, 609,
613.
Reid 334, 336.

Rein, G. 389, 398.
Reinstein, M. 533.
Remak 271, 321, 363—365.
Renson 609, 633, 634, 650, 677.
Retterer 164, 186, 187, 190.
Retzino 259.
Retzius 3, 26, 45, 62, 83, 89,
180—182, 229, 249, 250, 557,
259, 264, 272, 275, 298—302,
613.
Reverdin 131.
Rezzonico 264.
Ribbert 45, 80, 81, 109, 112,
129—131, 134—136, 221.
Richards 243.
Richet 325.
Riede, K. 609, 625, 674, 675.
Riedel 609, 625, 674, 675.
Rieffel 324.
Rieke 219, 224, 233, 235.
Riese 2, 21, 27, 200, 213, 214,
262.
Ritter 233, 235.
Ritschl 109, 131, 137.
Robert, Fr. 109, 129, 130, 137,
138.
Robinson, A. 486, 496, 509,
513, 518.
Röse 21, 696, 697, 701, 702,
706, 708, 709, 710, 711.
Roesel 119.
Rohde 264.
Rohr 277.
Rolle, H. 374.
Rolleston 325, 346.
Rollet 83, 88, 89, 90, 91.
Romano 259.
Romberg 736, 737.
Romiti 143, 533, 552, 609, 616.
Dalla Rosa 4, 39.
Rosenberg 143, 609, 613, 615,
616.
Rosenthal 4, 39.
Rossi 143, 261.
Rossolimo 261.
Rothstein 45, 54.
Rotter 323, 328.
Rouget 134.
Roux, W. 109, 112, 113, 115,
116—118, 139, 382, 389, 407,
490, 491, 502, 507.
Rubeli 190, 191.

Rückert 69, 369, 389, 391,
398, 399, 410, 467, 468, 486,
496, 497, 498, 499, 528, 582,
609, 641, 654, 664, 669, 677,
678, 681, 683, 686, 691, 692.
Rüdinger 190, 190, 191, 323,
328.
Ruge 39, 697.
Rumler 109, 131.
Rusconi 365.
Russo 200, 205, 214, 233, 235.
Rutherford 83, 91.
Ryder, C. 609, 642.

S.

Sachi 297.
Sachs 46, 47.
Sagemehl, M. 723, 744.
Sakhargewsky 261.
Sala 2, 259, 261, 264, 272.
y Sala Claudio 262.
Salensky 500, 501, 609, 627.
Samassa 2, 19, 264.
Samson 325, 343.
Samuel 109, 132.
Sanarelli 109, 132.
Sanderson 334, 335.
Sanfelice 43, 61.
Santesson 109.
Sappey 155.
Sarasin, F. und P. 514, 519,
520, 559.
Scarpattetti 46, 162, 170.
Sebileau 146, 197.
Schäfer 46, 50, 52, 60, 62, 83,
89—91, 173, 182.
Schaffer 2, 3, 4, 14, 25, 32,
37, 46, 61, 162, 261.
Schanze 14.
Schauinsland, H. 487.
Scheff 109, 110.
Schenk 81.
Schiefferdecker 4, 31, 38, 46,
83, 85, 110, 112, 132, 344.
Schmaus 3, 28.
Schmidt, M. B. 220.
Schmidt, V. 110, 133.
Schmidt-Rimpler 234, 235.
Schmiegelow 619, 617.
Schmitz 110, 114.
Schneider 46, 51, 68, 71, 76, 562.

Schoen 234.
Schottländer 200, 210, 212, 213.
Schramm 275.
Schreiber, A. 110.
Schuberg 143, 220.
Schüller 326.
Schütt 46, 61.
Schütz 259.
Schultz, A. 610, 616, 619.
Schultze, M. 3, 27, 197, 366,
491, 609, 613, 622.
Schultze, O. 389, 398, 491,
508, 510, 512.
Schwalbe 4, 41, 149, 176, 182,
192, 196, 240—242, 244,
283, 360.
Schwann, Th. 761.
Schwartze 248.
Schwarz, E. 46.
Schwarz 48, 71, 76, 73, 504,
510.
Schweigger-Seidel, F. 389.
Schwendt 242.
Schwink, F. 360, 508, 528.
Scott, W. 509, 562, 610, 627,
648.
Selhorst 220, 225.
Sedgwick, A. 510, 606, 610, 624,
626, 629, 630, 631, 632, 633,
634, 635, 650, 655, 669, 670,
672, 674, 677, 679.
Seeck 220, 226.
Seggel 323, 331.
v. Seiller 46, 59, 83, 84, 174,
175, 181.
Selenka, E. 360, 389, 426, 531,
533, 536, 537, 538, 540, 541,
542, 552.
Seligmüller 330, 332.
Semon 110, 122, 610, 628, 648,
659, 660, 663, 671, 672, 673,
678, 679, 689, 691, 692, 693.
Semper 122, 562, 592, 610, 616,
619, 620, 622, 623, 626, 634,
635, 669.
Senn 110, 134.
Sertoli 201.
Severin 110.
Seydel 250, 251.
Shelton, L. 562.
Shepherd 145.
Sherrington 261.

Shipley 610, 648.
Sidebotham, H. 510.
Siebenmann 242, 250, 251, 324,
341.
v. Siebold 439.
Siemerling 607, 610, 629, 630,
650.
Sieveking 110, 127, 133.
Silvestri 334.
Simanowsky 110, 131.
Singer 261.
Smirnow 3, 26, 108, 263.
Smith 146.
Sobotta 200, 215, 217.
Solger 46, 63, 64, 69, 79, 84,
92, 115, 143, 144.
Solowjeff 216.
Somya 110.
Spallanzani 111, 112, 123.
Graf Spee 145, 156, 533, 549,
610, 626, 636, 638, 639, 652,
666.
Spence 262.
Spencer, B. 510, 562, 592, 597,
598.
Spengel 277, 610, 615, 619, 672,
673.
Scanes Spicer 189, 191.
Spronck 171.
Staderini 234, 240.
Staurengli 143, 262.
Stein 476.
Steinhaus 174, 182.
Stendel 110.
Sternberg 143, 146.
Stieda 4, 41, 143, 148, 277.
Stillings, A. 110, 131, 136, 137,
234, 235.
Stöhr 84, 97, 161, 164, 186,
188, 189, 191, 201.
Stoss 2, 15, 195, 196.
Stowel 262.
Strahl, H. 514, 525, 533, 536,
537, 543, 544, 545, 546, 547,
551, 554, 555, 556, 610, 650,
660, 670.
Strassburger 46, 49, 50, 389,
398, 418, 431.
Strasser, I. 2, 13, 14, 15, 16,
17, 380, 721, 734.
van der Stricht 43, 46, 65, 78,
79, 84, 99, 162, 169, 170.

Stricker 52.
Stroebe 46, 61.
Strong, O. 564.
Struiken 110.
Stuart 233, 234, 239.
Suchannek 1, 12, 250, 253.
Swaen, A. 497.
Swiecicki 246.
Symington 332, 339, 344.
Szczawinska 234, 238.

T.

Tal 2.
Tanja 197, 198.
Targowla 259.
Tartuferi 237.
Tavernari 255, 255.
Tedeschi 143.
Teichmann 41.
Tenchini 143.
Testut 155.
Teuscher 110.
Thane 334, 335.
Thiersch 131.
Thiery 325.
Thoma 1, 2, 4, 11, 12, 14, 15, 39.
Thompson 243.
Thomson 219, 225.
Tillaux 323, 326.
Tirelli 2, 21.
Tish 258.
Török 77.
Toison 259.
Toldt 201, 610, 625, 675.
Topolanski 234, 238.
Tornier 144, 152.
Tounay 47.
Tournier 142.
Trautzsch 110, 122.
Treitz 346.
Trembley 111, 119, 120.
Trinchese, S. 389.
Troje 162, 170.
Trolard 259.
Trostorff 110, 136.
Trzebicki 325, 342.
Tschaussow 145.
Tuckermann 255.
Tüffier 110.
Turner 144, 259, 263, 332, 335.

U.

Unna 226.

Upton 21, 22.
Urbantschitsch 248.

V.

Valenti 144, 257, 259, 302.
Vanhersecke 259.
Vanlair 110, 131, 133.
Váli 242, 246.
Variot 242.
Vassale 104, 127, 135.
Vejdowsky 46, 67, 69, 390,
391, 415, 422, 424.
Velpeau 325.
Version 46, 73, 110, 441.
Verworn 46, 71, 110, 112, 421,
422.
Vescovi 243.
Viering 46, 62, 110, 138.
Vignal, W. 723, 760.
Villa 256, 264, 265.
Virchow, H. 313, 323, 328,
330, 360, 368, 554, 558, 559.
Voeltzkow, A. 487, 529.
Vogt, C. 374.
de Vries, H. 390, 433.

W.

Wagenmann 110.
Wagner, R. 362, 608, 627.
Waldeyer 128, 190, 191, 201,
250, 256, 259, 260, 271—275,
346, 368, 390, 402, 423, 610,
617, 625, 633.
Waldstein-Weber 266.
Waters, B. 565.
Weber 137, 192, 196.
Webster 221, 229.
Weibgen 162.
Weigert 3, 17, 19, 23, 24, 95,
298, 390, 418, 423.
Weismann 46, 111, 119, 377,
390, 418, 431, 433, 434, 438,
452, 454, 455, 456, 457, 458,
463, 464, 465, 471, 480.
Weiss 4, 32, 47, 234, 324, 340,
610, 658.
Weldon, W. 619, 627, 635, 650,
670.
Wenckebach, K. 487, 518, 519,
521, 523, 525, 527, 528, 531.
Werthheim 227.
Westhoff 487.
Westphal 60.

Whitemann, C. 386, 398, 502,
585.

White, W. 360.

v. Wichert 144, 148.

Wicherkievicz 111, 234.

Wickersheimer 4, 39.

Wiedersheim, R. 152, 610, 611,
661, 662, 663, 670, 676, 680,
694.

Wiesner 46, 56, 57, 58, 59.

De Wildeman 47.

Wilder 260.

Will, L. 519, 520, 523, 527,
528.

Williams 221, 231, 232.

Wilson 335, 486, 501, 502—
506, 611, 642.

Windle 144, 151.

Wölfler 131.

Wolff, K. 361.

Wolters 3, 4, 24, 25, 29, 34,
84, 99.

Woltz 38.

van Wyjhe, J. 369, 561, 562,
563, 572, 573, 574, 576, 580
—587, 589—591, 597, 603,
611, 636, 639, 640, 641, 664,
666, 669, 670, 677, 678, 683,
685, 686, 691, 723, 729, 751,
758, 768.

Y.

Young 533.

Z.

Zaborowsky 111.

Zacharias 1, 46.

Zacher 259.

Zander 39, 144, 153.

Zehnder 111, 134.

Zeiss 36, 38.

Zieben 2, 21.

Ziegler, H. u. F. 84, 101, 111,
127, 134, 369, 377, 497, 498,
500, 506, 611, 670.

Ziem 233, 235.

Zimmermann, A. 3, 31.

Zimmermann, K. 391, 565, 566,
696, 712, 713.

Znamensky 111.

Zoja, Le R. 47.

Zuntz, N. 382.

v. Zwingmann 161.



