© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Über die Hautdrüsen der Amphibien.

Von

Philippos Nicoglu
aus Stenimachos (Bulgarien).

Mit Tafel XXI—XXIII.

(Aus dem Institute für vergleichende Anatomie, Embryologie und Histologie des Herrn Geh. Rath v. Kölliker.)

Eine Reihe gelegentlicher Beobachtungen an den Hautdrüsen der Tritonen gaben den Anstoß zu den in den nachfolgenden Blättern beschriebenen Untersuchungen [1]. Es fanden sich nämlich in den von den Autoren sogenannten Giftdrüsen Bildungen, welche auf eine unter ganz besonderen Formen sich abspielende Epithelregeneration bezogen werden mussten. Ein Vergleich mit den in der Litteratur bereits vorhandenen Angaben ergab ferner, dass die erwähnten Befunde vollkommen allen bisherigen Berichten über die in den Giftdrüsen der Amphibien vor sich gehenden Regenerationsprocesse widersprachen. Ich habe mich demnach bemüht, diese Angelegenheit, die mir ein besonderes Interesse zu haben schien, für die Gattung Triton möglichst nach allen Richtungen hin zu verfolgen, sei es, dass bei diesen Thieren besondere Verhältnisse vorliegen, oder sei es auch, dass die früheren Untersucher, Calmels (5), Seek (48) und P. Schultz (46), welche sich im Übrigen vorwiegend mit den Batrachiern beschäftigten, irgend welchen Irrthümern zum Opfer gefallen sind.

Außer den Giftdrüsen sind von den Autoren im Anschluss an Engelmann's (11) Untersuchungen für die Haut der Amphibien auch Schleimdrüsen beschrieben worden [2]. Gift- und Schleimdrüsen sind

[1] Inaugural-Dissertation unter Leitung des Herrn Dr. M. Heidenhain. Über die Ergebnisse meiner Arbeit ist eine vorläufige Mittheilung von Seiten des Herrn Dr. Heidenhain in den Sitzungsber. der Physikal.-medicin. Gesellsch. zu Würzburg veröffentlicht worden (17).

[2] Von den Zehendrüsen und von der Glandula abdominalis Duvernoy's sehe ich in meiner Arbeit vollkommen ab.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

nach diesen Beschreibungen dem allgemeinen Baue nach völlig übereinstimmende Organe von der äußeren Form einer dickbauchigen Flasche. Der Flaschenhals stellt den Ausführungsgang vor; dieser soll bei den kleineren Drüschen ganz innerhalb der Epidermis gelegen sein und nur bei den größeren Drüsen wird ein »Halsstück« unterschieden, welches noch innerhalb der Lederhaut befindlich ist; nach abwärts schließt sich dann der das secernirende Epithel beherbergende eigentliche Drüsenkörper an, welcher von kugliger Gestalt ist oder bei den großen Drüsentypen wohl auch eine mehr sackartige Form (z. B. in der sog. Parotis des Salamanders) aufweisen kann.

Bei einer genaueren Durchsicht der Litteratur zeigte sich nun weiterhin, dass schon bezüglich des bloßen histologischen Aufbaues der in Rede stehenden Drüsen noch immer eine große Reihe kontroverser Fragen ihrer Erledigung harren. An diesen konnte und durfte ich nicht vorübergehen; denn für Denjenigen, der die Frage nach den natürlichen Verhältnissen des Zellersatzes im Drüsenepithel zu der seinigen macht, ist eine genaue Kenntnis der Zusammensetzung des ganzen Organs im Gröberen und Feineren eine unerlässliche Vorbedingung.

Während die vorliegende Untersuchung bereits im Gang war, erschien dann eine Arbeit von Leydig (31), in welcher die Zulässigkeit der für die secernirenden Organe in der Haut der Amphibien seit etwa 20 Jahren üblichen Unterscheidung von Schleim- und Giftdrüsen bestritten wurde. So war ich gezwungen, trotzdem es meine anfängliche Absicht nicht war, über Schleimdrüsen zu arbeiten, die Frage, ob man Recht oder Unrecht daran that zwei getrennte Reihen specifisch verschieden funktionirender Drüsenorgane anzunehmen, von Neuem zu behandeln, — dies trotz der Bemühungen so vieler mir vorangegangener Autoren. Indessen habe ich meine Untersuchungen nach der bezeichneten Richtung hin nur so weit ausgedehnt, bis es mir gelang den physiologischen Charakter jeder einzelnen Drüse in jedem einzelnen Präparate mit Sicherheit zu erkennen. Nachdem ich so weit gekommen war, habe ich dann weiterhin meine Studien auf diejenige Serie von Drüsen beschränkt, deren völlig ausgebildete Formen als Typus der Giftdrüsen bereits allgemein bekannt sind.

Die physiologischen und toxikologischen Untersuchungen über das Sekret der Giftdrüsen setzen bereits eine eigene Litteratur zusammen, und ich möchte aus diesem Grunde, ehe ich meine mikroskopischen Wahrnehmungen zur Darstellung bringe, vor allem Anderen aus der Litteratur Einiges über die Wirkung des Giftes berichten. Ich lasse hier nur Leydig und Gratiolet zu Worte kommen; eine ausführliche Zusammenstellung der älteren hier einschlagenden Litteratur findet

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der Leser bei Zalesky (51); der neueste Bearbeiter von physiologischem Gesichtspunkte aus ist Robert (27).

In seinem Werke über die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien (32, p. 218) bespricht Leydig zunächst die klebrigen Eigenschaften des Hautsekretes und fährt dann fort: »Dann ist aber zweitens das Sekret ein Vertheidigungsmittel. Der frisch ausquellende Saft ist scharf, ätzend, wirkt betäubend und, in den Magen gebracht, kann er den Tod herbeiführen. Selbst die Haut unserer Hand röthet sich, unter Auftreten eines brennenden Gefühls, wenn wir uns längere Zeit mit einem lebendigen Laubfrosch oder einem Molch zu schaffen machen. So oft ich ferner die Ohrdrüse der lebenden Kröte für meine Zwecke untersuchte, reizte der Inhalt die Nasenschleimhaut zu fortwährendem Niesen, wie wenn ein starker Schnupfen im Anzug wäre.« »Die betreffende Wirkung des Sekretes scheint besonders während der Fortpflanzungszeit erhöht zu sein. Ich besuchte gegen Ende April wiederholt in der Abenddämmerung einen Tümpel, in dem sich Bufo variabilis und B. calamita zahlreich des Laichgeschäftes wegen eingefunden hatten. Die äußerst lebendigen und behend herumschwimmenden Thiere ließen, herausgefischt, ihren Saft reichlich abfließen, von dessen flüchtigen Stoffen sich nicht nur die Schleimhaut des Auges, der Nase und des Rachens getroffen fühlte, sondern es meldete sich auch Betäubtheit und Eingenommenheit des Kopfes, so dass ich die Jagd immer früher aufgab als im Plane lag.«

Gratiolet und Cloez (14 u. 15) machten Vergiftungsversuche mit den frischen Giften von Salamandra und Bufo. Sie fanden, dass das milchige Hautsekret von Salamandra in geringen Mengen bei Vögeln unter die Haut gebracht eine tödliche Wirkung nach sich zog; die Thiere starben in einer Zeit von 3 bis 25 Minuten, und zwar nach dem Voraufgehen schrecklicher Konvulsionen. Kleine Säugethiere bekamen Konvulsionen, starben aber nicht. Das Krötengift, in ähnlicher Weise zur Anwendung gebracht, tödtete Vögel in kurzer Zeit, doch traten hier Krampferscheinungen nicht ein.

Aus diesen Versuchen besonders geht hervor, dass das Hautsekret der Amphibien außerordentlich starke toxische Eigenschaften haben muss, eine Thatsache, die um so bemerkenswerther ist, als ja die Zahl derjenigen Wirbelthiere, welche scharfe Gifte produciren, im Ganzen eine geringe ist. An dieser Stelle erinnere ich daran, dass viele Amphibien durch auffallende Widrigkeitsfärbungen ausgezeichnet sind, so vor Allem der gefleckte Salamander, die Tritonen, Bombinator igneus und andere.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zur Behandlung meines Themas übergehend bespreche ich zunächst, einem guten Brauche folgend,

Material und Methoden der Untersuchung.

Ich habe alle bei uns in Deutschland einheimischen Tritonenspecies unter dem Messer gehabt (Triton alpestris, cristatus, helveticus, taeniatus), jedoch wurden die Detailbeobachtungen fast ausschließlich an Tr. alpestris zur Ausführung gebracht. Im Folgenden beziehen sich daher alle Einzelbeschreibungen auf diese Species, sofern ich mich nicht ausdrücklich auf andere Arten berufe. Daneben habe ich zur weiteren Vergleichung gelegentlich auch Präparate von Salamandra maculata hergestellt. Anfangs untersuchte ich Hautstrecken von den verschiedensten Körpertheilen, späterhin habe ich es bequem gefunden mich an die Untersuchung der Haut auf den Kloakenlippen zu halten. Wenn man die hinter dem Becken ventralwärts von der Wirbelsäule gelegene Gewebepartie, welche den äußeren Kloakenspalt sammt dem hinteren Ende der Kloake enthält, im Zusammenhang abträgt, so erhält man nach der Paraffineinbettung leicht schneidbare Stücke, wobei dann auf den Schnitten nach der Vornahme färberischer Versuche die verschiedensten Gewebeformen zur Vergleichung bereit liegen. Außer der Epidermis und der Cutis und den reichlich entwickelten Hautdrüsen findet man in solchen Präparaten die Kloakenwand mit ihrer starken Muskulatur und ihrem theils flimmernden, theils verschleimten Oberflächenepithel vor. Ferner bekommt man bei den Männchen immer Theile der Beckendrüse, Bauchdrüse und Kloakendrüse zu sehen; weiter nach vorn hin erreicht man auch die Nieren. Bei den Weibchen trifft man auf die Receptacula seminis von Siebold's und gelegentlich auch auf die hier nur rudimentär entwickelte Bauchdrüse.

Fixirt wurden die Stücke in koncentrirter Pikrinsäure- oder Sublimatlösung; darauf folgte eine sorgfältige Nachhärtung in Alkohol von steigender Koncentration und schließlich durch Vermittelung von Xylol, Terpentinöl oder am besten Bergamottöl die Einbettung in Paraffin. Die Schnittdicke wurde für die feineren Untersuchungen bis auf 6 μ herabgedrückt. Hierbei möchte ich gleich bemerken, dass an den Leibern der von Leydig sogenannten »Riesenzellen« sich ungemein leicht Schrumpfungen produciren. Ferner zerdrückt und zerstückt man diese Zellen sehr leicht auch bei dem sorgfältigsten Paraffinschnitt, namentlich da die Herstellung feinerer Schnitte unbedingt die Einbettung in hartes Paraffin erfordert. Diese Zellen haben meiner

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Meinung nach eine ähnliche fatale Schnittkonsistenz wie die dotterreichen Eier der Amphibien.

Die Schnitte wurden fast durchgängig unter Zuhilfenahme des heizbaren Tischchens mittels destillirten Wassers auf dem Objektträger fixirt.

Die Färbung erfolgte im Stück oder im Schnitt. Die Stückfärbung beschränkte sich auf die Anwendung des Alaunkarmins und des reinen Hämatoxylins mit nachheriger Extraktion in 1%iger Alaunlösung. Im ersteren Falle wurden die in Sublimat erhärteten und in Alaunkarmin während 24 bis 48 Stunden durchgefärbten Stücke mit Pikrinsäure-haltigem Alkohol extrahirt. Man erhält eine Tinktion, welche guten Pikrokarminfärbungen gleichwerthig ist. Verschmäht man die Anwendung der Pikrinsäure, so muss der Überschuss der Farbe während weiterer 24 Stunden mit destillirtem Wasser ausgewaschen werden. Diese Färbungen geben brauchbare und reinliche Übersichtsbilder; das Gleiche gilt von der oben genannten Hämatoxylin-Alaunfärbung. — Wurden die Stücke in Sublimat fixirt, so soll man sich die kleine Mühe nicht verdrießen lassen die auf dem Objektträger befestigten Schnitte in jodhaltigem Alkohol für kurze Zeit (15 Minuten bis eine halbe Stunde) aufzustellen; man entfernt damit auf die leichteste Weise die bekannten üblen Sublimatniederschläge vollständig. Während sonst auch bei gut ausgewässerten Sublimatstücken die Niederschläge noch hinterher, nach Monaten, in den in Balsam aufgestellten Schnitten sich einzustellen pflegen, hat man hier bei den mit dünner Jodlösung auf dem Objektträger behandelten Schnitten die Garantie, dass etwas Derartiges nie vorkommen wird: die Präparate bleiben stets sauber und rein.

Die beiden bisher genannten Färbungen stellen im Wesentlichen Kernfärbungen vor. Handelte es sich um die Darstellung der Strukturverhältnisse im Protoplasma des Zellleibes, so zog ich meist die Biondi'sche Lösung und die Hämatoxylineisenfärbung zu Rathe.

Die Biondi'sche Lösung wurde nach einigen neuerdings gegebenen Vorschlägen behandelt (19, p. 116). Danach werden die Schnitte auf dem Objektträger zuerst angesäuert, dann mit Jodtinktur behandelt und erst hinterher während 12 bis 24 Stunden gefärbt. Eine Extraktion der Schnitte ist nicht nöthig; sie werden mit destillirtem Wasser und Alc. abs. abgespült und können sogleich in Balsam aufgestellt werden.

Sehr wesentliche und durch kein anderes Mittel völlig ersetzbare Dienste haben mir die Hämatoxylin-Eisenlackfärbungen von M. Heidenhain geleistet (19, p. 118). Die Vorzüge des Verfahrens bestehen einmal in der außergewöhnlichen Schärfe und Distinktion der

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

mikroskopischen Bilder und zweitens lassen sich mit diesem Mittel viele Dinge specifisch darstellen, die bei anderen Färbungen nur in höchst mittelmäßiger Art färberisch hervorgehoben werden können. Das Verfahren ist dabei leicht auszuüben und gleicher Zeit so biegsam, dass man nur selten einen Schnitt völlig verliert. Die Figuren 5, 6, 7, 8, 15 und 17 sind nach Eisenlackpräparaten gezeichnet und geben zugleich die natürlichen Färbungsverhältnisse wieder: die meisten Strukturtheile innerhalb der Gewebe, die sich überhaupt bei Anwendung dieser Methode färben, nehmen eine intensiv schwarze Farbe an. Was die Ausübung des Verfahrens anlangt, so möchte ich noch bemerken, dass ich dasselbe in höchst einfacher Weise zur Ausführung brachte. Die in jodhaltigem Alkohol extrahirten Schnitte (von in Sublimat fixirten Stücken) wurden während 1 bis 3 Stunden in einer $1\frac{1}{2}$%igen Lösung von Eisenalaun aufgehellt, dann mit Wasser kurz abgespült und in weiteren 12 bis 24 Stunden mit einer $\frac{1}{2}$%igen Lösung von Hämatoxilinum purissimum behandelt. Danach zeigen sich die Schnitte total schwarz und undurchsichtig, können aber in der oben genannten Eisenlösung leicht aufgehellt und differenzirt werden; während der Differenzirung muss der Schnitt ab und zu bei schwacher Vergrößerung angesehen werden, bis der gewünschte Färbungseffekt eingetreten ist. Die Farbe ist konstant in sauren, neutralen und alkalischen Schnitten.

Ich habe ferner als protoplasmafärbendes Mittel mehrfach das Bordeaux R in Anwendung gezogen. Es ist dies ein ausgezeichneter Farbstoff, vorausgesetzt, dass er richtig behandelt wird. Will man schöne Protoplasmafärbungen erzielen, so muss mit einer 1%igen Lösung gearbeitet werden; ferner müssen die Schnitte aus der Farbe sofort in absoluten Alkohol übertragen werden. Obgleich an feinen Schnitten hierbei zu gleicher Zeit eine recht ansehnliche Kernfärbung erzielt wird, die beim Gebrauche guter Immersionen völlig tauglich erscheint, so ist es im Allgemeinen doch gerathener, die betreffenden Schnitte zuvor mit Böhmer'schem Hämatoxylin zu tingiren.

Im weiteren Verlaufe meiner Untersuchungen stellte sich das Bedürfnis heraus eine größere Reihe von Mucinfärbungen herzustellen; über die färberischen Hilfsmittel, welche diesem Zwecke dienten, wird weiter unten berichtet werden.

Es ist selbstverständlich, dass ich mein Objekt, die Hautdrüsen, auch in frischem Zustande untersucht habe. Hier kann ich vor Allem ein schon berühmt gewordenes Objekt, die Nickhautdrüsen des Frosches, empfehlen. Die Nickhaut ist in der That in Folge der glasartigen Durchsichtigkeit der sie zusammensetzenden Gewebe in

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wundervoller Weise für das Studium geeignet. — Mit Macerations- und Isolationsversuchen habe ich im Ganzen wenig Glück gehabt. Man hat eben heut zu Tage im Allgemeinen doch nicht mehr die Geduld, wochen- und monatelange Bemühungen an derartige Präparationen zu setzen, wie man das früher thun musste, weil man andere Hilfsmittel nicht kannte, oder wenigstens den derzeit vorhandenen Konservirungs- und Färbungsmethoden noch nicht in dem Grade trauen durfte als dies heute der Fall ist. Daher haben auch eine ganze Reihe von Untersuchern, namentlich der 60er Jahre, an der Hand der gedachten einfacheren Mittel bei Weitem mehr erreicht als ich auf eben demselben Wege erzielen konnte. Im Übrigen muss ich auf der anderen Seite die Bemerkung machen, dass die kritiklose Benutzung der modernen histologischen Technik in einigen in mein Gebiet einschlagenden Arbeiten zu schwerwiegenden Irrthümern geführt hat. Sofern nicht zu der bloßen Ausübung der in der Litteratur niedergelegten Methodik eine fortwährende Kritik ihrer am Objekt producirten Effekte hinzutritt, hat man kein Gewähr für den wahren Werth der gewonnenen Resultate; anderenfalls degradirt man die wissenschaftliche Methode zum bloßen überlegungslosen Handwerk.

Kapitel I. Über die Frage, ob mehrere specifisch verschiedene Drüsenformen in der Haut der Amphibien unterschieden werden müssen.

Im Anschluss an Engelmann haben mehrere neuere Schriftsteller, vor Allem P. Schultz und Seek, sich bezüglich der für uns in Frage kommenden Drüsenformen für eine scharfe Unterscheidung Schleim absondernder und Gift producirender Drüsen ausgesprochen. Der erstere Autor giebt die strikte Erklärung ab (46, p. 33), dass die Giftdrüsen nur Giftdrüsen, und die Schleimdrüsen nur Schleimdrüsen seien. Eben so werden bei Seek (48) für Bufo, Rana, Salamandra und Triton die Gift- oder »Körnerdrüsen« streng von den Schleimdrüsen getrennt.

Nun hat Leydig (31) es unternommen die beiden erstgenannten Autoren in einer im vorigen Jahre erschienenen Publikation zu kritisiren, und, hört man seine Äußerungen, so ist es von vorn herein klar, dass trotz aller Arbeiten, die jemals über die Haut der Amphibien geschrieben worden sind, doch die angezogene Frage, ob dort zwei verschiedene Drüsenformen durchaus von einander geschieden werden müssen, immer noch eine offene ist.

Ich nehme mir die Freiheit an dieser Stelle Leydig ausführlich zu citiren, da ich von ihm nothwendigerweise in meinen weiteren Darstellungen ausgehen muss.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

»In den meisten Drüsen«, berichtet Leydig (31, p. 460), »ist ein echtes Epithel zugegen, und die Neueren pflegen seit den Untersuchungen von Engelmann die Hautdrüsen der Batrachier in zwei Gruppen zu scheiden, in solche von hellem und in solche von dunklem Aussehen. Die ersteren nennen sie Schleimdrüsen, die zweiten Körnerdrüsen oder Giftdrüsen. Warum ich nun selber, da ich ja die Arten und Formen des Epithels im Einzelnen behandelt habe und dabei ebenfalls ausdrücklich darauf hinweise, dass die Zellen bald von heller Beschaffenheit seien, bald von Körnchen trüb geworden, dieser Eintheilung doch nicht folgte, geschah aus einem nahe liegenden Grunde, den aber die Anderen gar nicht bemerkt zu haben scheinen.«

»Es war mir nämlich nicht gelungen die Überzeugung zu gewinnen, dass die kleineren kugeligen Drüsen in dem einen Fall immer dunkel und in dem anderen immer hell seien, sondern es wollte mir scheinen, dass in ein und derselben Drüse der helle und der dunkle Zustand vorkomme und also ein wechselnder sei.«

(31, p. 461:) »In der oben erwähnten Dorpater Dissertation (Seek) wird der Satz aufgestellt, dass in den ‚Schleimdrüsen' der Inhalt ein ‚Zellensekret' sei und die Epithelzellen Becherzellen wären; in den Körnerdrüsen hingegen sei der Inhalt ‚metamorphosirtes Protoplasma'. Die Richtigkeit einer derartigen Unterscheidung will mir zufolge des von mir Gesehenen nicht einleuchten. Das Verhältnis, in welchem Zellplasma und Sekret zu einander stehen, zeigt sich mir vielmehr in sämmtlichen Drüsen in der Weise, dass man das Sekret allzeit für eine umgewandelte Partie des Protoplasmas anzusprechen sich berufen fühlen darf. Das vordere in den Raum des Drüsensackes reichende Ende der Zellen wandelt sich in das Sekret um, und die Zellen, in diesem Vorgang begriffen, erscheinen in ihrem oberen Abschnitt derart ohne Grenze, dass ihr Körper mit der Substanz, welche den Innenraum des Sackes erfüllt, zusammenfließt.«

Diese Sätze Leydig's enthalten Wahres und Irrthümliches in einer derartigen Weise durch einander geworfen, dass ich erst auf Grund einer sehr langwierigen Untersuchung den wirklichen Thatbestand feststellen konnte. Wie man sieht, statuirt Leydig in den sogenannten Schleim- und Giftdrüsen der Autoren den nämlichen Modus der Sekretbereitung und findet außerdem die ihnen entsprechenden »hellen« und »dunklen« Zellen unter Umständen in demselben Drüsenbeutel vereinigt. Da ferner Leydig über den der Norm entsprechenden endlichen Untergang der »Giftzellen« und die Verhältnisse der Epithelregeneration keine Beobachtung aufzuweisen hat, so kommt er nothwendigerweise zu der Vorstellung, dass die Drüsenzellen durchweg permanente

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Organe sind, deren specifische Funktion jedoch nach Lage und Umständen eine wechselnde sei, wobei mit dem funktionellen Wechsel auch das Aussehen der Drüsenelemente »vom Hellen ins Trübkörnige und umgekehrt« sich verändert.

Leydig hätte vielleicht für seine Anschauungen die Arbeiten von Calmels, Biedermann und Drasch verwerthen können, welche ebenfalls in ein und demselben Drüsenbeutel »helle« und »dunkle«, körnchenfreie und körnchenhaltige Zellen auffanden. Diese Arbeiten scheint jedoch Leydig nicht zu kennen, sonst würde er nicht behaupten, dass dies »die Anderen gar nicht bemerkt zu haben scheinen«.

Calmels versichert, dass die Drüsen am Bauch der Kröte ausschließlich ein indifferentes, schleimiges oder wenig differentes Sekret absondern, während die Drüsen am Rücken des Thieres mit den am Fundus befindlichen Zellen geschickt seien eine giftige Masse zu produciren; hiernach sollen in den Rückendrüsen die dem Ausführungsgang benachbarten Elemente sich den secernirenden Zellen in den Drüsen der Bauchwand gleich verhalten, also auch nur ein indifferentes Sekret liefern.

Nach diesen in der Litteratur vorliegenden Kontroversen musste ich also für mein Objekt, den Triton, folgende Fragen zu entscheiden suchen:

1) Kommen Drüsen vor, welche reine Giftdrüsen sind? und
2) giebt es solche, die nur Schleimdrüsen sind?
3) Giebt es Drüsenbeutelchen, welche neben einander Gift- und Schleimzellen enthalten?

Die Feststellung dieser drei Punkte würde die bloße Erhebung des jeweiligen Thatbestandes, d. h. die Erkenntnis der im Einzelfalle augenblicklich vorhandenen Sachlage betreffen. Wir haben noch ein weiteres Problem zu erwägen:

4) Ist der physiologische Charakter der einmal völlig ausgebildeten Drüse ein stabiler auf die Dauer des Lebens? Oder

   a) Vermag eine Schleim secernirende Zelle vermöge eines totalen Wechsels der Funktion zu anderer Zeit das giftige Sekret zu liefern? Und umgekehrt: Kann eine Zelle, an welche die Produktion der Gifte geknüpft ist, ihren Charakter derart ändern, dass sie hinterher nur ein indifferentes, schleimiges Sekret liefert?

   b) Kommen je nach Lage und Umständen (vermöge einer Art metamorphosirender Regeneration) Substitutionen eines schleimsecernirenden Epithels durch specifische »Giftzellen« und umgekehrt der Ersatz von »Giftzellen« durch Schleimzellen vor?

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ich hoffe diese Fragestellung so übersichtlich entworfen zu haben, dass sie auch in der Zukunft für ähnliche Untersuchungen an der Haut der Amphibien die Grundlage bilden kann. Natürlich ist es nicht möglich, dass schon Eingangs meiner Arbeit alle diese Fragen ihre völlige Erledigung finden; sie werden in den nachfolgenden Auseinandersetzungen erst allmählich in eingehender Weise ihre Beantwortung finden. Hier kann ich zunächst nur die orientirenden Voruntersuchungen mittheilen.

Dass eine genaue und den natürlichen Verhältnissen entsprechende physiologische Klassifikation der in den Hautdrüsen vorkommenden Drüsenepithelzellen nicht allein auf dem Grunde ihrer äußeren Gestaltungsverhältnisse oder ihrer inneren Struktureigenthümlichkeiten so ohne Weiteres durchgeführt werden könne, das schien mir von vorn herein festzustehen, denn im anderen Falle wäre man längst über alle Kontroversen hinausgekommen.

Es blieb noch ein Weg offen, der Weg der färberischen Reaktion, den ich um so lieber beschritt, als die ausgezeichnete Abhandlung von Hoyer (23)[1]: »Über den Nachweis des Mucins in den Geweben vermittels der Färbemethode« sehr reiche Anweisungen bezüglich der hier in Betracht kommenden technischen Werkzeuge enthält. Ich versuchte also den in den Hautdrüsen der Amphibien bereiteten schleimigen Stoff specifisch zu färben, um auf diese Weise die zugehörigen Orte seiner Entstehung zu markiren. Dabei musste sich herausweisen,

[1] Hoyer (p. 354) äußert sich über die Hautdrüsen der Amphibien wie folgt: »Die Untersuchungen von Paulicki über die Hautdrüsen des Axolotls, von Biedermann über die Nickhautdrüsen des Frosches und von P. Schultz über die Giftdrüsen der Kröten und Salamander lassen eine erneute Untersuchung der Hautdrüsen von Amphibien mit Hilfe des mucinfärbenden Präparates sehr erwünscht erscheinen. Einige wenige diesbezügliche Versuche haben mir gezeigt, dass auf diesem Wege interessante Aufschlüsse über manche Sekretionsvorgänge in den Hautdrüsen zu erzielen sein dürften, doch würden dazu ausführliche Versuchsreihen erforderlich sein. Die wenigen fragmentarischen Versuche, welche ich anzustellen Gelegenheit hatte, erscheinen für die Publikation nicht geeignet. Ich kann daher hier nur kurz andeuten, dass ich trotz mehrfacher Versuche an den Nickhautdrüsen der Frösche keine charakteristische Mucinfärbung erhalten habe, während die Zellen in einzelnen kleineren Hautdrüsen des gefleckten Salamanders deutliche Mucinfärbung aufwiesen. Auch in einzelnen Giftdrüsen fanden sich bei einem frisch eingefangenen Salamander zwischen den großen körnigen farblosen Zellen einzelne Zellen und Zellgruppen, welche mit Thionin rothviolette Färbung annahmen, bei einem überwinterten Exemplare war dagegen von Mucinfärbung nichts wahrzunehmen. Möglicherweise deutet dieses eigenthümliche Verhalten auf eine genetische Beziehung der in den Drüsenzellen enthaltenen mucinähnlichen Substanz zu dem giftigen Sekrete.«

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ob alle Drüsen den betreffenden schleimigen Körper produciren, oder ob eine zweite Reihe von Drüsen existirt, die an der Schleimproduktion überhaupt keinen Antheil nehmen; diese mussten dann den Giftdrüsen der Autoren entsprechen. An der Hand einer Mucinreaktion bei gleichzeitiger eingehender Berücksichtigung der histologischen Verhältnisse hoffte ich auch ermitteln zu können, ob etwa — das Bestehen zweier völlig getrennter Drüsenformen vorausgesetzt —, zwischen beiden Reihen Übergangsglieder vorkämen.

Hoyer machte die höchst interessante Beobachtung, dass von den Anilinfarbstoffen nur die von Ehrlich sogenannten basischen Anilinfarben schleimfärbende Mittel sind. Von den bei Hoyer angeführten wirksamen Substanzen habe ich eine ganze Reihe, unter Anderem Methylgrün 00, Gentianaviolett, Methylenblau, Safranin und Thionin in Anwendung gezogen.

Die besten Resultate (für das vorliegende Objekt) ergab mir das Thionin, und zwar nach folgendem Verfahren. Die auf dem Objektträger mittels Wasser fixirten Schnitte von in Sublimat gehärteten Stücken wurden in koncentrirter wässeriger Lösung von Thionin gefärbt und unter dem Deckglas in der Farbstofflösung untersucht. Es stellte sich nämlich gleich im Anfang meiner Färbungsversuche heraus, dass die Anfangs vorhandene charakteristische Mucinreaktion vieler Drüsen (in der Haut vom Triton und Salamander) nach Anwendung von Alkohol behufs späterer Aufstellung der Schnitte in Dammarlack wieder verschwand. Schon wenn die Schnitte nach Applikation der Farbstofflösung mit Wasser abgespült werden, giebt das in den Hautdrüsen enthaltene Mucin einen Theil der Farbe ab; anlässlich der nun folgenden Entwässerung der Schnitte vermittels absoluten Alkohols wurden die Mucindrüsen bis auf die Kerne nahezu farblos. Man ist daher genöthigt, die Schnitte unmittelbar aus der Farbstofflösung zu untersuchen, ein Verfahren, das nicht den geringsten Anstand hat, sofern man nur dafür sorgt, dass zwischen Deckglas und Schnitt immer nur eine möglichst geringe Flüssigkeitsschicht befindlich ist. Um in jedem einzelnen Falle eine Kontrolle darüber ausüben zu können, ob die von mir bethätigten Manipulationen überhaupt geeignet waren eine Mucinfärbung zu produciren, habe ich auf jedem Objektträger neben den zu färbenden Hautschnitten auch einen Schnitt durch den Zungengrund vom Kaninchen befestigt, da nämlich an dieser Stelle reichliche Schleimdrüsen vorhanden sind, welche sich sehr leicht färben, die specifische metachromatische Thioninreaktion geben und diese auch im fertig aufgestellten Schnitte konserviren.

Das Thionin, ein sehr naher Verwandter des Methylenblaus

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

(23, p. 316), zeigt in wässeriger Lösung eine schöne violettrothe Farbe. Es werden auf dünnen Schnitten von demselben die protoplasmatischen Substanzen des Zellleibes im Allgemeinen nur wenig gefärbt, obgleich gewisse Protoplasmen vorkommen, die eine ungemein starke Verwandtschaft zu dem Thionin zeigen, wie z. B. das Protoplasma der Pankreaszellen (wenigstens beim Triton in sog. ruhenden Pankreaszellen). Eben so wird das Bindegewebe gemeinhin nur wenig tingirt; dagegen nehmen die Kerne eine prachtvoll blaue Färbung an. Untersucht man mit Thionin tingirte Kerne unter einer homogenen apochromatischen Immersion von hoher Apertur (Zeiss 3 mm; 1,40), so zeigt sich eine Verdeutlichung der Kernstruktur von wunderbarer Feinheit; diese Färbung ist nach kurz dauernden Tinktionen wesentlich an das Chromatin gebunden, geht aber, wenn das Mittel über längere Zeit hin einwirkt, successive auf die in dem Lininfadengerüst enthaltenen färbbaren Mikrosomen des Lanthanins (M. Heidenhain, 19, p. 124 ff.) über. Die Nucleolen, welche in den meisten Fällen deutlich eine chromatische Randschicht erkennen lassen (19, p. 124), färben sich nicht rein blau, sondern metachromatisch mit einem starken Stich ins Rothe. Diese metachromatische Reaktion zeigen nun auch (vgl. bei Hoyer) das Sekret und die Drüsenzellen der meisten schleimsecernirenden Organe. Man findet die mucinösen Substanzen meist roth-violett oder rosa gefärbt, wodurch sie sich gegenüber den stark blau gefärbten Kernen sehr deutlich abheben. Ähnlich färbt sich, was schon Hoyer bemerkte, die Grundsubstanz des Knorpels, welche den Angaben der Autoren zufolge ja ebenfalls Mucin enthalten soll. Dieselbe Reaktion findet man ferner bei den Körperchen des sog. Gehirnsandes, ferner in einzelnen Fällen, aber nur sehr schwach ausgebildet, auch am Bindegewebe und dem Zellenprotoplasma. Die »Reaktion« ist also, wie man sieht, nicht auf das Mucin beschränkt, indessen springen an einem mit Thionin gefärbten Schnitt die in helleren oder dunkleren Purpurfarben tingirten mucinösen Substanzen gewöhnlich auf den ersten Blick so stark ins Auge, dass die Reaktion für die schleimbereitenden Organe immer noch etwas Typisches und Charakteristisches bleibt.

An den Hautdrüsen vom Triton nun ist der Untersucher in so fern in einer ungünstigen Lage als die metachromatische Reaktion hier meist nur eine schwache, zudem nicht ganz konstante ist. Indessen genügt sie, sofern von den inneren Bauverhältnissen der Zellen her einige unterscheidende Merkmale mit herangezogen werden, vollkommen, um zu einer Entscheidung der hier vorliegen-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

den principiellen Fragen zu kommen. Beim Salamander ist die specifische Farbenreaktion zudem oft sehr stark ausgesprochen.

Die von mir gewonnenen Hauptresultate sind nun die folgenden; man muss drei Klassen von Drüsen unterscheiden:

1) Erster Typus: die Drüsen dieser Reihe geben in der Mehrzahl der Fälle die Thioninreaktion.
2) Zweiter Typus: die Drüsen geben unter keinen Umständen eine ausgesprochene Thioninreaktion.
3) Dritter Typus: die Drüsen sind ihrem augenblicklichen Effektivbestande nach Doppelbildungen. Sie enthalten innerhalb eines gemeinsamen Drüsenbalges ein Drüsensäckchen des ersten Typus, welches in einigen Fällen deutlich die Thioninreaktion gab; sie enthalten daneben aber auch Zellen des zweiten Typus, welche die Thioninreaktion niemals, auf keiner Stufe ihrer Entwicklung geben.

Zu obigen Aufstellungen gebe ich vorläufig noch folgende weitere Ausführungen.

Die Drüsen des ersten Typus entsprechen großentheils (aber nicht ganz) den Schleimdrüsen oder »hellen« Drüsen der Autoren. Ich habe sie bei Triton cristatus und Salamandra aufgefunden, während ich sie bei Tr. alpestris, helveticus und taeniatus bisher noch nicht gesehen habe. Diese Drüsen haben immer ein weites Lumen und die in dem letzteren befindliche Sekretmasse enthält niemals geformte Bestandtheile. Die secernirenden Zellen sind kubische bis cylindrische Elemente, welche in verschiedenen Zuständen vorkommen.

Betrachten wir vorerst nur die extremen Formen der ganzen Entwicklungsreihe, so würden wir am Anfang derselben Zellen vorfinden, deren Protoplasmaleib die Vorstufen der mucinösen Substanz unter der Form albuminoider Granula enthält, während am Ende schließlich die Gesammtmasse der lebenden Zellsubstanz von einer ungemein feinen Pseudofilarstruktur vorgestellt wird, in deren Maschen die die Thioninreaktion gebende Schleimsubstanz fertig enthalten ist. Diese verschleimten Zellen sind nichts Anderes als die gemeinhin als »Becherzellen« bezeichneten Drüsenelemente. — Jene Granula färben sich in Biondi'scher Lösung blass-orange und bei Anwendung der Hämatoxylin-Eisenlackfärbung intensiv schwarz; dies sind Farbenreaktionen, welche dem Mucin, wie man es in den fertig gebildeten Sekreten vorfindet, nicht zukommen. Die Zellen können von Granulis dicht erfüllt sein; man vermag aber eine Serie von Zellen zu-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sammenzusetzen, in welcher die Zahl der Granula stetig abnimmt bis sie ganz verschwinden; so kommt man successive bis auf die typische »Becherzelle«. Es finden sich daneben in manchen Drüsensäckchen der hier besprochenen Art auch vereinzelte Zellen, welche jene albuminoiden Granula offenbar unter einer anderen Form, in gequollenem und chemisch verändertem Zustande enthalten. Diese gequollenen Granula sind also erstlich im Durchschnitt größer als die vorhin besprochenen, zweitens färben sie sich in der Biondi'schen Lösung nicht orange, sondern dunkelblauroth, drittens entfärben sie sich beim Verfahren der Eisenfärbung vollkommen und viertens geben sie die Thioninreaktion. Man kann diese Granula nicht für fertig gebildete Schleimtröpfchen halten, denn der fertige Schleim färbt sich in diesen Drüsen bei Anwendung der Biondi'schen Lösung überhaupt nicht oder doch nur leicht hellgrün, im Tone des Methylgrüns, nicht aber blauroth. Man hat hier entschieden einen Übergangszustand zwischen der rein albuminoiden Vorstufe und dem fertigen Sekrete vor sich.

Man vermag also hier im Inneren des Zellleibes das Sekret auf drei verschiedenen Stufen seiner Entwicklung zu unterscheiden: man findet es zuerst unter der Form feiner Granula, etwa bis zu 3 μ Größe, dann in Form gequollener Granula und schließlich als fertiges Sekret.

Mit diesen Beobachtungen an gefärbten Sublimatpräparaten stimmen Biedermann's Untersuchungen an überlebenden schleimbereitenden Zellen in ausgezeichnetster Weise überein. Dieser Autor fand in der Schleimhaut der Zungenunterfläche und des Mundhöhlenbodens beim Frosch (2, p. 262) körnchenhaltige Vorstufen der Becherzellen, welche jedoch auf Reagentienzusatz (Wasser und Osmiumsäure) sich verschieden verhielten. In den einen Körnerzellen quollen die Granula so stark auf, dass die Zellen sich in Becher mit deutlich rundem Stoma verwandelten; in den anderen dagegen blieb die Quellung ganz aus oder erfolgte nicht mit der gleichen Geschwindigkeit. In den letztgenannten Elementen sieht Biedermann die jüngsten Entwicklungsformen, in den ersteren dagegen Übergangsstufen, welche direkt hinüberführen zu anderen Zellen, welche das Sekret bereits unter der Form heller, vakuolenähnlicher Tröpfchen enthalten. Ich glaube nun annehmen zu dürfen, dass in meinen Präparaten jene Biedermann'schen Körnchen, welche auf Reagentienzusatz überhaupt nicht quollen, repräsentirt werden durch die bei der Eisenbehandlung sich intensiv schwarz färbenden Granula; die anderen leicht quellenden dagegen müssten wohl mit den in Biondi'scher Lösung sich blauroth färbenden, aufgequollenen Granulis indentificirt werden.

Biedermann (2, p. 253 ff.) bestätigt ferner den schon von Engel-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

mann (11, p. 508) erhobenen Befund, dass in den Nickhautdrüsen des Frosches schon bei frischer Untersuchung körnchenhaltige von körnchenfreien Zellen unterschieden werden können; von der Richtigkeit dieser Angaben kann man sich sehr leicht durch den eigenen Augenschein überzeugen. Biedermann hält auch hier die Körnchen für die geformten Vorstufen des Sekretes und an der Richtigkeit seiner Feststellungen werden gewiss die gegentheiligen Versicherungen Drasch's (7, p. 121) nichts ändern, der mit Bezug auf die Nickhautdrüsen des Frosches behauptet, dass er ein und dieselbe Drüse Stunden hindurch beobachtet, sie tagelang unter dem Mikroskop eingestellt gelassen habe, und doch nie unter seinen Augen die Körner in den Körnerzellen habe abnehmen oder sich vermehren sehen.

Die Drüsen des zweiten Typus sind dadurch ausgezeichnet, dass sie selbst bei vielen Versuchen niemals eine deutliche Thioninreaktion geben. Sie entsprechen im Allgemeinen den Giftdrüsen der Autoren und bilden den eigentlichen Gegenstand dieser Arbeit. Die vollständig ausgebildeten Drüsen dieser Art sind zum Theil sehr groß, zeigen (beim Triton!) kein Lumen und sind gekennzeichnet durch die Gegenwart enorm großer Epithelzellen, der sogenannten Riesenzellen von Leydig, welche in ihrem Inneren ungeheure Mengen eines geformten Sekretmaterials, die sogenannten »Giftkörner« der Autoren, zur Entwicklung bringen. Hier bildet sich die Sekretmasse dadurch, dass die ganze Zelle abstirbt und in Zersetzung übergeht. Da die abgestorbenen Epithelzellen durch neue ersetzt werden, so ist für die Drüsen dieses Typus das Auftreten bestimmt gerichteter, ordnungsmäßiger Regenerationsprocesse charakteristisch, wie sie weiter unten ausführlich besprochen werden sollen.

Die Jugendformen, die zu dieser zweiten Reihe gehören, zeigen die Riesenzellen nicht, sind mit einem geräumigen Lumen versehen und zeigen ein kubisches, meist jedoch cylindrisches Epithel, dessen zugehörige Elemente die »Giftkörner« in großer Zahl bereits erkennen lassen. Da die »Giftkörner« gegenüber dem Verfahren der Eisenfärbung und gegenüber der Biondi'schen Lösung die gleiche Reaktion zeigen wie die albuminoiden geformten Vorstufen der Schleimsubstanz in den Epithelien der Schleimdrüsen, so können die letzteren, wenn sie viel »Körnerzellen« enthalten, in meinen Präparaten auf das leichteste mit jungen Giftdrüsen verwechselt werden. Dies ist um so leichter möglich, als in den letzteren fast immer einige, in einzelnen Fällen sogar viele Zellen dem Anscheine nach eine Art schleimiger Umwandlung durchmachen; allein an diesen Zellen fand ich niemals die Thioninreaktion. Der Leser wird sich aus der obigen Darstellung ferner

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

entsinnen, dass die schleimartigen Körper sich mit den basischen Anilinfarbstoffen zu tingiren pflegen; hier an diesen Elementen der jungen Giftdrüsen, welche ein Ineinanderfließen der protoplasmatischen Substanzen wahrnehmen lassen und daher von ungefähr den Eindruck machen, als seien sie in einer schleimigen Umwandlung begriffen, findet man dagegen (eben so wie an der Sekretmasse im Lumen der zugehörigen Drüschen) in den Präparaten aus Biondi'scher Lösung eine deutliche Vorliebe, sich mit dem Rubin S zu beladen, welches doch ein saurer Anilinfarbstoff ist, ja mitunter, an sehr stark veränderten Elementen, findet man eine purpurrothe Färbung des Zellleibes. Hier handelt es sich nun, wie ich weiter unten beweisen werde, um sterbende Zellen, und aus diesem Grunde heraus erklärt sich auch die für einen sauren Anilinfarbstoff (das Rubin S) zunehmende Färbbarkeit (vgl. Hoyer junior 24). Es gehen in den jungen Giftdrüsen sehr viele Zellen totaliter zu Grunde und ihre Überreste mischen sich dem Sekrete bei, ein Vorgang, den ich in den Schleimdrüsen nicht wiederfinden konnte. Wir haben also außer an dem Fehlen der Thioninreaktion auch noch an diesem in typischer Weise vor sich gehenden Zellenschwund ein besonders charakteristisches Merkmal für die jungen Giftdrüsen gegenüber den ähnlich gestalteten Schleimdrüsen. Auf alle diese Dinge kann ich hier vorläufig näher nicht eingehen, sondern verweise auf das weiter unten folgende Kapitel, welches ausschließlich den Jugendformen der Giftdrüsen gewidmet ist[1].

Auch auf **die Drüsen des dritten Typus** kann ich hier noch nicht eingehender zu sprechen kommen; ihre genaue Beschreibung finden sie ebenfalls erst weiter unten. Ich will hier nur erwähnen, dass sich ihre Gegenwart auf folgende Weise erklärt. Die secernirenden Elemente der alten ausgereiften Giftdrüsen gehen, wie schon mehrere Autoren versichert haben und wie ich vollends bestätigen kann, dadurch vollkommen zu Grunde, dass ihr ganzer Leib in Sekretmasse umgewandelt wird. Natürlich werden die Zellen durch einen specifischen Regenerationsprocess ersetzt. Hierbei kann es vorkommen, dass in dem Balge der alten Drüsen nicht wiederum »Giftzellen«, sondern Schleimzellen nachwachsen; man findet dann neben den

[1] Aus dem Gesagten geht auf jeden Fall hervor, dass es nicht richtig ist von »Körnerdrüsen« und Schleimdrüsen als etwas Gegensätzlichem zu reden, denn die Schleimdrüsen können sich unter Umständen als »Körnerdrüsen« präsentiren, wenn sie nämlich viele Zellen enthalten, deren Körper von albuminoiden Granulis erfüllt ist. Die Bezeichnung »Körnerdrüsen« kann daher zu Verwechslungen führen; es wäre daher am besten, man ließe diesen Ausdruck ganz fallen und hielte sich dafür ausschließlich an die rein physiologischen Bezeichnungen: Schleim- und Giftdrüsen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

alten, mehr oder minder erhaltenen »Giftzellen« ein schleimsecernirendes Drüsensäckchen jüngerer Formation. Offenbar hatten sich in einem solchen Falle die äußeren Existenzbedingungen des betreffenden Thieres derart geändert, dass es für dasselbe von Vortheil war, in seiner Haut eine größere Anzahl von Schleimdrüsen neuerdings zu entwickeln, worauf dann in einem Theil der Giftdrüsen eine Art metamorphosirender Regeneration auftrat; um es kurz und präcis zu bezeichnen: ich meine, dass wir es hier mit einem Beispiele funktioneller Anpassung zu thun haben.

Einen direkten totalen Wechsel oder einen Austausch ihrer specifischen Funktionen habe ich an Schleim- und Giftzellen nie gesehen: nie geht eine echte Schleimzelle in eine Giftzelle über oder umgekehrt. Damit stelle ich das thatsächliche Vorkommen derartiger Vorgänge, wie sie ihrer bloßen Möglichkeit nach auf p. 417 sub 4a in Frage gezogen wurden, vollkommen in Abrede.

Dagegen sind die sub 4b aufgeworfenen Fragen zu bejahen, mit der Einschränkung jedoch, dass die Substitution eines schleimsecernirenden Epithels durch Giftzellen nicht wirklich beobachtet wurde, sondern nur der umgekehrte Process, d. h. der völlige Ersatz des specifischen Epithels Gift bereitender Drüsen durch Schleimzellen mir zu Gesicht kam. Danach sind also, wie ich Leydig gegenüber noch einmal hervorhebe, die Giftzellen immer nur Giftzellen und die Schleimzellen nur Schleimzellen, dagegen können die Giftdrüsen zu anderer Zeit den Charakter der Schleimdrüsen annehmen, und mit höchster Wahrscheinlichkeit muss geschlossen werden, dass eine Drüse, die ab origine eine Schleimdrüse war, zu anderer Zeit auch Giftzellen zur Ausbildung bringen kann.

Hier will ich auch die Beobachtungen citiren, die Bugnion (4) und ihm folgend Ranvier (43, p. 164) am Proteus in Betreff der Hautdrüsen erheben konnten. Bugnion (p. 311) fand, dass dieses Thier nur Schleimdrüsen und keine Giftdrüsen besitzt: »Le mucus du protée . . . n'a aucune propriété toxique; on peut en mouiller la langue et la conjonctive sans ressentir la moindre irritation; avec le suc qui suinte de la peau d'un triton ou d'un axolotl, cette expérience ne serait pas à conseiller.« Offenbar, da doch sonst, so weit man weiß, alle langgeschwänzten Amphibien im Besitz von Giftdrüsen sind, hat hier eine Anpassung an die äußeren Existenzbedingungen stattgefunden. Der Proteus ist durch die Orte, an denen er lebt, mehr als irgend ein anderer seiner Verwandten, vor Verfolgung geschützt. Man wird daher nach meinen Erfahrungen über den mit großer Leichtigkeit erfolgenden Ersatz der Gift- durch Schleimzellen annehmen können, dass bei den

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Vorfahren des Proteus die dauernde Ablösung der Gift- durch Schleimdrüsen mit der gleichen Leichtigkeit erfolgte.

Wenn nun auch Drüsen vorkommen können, welche dem Gesagten zufolge gleicher Zeit neben einander Gift- und Schleimzellen enthalten (p. 417 sub 3), so sind doch die Drüsen, die man in der Regel der Fälle zu Gesicht bekommt, entweder reine Giftdrüsen oder reine Schleimdrüsen (p. 417 sub 1 und 2), und alles Andere gehört unter die Ausnahmefälle.

Um meine Ausführungen vor einer spitzfindigen Kritik von vorn herein sicherzustellen, theile ich am Schlusse dieses lediglich orientirenden Kapitels mit, dass im ausführenden Apparate der Giftdrüsen Zellen vorkommen (bei Triton beobachtet; es sind etwa vier im Ganzen), welche eine schleimige Substanz abscheiden können und in seltenen Fällen den typischen Becherzellen ähnlich sehen. Es würde offenbar thöricht sein auf dem Grunde dieser Thatsache die Giftdrüsen der Autoren als gemischte Drüsen zu bezeichnen; denn erstlich handelt es sich hier nicht um das secernirende Epithel des eigentlichen Drüsenkörpers und zweitens wäre es nicht angebracht den Charakter eines solchen Drüsenorgans nach einem verschwindenden Nebenumstande beurtheilen zu wollen[1].

Kapitel II. Der ausführende Apparat der Giftdrüsen.

Ich bespreche hier zunächst die allgemeinen Bauverhältnisse der Giftdrüsen, von denen ich sagen kann, dass sie mit großer Wahrscheinlichkeit sich in genau der gleichen Weise an den Schleimdrüsen wiederholen werden. Eingehende Untersuchungen habe ich nach der bezeichneten Richtung hin an den letzteren Drüsen nicht gemacht, doch glaube ich, nach den gelegentlich von mir erhobenen Beobachtungen zu urtheilen, dass die durchgreifenden Unterschiede beider Drüsenarten wesentlich auf der specifischen Differenzirung der Epithelzellen beruhen werden (vgl. bei Seek p. 30).

Der folgenden Beschreibung liegen zunächst die älteren völlig ausgebildeten Formen der Giftdrüsen zu Grunde, wie man sie in den Fig. 6, 7 und 8 sehen kann. Danach unterscheide ich an dem ganzen Apparat außer dem beutelförmigen Drüsenkörper und dem Aus-

[1] Ranvier (43, p. 164) unterscheidet in der Haut der Frösche drei Drüsenformen: seröse, Schleim- und Giftdrüsen; bei den urodelen Amphibien konnte er die serösen Drüsen nicht wahrnehmen. Die Drüsen der Nickhaut beim Frosch sollen ausschließlich seröse Drüsen sein; hier wäre daran zu erinnern, dass Hoyer (23, p. 355) keine charakteristische Mucinreaktion von diesen Drüsen erhalten konnte.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

führungsgange auch noch ein Schaltstück (vgl. die Fig. 1 und 2), dessen ganz besondere und typische Gestaltung bisher noch keinem Untersucher aufgefallen ist.

Der Ausführungsgang.

Der Ausführungsgang liegt innerhalb der Epidermis und durchsetzt dieselbe in senkrechter Richtung und in gestrecktem Verlaufe (Fig. 1 u. 2). Auf dem Querschnitt betrachtet erscheint er unter dem Bilde einer Spindelfigur (Fig. 3 u. 4), da er bandartig abgeplattet ist und die seitlichen Ränder eine Zuschärfung aufweisen. Die unmittelbare Bekleidung des Lumens beruht auf der Gegenwart einer einzigen, auf sich selbst zurückgebogenen, sehr flachen Epidermiszelle, die ich von ihrer äußeren Form her die Trichterzelle nenne (Fig. 2, 5 u. 15). Es ist möglich, dass bei irgend welchen Amphibien, z. B. Triton cristatus oder Salamandra, bei denen die Epidermis dicker ist als bei dem von mir zumeist untersuchten Tr. alpestris, mehrere Zellen die unmittelbare Begrenzung der Wand des Ausführungsganges bilden. Bei dem von mir bevorzugten Untersuchungsobjekte kann ich nur eine solche Zelle wahrnehmen [1].

Die Trichterzelle steht einerseits in unmittelbarem Anschluss an die Häutungsschicht, welcher sie zugehört (Fig. 2 u. 5); auf der anderen Seite erreicht sie die Zellen des Schaltstückes (Fig. 1 u. 2). Alle Details, welche auf diese Zelle Bezug haben, konnte ich mit großer Deutlichkeit wahrnehmen, da sowohl beim Gebrauch der Biondi'schen Lösung als auch besonders bei der Anwendung der Hämatoxylineisenfärbung sich dieses Element in voller Schärfe von der Umgebung abhebt. Bei dem letzteren Verfahren wird die Trichterzelle häufig in toto, in ihrer ganzen Substanz intensiv geschwärzt (Fig. 5, 15 und 17), eine Farbenreaktion, welche sie mit den über den Epidermiswärzchen sitzenden Deckelzellen [2] gemein hat (Fig. 5 *DZ*). Da nun sonst das Protoplasma der Zellen die Hämatoxylineisenfarbe bei der Differenzirung

[1] Vgl. auch bei Klein (26, p. 411): »These tubes (bei Tr. cristatus) are made up of a transparent membrane finely and indistinctly longitudinally striated, and showing a compressed nucleus at or about the opening. These structures represent, therefore, one or two flattened cells rolled into a tube«. Ranvier (43, p. 169) berichtet über den Ausführungsgang der Nickhautdrüsen des Frosches Folgendes: (die Zellen des Drüsenepithels) .... tranchent sur les grandes cellules cylindriques à pied de la couche profonde de l'épiderme. Le canal se rétrécit dans la couche supérieure, et, là, il y a comme une cuticule: en réalité le canal est limité là par des cellules analogues à celles qui forment la surface du révêtement épidermique de la grenouille, cellules ayant subi une démi-kératinisation .....«.

[2] Diese Bezeichnung erlaube ich mir hierdurch einzuführen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

leicht abgiebt[1], so ersieht man hieraus, dass beiderlei Elemente, Deckelzellen und Trichterzellen, eine specifische Umwandlung ihrer Substanz erfahren haben.

An der Trichterzelle selbst unterscheide ich das Mundstück des Trichters und den Trichterstiel. Jenes beherbergt den Kern (Fig. 2, 5 und 17) und bewerkstelligt den unmittelbaren Anschluss an die Häutungsschicht; dieser dagegen stellt einen hautartig verdünnten Theil des Zellenkörpers vor, welcher gewissermaßen von dem Niveau der Häutungsschicht her bis zu dem Schaltstück herabgestülpt ist. Die früheren Autoren haben die Substanz des Trichterstiels zumeist für eine Cuticula gehalten, welche von den unterliegenden Epidermiszellen abgeschieden wird und nur in äußerlicher Weise mit der »Stomazelle« (Eberth), dem Trichtermundstück, in Verbindung seht. Ich finde den Beweis für die einheitliche Zellennatur des ganzen Gebildes darin, dass zwischen ihm und den unterliegenden Epidermiszellen eine durchgängige organische Verknüpfung auf dem Wege intercellularer Brücken (Fig. 2) besteht. Diese Intercellularbrücken lassen sich also nicht bloß am Trichtermundstück, sondern eben so auch entlang der ganzen Ausdehnung des Trichterstieles beobachten. Einen weiteren Beweis für die ursprüngliche Zusammengehörigkeit beider Theile der Zelle finde ich in der durchaus gleichartigen Reaktion gegenüber der Hämatoxylineisenfärbung; die Substanzen von Stiel und Mundstück gehen in der That ohne jede Abgrenzung in einander über.

Auf Querschnitten durch den Ausführungsgang beobachtet man in der Nähe der Trichterzelle eine höchst eigenthümliche Anordnung der Epidermiselemente. Hält man sich zunächst an die typische Stellung der zugehörigen Kerne, so findet man von den letzteren je drei oder vier entsprechend den Flachseiten des Ausführungsganges über einander geschichtet (Fig. 4). Bei einer genaueren Verfolgung der Zellengrenzen gewahrt man dann, dass die Zellenleiber etwa wie die Blätter einer Zwiebel über einander liegen. Bei dem Ausführungsgang der Fig. 4 ergab sich dann ferner, dass außer der Trichterzelle noch zwei andere Zellen ganz und gar auf sich selbst zurückgerollt waren (Fig. 4, Nr. I und II). Da nun die Trichterzelle bei jeder Häutung des Thieres mit ausgestoßen wird, so stellen natürlich diese beiden letzteren röhrenförmige Elemente in Bezug auf die Trichterzelle die beiden nächstfolgenden Generationen vor. Man wird sich vorstellen müssen, dass nach der Abstoßung der Häutungsschicht die in Fig. 4

[1] Von den paraplasmatischen Einflüssen ist hier nicht die Rede; diese färben sich zum Theil sehr intensiv und halten dann die Farbe mit großer Zähigkeit zurück. Auf diesen Punkt komme ich noch weiter unten bei Gelegenheit zurück.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

mit Nr. I bezeichnete Zelle zur Trichterzelle wird und dieser würde wiederum Nr. II succediren. Man bemerkt, dass die Kerne dieser Elemente nicht auf der gleichen, sondern auf den gegenüberliegenden Seiten des Ausführungsganges liegen. Die dritte Generation der Trichterzellen finden wir offenbar in Nr. III, deren Kern auf Seiten der Nr. I liegt; dies Element wird — man betrachte den oberen Theil der Figur — von einer anderen Epidermiszelle, welche in der Abbildung als Nr. IV gekennzeichnet ist, zum kleinen Theil überdeckt, und es ergiebt sich hieraus, dass wir in dem letztbezeichneten Zellenkörper noch eine weitere, eine vierte Generation der Trichterzellen vor uns haben; der zugehörige Zellenkern liegt auf Seiten der Nr. II. Aus allem Diesem geht hervor, dass die auf einander folgenden Generationen der Trichterzellen innerhalb der Epidermis zum Theile schon vorgebildet sind; bezeichnet man die hier in Betracht kommenden Zellen, wie geschehen, mit Ordnungsnummern, so liegen die Kerne der Zellen ungerader Zahl auf der einen, diejenigen gerader Zahl auf der anderen Seite des Ausführungsganges.

Die besprochene eigenartige gesetzmäßige Anordnung der Epidermiszellen muss sich selbstverständlich auch auf dem Querschnittsbilde der Oberhaut nachweisen lassen; regelmäßige Bilder wird man allerdings nur dann erhalten können, wenn der Schnitt senkrecht zur Breitenausdehnung des Ausführungsganges fiel (vgl. Fig. 4). Ich denke, dass in den Fällen, welche die Fig. 1, 5 u. 17 zur Anschauung bringen, diese Bedingung ganz oder theilweise zutrifft. Man wird nun gewahr, dass von jenen Epidermiszellen, welche in der Zukunft an Stelle der Trichterzelle zu treten berufen sind, die jüngsten am meisten in die Tiefe gerückt sind, während die im Alter folgenden Zellen sich allmählich in die Höhe recken, wobei der Kern successive nach aufwärts verlagert wird. Die oberen Enden der Zellen liegen daher im Allgemeinen wie treppenartig über einander gestuft; dies Verhältnis lässt sich leicht aus der Stellung der Kerne ermitteln, welche in der Reihe der Zellen mit geraden und ungeraden Nummern jedes Mal wie in einer aufsteigenden Serie angeordnet liegen (Fig. 5 u. 17). Die Kerne der vollkommen eingerollten Zellen liegen mithin am höchsten; diese Elemente sind der Länge lang am ganzen Ausführungsgang hingestreckt, während dem entsprechend ihr Breitendurchmesser nur ein relativ geringer ist.

Legt man eine Serie von Flächenschnitten durch die Epidermis, so findet man, dass im tiefsten Schnitt die Kerne der vollständig eingerollten Zellen nicht enthalten sind (Fig. 3). Auch in senkrechten Durchschnitten durch die Epidermis findet man die Kerne der innersten ein-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gerollten Zellen häufig abgeschnitten (Fig. 2). Wenigstens gewahrt man, dass in den zu beiden Seiten des ausführenden Kanals gelegenen protoplasmatischen Feldern, welche nichts Anderes als die Leiber eingerollter Epithelzellen vorstellen können (Fig. 2 *P*), die Kerne sehr oft fehlen; die letzteren müssen dann nothwendigerweise in Nachbarschnitten enthalten sein und können nur in einem oberen Niveau der Epidermis gesucht werden.

In Bezug auf den Bau des Ausführungsganges liegen in der Litteratur mehrere Streitfragen vor; während nach Eberth (9, p. 10) und Engelmann (11, p. 510) beim Frosch der Ausführungsgang innerhalb einer Zelle der Hornschicht mündet, welche von dem ersteren Autor den Namen »Stomazelle« erhalten hat, versichert Seek, dass der Ausführungsgang an seinem äußeren Ende zwischen mehrere Zellen zu liegen komme.

Ich schließe mich zunächst für die Hautdrüsen des Triton den Ausführungen von Eberth und Engelmann an, da überall, wo ein genauer Befund der Sachlage erhoben werden konnte, ich nur eine Zelle der Hornschicht in den Ausführungsgang hineinragen sah. Für den Frosch habe ich ferner eine genaue Untersuchung an den abgeworfenen Fetzen der Häutungsschicht[1] gemacht, und muss ich nun auch für dieses Objekt ausdrücklich bezeugen, dass die dreistrahlige Öffnung des ausführenden Kanales immer innerhalb einer Epidermiszelle zu liegen kommt, und zwar ergeben zweckentsprechend behandelte Präparate (Hämatoxylineisenfärbungen nach Fixirung mit Prikrinsäure; vgl. 18), dass die »Stomazelle« von Eberth nichts Anderes ist als ein ringförmig

[1] Die Häutungsschicht des Frosches ist gemeinhin nur einschichtig (gegen E. Schulze [47, p. 167] und gegen P. Schultz [46, p. 19]). Wenn die oberste einfache Zellenlage von dem Thiere abgestoßen wird, so lösen sich jedoch häufig auch einzelne Zellen, Zellengruppen und mitunter ganze Zellenfetzen von der nächst unteren Zellenschicht mit ab; diese Zellen sind protoplasmareich im Gegensatz zu der stark verhornten obersten Zellenlage. Anlässlich der Eisenfärbungen tingiren sich die Elemente der letzteren nur wenig, die ersteren dagegen färben sich sehr dunkel und können daher leicht im mikroskopischen Bilde unterschieden werden. Untersucht man die abgestoßenen Hautfetzen frisch oder unter Anwendung von Färbungsmitteln, welche vorwiegend die Kerne tingiren, so geräth man leicht in Gefahr anzunehmen, dass für gewöhnlich zwei Zellenlagen abgehäutet werden, was doch nicht der Fall ist. Man erhält nämlich ein Trugbild dadurch, dass sehr häufig die untere Zellenlage auf der Unterfläche der Häutungsschicht im negativen Abdruck erscheint: man findet dann die mosaikartige polygonale Felderung einer zweiten Zellenschicht vor, ohne dass jedoch im Allgemeinen die ihr zugehörigen Zellenkörper wirklich gegenwärtig sind; nur an einzelnen Stellen, wie erwähnt, findet man diese dann wirklich vor. Vgl. Schuberg 54, p. 485 ff.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

auf sich selbst zurückgebogener Zellenkörper. Man kann nämlich in vielen Fällen am Trichtermundstück in der Aufsicht eine hellglänzende radiär gestellte Nahtlinie mit großer Deutlichkeit wahrnehmen, jedoch nur in jenem Theil der Zelle, welcher wie ein schmaler Reifen die Mündung umfasst.

Was die unmittelbare Begrenzung des ausführenden Kanals auf seinem Verlaufe innerhalb der Epidermis anlangt, so haben einige Autoren sich mit der Angabe begnügt, dass die Hornschicht sich in den Ausführungsgang einstülpt (42, p. 505; 46, p. 36). In diesen Fällen mögen lediglich die Ausführgänge großer Hautdrüsen vorgelegen haben, welche nach den Berichten Leydig's (32, p. 147) und Schuberg's (45, p. 24) von einer verhornten Zellentapete ausgekleidet sein können. Bei den kleinen Formen der Hautdrüsen, mit denen wir es hier beim Triton ausschließlich zu thun haben, kann der vorliegende Gegenstand mit einer so kurzen Bemerkung nicht abgethan werden. Wie aus meinen oben mitgetheilten Befunden ersichtlich ist, kann ich die uns von Eberth und Engelmann überlieferten Angaben, denen zufolge der Ausführungsgang solcher kleiner Drüsen von einer Cuticula ausgekleidet sein soll, nicht für zutreffend erachten, und ich stehe somit auch in Widerspruch zu Leydig (34, p. 22; 32, p. 146), nach dessen Meinung die Zelle an der Mündung einen »Cuticularfortsatz« in die Tiefe hinabsenden soll. Dieses feine Häutchen, welches die Wand des Kanals unmittelbar begrenzt, ist vielmehr nichts Anderes als ein fein ausgezogener Theil der Stomazelle von Eberth, also ein Theil des Zellenleibes selbst, eine Anschauung, die schon Ciaccio vertreten hat. Für den Triton wenigstens wird meine Auffassung zur Evidenz bewiesen, erstlich durch die schönen Bilder, welche die Hämatoxylineisenfärbungen liefern (Fig. 5, 15 und 17), zweitens durch den Nachweis der Intercellularbrücken zwischen der sogenannten Cuticula und den darunter liegenden Zellen, und drittens durch die Existenz vollkommen eingerollter Zellen in der nächsten Nachbarschaft des Ausführungsganges. Diese können ja durchaus nichts Anderes vorstellen als jugendliche protoplasmareiche Trichterzellen, welche bei den nächstfolgenden Abhäutungen erst an die freie Oberfläche rücken.

Ich will hier ferner bemerken, dass ich von der Existenz einer Cuticula auf der Oberhaut der Tritonen, für welche Leydig noch letzthin gekämpft hat, ebenfalls durchaus nichts bemerken kann. Ich finde an der Epidermis zu oberst die Häutungsschicht bestehend aus polygonalen Zellen mit Kernen[1], und sie ist es, welche auf der freien

[1] Von den neueren Autoren hat nur Alfred Stieda (53, p. 20) es fertig gebracht die Kerne der Hornschicht zu übersehen. Schon Pfitzner (l. c. p. 503) wies

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Oberfläche eine feine Skulptur, bestehend in leistenartigen Erhebungen, zur Ausbildung bringt. Diese Skulptur wird von Leydig der Cuticula zugeschrieben, doch kann ich eben von einer solchen auf vielen Hunderten von Schnitten, welche in der verschiedensten Weise gefärbt wurden, durchaus nichts gewahren (vgl. auch 48, p. 28, ferner 47, p. 166)[1]. Die Zellen der Hornschicht selbst sind es, welche sich zu sehr feinen Leistchen erheben, und kann ich diese an Exemplaren von Tr. alpestris, welche zur Zeit des Wasseraufenthaltes gefangen wurden, ganz leicht sehen, eine Thatsache, die wiederum mit der Angabe Leydig's (32, p. 121) in Widerspruch steht, dass diese Leistchen sich nur zur Zeit des Landaufenthaltes dieser Thiere finden sollen. Mit meinen Befunden bezüglich der Cuticulafrage steht ferner in Einklang, dass auch die von Leydig sogenannten Cuticularkäppchen (34, p. 20; 32, p. 127; 31, p. 446) über den Epidermiswarzen bei Triton nicht bloß cuticulare Ausscheidungen, sondern vielmehr völlige, kernhaltige, aber in ihrer Substanz umgewandelte Zellen sind. Ihre Kerne färben sich sogar leicht in allen Kernfarbstoffen. Bei Anwendung der Eisenfärbungen schwärzen sie sich durch und durch, wie die Trichterzellen, und geben im mikroskopischen Schnitt die zierlichsten Bilder (Fig. 5 *DZ*). Eben so ist unrichtig, dass unter diesen »Deckelzellen«, wie ich sie oben genannt habe, nur je eine größere Epithelzelle gelegen sein soll (Leydig). Es findet sich vielmehr der Regel nach unter jedem »Cuticularkäppchen« von Leydig eine ganze Säule abgeflachter, senkrecht übereinander geschichteter Zellen. Über die Bedeutung dieser eigenartigen Organe habe ich keine Vermuthung.

Schließlich will ich noch bemerken, dass zwar schon mehrere Autoren davon gesprochen haben, dass die in nächster Nachbarschaft des ausführenden Kanales befindlichen Elemente »koncentrisch« oder »kreisförmig« zu jenem gestellt seien, dass aber noch Niemand darauf aufmerksam geworden ist, wie leicht die zu einander gehörigen Zellengenerationen erkannt und ihrer Altersfolge nach bestimmt werden können.

darauf hin, dass sich dieselben sehr leicht färben lassen, eine Angabe, die ich durchaus bestätigen kann. Vgl. auch das hier beigefügte Citat nach Klein.

[1] Klein (26, p. 410, Tr. cristatus) äußert sich zu diesem Punkte wie folgt: »Under the mikroskope the cuticule presents itself as a single layer of beautiful transparent squamous polygonal epithelial cells, each with an oval or sometimes round nucleus, that takes the staining very well.« »There can be, therefore, no doubt that the most superficial layer of the epidermis .... is composed of nucleated squamous epithelial cells, not of non-nucleated horny ‚cuticular excretions', as maintained by Leydig for all amphibia.«

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Das Schaltstück.

Die Vermittlung zwischen der Epidermis einerseits und dem eigentlichen, kugligen Drüsenkörper andererseits wird bei den Drüsen der Tritonen durch ein besonderes »Schaltstück« hergestellt. Dieses enthält nur etwa vier Zellen, welche an der unteren Grenze der Epidermis auf dem nämlichen Niveau zu einem Ringe angeordnet sind. Wird der ausführende Apparat in irgend einer Weise der Länge nach angeschnitten, so findet man meist zwei der »Schaltzellen« im Präparate vor (Fig. 1, 2, 5, 10, 12, 13, 16, 17 und andere).

Diese Unterscheidung eines besonderen Schaltstückes beruht durchaus nicht auf einer gekünstelten Art die Dinge zu klassificiren, sondern ich will hiermit sagen, dass die Schaltzellen histologische Personen einer ganz bestimmten Art, von typischem Charakter sind.

Nach der Seite der Epidermis hin grenzt das Schaltstück einmal an die Trichterzelle (Fig. 1 und 2) und zweitens an jene Protoplasmafelder an, welche den tiefen Theilen eingerollter Epidermiszellen entsprechen (Fig. 1 und 2). Zwischen diesen Epidermiszellen und dem Schaltstück gewahrt man öfters sehr feine Intercellularbrücken. — Auf der anderen Seite schließen an das Schaltstück die Epithelzellen des eigentlichen Drüsenbeutels an; dies sind bei alten Giftdrüsen zunächst ganz flache endothelartige Elemente (Fig. 1 und 2 *KZ*), welche von allen Untersuchern bisher übersehen wurden, wie denn auch das Schaltstück selbst in seinen eigenartigen Lagebeziehungen bisher noch von Niemandem erkannt worden ist.

Wenn von manchen Autoren behauptet wird, die Hautdrüsen der Amphibien seien Einstülpungen der Malpighi'schen Schicht der Epidermis (48, p. 68; vgl. auch oben p. 427 das Citat aus Ranvier), so ergiebt sich aus Obigem, dass eine solche Aufstellung für die Tritonen nicht zutrifft. Denn die Zellen des Schaltstückes stehen durchaus nicht in Konnex mit den tiefsten Lagen der Oberhaut, sondern sie schließen an die Trichterzelle, d. i. die Häutungsschicht, und an die der letzteren nächst benachbarten Zellenlagen an. Wenn man also schon von »Einstülpungen« reden will, dann müsste man sagen, dass es gerade die obersten Zellenstrata der Epidermis sind, welche sich unter der Form der Drüsenbeutelchen in die Cutis hinabstülpen.

Auf Querschnitten durch die Haut weisen die Schaltzellen häufig eine höchst charakteristische Form auf (Fig. 1 und 2): sie erscheinen fast jedes Mal, wenn der ausführende Apparat im mittleren Längsschnitt vorliegt, unter dem Bilde eines stumpfwinkligen bis rechtwinkligen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Triangels, wobei der stumpfe (rechte) Winkel der Tiefe des Drüsenbeutelchens zugewendet ist. Von den Winkeln dieses Dreiecks ist einer, nämlich der dem Lumen des Schaltstückes gegenüber, nach außen hin liegende, meist in schönem Bogen abgerundet (Fig. 1 und 2).

Weiterhin zeigt sich, dass der Kern dieser Zellen gewöhnlich weit nach außen hin gerückt ist; ja sehr häufig ist er so tief in den abgerundeten Außenwinkel der Zelle hineingedrückt, dass man selbst unter Anwendung der besten Immersionen kaum im Stande ist, irgend etwas von der die Außenfläche des Kernes überziehenden Protoplasmalamelle zu entdecken (Fig. 2).

Schließlich habe ich noch zu erwähnen, dass diese Zellen im Stande sind Schleim zu produciren (vgl. oben p. 426). Man findet ab und zu die inneren Enden der Zellen in deutlicher Verschleimung begriffen (Fig. 2), ja, in seltenen Fällen kann eine solche Zelle den Eindruck einer Becherzelle machen. Der abgesonderte Schleim liegt mitunter wie ein Pfropf im Halstheil der Drüse; da diese Masse in dem Rubin der Biondi'schen Lösung sich in ähnlicher Weise färbt wie das Zellenprotoplasma, so können die Schaltzellen und der von ihnen producirte Schleim an Präparaten aus Biondi'scher Lösung nur schwer im mikroskopischen Bilde von einander getrennt werden. Es scheint, als ob die hier in Rede stehende schleimige Substanz die gewöhnlichen Farbenreaktionen des Mucins nicht giebt, wie denn schon der Umstand befremdend ist, dass sie aus der Biondi'schen Lösung das Rubin aufnimmt, nicht aber das Methylgrün, welches doch ein schleimfärbendes Mittel ist.

Ein besonderer »Drüsenhals«, welcher dem Schaltstück entspricht, ist bisher nur an den größten Formen der Giftdrüsen, wie sie bei Salamandra und Bufo, nicht aber beim Triton, vorkommen, beobachtet worden. Über diesen Halstheil großer Drüsen habe ich keine eigenen Beobachtungen aufzuweisen; die Angaben der Autoren widersprechen sich in Betreff dieser Bildungen sehr, — man vergleiche die Angaben von Schultz und Seek — und wäre hier eine Nachuntersuchung durchaus nothwendig. Es giebt nur eine Bemerkung in der ganzen Litteratur, welche sich auf das von mir an kleineren und kleinsten Drüsen beobachtete Schaltstück beziehen lässt, und dies ist die Angabe von Seek (l. c. p. 44), dass bei den Schleimdrüsen des Salamanders — und diese gehören zu den kleinen Drüsenformen — »der Ausführungsgang mit einem kleinen Theil bis in die Cutis hineinragt«, so dass man auch hier einen »zwischen oberem Drüsenniveau und unterem Epidermisrande gelegenen Abschnitt« als Drüsenhals bezeichnen kann.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Engelmann (l. c. p. 508) behauptet für die Schleimdrüsen des Frosches, dass zwischen den Epithelzellen des Ausführungsganges und denjenigen der Drüse selbst sich die glatten Muskelfasern trennend einschieben; diese Angabe dürfte auf ein völliges Übersehen des Schaltstückes zurückzuführen sein (vgl. Fig. 2), welches ja zwischen den beiden genannten Epithelformen das Bindeglied bildet. Wenigstens finde ich bei den Schleimdrüsen von Triton cristatus das Schaltstück in seinen Beziehungen zur Epidermis, den Drüsenzellen und der glatten Muskulatur in einer ähnlichen Weise wieder vor, wie ich es bei den Giftdrüsen beobachten konnte.

Kapitel III. Die Muskulatur der Giftdrüsen.

Bevor ich zu der Schilderung der epithelialen Elemente der hier zunächst in Rede stehenden älteren, funktionstüchtigen Giftdrüsen übergehe, erlaube ich mir in Kurzem mitzutheilen, was ich aus der Litteratur und am Objekt von der glatten Muskulatur der Drüsen in Erfahrung bringen konnte.

Die Frage nach der Gegenwart einer glatten Muskulatur an den Hautdrüsen der Amphibien ist lange Zeit Gegenstand der Erörterung gewesen. Nachdem Ascherson (1, 1840) Bewegungserscheinungen an den lebenden Drüsenbeuteln wahrgenommen hatte, vermeinte Eckhardt (10, 1849) die denselben zugehörigen glatten Muskelfasern bei der Kröte aufgefunden zu haben. Es ist jedoch möglich, dass dieser Autor nur Bindegewebsfasern vor sich gehabt hat, denn seine Schilderungen der angeblich von ihm gesehenen kontraktilen Fasern stimmen nicht zu den Befunden, die späterhin an dem wirklich vorliegenden Objekt erhoben werden konnten. Desswegen muss Hensche (21, 1856. Größere Drüsen bei Rana temporaria) das Verdienst zuerkannt werden, die glatten Muskeln an den Hautdrüsen zuerst mit Sicherheit nachgewiesen zu haben, ein Fund, dessen Werth um so höher anzuschlagen ist, als kurz zuvor Leydig beim Salamander (36, 1853) ganz vergeblich nach der in Frage stehenden Muskulatur gesucht hatte. Erst in der Histologie Leydig's (1857, p. 85) und in einer Arbeit Stieda's (49, 1865) wird Hensche's Entdeckung bestätigt. Nun fand Leydig auch beim Salamander in der Wand der großen Drüsen die früher vermissten glatten Muskeln (38, 1867), aber erst die Untersuchungen von Szesny (50, 1867) und Ciaccio (6, 1867) brachten die Gewissheit, dass wirklich an allen Drüsen, nicht bloß an den größeren Formen, die Muskulatur vorhanden ist[1]. Diese beiden letzteren Arbeiten augenscheinlich ver-

[1] Die Arbeit Bolau's (1866) darf wohl als minderwerthig bezeichnet werden; der Verfasser fand von den Muskeln überhaupt nichts.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

anlassten Leydig (34, 1868) sogleich noch einmal auf den Gegenstand zurückzukommen, um auch seinerseits die Gegenwart der Muskelhaut für die kleineren Drüsen zu bezeugen.

Man sollte nun denken, dass hiermit die ganze Angelegenheit hätte abgethan sein müssen; allein Eberth (9, 1869) vermisste darauf beim Frosch an einer Reihe von kleineren Drüsen, so namentlich an denen der Nick- und Schwimmhaut die Muskeln. An eben diesen Orten fanden sie zwar späterhin Engelmann (l. c. 1872) und Ranvier (l. c. 1887) wieder auf; da jedoch Drasch (7, 1889) in der neuesten Zeit an den berühmten Nickhautdrüsen wiederum zu negativen Resultaten kam, so könnte es scheinen, als ob hier immer noch eine offene Frage vorhanden sei. Indessen halte ich diese Sache doch für vollkommen erledigt, denn beim Triton habe ich die Muskeln überall, wo ich ernsthaft nachsah, gefunden und auch an den Nickhautdrüsen des Frosches glaube ich sie schon in frischem Zustande wahrgenommen zu haben.

Will man sich durch eigene Kenntnisnahme von der bloßen Thatsache überzeugen, dass an den Drüschen die glatten Muskeln überhaupt vorkommen, so braucht man nur in einer Serie von Schnitten an einer älteren Giftdrüse die Gegend um das Schaltstück herum abzusuchen und man wird die glatten Muskelfasern in anscheinend einfacher Schicht den epithelialen Elementen direkt aufgelagert finden (Fig. 1 und 2). Nach der Beschreibung der Autoren sind die kontraktilen Faserzellen an dem Globus des Drüsenbeutels im Allgemeinen meridianartig angeordnet und zwar in einschichtiger Lage[1]. In Übereinstimmung hiermit sehe ich in vielen Fällen auf Schnitten, welche die Drüsenwand tangential berühren, dass die Muskelzellen in der Richtung vom oberen gegen den unteren Pol des Drüsenglobus hinziehen. Eben so sieht man leicht auf Flachschnitten durch die Haut mit großer Deutlichkeit, dass die kontraktilen Fasern gegen das Schaltstück hin konvergiren. Im Einzelnen den Verlauf und die Anordnung der Muskeln genau festzustellen, würde dagegen wohl eine sehr schwierige Aufgabe sein.

Während nun die Muskelzellen am oberen Drüsenpol meist (bei älteren Drüsen) als stark entwickelte kräftige Gebilde imponiren, deren zugehörige Kerne in der Zelle eine axiale Stellung einnehmen (Fig. 1, 2), findet man weiter nach abwärts in der Regel der Fälle nur schmale, stark abgeplattete (Fig. 13), aber ebenfalls die Drüsenzellen ohne Dazwischentreten anderer Elemente bedeckende Bänder vor, bei denen

[1] Der sogenannte Schultze'sche Sphincter (l. c. p. 39) existirt bei Tritonen nicht. Der Autor dürfte Epithel- und Muskelzellen mit einander verwechselt haben.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sehr häufig eine stark excentrische Stellung des Kernes wahrgenommen wird (Fig. 13), in der Art, dass der letztere mehr nach den Drüsenzellen hin zu liegen kommt.

Oft wird man an weiten Strecken des Drüsenumfanges die Muskelzellen vermissen. Dies kann wohl darin seine Erklärung finden, dass die Muskelelemente keine in sich durchaus zusammenhängende Schicht bilden, sondern lange spaltförmige Lücken zwischen sich lassen, welche leicht in ganzer Ausdehnung vom Messer erreicht werden. Hier verweise ich auf die jüngsten Angaben von Drasch (8, p. 248), welcher für den Salamander aus einander setzt, dass zwischen den einzelnen aus drei bis fünf Muskelfasern bestehenden flachen Bündeln spaltförmige Lücken, welche in ihrer Gesammtheit ebenfalls meridianartig angeordnet sind, bestehen bleiben. An der unteren Drüsenhälfte sollen sogar zwischen allen Drüsenzellen durchgängig derartige Spalträume vorhanden sein[1]. Auf der anderen Seite glaube ich hier ganz besonders darauf aufmerksam machen zu müssen, dass man die Muskelzellen, auch wenn sie im ganzen Umfang der Drüse vorhanden sind, doch sehr leicht übersehen kann, da ihr Dickendurchmesser häufig bis auf eine Größe unter 1 μ herabsinkt. Will man daher auf Schnitten die Ausbreitung der Muskulatur an den Drüsenbeutelchen verfolgen, so muss man zu einem Färbemittel greifen, durch welches die kontraktile Substanz sehr stark gefärbt wird. Hier dürfte eine stark saure Biondi'sche Lösung am meisten am Platze sein. Man gewahrt dann in derart gefärbten Präparaten zwischen dem umgebenden Bindegewebe und den Drüsenzellen an der Stelle der Muskulatur häufig nur einen stark roth gefärbten, sehr schmalen Saum, welchem die typischen Kerne glatter Muskelzellen scheinbar nach einwärts hin aufliegen (in der Fig. 18 rechts unten sieht man etwas Derartiges). Gegen den oberen Pol der Drüse hin nimmt auch in solchen Fällen der Breitendurchmesser dieses protoplasmatischen Saumes gewöhnlich an Ausdehnung zu, bis er schließlich in der Nähe des Schaltstückes in den typischen Körper einer glatten Muskelzelle übergeht (eine ähnliche Situation zeigt etwa die Fig. 16).

In einer anderen Reihe von Fällen zeigt sich die Muskulatur im

[1] Ranvier (l. c. p. 211) konnte in der glatten Muskelhaut der Nickhautdrüsen des Frosches zwischen den kontraktilen Zellen irgend welche Spalträume nicht auffinden, trotzdem er sein besonderes Augenmerk auf diesen Punkt richtete. Nach dem Vorgange von Engelmann hält der genannte Autor sich an die Resultate, die ihm systematisch ausgeführte Silberimprägnationen gaben: es färben sich zwischen den Muskelfasern wirkliche Kittlinien und von Spalträumen ist nichts zu sehen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ganzen Umfang der Drüse gleichmäßig und sehr kräftig entwickelt (Fig. 24). Diese Drüsen zeigen dann an ihren epithelialen Elementen typische und ganz charakteristische Merkmale, welche in den einen Fällen auf einen im Drüseninneren sich vollziehenden pathologischen Process (Fig. 24), in den anderen — sit venia verbo — auf eine »Überreife« der Giftzellen hinweisen. Es scheint nämlich vorzukommen, dass einzelne Drüsen auf lange Zeit hinaus nicht entleert, nicht von dem Thier als Waffe gegen einen feindlichen Angriff gebraucht werden. Dann sterben mit der Zeit alle Drüsenzellen ab und bilden eine Sekretmasse, die den ganzen Binnenraum des Beutelchens ausfüllt. Sollte diese sehr umfängliche Sekretmasse ausgetrieben werden, so würde man eine sehr kräftige Muskelaktion voraussetzen müssen, und diese Drüsen sind es nun, wie erwähnt, die neben anderen offenbar pathologischen Formen, eine excessiv entwickelte Muskulatur zeigen, eine Erscheinung, die man also passend als eine funktionelle Hypertrophie deuten könnte.

Die Muskelzellen alter Giftdrüsen zeigen, wie schon Schultz erwähnt, die von Engelmann und von v. Kölliker zuerst nachgewiesene Fibrillirung der kontraktilen Substanz. An den in Biondi'scher Lösung gefärbten Präparaten präsentirt sie sich im Längsschnittsbilde als eine sehr deutliche, stark rothe Streifung, besonders schön zu beobachten an Tangentialschnitten durch die Drüsenwand. Auf Querschnitten der Fasern findet man in Übereinstimmung hiermit eine stark purpurrothe, ebenfalls sehr deutliche Punktirung. — Leydig behauptet zu mehreren Malen (33, p. 226; 32, p. 204; 31, p. 459), dass beim Salamander an den glatten Muskelzellen der Hautdrüsen eine körnige Achse und eine homogene Rinde zu unterscheiden sei. Bei den Tritonen ist mir aber nichts Dergleichen vor Augen gekommen. Wenn unter der »körnigen Achse« ein protoplasmatisches nicht weiterhin in specifischer Weise differenzirtes Material verstanden sein soll, so muss ich gestehen, dass ich nur in seltenen Fällen eine sehr geringe Menge derartiger Substanz in der Nähe des Kernes wahrgenommen habe. Dieses ist bekanntlich ein Befund, wie er sonst bei glatten Muskelzellen sehr gewöhnlich ist, der nun aber gerade bei diesem Objekt sehr selten erhoben werden kann. Die prachtvolle Fibrillirung der Muskelzellen scheint Leydig entgangen zu sein. Auch Ranvier (l. c. p. 209) bemühte sich an den Nickhautdrüsen des Frosches ganz vergeblich sie nachzuweisen.

An dieser Stelle erlaube ich mir eine Bemerkung vergleichend-histologischen Inhaltes einzuschalten. Wie ich oben erwähnte, zeigen die Kerne der glatten Muskelhaut oft eine eigenartige excentrische Lagerung, so zwar, dass sie der Innenfläche der Muskelfasern aufzu-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ruhen scheinen (Fig. 13, 18). Es ist in der That selbst unter Zuhilfenahme der besten Immersionen mitunter unmöglich auf der Innenseite der Kerne einen protoplasmatischen Überzug zu entdecken. Ein sehr ähnliches Verhalten ist von den glatten Muskelzellen der Schweißdrüsen her bekannt geworden: schon in der mikroskopischen Anatomie v. Kölliker's (p. 160) finde ich die Thatsache erwähnt, dass in den glatten Muskelfasern der Schweißdrüsen der Kern »nicht selten mehr seitlich ansitzt und leicht von der Faser sich löst«. Der Kern ist auch hier gegen die secernirenden Zellen hin verlagert, liegt also auf der Innenseite der kontraktilen Fasern (vgl. auch bei v. Kölliker 30, p. 253; Ranvier, l. c. p. 208).

Die Muskellage weist höchst eigenartige intime Beziehungen zu dem Schaltstück der Drüse und zur Epidermis auf, welche bisher nur in höchst unvollkommener Weise bekannt geworden sind. Die den oberen Pol der Drüse erreichenden Muskelfasern enden nämlich nicht, wie man voraussetzen sollte, mit zugespitzten Enden am Schaltstück, sondern sie zeigen sich auf dem Niveau des Drüsenhalses noch in voller Breite entwickelt und umfassen die abgerundeten Außenflächen der Schaltzellen mit entsprechenden Auskehlungen (Fig. 1 und 2). Die Muskelzellen schließen also mit ihren oberen Enden eng und knapp an das Schaltstück an, ja der räumliche Zusammenschluss der beiden doch so verschiedenartigen Elemente, der Muskel- und Epithelzellen ist so fest gefügt, dass man in vielen Fällen selbst unter Tauchlinsen die zwischen beiden Theilen sich einschiebende Zellengrenze entweder überhaupt nicht oder nur mit großer Mühe auffinden kann. Ich weiß nicht mit Sicherheit anzugeben, ob alle Muskelelemente das Schaltstück erreichen; ich meine aber annehmen zu dürfen, dass dies nicht der Fall ist. Denn auf Flachschnitten sah ich in einem Fall drei Muskelfasern mit einer Schaltzelle in Verbindung; da nun der Regel nach vier Schaltzellen vorhanden sind, so käme man zu einer Zahl von 12 Muskelfasern, die den oberen Drüsenpol erreichen. An den größeren Drüsen dürften jedoch viel mehr kontraktile Elemente im ganzen Umfange des Organs vorhanden sein.

Ist man an der oben bezeichneten Stelle, an welcher die glatte Muskelzelle sich in der innigsten Weise an die Schaltzelle anschmiegt, so glücklich die Zellengrenze zu sehen, so stellt sich diese meist unter dem Bilde einer Intercellularlücke vor, welche von feinen Intercellularbrücken in großer Zahl durchsetzt wird (18). Diese Intercellularbrücken, welche also zwischen glatten Muskelzellen einerseits, und ektodermatischen Epithelzellen andererseits ausgespannt sind, sind von

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ganz ähnlicher Art wie zwischen den Oberhautzellen selbst, und dient ihr Vorkommen zum Beweise dessen, dass die Muskelelemente an den Hautdrüsen ektoblastischer Natur sind, eine Vermuthung oder Behauptung, die schon mehrfach von anderen Forschern ausgesprochen worden ist (siehe Leydig, 38, p. 89; 37, p. 636; 39, p. 151; Engelmann, l. c. p. 512; Seek, l. c. p. 61; M. Heidenhain, 18. Ferner vgl. betreffs der Muskeln an den Schweißdrüsen auch bei v. Kölliker, 29, p. 204; 30, p. 258 und 138 und bei Ranvier in 43).

Jene glatten Muskelzellen, welche in der eben beschriebenen Weise mit den Zellen des Schaltstückes in organischer Kontinuität stehen, enden nun an dieser Stelle nicht, sondern eine zipfelartig ausgezogene Verlängerung der kontraktilen Fasern (Fig. 2) streicht aufwärts an dem Schaltstück vorbei und dringt in die Epidermis ein. Die Faser endet in Wahrheit innerhalb der Oberhaut, wie die Abbildung (Fig. 2) lehrt, ganz in der Nähe des ausführenden Kanales und der Trichterzelle, jedoch von dieser getrennt durch den Leib einer (oder mehrerer?) der eingerollten Epidermiszellen (Fig. 3). Diese Dinge kann man in vollständiger Weise nur sehen an guten Biondi'schen Präparaten, und auch hier gelingt es sehr oft nicht Muskel- und Epidermiszellen scharf und reinlich von einander zu scheiden. Dann hat man Bilder vor Augen, wie ein solches durch Fig. 1 veranschaulicht wird. Hier kann man nur sehen, dass die oberen Enden der Muskelfasern in irgend einer nicht näher bestimmbaren Weise mit der Epidermis zusammenfließen. Zur Ergänzung der Präparate aus Biondi'scher Lösung dienen dann Hämatoxylineisenfärbungen. Hier bleiben im Allgemeinen zwar die Körper der Muskelzellen bis auf den Kern farblos, allein die zipfelförmigen Verlängerungen der mit den Schaltzellen in Konnex stehenden Fasern färben sich öfters tief schwarz (Fig. 15), ein Hinweis darauf, dass die Substanz der glatten Muskelzelle an diesem Orte eine innere Umwandlung erlitten hat. Ich glaube mich nicht zu irren, wenn ich annehme, dass diese innerhalb der Epidermis liegenden obersten Enden glatter Muskelfasern die Bedeutung von Sehnen haben. Man kann ferner in Hämatoxylineisenpräparaten oft die Bemerkung machen, dass sich die elastischen Fasern tief schwarz tingiren, und so liegt der Gedanke nahe, dass es sich hier um eine Metamorphose der kontraktilen in eine der elastischen nahe stehenden Substanz handelt. Diese Metamorphose geht aber nur bis zur Höhe des Schaltstückes herab, denn die an das letztere nach abwärts hin anschließenden breiteren Theile der Muskelfasern zeigen keine besonderen Farbenreaktionen mehr und lassen häufig und deutlich die kontraktilen Fibrillen erkennen.

Ich habe öfters die oben beschriebenen oberen Sehnenenden glatter

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Muskelfasern auf Flächenschnitten durch die Epidermis wieder aufgefunden; in Fig. 3 ist ein derartiges Querschnittsbild zur Zeichnung gekommen. Dort habe ich die optischen Durchschnitte von fünf bandartigen Körpern sorgfältig ihrer Lage nach eingetragen, welche den oberen zipfelförmigen Enden glatter Muskelfasern entsprechen; nur das Eine weiß ich nicht anzugeben, ob jedes dieser fünf Bänder in mehrere oder nur in eine Muskelfaser nach abwärts hin sich verlängert. Die erstere Annahme dürfte die größere Wahrscheinlichkeit für sich haben[1].

Wie der Leser aus Vorstehendem ersieht, existiren also am oberen Drüsenpole höchst eigenartige Anordnungen, von denen ich als das Wichtigste die nahen Beziehungen der glatten Muskelzellen zu der Epidermis einerseits, und zu den Schaltzellen andererseits hervorhebe.

Sinn und Bedeutung des ganzen Apparates ergeben sich wohl aus Folgendem. Bei den Giftdrüsen der älteren Formen stehen die Riesenzellen (die Drüsenepithelzellen) in keiner nachweisbaren mittel- oder unmittelbaren organischen Verknüpfung mit dem Schaltstück. Vielmehr findet man dem ausführenden Apparat in breitester Ausdehnung eine Sekretmasse vorgelagert, welche durch den Körper einer, selten mehrerer untergegangener Riesenzellen repräsentirt wird (z. B. Fig. 7 u. 12). Also wird das ganze Material im Inneren nur durch die Muskelhaut zusammengehalten, welche hier die einzig vorhandene feste architektonische Basis bildet. Wäre daher die Muskelhaut nicht durch die Vermittelung einzelner Fasern fest in und an der Epidermis verankert, so würde bei einer gewaltsamen Kontraktion der Muskulatur, welche das Drüsensekret herausbefördern soll, die Gefahr vorhanden sein, dass der ganze Drüsenbeutel von der Epidermis abreißt. So aber existirt an der unteren Grenze der Epidermis

[1] Hier habe ich noch eines Befundes zu gedenken, über dessen Deutung ich im Unklaren bin. Man findet am oberen Pole der Drüsen den Muskelzellen direkt aufliegend häufig faserartige Gebilde, welche längliche Kerne mit sich führen, die den Kernen glatter Muskelzellen ähnlich sehen. Bei der Beurtheilung dieser Elemente, deren Lage aus Fig. 1 (siehe die Erklärung der Abbildungen) ersichtlich ist, handelt es sich um eine Differentialdiagnose zwischen glatten Muskelzellen und Zellen des Bindegewebes. Diese zu leisten bin ich außer Stande; liegen hier wirklich kontraktile Elemente vor, so handelt es sich um sehr schmächtige, unscheinbare Bildungen. Die Muskellage würde dann am oberen Pole der Drüsen, aber nur an diesem, zwei Schichten aufweisen. Öfters glaubte ich wahrzunehmen, dass diese kernhaltigen Fasern sich mit den in ihrer Nähe liegenden Muskelzellen zugleich in die Epidermis hineinsenkten: doch sind dies ganz unsichere Dinge, von denen mir jede genauere Kenntnis fehlt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

für das Drüsenbeutelchen ein punctum fixum, gegen welches der Drüseninhalt hinbewegt wird, wenn der Drüsenglobus durch die Aktion der glatten Muskulatur sich verkleinert. Hier erinnere ich auch daran, dass man häufig das Schaltstück mehr oder minder vollkommen durch einen Schleimpfropf verschlossen findet (siehe oben p. 434), welcher dem Sekrete zunächst den Austritt verwehrt. Bei einer Kontraktion der Muskelhaut würde also in solchen Fällen der Drüseninhalt zunächst unter einen höheren Druck gesetzt werden, worauf dann beim Ausweichen der Schleimmassen das Sekret mit um so größerer Heftigkeit hinausgetrieben werden würde.

Dass die glatten Muskelzellen mit ihren oberen Spitzen über die Cutis hinausragen, das ist von Leydig ausdrücklich und genau beschrieben und durch sehr hübsche Abbildungen illustrirt worden (32, p. 204; 33, p. 296). Leydig fand an macerirten Hautstücken vom Salamander, von welchen die Oberhaut heruntergezogen worden war, dass die am oberen Drüsenpole konvergirenden glatten Muskelzellen mit ihren Enden strahlig zusammenneigen und so das Bild einer Fischreuse erzeugen, wesshalb er die ganze Bildung als »Fischreusenapparat« bezeichnet. Doch irrte er mit Bezug auf die Lagerung dieser oberen Enden glatter Muskelzellen im Thierkörper, denn es heißt bei ihm (32, p. 204): »an Flächenschnitten durch die erhärtete Epidermis ist die Reihe dessen, was man sieht: zu innerst der von den Epidermiszellen (?) abgeschiedene homogene Cuticularsaum, dahinter die Durchschnitte der Muskeln und die ringförmig gelagerten Epidermiszellen«. Nach meinen Untersuchungen würden dagegen (Fig. 3) die in eine elastische Substanz umgewandelten Endzipfel der glatten Muskelfasern nicht unter die Leydig'sche Cuticula, d. i. unter die Trichterzelle zu liegen kommen, sondern man findet dieselben erst im weiteren Umkreis des ausführenden Kanales in die Intercellularräume zwischen den protoplasmatischen Leibern der Epidermiszellen eingeschaltet. Gerade also das Moment der festen Verankerung der Muskelhaut in der Epidermis ist Leydig entgangen, wie er denn auch eine Deutung seines »Fischreusenapparates« nicht beizubringen wusste.

Leydig hält sich offenbar für den Entdecker der oben besprochenen Vorrichtung, doch hat Engelmann sicher schon etwas davon gesehen; wenigstens deutet folgender Passus bei dem letzteren Autor darauf hin (l. c. p. 507). »Von oben gesehen erscheint die innere Öffnung des Ausführungsganges oft sehr zierlich von einer Rosette von Faserzellen eingerahmt. Zuweilen schlagen sich auch wohl die Enden einiger dieser Fasern ein wenig nach oben auf die Innenfläche der Wand des Ausführungsganges um.« Pfitzner (l. c. p. 505) hat nur sehr wenig,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

P. Schultz (l. c. p. 50) gar nichts von den in Rede stehenden Dingen gesehen. Die Beschreibung, die Seek (l. c. p. 37) von den hier in Frage kommenden Territorien des Drüsenapparates gegeben hat, scheint den Verhältnissen in der Natur nicht zu entsprechen; es ist zwar von einem »Übergang« der »Umhüllungszellen« (alias: Muskelzellen) in das Rete Malpighi die Rede, allein ich kann nicht darüber ins klare kommen, ob dieser Autor diese ganz bestimmten und ganz konstanten Anordnungen vor Augen gehabt hat, welche oben weitläufig dargestellt worden sind. Der einzige Schriftsteller, welcher das Bild der »Fischreuse« wenigstens in der Art wiedergefunden hat, wie es ehedem Leydig beschrieb, ist Drasch (8, p. 248).

Es ist bisher nur von der Muskulatur älterer völlig ausgebildeter Giftdrüsen die Rede gewesen und so komme ich am Schlusse dieses Kapitels noch ganz kurz auf die Muskelelemente junger Giftdrüschen zu sprechen. An den alten Drüsen, sie mögen groß oder klein sein und ihre Größe ist ab origine schon eine individuell verschiedene, sind die kontraktilen Elemente im Allgemeinen leicht zu unterscheiden. Dies ist nicht im gleichen Maße bei den durchschnittlich viel kleineren Jugendformen der Fall. Hier sind die Muskelzellen oft sehr, sehr unscheinbare im Schnittpräparate kaum erkenntliche Gebilde. Indessen habe ich mich durch eine genaue Untersuchung von ihrer beständigen Gegenwart überzeugt. Am leichtesten findet man die ihnen zugehörigen Kerne auf, welche ihre typische Gestalt auch hier bewahrt haben und die gleichen topographischen Lagebeziehungen innehalten, wie an den alten Drüsen (vgl. p. 436 f.). Sucht man lange hin und her, so wird man zunächst allerdings nur bei einigen von den jungen Drüschen auch die Körper der zugehörigen Faserzellen unterscheiden lernen, welche freilich der Regel nach so zart und dünn sind, dass ihre Substanz mit der zwischen Epithel und Bindegewebe auftretenden Kontourlinie vor den Augen des Beschauers gleichsam zusammenfließt. Am leichtesten gelingt es die Muskelzellen in der Gegend des oberen Drüsenpoles als solche nachzuweisen, denn es zeigt sich in vielen Fällen, dass sie auch schon bei den Jugendformen in jenen oben beschriebenen intimen und eigenartigen Lagebeziehungen gegenüber dem Schaltstück angetroffen werden; auch hier schon umfassen die oberen Enden glatter Muskelzellen mit rundlichen Auskehlungen die Außenflächen des Schaltstückes, eine Thatsache, die gleicher Zeit zum Beweise dient, dass man es hier wirklich mit eben jenen kontraktilen Elementen zu thun hat, wie man sie ohne Weiteres überall an den alten Drüsen beobachten kann.

Hier drängt sich nun noch eine Frage besonderer Art auf. Ich

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

werde nämlich im weiteren Verlaufe dieser Arbeit nachweisen, dass die Giftdrüsen einen bestimmten Entwicklungsgang durchmachen und dass alle alten Giftdrüsen mit vollkommen ausgebildeter Muskulatur wieder in kleinere, jugendliche Formen sich umbilden, welche den Cyklus der Entwicklung von Neuem beginnen. Also muss wohl auch für die Muskelelemente, da sie ja an den jüngeren Drüsen unter anderen Bildern sich zeigen als bei den ausgereiften Formen, irgend ein gesetzmäßiger Wandel der Gestaltung vorliegen. Nun stehen zwei Möglichkeiten offen: entweder die Muskulatur der alten Drüsen geht völlig zu Grunde und es entwickelt sich eine neue Muskulatur von einer Quelle her, die näher nicht zu kennzeichnen ist, oder aber es ist auch möglich, dass an den alten Giftdrüsen, nachdem sie alle alten hierzu bereitstehenden Zellen in Sekretmasse umgewandelt und ausgestoßen haben, die Muskulatur atrophisch wird. Dies Letztere ist nun das Wahrscheinlichere. Denn einmal fehlen an den Muskeln normaler Drüsen, so weit meine Beobachtungen reichen, Veränderungen degenerativer Natur, derart, dass sie zum Zellentode führen würden, gänzlich, und zweitens wird die Annahme einer atrophischen Rückbildung der Muskelzellen nach Ablauf einer Sekretionsperiode durch die Natur der Dinge an die Hand gegeben: es geht nämlich aus dem Studium des Zellenersatzes in diesen Drüsen hervor, dass sie auf jeden Fall für eine Zeit von vielen Monaten in ein Stadium relativer Ruhe eintreten, innerhalb dessen nur geringe Mengen von Sekret fabricirt werden. Da zu dieser Zeit die Muskulatur kaum oder nur in geringem Grade in Anspruch genommen werden dürfte, so ist die Voraussetzung einer nunmehr eintretenden funktionellen Atrophie das durch die Natur der Dinge Gegebene. Dass die Muskulatur auch excessiv hypertrophisch werden kann, wurde schon oben erwähnt, und so bin ich denn geneigt die ungemein wechselnden Bilder, die man von der Muskulatur der Hautdrüsen erhält, durchgehends auf dem Grunde funktioneller Anpassungen zu erklären.

Kapitel IV. Die epithelialen Bestandtheile in den völlig ausgebildeten Giftdrüsen.

Vorübergehend erwähnte ich schon (p. 433), dass an die Zellen des Schaltstückes zunächst abgeflachte Epithelzellen sich anschließen, denen eine specifische physiologische Funktion nicht zukommt. Man gewahrt solche Elemente vorzüglich in den Figuren 1 und 2, ferner in den Figuren 8 und 9. Ihre eigenthümliche, endothelartige Form erhalten diese Elemente ohne Zweifel erst durch den Druck der gegen sie emporwachsenden Giftzellen (Riesenzellen von Leydig). Sie vermögen jedoch

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

unter Umständen wiederum eine rundliche Gestalt anzunehmen, wenn nämlich die vorderste, dem Ausführungsgang benachbarte Giftzelle derart zerfällt, dass nur relativ geringe gerinnselartige Massen von ihr übrig bleiben; dann fällt nämlich die Pressung fort, unter welcher sie vordem standen.

Der ganze übrige Drüsenbeutel wird bei normalen ihrer specifischen Aufgabe harrenden Giftdrüsen ausgefüllt von enorm großen Zellen, den »Giftzellen« der Autoren oder »Riesenzellen« von Leydig. Ein eigentliches Lumen existirt nicht und die Lücken, welche man häufig zwischen den Riesenzellen wahrnimmt (Fig. 6, 7, 13, 14, 15), muss ich für Artefakte erklären. Diese Spalträume entstehen zum Theil wahrscheinlich durch die Wirkung des Messers beim Mikrotomiren, denn diese großen Zellen schneiden sich augenscheinlich schlecht, sie bröckeln leicht ab oder werden durch das Messer (bei feinen Schnitten!) zerdrückt; zum Theil sind die Spalten auf Rechnung von Schrumpfungsvorgängen zu setzen, deren man nur dann Herr werden dürfte, wenn man sich entschlösse Konservirungsmittel zu brauchen, die von vorn herein eine Quellung der Eiweißkörper erzeugen.

Die Anzahl der Giftzellen, die jedes Mal in einer Drüse angetroffen werden, ist keine auch nur annähernd konstante. Man kann leicht, namentlich an den Rändern der Kloakenlippen, Drüschen finden, die jedenfalls schon ab origine sehr klein sind und nur zwei Giftzellen enthalten (ähnlich wie dies Fig. 8 zeigt); auf der anderen Seite kommen größere Drüsen mit vielen Zellen vor, wie sie in Fig. 6 und 7 zur Darstellung gekommen sind.

Wie man sich auf Serienschnitten leicht überzeugen kann, sind die äußerlichen Formen der Giftzellen außerordentlich verschiedenartige, nur das ist ihnen allen gemeinsam, dass sie mit einer gewölbten Fläche der Drüsenwand, i. e. der Muskulatur aufsitzen und mit dem Rest ihrer Oberfläche sich gegen die Nachbarn anstemmen, so dass sie im Übrigen polyedrische Körper bilden.

Leydig hat die von ihm als Riesenzellen bezeichneten Drüsenelemente zuerst bei Coecilia (35), späterhin bei Salamandra (38) gesehen. Er hält dafür, dass die Bezeichnung »Zelle« für diese Gebilde wenig passe; es seien vielmehr lange Cylinder oder Würste, welche nahe ihrem hinteren Ende einen Kern beherbergen. Auf Grund von Untersuchungen an der Ohrdrüse von Salamandra (32, p. 210) kam Leydig zu dem Schluss, dass die Riesenzellen ein Zusammengesetztes seien, »in der Weise, dass sie aus dem eigentlichen Zellenkörper (!) und zweitens aus dem abgeschiedenen Sekrete bestehen (32, p. 210). Indem das letztere längere Zeit mit dem Zellenleibe innig verbunden bleibt,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

kommen die cylindrischen Massen zur Ausbildung«. Für Triton taeniatus beschreibt Leydig die Riesenzellen (ebendort p. 211) wie folgt: »Die einzelne Zelle zeigt im erhärteten Zustande eine gewölbte Fläche, welche der Drüsenwand zugekehrt war, nach der anderen Seite erscheinen kantig sich zuschärfende Flächen, mit denen sie den Nachbarzellen sich anlegen. Der Kern kann deutlich hervortreten, oder auch verdeckt sein durch die Körnermasse. Die eine Hälfte dieser großen hüllelosen, das Epithel und Sekret zugleich vorstellenden Körper ist gern in der einen Hälfte hell und homogen, in der anderen körnig.« — Bei Seek (l. c. p. 37) finde ich folgende Beschreibung der Zellen in den Giftdrüsen von Triton cristatus: »Dieselben stellen mächtige Zellen dar, deren polygonale Basis einen Durchmesser von 0,06 mm und darüber haben kann. Sie füllen so ziemlich das ganze Lumen der Drüse aus. Ihre Gestalt ist eine ganz regellose, oft cylindrisch, kegel- oder keulenförmig.« »Das Protoplasma dieser Zellen ist im peripheren Theile äußerst fein granulirt, mehr nach dem Centrum der Drüse zu werden diese Körner stark lichtbrechend und erreichen eine Größe bis zu 0,01 mm im Durchmesser. In der Nähe der Basis, zuweilen noch etwas weiterhin, zeigen die Zellen seitlich eine deutliche Begrenzung, während man zum Centrum des Drüsenlumens hin nicht immer Zellengrenzen findet. Das zu stark lichtbrechenden Kügelchen umgewandelte Protoplasma der Zellen fließt zusammen und füllt das Lumen der Drüse als Sekret aus.« An einer anderen Stelle (p. 55) heißt es bei demselben Autor: »Vielfach auch sieht man die medianen, schon in Drüsensekret metamorphosirten Zelltheile noch ziemlich deutlich von einander abgegrenzt, so dass das Sekret gleichsam in den einzelnen Zellen entsprechende Klumpen geballt erscheint.« Zu diesen Citaten aus der Litteratur, denen ich späterhin noch weitere hinzufügen werde, bitte ich ferner noch einmal Leydig's letzte Äußerungen (abgedruckt auf p. 416) zu vergleichen.

Gegenüber diesen Darstellungen erlaube ich mir vorab zur besseren Orientirung in Beziehung auf mein Untersuchungsobjekt (Tr. alpestris) Folgendes zu bemerken: der Norm nach existirt an diesen Drüsen, wie schon erwähnt, kein Lumen, sondern die Zellen füllen den ganzen Binnenraum aus; hierin stimme ich mit Calmels (5, p. 349) überein. Ein Drüsenlumen ist höchstens der Idee nach gegeben, in so fern eine dem Ausführungsgang benachbarte Zelle (Fig. 7 und 8) allemal schon mehr oder weniger vollkommen in Sekretmasse umgewandelt ist; man kann also den scharf umschriebenen Platz, den diese Zelle einnimmt, wenn man durchaus will, für das Lumen ansehen. Ferner finde ich die Zellengrenzen, so weit meine Beobachtungen reichen, immer scharf und deutlich ausgeprägt,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

so dass also nicht etwa die Zellen im Centrum der Drüse mit einander verschmelzen. Sodann sehe ich fast den ganzen Zellenleib gleichmäßig erfüllt von kugligen Granulis, welche ein »Sekretmaterial« vorstellen, so dass also nicht etwa die eine ganze Hälfte einer solchen großen Zelle homogen erscheint (Fig. 6, 7 und 8). Diese Zellen sind nicht etwas ganz Besonderes, etwas »Zusammengesetztes«, wie Leydig will, sondern sie sind Zellen schlechtweg, aber große Zellen, häufig auch mit vielen sehr großen Kernen; sie stoßen nicht bloße Theilstücke ihres Leibes als Sekret ab, wie etwa die Zellen der Milchdrüse, sondern, wenn ihre Stunde gekommen ist, wandeln sie sich in toto in Sekretmasse um. Bis zu dieser Zeit verhalten sie sich ganz so, wie andere Drüsenzellen, welche ein geformtes Sekretmaterial in ihrem Leibe aufspeichern, also etwa wie die Pankreaszelle, die während des Ruhezustandes die sogenannten Zymogenkörner zur Entwicklung bringt.

Unter den specifischen Drüsenzellen muss man also bei unserem Objekte lebenskräftige und im Zerfall begriffene Individuen streng von einander unterscheiden; die mikroskopischen Vorgänge, welche bei Gelegenheit der Umwandlung der Zellen in die Sekretmasse sich beobachten lassen, werde ich späterhin besprechen und schildere zunächst nur die innere Zusammensetzung derjenigen Zellen, welche in meinen Präparaten vor dem Beginn des ihnen allen bevorstehenden natürlichen Auflösungsprocesses zur Abtödtung kamen.

Wie bekannt enthalten diese Riesenzellen eine Mehrzahl von Kernen. Wie viele es in maximo sein können, habe ich nicht festgestellt; doch habe ich an Schnitten von 0,01 mm Dicke bis zu sieben Kernen in einer Zelle vorgefunden. Sie liegen der Drüsenwand genähert, haben also eine basale Stellung. Über ihre enorme Größe ist schon oft berichtet worden und sie haben davon den Namen »Riesenkerne« erhalten. Bei Triton alpestris ist es ein ganz gewöhnlicher Fall, dass ihre Länge 30 bis 50 μ beträgt; dabei sind sie meist ovoid oder kugelig gestaltet (Fig. 9, 11, 12), so dass also auch der Breitendurchmesser ein beträchtlicher ist. Übermäßig lange Kerne sind jedoch relativ schmal. Bei Triton cristatus kommen ganz gewöhnlich noch größere Kerne vor als bei der erstgenannten Species. Bei einem Exemplar betrug die Länge 66, die Breite 15 μ. Bei Triton helveticus maß ich einen enorm großen Kern aus; die Länge war etwa gleich 90, die Breite gleich 15 μ. Bei derartigen Untersuchungen über die normale Größe der Kerne der Giftzellen muss man sich wohl hüten nicht an pathologische Drüsenformen zu gerathen. Wie ich am Schlusse dieser Arbeit berichten werde, kommen Drüsen vor, deren Kerne in abnormer Weise vermehrt und ins Ungeheuerliche gewachsen sind. Aus diesem

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Grunde lässt sich auch schwer entscheiden, ob, wenn man einzelne, bei Weitem über die Durchschnittsgröße hinausgehende Kerne in den Drüsen vorfindet, diese dann noch für normale Bildungen gehalten werden sollen. In diesem Zweifel befinde ich mich z. B. gegenüber einem Kern aus einer Drüse von Triton cristatus, welcher 120 μ lang war und dabei eine größte Breite von 21 μ aufwies[1].

Bezüglich der Zusammenlagerung der Riesenkerne innerhalb der Zellen habe ich noch Folgendes nachzutragen. Man findet häufig, dass zwei oder mehr Kerne so dicht an einander liegen, dass sie mit einem größeren Theile ihres Umfanges sich direkt berühren. Bei Triton cristatus besonders kann man an der Basis der Zelle auf eng zusammengeschlossene Kernmassen treffen, an denen nicht mit Sicherheit zu erkennen ist, ob sie aus mehreren völlig diskreten Theilen bestehen oder ob sie noch in einer durchgängigen organischen Verknüpfung unter einander stehen. Diese Bilder können mit ziemlicher Sicherheit auf eine direkte Theilung des Zellenkernes bezogen werden (Klein), um so mehr als mitotische Figuren an diesen Riesenkernen überhaupt nicht vorzukommen scheinen.

Mit den Strukturen im Inneren der Kerne habe ich mich wenig beschäftigt, denn ich sah ein, dass sie ein langwieriges Specialstudium ausmachen müssten, und dies hielt ich für eine häusliche Angelegenheit der Kernhistologie. Was man für gewöhnlich an Präparaten, die nicht eigens für die Untersuchungen am Kern hergerichtet sind, sehen kann, ist nicht gerade eben viel. An den in Biondi'scher Lösung gefärbten Objekten gewahre ich eine enorm dichte Anordnung der Substanzmassen im Inneren des Kernes. Man findet dort außer dem, wie es scheint, wesentlich in gröberen Balken angeordneten Chromatin und außer einer Vielzahl von Nucleolen noch eine intensiv färbbare Substanz, das Lanthanin von M. Heidenhain (19, p. 124 ff.). Die Gegenwart dieses Körpers, welcher eine Neigung hat sich mit »Protoplasmafarbstoffen« zu beladen, bewirkt, dass die chromatischen Strukturen fast vollkommen verdeckt werden. Der ganze Kern erscheint undurchsichtig und von den weiten leeren Räumen, wie man sie bei gewöhnlichen Kernfärbungen zwischen den chromatischen Balkenwerken gewahrt, ist hier nichts zu sehen. Die Theile der chromatischen Kernstruktur, die durch das Methylgrün der Biondi'schen Lösung gekennzeichnet sind, zeigen oft sehr deutlich eine polare Orientirung im Sinne Rabl's, eine Thatsache, die schon von Klein (25, p. 292) und Flemming (12, p. 761) genügend hervorgehoben worden ist.

[1] Klein (26, p. 405) giebt als Maß der kleinsten Riesenkerne von Triton cristatus eine Länge von 21—22 μ, für die größten eine solche von 126—129 μ an.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Diese specifischen Anordnungen innerhalb der Chromatingerüste zeigen sich um Vieles schöner an den Thioninpräparaten. Wird nur kurze Zeit gefärbt, so tingirt sich im Wesentlichen außer den Nucleolen nur das Chromatin, während das Lanthanin ungefärbt bleibt. An diesen überaus klaren Bildern zeigt es sich, dass der Chromatinreichthum der Riesenkerne ein außerordentlich großer ist und dass die chromatische Substanz wesentlich in stärkeren Strängen enthalten ist (vgl. 13, p. 101).

Was die Nucleolen angeht, so liegen sie innerhalb der Kernstruktur und können außerordentliche Dimensionen erreichen. Bei Triton cristatus maß ich die Länge eines sehr großen Exemplars zu 15, die Breite zu 6 μ. Außer länglichen Formen kommen rundliche und unregelmäßig polyedrische vor, welche leicht bis 9 μ im Durchmesser halten [1]. In ihrem Inneren gewahrt man öfter kleine rundliche Körperchen, welche als Nucleololi imponiren. Klein (25, p. 291) meint, dass die Nucleolen aus derselben Substanz bestehen wie das chromatische Kerngerüst; dies ist jedoch nicht richtig, denn sie reagiren den Farbstoffen gegenüber genau so wie die echten Nucleolen der Autoren in anderen Kernen auch. So nehmen sie in Biondi'scher Lösung nicht das Methylgrün an, sondern sie beladen sich mit dem Rubin S und werden purpurroth. Dass hier, gegenüber dem Chromatin gehalten, eine Substanzverschiedenheit zu Grunde liegt, geht auch aus dem Verhalten gegenüber dem Thionin hervor. Denn bei Thioninfärbungen tingiren sich die Nucleolen in den Riesenkernen wie auch anderen Orts nicht rein blau wie das Chromatin, sondern metachromatisch mit einem Stich ins Rothe. Dabei sind hier wie überall die Nucleolen scharf umgrenzte Körper und nicht bloße Verdickungen des chromatischen Netzwerkes.

Was den Leib der Riesenzelle anlangt, so erhält er sein typisches Aussehen durch die ungeheure Menge der in ihm aufgespeicherten Sekretkörperchen (Fig. 6 und 7), welche von den Autoren in neuer Zeit mit dem Namen der »Giftkörner« bezeichnet worden sind. Dieser Ausdruck erscheint mir doch nicht ganz passend, denn es ist immerhin fraglich, ob das von den Zellen producirte Gift wesentlich an die Entwicklung dieses geformten Sekretmaterials gebunden ist. Es könnte ja sein, dass in diesen Granulis zunächst nur indifferente Eiweißkörper enthalten sind und dass erst später bei der nachfolgenden destruktiven Zersetzung des Zellenleibes die Gifte sich bilden. Daher bezeichne ich diese Granula (Fig. 6 und 7) lieber mit einem indifferenten Namen als

[1] Vergleiche auch die Beobachtungen Klein's über die Riesenkerne (25): die frischen, überlebenden Kerne sollen in deutlicher Weise amöboide Bewegungen zeigen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

»Sekretkörperchen«, oder in ihrer Gesammtheit als »Sekretmaterial«, da nämlich in physiologischer Hinsicht als Thatsache wohl nur das Eine gelten darf, dass sie dem geformten Sekretmaterial vieler anderer Drüsen entsprechen, z. B. den sogenannten Zymogenkörnern des Pankreas.

Die Granula erscheinen meist unter rundlichen Formen und treten in verschiedener Größe auf. Man kann außerordentlich feine Körnchen unterscheiden, welche wohl als die jüngsten ihrer Art zu gelten haben, und von diesen bis zu etwa 3 μ im Durchmesser haltenden findet sich eine kontinuirliche Serie von Übergangsformen. Bei Triton cristatus sah ich auch viele mehr elliptische bis stäbchenförmige Sekretkörperchen bis zu einer Länge von etwa $4^1/_2$ μ. Diese Körperchen färben sich alle in dem Rubin der Biondi'schen Lösung purpurroth, selten mit einem Stich ins Gelbe. Bei Anwendung der Eisenfärbung werden sie intensiv geschwärzt (Fig. 6 und 7), derart, dass sie kein Licht mehr hindurchfallen lassen; da die Kontouren der Körperchen gleicher Zeit rein und scharf erscheinen, so darf mit Sicherheit angenommen werden, dass das Verfahren der Eisenfärbung die beste Methode zur Darstellung der specifischen Granulationen der Giftzellen ist[1].

Diese Farbenreaktionen gegenüber dem Rubin und dem Hämatoxylineisenlack haben die Sekretkörper der Giftzellen gemein mit dem geformten Sekretmateriale vieler anderer Drüsenzellen. Gerade so verhalten sich auch die Zymogenkörner des Pankreas, die körnigen Bildungen in den Zellen der schlauchförmigen Drüsen des Amphibienmagens, die Granula in den secernirenden Zellen der Harnleiter (Sammelröhren, Spengel) bei den Salamandrinen und die oben erwähnten (p. 421) albuminoiden Vorstufen der mucinösen Substanzen in den Hautschleimdrüsen von Triton cristatus. Überall ist hier die Eisenfärbung überlegen, da sie die in Rede stehenden paraplasmatischen Körperchen mit der denkbar größten Schärfe und Präcision zur Anschauung bringt. Hier will ich noch erwähnen, dass auch die bräunlichen, kugeligen Pigmentkörperchen in den secernirenden Epithelien der Amphibienniere den Hämatoxylineisenlack bei der Differenzirung so stark festhalten, dass sie hinterher vollkommen geschwärzt erscheinen.

Das Zellenprotoplasma, welches zwischen den ungezählten Legionen der Sekretkörperchen gelegen ist, färbt sich in der Biondi'schen Lösung stark roth, bleibt dagegen fast farblos in den Eisenpräparaten. Genauere Beobachtungen über die etwa vorhandene innere Zusammen-

[1] Diese Färbungen sind so rein und scharf, dass sie eine 1500fache Vergrößerung der Objekte gestatten. Voraussetzung sind nur eine starke Lichtquelle einerseits und eine gute Tauchlinse (Apochromat) andererseits.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

setzung dieser plasmatischen Substanz habe ich nicht machen können; dies würde wohl eine der schwierigsten Aufgaben der Zellenhistologie sein. Unter sich zusammenhängende, mehr oder minder granulafreie Protoplasmastrata findet man nur an der Basis der Zelle, also entlang der konvexen sich gegen die Drüsenwand anlehnenden Fläche, d. h. in eben derselben Region, in der auch die Kerne gelegen sind. Dies ist ebenfalls ein Verhalten, wie es in vielen Drüsenzellen, die ein specifisches Sekretmaterial ausbilden, wiederkehrt.

Betrachtet man in Biondi'scher Lösung gefärbte Hautschnitte, so wird man schon bei schwacher Vergrößerung in den alten Giftdrüsen auf sehr starke Färbungsdifferenzen der Riesenzellen treffen, immer einzelne gegen den Ausführungsgang hin gelegene Elemente tingiren sich im Ganzen nur hellrosa, so dass sie sich in scharfer Umgrenzung von den Nachbarzellen abheben. Diese Unterschiede der Tinktionsfähigkeit treten um so mehr hervor, als die erst beschriebenen Formen der Riesenzellen meist einen viel dunkleren Farbenton aufweisen als überhaupt irgend ein anderes Gewebselement in den betreffenden Schnitten. Ähnliche Bilder erhält man, wenn das Bordeaux R in Anwendung gezogen wird. Diese Zellen, welche einen Theil ihrer Färbbarkeit verloren haben, zeigen bei stärkerer Vergrößerung weitgehende innere Destruktionsprocesse. Es handelt sich also um sterbende oder abgestorbene Elemente, deren Körper durch einen innerlichen Auflösungsprocess auf direktem Wege in Sekretmasse übergefürt wird. Ähnliche Färbungsunterschiede erhält man an den Hämatoxylineisenpräparaten; hier zeigen sich die gleichen Zellen entweder vollkommen farblos, oder die färbbare Substanz ist mehr oder weniger in der Abnahme begriffen (Fig. 6, 7, 8). Ferner kann man schon bei schwacher Vergrößerung konstatiren, dass es in jeder Drüse meist nur eine, selten zwei Zellen sind, die zur nämlichen Zeit dem Tode anheimfallen. Um eine größere Anzahl von Zellen könnte es sich nur dann handeln, wenn für gewöhnlich der Fall zuträfe, dass die abgestorbenen Zellen zu einer einheitlichen Masse verschmelzen, so dass man die Territorien der ehemals vorhandenen Drüsenelemente nicht mehr aus einander halten könnte. Indessen fehlen für eine solche Annahme die thatsächlichen Unterlagen.

Diese Ausführungen gelten nur für die Drüsen, welche den normalen, gewöhnlichen Cyklus der Entwicklung durchmachen. Ich habe indessen schon oben erwähnt, dass — immer, in allen Präparaten — Drüsen vorkommen, bei denen die Entleerung des Sekretes aus irgend einem Grunde hintangehalten wurde und die als »überreife«

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Drüsen alle Zellen im Zustande des vollständigen Verfalls zeigen (Fig. 11 *R*). Hier färbt sich der Drüseninhalt in der Biondischen Lösung meist braunroth, bei Anwendung der Eisenfärbung zeigen sich die abgestorbenen Massen der Zellenleiber auch hier wieder farblos.

Schon bei schwacher Vergrößerung zeigt sich ferner, dass die der Regel nach einzige in jedem Drüsenbeutelchen vorhandene abgestorbene Zelle eine relativ große Fläche bedeckt; man muss also annehmen, dass ihre Masse in starker Quellung befindlich ist, wenn man nicht etwa auf die Hypothese der Verschmelzung mehrerer Zellen zurückkommen will.

Die mikroskopischen Bilder, die beim Triton gelegentlich des Absterbens der Giftzellen und der Umwandlung des Zellenkörpers in Sekretmasse zur Beobachtung gelangen, lassen nicht auf einen typisch jedes Mal hierbei in ganz derselben Weise sich abspielenden Process schließen. Es ist sogar sehr schwer die in Rede stehenden Vorgänge in allgemeiner Weise zu charakterisiren. Der Norm nach lassen sich jedoch zwei Veränderungen an den zu Grunde gehenden Zellen mit Leichtigkeit konstatiren: erstens eine Zersetzung der protoplasmatischen Substanz und zweitens eine Vergrößerung, eine Art Aufquellung des specifischen Sekretmaterials, der »Giftkörner«. Die Zersetzung des Zellenprotoplasmas deutet sich gemeinhin durch die Umwandlung in eine gerinnselartige Substanz an, welche die Zwischenräume zwischen den aufquellenden Körnern ausfüllt. An anderen Stellen, namentlich in der Nähe der äußeren, der Drüsenwand anliegenden Oberfläche des Zellleibes geht die Intergranularsubstanz, das ehedem lebensfähige Protoplasma in eine dichte, homogen aussehende, sich tief färbende Masse über.

Was die Sekretkörperchen anlangt, so nehmen sie, wie schon bemerkt, an Volumen zu und wandeln sich meist in bläschenartige Gebilde von sehr verschiedener Größe um, deren Durchmeser im Mittel etwa 5 bis 6 μ beträgt. Diese Bläschen zeigen dann einen dunkleren Kontour, wie von einer Membran herrührend. Ihr Inhalt zeigt sich bei den Präparaten aus Biondi'scher Lösung entweder homogen und nur wenig gefärbt, oder sehr feinkörnig, oder der Inhalt erscheint klar und zeigt eine Reihe stark färbbarer Flitterchen. Sehr eigenartig erscheint das Aussehen dieser zuletzt genannten Umwandlungsformen der Sekretkörperchen in den Hämatoxylineisenlackpräparaten: die feinen Flitterchen färben sich intensiv schwarz und zeigen in ihrer Gesammtheit ein Aussehen etwa wie die chromatischen Gerüstwerke mancher Kerne. Da diese Anordnungen innerhalb eines bläschenartigen Gebildes statt-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

finden, so ähneln diese kleinen Körperchen dann lebhaft einem kleinen Zellenkerne mit stark gefärbten Binnenstrukturen (Fig. 6).

Wie weit im einzelnen Falle die successiven Veränderungen der Sekretkörperchen innerhalb des Thierkörpers fortschreiten, das wird wohl oft davon abhängen, ob das betreffende Geschöpf in die Lage kommt den Inhalt seiner Drüsen öfters entleeren zu müssen oder nicht. Aus den Sekretkörperchen können schließlich wasserklare Blasen hervorgehen, von kugliger oder ellipsoidischer Gestalt, häufig von beträchtlicher Größe (9 bis 12 μ).

Im Ganzen genommen kann man von der Färbbarkeit der Sekretkörperchen sagen, dass sie während der Aufquellungsperiode fortwährend abnimmt. Dies beobachtet man sowohl an Präparaten aus Biondi'scher Lösung als auch an den Eisenfärbungen und ist die typische Aufhellung des sterbenden Zellenleibes im Färbungsbilde wesentlich an die Abnahme der Tinktionsfähigkeit des quellenden Sekretmaterials gebunden; an Eisenpräparaten erscheint die Sekretmasse sogar schließlich ganz farblos. Es kommen freilich mehr ausnahmsweise auch Fälle vor — und ich habe solche namentlich bei Triton cristatus beobachtet — in denen die Granula auch noch nach einer beträchtlichen Größenzunahme sehr stark färbbar sind (in Rubin S und Bordeaux R) und als homogene solide Kugeln imponiren. Ähnliches sieht man in Fig. 10 bei Triton helveticus; die Membranbildung an der Oberfläche — vielleicht handelt es sich hier um eine Niederschlagsmembran — scheint in solchen Fällen auszubleiben. — Ebenfalls seltener findet man innerhalb der größeren bläschenartigen Gebilde ein oder mehrere kleinere von ähnlichem Aussehen vor; dies kam mir bei Triton alpestris mehrere Male zu Gesicht.

Durch die Kombination so vieler dem äußerlichen Ansehen nach sehr verschiedener Umwandlungsformen der Sekretkörperchen innerhalb einer gemeinsamen im Leben wohl flüssigen Grundmasse, deren Aussehen ebenfalls wechselt, kommen dann eine ungemeine Zahl außerordentlich wechselvoller Bilder zu Stande. In den Fig. 6 bis 10 und 12 ist versucht worden einige davon in genauer Nachzeichnung festzuhalten. Wie sich aus Vorstehendem ergiebt, kann man jedoch nicht erwarten hier durchgreifende Regeln der Formgestaltung vorzufinden.

In Fig. 12 zeigen die fast durchgängig nur sehr wenig vergrößerten specifischen Granula einer alten in Zerfall begriffenen Giftzelle ein sehr feinkörniges Aussehen. Jedes Körperchen besteht wiederum aus feineren färbbaren Theilchen, die in einer hellen Substanz eingebettet liegen; man trifft größere und kleinere Formen, von denen die ersteren

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die weiter vorgeschritteneren sind. Von den größeren zeigen viele eine ganz geringe Färbbarkeit: sie erscheinen als helle Bläschen, die im Inneren einige feine Flitterchen beherbergen. Rechts und unten in dem Körper der hier dargestellten Riesenzelle (Fig. 12*R*) ist die Zwischensubstanz oder das ehemalige Protoplasma wenig färbbar, eine helle Masse; nach links hin nimmt allmählich ihre Färbbarkeit zu, bis sie am konvexen Rande der Zelle in eine tief gefärbte, homogene Substanz übergeht. Hier heben sich die hellen Bläschen als »Vacuolen« von dem umgebenden Untergrunde ab und zeigen bedeutende Dimensionen; ihr färbbarer Inhalt ist an dieser Stelle entweder gleich Null oder doch nur ein sehr geringer (links oben in der Figur). Am rechten oberen Rande ist eben diese Zelle vollkommen zerfallen; es befinden sich dort gerinnselartige Bildungen, die jedoch in ihrer Anordnung noch erkennen lassen, dass sie einer Zwischensubstanz entsprechen, welche ursprünglich eine große Reihe bläschenartiger Gebilde unter einander zu einer einheitlichen Masse verband.

Während dieser Figur ein Präparat aus Biondi'scher Lösung zu Grunde lag, stellt Fig. 6 eine Hämatoxylineisenlackfärbung vor. Der Zustand der dort sichtbaren, riesigen, im Ganzen hell gefärbten, in Zerfall begriffenen Zelle ist hier ein ähnlicher, wie er durch die vorige Figur veranschaulicht wird. Die Sekretkörperchen sind hier alle zu bläschenartigen Gebilden verschiedener Größe (in maximo 9 μ Durchmesser) aufgequollen. An dem konvexen Außenrand der Zelle (nach oben hin) ist die Zwischensubstanz zwischen den Bläschen sehr viel dichter und heben sich auch hier wieder die Bläschen von ihrer Umgebung wie Vacuolen ab. Ihr Inhalt erscheint zum Theil noch stark färbbar, zum Theil ist derselbe wasserklar; zwischen beiden Zuständen, von denen der letztere wiederum dem weiter fortgeschritteneren entsprechen würde, finden sich alle Übergänge. Es hat hier den Anschein, als ob die färbbare Substanz mit Vorliebe sich der Wandung des Bläschens anlagert.

In Fig. 9 erscheint der obere Theil der hier abgebildeten Riesenzelle wie schaumig durch die Gegenwart vieler und großer Vacuolen, welche aus den Sekretkörperchen hervorgingen; eben dieselben Bildungen zeigen im unteren Theil der Zelle einen leicht gefärbten homogenen Inhalt, daher sie als helle homogene Kugeln imponiren. Das eigenartige Bild, welches hier vorliegt, kommt wesentlich dadurch zu Stande, dass im oberen Theile der Zelle die Protoplasmareste zwischen den Vacuolen eine starke Färbung aufweisen, was weiter nach unten hin nicht der Fall ist. — In Fig. 10 haben wir eine der Art nach ganz ähnliche Bildung vor Augen; nur ist hier die Zahl der »Vacuolen« und

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

substanzarmen Kügelchen im Ganzen eine geringe, während die Zwischenmasse breiter entwickelt ist. — Fig. 7 und 8 sind nach Hämatoxylineisenlackfärbungen entworfene Bilder. Die Sekretmassen, welche den einst lebenden Zellenkörper vorstellen, haben sich hier gar nicht mehr gefärbt. Die inneren Umsetzungen sind also auf einem Stadium angelangt, welches noch über das Bild der Fig. 6 hinausführt. Wegen der Farblosigkeit der Objekte ließen sich hier die Einzelheiten nicht mit größerer Sicherheit wahrnehmen.

Ich habe schon oben erwähnt, dass der Norm nach jeder Drüsenbeutel nur eine im Zerfall begriffene Zelle zeigt — wenigstens ist dies bei Triton alpestris so der Fall; in dieser Beziehung mögen bei verschiedenen Species mannigfache Unterschiede vorkommen, doch habe ich mich an diesem Punkte auf eine genauere vergleichende Untersuchung nicht eingelassen. Man wird für Triton alpestris demnach annehmen müssen, dass eine Zelle nach der anderen in Sekretmasse umgewandelt wird und dass eben so eine Zelle nach der anderen zur Ausstoßung kommt. Dass die Riesenzellen in den Drüsen in verschiedener Anzahl vorhanden sind — bald sind es viele, bald nur wenige — das ist gewiss zum einen Theil auf die successive Entleerung der Drüsenbeutelchen zurückzuführen; andererseits ist, wie ich ebenfalls schon erwähnte, als sicher anzunehmen, dass die Drüsen ihrer Entstehung nach schon eine verschiedene Größe haben und demnach von Anfang an bald mehr, bald weniger specifische Drüsenzellen enthalten.

Die auf p. 438 bereits kurz beschriebenen »überreifen« Drüsen weichen von der Norm stark ab, da bei ihnen meist der ganze Binnenraum von abgestorbenen und zerfallenden Zellen erfüllt wird, sofern nicht etwa nebenher schon wieder eine Regeneration beginnt (Fig. 11). Diese Drüsen betrachte ich darum als »überreife«, weil ich annehmen muss, dass die Epithelzellen hier nur desswegen alle im Zustande des Verfalles sich zeigen, weil die zuerst abgestorbene Zelle nicht entleert wurde und weil über die Dauer der Zeit hin auch die übrigen Zellen sich demjenigen inneren Zustande näherten, in welchem ihre Umwandlung in normales Sekret hätte eintreten müssen. Die Zellen, die man in der Tiefe solcher Drüsen trifft, zeigen nicht die oben geschilderte Form der inneren Destruktion. Die Sekretkörperchen, die Granula, quellen nicht auf, ja sie sind vielleicht im Durchschnitt sogar etwas kleiner wie sonst. In ihrem Inneren zeigen sie eine Substanzabnahme, derart, dass schließlich nur mehr eine dicke membranartige Hülle bestehen bleibt, während der Inhalt klar (wenig färbbar) erscheint. Bei stärkerer Vergrößerung zeigt sich eine solche Zelle wie durchsetzt von einer Unmasse feiner heller Ringelchen, den

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

optischen Querschnitten der geschilderten bläschenartigen Bildungen. Die Zwischensubstanz, das Protoplasma, zerfällt und schließlich zerfallen auch die Sekretkörperchen ganz und gar. Die ehemaligen Zellen, deren Umgrenzungen sehr oft (aber durchaus nicht immer) noch gut erhalten sind, bestehen jetzt zumeist aus gerinnselartigen Massen (Fig. 11 die beiden oberen Riesenzellen), zwischen denen mancherlei größere Lücken, Hohlräume, auftreten; doch ist hier im Einzelnen nicht auszumachen, wie viel davon Kunstprodukt ist und wie viel dem natürlichen Zersetzungsprocesse entspricht. Auf der anderen Seite jedoch ist wieder auch ganz sicher, dass durch den Zerfall dieser Zellen im Inneren der Drüsen auf sekundärem Wege große und weite, unregelmäßig begrenzte Lumina entstehen, welche sonst in alten Drüsen, die den normalen Entwicklungsgang durchmachen, nicht vorkommen. Bei diesen entstehen besten Falls in der Sekretmasse gegenüber dem Ausführungsgang und in unmittelbarem Anschluss an diesen kleine Aushöhlungen, welche in breiter Öffnung mit der Lichtung des Schaltstückes kommuniciren.

Schwierig ist die Frage zu beantworten, was aus den Kernen aller dieser zu Grunde gehenden Zellen wird. Nun ist das Eine ganz sicher, dass niemals von ihnen irgend welche Neubildungen ausgehen; denn ich habe an vielen Hunderten von abgestorbenen Zellenindividuen mich ganz vergeblich nach etwas Derartigem umgesehen; dagegen ist über das definitive Schicksal der Kerne nur schwer etwas auszumachen. Lange Zeit hindurch zeigen sie ein fast normales Aussehen, doch findet man häufig auch Exemplare, die, wenigstens was das Chromatin angeht, ihre normale Färbbarkeit völlig verloren haben. Ich bin der Meinung, dass sie schließlich mit dem Sekret aus der Drüse entfernt werden und auf diese Weise endlich der Beobachtung auf mikroskopischen Schnitten sich entziehen. Das Eine möchte ich noch hervorheben, dass ich niemals an diesen Kernen typische chromatolytische Figuren habe sich bilden sehen, wie solche von anderen Orten her beschrieben worden sind (52, 40). Zwar kommen in den degenerirenden Zellen untergehende Riesenkerne vor, deren Chromatin vorwiegend wandständig ist, wie dies dem chromatolytischen Process entsprechen würde, allein das Gesammtbild verhält sich in so fern abweichend, als es anscheinend niemals zur Ausbildung kugelschalenförmiger Chromatinansammlungen an der Kernmembran kommt; auch die so überaus charakteristische chromatolytische Fragmentirung kommt nicht zur Beobachtung.

Eigenthümlich und abweichend verhalten sich die Kerne überreifer Drüsen. Diese nehmen sichtlich an Größe ab und oft zeigen sie

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

auf dem Querschnitt eines ganzen Drüsenbeutels nicht über das gewöhnliche Maß hinausgehende Dimensionen. Dabei ist ihre Färbbarkeit offenbar zunächst erhöht. Ich glaube daher annehmen zu müssen, dass diese Kerne aus ihrem Inneren Flüssigkeit an die Umgebung abgeben, und dass auf diese Weise, durch eine abnorme Dichtigkeit der Kernsubstanz, die abnorm hohe Färbbarkeit erklärt wird.

Am Schlusse dieses Kapitels setze ich die oben begonnene Litteraturbesprechung weiter fort.

Drasch (8, p. 249) schreibt über den Salamander: »Bei näherer Untersuchung ergiebt sich nun, dass die Giftzellen in einem Syncytium eingebettet sind. Die Gestalt der Kerne desselben ist außerordentlichen Schwankungen unterworfen, und hängt selbe offenbar von dem physiologischen Zustande der Drüse ab.« »Noch eine andere Art von Zellen liegt im Syncytium und zwar knapp über den Muskeln. Es sind dies stern- oder spindelförmige Gebilde mit großem Kern und häufig mit Pigment im Zellleibe.« An den großen Drüsenbeuteln der Parotis vom Salamander fand ich nun an Präparaten, die mit Böhmer'schem Hämatoxylin und Bordeaux R behandelt waren, durchaus nichts von einem Syncytium. Die Riesenzellen sitzen der Wandung der Drüse auf und begrenzen ein großes Lumen, welches von Sekretmasse erfüllt ist. In dieser gewahrt man eine Unsumme dicht an einander gedrängter, heller, ungefärbter Bläschen verschiedener Größe; ferner findet man da roth gefärbte Körner, die jedoch an Menge sehr zurücktreten. Die Sekretmasse entsteht augenscheinlich durch Zerfall der Drüsenelemente, denn das Epithel ist nicht kontinuirlich über die Drüsenwandung ausgebreitet, sondern man findet weite Lücken von bald geringerer, bald größerer Ausdehnung dazwischen, welche, wie das Lumen auch, von der Sekretmasse kontinuirlich erfüllt werden. Diese Lücken entsprechen zu Grunde gegangenen Zellen, denn die Kerne der letzteren, Riesenkerne, sind zum großen Theil noch erhalten und liegen platt der Drüsenwand auf. Ich kann nur vermuthen, dass Drasch die Sekretmasse im Verein mit den restirenden Kernen für ein lebendes »Syncytium« genommen hat. — Von den stern- und spindelförmigen Zellen, welche häufig Pigment enthalten sollen, habe ich in meinen probeweis angefertigten Präparaten vom Salamander nichts finden können. Bei Triton alpestris habe ich verödete Drüsensäckchen mit pigmenthaltigen Zellen ab und an einmal gesehen; letztere zeigten die Astrosphäre und ich darf sie wohl als Bindegewebszellen oder pigmenthaltige Wanderzellen ansprechen.

Höchst auffallend ist, dass sämmtliche Autoren, welche über die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Parotis der Bufonen gearbeitet haben, in ziemlich übereinstimmender Weise berichten, dass auf der Muskellage der Drüsenwand kein echtes Epithel aufgelagert sei, sondern dass sich dort eine zusammenhängende Protoplasmamasse mit eingelagerten Kernen finde. Wenn man diese Angaben für wahr nehmen will, so wäre dann hier ein echtes Syncytium vorhanden. Für meine Person werde ich nicht eher von dem Zutreffen dieser Darstellungen überzeugt sein, als bis man gezeigt hat, dass es unmöglich ist an der Hand der sonst diesem Zwecke dienenden protoplasmafärbenden Mittel Zellengrenzen nachzuweisen.

Ähnliche Verhältnisse, wie ich sie beim Triton bezüglich der Sekretbildung auffand, sind für den Axolotl schon von Paulicki (41, p. 150) beschrieben worden. Dieser Autor äußert sich folgendermaßen: »In den großen Drüsen findet sich nun fast regelmäßig die vorderste Drüsenzelle von anderem Aussehen als die übrigen Drüsenzellen. Die Zelle erscheint zunächst bedeutend heller und besitzt nicht das gleichmäßig körnige Aussehen, sondern auf einer wasserhellen Grundfläche sieht man Figuren, die in ihrem Aussehen an Fetttropfen erinnern. Es macht den Eindruck, als ob hier das Protoplasma der Zelle in eine fettige Sekretmasse umgewandelt wäre.« Ich entnehme hieraus, dass auch beim Axolotl der Regel nach die dem Ausführungsgang benachbarte Zelle in toto in Sekretbestandtheile übergeht. Merkwürdigerweise hat Paulicki an den Drüsen keinen Ausführungsgang nachweisen können.

Ich will hier schließlich noch erwähnen, dass Klein (25, p. 293) an Riesenzellen, die er in frischem Zustande untersuchte, einige sehr bemerkenswerthe Beobachtungen machen konnte. Er sah nämlich, dass sie »sehr hübsche amöboide Bewegungen« ausführen. »Die Bewegungen bestehen in dem Hervorwölben von kleineren oder größeren Buckeln mit oder ohne Fettpartikeln; diese vergrößern sich oder werden wieder eingezogen. In vielen Fällen habe ich die Abschnürung größerer oder kleinerer solcher Buckeln — ebenfalls mit Fettpartikeln gefüllt — verfolgt. Die freigewordenen kernlosen Buckel bewegen sich ganz deutlich durch geraume Zeit.« Von diesen Vorgängen ist doch sehr fraglich, ob sie im Verlaufe der normalen Thätigkeit an den Giftdrüsen vorkommen[1]. Ich halte vielmehr dafür, dass die Bewegungen der Riesenzellen und die höchst merkwürdigen Abschnürungen erst in Folge abnormaler durch die Methode der Präparation gegebener Reize herbeigeführt

[1] Vgl. 26, p. 408. Wenn Klein meint, dass diejenigen Zellen, welche man in seiner Fig. 1, Taf. XVIII zunächst dem Ausführungsgang gelegen sieht, in der Lage sind ihr Sekretmaterial aktiv ausstoßen zu können, so muss ich dieser Vorstellung lebhaft widersprechen. Diese Zellen sind vielmehr bereits abgestorbene oder im Absterben begriffene Elemente.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wurden. Ich erinnere hier an die Beobachtungen von Schmidt (44) und R. Heidenhain (16), wonach auf besondere Reize hin die Kuppen der Flimmerzellen und der Darmepithelzellen sich abschnüren können, was gewiss doch nicht ein Vorgang ist, welcher der Norm entspricht. Klein hat ferner gesehen, dass »große und kleine Riesenzellen wie mit einem Ruck ihre Fettpartikel ganz oder theilweise entleeren«. Auch diese Beobachtungen sind nach meinen Untersuchungen nicht auf einen der Norm entsprechenden Sekretionsvorgang zu beziehen, schon aus dem einen Grunde nicht, weil in alten Giftdrüsen beim Triton, — und Triton cristatus ist das Untersuchungsobjekt Klein's —, gar kein Lumen vorhanden ist, in welches hinein die »Fettpartikelchen« ausgestoßen werden könnten. Was es mit diesen »Fettpartikeln« für eine Bewandtnis hat, weiß ich nicht. Es könnten wohl die albuminoiden und leicht färbbaren Giftkörner nebenbei auch noch Fett enthalten, allein ich kann über diesen Punkt nichts aussagen, da mir mit Osmiumsäure gehärtete Präparate nicht zu Gebote stehen. Im Übrigen haben auch die neueren Autoren nichts von Fett in den Giftdrüsen erwähnt.

Kapitel V. Über den Zellersatz in den Giftdrüsen.

Mit den Verhältnissen der Regeneration in den Giftdrüsen haben sich bisher drei Autoren speciell beschäftigt: Calmels, P. Schultz und Seek.

Calmels (l. c. p. 322 ff.) berichtet, dass bei Bufo die älteren cylindrischen »Giftzellen« nahe der Basis eine seitliche Protoplasmaansammlung ausbilden (une monticule de protoplasma), in welcher ein neuer Kern »endogen« aus einem kleinen Knötchen (un nodule à peine teinté de rose par le carmin) entsteht. Diese protoplasmatischen gekernten Scheibchen schnüren sich späterhin von den Mutterzellen ab und liegen dann in der Tiefe des Epithels zwischen den Basen der älteren Zellen. Die jungen Zellen sind zunächst im optischen Querschnitt dreieckig, die Basis des Triangels ist nach außen, die Spitze nach innen gekehrt, so dass sich die letztere keilförmig zwischen die Nachbarzellen einschiebt. Während die älteren Zellen zerfallen, wobei der Kern atrophirt, geht aus den Ersatzzellen eine endothelähnliche Formation hervor, welche die Wand der Drüse bekleidet. Aus diesen flachen Zellen gehen dann höhere Zellenformen hervor: kubische und schließlich cylindrische; letztere werden zu typischen Giftzellen. Nach den Abbildungen von Calmels zu urtheilen ist es sehr leicht möglich, dass der Autor die Querschnitte glatter Muskelzellen für jugendliche Ersatzzellen gehalten hat. Da die dreieckigen Querschnitte glatter Muskelzellen in den einen Fällen den Kern gar nicht zeigen würden, während er

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wiederum in anderen Fällen bald in voller Breite, bald nur an der äußersten feinen Spitze vom Messer erreicht sein kann, so würde sich nach solchen Bildern auch die eigenthümliche Hypothese von der endogenen Entstehung des Kernes erklären. Schon P. Schultz (l. c. p. 42 ff.) vermuthet, dass Calmels Epithelzellen mit Muskelzellen verwechselt hat. Jedoch geht Schultz in seinen Vorwürfen Calmels gegenüber viel zu weit. Die Zellenformen, die Calmels als Type cubique und Type cylindrique élevée beschreibt, kommen thatsächlich in jugendlichen Giftdrüsen vor, und es brauchen hier keine weiteren Verwechselungen mit Muskelelementen vorzuliegen.

P. Schultz lässt sich über das Drüsenepithel und dessen Entwicklung vernehmen wie folgt: »Dasselbe besteht aus flachen, bald rundlichen, bald unregelmäßigen, im Verhältnis zu ihrer späteren Entwicklung außerordentlich kleinen Zellen mit großem Kern und trübem, dunklem, meist gleichmäßigem Protoplasma. Das ist der Jugendzustand der Giftzelle, Giftkörner sind in ihr nicht vorhanden .... Die jugendlichen Zellen liegen unmittelbar über den kontraktilen Fasern und finden sich überall in den Drüsen mit Ausnahme des Drüsenhalses. Aber sie bilden nicht etwa eine gleichmäßige, die ganze Innenfläche der Drüse überziehende Epithellage, wie man wohl erwarten sollte, vielmehr finden sich dieselben im ruhenden Zustande der Drüsen nur hier und da zerstreut .... Es findet hier nicht eine gleichmäßige, nicht eine gleichzeitige Entwicklung des ganzen Epithels statt,« — so dass also immer jugendliche Zellen zurückbleiben, von denen her die Regeneration stattfindet.

»Die Vermehrung der Zellen geschieht durch indirekte Kerntheilung; die hier gefundenen Kerntheilungsfiguren sind von so mächtiger Größe, wie man sie selten findet.« Das Merkmal der Giftzellen erhalten diese jugendlichen Zellen durch das Auftreten der Giftkörner. Durch ein Größenwachsthum, an welchem der Kern Theil nimmt, erreichen die Zellen ihren enormen Umfang. Die Sekretmasse geht aus den Überbleibseln abgestorbener Zellen hervor; der Kern geht mit zu Grunde.

In wie weit diese Schilderungen von Schultz für die großen Drüsen des Salamanders und der Kröten zutreffend sein mögen, entzieht sich meinem Urtheil. Beim Triton geschieht die Regeneration der zu Grunde gehenden Zellen in einer durchaus anderen Weise, wie wir sehen werden. Von den bei Schultz erwähnten enorm großen Theilungsfiguren habe ich an meinem Objekt nichts finden können. Möglich, dass Schultz diejenigen Riesenkerne, welche eine besonders deutliche bipolare Orientirung des Chromatingerüstes zeigten, für echte mitotische

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Knäuelfiguren genommen hat. Sagt doch schon Klein, dass die Anordnung der Gerüste in den Riesenkernen der sogenannten »Korbform« der mitotischen Kerne entspräche.

Die merkwürdigsten Auseinandersetzungen hat Seek über die Neubildung der verloren gegangenen Drüsenelemente gegeben. Durch eine konsequente Serie histologischer und physiologischer Grübeleien hat sich der Autor glücklich die glatten Muskelzellen abdisputirt, so dass sie ihm schließlich zu Ersatzzellen werden, welche, »wie es scheint zeitlebens von dem Thier durch kontinuirliches Nachrücken von den Zellen des Rete Malpighi neugebildet und nachgeschoben werden«. Diese Auffassung der Dinge ist nicht mehr als ein litterarisches Kuriosum. Irgend welche thatsächliche Befunde betreffs der Regeneration in den Drüsen finde ich bei Seek nicht.

Wie der Leser ersieht schließen sich die Angaben der drei citirten Autoren gegenseitig aus, sofern man annimmt, dass bei allen Amphibien die Wiederanbildung der Drüsenelemente in der gleichen Weise geschieht. Unter dieser Bedingung würden, wenn einer von ihnen im Rechte wäre, die Angaben und Anschauungen der anderen vollkommen irrig sein. Was die von mir wesentlich an Triton alpestris beobachteten zur Regeneration in Beziehung stehenden Thatsachen anlangt, so habe ich in der Litteratur auch nicht die geringste Andeutung davon gefunden, dass jemals an den Hautdrüsen der Amphibien auch nur irgend etwas von fern her Ähnliches gefunden worden wäre. Ich stehe also wiederum mit meinen Vorgängern in vollkommenem Widerspruch und erst spätere Arbeiten können zeigen, wer hier schließlich das Richtige getroffen hat.

Bei der nachfolgenden Beschreibung des in den Giftdrüsen stattfindenden Erneuerungsprocesses, gehe ich von Fig. 12 aus, welche ein etwas weiter vorgeschrittenes Stadium demonstrirt.

Die zu dieser Abbildung gehörige Drüse war kugelig und es lag ein mittlerer Durchschnitt vor, in welchem der Ausführungsgang im Längsschnitt getroffen war. Im rechten oberen Quadranten des Drüsenbeutelchens, — es ist nur die obere Hälfte desselben zur Wiedergabe gekommen —, zeigt sich hier eine typische Bildung, die ich in außerordentlich vielen Fällen in ähnlicher Weise wiederkehren sah: man gewahrt da ein zweites, kleineres, mit einem Lumen versehenes Drüsenbeutelchen, welches innerhalb der alten Giftdrüse gelegen, an deren Wandung platt angedrückt ist. Dieses jugendliche Epithelsäckchen, welches alle epithelialen Theile der alten Drüse mit Ausnahme der Schalt-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zellen in sich vorgebildet enthält, ist bestimmt sich an Stelle der alten zerfallenden Giftzellen zu setzen und neuerdings den Drüsenbalg vollkommen auszufüllen.

Die Zusammensetzung der neuen Drüsenanlage ist auf diesem Stadium bereits eine außerordentlich komplicirte. Man kann zunächst ein schmaleres Halsstück bei *H* von einem breiteren Drüsenkörper unterscheiden; beide Theile gehen ohne eine besondere Grenzmarke in einander über. Im Halstheil ist das Lumen stets nur ein äußerst feiner Kanal (vgl. auch Fig. 13), welcher in der Nähe des Schaltstückes frei mündet. Nach dem Drüsenfundus hin erweitert sich gewöhnlich das Lumen etwas, doch meist nicht in sehr beträchtlicher Weise. Dass in Fig. 12 das Lumen sehr breit erscheint, hat seinen Grund nur darin, dass zur Zeichnung diejenige Einstellungsebene aufgesucht wurde, bei welcher das Lumen den breitesten optischen Querschnitt aufwies; in anderen Einstellungsebenen war das Lumen, beiläufig auf einem Schnitt von 0,01 mm, durch Zellen der Wandbekleidung bereits vollständig verlegt. Auch wurde die Einstellungsebene zweckentsprechend während der Aufnahme der Kontourlinien derart geändert, dass alle Aussackungen des Lumens mit wiedergegeben werden konnten. Im Querschnittsbilde würde sich das Drüsenlumen jedenfalls nur als ein schmaler Spaltraum gezeigt haben. — Das Drüsenlumen ist ferner bei allen etwas weiter vorgeschrittenen Stadien meist ein unregelmäßiger Kanal oder Gang, welcher gar nicht selten röhrenförmige Seitenausläufer (Fig. 20 bei L_3) zwischen die benachbarten Zellen hineinschiebt. Diese Seitenausläufer können bis auf die Muskelwand hinabreichen (vgl. Fig. 13 bei L_2).

Erhält man auf diesem Stadium einen Querschnitt durch den Drüsenhals, so glaubt man einen quergeschnittenen kleinen Tubulus vor Augen zu haben (Fig. 6 *Dr.A*). Der Drüsenkörper ist sehr viel voluminöser. Schon an den Längsschnitten (Fig. 12) ersieht man, dass seine Dicke gegen das blinde Ende hin beträchtlich zunimmt. Noch größer ist die Volumenzunahme in der Breitenausdehnung, wie dies auf Querschnittsbildern leicht ersichtlich ist (Fig. 20, 21). Ein derartiges, junges Drüsensäckchen, wenn es vom Schnitt durchquert wird, zeigt ungefähr die Form eines Halbmondes. Die konvexe stark gewölbte Seite liegt der Wand der alten Drüse an; die Innenseite, welche an die alten Giftzellen anstößt, ist abgeflacht, leicht konvex oder leicht konkav gestaltet. Mithin hat die ganze Bildung ungefähr die Gestalt eines abgeflachten Beutels, von dessen Breitseiten die eine, die äußere, die Wölbung einer Kugelfläche zeigt, während die andere mehr abgeflacht ist.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Man kann ferner im Allgemeinen sagen, dass die voluminösere Gestaltung des Drüsenkörpers wesentlich auf Rechnung einer Größenzunahme der Drüsenzellen kommt, denn die Entfaltung des Drüsenlumens ist dem gegenüber eine unwesentliche.

Der Hauptdrüsengang, — von den etwa vorkommenden Seitenzweigen abgesehen —, hält sich in seinem Verlaufe nahe der inneren abgeflachten Grenzfläche der Drüsenanlage (Fig. 11, 20, 21) und liegt, bei der Betrachtung im Querschnittsbilde, von beiden Seitenflanken des Drüsenbeutelchens gleich weit entfernt. Wird der oft nur feine Kanal zufällig der ganzen Länge nach getroffen, so zeigen sich von ihm aus gerechnet nach einwärts hin die Epithelzellen des Drüsenkörpers verhältnismäßig niedrig, während sie auf der Außenseite sehr viel höher sind (Fig. 11). Diese niedrigen Zellformen, welche das Lumen des jungen Drüschens von dem Inhalt der alten Giftdrüse trennen, zeigen auch sonst in mancher Beziehung ein abweichendes Verhalten und will ich sie daher besonders bezeichnen; ich nenne sie Deckzellen (Fig. 12, 13, 20, 21).

Ehe ich nun die verschiedenen Zellenarten bespreche, welche in diesen Drüsenanlagen vorkommen, will ich die Entwicklung ihrer äußeren Formen von der ersten Entstehung an bis zur völligen Ausbildung der jungen Giftdrüschen (Fig. 17) zur Darstellung bringen.

Fig. 9 und 10 stellen zwei der frühesten Stadien vor, welche ich in meinen Präparaten auffinden konnte. In der Drüse, welche der ersteren Abbildung entspricht, ist der Ausführungsgang der Länge lang getroffen; in dem Exemplar, welches zu der anderen Figur gehört, war, wie man sieht, das Schaltstück tangential angeschnitten. Auch hier liegt also ein ungefährer mittlerer Durchschnitt von einem zum anderen Pole der Drüse vor. Von dem Inhalt des alten Drüsenbeutels ist in beiden Fällen nur die dem Ausführungsgang benachbarte in Zersetzung begriffene Zelle nachgezeichnet worden. Man sieht nun, dass zur einen Seite des Ausführungsganges auf einem schmalen Bezirke, dessen Längserstreckung in die Richtung eines Drüsenmeridianes fällt, auf einer Stelle, an welcher sonst in alten Giftdrüsen nur ganz flache, abgeplattete Elemente zu liegen kommen (Fig. 1 und 2), eine epitheliale Wucherung entstanden ist, welche im Inneren ein Lumen beherbergt und im Ganzen etwa wie ein kleiner Tubulus sich ausnimmt. Der Fundus eines solchen blinden Röhrchens ist nicht oder nur sehr wenig voluminöser als der weiterhin gegen das Schaltstück hin gelegene (spätere) Halstheil.

Die diese Bildungen zusammensetzenden Zellen sind klein, mit relativ großen Kernen, und die Kerne liegen der Wand der alten Drüse

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

genähert. Die Zellenleiber, deren protoplasmatische Substanz meist keine Besonderheiten bietet, wölben sich nach einwärts um den Drüsengang herum; es scheint, dass der letztere innerhalb einer ursprünglich soliden Wucherung als einfache Spaltbildung zwischen den Zellen entstand. Besondere »Deckzellen« konnte ich auf diesem Stadium noch nicht unterscheiden.

Ob diese Drüsenanlagen sich von jenen abgeflachten Zellen her entwickeln, welche sonst an dieser Stelle in den alten Drüsen zu finden sind, oder ob sie ihren Ursprung von den Schaltzellen aus nehmen, konnte ich am Objekt selbst nicht entscheiden. Jedenfalls aber spricht die größere Wahrscheinlichkeit für den ersteren Modus der Entwicklung. Eben so wenig kann ich endgültig darüber aburtheilen, ob diese Zellen sich der Norm nach auf dem Wege der direkten oder indirekten Theilung vermehren. Bilder, welche auf die erstere Theilungsform schließen lassen, habe ich überhaupt nicht, Mitosen nur dreimal gefunden. An diesen Misserfolgen der Untersuchung waren gewiss nicht die Präparationsweisen Schuld, denn die mitotischen Figuren zeigten sich in der Malpighi'schen Lage der Epidermis sehr oft in der schönsten Weise konservirt und gefärbt, und ließen sich leicht auch in großen Mengen auffinden. Die angezogene Frage, ob Mitose oder Amitose, wird sehr schwer zu entscheiden sein, da wie ich weiter unten noch zeigen werde, es wohl ganz sicher ist, dass die Entwicklung der jungen Drüsen außerordentlich langsam vor sich geht und dass man schon aus diesem Grunde an unserem Objekte Zelltheilungen nur sehr selten finden wird.

Die geschilderten, kleinen, schon mit einem Lumen versehenen Drüsenanlagen nehmen nun successive an Größe zu und wachsen an der Wand der alten Drüse entlang, sich zwischen der Muskulatur auf der einen Seite und den alten Giftzellen andererseits immer weiter nach abwärts vorschiebend. Hierbei nimmt der gegen das blinde Ende hin gelegene Theil der Drüsenanlage relativ rascher an Volumen zu und die Deckzellen fangen an sich deutlich zu sondern. Wir gelangen zu dem Stadium der Fig. 12 und auch über dieses hinaus noch wird die anfängliche Wachsthumsrichtung zunächst in der gleichen Weise beibehalten. So schiebt sich das an Volumen immer mehr gewinnende Drüschen allmählich gegen den unteren Pol der Drüse hin vor und erreicht diesen schließlich. Ein solches Stadium ist in Fig. 11 festgehalten worden. Hierbei will ich erwähnen, dass die Dickenausdehnung der abgeflachten und an die Wand gedrückten Drüsenanlage keine konstante ist; vielmehr wechselt der Tiefendurchmesser von frühen Stadien an. So kann, wenn die Gesammt-Entwicklung so weit gediehen ist,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

wie Fig. 11 veranschaulicht, unter Umständen schon die ganze eine Hälfte des alten Drüsenbeutels von jungen Zellen ausgefüllt sein. In dem unteren Theile der Drüsenanlage, welche in der angezogenen Fig. 11 zur Abbildung gebracht ist, lief der Drüsengang in einen sehr feinen Kanal aus. Erst in diesen weiter vorgeschrittenen Entwicklungszuständen findet man an letzterem ein reichlicheres Auftreten von feinen Seitenästchen; sie scheinen indess nicht immer vorhanden zu sein, und ist dies der Fall, so kommen sie bald in größerer bald in geringerer Anzahl zur Beobachtung.

Während die Neubildungen im Inneren der alten Drüsen heranwachsen, muss natürlich eine allmähliche Entleerung der Mutterdrüsen stattfinden. Wenn man sich nun zwei unmittelbar auf einander folgende Stadien vorstellt, bei denen in dem einen Fall ein oder zwei Riesenzellen noch erhalten sind, während diese in dem anderen schon ausgestoßen wurden, so wird man einsehen, dass in beiden Fällen das bloße histologische Bild vollkommen verschieden ausfallen muss. Denn wenn auch nur eine Riesenzelle vorhanden ist, so beherrscht sie (auf dem mittleren Schnitte von Pol zu Pol) doch das mikroskopische Bild. Wir müssten also im weiteren Verfolge der Entwicklung einmal an eine Stelle kommen, wo dem äußeren Ansehen nach ein plötzlicher Sprung stattfindet, und zwar würden die äußerlichen Unterschiede der beiden in Frage kommenden Stadien um so mehr ins Auge fallen, als die vollkommen entleerte Drüse jedenfalls relativ klein, die unvollkommen entleerte in Folge der Gegenwart einer oder der anderen Riesenzelle relativ sehr groß ist. Da man ferner den Regenerationsprocess häufig auch in »überreifen« Drüsen antrifft, in denen also viele Zellen auf einmal in Zerfall begriffen sind, so wäre es möglich, dass diese bei gegebener Gelegenheit simultan zur Ausstoßung kommen: jener Sprung in dem äußeren Bilde der Entwicklung, von dem ich sprach, könnte also unter Umständen ein dem bloßen Anscheine nach ganz außerordentlicher sein. Auf welchem Punkte der Entwicklung nun der Norm nach die letzten alten Giftzellen entleert werden, zu welcher Zeit also jene plötzliche Umgestaltung des Drüsenkörpers erfolgt, das weiß ich nicht mit Sicherheit anzugeben. Indessen habe ich bezüglich der Beurtheilung dieser Frage an meinen Präparaten doch einigen Anhalt. Ich finde nämlich diejenigen Fälle sehr rar, in welchen die wachsende jugendliche Anlage sich (über das Stadium der Fig. 11 hinaus) auch noch in die andere Hälfte des alten Drüsenglobus hinein ausdehnt. Es könnte also immerhin sein, dass diejenige Kontraktion der glatten Muskelhaut, welche aus einer alten in Regeneration begriffenen Drüse plötzlich eine jugendliche nur aus

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

jungen Zellen bestehende macht, etwa schon zu einer Zeit erfolgt, in welcher die Neubildung annähernd auf dem Stadium der Fig. 11 befindlich ist. Es sind mir aber doch mehrfach Drüsen vorgekommen, innerhalb deren die junge Anlage sich ziemlich weit über den unteren Drüsenpol hinweggeschoben hatte; daneben war in einigen Fällen nur noch eine Riesenzelle vorhanden. In einem anderen Falle, der eine sehr große Drüse betraf und von mir in Fig. 13 zur Abbildung gebracht worden ist, war zwar schon etwa $^3/_4$ der ganzen Fläche des mittleren Durchschnittes von jungen Drüsenelementen bedeckt, doch fand sich daneben noch eine ganze Reihe von in völligem Zerfall begriffenen Riesenzellen. (Das Lumen der jungen Drüsenanlage ist auf diesem Schnitt nur abschnittweise getroffen; doch lässt sich unschwer erkennen, dass hier die gesammte Zellenmasse von vielen seitlichen Abzweigungen [L^1, L,^{2} L,^{3} L^4] des Hauptkanals durchsetzt wird; die ersteren gehen an zwei Stellen bis auf die Muskelhaut herab; vgl. die Figurenerklärung.)

In Fig. 16 endlich stelle ich eine nicht ganz von Pol zu Pol, sondern etwas seitwärts vom Hals der jungen Anlage durchschnittene Giftdrüse vor, die gerade in dem Momente zur Fixirung gekommen ist, in welchem die allerletzten Reste der alten Giftzellen ausgestoßen werden sollen. Von solchen Überbleibseln fallen namentlich ein großer (überfärbter) Riesenkern und einige gerinnselartige Bildungen ins Auge. Was die jungen Giftzellen anlangt, so füllen sie den größten Antheil des ganzen Drüsenbeutels aus und man bemerkt wiederum den typischen Unterschied zwischen den platten Deckzellen einerseits und den übrigen cylindrischen Elementen andererseits. Das Drüsenlumen ist angeschnitten und bei L sichtbar.

Da aus dem in Fig. 16 abgebildeten Entwicklungsstadium nicht unmittelbar jene Formen der Giftdrüsen hervorgehen, die durch die Gegenwart der Riesenzellen und durch den Mangel eines Lumens charakterisirt sind, sondern da zunächst, wie die Fig. 17, 18, 19 lehren, jugendliche, mit einem Lumen versehene und von Cylinderepithel ausgekleidete Drüschen sich heranbilden, so wird jedenfalls der letzte Schritt in der geschilderten ersten Etappe der Entwicklung darin bestehen, dass nach oder während der Ausstoßung der letzten alten Zellenreste (siehe Fig. 16 im Vergleich zu Fig. 18) das Lumen der jungen Anlage sich beträchtlich vergrößert und nun die Deckzellen sich entweder an die noch freien Theile der alten Drüsenwand anlegen oder vielleicht auch zu Grunde gehen, eine Möglichkeit, die zwar sehr wenig Wahrscheinlichkeit für sich hat, aber doch nicht ganz von der Hand zu weisen wäre. Man denke sich das in Fig. 16

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

mit *L* bezeichnete Lumen um ein Beträchtliches vergrößert: dann würde dieses jugendliche Epithelsäckchen auch gegen die noch freie Wand des alten Drüsenbeutels hin zur Entfaltung gekommen sein und diesen ganz ausfüllen. Geht der Process in dieser Weise vor sich, dann würde ferner das auf diese Weise neu konstituirte Giftdrüschen anfänglich nicht symmetrisch gebaut sein, sondern es müsste, wenn der Schnitt durch die schmale Reihe der abgeflachten ehemaligen Deckzellen hindurchfällt, ein unsymmetrisches Querschnittsbild entstehen, da ja auf der gegenüberliegenden Seite die Zellenformen viel höhere wären. Wenn man nun viele jugendliche von Pol zu Pol durchschnittene Giftdrüschen auf diesen Punkt hin untersucht, so trifft man unter anderen auch auf stark asymmetrische Formen, welche den besprochenen theoretischen Bedingungen vollkommen genügen. Aus diesem Grunde bin ich geneigt zu glauben, dass die Deckzellen zunächst nicht zu Grunde gehen, sondern beim Aufbau der Drüsenwand mit Verwendung finden.

Ist schon die äußere Formgestaltung der jungen Drüsenanlagen in manchen Beziehungen schwierig einzusehen, so gilt dies noch bei Weitem mehr von ihrem zelligen Inhalt. Wir können da große und kleine Zellen von verschiedenartiger Form und verschiedenartigem Inhalt unterscheiden, wobei es aber nicht gelingt für jeden einzelnen Typus gleicher Zeit auch die physiologische Bedeutung festzustellen. Die eine Annahme erscheint mir jedoch unabweislich, dass nämlich in den jungen Drüsensäckchen schon von frühen Zeiten an Sekrete abgeschieden werden. Hierauf weist schon die vollständige und hohe Ausbildung des ausführenden Apparates hin, ich meine die in älteren Stadien oft reichliche Verzweigung des primären Drüsenganges; ferner kommen auch an den Zellen gewisse Anzeichen vor, welche auf einen specifischen Wechsel des funktionellen Zustandes schließen lassen.

Die Form und Größe der Zellen ist, wie oben erwähnt, in den jungen Drüsenanlagen außerordentlich veränderlich. Im Allgemeinen nimmt die Größe der Elemente nach dem Halstheil hin kontinuirlich ab (Fig. 11 und 12); ferner sind diejenigen Zellen, deren Basis der abgeflachten oder leicht gekrümmten inneren Oberfläche des Drüsenbeutelchens entspricht, auffallend niedrig; dies sind die Deckzellen (Fig. 11 und 12); im Gegensatz hierzu sind die anderen Elemente des Drüsenkörpers, deren Basalseite auf der Muskelwand aufruht, im Durchschnitt viel größer, weiter gegen den Drüsenfundus hin oft hochcylindrisch (Fig. 20, 21). Allerdings muss ich bemerken, dass auch in dieser äußeren Epithelplatte — ganz abgesehen vom Drüsenhalse —, niedrige Zellenformen vorkommen können (Fig. 20), welche zwischen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

den Basen der Nachbarzellen eingeschlossen liegen. In einzelnen Fällen gelang es mir zu sehen, dass eine solche kleine Zelle von einer Abzweigung des Hauptdrüsenganges erreicht wurde; ob dies immer der Fall ist, steht dahin. Da man offenbar sehr leicht durch die wechselvollen Bilder, welche Schief- und Tangentialschnitte durch die Wand des Drüsenbläschens erzeugen, zu Täuschungen über die Konstitution des Epithels veranlasst werden kann, so muss ich schließlich erklären, dass ich nicht weiß, ob man diese sehr unregelmäßig gestaltete äußere Wand der Drüsenanlage unter die typisch einschichtigen oder vielschichtigen Epithelien subsumiren soll. Mir scheint fast, dass ich, — unter Hinzurechnung aller von mir beobachteten Einzelfälle —, hier auf die Gegenwart einer atypischen Bildung schließen müsste. Ist dies der wirkliche Thatbestand, so wird es an diesem Epithel erst dann zur Ausbildung einfacherer Verhältnisse kommen, wenn bei der Konstituirung der jugendlichen Einzeldrüse das Lumen sich entfaltet und die Mehrzahl der unregelmäßigen Aussackungen desselben verschwinden.

Eben so verschiedenartig wie die Größe und Form der Epithelzellen junger Drüsenanlagen ist, eben so mannigfaltig ist ihr Inhalt.

Was zunächst die meist kugligen oder ovoiden Kerne anlangt, so habe ich besondere Merkmale an ihnen nicht wahrnehmen können. Sie lassen neben dem Chromatin und Lanthanin häufig eine Mehrzahl von Nucleolen erkennen. Auffallend ist, dass ein Theil der Kerne substanzarm erscheint und sich nur wenig färbt; hiervon wird noch weiter unten die Rede sein.

Was den Zellenleib angeht, so sind sehr viele Drüsenelemente dadurch ausgezeichnet, dass sie schon die Giftkörner in massenhafter Zahl zur Ausbildung gebracht haben. An ihnen zeigt sich nun ein ganz eigenartiges färberisches Verhalten. In einem großen Theil meiner in Biondi'scher Lösung gefärbten Präparate nämlich haben sich die jungen »Giftkörner« nicht purpurroth wie in den alten Riesenzellen, sondern orange gefärbt. Da hierdurch die Gesammtfärbung der jungen Drüschen bedingt wird, so heben sie sich schon bei ganz schwacher Vergrößerung scharf und deutlich von den Zellen der alten Giftdrüsen ab. Dies Verhalten ist es auch, welches Herrn Dr. M. Heidenhain schon vor Jahren zur Entdeckung der jungen Drüsenanlagen führte, einen Befund, den er mir dann zur weiteren Verfolgung übergab.

Nicht in allen Zellen sind die Granula gleich groß. Die Deckzellen enthalten, wenn überhaupt, meist nur feinere Granula, während die größeren Elemente der äußeren Zellenplatte im Allgemeinen gröbere Granula mit sich führen (Fig. 11 und 13). Dies ist das

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Verhalten im Körper des Drüsenbeutelchens; in der Halsgegend trifft man mit ziemlicher Konstanz auf fein granulirte Zellen (Fig. 11, 12, 13). Unter diesen fand ich bei Tr. alpestris häufig ein oder zwei, die tief purpurroth gefärbte Granula enthielten (Fig. 13 E_1); was diese im mikroskopischen Bilde höchst auffallende Erscheinung zu bedeuten haben mag, bleibt völlig unklar. Viel seltener ist es, dass man in der äußeren Zellenplatte weiter gegen das blinde Ende hin auf fein granulirte Zellen stößt. Abgesehen von den schon erwähnten Ausnahmefällen (Fig. 13 E_1) färben sich die feinen Granula durchgehends viel weniger als die gröberen und sind darum sehr viel schwerer wahrzunehmen.

Häufig kann man die Beobachtung machen, dass die eine Drüsenanlage durchschnittlich kleinere, die andere durchschnittlich gröbere Granula enthält. Hierbei kann es vorkommen, dass ein jüngeres Drüsensäckchen im Allgemeinen gröbere, ein älteres feinere Granula enthält. So stieß ich auf Drüsenanlagen des in Fig. 11 wiedergegebenen Stadiums, welche doch nur einzelne gröber granulirte Elemente enthielten.

Was die erste Entstehung der Granula anlangt, so kann man sie mitunter schon in so jungen Drüsenanlagen, wie sie in Fig. 9 und 10 dargestellt sind, in den Zellen am blinden Ende des kleinen Tubulus erkennen; sie erscheinen dort bei ihrem ersten Auftreten in äußerst feiner Art und sind nur sehr wenig färbbar (in Biondi'scher Lösung).

Außer den gröber und feiner granulirten Zellen enthalten die Drüsensäckchen auch solche, welche ein geformtes Sekretmaterial nicht zur Ausbildung bringen. Derartige Elemente finden sich einerseits am Drüsenhalse, konstant z. B. in der nächsten Nachbarschaft des Schaltstückes (Fig. 11, 12 und 13); zweitens enthalten aber auch etliche von den Deckzellen überhaupt keine Granula und schließlich drittens gehören dazu, wie es scheint, oft auch jene kleinen Zellen, welche sich in der äußeren Epithelplatte zwischen den Basen größerer Nachbarelemente eingeschaltet finden.

Hier erwähne ich auch diejenigen Zellen, welche durch helle, substanzarme, sich wenig färbende Kerne ausgezeichnet sind (Fig. 13 E_3). Man findet sie zwischen den Zellen anderer Art hier und dort eingeschaltet, gleichsam eingequetscht vor, denn sie zeigen nur schmächtige Formen. Da Zellen dieser Gattung überhaupt nur selten vorkommen, so bin ich nicht in der Lage gewesen ein ausgiebiges Material in Betreff ihrer aufsammeln zu können. Der Schnitt trifft sie außerdem meist nicht der ganzen Länge nach, sondern man hat nur einen Abschnitt der Zelle vor Augen; darum tragen natürlich meine Beobachtungen an

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

dieser Stelle einen sehr fragmentären Charakter. Was man am Zellenleib sehen kann, ist, dass er in ähnlicher Weise substanzarm erscheint wie der Kern; körnige Bildungen im Protoplasma habe ich nicht mit Sicherheit beobachten können, sie kommen hier vielleicht nicht vor. Der Kern ist mitunter deutlich nach dem Lumen hin verlagert.

Wenn ich ein Urtheil über diese Zellenkörper abgeben darf, so möchte ich die Ansicht aussprechen, dass es sich um absterbende Elemente handelt, die späterhin völlig zu Grunde gehen. Ich bin geneigt die röhrenförmigen Seitenzweige des Hauptdrüsenganges (vgl. Fig. 20) auf die Zerstörung schmaler Zellen zurückzuführen, nach deren Zerfall das von ihnen eingenommene Territorium einen Theil des Drüsenlumens bilden würde. Eine solche Hypothese würde auch eine Erklärung für den Umstand abgeben, dass das Drüsenlumen mit seinen Aussackungen gar nicht so selten die Oberfläche der Muskelhaut erreicht. Eben so bin ich geneigt überhaupt alle groben Unregelmäßigkeiten an der inneren Begrenzungsfläche des Drüsenepithels auf einen Ausfall einzelner Elemente mit nachfolgendem mehr oder minder unvollkommenem Zusammenschluss der Nachbarzellen zurückzuführen; derartige grobe Unregelmäßigkeiten sieht man in Fig. 11 und 13 bei *L*. In dieser Annahme bestärken mich zwei Umstände. Erstens konnte ich auf einem Schnitt der jungen Drüsenanlage der Fig. 16, welcher dem hier wiedergegebenen benachbart war, konstatiren, dass eine von den großen prismatischen Epithelzellen der ganzen Länge nach so vollständig zum Schwund gekommen war, dass an ihrer Stelle nur mehr ein gleichgeformter breiter Kanal bestand; die Thatsache, dass in den jungen Drüsensäckchen Zellen überhaupt zu Grunde gehen können, steht also fest. Zweitens kommt hier als wesentlich in Betracht, dass für die jungen, in allen ihren Theilen vollständig angelegten Giftdrüschen (Fig. 17) der Untergang einzelner Elemente eine physiologische Erscheinung ist. Die Annahme, dass der Zellenschwund in allerdings sehr beschränktem Maße schon in frühen Entwicklungsstadien beginnt, ist demnach keine so sehr absonderliche.

Schließlich möchte ich darauf hinweisen, dass der Untergang (anscheinend) jugendlicher Drüsenelemente in den noch nicht ausgewachsenen Organen in demselben Sinne verstanden werden kann, wie der zweifellose vollständige Zerfall der alten Riesenzellen. Es darf wohl als eine Möglichkeit bezeichnet werden, dass hier von frühen Zeiten an die Substanz vor Kurzem neuentstandener Zellen in eine Sekretmasse umgewandelt wird, welche in physiologischer Beziehung dem Sekret ausgewachsener Giftdrüsen gleichwerthig ist. Dass überhaupt in den Drüsenbläschen, wie die Fig. 11, 12 und 13 sie als Neu-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

bildungen zeigen, eine sekretive Thätigkeit vor sich geht, das scheint mir ferner aus der Thatsache hervorzugehen, dass die Kerne der grobgranulirten Zellen mitunter nicht kugelig sind, sondern zackig, sehr stark dunkel färbbar und dabei um Vieles kleiner. Derartige Formwandlungen der Kerne sind aber ganz gewöhnliche Erscheinungen in den Zellen funktionirender Drüsen.

An dieser Stelle bleibt mir noch übrig von jenen Drüsen zu handeln, die in der von mir gegebenen systematischen Klassifikation auf p. 421 als **Drüsen des dritten Typus** zusammengefasst worden sind.

Von diesen wurde schon oben berichtet, dass sie (p. 424 f.) neben alten Giftzellen ein epitheliales Drüsensäckchen jüngerer Formation enthalten, welches aus schleimsecernirenden Elementen besteht (Fig. 14, 15 und 22). Vergleicht man eine Reihe von Drüsen dieser Art, so ergiebt sich ohne Weiteres, dass hier ein Regenerationsprocess im Gange ist, welcher äußerlich genommen wohl genau unter denselben Formen abläuft, wie wir ihn in Vorstehendem als typisch für die Giftdrüsen kennen gelernt haben. Nur sind hier die nachwachsenden Zellen nicht mehr Giftzellen, sondern Schleimzellen. An ihnen konnte ich in einigen Fällen eine deutliche Thioninreaktion wahrnehmen. Die jungen Drüsenanlagen, welche ohne weitere besondere Hüllen innerhalb des von der alten Muskelhaut umschlossenen Raumes flach der Wandung angepresst liegen, zeigen, wie sonst auch, ein deutliches Lumen, welches indessen in den zu Fig 14 und 15 gehörigen Präparaten nicht mit in den Schnitt gefallen war. In einigen Fällen konnte ich auch die abgeflachten Deckzellen deutlich unterscheiden. Es ist ferner mit Sicherheit anzunehmen, dass diese Drüsenbeutelchen schon in Funktion begriffen sind, also ein mucinhaltiges Sekret liefern, wie auch die (allerdings oft fehlende oder nur sehr schwach ausgebildete) Thioninreaktion beweist. Vergleicht man die Fig. 14, 15 und 22 in der hier angegebenen Reihenfolge, so wird man bemerken, dass sie ganz genau den Fig. 12, 11 und 16 entsprechen: wir haben drei verschiedene Stadien des besprochenen Regenerationsprocesses vor uns. In Fig. 14 dehnt sich die Drüsenanlage über einen, in Fig. 15 nahezu über zwei und in Fig. 22 über drei Quadranten des mittleren Drüsendurchschnittes aus. Die räumliche Ausdehnung des von den Giftzellen eingenommenen Territoriums nimmt in gleichem Maße ab, wie die Entfaltung des wachsenden Schleimdrüschens zunimmt.

Die secernirenden Zellen zeigten in allen Fällen das bekannte durchsichtige, glasige Aussehen der Schleimzellen und wiesen in ihrem Inneren eine Pseudofilarstruktur von großer Feinheit auf. Die

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

zugehörigen Kerne waren bald mehr rundlich, bald zackig und eckig. Genauere Untersuchungen über den Bau dieser Zellen konnte ich nicht anstellen, da die Präparate (von Triton cristatus), welche diese Drüsen zeigten, nur zum geringeren Theile mit protoplasmafärbenden Mitteln behandelt waren. Ohne dies ist es aber heut zu Tage nicht möglich, genauere Angaben über den Bau von Drüsenzellen zu machen.

Kapitel VI. Die jungen Giftdrüsen.

Wenn die in innerer Verjüngung begriffenen alten Giftdrüsen ihr gesammtes anfänglich vorhandenes Zellmaterial aufgebraucht und als Sekret auf die Hautoberfläche hin ausgestoßen haben, dann stellen sie sich unter völlig neuen Bildern dar, denn die Entfaltung des Lumens der jungen Drüsenanlagen einerseits und das völlige Fehlen der Riesenzellen andererseits giebt ihnen so zu sagen einen völlig neuen histologischen Charakter.

Die allgemeine Form dieser nun entstandenen jugendlichen Giftdrüsen, welche im Durchschnitt beträchtlich kleiner sind als diejenigen, aus denen sie hervorgingen, erkennt man leicht aus den in Fig. 17 u. 18 gegebenen Abbildungen. Über die Verhältnisse des Ausführungsganges und des Schaltstückes habe ich natürlich nichts Neues hinzuzufügen, von der Muskulatur war schon p. 443 die Rede und so bleibt nur noch eine genaue Besprechung der Epithelauskleidung übrig.

In allen Drüsen von diesem Typus schließen an das Schaltstück zunächst kleinere Zellenformen an, welche den oberen Theil des Drüsenglobus auskleiden. Diese Elemente sind offenbar größtentheils identisch mit jenen Zellen, welche vordem den Halstheil der Drüsenanlage bildeten. Weiter gegen den unteren Drüsenpol hin werden die Zellen meist plötzlich höher, so dass wir an dieser Stelle der Regel nach auf hochcylindrische Formen stoßen (Triton alpestris); indessen finden sich auch Drüsenbeutelchen, deren Fundus von einem mehr kubischen Epithel ausgekleidet wird. Diesen Elementen der unteren Hemisphäre entsprechen in der Drüsenanlage die nach abwärts vom Halstheil gelegenen Zellen; man findet daher jene wie diese meist dicht erfüllt von groben kugeligen Granulis.

Es ist nun schon oben erwähnt worden, dass in den jugendlichen Giftdrüsen außerordentlich viele Zellen zu Grunde gehen, eine durch sehr sichere Beobachtungen gestützte Thatsache, die mir zunächst höchst merkwürdig und schwer erklärbar erschien. Indessen steht uns hier die schon einmal auf p. 470 aufgenommene Hypothese frei: dass auch in der jungen Drüse schon Gifte auf ähnlichem Wege gebildet werden wie in der ausgereiften, wobei also die Zellen in toto in Sekret-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

masse umgewandelt werden würden, und andererseits führt eine weitere sehr einfache Überlegung nothwendigerweise zu dem Schluss, dass während der weiteren Ausbildung der jungen Drüsen Zellen nicht bloß zu Grunde gehen können, sondern sogar durchaus zu Grunde gehen müssen.

Vergleicht man nämlich junge und alte Drüsen hinsichtlich der Anzahl der in ihnen enthaltenen epithelialen Elemente, so zeigt sich, dass die letzteren zwar größere aber im Ganzen nur wenige, die ersteren dagegen augenscheinlicherweise relativ sehr viele Zellen enthalten. Wenn jede ursprünglich vorhandene Zelle einer Drüsenanlage zu einer »Riesenzelle« auswüchse, so müsste das definitive Organ eine außerordentliche Größe erreichen: also ist ein bis zu gewissem Grade fortschreitender Zellenschwund vorauszusetzen. Die anfängliche Zellenüberproduktion könnte, — abgesehen von der schon vorgetragenen Möglichkeit der Auffassung (p. 470) —, auch folgenden Sinn haben. Man sieht, dass die im Leibe der alten neuangelegte Drüse sich zunächst so zu sagen nach dem Urbilde eines wachsenden Epithelbläschens entwickelt. Es liegt nahe für den Mechanismus dieser Entwicklung als conditio sine qua non vorauszusetzen, dass dabei durch successive Theilung eine gewisse Zahl von Zellen erreicht werde, die zwar für die Entwicklung des ganzen Gebildes als eines Bläschens im Augenblick unerlässlich ist, dagegen in Rücksicht auf die spätere specifische Funktion wiederum einer Reduktion unterworfen werden muss.

Die schon erwähnten meist kleinen Zellen, welche das obere Drüsengewölbe zusammensetzen (Fig. 18 zwischen *A* und *S.Z*), können in zwei Klassen gebracht werden. Die Zellen einer ersten Art haben eine meist cylindrische Form, sind relativ sehr klein, besitzen einen länglichen Kern und eine nur geringe Protoplasmamasse, die irgend welche specifische Bestandtheile nicht erkennen lässt; diese Elemente findet man immer in nächster Nachbarschaft des Schaltstückes (Fig. 17 und 18 zwischen *F.Z* und *S.Z*). Weiter nach abwärts schließen dann die Zellen der zweiten Art an; das sind im Ganzen unregelmäßig gestaltete, meist kubische oder abgeflachte, ebenfalls kleine Elemente mit kugeligem Kern. Die Leiber dieser Zellen bergen in ihrem Inneren häufig sehr feine, rundliche, in Biondi'scher Lösung schwach, durch Hämatoxylineisenlack gar nicht färbbare Granula (Fig. 17 *F.Z*). Bei einer genauen Durchmusterung vieler Präparate überzeugt man sich leicht, dass diese Elemente zu denen gehören, welche für die Dauer keinen Bestand haben. Man trifft überall auf Individuen, welche in mehr oder weniger vollkommenem Zerfalle begriffen sind. Hierbei verliert der Zellenleib sein festes Gefüge, die in

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ihm eingeschlossenen Körnchen fallen so zu sagen aus einander und die Trümmer gerathen dann in das Drüsenlumen, in welchem das durch den Erhärtungsprocess niedergeschlagene Sekret unter der Form gerinnselartiger, körniger Massen enthalten ist. Die zugehörigen Kerne verlieren ihre normale Färbbarkeit, werden immer blasser und blasser, und sind, bevor sie ganz zu Grunde gehen, selbst bei der den Kerninhalt doch so sehr stark färbenden Eisenhämatoxylinmethode schließlich nur noch mit Mühe aufzufinden. An Stelle der ausgefallenen Zellen bemerkt man, — und dies ist ein ganz gewöhnlicher Befund —, häufig Lücken im Epithel (Fig. 18, 19 *A*), welche sich unter dem Bilde bis auf die Muskelwand herabgehender Aussackungen des Lumens präsentiren. Die häufig ganz unregelmäßige Gestaltung der inneren Oberfläche des Epithels führe ich darauf zurück, dass die durch den Ausfall einzelner Zellen entstandenen Löcher im Epithel von Seiten der Nachbarzellen durch Aneinanderrücken nur unvollkommen geschlossen wurden. Die besprochenen häufig kanalartigen Auszweigungen des Lumens findet man besonders oft gerade in jener Gegend, in welcher der Übergang der niederen Zellenformen des oberen Drüsenabschnittes in die am Drüsenfundus befindlichen hochcylindrischen Elemente stattfindet (Fig. 18, 19 *A*).

Diese Zellen des unteren Drüsenabschnittes kann man gleichfalls in zwei Klassen trennen. Die Zellen eines ersten Typus zeigen grobe Granula, welche sich in Biondi'scher Lösung orange und in Hämatoxylineisenlack intensiv schwarz färben (Fig. 17); sie sind identisch mit den grobgranulirten Zellenformen der vorhergehenden Entwicklungsstadien. Die Zellen des zweiten Typus (Fig. 17, 18, 19 *U.Z*) sind dadurch charakterisirt, dass sich das gesammte Material ihres Protoplasmakörpers in Biondi'scher Lösung nur sehr schwach rosa, in Hämatoxylineisenlack gar nicht tingirt. Zwischen beiden Reihen finden sich Übergangsglieder.

Die Zellen der ersten Art zeigen an ihrem Leibe unter Anwendung der genannten Färbungsmethoden wesentlich ein negatives Bild des Zellenprotoplasmas. Der größte Antheil des Zellenkörpers wird erfüllt von stark färbbaren Granulis, welche im Mittel 2 bis höchstens $4\frac{1}{2}\,\mu$ messen. Das zwischen ihnen gelegene Protoplasma ist so gut wie unsichtbar, da das mikroskopische Bild durch die Anhäufung der Granula vollkommen beherrscht wird. Der Ort des Protoplasmas wird jedoch genau bezeichnet durch die zwischen den Granulis vorhandenen Lücken. Man kann also hier von einem negativen Bilde des Zellenprotoplasmas sprechen, welches übrigens mittels der Eisenfärbung an vielen ein geformtes Sekretmaterial aufspeichernden Drüsenzellen in

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der gleichen Weise erhalten wird. — Die am Drüsenfundus befindlichen Zellen des zweiten Typus zeigen bei Anwendung des Biondischen Verfahrens zu den obigen die positiven Bilder (Fig. 19 *U.Z*). Man findet den Körper der Zellen ganz dicht durchsetzt von kugeligen, vacuolenartigen Räumen, zwischen welchen ein schwach gefärbtes, protoplasmatisches Septenwerk bestehen bleibt. Die Granula, welche eben jenen vacuolenartigen Räumen entsprechen, haben hier ihre Färbbarkeit großentheils verloren und treten daher im mikroskopischen Bilde völlig in den Hintergrund; dafür stellen sich jetzt die rein protoplasmatischen Theile des Zellenleibes um Vieles deutlicher dar. Selbstverständlich ist auch in diesem Fall die Gegenwart der Granula für die Ausbreitung der protoplasmatischen Substanzen das Bestimmende; letztere werden eben auf gewisse zwischen den Granulis frei bleibende Bahnen beschränkt. Dass die Granula hier noch vorhanden sind, obwohl sie durch gewöhnliche Mittel nicht zur Anschauung gebracht werden, kann man auf anderem Wege beweisen. Beim Gebrauche einer Hämatoxylinvanadiumlackfärbung[1] erhält man nämlich von diesen Zellen wiederum das negative Bild des Zellenprotoplasmas, da sich in diesem Falle die zugehörigen Granula intensiv schwarzblau färben und wiederum den sinnlichen Eindruck beherrschen.

Die Zellen der zweiten Art gehen aus denen der ersten Art hervor. Man findet alle Übergangsstufen, also z. B. Zellen, deren Granula bei Anwendung des Biondi'schen Verfahrens bald zum geringeren, bald schon zum größeren Theile den Verlust ihrer normalen Färbbarkeit aufweisen. Die Substanz der Granula wird in irgend einer Weise chemisch verändert, während die Struktur der Zelle zunächst die gleiche bleibt.

Für den Mikroskopiker, der solche Elemente, wie sie in Fig. 17 und 19 bei *UZ* abgebildet sind, vor Augen hat, erhebt sich sogleich die Frage, ob diese Zellen in ihrem gegenwärtigen Zustande etwa den schleimsecernirenden Zellen gleich zu setzen sind. Das bloße Aussehen spricht von ferne dafür; im Ganzen zeigen die Zellen sich durchsichtig, glasig, auf dem optischen Querschnitt erscheint eine Pseudofilarstruktur, ja es sieht mitunter selbst so aus, als ob die Granula während der besprochenen inneren chemischen Umwandlung eine geringe Quellung durchmachen, ähnlich wie sie Biedermann in größerem Umfange beim Übergang der Mucigenkügelchen in Mucintröpfchen nachweisen konnte. Dass die hier im Inneren des Zellenleibes vorhandenen sekretartigen Bestandtheile in den Hämatoxylinvanadium-

[1] Diese Tinktionen wurden von Herrn Dr. Heidenhain nach einem bisher noch nicht publicirten Verfahren angefertigt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

lösungen sich schwarzblau färben, spräche nicht gegen ihre mucinöse Natur, denn auch die zwischen den Maschen der Protoplasmagerüste echter Schleimzellen enthaltene Substanz färbt sich bei der gleichen Behandlung in einem blauen Farbentone. Lägen hier Schleimzellen vor, so würden die in Obigem unter Anderem auch (im Sinne der Autoren) als jugendliche »Giftkörner« bezeichneten Bildungen die indifferente Vorstufe einer Sekretmasse sein, welche unter Umständen einen schleimigen Charakter anzunehmen vermag, in anderen Fällen dagegen bei der Produktion der specifischen Gifte eine Rolle spielen würde. Hier wäre dann auch wiederum darauf hinzuweisen, dass die albuminoiden Mucigenkörner in den echten Hautschleimdrüsen fast die gleichen Farbenreaktionen geben wie das geformte Sekretmaterial der Riesenzellen.

Alle diese Umstände lassen die Annahme, dass die jungen Giftdrüsen unter Anderem auch Schleimzellen zur Ausbildung bringen, sehr verlockend erscheinen. Indessen muss ich einer solchen Auffassung auf das lebhafteste widersprechen. Erstlich ist die Thioninreaktion nicht vorhanden; dies würde nun an sich nichts beweisen, denn sie fehlt unter Anderem auch am Oberflächenepithel des Magens, trotzdem dort eine schleimige Substanz in massenhafter Weise producirt wird. Allein es kommen noch viele andere und wichtige Gegengründe hinzu. So habe ich zweitens niemals ein Ausfließen irgend welcher Sekretmassen aus den oberen Zellenenden beobachten können, ein Vorgang, der sich an Schleimzellen aller Arten doch so leicht feststellen lässt. Drittens: Lägen hier Schleimzellen vor, so müssten diese Zellen auf dem hier vorliegenden funktionellen Zustande relativ kleine, eckige und dunkel färbbare Kerne haben, eventuell würden die Kerne flach am Boden der Zelle liegen. Diese Zustände zeigen sich am Kern der Schleimzellen immer und ausnahmslos, sobald der ganze Zellenkörper von einer weitmaschigen Pseudofilarstruktur durchzogen ist; daher kann man auch in jeder größeren Schleimdrüse Tausende von Zellen finden, die bezüglich des Kernes den hier aufgestellten Forderungen entsprechen. Ich habe aber an den hier in Frage stehenden Elementen die erwähnte typische Formengebung des Kernes doch nur ausnahmsweise einmal angetroffen, eben so wie es eine Ausnahme ist, wenn man in den Zellen des ersten Typus, also vor der chemischen Metamorphose der Granula, eine solche Kernform vorfindet.

Als ein viertes Argument gegen ihre Schleimzellennatur führe ich die Wahrnehmung ins Feld, dass viele unter diesen Zellen an ihrem Körper Veränderungen wahrnehmen lassen, welche mit einer voll-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

ständigen Zerstörung des vorherigen Strukturbildes einhergehen. Man findet in diesen Fällen zunächst das protoplasmatische Struktursystem der Zelle undeutlich werden, worauf dann das Plasma und die von ihm eingeschlossenen Granula zu einer homogenen oder mitunter auch leicht fasrig erscheinenden Substanz zusammenfließen (Fig. 18). Wenn eine leichte Streifung oder Faserung des Zellenkörpers zu erkennen ist, so nimmt sich diese mehr so aus, als ob ein Gerinnungsphänomen vorläge. In dieser zusammengeflossenen Masse treten dann ferner kleinere und größere vacuolenartige Hohlräume auf (Fig. 18), welche mit Vorliebe in die nächste Nähe des Kernes zu liegen kommen; hierbei werden dann häufig Theile der Kernoberfläche von jeglichem Überzuge protoplasmatischer Substanz befreit, d. h. vollkommen bloßgelegt (Fig. 18). Nicht selten ist es, dass ein großer Hohlraum den halben Leib der Zelle oberhalb des Kernes einnimmt.

Irgend welche färbbare Substanzen habe ich in diesen anscheinend von wässeriger Flüssigkeit erfüllten Räumen nicht wahrnehmen können. Auch handelt es sich schließlich nicht um »Vacuolen« im eigentlichen Sinne des Wortes; denn die Begrenzung dieser Räume ist keine glatte, scharfrandige, sondern die Grenzlinie erscheint oft unregelmäßig, wie angefressen. Häufig gewahrt man ferner, dass die Substanz solcher Zellen das Rubin der Biondi'schen Lösung um Vieles stärker aufnimmt als vorher. Es ist dies eine Beobachtung, die man ganz gewöhnlicher Weise an sterbenden Zellen machen kann: Wenn unter vielen Zellen des gleichen Typus einige sich in dem Rubin der genannten Anilinfarbstoffmischung dunkelroth oder dunkelpurpurroth färben, während sonst die Färbungsintensität eine sehr viel geringere ist, dann stellt ein genaueres Zusehen oft die Thatsache heraus, dass es sich um sterbende oder abgestorbene Elemente handelt (R. Heidenhain und Hoyer junior).

Man trifft dann ferner in der Klasse der hier zur Diskussion stehenden Zellen auf eine weitere Reihe von Bildern, welche ich aus den letztbesprochenen Zuständen ableiten zu müssen glaube und die mit großer Sicherheit auf ein völliges Absterben bezogen werden können. Die Vacuolen sind in diesen Fällen geschwunden und die Zelle ist in sich zusammengesunken, so zwar, dass sie in der Mitte wie eingeschnürt erscheint, während das nach dem Lumen hin gelegene Zellenende die ursprüngliche Breite mehr oder weniger vollkommen beibehalten hat. Daraus ergiebt sich für das ganze Element eine Sanduhr- oder Keulenform, je nachdem der an der Basis gelegene Kern eine größere oder geringere Auftreibung des basalen Zellenendes verursacht. Diese Erscheinung möchte ich darauf zurückführen, dass die nicht mehr lebenskräftige Zelle ihre innere konstruktive Festigkeit verloren hat,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

worauf sie dem Druck der Nachbarzellen nachgiebt und sich so zu sagen von diesen zerquetschen lässt. Hierbei würde dann der flüssige Inhalt der vacuolenartigen Räume durch einen aktuell werdenden Seitendruck aus dem Zellenleib herausgetrieben werden. Der Schwund der Vacuolen wäre demnach keine Lebenserscheinung mehr.

Es muss wohl sein, dass die an diesen Zellen stattfindende Einschnürung in vielen Fällen einen außerordentlich hohen Grad erreicht, denn es ist mir in meinen Präparaten oft unmöglich gewesen zu jedem der in der Tiefe des Epithels gelegenen Kerne den zugehörigen Zellenkörper aufzufinden, während es mir andererseits eben so oft nicht gelang die keulenförmigen Körper untergehender Zellen von ihrem breitesten Theile an der freien Oberfläche des Epithels her weiter als bis etwa gegen die Mitte des Epithels hin zu verfolgen: entweder, so stelle ich mir vor, ist nun der mittlere Theil des Zellenkörpers fadenartig dünn, oder er ist ganz durchgeschnürt. In Übereinstimmung mit diesen Befunden treffe ich in der Region der Kerne ungemein häufig auf völlig degenerirte Kernexemplare, deren Färbbarkeit eine minimale ist, deren Umrisslinie oft sich nicht einmal mehr mit Sicherheit konstatiren lässt. Eben so gewöhnlich sind an jener Stelle isolirte chromatische Fetzchen und Partikelchen, die nur von untergegangenen Epithelkernen herrühren können.

Nach allem Diesem halte ich dafür, dass sämmtliche im Fundus der jungen Giftdrüsen gelegenen Zellen, deren Granula die Eisenhämatoxylinreaktion nicht mehr geben, dem Untergange verfallen sind und dass sie eine specifische Funktion nicht mehr auszuüben im Stande sind. Ferner muss ich nach den schon weiter oben mitgetheilten Befunden und in Rücksicht auf die mir vorliegenden Präparate auch für den größten Theil der das obere Drüsengewölbe bildenden Zellen annehmen, dass sie im weiteren Verlaufe der Entwicklung zum Ausfall kommen. Es scheinen von den Zellen des oberen Drüsenabschnittes nur jene kleinen cylindrischen und stets körnchenfreien Elemente erhalten zu bleiben, welche ihrer Lage nach unmittelbar an das Schaltstück angrenzen (Fig. 17, 18). Diese sind wohl identisch mit den in den alten Giftdrüsen am oberen Drüsenpol befindlichen, abgeflachten Elementen (Fig. 1 und 2), welche zwischen den Riesenzellen einerseits und dem Schaltstück nebst den glatten Muskeln andererseits eingezwängt gefunden werden. Sie würden mithin als die »Keimzellen« zu betrachten sein, von denen her alle innerhalb der alten Giftdrüsen vor sich gehenden Regenerationsprocesse ihren Ursprung nehmen.

Von den großen cylindrischen Elementen der jungen Giftdrüsen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

würden im Ganzen nur wenige erhalten bleiben und zu Riesenzellen auswachsen, und zwar ist die Anzahl derjenigen Zellen, welche den ganzen Entwicklungsgang durchmachen, für die einzelnen Drüsenbeutel keine konstante. Demnach schwankt auch in den einzelnen Fällen die Zahl der untergehenden Elemente außerordentlich, wie man sich leicht durch den Augenschein überzeugen kann. An denjenigen Stellen der Haut, an denen man sehr kleine Giftdrüsen der ausgereiften Form konstant vorfindet, Drüschen mit vielleicht nur zwei Riesenzellen, wie man sie z. B. an den Rändern der Kloakenlippen der Männchen sieht, an diesen findet man auch jugendliche Giftdrüschen, welche eine ganz außerordentliche Anzahl degenerirender Zellen enthalten. So stammt auch das Drüsenexemplar, welches der Fig. 18 entspricht, aus der nächsten Nachbarschaft des äußeren Kloakenspaltes und wie man sieht, zeigen sich hier auf einem einzigen Durchschnitte neben einander eine ganze Serie nicht mehr lebensfähiger Zellen.

Schließlich möchte ich noch einmal im Besonderen auf die weitgehende Übereinstimmung der allgemeinen Anordnungen bei den völlig neu konstituirten Giftdrüschen einerseits und den Drüsenanlagen im Leibe der ausgereiften Giftdrüsen andererseits hinweisen. Zunächst haben wir in beiden Fällen ein Lumen mit seitlichen Ausläufern, welche wahrscheinlich überall durch den völligen Ausfall einzelner Elemente zu Stande kommen. Dann finden wir beiderseits dem Schaltstück benachbart körnchenfreie Zellen von geringer Größe, in denen der Kern die Hauptmasse ausmacht. Daran grenzt wiederum in beiden Fällen eine Region, in welcher das Vorkommen fein granulirter Zellen Regel ist, und erst weiter nach abwärts davon stoßen wir auf den Typus der jugendlichen Giftzellen.

Nachdem nun die Zahl der ursprünglich vorhandenen Zellen eine erhebliche Reduktion erfahren hat, muss nothwendigerweise eine neue Etappe der Entwicklung beginnen, während deren die schließlich überlebenden Zellen allmählich zu den Riesenzellen auswachsen und ihre Kerne an Zahl und Größe zunehmen. Diese weitere Entwicklung, von der man sich leicht eine Vorstellung wird machen können, habe ich nicht beobachtet. In meinen Präparaten von Triton alpestris, welche ich der genaueren Beschreibung zu Grunde gelegt habe, sind solche Entwicklungsstadien der Giftzellen nicht vertreten, welche von der hochcylindrischen Form zu der Form der Riesenzellen hinüberführen. Für diesen Umstand glaube ich eine vollkommene Erklärung beibringen zu können.

So weit ich mich entsinnen kann, ist mein sämmtliches Thier-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

material in der Zeit vom Mai bis Juli zur Konservirung gekommen. Diese Präparate zeigen nun massenhaft die in den Fig. 12 und 13 wiedergegebenen Entwicklungsstadien. Fast in jeder alten Giftdrüse kann man ein derartiges Drüsensäckchen jüngerer Formation erkennen. Eben so sind die völlig ausgebildeten jungen Giftdrüschen (Fig. 17 etc.) in großer Menge in meinen Schnitten vertreten. Dagegen sind die frühen Stadien (Fig. 9 und 10) mir nur an Serien von Triton helveticus zu Gesicht gekommen und die späten Formen, wie sie für den Abschluss der ganzen Reihe erforderlich sind, fehlen mir überhaupt gänzlich. Daher glaube ich annehmen zu müssen, dass die Regeneration in den Drüsen nicht an jeder Hautstelle in jedem Augenblick beginnen, fortschreiten und endigen kann, sondern dass diese Entwicklungen schubweise erfolgen. Nach dem mir vorliegenden Materiale zu urtheilen würde die Zellerneuerung im frühesten Frühjahr beginnen, während des Sommers fortschreiten und gegen den Herbst erst würden die inzwischen neugebildeten jungen Drüschen zu größeren Drüsenbeuteln mit Riesenzellen auswachsen.

Die von mir nicht gesehenen Endstadien sind von Calmels beschrieben worden, und stellen die diesbezüglichen kurzen Bemerkungen des genannten Autors gleicher Zeit das Einzige vor, was von dem gesammten Entwicklungsprocess bisher thatsächlich bekannt geworden ist. Calmels beschreibt, wie die cylindrischen Elemente des Drüsenfundus allmählich auswachsen, das Lumen der Drüse ausfüllen und ihre Kopfenden durch gegenseitigen Druck sich abplatten.

Kapitel VII. Über pathologische Processe an den Drüsen.

Obgleich es in meiner Aufgabe nicht liegen kann alle möglichen pathologischen Zustände, die sich an den Giftdrüsen ab und an einmal einstellen können, einer ausgedehnten Besprechung zu unterziehen, so will ich doch wenigstens Einiges davon kurz beschreiben, schon um zu zeigen, dass ich überall beflissen war das Normale vom Abnormalen zu scheiden.

Von besonderem histologischen Interesse war mir bei einem Exemplare von Triton alpestris eine alte Giftdrüse, welche bei besonders großem Umfang eine ganz eigenartige Umwandlung ihrer specifischen Epithelzellen zeigte. Die Riesenzellen waren hier vollkommen frei von geformtem Sekretmaterial und ließen ein prachtvoll ausgebildetes Cytomitom erkennen, wobei die nicht regelmäßig angeordneten Zellenfäden aussahen etwa wie ein dichter Haarfilz. Hier und dort zeigte die Zellsubstanz verdichtete Stellen, welche sich wie

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Klümpchen ausnahmen. Die Zellen waren verschieden groß; die größte maß in der längsten Ausdehnung 180, im Breitendurchmesser 128 μ und besaß drei Kerne von 92 zu 48, 60 zu 32 und 60 zu 48 μ Durchmesser, — das sind also durchweg riesige Dimensionen! Nirgends waren die Kerne der Riesenzellen von normaler Beschaffenheit. Sie zeigten nicht die sonst so leicht erkennbaren groben Chromatingerüste der normalen Riesenkerne, sondern sahen feinkörnig oder feinfädig aus und waren im Ganzen violett gefärbt (Biondi'sche Lösung!). Die Nucleolen erschienen unter der Form größerer und kleinerer purpurrother Tröpfchen. Von den Zellen waren einige, welche dem Ausführungsgang zunächst lagen, in ihrer Substanz zerstört, augenscheinlich in einer Art von Auflösungsprocess begriffen. Dieselbe Giftdrüse schloss ein junges Drüsensäckchen neuer Bildung in sich ein, welches aber ebenfalls Merkmale einer deutlichen cellulären Degeneration an sich trug. — Aus den Beobachtungen, die sich an dieser Drüse anstellen ließen, lernte ich, dass die Riesenzellen potentia die Fähigkeit zur Ausbildung einer regulären Filarstruktur besitzen.

Handelte es sich in Vorstehendem um einen Einzelfall, der sonst in meinen Präparaten nicht wiederkehrte, so finden sich Bilder anderer, ebenfalls pathologischer Art häufiger. In diesen letzteren Fällen handelt es sich alle Mal um ein in verschiedenartigem Grade erfolgendes Zusammentreffen folgender vier Momente: 1) Es können die Kerne der Drüsenzellen an Zahl über das normale Maß hinaus vermehrt sein oder 2) sie sind im Durchschnitt sehr viel größer als sonst; 3) die Muskulatur kann hypertrophisch sein oder 4) anormale Erscheinungen an den Kernen aufweisen.

Drüsen mit abnorm vielen und hypertrophischen Kernen finden sich nicht selten, besonders bei Tr. cristatus habe ich sie oft gesehen. Mitunter ist fast der ganze Binnenraum der Drüse vollgestopft von abnorm großen Kernen. Diesen Zustand sieht man in Fig. 24 abgebildet, wozu ich noch bemerken will, dass der einzelne Schnitt der betreffenden Serie eine Dicke von 0,015 mm besitzt und das ganze Organ auf sieben Schnitte zu liegen kommt: es ist also hier nur ein verhältnismäßig kleiner Theil der überhaupt in der ganzen Drüse vorhandenen Epithelkerne abgebildet worden. Diese erscheinen namentlich in Folge einer Zunahme des Breitendurchmessers voluminöser als sonst. In normalen Drüsen sind die größten Kerne immer zu gleicher Zeit relativ schmal (vgl. p. 447); hier fand ich z. B. an einem Kern von 84 μ Länge eine Breite von 68 μ, was ganz abnorm ist.

Diese Riesenkerne zeigen in färberischer Beziehung meist ein

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

normales Verhalten; oft kann man eine deutliche polare Anordnung der chromatischen Elemente wahrnehmen (vgl. p. 448 f.). Daneben finden sich ab und zu untergehende Kerne und zwar entweder in Form wenig färbbarer, heller Bläschen, welche im Inneren normale Strukturen nicht mehr erkennen lassen, oder in Form homogener dunkler Körper, welche etwa wie Farbstofftropfen aussehen. — Ich habe ferner eine ganze Reihe von Fällen beobachten können, in denen ein Kern im Ausführungsgang steckte oder zum Theil schon durch ihn hindurchgetreten war; dies zeigen auch die beiden hierher gehörigen Abbildungen Fig. 23 und Fig. 24, welche in dieser Beziehung keiner weiteren Erklärung mehr bedürfen. — Diejenigen meiner Präparate, auf denen Drüsen der besprochenen Art zu sehen sind, waren nur mit Kernfarbstoffen behandelt; ich kann daher keine weiteren Auskünfte darüber ertheilen, wie sich in solchen Fällen das Protoplasma der Riesenzellen verhalten mag.

Die Muskulatur weist an eben diesen Drüsen oft abnorme Erscheinungen auf. In den einen Fällen fand ich sie so abnorm stark entwickelt, wie ich dies sonst nirgends beobachten konnte (Fig. 24), in anderen Fällen zeigten die Muskelkerne deutliche Zerfallserscheinungen: es schien sich um Fragmentirungen zu handeln (Fig. 23), ohne dass sich indessen hierbei feststellen ließ, in wie weit die einzelnen Kerntheile unter sich noch in Zusammenhang standen. An den glatten Muskelzellen normaler Drüsen habe ich derartige Zustände am Kern niemals beobachten können.

Zum Schlusse möge es mir gestattet sein meinem hochverehrten Lehrer Herrn Geheimrath von Kölliker für die Überlassung des gesammten im Verlaufe dieser Arbeit benöthigten Materials sowie für die Zustellung der einschlägigen Litteratur meinen ehrerbietigsten Dank auszusprechen.

Eben so fühle ich mich Herrn Dr. M. Heidenhain, unter dessen Anleitung ich meine Untersuchungen vorgenommen habe, für den mir ertheilten Beistand zu Danke verpflichtet. Herr Dr. Heidenhain hat mir aus seiner Sammlung eine Reihe einschlägiger Serien zur Ausnutzung überlassen und der größte Theil der Zeichnungen ist nach solchen Präparaten unter seiner Beihilfe, zum Theil auch von ihm selbst angefertigt worden.

Würzburg, im März 1893.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Litteraturverzeichnis.

1. Ascherson, Über die Hautdrüsen der Frösche. Müller's Archiv 1840.
2. Biedermann, Zur Histologie und Physiologie der Schleimsekretion. Wiener Sitzungsberichte. Jahrgang 1886.
3. Bolau, Beiträge zur Kenntnis der Amphibienhaut. Inaugural-Dissertation. Göttingen 1866.
4. Bugnion, Organes sensitifs du protée et de l'axolotl. Bulletin de la société Vaudoise des sc. nat. 2e série. Vol. XII. No. 70.
5. Calmels, Étude histologique des glands à venin du crapaud et recherches sur les modifications apportées dans leur évolution normale par l'excitation électrique de l'animal. Archive de Physiologie. Bd. XV. 1883.
6. Ciaccio, Intorno alla minuta fabrica della pelle della Rana esculenta. Palermo 1867. Estratto dal Giornale di Scienze Naturali ed Economiche. Vol. II.
7. Drasch, Beobachtungen an lebenden Drüsen mit und ohne Reizung der Nerven derselben. Archiv für Physiologie. 1889.
8. Derselbe, Über die Giftdrüsen des Salamanders. Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft. 1892.
9. Eberth, Untersuchungen zur normalen u. pathologischen Anatomie der Froschhaut. Leipzig 1869. W. Engelmann.
10. Eckhard, Über den Bau der Hautdrüsen der Kröten und die Abhängigkeit der Entleerung ihres Sekretes vom centralen Nervensystem. Archiv für Anat. u. Phys. 1849.
11. Engelmann, Die Hautdrüsen des Frosches. Pflüger's Archiv. Bd. V.
12. Flemming, Über die Unsichtbarkeit lebendiger Kernstrukturen. Anat. Anzeiger 1892.
13. Derselbe, Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung. Leipzig 1882.
14. Gratiolet et Cloez, Note sur les propriétés vénéneuses de l'humeur lactescente que sécrètent les pustules cutanées de la Salamandre terrestre et du Crapaud commun. Comptes rendus 1851.
15. Dieselben, Nouvelles observations sur le venin contenu dans les pustules cutanées des Batraciens. Comptes rendus 1852.
16. Rudolf Heidenhain, Beiträge zur Histologie und Physiologie der Dünndarmschleimhaut. Pflüger's Archiv. Bd. XLIII. Supplementheft.
17. Martin Heidenhain, Die Hautdrüsen der Amphibien. Würzburger Sitzungsberichte. 1893.
18. Derselbe, Über das Vorkommen von Intercellularbrücken zwischen glatten Muskelzellen und Epithelzellen von ektodermaler Abkunft und deren theoretische Bedeutung. Anat. Anzeiger 1893.
19. Derselbe, Über Kern und Protoplasma. Separatabdruck aus der Festschrift zum 50jährigen Doktorjubiläum des Herrn Geh. Rath v. Kölliker. Leipzig 1892. Wilhelm Engelmann.
20. Derselbe, Beiträge zur Kenntnis der Topographie und Histologie der Kloake und ihrer drüsigen Adnexa bei den einheimischen Tritonen. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXXV.
21. Hensche, Über die Drüsen und glatten Muskeln in der Haut von Rana temporaria. Diese Zeitschr. Bd. V. 1856.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

22. Hermann, Beiträge zur Histologie des Hodens. Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. XXXIV.
23. Hoyer, Über den Nachweis des Mucins in Geweben mittels der Färbemethode. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXXVI.
24. Hoyer junior, Beitrag zur Kenntnis der Lymphdrüsen. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXXIV.
25. Klein, Ein Beitrag zur Kenntnis des Zellkernes und der Lebenserscheinungen der Drüsenzellen. Centralbl. f. d. medic. Wissensch. 1879. Nr. 17.
26. Derselbe, Observations on the glandular Epithelium and Division of nuclei in the skin of Newt. Quart. Journ. of mikr. Sc. 1879.
27. Kobert, Giftabsonderung der Kröten. Sitzungsber. der Naturforschergesellsch. Dorpat 1889. Bd. IX.
28. v. Kölliker, Mikroskopische Anatomie. Leipzig 1850. Wilh. Engelmann.
29. Derselbe, Die embryonalen Keimblätter u. die Gewebe. Diese Zeitschr. Bd. XL.
30. Derselbe, Handbuch der Gewebelehre des Menschen. 6. Auflage. Leipzig 1889. Wilh. Engelmann.
31. Leydig, Zum Integument niederer Wirbelthiere abermals. Biolog. Centralblatt. Bd. XII. 1892.
32. Derselbe, Über die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. Archiv für mikr. Anat. Bd. XII. 1876.
33. Derselbe, Die Hautdecke und Hautsinnesorgane der Urodelen. Morph. Jahrb. Bd. II. 1876.
34. Derselbe, Über Organe eines sechsten Sinnes. Nova Acta. 1868.
35. Derselbe, Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere. 1857.
36. Derselbe, Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische u. Reptilien. Berlin 1853.
37. Derselbe, Über die Kopfdrüsen der einheimischen Ophidier. Archiv für mikr. Anat. Bd. IX. 1873.
38. Derselbe, Über die Molche der württembergischen Fauna. Berlin 1867.
39. Derselbe, Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere. Bonn 1883
40. Nissen, Über das Verhalten der Kerne in den Milchdrüsenzellen während der Absonderung. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXVI.
41. Paulicki, Über die Haut des Axolotl. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXIV.
42. Pfitzner, Die Epidermis der Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. VI. 1880.
43. Ranvier, Sur la mécanisme de la sécrétion. Journal de Micrographie 1887.
44. Curt Schmidt, Über eigenthümliche aus dem Flimmerepithel hervorgehende Gebilde. Archiv für mikr. Anat. Bd. XX.
45. Schuberg, Über den Bau und die Funktion der Haftapparate des Laubfrosches. Arbeiten aus dem zool.-zoot. Institut zu Würzburg. Bd. X.
46. P. Schultz, Über die Giftdrüsen der Kröten und Salamander. Archiv für mikr. Anat. Bd. XXXIV.
47. F. E. Schulze, Epithel- und Drüsenzellen. Archiv für mikr. Anat. Bd. III.
48. Seek, Über die Hautdrüsen einiger Amphibien. Inaug.-Diss. Dorpat 1891.
49. L. Stieda, Über den Bau der Froschhaut. Archiv von Reichert u. Du Bois-Reymond. 1865.
50. Szesny, Beiträge zur Kenntnis der Struktur der Froschhaut. Inaug.-Diss. Dorpat 1867.
51. Zalesky, Über das Samandarin. Medicin.-chemische Untersuchungen, herausgegeben von Hoppe-Seyler. Berlin 1866.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

52. Flemming, Über die Bildung von Richtungsfiguren in Säugethiereiern beim Untergang Graaf'scher Follikel. Archiv für Anat. und Phy. Anat. Abth. 1885.

53. Alfred Stieda, Über die Kloake und das Receptaculum seminis der weiblichen Tritonen. Inaug.-Diss. Königsberg 1891.

Während des Druckes erschienen:

54. Schuberg, Beiträge zur Kenntnis der Amphibienhaut. Zool. Jahrbücher. Abth. f. Anat. u. Ontog. Bd. VI.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXI.

Fig. 1 u. 2. Querschnitte durch die Haut von Triton alpestris mit je einem Ausführungsgang. Biondi'sche Lösung. Apochrom. 3 mm; 1,40. Oc. Nr. 8. Projicirt auf den Arbeitstisch. *C*, sog. Cuticula des Ausführungsganges; *cF*, kontraktile Faserzellen; der Kerninhalt ist in der Zeichnung nicht wiedergegeben worden; *F*, Kern einer (bindegewebigen ?) Faserzelle, Kerninhalt ebenfalls zeichnerisch nicht weiter ausgeführt; derartige Kerne findet man am oberen Drüsenpol in symmetrischer Lagerung; *Ho*, Hornschicht; *Ib* bezeichnet die Stelle, an welcher intercellulare Brücken zwischen der glatten Muskelzelle und der Schaltzelle vorkommen; *I*, breiter Intercellularraum zwischen der Hornschicht und der übrigen Epidermis mit sehr deutlich sichtbaren Intercellularbrücken; *KZ*, Keimzellen (Text p. 478); *MZ*, oberster in die Epidermis hineinragender Zipfel einer glatten Muskelzelle; *P*, protoplasmatischer Zellenleib, bei welchem der zugehörige Kern abgeschnitten ist; *Pig*, dichte Pigmentmassen der Cutis; *SZ*, Schaltzellen; *TZ*, Trichterzellen. — Fig. 1 stellt ein Bild dar, wie man es ganz gewöhnlich beobachten kann: hier sieht man die glatten Muskelzellen in einer undeutlichen Weise mit der Epidermis verfließen. In Fig. 2 dagegen ist einer jener seltenen Fälle dargestellt, in welchen es gelingt den intraepidermoidalen Verlauf der obersten Enden der glatten Muskelzellen genau zu verfolgen; linker Hand ist der Endzipfel der Muskelzelle nahe seiner Basis durchgeschnitten.

Fig. 3 u. 4. Triton alpestris. Biondi'sche Lösung. Leitz, Immers. Nr. 9, Oc. 1. Flächenschnitte durch die Epidermis mit dem ausführenden Kanal. *TZ*, Trichterzelle; *MZ*, Muskelzelle. Text p. 428 f.

Fig. 5. Triton alpestris. Hämatoxylin-Eisenlackfärbung. Leitz, Obj. Nr. 7, Oc. 1. Ausgezogener Tubus, Projektion auf den Arbeitstisch. *DZ*, Deckelzelle über einer Hautwarze; *K*, Kern in der Häutungsschicht; *SZ*, Schaltzellen; *TZ*, Trichterzelle. Die lateinischen Ziffern *I* bis *IV* an den Kernen rechts und links vom Ausführungsgang bezeichnen das relative Alter der zugehörigen Zellen von der ältesten zur jüngsten hin gerechnet.

Fig. 6. Triton alpestris. Hämatoxylin-Eisenlackfärbung. Leitz, Obj. Nr. 7, Oc. 1. Eingeschobener Tubus; projicirt auf die Höhe des Objekttisches. Der hier vorliegende Schnitt durch eine alte Giftdrüse ist dem mittleren Längsschnitt benachbart zu denken. Es sind nur die epithelialen Elemente herausgezeichnet worden. Die Spalträume zwischen diesen sind artificiell. Ein Kranz von normalen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Riesenzellen (*R*) umgiebt eine Sekretmasse (*RS*), welche ihrerseits einer abgestorbenen und völlig veränderten Riesenzelle entspricht. *Dr.A*, junge Drüsenanlage am Halstheil quer durchschnitten. Größe der Bläschen in der Sekretmasse bis 9 μ. Höhendurchmesser der normalen Riesenzellen 24—33 μ.

Fig. 7. Triton cristatus. Hämatoxylin-Eisenlackfärbung. Leitz, Obj. Nr. 7, Oc. 1. Eingeschobener Tubus. Projektion auf den Arbeitstisch. Typus einer alten Giftdrüse, der Ausführungsgang ist nur angeschnitten. In der Zeichnung sind wesentlich nur die Riesenzellen (*R*) berücksichtigt. *RS*, Riesenzelle, abgestorben und in Sekretmasse umgewandelt.

Fig. 8. Triton alpestris. Hämatoxylin-Eisenlackfärbung. Zeiss, Apochrom. 4 mm, Oc. Nr. 4; projcirt auf den Arbeitstisch. Kleine Giftdrüse der ausgereiften Form. *R*, Riesenzelle; *RS*, Riesenzelle, abgestorben und in Sekretmasse umgewandelt; *A.Dr*, nachwachsendes Drüsensäckchen neuer Formation.

Tafel XXII.

Fig. 9. Triton helveticus. Biondi'sche Lösung. Zeiss, Apochrom. 4 mm, Oc. Nr. 6; projicirt auf den Arbeitstisch. Oberer Abschnitt einer alten Giftdrüse mit beginnender Regeneration. Die junge Drüsenanlage ist, einem kleinen Tubulus ähnlich, links oben sichtbar. *A*, Ausführungsgang; *SZ*, Schaltzelle; *KZ*, Keimzelle; *cF*, kontraktile Faser; *Dr.A*, junge Drüsenanlage; *L*, ihr Lumen; *R*, abgestorbene und völlig veränderte Riesenzelle.

Fig. 10. Wie vorstehend. *M*, schief durchschnittene Muskelhaut. Die Schaltzellen *SZ* sind zwar angeschnitten, aber von dem Lumen des ausführenden Apparates liegt nichts im Schnitt. Die Kerne der Riesenzelle (*R*) sind in den Nachbarschnitten enthalten. Der Durchmesser der größeren vacuolen- und tropfenartigen Gebilde beträgt hier 6—9 μ. Größter Durchmesser der Riesenzelle 117 μ.

Fig. 11. Triton alpestris. Biondi'sche Lösung. Vergrößerung wie vorher. Überreife Giftdrüse (Text p. 438 u. 455) mit junger Drüsenanlage links. *R*, in Zerfall begriffene Riesenzellen; *H*, Halstheil des neugebildeten Epithelsäckchens; *L*, Lumen desselben; *D*, Deckzellen. Die Muskulatur ist in der Zeichnung nicht wiedergegeben worden. Querdurchmesser der ganzen Drüse 147 μ; Länge der größten Zelle 114 μ.

Fig. 12. Triton alpestris. Biondi'sche Lösung. Leitz, Immersion Nr. 9, Oc. 1. Eingeschobener Tubus; projicirt auf den Arbeitstisch. Alte Giftdrüse mit junger Drüsenanlage rechts und großer in Zerfall begriffener Riesenzelle (*R*) links; *M*, Muskulatur, zum Theil schief angeschnitten; *SZ*, Schaltzellen; *D*, Deckzellen; E_1, granulafreie Epithelzelle; E_2, ebensolche mit groben, E_3, mit feinen Granulis; *L*, Lumen der Neubildung. Langer Durchmesser des größeren Riesenkernes 24 μ. Die größeren der körnigen Sekretkügelchen haben einen Durchmesser von nur 3 μ.

Fig. 13. Triton alpestris. Biondi'sche Lösung. Zeiss, Apochrom. 4 mm, Oc. 6. Projicirt auf die Höhe des Arbeitstisches. Alte Giftdrüse mit schon weit in der Entwicklung vorgeschrittener junger Drüsenanlage. Die Riesenzellen der alten Drüse (*a.D*) sind nur den Umrissen nach wiedergegeben worden. Das Schaltstück (*SZ*) ist tangential angeschnitten worden. *H*, Halstheil des jugendlichen Epithelsäckchens; *L*, L_1 bis L_5, Theile des angeschnittenen Lumens; E_1, Epithelzellen mit feinen, sehr stark gefärbten Granulis; E_2, Epithelzelle ohne Granula; E_3, Epithelzellen mit substanzarmen Kernen; *M*, Muskulatur.

Fig. 14. Triton cristatus. Alaunkarmin. Leitz, Obj. 7, Oc. 1. Eingeschobener Tubus; projicirt auf die Höhe des Objekttisches. Vgl. Text p. 471. *AH*,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

artificieller Hohlraum, durch Schrumpfung und Ausbröckelung entstanden; *DrA*, junge Drüsenanlage mit Schleimzellen; *R*, Riesenzellen.

Fig. 15. Triton cristatus. Hämatoxylin-Eisenlackfärbung. Leitz, Obj. 7, Oc. 1. Eingeschobener Tubus. Projektion auf die Höhe des Objekttisches. Vgl. Text p. 471. *MZ*, obere Endzipfel glatter Muskelfasern; *TZ*, Trichterzelle; *Ho*, Hornschicht; *DrA*, Drüsenanlage mit Schleimzellen; *RS*, Riesenzelle in Sekretmasse umgewandelt. Bezeichnungen sonst wie vorstehend.

Tafel XXIII.

Fig. 16. Triton alpestris. Böhmer'sches Hämatoxylin. Zeiss, Apochrom. 3 mm, Oc. 6; projicirt auf den Arbeitstisch. Schnitt tangential durch das Schaltstück (*SZ*); der Hals der jungen Drüsenanlage ist abgeschnitten; *cF*, kontraktile Faserzellen; *RK*, Riesenkern, gehörig zu den Überresten zerfallener alter Giftzellen; *KDZ*, Kerne, welche zu Deckzellen gehören; *L*, Lumen der neu gebildeten Drüsenanlage.

Fig. 17. Triton alpestris. Hämatoxylin-Eisenlackfärbung. Leitz, Obj. 7, Oc. 3. Eingeschobener Tubus; projicirt auf den Arbeitstisch. Junge Giftdrüse. *H*, Hornschicht; *TZ*, Trichterzelle; *SZ*, Schaltzellen; *FZ*, feinkörnige Zellen; *UZ*, untergehende Zellen.

Fig. 18. Triton alpestris. Biondi'sche Lösung. Zeiss, Apochrom. 3 mm, Oc. 6. Projicirt auf den Arbeitstisch. Typus einer jugendlichen Giftdrüse. *SZ*, Schaltzellen; *FZ*, feinkörnige Zellen; *A*, Aussackungen des Drüsenlumens *L*; *UZ*, untergehende Zellen; *M*, Muskelfaser.

Fig. 19. Wie vorstehend. Zeiss, Apochrom. 4 mm, Oc. 8. Projicirt auf den Arbeitstisch.

Fig. 20 u. 21. Triton alpestris. Biondi'sche Lösung. Zeiss, Apochrom. 3 mm, Oc. 6. Projicirt auf den Arbeitstisch. Kontourzeichnungen vermittels des Abbe'schen Apparates. Querschnitte durch jugendliche Drüsenanlagen, welche etwa den Längsschnitten der Fig. 11 und 12 entsprechen. *L*, Lumen; L_1 (in Fig. 20), Querschnitt des Hauptdrüsenganges im vorhergehenden Schnitt; L_2 und L_3, Aussackungen des Lumens; *DZ*, Deckzellen.

Fig. 22. Triton cristatus. Alaunkarmin. Leitz, Obj. 7, Oc. 1. Eingeschobener Tubus; projicirt auf die Höhe des Objekttisches. Eine Giftdrüse mit Giftzellen (*G*) hat sich fast vollständig in eine Schleimdrüse umgewandelt. Das Lumen der letzteren *L*.

Fig. 23 u. 24. Pathologische Drüsenformen von Triton cristatus. Vgl. Text p. 481 f. *cF*, kontraktile Faserzellen; *GMS*, glatte Muskulatur schief angeschnitten; *ZMK*, zerfallene Muskelkerne; *RK*, Riesenkern im Ausführungsgange steckend. Leitz, Obj. 7, Oc. 1. Eingeschobener Tubus; projicirt auf den Arbeitstisch.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

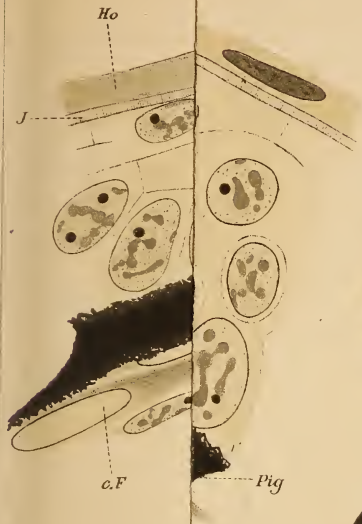


Fig. 8.

Fig. 5.

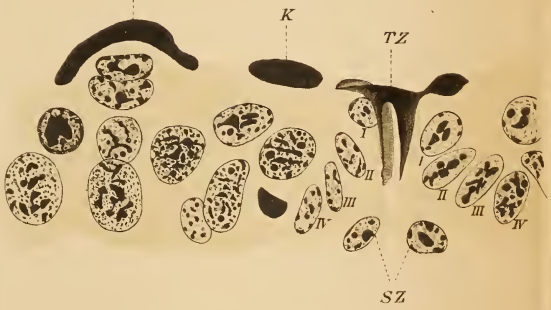


Fig. 6.

P. Nicoglu et M. Heidenhain de
Lith. Anstv. E. A. Funke, Leipzig

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 1.

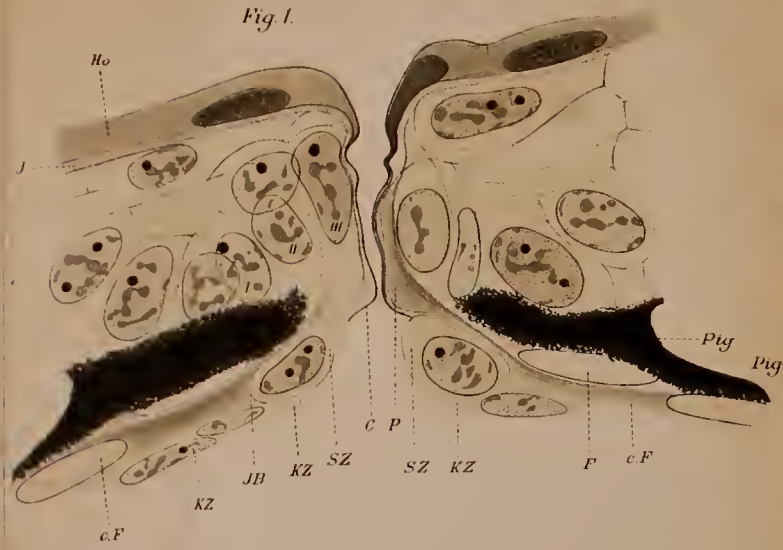


Fig. 2.

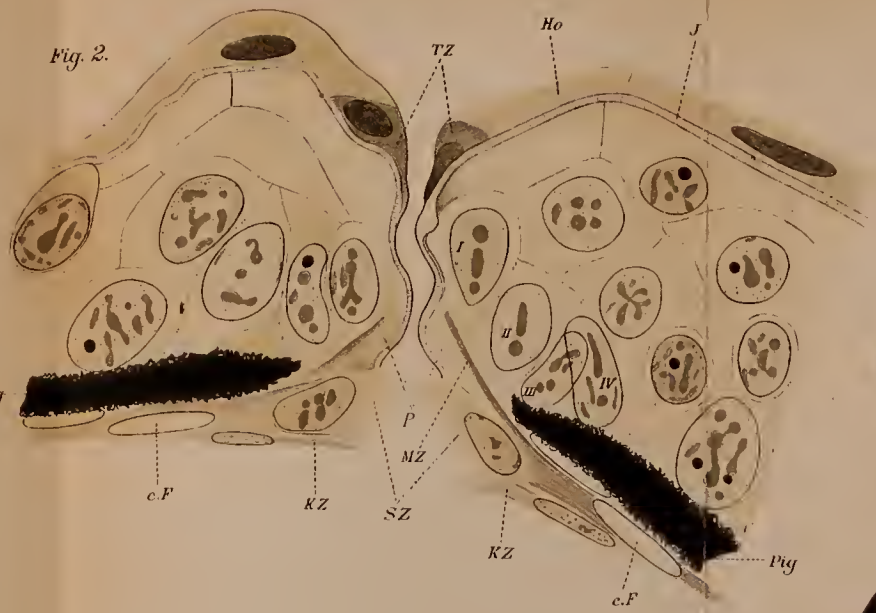


Fig. 8.

Fig. 5.

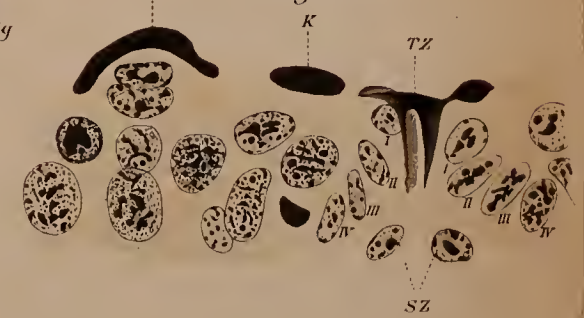


Fig. 3.

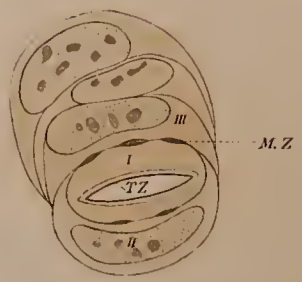


Fig. 4.

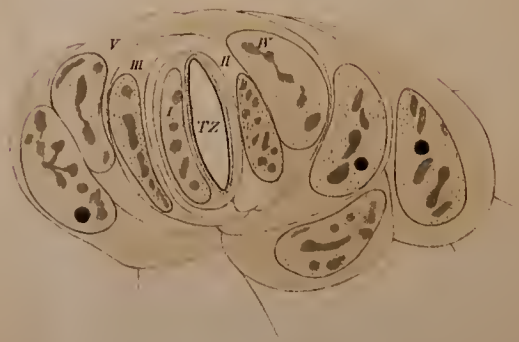


Fig. 7.

Fig. 6.

P. Nicoglu et M. Heidenhain del.
Verlag v. Wilh. Engelmann in Leipzig.
Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 9.

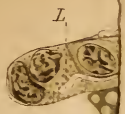


Fig. 10.

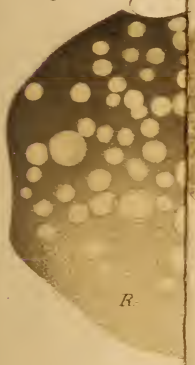


Fig. 14.

Fig. 11.

Fig. 15.

P. Nieuglbi et M. Heidenhain del

Lith. Anstv. E. A. Funke, Leipzig

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Verlag: Wilh. Engelmann in Leipzig

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 18.

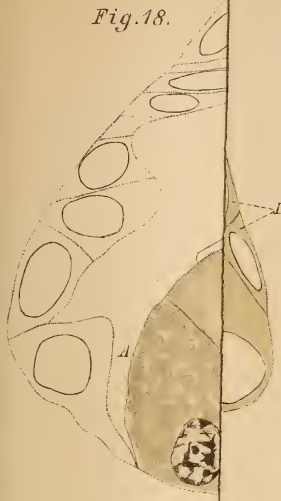


Fig. 17.

Fig. 22

Fig. 24.

F. Nicoglu et M. Heidenhain del.

Lith. Anstr. E. A. Funke Leipzig

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Fig. 18.

Fig. 19.

Fig. 21.

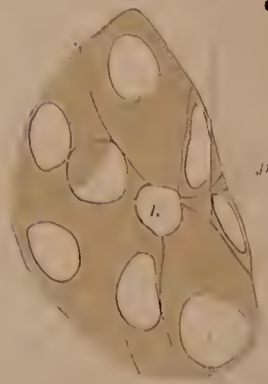


Fig. 17.

Fig. 20.

Fig. 23.

Fig. 22.

Fig. 16.

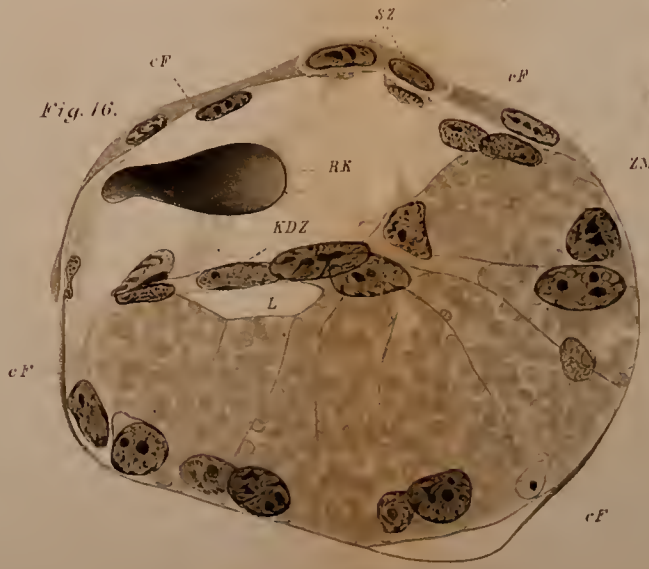
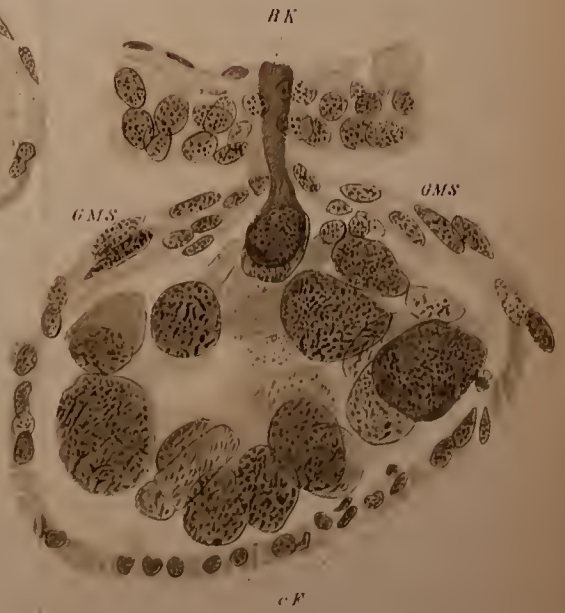


Fig. 24.



Wilh. Engelmann

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie

Jahr/Year: 1893

Band/Volume: 56

Autor(en)/Author(s): Nicoglu Philippos

Artikel/Article: Über die Hautdrüsen der Amphibien. 409-487