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

Die Nervenendigungen der Pigmentzellen,

ein Beitrag zur Kenntnis des Zusammenhanges der Endverzweigungen der Nerven mit dem Protoplasma der Zellen.

Von

Dr. med. **Emil Ballowitz,**
Privatdocent und Prosektor in Greifswald.

Mit Tafel XXXV—XXXIX.

In der Haut vieler Wirbelthiere finden sich bekanntlich in bestimmten Schichten des Coriums sternförmige, oft reich verzweigte Zellen vor, welche dadurch ausgezeichnet sind, dass sie ein Pigment in Gestalt kleiner Körnchen oder Tröpfchen führen; am häufigsten kommen braune und schwarze Pigmente zur Beobachtung. Als sogenannte fixe Bindegewebszellen sind sie zwischen den Bindegewebsbündeln in Lücken des Cutisgewebes eingelagert und bilden hier mehr oder weniger dichte Zellenlagen.

Diese, gewöhnlich als »Chromatophoren« bezeichneten Elemente besitzen nun die Fähigkeit, die Pigmentmasse in ihrem Inneren verschieben zu können. Auf bestimmte Reize werden die Pigmentkörnchen in dem Zellprotoplasma und seinen Fortsätzen auf eine große Fläche hin ausgebreitet oder, im entgegengesetzten Falle, um einen Mittelpunkt auf kleinem Raume gesammelt und angehäuft[1].

Durch diese Pigmentverschiebungen wird der Farbenwechsel in der Haut der Thiere hervorgerufen; viele Thiere sind hierdurch befähigt, sich durch Annahme einer Schutzfarbe ihrer Umgebung, der Unterlage, auf der sie sich befinden, anzupassen und sich dadurch den Verfolgungen ihrer Feinde zu entziehen. Bekannte Beispiele hierfür liefern unter den Vertebraten die meisten Knochenfische, viele Amphibien, z. B. die Frösche, und manche Reptilien.

[1] Vgl. hierüber (1) E. Ballowitz, Über die Bewegungserscheinungen der Pigmentzellen. Biologisches Centralblatt. 1893.

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

Die wesentlichste Rolle bei dem Farbenwechsel spielen die dunklen Chromatophoren: breitet sich die dunkle Pigmentmasse aus, so erscheint das Thier dunkel und mehr eintönig gefärbt; zieht sich dieselbe in den Zellen centralwärts zurück, so wird die Haut heller, lebhafter kolorirt, weil die anders gefärbten Elemente und die meist vorhandenen Interferenzzellen mehr zur Geltung kommen.

Auf Grund physiologischer Experimente ist nun schon lange bekannt, dass dieser Farbenwechsel und damit die Bewegungsvorgänge in den Chromatophoren unter dem Einflusse des Nervensystems stehen, obgleich die Beobachter nicht in allen Punkten übereinstimmen.

Es mögen hier kurz die Resultate der physiologischen Forschungen angegeben werden, so weit sie sich auf die Vertebraten beziehen. Eine ausführliche Berücksichtigung der experimentellen Arbeiten über diesen Gegenstand ist hier um so weniger am Platze, als Biedermann (6) kürzlich in seiner ausgezeichneten Abhandlung über den Farbenwechsel der Frösche eine erschöpfende Zusammenstellung derselben gegeben hat, auf welche ich verweisen möchte.

Die ersten exakten Versuche wurden von Brücke (2, 3, 4, 5) am Chamäleon angestellt. Brücke fand, dass der Farbenwechsel bei diesem Thiere, wie schon Milne-Edwards (7) richtig erkannt hatte, immer wesentlich darauf beruht, dass dunkles Pigment in gegen die Cutisoberfläche hin reich verzweigten Zellen an die Oberfläche wandert, oder in die Tiefe zurücktritt, so dass das mehr oberflächlich gelegene helle Pigment verdeckt wird, resp. mehr zur Geltung kommt. Direkte chemische und elektrische Reizungsversuche der Haut zeigten, dass die Retraktion des Pigmentes dem aktiven Zustande, die Expansion des Pigmentes dem passiven Zustande entsprachen. Wurde von der Seite des eben getödteten Thieres die Haut mit dem Skalpelle abgetrennt, so erschien, wenn auch die Haut vorher farbig war, der abgetrennte Lappen doch immer schwarz, eine Erscheinung, welche ihre Ursache in dem durch die Trennung der Hautnerven herbeigeführten Lähmungszustande findet. Auf die so durch Trennung ihrer Hautnerven geschwärzten Stellen hatten Licht und Finsternis gar keinen Einfluss mehr, obgleich sonst ein direkter, sogar einseitiger Einfluss der Beleuchtung auf die Hautfarbe des Chamäleons leicht nachweisbar war. Diese Stellen blieben Nachts, wenn das ganze übrige Thier hell war, so dunkel, wie am Tage.

Brücke schließt hieraus, dass Licht und Finsternis nicht direkt auf die kontraktilen Elemente der Haut oder deren Nerven einwirken, sondern dass die Erregungszustände erst von den sensiblen Nerven auf das Rückenmark übertragen und von dort die motorischen Hautnerven

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

auf dem Wege des Reflexes erregt werden. »Um mich hiervon zu überzeugen« fährt Brücke fort (5, p. 204), »durchschnitt ich einem Chamäleon das verlängerte Mark und zerstörte mittels einer Sonde den Hals- und oberen Brusttheil des Rückenmarks, worauf die Partien, welche ihre Nerven aus diesen Theilen beziehen, sofort schwarz wurden und nur einzelne Tuberkel, wie helle Pünktchen licht auf ihnen stehen blieben. Hierauf legte ich dem Thiere zwei Staniolgürtel um, den einen unmittelbar unter den oberen, den anderen unmittelbar über den unteren Extremitäten und setzte es dem Lichte aus. Obgleich der Himmel ganz bewölkt war, fand ich doch nach kurzer Zeit unter dem unteren Gürtel einen hellen Streif, der sich scharf und deutlich gegen die dunklere Umgebung absetzte, während der obere keine Spur zurückgelassen hatte und auch bei längerem Liegen keine solche zurückließ.«

Auch der Einfluss psychischer Erregungszustände des Thieres auf seine Hautfärbung deutet bestimmt auf den Zusammenhang derselben mit dem Nervensystem hin.

Ein Jahr später beobachtete Axmann (8), dass bei Rana temporaria nach Durchschneidung des Nervus ischiadicus unterhalb des Ramus communicans des Sympathicus ein deutliches Erblassen der Haut des betreffenden Fußes eintrat, verursacht durch das Verschwinden der pigmentirten Ausläufer der dunklen Chromatophoren.

Dieses Resultat bestätigten R. Virchow (9) und Lothar Meyer (10) und erklärten dasselbe als bedingt durch die Retraktion des Pigmentes aus den pigmenthaltigen Fortsätzen der Chromatophoren.

Eingehender wurde der Einfluss des Nervensystems und des Lichtes auf die Froschhaut von v. Wittich (11) und Lister (12) untersucht. Ersterer fand unter Anderem, dass die direkte elektrische Hautreizung viel energischer auf die Kontraktion der dunklen Chromatophoren wirkte, als die direkte Reizung der zur Haut tretenden Nerven. Beide Forscher kamen zu dem Ergebnis, dass die Chromatophoren von dem Nervensystem beherrscht werden und, von dessen Herrschaft befreit, in den Zustand der Expansion übergehen. Trotzdem mussten sie den Chromatophoren doch auch einen hohen Grad von Unabhängigkeit einräumen, wenn es ihnen auch nicht gelingen konnte, in der Haut vermuthete peripherische sympathische Ganglien nachzuweisen.

Auch das Licht besitzt nach v. Wittich (11) und Lister (12) eine wesentliche Bedeutung für das Zustandekommen der Hautverfärbungen. Ersterer nimmt mehr eine direkte Einwirkung des Lichtes auf die Chromatophoren oder deren hypothetischen Nervenapparat an; Lister

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

dagegen glaubt, dass es sich um einen Reflexvorgang unter Vermittelung des Auges handelt.

Dass dieser Reflexvorgang bei Knochenfischen in der That besteht, wies 1871 Pouchet (13, 14) nach. Wurden Schollen und anderen Fischen die beiden Bulbi exstirpirt, so verloren die geblendeten Thiere die Fähigkeit, das Kolorit ihrer Haut dem Untergrunde, auf dem sie lagerten, anzupassen: sie nahmen eine Mittelfärbung an, welche die Mitte hielt zwischen dem bei dem Farbenwechsel bemerkbaren hellsten und dunkelsten Kolorit. Diese Mittelfärbung änderte sich nicht, mochte der Grund, auf dem die Thiere lagen, nun hell oder dunkel sein.

Auch Nervendurchschneidungen gaben Pouchet an Knochenfischen direkte Beweise; sie verursachten stets eine Lähmung der »Chromatoblasts« in dem Innervationsgebiet des betreffenden Nerven. Wurde z. B. Schollen der Trigeminus durchschnitten und setzte man die operirten Thiere in einen Wasserbehälter mit hellem sandigen Untergrunde, so verblasste die ganze Oberseite des Thieres, sich der Färbung des Untergrundes anpassend; nur die Kopfhaut blieb dunkel und vermochte sich nicht mehr anzupassen (14, p. 72): »L'animal, pris dans une vasque à fond brun et jeté après l'opération dans une vasque sablée, pâlit de tout le corps, en gardant seulement un masque noir, au quel on donne l'étendue que l'on veut en coupant tout le nerf ou seulement certaines de ses branches.«

P. Bert (15) und Krukenberg (16) experimentirten, wie Brücke, am Chamäleon und bestätigten und erweiterten die von letzterem Forscher festgestellten Thatsachen. Besonders die Durchschneidungs- und Reizungsversuche, welche P. Bert am Gehirn und Rückenmark der Thiere anstellte, beweisen schlagend die Abhängigkeit des Farbenwechsels von den nervösen Centralorganen. Auch aus den Vergiftungsversuchen Krukenberg's geht dies hervor.

Eben so kommt Leydig (17) auf Grund einer Anzahl von Beobachtungen zu dem Schluss, dass das Farbenspiel der Chromatophoren bei Amphibien und Reptilien von dem Nervensystem beeinflusst wird.

Dasselbe gilt für die Arbeiten von Lode (18) und Ehrmann (19).

Lode (18) stellte seine experimentellen Untersuchungen an Knochenfischen an; er hat daraus folgende Schlussfolgerungen gezogen (18, p. 138):

1) Der Kontraktionszustand der Chromatophoren kann vom Nervensystem beeinflusst werden.

2) Der Kontraktionszustand der Chromatophoren kann auch bei außer Funktion gesetztem Nervensystem durch lokale Reize (z. B. elektrische Reize) beeinflusst werden.

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

3) Die Chromatophoren sind im Ruhezustande expandirt, mit zahlreichen Fortsätzen versehen, im Zustande des Reizes sind sie dagegen kontrahirt.

Diese Schlussfolgerungen sind aus Beobachtungen gezogen, die sich auf die dunklen Pigmente von Salmo fario, Perca fluviatilis und Umbra Krameri erstreckten.

Kürzlich sind diese Untersuchungen von Biedermann (6) an Fröschen weitergeführt worden. Dieser Forscher kommt auf Grund zahlreicher Experimente in seiner oben bereits citirten Arbeit zu der Überzeugung, dass nicht allein in den Bahnen der Spinalnerven, sondern auch in der Wand der Gefäße Nerven verlaufen, welche mit Bezug auf die dunklen Chromatophoren als »motorische« bezeichnet werden dürfen.

Schon 1885 hatte Steiner (20) die Angabe gemacht, dass nach Durchschneidung des Gehirns an der Grenze zwischen Seh- und Zweihügeln die Hautfarbe der Frösche eine sehr dunkle wird.

Biedermann konnte diese Beobachtung Steiner's bestätigen. Der Versuch lieferte ihm besonders auch an Laubfröschen, welche unter gewissen Umständen ihre hellgrüne Hautfarbe mit großer Beharrlichkeit bewahren, ein sehr auffallendes Resultat (l. c. p. 502). »In keinem der Fälle, wo durch Vorrücken des schwarzen Pigmentes aus der Tiefe die ursprünglich hellgrüne Farbe des Laubfrosches dunkelt, ist dies je in dem Maße der Fall, wie nach Zerstörung der Sehhügel, wobei in der Regel in kurzer Zeit ein tiefes, glänzendes Schwarz zu Stande kommt, welches bei Nervenreizung (Ischiadicus) in Hellgrün übergeht.«

Biedermann schließt hieraus (p. 501 u. 502), dass die Sehhügel als Centrum für die Innervation der schwarzen Chromatophoren anzusehen seien. Von diesen Theilen hängt der »Tonus« der Chromatophoren ab; Zerstörung oder Reizung dieser Gehirntheile hat überaus auffallende Farbenveränderungen der ganzen äußeren Haut und dem entsprechend Formveränderungen der dunklen Chromatophoren zur Folge.

Dem Auge schreibt Biedermann bei den Fröschen nur eine sehr geringe Bedeutung für die jeweilige Hautfärbung zu, vielmehr kommt er zu dem Schluss (6, p. 505), »dass weder die unzweifelhaft vorhandene direkte Lichtwirkung auf die Haut noch auch eine durch das Sehorgan vermittelte Reflexwirkung die jeweilige Färbung des Thieres in erster Linie bedingen, sondern dass den Eindrücken von Seite der äußeren Haut (Hautempfindungen) in dieser Beziehung eine viel wesentlichere Bedeutung zukommt«.

In einem gewissen Widerspruch mit diesen citirten Arbeiten stehen die Angaben von Steinach (21, 22), welcher einen reflektorischen Einfluss des Nervensystems zu leugnen scheint und auf Grund seiner Be-

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

lichtungsversuche der Froschhaut zu dem Resultate kommt, dass das Licht die verästigten Pigmentzellen derselben direkt erregt und in Kontraktionszustand versetzt. Es kann aber meiner Ansicht nach ein derartiger direkter Einfluss des Lichtes, sei es auf die Nervenendigungen der Pigmentzellen, sei es auf die letzteren selbst, neben dem durch das Nervensystem vermittelten sehr wohl bestehen und kann allein zur Geltung kommen, wenn, wie an der losgetrennten Froschhaut, die Herrschaft des die Bewegungsvorgänge der Chromatophoren regulirenden Nervensystems aufgehoben ist.

Über seine an Knochenfischen angestellten Experimente berichtet Steinach Folgendes (22, p. 522):

»Während die direkte Lichtwirkung auf die Chromatophoren der Frösche, insbesondere der Laubfrösche, dadurch gekennzeichnet ist, dass die Strahlung die Farbe des zuvor beschatteten dunkelgrünen Thieres bei normaler Erregbarkeit der Pigmentzellen und im Übrigen vollständig gleichbleibenden, angenähert natürlichen Verhältnissen binnen einiger Minuten in das hellste Gelbgrün oder Grasgrün verwandelt, zeigte sich bei den von mir untersuchten Aalen, dass in Übereinstimmung mit dem überhaupt trägeren Farbenwechsel auch das Licht keine so ausgeprägte und rasch erfolgende Veränderung der Hautfarbe hervorrief. Durch eine Methode, welche gestattet, Fische unter fließendem Wasser in bestimmter Lage zu erhalten und längere Zeit stellenweise zu beleuchten (Tageslicht oder Sonnenlicht) und zu verdunkeln und durch die Fortsetzung solcher Lichtreizversuche an geblendeten und curaresirten, künstlich respirirten Thieren ist es mir aber gelungen, bei Aalen direkte, örtliche Wirkung des Lichtes zu beobachten. Seither habe ich diese Untersuchungen vielfach an Forellen und jungen Lachsen, und zwar mit dem gleichen Erfolge wiederholt (am deutlichsten war die Aufhellung nach einer streckenweisen Beleuchtung der weniger intensiv pigmentirten Bauchfläche wahrnehmbar). Bei der Gelegenheit hat sich ergeben, dass die nach gleichzeitiger Enucleation beider Augen in wenigen Minuten eintretende auffallende Dunkelfärbung (der Forellen) sich nicht, wie angenommen wird, einzig durch den Ausfall der Netzhauterregungen erklären lässt; denn die Dunkelfärbung bleibt aus oder erscheint in unvergleichlich geringerem Grade, wenn der doppelseitigen Enucleation gewisse vorbereitende Eingriffe mehrere Tage vorangehen (vorläufige Entfernung des einen Bulbus; Injektion von Argentum nitricum in das eine, dann in das andere Auge) — ferner bei Abhaltung des Lichtes von der Netzhaut durch andere Mittel als durch die Ausschneidung der Bulbi. Die letzterwähnten Beobachtungen erinnern an die Fälle, bei welchen die gleichzeitige

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

Entfernung beider Bulbi überhaupt erfolglos blieb. Ich theilte mit, dass spontan hell gewordene Exemplare von Goldbutten (Platessa) nach Exstirpation der Augen nicht dunkelten. Pouchet erhielt seiner Zeit selbst solche negative Resultate bei Versuchen an Cottus, wodurch die allgemeine Gültigkeit seiner Theorie schon ausgeschlossen erschien.«

Wie übrigens Steinach mir brieflich mittheilt, möchte dieser Autor »nicht in der Weise missverstanden werden, als unterschätze er die mannigfachen anderen nervösen Einflüsse auf die Chromatophoren, weil er eine ausgesprochene direkte Lichtwirkung (besonders bei Laubfröschen) nachgewiesen habe«.

Aus obiger Zusammenstellung geht hervor, dass ein direkter Zusammenhang der Chromatophoren mit dem Nervensystem von der physiologischen Forschung schon lange postulirt wurde. Trotzdem war der anatomische Nachweis dieses Zusammenhanges bis jetzt noch nicht erbracht und die Art der Nervenendigung in diesen Pigmentzellen völlig unbekannt.

Vereinzelte Angaben hierüber liegen allerdings vor, dieselben erweisen sich aber bei genauer Prüfung als nicht zutreffend. Es findet dies seinen Grund in der Unzulänglichkeit der angewandten Methoden und in der Schwierigkeit des Objektes selbst: der Pigmentgehalt der Zellen wirkt sehr störend und entzieht die ohne Anwendung einer specifischen Nervenfärbung kaum wahrnehmbaren feinsten Nervenendigungen den Blicken.

So sagt Leydig z. B. in Betreff der Pigmentzellen der Schlangen und Eidechsen (23, p. 779): »Noch glaube ich auch hier beobachtet zu haben, dass ein Theil der Endausläufer sich mit den Chromatophoren verbindet. Die Nervensubstanz geht unmittelbar in das kontraktile Protoplasma über, ähnlich wie bei den Protozoen die kontraktile Leibessubstanz zugleich auch die sensible Materie des Körpers vertritt. Bei den Lacerten sah ich, wie schon anderwärts erwähnt wurde, nicht minder, dass Nervenfasern und Chromatophoren schließlich in Eins zusammenfließen können.«

Die betreffende Stelle, auf welche Leydig Bezug nimmt, findet sich in seiner Monographie der deutschen Saurier (24, p. 7) und lautet: »An einer Lacerta agilis nämlich, welche in sehr verdünnter Salpetersäure längere Zeit erweicht worden war, zerlegte sich die äußere Haut, wie von selbst, in Epidermis, Pigmentschicht und eigentliche Lederhaut. In der gallertig aufgequollenen und durchsichtig gewordenen Lederhaut machte sich schon für die Lupe ein schönes Nervennetz sichtbar, polygonale Maschen bildend. Aus den Knotenpunkten erhoben sich größere Büschel von Nervenfasern nach oben, feinere gingen noch da

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

und dort ab. Indem die Fasern sich theilten und immer zarter wurden, entstand ein oberes Endnetz, und aus diesem sah ich freie Ausläufer mit den Zacken der schwarzen Pigmentzellen oder Chromatophoren sich verbinden.«

Auf Taf. VII in Fig. 97 bei *b* hat Leydig ein feines sich theilendes Nervenstämmchen abgebildet. Von dem letzteren gehen zwei feine Fäden in die Spitze eines Fortsatzes je einer Pigmentzelle direkt über. Die anderen Äste des Nervenstämmchens sind frei endigend gezeichnet.

In ähnlicher Weise schildert Ehrmann (25), welcher Goldpräparate der Froschhaut untersuchte, den direkten Übergang einer Nervenfaser in den Fortsatz der Pigmentzelle. Dieser Gewährsmann sagt, dass die Nervenfasern »in das Protoplasma jener schon erwähnten Pigmentzellen übergehen, die, nach oben hin mit dem kontinuirlichen Netze durch dünne Ausläufer zusammenhängend, zwischen die Körnchendrüsen der Rückenwülste und in die Bindegewebssäulen herunterreichen. Diese Pigmentzellen gehen nach unten in einen breiten Fortsatz aus, der meist ohne scharfe Grenze in die breite marklose Nervenfaser übergeht«.

»Das Pigment, im Centrum der Zelle am dichtesten, verliert sich nach unten, in feiner Schattirung immer spärlicher werdend, bis man eine kurze Strecke von der Zelle entfernt nur noch kurze, fein punktirte Pigmentlinien beobachten kann.«

»Nur in zwei Fällen konnte ich einen scharfen Rand des Pigmentes beobachten.«

Der Abhandlung Ehrmann's ist eine Tafel beigefügt, auf welcher fünf Pigmentzellen mit den vermeintlichen Nervenfasern abgebildet sind. Von den letzteren sagt Ehrmann selbst, dass dieselben »auffallend breit« sind, und dass »die Kontouren derselben in die der Pigmentzellen ohne Unterbrechung übergehen«. Nach dem ganzen Aussehen dieser vermeintlichen Nervenfasern ist mir unzweifelhaft, dass es sich hier um pigmentfreie, weniger verzweigte Ausläufer der Chromatophoren selbst handelt, wie sie Biedermann auf Taf. XI in Fig. 7 seiner Abhandlung z. B. abbildet.

Dasselbe Urtheil muss ich über die Mittheilungen fällen, welche Lode (18) in Betreff der Nerven der Pigmentzellen gemacht hat. Lode untersuchte die Flossen von Umbra Krameri, Perca fluviatilis und Salmo fario nach der Goldmethode; er berichtet über die Pigmentnerven (18, p. 142): »Die zarten marklosen Nerven durchziehen bald frei, bald durch Anastomosen mit einander verbunden, in großer Anzahl die Flosse. Oft schließen sie sich Kapillargefäßen für kurze Strecken an, und da konnte ich dann relativ oft ihre Verbindung mit den Zellen

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

beobachten. Der Übergang der Nervensubstanz in die Chromatophoren ist ein allmählicher; scharfe Ränder als Grenze zwischen Nerv und Pigmentzelle waren niemals zu sehen. Man bemerkt sogar häufig den obersten Theil der Nerven auch noch pigmentirt, was für den allmählichen Übergang der kontraktilen Zellsubstanz in die nervöse Faser deutlich Zeugnis giebt.«

Mit Bezug auf die der Abhandlung beigegebenen Abbildungen, welche vier Pigmentzellen von Knochenfischen mit vermeintlichen Nervenfasern darstellen, führt Lode Folgendes aus (18, p. 142 zu Fig. 1): »Die Nervenfaser zieht in fast gerader Richtung zur Pigmentzelle, mit deren unterem Protoplasmafortsatze sie deutlich verschmilzt. Der scharfe Kontour der Faser setzt sich auf das untere Segment der Zelle fort, so dass eine Abgrenzung der beiden Gebilde nicht anzugeben ist. Oberhalb der Zelle bemerkt man, sowohl in Fig. 1 wie in Fig. 2, eine Faser ziehen, die mit den Pigmentzellen nicht mehr in einer Ebene steht. Aus der Häufigkeit dieses Verhaltens kann man mit hoher Wahrscheinlichkeit den Schluss ziehen, dass die zur Zelle ziehende Nervenfaser nur mit einem Theile des Protoplasmas der Chromatophoren sich verbindet, im Übrigen aber unter der Zelle hinwegzieht und erst auf der anderen Seite derselben wieder sichtbar wird. Leider war ein Weiterverfolgen dieser Fasern nicht möglich.«

Der Umstand, dass Lode den Theil seiner vermeintlichen Nerven, welcher der Pigmentzelle benachbart war, pigmentirt fand, lässt, wie bei den Angaben Ehrmann's, darauf schließen, dass es sich hier wohl meist auch um pigmentfreie oder pigmentarme Fortsätze der Zellen selbst handelte. Möglich auch, dass Lode, wie ich aus seiner zuletzt citirten Schilderung annehmen möchte, in einem Theil der Fälle wirkliche Nerven vor sich gehabt hat. Dies waren dann aber stets nur die gröberen Nerven und Nervenbündel, welche oft, wie wir sehen werden, dicht über die Zelle hinwegziehen, bisweilen Ausläufern derselben sich anschmiegend. Die eigentlichen motorischen Chromatophorenäste haben weder Lode noch Ehrmann gesehen.

Weitere Angaben über den Zusammenhang der Nerven mit den Chromatophoren bei den Wirbelthieren habe ich nicht finden können.

Durch Anwendung der von Ramón y Cajal modificirten Golgi'schen Methode ist es mir nun geglückt, diesen Zusammenhang genau festzustellen. Ich fand bei meinen Untersuchungen höchst merkwürdige, ja ganz wunderbar komplicirte Innervationsverhältnisse, Verhältnisse, welche geeignet sind, auch Aufschlüsse von allgemeiner Bedeutung für die Innervation zelliger Elemente überhaupt zu geben.

Bei der Wichtigkeit, welche ich den aufgefundenen Thatsachen

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

aus dem angedeuteten Gesichtspunkte beilegen musste, sah ich mich veranlasst eine Anzahl von Abbildungen, welche ich in der Sitzung des Greifswalder medicinischen Vereins vom 11. März d. J. (26) bereits demonstrirt und auf der Versammlung der anatomischen Gesellschaft zu Göttingen am 22. Mai d. J. (27) vorgelegt habe, dieser Abhandlung beizufügen. Alle Figuren der beigegebenen Tafeln XXXV—XXXIX sind unter Kontrolle der Ölimmersion (Winkel, homogene Immersion 1/24; Abbescher Beleuchtungsapparat, vermittels Irisblende regulirt) möglichst genau gezeichnet.

In der vorliegenden Arbeit will ich nun über die Innervation der Pigmentzellen der Knochenfische berichten, von denen ich eine größere Anzahl untersuchte, und zwar folgende Arten: Hecht (Esox lucius L.), Flussbarsch (Perca fluviatilis L.), Hering (Clupea harengus L.), Dorsch (Gadus morrhua L.), Goldbutt (Pleuronectes platessa L.), Aal (Anguilla vulgaris Flem.), Plötze (Leuciscus rutilus L.), Schleie (Tinca vulgaris Cuv.), Seeskorpion (Cottus scorpius L.), Aalmutter (Zoarces viviparus Cuv.).

Da die Schuppen die Untersuchung sehr erschweren, wählte ich vorwiegend schuppenlose Stellen des Kopfes, besonders die Haut der Ober- und Unterlippe, Außenfläche von Ober- und Unterkiefer, der Infraorbital- und der Operculargegend etc.; indessen wurde die Untersuchung der Körperhaut nicht vernachlässigt. Bei der flächenhaften Ausbreitung der Chromatophoren ist die Anfertigung von Schnitten parallel der Hautoberfläche, nach vorheriger Entfernung des Epithels, geboten. Senkrechte Schnitte dienen zur Ergänzung.

Die Chromatophoren der einzelnen Fischspecies erweisen sich durchaus nicht alle gleich geeignet für die vorliegenden Untersuchungen, da beträchtliche Differenzen in der Größe und Dicke der Zellen, in ihrer Durchsichtigkeit, in Anzahl und Ausbildung der Fortsätze etc. bestehen. Auch das Färbevermögen der Nerven ist nach den Species sehr verschieden, eine Erfahrung, die bei Anwendung der Golgi'schen Methode ja oft gemacht wird. Es kam daher für mich darauf an, günstige Objekte zu finden, deren Zellen durchsichtig genug sind, um die Nervenendigungen erkennen zu lassen. Oft, besonders an den großen, unregelmäßigen Chromatophoren, ist ja das undurchsichtige Pigment sehr hinderlich; indessen gelingt es doch, bei Aufwendung einiger Geduld, Zellen zu finden, die genügend ausgebreitet und durchsichtig genug sind. Ich zog es vor, nicht zu Entfärbungsmitteln des Pigmentes zu greifen, da ich in keiner Weise die Nervenfärbungen schädigen und die Garantie verlieren wollte, bis an die äußerste Grenze des nach dieser Methode Erkennbaren vorgedrungen zu sein.

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

Die werthvollsten Aufschlüsse gaben mir, in Folge der Übersichtlichkeit und Transparenz ihrer Zellformen, die Chromatophoren der oben genannten Kopfgegenden vom Hecht; man könnte dieses Objekt, auf welches Solger zuerst hingewiesen hat, für die Untersuchung der Pigmentzellen geradezu klassisch nennen. Aber auch bei den anderen Fischspecies erhielt ich schöne Resultate, so besonders bei dem Barsch, Dorsch, Aal u. a. m.; ich werde hierauf noch zurückkommen.

Für die Auswahl der Abbildungen habe ich Hecht und Barsch gewählt, Fische, welche wohl bei uns überall leicht zur Nachuntersuchung zu beschaffen sind.

Die Fig. 1—11 auf Taf. XXXV und XXXVI (mit Ausnahme der Fig. 8) stellen Chromatophoren vom Hechte mit ausgebreitetem Pigmente dar. In den Fig. 12—20 der Taf. XXXVI—XXXVIII, gleichfalls vom Hechte stammend, ist die Pigmentmasse in den Zellen centralwärts zurückgezogen. Dasselbe ist zum Theil der Fall in den Fig. 21—23 auf Taf. XXXVIII, welche größere, mehr unregelmäßige Chromatophoren vom Flussbarsche darstellen. In Taf. XXXIX endlich ist ein Übersichtsbild der Nervenstämme und der Chromatophorennerven in der Haut des Flussbarsches gegeben.

Bei der Beschreibung gehe ich von den Chromatophoren des Hechtes aus und dürfte es am zweckmäßigsten sein, zuerst die Nervenendigungen an den Pigmentzellen mit ausgebreitetem Pigment abzuhandeln, an denen die Nervenendigungen am übersichtlichsten zu überblicken sind. Sodann sollen die Pigmentzellen mit retrahirtem Pigment berücksichtigt werden, da auch dieser Zustand der Chromatophoren im Hinblick auf ihre Innervation Interesse bietet.

Die ausgebreiteten, dunklen Chromatophoren der Kopfgegenden des Hechtes schienen mir nach den Beobachtungen Solger's (28, 29, 30, 31) ganz besonders geeignet für die Untersuchung ihrer Nervenendigungen. Wie Solger gefunden, stellen dieselben dünne, durchsichtige, flächenhaft ausgebreitete, hüllenlose Bindegewebszellen von im Allgemeinen ziemlich kreisrunder Form mit kurzen, mehr lappigen Fortsätzen dar, deren Pigmentkörnchen in regelmäßiger Weise in radiären Reihen angeordnet sind. Alle Körnchenreihen konvergiren nach einem einzigen Punkte, der als helle centrale Stelle meist sehr deutlich sichtbar ist. Diese Stelle hat Solger als »Attraktionssphäre« im Sinne Ed. van Beneden's (Sphère attractive Ed. van Beneden) gedeutet und die Vermuthung ausgesprochen, dass von hier aus die Bewegung des Pigmentes beherrscht wird. Im Folgenden will auch ich die centrale Stelle als »Attraktionssphäre« bezeichnen. Auch die Kerne, einer bis mehrere, sind zwischen den Pigmentkörnchen als ovale hellere

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

Stellen meist scharf begrenzt zu erkennen. Über die Lagerung der Kerne und die Attraktionssphäre bemerkt Solger Folgendes (31, p. 16): »Wie bei allen pigmentirten, aber noch lebenskräftigen Zellen bleibt auch hier der Kern von Farbstoff frei. Er erscheint als homogenes Feld von ovaler Form, an dem eine besondere Struktur nicht nachweisbar ist. Über oder unter ein solches Feld können übrigens einzelne Pigmentkörnchen oder Gruppen derselben sich hinwegschieben, so dass man auch ohne Anwendung künstlicher Tinktionsmittel, die ohnehin nur schwer vom Kerne angenommen werden, diese die Kerne umschließenden Stellen scharf von anderen Lücken, welche die ganze Dicke des Zellleibes durchsetzen, unterscheiden kann. In den meisten Fällen schließen freilich die Pigmentzellen der von mir studirten Gegend (Integument der Ethmoidal- und Frontalgegend) nicht einen, sondern zwei solcher pigmentfreier Kernfelder ein. Hier und da finden sich dieselben in noch größerer Anzahl vor; so sah ich einmal innerhalb einer Zelle nicht weniger als sechs derartiger heller Kernfelder von verschiedener Größe, die ringförmig um den gleichfalls pigmentfreien Centralfleck von unbestimmter Begrenzung angeordnet waren. Aber die Regel ist doch die, dass die Pigmentzelle nur zwei Kerne umschließt, welche mit ihrem einen Pole sich zusammenneigen, so dass ihre Längsachsen einen Winkel bilden; manchmal findet man ihre Längsachsen auch parallel stehen. Aber in beiden Fällen schließen sie wieder den schon erwähnten weit kleineren lichten Fleck ein. Gewöhnlich — zum Unterschied von den scharf umschriebenen Kernfeldern — nur unbestimmt begrenzt, strahlen von ihm radiär nach allen Seiten (oder wenigstens nach einem mehr oder weniger ausgedehnten Bezirke der Peripherie) die Pigmentkörnchen aus. In der nächsten Umgebung des Centralflecks stehen sie häufig dichter zusammengedrängt als in größerer Entfernung von demselben, so dass dann der helle Fleck um so deutlicher hervortritt. Wesentlich derselbe Befund ergab sich auch beim Barsch, und zwar gleichfalls in der Ethmoidal- und Frontalregion. Der centrale helle Fleck war manchmal sehr schön zu sehen, die Kernfelder erschienen dagegen weniger augenfällig umschrieben, weil sich gewöhnlich sehr zahlreiche Pigmentkörnchen unter dieselben hinweggeschoben.«

Solger betont (l. c. p. 18), dass er in jeder Zelle an den von ihm untersuchten Objekten stets nur einen Centralfleck beobachtete, mochten auch die Kerne in der Mehrzahl vorhanden sein.

Diese von Solger beschriebenen Zellstrukturen erhalten sich nun meist noch recht deutlich, wenn die Gewebe mit doppeltchromsaurem Kali und Silbersalz behandelt werden, so dass man Kerne, Attraktions-

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

sphäre und radiäre Anordnung der Pigmentkörnchen gut erkennen kann.

In Fig. 10 auf Taf. XXXVI z. B. ist der Pigmentkörper einer Zelle mit der hier sehr deutlichen Strahlung der Pigmentkörnchen ausgezeichnet. In der Mitte liegt der helle Fleck der Attraktionssphäre, von dem die Pigmentstrahlung ausgeht, die sich deutlich in die kurzen Fortsätze erstreckt; rechts oben sind, von der Attraktionssphäre abgerückt, zwei Kerne sichtbar. In den beiden Zellen der Fig. 9 ist die Attraktionssphäre nicht deutlich, ihre Lage lässt sich nur aus der Konvergenz der Pigmentstrahlungen erschließen, wie es bei dieser Behandlung der Gewebe oft der Fall ist. Dasselbe gilt auch für die Fig. 11, wo die Sphäre noch als kleiner, heller Punkt sich kennzeichnet.

In den mehr schematisch gehaltenen Figuren der Taf. XXXV sind die Pigmentkörnchen nicht eingezeichnet, weil die Übersichtlichkeit der Nervenzeichnungen darunter leiden würde. Die Pigmentstrahlungen, die Attraktionssphäre und die Kerne sind indessen angegeben. Auch an den centralwärts retrahirten Pigmentmassen ist die Pigmentstrahlung in den nach Golgi behandelten Präparaten bisweilen noch zu erkennen; auch die Attraktionssphäre tritt dann nicht selten noch als feiner, heller Punkt, einem Nadelstiche gleich, hervor (vgl. auf Taf. XXXVII, Fig. 14, 16, 17, 19). Die Kerne sind in diesen ungefärbten Präparaten bei retrahirtem Pigment aber gewöhnlich nicht mehr sichtbar.

Aus diesen Abbildungen geht die Übersichtlichkeit der inneren Struktur dieser Elemente zur Genüge hervor. Gelingt es, an denselben eine vollständige Nervenfärbung hervorzurufen, so muss man mit größter Bestimmtheit feststellen können, welche Bestandtheile der Zelle sich mit den Nervenendigungen in Verbindung setzen, ob das Protoplasma oder die Attraktionssphäre oder die Kerne hierbei eine Rolle spielen.

Bevor ich indessen auf die Nervenendigungen selbst eingehe, müssen wir den Verlauf der Nervenstämme in der Haut verfolgen.

Die Schicht des Coriums, in dessen Bindegewebslücken die Chromatophoren als in ihrem Inneren kontraktile Bindegewebszellen eingelagert sind, ist sehr reich an Nerven, wie ein Blick auf das Übersichtsbild der Taf. XXXIX zeigt (etwas dickerer Übersichtsschnitt durch die Kopfhaut vom Flussbarsch). Je nach der Körpergegend und je nach der Anzahl der eingelagerten Chromatophoren ist der Reichthum an Nerven verschieden.

Gröbere, Anfangs noch markhaltige Nervenbündel, deren Fasern aber bald das Mark verlieren, treten in die Haut ein und verzweigen sich hier. Aus den flächenhaft sich ausbreitenden Verzweigungen gehen

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

feinere, sich nicht selten mit einander vereinigende Nervenbündel hervor, die schließlich Nervennetze aus sich entstehen lassen. Auf Taf. XXXIX sind an mehreren Stellen die gröberen und auch feineren Bündel dort, wo sie in andere, im Schnitt nicht mehr enthaltene Schichten des Coriums übertreten, durchschnitten. Die Nervennetze sind recht reichlich und bilden unregelmäßige, weitere Maschen. In die Zeichnung der Taf. XXXIX sind dieselben nicht vollständig eingetragen, um das Bild nicht zu unübersichtlich zu machen. Die Nervennetze durchziehen hier in lockeren Maschen das Pigmentzellen führende Gewebe.

Aus diesen Nervennetzen, oft aber auch direkt aus den Nervenbündeln und den Endästen der stärkeren Nervenfasern treten nun die »motorischen« oder »koloratorischen« Nerven an die Chromatophoren heran, wie die Figuren der Tafeln zeigen[1]. Kommen die motorischen Äste aus einem Bündel, so zweigen sie sich häufig unter einem rechten Winkel von einer Nervenfaser des Bündels ab. An der Ursprungsstelle des Astes findet sich dann meist die charakteristische kleine dreieckige Verdickung, welche die Ursprungs- und Theilungsstellen der feineren Nervenäste kennzeichnet (vgl. z. B. Fig. 22 und 23 auf Taf. XXXVIII).

Der Ursprung der motorischen Äste aus den Nervenbündeln ist aber nur dann mit Sicherheit festzustellen, wenn die letzteren in einiger Entfernung von den Pigmentzellen liegen. Man beobachtet nämlich häufig, dass die Chromatophoren, z. B. bei dem Barsch, Hering u. A., den gröberen oder feineren Nervenbündeln dicht an- oder sogar unmittelbar aufliegen, eine Erscheinung, auf welche Solger bereits hingewiesen hat. Die Nervenbündel weichen dabei häufig etwas von ihrem geraden Verlaufe ab, indem sie am Zellkörper etwas ausgebuchtet verlaufen und so einen Theil desselben umziehen. Ziehen die Nerven direkt über die Pigmentzelle hinweg, wie z. B. in Fig. 22 auf Taf. XXXVIII, wo ein Bündel von drei Nervenfäden dicht über die Mitte der Zelle hinwegläuft, so ist es bei der Undurchsichtigkeit der größeren Chromatophoren unmöglich, den Ursprung der Fasern zu sehen und die Zahl der die Zelle innervirenden Nerven genau festzustellen.

Die Zahl der motorischen Äste, welche an je eine Zelle herantreten, ist nun merkwürdigerweise sehr verschieden. Häufig beobachtet man nur eine Nervenfaser, die sehr fein oder auch noch relativ dick sein kann (Fig. 3 und 6 auf Taf. XXXV, Fig. 9 und 11 auf Taf. XXXVI, Fig. 18 auf Taf. XXXVII). Meist aber streben den einzelnen Chromatophoren mehrere, oft sogar zahlreiche Nerven zu. In Fig. 10 auf

[1] In allen Figuren sind die Nerven und Nervenbündel, welche fortlaufend gedacht werden müssen, mit einem ⋊ bezeichnet.

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

Taf. XXXVI z. B. treten zwei Nervenfäden an die Zelle heran, von denen der eine dicker ist und den Theilast eines stärkeren Nerven bildet; der zweite dünnere Faden (links) dagegen stammt aus dem Nervennetz des Coriums. In Fig. 7 auf Taf. XXXV ist das Verhältnis ein ähnliches, nur dass hier drei motorische Äste vorliegen, von welchen zwei aus dem Nervennetz stammen. In Fig. 5 gehen scheinbar fünf koloratorische Nerven an die Zellplatte heran. Bei genauer Prüfung sieht man jedoch, dass der von rechts oben herantretende Faden die Zelle in der Mitte des linken Randes wieder verlässt, nachdem er zwei Äste zur Zelle abgegeben und noch einen Nervenfaden (von links oben kommend) in sich aufgenommen hat. Der Nervenfaden, welcher von links unten an die Zelle tritt, läuft nur einfach über die letztere hinweg, um sich unter Bildung einer kleinen Schleife an den anderen Faden anzulegen und mit demselben weiterzuziehen; wenigstens hatten sich an dem Präparate sonst keine Äste gefärbt.

Oft ist die Zahl der eintretenden Nerven so reichlich und das Nervengewirre in der Nähe der Zelle so dicht, dass man nur feststellen kann, dass die Nerven und Nervenbündel in dieses Gewirre übergehen; es ist dann oft unmöglich, mit Bestimmtheit zu erkennen, welche Nerven als eigentliche motorische Äste die Zelle erreichen, und welche Fäden an derselben vorbei weiter ziehen. Solche extremen, durchaus nicht seltenen Fälle zeigen z. B. die Fig. 14, 15, 16 auf Taf. XXXVII und Fig. 21 auf Taf. XXXVIII; auch die Zelle links oben in Fig. 20 (vom Hecht und Barsch).

In Fig. 15 z. B. liegt der Pigmentkörper einer Chromatophore in der Achsel der Theilungsstelle einer stärkeren Nervenfaser. Von links her tritt ein Nervenbündel heran, welches sich ganz in motorische Äste aufzulösen scheint. Dasselbe thut ein Nervenfaden, der von links unten die Zelle erreicht. Oberhalb der Pigmentscheibe geht ein Nervenfaden von links nach rechts und verbindet sich mit einer Faser, welche unmittelbar in das Nervennetz übergeht. Von dieser quer vorbeiziehenden Nervenfaser gehen gleichfalls Äste zur Zelle. Auch die Stämme, in deren Theilungswinkel die Zelle liegt, geben koloratorische Nerven zur Chromatophore; wenigstens ließ sich dies für den rechten Theilast mit Bestimmtheit feststellen. Auch die Fig. 13 auf Taf. XXXVI und Fig. 20 auf Taf. XXXVIII, welche bei schwacher Vergrößerung gezeichnet sind, zeigen an verschiedenen Zellen die mehrfachen Nervenäste.

Sehr eigenthümlich ist die Mannigfaltigkeit in der Zahl der zutretenden Nerven bei oft ganz benachbarten Zellen. Zu einer oder mehreren Zellen können zahlreiche Nerven gehen, während benachbarte Chromatophoren nur einen oder zwei sich spärlich verzweigende

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

Nerven erhalten. Wie verschieden dies Verhalten ist, seigt ein Blick auf Fig. 13 der Taf. XXXVI und Fig. 20 der Taf. XXXVIII.

Sehr schön erkennt man oft an derartigen Übersichtsbildern bei schwacher Vergrößerung (Fig. 13 und Fig. 20), wie ein stärkerer Nerv in die Nähe einer Zelle tritt, derselben motorische Äste giebt, dann zur nächsten Zelle geht, dieselbe gleichfalls versorgend — und so weiter, bis eine ganze Anzahl von Chromatophoren innervirt ist. Dabei tritt häufig eine Theilung des Nervenstammes ein. Dazu können dann noch Innervationsfäden aus dem Nervennetze kommen.

Außer diesen Nervenverbindungen zwischen den Zellen, welche durch die sich theilenden motorischen Nerven selbst gegeben werden, finden sich häufig noch feine variköse Kommunikationsfäden, welche benachbarte Zellen direkt mit einander verbinden; ich werde auf dieselben noch zurückkommen.

Es sei schon hier bemerkt, dass ich weder im Verlaufe der koloratorischen Nerven in der Haut, noch an den Pigmentzellen selbst jemals Ganglienzellen gesehen habe.

Die Nervennetze, eben so wie die Nervenbündel, verbleiben nun nicht alle in der Chromatophorenschicht der Haut und werden nicht sämmtlich zu Chromatophorennerven. Vielmehr steigt ein Theil derselben höher gegen die Epidermis empor, um hier unter dem Epithel ausgedehnte Netze zu bilden. Von letzteren erheben sich die sensibelen, feinsten Ästchen, welche in die schlanken Cutispapillen und direkt in die Epidermis zwischen den Epithelzellen selbst aufsteigen, sich hier mannigfach verzweigend und frei endigend.

Fr. Eilh. Schulze (32) hat diese intraepithelialen sensiblen Nervenendigungen zuerst bei den Knochenfischen an den Barteln von Cobitis aufgefunden. Neuerdings hat G. Retzius (33) dieselben in der Haut von Petromyzon fluviatilis näher untersucht und an trefflichen Abbildungen zur Anschauung gebracht. Auch ich habe die sensiblen Nervenendigungen im Epithel häufig gesehen, wenn auch durchaus nicht so oft, wie ich wohl erwartet hatte. Am häufigsten gelang mir ihre Darstellung noch an der Lippe des Barsches, des Hechtes, in der Haut des Aales a. A.

Dort, wo die Chromatophoren dicht unter der Epidermis liegen und von reichen Nervengewirren umgeben sind, wie z. B. an der Lippe des Barsches, können die sensiblen Äste unmittelbar aus der Nachbarschaft der Chromatophoren, ja aus den die Zellen umgebenden Nervengewirren gegen das Epithel hin sich erheben.

Die in dem Corium verlaufenden Nerven sind also gemischter Natur: sie enthalten die motorischen für die Chromatophoren bestimmten und die sensiblen, vom Epithel herkommenden Fasern.

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

Das Merkwürdigste bei der Innervation der Chromatophoren sind nun die Nervenendigungen selbst.

Die für die einzelnen Pigmentzellen bestimmten motorischen Äste gehen nämlich nicht einfach in die Zellen hinein, sondern zerlegen sich zuvor in eine meist außerordentlich große Anzahl von Ästen, welche sich unmittelbar an und auch in der Zelle verzweigen.

Bevor diese Endtheilung eintritt, spaltet sich häufig der motorische Nerv, sobald er in die Nähe der Zelle gekommen, in zwei Hauptäste (Fig. 3 und 6 auf Tafel XXXV); bisweilen breitet sich der eine Ast hauptsächlich auf der einen Fläche der Zelle aus, während der zweite mit seinen Theilungen an der anderen Fläche des Zellkörpers gelegen ist. Oft tritt der Nerv auch nicht geradlinig, sondern gebogen an die Zelle heran, manchmal förmlich unter spiraliger Windung (vgl. z. B. Fig. 18 auf Tafel XXXVII).

Ist die Nervenfärbung an mit ihrer Pigmentmasse horizontal ausgebreiteten Chromatophoren vollständig eingetreten, so ist es nicht möglich, das dichte Gewirre feinster Nervenfäden aufzulösen und zu entziffern. Nur Folgendes kann man bei Öl-Immersion unter vorsichtigem Gebrauch der Mikrometerschraube erkennen.

Stellt man die Oberfläche der Zelle ein, so wird mit einem Male ein Theil der Nervenfäden und Fibrillen unmittelbar an der Oberfläche der expandirten Pigmentplatte sichtbar. Bewegt man den Tubus ein wenig weiter nach abwärts, so erscheinen die Körnchen des Pigmentkörpers. Lässt man den Focus die Pigmentplatte bis an ihre Unterfläche durchwandern, so erkennt man scharf den anderen Theil der Nervenfäden, welcher sich in ähnlicher Weise, wie die Nerven der Oberfläche, an der Unterfläche der Zelle ausbreitet. Ist der eine Theil der Nerven scharf eingestellt, so bleibt, bei schwächerer Vergrößerung, gewöhnlich auch von dem anderen noch etwas sichtbar. Bei Benutzung schwacher Systeme scheinen beide Nervenplatten, in Folge der Dünnheit des Pigmentkörpers, in einer Ebene zu liegen.

Diese beiden Nervenplatten sind nun nicht vollständig von einander getrennt, sie hängen vielmehr, wie sich bei sorgfältiger Benutzung der Mikrometerschraube feststellen lässt, vermittels einer Anzahl von Ästen zusammen, welche durch den Pigmentkörper hindurch von der einen Fläche zu der anderen übertreten, um sich hier dann weiter zu verzweigen. Die Hauptmasse der Nerven liegt aber an den beiden Flächen des dünnen Pigmentkörpers.

Diese Durchtrittsstellen der Nerven sind übrigens auch schon ohne Nervenfärbung zu erkennen. Fixirt man das Gewebe in gewöhnlicher Weise, etwa mit dem Flemming'schen Gemisch, so sieht man an den

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

ausgebreiteten Chromatophoren oft scharf ausgeschnittene kleine Öffnungen, welche die Pigmentplatte, wie Löcher, durchsetzen; oft sind mehrere solcher Löcher an einer Zelle vorhanden. Auch ist der Zellrand zwischen zwei Fortsätzen bisweilen knopflochartig scharf begrenzt. Ohne Zweifel werden diese Lücken im Pigment durch den Durchtritt der Nerven bedingt.

Auf den ersten Blick, besonders bei schwächerer Vergrößerung, machen nun die Nervenplatten den Eindruck eines dichten, feinfädigen Nervennetzes, welches die Zelle mit engen, unregelmäßigen Maschen zum Theil umspinnt, zum Theil durchsetzt und welches feinste, frei endigende Endfibrillen aus sich hervorgehen lässt. Es ist in der That, selbst bei genauer Prüfung mit Immersion, an Zellen mit vollkommener Nervenfärbung kaum möglich, in diesen Nervenmassen sich zurechtzufinden und eine bestimmte Entscheidung zu treffen (vgl. Fig. 7 auf Tafel XXXV und Fig. 9, 10, 11 auf Tafel XXXVI).

Um daher über die Art der Nervenverzweigung sicheren Aufschluss zu erhalten, muss man in den Präparaten solche Zellen heraussuchen, an welchen die Nervenfärbung nur unvollkommen eingetreten ist, wie es bei Anwendung der Golgi'schen Methode ja häufig beobachtet wird. An derartigen Präparaten lässt sich die Theilung eines einzelnen motorischen Astes bis zu den Endfibrillen hin meist sehr übersichtlich verfolgen. Die Figuren 1—5, vielleicht auch noch Fig. 6, stellen solche Zellen mit unvollkommener Nervenfärbung dar. Dass es sich hier in Wirklichkeit um unvollkommene Nervenfärbung und nicht etwa um einfache Formen der Nervenendigung handelt, lässt sich in den meisten Fällen daran erkennen, dass von den stärkeren Ästen an der Zelle Seitenäste entspringen, die nur eine kurze Strecke imprägnirt sind und dann plötzlich, wie abgeschnitten oder abgebrochen aufhören; hier ist die Imprägnation nicht weiter vorgedrungen (vgl. z. B. den Verlauf des linken, von unten herantretenden Nerven in Fig. 3). Auch sieht man an solchen Präparaten häufig, dass die Tröpfchen der Endfäden in der Richtung der letzteren an den Enden derselben isolirt liegen und nicht durch einen Nervenfaden mit einander verbunden sind; es ist hier eben noch nicht zu der Imprägnation des verbindenden Fadens gekommen (vgl. z. B. Fig. 1, 2, 3, 4, 8 auf Tafel XXXV). Auch kann man finden, dass hier und da kleine Abschnitte von Nervenfäden isolirt daliegen, deren Verbindung mit den übrigen Nerven sich nicht mitgefärbt hat. In den Figuren sind solche zusammenhanglosen Fädchen, die nur selten zur Beobachtung kommen, fortgelassen. Immerhin lässt sich die Möglichkeit nicht ausschließen, dass es sich hier bisweilen auch um einfache Formen der Nervenendigung handeln kann, zumal

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

es schwer ist, hier eine Grenze zu ziehen; man findet eben alle Übergänge von den einfachsten Nervenverzweigungen bis zu den komplicirtesten Nervengewirren. In Fig. 5 z. B. kann möglicherweise schon eine vollkommene Nervenfärbung dieser speciellen Zelle vorliegen. In Fig. 6 sind wahrscheinlich alle Nerven, welche sich an dieser Zelle vorfinden, gefärbt. In Fig. 7 liegt wohl bestimmt eine Totalfärbung vor. Wer wollte dies mit Sicherheit entscheiden, wenn eben die Nervenfärbung selbst im einzelnen Falle keinen Anhaltspunkt giebt?

Die Figuren 1—7 der Tafel XXXV und Fig. 9—11 auf Tafel XXXVI geben zugleich eine Anschauung von der großen Mannigfaltigkeit der Innervationsbilder, welche die Pigmentzellen in den Präparaten darbieten: keine Zelle gleicht hierin der anderen, alle sind verschieden. Dies hängt nicht allein von dem Grade der Nervenfärbung ab; auch bei vollkommenster Nervenfärbung bestehen leicht erkennbare Unterschiede, z. B. in der Zahl der zutretenden Nerven, der Dichtigkeit des Nervengewirres, der Zahl der Endfibrillen etc. Dazu kommen die Formdifferenzen der Pigmentkörper der Zellen und ihrer Ausläufer selbst, meist bedingt durch die verschiedenen Stadien der Expansion des Pigmentes. Kurz und gut, es besteht in den Präparaten eine ganz außerordentliche Mannigfaltigkeit.

Wenn man nun gut gewählte Zellen mit unvollkommener Nervenfärbung vermittels Ölimmersion untersucht und an denselben unter subtiler Benutzung der Mikrometerschraube die Nervenverzweigungen verfolgt, so lässt sich Folgendes feststellen:

In Fig. 1 z. B. tritt links unten in den Bereich des Pigmentkörpers ein Nervenfaden ein, der sich alsbald in zwei Äste spaltet. Der linke Ast theilt sich wieder in zwei ungleiche Zweige. Der längere Zweig geht in gebogenem Verlaufe an die entgegengesetzte Seite der Zelle, tritt hier an einen Pigmentfortsatz, um von diesem aus quer vor einem anderen Fortsatze hinweg zu einem dritten hinzuziehen, an dessen Basis der Nervenfaden mit einem größeren Endtröpfchen endigt. Der kürzere Nervenzweig geht seitlich in einen Fortsatz. Der rechte Hauptast des motorischen Nerven theilt sich dichotomisch in mehrere Äste, die sämmtlich frei endigen; der eine Endfaden überragt etwas mit seinem freien Ende den Pigmentkörper. Dort, wo die Nervenfäden einander kreuzen, gehen dieselben, ohne sich zu verbinden, in verschiedenem Niveau an einander vorbei. Eine Netzbildung besteht hier also nicht. Alle diese Nervenäste befinden sich oberhalb der Pigmentplatte.

Etwas reichlicher sind schon die Nervenfäden in Fig. 2. Hier tritt von oben her ein Nervenstamm an die Zelle heran und verläuft dann

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

weiter am rechten Rande der Zelle vorbei nach unten, um in das Nervennetz überzugehen. Zuvor giebt derselbe einen koloratorischen Ast ab, der unter mehrfachen Schlängelungen gegen die Mitte der Zelle ansteigt, um hier in zwei sich dendritisch theilende Äste auszustrahlen. Von dem konvexen Rande dreier Biegungen gehen drei Seitenzweige ab, die sich zum Theil noch weiter dichotomisch zerlegen. Ein Theil der Endäste überragt unten ein wenig die Pigmentplatte. Auch hier gehen die sich kreuzenden Nervenfäden einfach an einander vorbei. Eben so befinden sich sämmtliche Nervenäste an der Oberfläche der Zelle.

Etwas anders verhält es sich mit den folgenden Figuren 3, 4 und 5. Hier befindet sich ein Theil der Verzweigungen an der oberen, der andere Theil an der unteren Fläche der Zellen. Es musste daher bei der Untersuchung ein ausgiebiger Gebrauch von der Mikrometerschraube gemacht werden. Um beide Fadentheile aus einander zu halten, habe ich in den Figuren die oberflächlich gelegenen Nerven mit intensiv schwarzer Tusche eingezeichnet, während die an der Unterfläche verlaufenden Verästelungen heller, matt grau gehalten wurden; dort, wo die beiden verschieden gefärbten Faserabschnitte zusammenstoßen, befinden sich die Durchtrittsstellen der Nerven (in den Figuren bei *d*).

Der motorische Nerv der Fig. 3 theilt sich schon, bevor er die Zelle erreicht, in zwei ungleiche Zweige, von denen sich der rechte, der, eben so wie der linke Hauptast, die Anzeichen unvollkommener Nervenfärbung zeigt, mit seinen dichotomischen Verästelungen in einem Pigmentfortsatze auflöst. Der linke Ast zerfällt am Rande des Pigmentkörpers in zwei Theilfasern, von denen die linke am Rande der Zelle, die andere gegen die Mitte der Zelle hinzieht. Die linke Nervenfaser verlässt nun alsbald nach ihrem Ursprunge, an welchem sich ein größeres Tröpfchen befindet, die Oberfläche der Zelle und tritt um den Rand eines breiten Fortsatzes herum (bei *d'*) an die Unterfläche desselben. An dem oberen Rande dieses Fortsatzes biegt die Faser wieder zur Oberfläche der Zelle um (bei *d''*) und verläuft hier unter Schlängelungen, zum Theil den Bereich des Pigmentkörpers überschreitend, zu einem größeren Fortsatze hin, an welchem sie sich in die Endverzweigungen auflöst. Zwei Fädchen zweigen sich zuvor noch gegen die Mitte der Zelle hin ab, um hier frei zu enden. Der andere etwas stärkere rechte Theilast spaltet sich etwa in der Mitte der Zelle, nachdem er zuvor ein unvollkommen gefärbtes Fädchen abgeschickt hat, in zwei Äste, von denen der obere sich an der Oberfläche der Zelle verzweigt. Der untere Ast dagegen tritt unter einer Umbiegung in den Pigmentkörper der Zelle hinein, um denselben zwischen den Kernen und der Attraktionssphäre zu durchbohren und auf die Unterseite der Zelle zu gelangen (bei *d*). Alle Verzweigungen dieses

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

Astes liegen mit ihren freien Enden an der Unterfläche der Pigmentplatte. Nur die beiden Enden eines kleinen Seitenastes schienen mir mit ihren Endknöpfchen durch die Pigmentmasse hindurch wieder an die Oberfläche zurückzutreten; ich habe diese Enden daher mit schwarzer Tusche bezeichnet (rechts unten in der Zelle).

In ähnlicher Weise entspringt auch in Fig. 4 der motorische Ast links aus einem an der Zelle vorbeistreichenden Nervenfaden, der links noch im Zusammenhang mit dem Nervengeflecht gezeichnet ist; die Fasern des letzteren lagen in verschiedenen Ebenen. Der Ast zieht auf der Pigmentplatte der Zelle unter Biegungen nach jenseits von der Attraktionssphäre, indem er einige dichotomisch sich mehr oder weniger theilende Zweige abgiebt, die mit ihren freien Enden alle gleichfalls an der Oberfläche bleiben. Sodann biegt der Hauptstamm um und tritt durch das Pigment hindurch auf die Unterseite (bei *d*), um hier unter Schlängelungen wieder zur linken Hälfte der Zelle zurückzulaufen. Auf dieser Strecke gehen gleichfalls mehrere Zweige ab, die mit ihren freien Enden an der Unterfläche gelagert bleiben. Der Rest des Hauptstammes durchbohrt dann noch einmal die Pigmentmasse (bei *d'*) und kehrt so wieder an die Oberfläche der Zelle zurück, hier in vier Endäste zerfallend. Diese Endfäden breiten sich an der Oberfläche der Zelle aus. Auch hier ist nirgends eine Verbindung der Fäden unter sich vorhanden.

Sehr schön ließen sich die oberen und unteren Nervenverästelungen auch an der Zelle aus einander halten, die in Fig. 5 gezeichnet ist. Der zu der Pigmentzelle gehörige Nerv kommt von rechts oben, zieht über die Zelle hinweg und verbindet sich noch im Bereiche des Pigmentes mit einem Nervenfaden, der sich bis in das äußere Nervennetz verfolgen ließ. Dass der zweite Nerv, welcher sich links an den ersten anlegt, um mit demselben gemeinschaftlich weiter zu verlaufen, nur einfach über die Zelle hinwegstreicht, ohne einen motorischen Ast abzugeben, ist oben schon erwähnt worden; wenigstens hatte sich kein Ast gefärbt. Motorische Fäden erhält die Zelle nur von dem oben gelegenen Nerven, und zwar in folgender Weise. Zunächst zweigt sich ein motorischer Ast ab, kurz nachdem der Nerv an die Zelle herangetreten ist. Dieser Ast zerlegt sich unter Schlängelungen in mehrere, sich meist dichotomisch theilende Endzweige, welche sämmtlich an der Oberfläche der Zelle bleiben. Der erste ungetheilt bleibende Endzweig geht nach links bis unmittelbar an den Hauptnerv; es ließ sich aber nicht entscheiden, ob hier wirklich eine Verbindung der beiden Fasern stattfand. Kurz hinter dem Ende dieses Seitenzweiges verlässt den Hauptnerv ein zweiter für die Zelle bestimmter motorischer Ast, der jedoch nach kurzem ungetheilten Verlaufe die Pigmentmasse durchbohrt

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

(bei *d*) und sich an der Unterfläche in seine Endzweige auflöst; die letzteren bleiben sammt ihren Enden sämmtlich an der Unterfläche. Auch hier ließen sich (abgesehen von der oben erwähnten fraglichen Stelle) netzartige Verbindungen der Fäden auf das bestimmteste ausschließen. Hätte ich an dieser Zelle auch die unteren Nerven mit schwarzer Tusche eingezeichnet, so würde sich daraus schon eine ziemlich reichliche Nervenverzweigung ergeben, welche, bei schwacher Vergrößerung betrachtet, ein Nervenendnetz vortäuschen könnte.

In den Fig. 6 und 7 sind die Nerventheilungen nun schon so reichlich, dass es nicht mehr möglich war, die oberen und unteren Endäste deutlich aus einander zu halten. Es wurde daher darauf verzichtet, eben so wie in den Fig. 9—11 der Taf. XXXVI, dieselben durch verschiedene Kolorirung von einander abzugrenzen.

Wie aus diesen genau analysirten Beispielen, die aus einer großen Zahl von Beobachtungen ausgewählt wurden, hervorgeht, handelt es sich in den Nervenendigungen an den Chromatophoren also in erster Linie ganz vorwiegend um dichotomische Theilungen der Nerven mit frei endigenden Endästen.

Eine zweite Frage ist die: ob auch netzartige Verbindungen der Theiläste bestehen. Ich habe gerade diese Frage einer genauen Prüfung unterworfen und bin zu dem Resultate gekommen, dass netzartige Verbindungen der Äste vorkommen, dass dieselben aber, im Vergleich zu den überaus reichlichen dichotomischen Theilungen, sehr zurücktreten. Von dem Bestehen netzartiger Kommunikationen überzeugt man sich wieder am sichersten an Pigmentzellen mit unvollkommener Nervenfärbung, wie sie Fig. 8 auf Taf. XXXV uns vorführt. Von unten her tritt hier aus dem Nervenplexus ein motorischer Ast an eine Zelle heran, deren Pigmentmasse centralwärts, wenn auch noch nicht vollständig, retrahirt ist. Dass an diesem Präparat eine unvollkommene Nervenfärbung vorliegt, beweisen die reihenweise in der Richtung des Nervenverlaufes isolirt liegenden tingirten Tröpfchen, deren Verbindungsfäden nicht mehr mitgefärbt sind. Von dem motorischen Ast geht nach links hin ein varicöser Seitenzweig ab, der sich alsbald mit einem anderen, weiter oben den Hauptstamm verlassenden Zweig verbindet, so dass eine weite Masche entsteht. Von diesen kommunicirenden Fäden gehen dann frei endigende Endfibrillen ab. Derartige netzförmige Kommunikationen habe ich mehrfach gesehen und als solche auf das bestimmteste festgestellt. Dass dieselben bei vollständiger Nervenfärbung in den Präparaten auch reichlicher werden müssen, liegt auf der Hand. Doch sind dann bei der großen Zahl der gefärbten Nervenfäden Verbindungen der dicht an einander vorbeiziehenden Fäden mit

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

Sicherheit nur schwierig zu erkennen. Ich habe mehrfach Zellen vom Hecht, welche ziemlich vollkommene Nervenfärbung aufwiesen, auf die Art der Nervenverzweigung untersucht und mich der mühsamen Aufgabe unterzogen, die Verästelungen bis an ihre Enden mit Ölimmersion zu verfolgen, habe aber meist nur dichotomische Theilungen vorgefunden und oft vergeblich nach gegenseitigen Verbindungen der Äste gesucht.

Netzartige Verbindungen, das möchte ich nochmals betonen, sind mithin nur sehr gering im Vergleich zu den überaus reichen dichotomischen Verästelungen. Diese netzartigen Kommunikationen finden sich auch nur zwischen solchen Nervenfäden, die immerhin noch als stärkere Fäden, als Bündel von Achsenfibrillen angesehen werden müssen. Die feinsten Nervenfibrillen dagegen endigen stets frei, gehen niemals in einander über, so dass ein »terminales Nervennetz« hier nicht besteht.

Außer den dichotomischen Verästelungen kommen aber noch andere Theilungen der Nervenfäden vor. Es wurde oben schon von mir hervorgehoben, dass an den Theilungsstellen der Nervenfäden sich meist eine kleine Verdickung vorfindet, eine Erscheinung, welche ja schon lange bekannt ist. An den stärkeren marklosen Fasern, z. B. denen des Nervenplexus, besitzen dieselben die Form kleiner dreieckiger Anschwellungen. An den feineren Fäden sind diese Verdickungen oft unregelmäßig, rundlich, spindelförmig und treten in Gestalt kleiner Tröpfchen und Klümpchen auf. Man beobachtet nun nicht selten, dass von solchen Achseltröpfchen nicht zwei, sondern drei bis vier Nervenfäden ausgehen, wie es z. B. in Fig. 8 auf Taf. XXXV zu sehen ist. Der motorische Ast zeigt hier deutlich unterhalb der Pigmentmasse eine größere Anschwellung, intensiv geschwärzt, wie die Nervenfäden selbst. Von derselben gehen fingerförmig vier Nervenfäden ab, die sich im Bereich der Chromatophore weiterhin rein dichotomisch verzweigen.

Dasselbe lässt auch Fig. 23 auf Taf. XXXVIII erkennen. In derselben sind drei Pigmentmassen mit ihren Nerven abgebildet. Von der kleineren Pigmentmasse oben links muss es zweifelhaft gelassen werden, ob sie noch zu der größeren Zelle links gehört, oder ob sie von einer in einem anderen Niveau gelegenen und nicht mehr in den Schnitt gefallenen Chromatophore abgetrennt wurde. Die beiden großen Pigmentzellen werden durch einen Nervenfaden verbunden, welcher in der Mitte unterbrochen gezeichnet werden musste, weil er für die Ausführung der Zeichnung zu lang gewesen wäre. In der Nähe der rechten Chromatophore schwillt nun dieser Nervenfaden zu einer fünfeckigen Verbreiterung an. Aus vier Ecken treten Nervenfäden hervor, während der fünften Ecke der Hauptfaden entspricht. Verbreiterungen von dieser Größe habe ich sonst nicht wieder gefunden. Für Ganglien-

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

zellen sind diese Verdickungen viel zu klein. Überhaupt habe ich niemals von dem Vorhandensein von Ganglienzellen weder an den Pigmentzellen, noch im Bereich der Nerven bei Anwendung dieser Methode auch nur Andeutungen erhalten.

Varicöse Anschwellungen in Gestalt spindeliger und kugeliger Tröpfchen sind an den Nervenfäden, oft schon an den stärkeren motorischen Ästen und an den Fäden des Nervennetzes eine regelmäßige Erscheinung. Vor Allem sind dieselben an den feineren Verzweigungen und an den Endfibrillen fast stets vorhanden. Dieselben können streckenweise sehr regelmäßig perlschnurartig angeordnet sein; meist aber sind sie nach Größe, Form und in ihrem gegenseitigen Abstande sehr verschieden. Häufig kommt es vor, dass die Tröpfchen in Gestalt kleiner Kügelchen den Nervenfäden seitlich anzusitzen scheinen. Die Endfibrillen laufen meist in ein häufig etwas größeres Endtröpfchen aus (siehe die Figuren).

Aus Obigem folgt also, dass die Nervenendplatten der Chromatophoren überaus reiche, meist dichotomische Verästelungen der motorischen Pigmentnerven darstellen; die stärkeren Fäden der Endplatten besitzen spärliche netzförmige Kommunikationen. Die Verzweigungen laufen aus in zahlreiche varicöse Endfibrillen, welche frei endigen und als die eigentlichen Nervenendigungen betrachtet werden müssen. Ein Theil dieser Endfibrillen gehört dem Zellkörper an, ein anderer Theil derselben folgt centrifugal dem Verlaufe der Fortsätze. Die letzteren kommen allerdings an diesen Chromatophoren des Hechtes, an denen die Pigmentfortsätze nur wenig ausgebildet sind, nicht recht zur Geltung und sind nicht sehr zahlreich. Auf ihr Vorhandensein und auf den Umstand, dass dieselben oft den Bereich der noch nicht vollständig expandirten Pigmentplatte etwas überragen (Fig. 1—8), wurde oben schon hingedeutet. Wir werden sehen, dass die Fortsatzfibrillen an solchen Chromatophoren, die durch zahlreiche große Fortsätze ausgezeichnet sind, weit mehr zur Ausbildung kommen.

Noch deutlicher als an den expandirten Pigmentzellen tritt ihr Nervenreichthum und der Verlauf ihrer Nervenfäden an den Chromatophoren mit retrahirtem Pigment hervor, wie die Fig. 13 auf Taf. XXXVI, Fig. 14—19 auf Taf. XXXVII und Fig. 20 auf Taf. XXXIX zeigen. Das Pigment ist hier centralwärts gegen die Attraktionssphäre hin gesammelt und aus dem Protoplasma des übrigen Zellkörpers und der Fortsätze zurückgezogen. Die Attraktionssphäre selbst ist nicht selten noch als heller Punkt sichtbar (Fig. 14, 17, 19).

Dass es sich hier in der That um eine Retraktion der Pigmentkörnchen im Zellprotoplasma und nicht etwa, wie man sonst wohl annahm

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

(vgl. 1), um ein Einziehen der pigmenthaltigen Fortsätze handelt, lässt sich an den nach der Golgi'schen Methode behandelten Präparaten sehr deutlich zeigen. Nicht selten färbt sich nämlich auch das Protoplasma der Zellen, so dass der Zellkörper und oft sämmtliche Fortsätze dunkel tingirt erscheinen. Die Färbung der Fortsätze tritt auch dann ein, wenn die Pigmentkörnchen sämmtlich, oder zum größten Theil bereits gegen den Mittelpunkt hin gewandert sind. Ohne die Färbung wäre dann von den Zellfortsätzen nicht das Geringste wahrzunehmen gewesen. Besonders instruktiv sind solche Präparate, an welchen bei fast ganz retrahirtem Pigment nur ein Theil der Protoplasmafortsätze tingirt ist. Fig. 12 auf Taf. XXXVI stellt eine derartige Zelle dar. Das Pigment ist zum größten Theil centralwärts gesammelt, nur in den basalen Theilen einiger Fortsätze sind noch Pigmentkörnchen enthalten und auf dem Wege der Rückwanderung gegen den Zellkörper hin begriffen. Von den pigmentlos gewordenen Theilen der Zellfortsätze ist nichts mehr zu sehen und könnte der Anschein erweckt werden, als würden die Zellfortsätze mitsammt dem Pigment allmählich eingezogen. Dem ist aber nicht so, wie ein Blick auf die rechte Seite der Zelle zeigt. Während nämlich links an der Zelle nur eine unvollkommene Nervenfärbung eingetreten ist, hat sich rechts ein Theil der pigmentfrei gewordenen Zellfortsätze bis in die feineren Verzweigungen hinein gefärbt. Hier und da ist auch in den noch pigmenthaltigen Fortsätzen stückweise ein Niederschlag des Chromsilbers erfolgt.

Mit diesem pigmentfreien Protoplasma nun setzen sich die Nervenendigungen in Verbindung. Sie bleiben daher auch liegen, im Zellkörper sowohl, wie in den Fortsätzen, wenn sich die Pigmentmasse verschiebt und centralwärts zurückzieht. Durch die Pigmentverschiebungen werden die Nerven also in ihrer Lage nicht beeinflusst, sind demnach vor Zerrungen geschützt. Dort, wo die Nervenfasern die ausgebreitete Pigmentplatte durchbohren, um von der einen Fläche zur anderen überzutreten, werden sie jedenfalls von dem Pigmentstrome bei der Lageveränderung der Pigmentkörnchen umflossen werden.

Ist das Pigment retrahirt, so sind die Nervenendigungen der Chromatophoren von dem sie theilweise verdeckenden Pigmente befreit, gewissermaßen entblößt und daher auf das deutlichste sichtbar; nur im Bereich der kleiner und dicker gewordenen Pigmentscheibe ist in Folge der Anhäufung und dichteren Zusammenlagerung der Pigmentkörnchen nichts mehr davon zu sehen.

Man erkennt dann auf das schönste die flächenhafte Ausbreitung der Endigungen, den oft enormen Reichthum der einzelnen Zellen an Nervenverästelungen, die außerordentliche Mannigfaltigkeit in der Art

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

der Verzweigung und der Zahl der Nervenäste. Ein Blick auf die Abbildungen erläutert dies am besten. Zellen mit so außerordentlich reichen Nervenverästelungen, wie die in Fig. 14 u. 15 auf Taf. XXXVII dargestellten, gehören immerhin zu den extremen, aber durchaus nicht seltenen Fällen. Aufmerksam möchte ich noch machen auf den Reichthum an varicösen Anschwellungen, auf die Endtröpfchen der Endfibrillen, auf die hakenförmigen Umbiegungen und den rückläufigen Verlauf mancher Nervenfäden, der an den Zellen nicht selten beobachtet wird (vgl. z. B. Fig. 15 und 16).

Es fragt sich nun, mit welchen Zellbestandtheilen der Chromatophoren die Nervenfäden sich in Verbindung setzen, eine Frage, welche eigentlich schon in obiger Darstellung ihre Beantwortung gefunden hat. Denn wir haben ja gesehen, dass die Endverzweigungen der ausgebreiteten Pigmentplatte dicht aufliegen, bei Retraktion des Pigmentes aber in dem pigmentlosen Protoplasma liegen bleiben. Die Nervenendigungen gehören also dem pigmentfreien Protoplasma an. Man muss wohl annehmen, dass die ausgebreitete Pigmentmasse der Chromatophoren sich in der mittleren Schicht derselben befindet und dass dieses pigmenthaltige Protoplasma oben und unten umgeben wird von einer dünnen Lage pigmentfreien Protoplasmas. In dieser oberflächlichen Protoplasmalage der hüllenlosen Zellen befinden sich höchst wahrscheinlich die Nervenausbreitungen; jedenfalls sind sie dem Protoplasma auf das innigste an- und zum großen Theile auch wohl eingelagert. Wird das Pigment retrahirt, strömt dasselbe centralwärts zurück, so bleiben oben und unten in dem von den Bewegungsvorgängen weniger alterirten Protoplasma die Nervenendigungen liegen.

Dass dem so ist, dass die Nerven wirklich zum großen Theile, wenn nicht sämmtlich in dem Zellprotoplasma gelagert sind und demselben nicht bloß äußerlich und oberflächlich anliegen, geht schon daraus hervor, dass so häufig Durchbohrungen der Zellen seitens der Nerven stattfinden. Die Nerven können an den verschiedensten Stellen der Zelle durch die ganze Dicke des Zellkörpers, also auch durch die mittlere pigmenthaltige Schicht hindurchtreten. Um präformirte, im Protoplasma ausgeschnittene Lücken kann es sich hier nicht handeln, da die Pigmentkörnchen unmittelbar neben den durchtretenden geschwärzten Nerven liegen. Auch habe ich mehrfach bei genauester Einstellung konstatiren können, dass die Nerven eine Strecke weit direkt zwischen den Pigmentkörnchen innerhalb der Zelle verliefen. Festzustellen, in welchem Niveau sich die feinsten Endfibrillen und ihre Endtröpfchen befinden, ist recht schwierig; oft will es scheinen, als befänden sich manche in gleichem Niveau mit den Pigmentkörnchen.

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

Jedenfalls ist es unzweifelhaft, dass es sich hier größtentheils um eine Einlagerung der Nervenendigungen in das Zellprotoplasma und nicht bloß um eine Anlagerung, um einen äußeren Nervenkontakt an der Oberfläche der Zelle handelt. Die Nervenfäden selbst bleiben aber bis in ihre feinsten Verzweigungen hinein stets scharf begrenzt und setzen sich auf das bestimmteste von dem Zellprotoplasma ab, so dass die Endfibrillen und Endtröpfchen stets scharf umschrieben sind. Ein direkter Übergang der Nervenstruktur in die Protoplasmastruktur besteht demnach, so weit diese Methode hierüber einen Aufschluss geben kann, nicht.

Die Zellkerne lassen sich an diesen Präparaten sehr leicht als bedeutungslos für die Innervation der Zellen ausschließen. Dies ist, bei der gleichzeitigen Deutlichkeit der Kerne und der Nervenendigungen, mit größter Bestimmtheit zu entscheiden. Niemals habe ich gesehen, dass ein Nervenfaden oder eine Endfibrille direkt an die Kernmembran heranträte oder gar in das Kerninnere eindränge. Es kommt ja natürlich öfters vor, dass an den expandirten Pigmentzellen Nervenfäden über die hellen Kernfelder hinwegziehen (vgl. die Figuren); auch beobachtet man nicht selten, dass das Ende einer Endfibrille mit dem Endtröpfchen in den Bereich eines Kernfleckes fällt. Stets lässt sich aber bei Anwendung starker Vergrößerung und bei Gebrauch der Mikrometerschraube Gewissheit darüber verschaffen, dass die Nerven mit den Kernen in keine Berührung treten und die Lage der Nerven nur eine oberflächliche ist.

Ein wichtiger Punkt bliebe schließlich noch zu erledigen: etwaige Beziehungen der Nervenendigungen zu der Attraktionssphäre.

Man könnte von vorn herein geneigt sein, derartige Beziehungen vorauszusetzen. Die Attraktionssphäre steht ja gewissermaßen im Mittelpunkte der Bewegungsvorgänge, welche sich im Inneren der Pigmentzelle abspielen: von hier aus finden die radiären Emanationen des Pigmentes in die Fortsätze der Zelle hinein statt; gegen die Sphäre hin als Mittelpunkt wird die Masse der Pigmentkörnchen wieder zurückgezogen. Man könnte daher a priori meinen, dass hier ein Endorgan der Nerven sich vorfinden müsste, dass hier an dieser Centralstelle von Seiten der Nerven im Protoplasma der Reiz ausgelöst würde, welcher die intracellulären Pigmentverschiebungen veranlasse. Dem ist aber nicht so. Ich habe gerade diese Frage einer eingehenden Prüfung unterzogen und sehr viele Zellen mit gelungenster Nervenfärbung darauf hin untersucht; niemals habe ich aber gesehen, dass ein Nervenfaden in die Attraktionssphäre eindringt. Es kommt ja hier, wie bei den Kernfeldern, vor, dass Nerven oder auch Endknöpfchen von

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

Endfibrillen dann und wann mit der centralen Sphärenstelle zusammenfallen. Diese Nerven liegen dann aber, wie die ihrer Nachbarschaft, ganz oberflächlich und dringen nicht in die Sphäre ein. Dieses Vorkommnis ist auch durchaus nicht konstant, wenn es auch gerade nicht selten beobachtet wird, was bei dem großen Reichthum der Zellen an Nerven nicht befremden kann (vgl. die Figuren). Jedenfalls liegt hier ein zufälliges Zusammentreffen vor und ist die Attraktionssphäre, eben so wie der Zellkern, für die Innervation der Zelle ohne Bedeutung.

Nur eine gewisse Beziehung des Verlaufes der Nervenfasern zu der Attraktionssphäre scheint mir vorhanden zu sein. Man beobachtet nämlich fast immer, dass die Nervenfasern kreisförmig oder bisweilen in flachen Schneckentouren auf den Zellen verlaufen und zwar so, dass die helle Attraktionssphäre in der Mitte oder doch ziemlich in der Mitte der mehr oder weniger koncentrischen Windungen gelegen ist. Von diesen Windungen zweigen sich dann die Endfibrillen ab, welche z. Theil in den Zellkörper, zum Theil in die Fortsätze gehen; die letzteren verlaufen radiär, bisweilen von einem Fortsatze zu dem anderen überspringend.

Dieser gewundene Verlauf findet sich besonders an den Hauptstämmen der Nervenendigungen und zwar sowohl an der Unterseite, wie an der Oberseite der Zellen. In den Fig. 1—5 auf Tafel XXXV ist dieser kreisförmige Verlauf der Nervenfäden und die hierzu centrale Lage der Sphäre, trotz der Unvollständigkeit der Nervenfärbung, sehr deutlich. In den Fig. 6. und 7 haben die Nervenfäden der Endplatten mehr einen uhrfederartigen Verlauf; in Fig. 6 liegt die Sphäre etwas excentrisch zu den Windungen. Auch bei vollkommenster Nervenfärbung lässt sich dieser kreisförmige Verlauf, trotz der verwirrenden Zahl der Nervenfäden, fast immer noch erkennen (vgl. Fig. 9—11 auf Tafel XXXVI).

Besonders evident wird diese Anordnung der Nervenfäden an den Zellen mit retrahirtem Pigment, obwohl hier meist die Attraktionssphäre nicht mehr zu erkennen ist (Fig. 13 auf Tafel XXXVI; Fig. 14 bis 19 auf Tafel XXXVII; Fig. 20 auf Tafel XXXVIII). Die isolirt sichtbaren Nervenwindungen der beiden einander benachbarten Endplatten der Ober- und Unterseite der Zelle erhalten hier oft das Aussehen von Kränzen, welche in ihrer Mitte die retrahirte Pigmentplatte einschließen (Fig. 14, 15, 16, 17, 18).

Dieser eigenthümliche Verlauf der Nervenfasern, welcher vermuthlich im Zusammenhange mit der centralen Lage der Sphäre steht, ist aber auch die einzige Beziehung, welche sich zwischen Nervenendigungen und Sphäre nachweisen lässt.

Im Übrigen ist es lediglich das Zellprotoplasma, welches mit den

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

Nervenfasern in Berührung steht und den Zusammenhang zwischen Zelle und Nervensystem vermittelt. Höchst auffällig und einzig dastehend ist bei der Innervation der Chromatophoren der ganz außerordentliche Reichthum an Endverzweigungen der motorischen Nerven: es macht oft den Eindruck, als könnte kein irgend wie größerer Abschnitt der Zelle, kein irgend wie nennenswerther Theil des Zellprotoplasmas ohne Nervenkontakt bestehen.

Ganz ähnliche Resultate, wie bei dem Hecht, erhielt ich auch bei den anderen von mir untersuchten Knochenfischen. Nur sind hier die Verhältnisse oft nicht so einfach und liegen nicht immer so klar zu Tage, wie bei Esox lucius. Die Chromatophoren vom Hecht sind ja, wie wir gesehen haben (an den bestimmten Regionen), relativ klein, sehr regelmäßig geformt und meist nur mit kurzen Fortsätzen versehen. Diese Zellform trifft man auch bei anderen Knochenfischen an. Meist aber sind die Zellen hier größer und nicht so einfach und durchsichtig gebaut. Dies ist z. B. in sehr ausgesprochenem Maße der Fall bei den Chromatophoren mancher Kopfgegenden des Flussbarsches. Die Farbzellen dieses Teleostiers sind groß, wenn auch abgeplattet, so doch von beträchtlicherer Dicke und daher meist wenig durchsichtig; auch ihre Gestalt ist unregelmäßig und durch das Vorhandensein oft vieler unregelmäßiger Fortsätze ausgezeichnet. Die Pigmentzellen auf Taf. XXXIX, sowie die Abbildungen in Fig. 21, 22 und 23 auf Taf. XXXVIII geben einen Überblick über diese Formen.

Auch hier findet sich eine reiche Nervenverästelung an dem Zellkörper, doch sind die Nerven nur an günstigen dünnen Stellen sichtbar. Man überzeugt sich dann, dass es sich gleichfalls um dichotomische Theilungen handelt, die ein bisweilen sogar engmaschig erscheinendes Netzwerk vortäuschen können. Netzartige Verbindungen sind aber nicht auszuschließen. Meist ist auch hier ein gebogener, cirkulärer Verlauf der Hauptstämme, sowie auch der feineren Verästelungen, wenn auch nicht so ausgeprägt, wie bei dem Hecht, so doch in Andeutungen zu erkennen (vgl. die Abbildungen, besonders in Fig. 21 auf Tafel XXXVIII).

Von diesen Verästelungen am Zellkörper gehen nun in die zahlreichen, oft dicken und unregelmäßigen Fortsätze radiär ausstrahlende Fibrillen ab, welche sich häufig dichotomisch noch mehrfach theilen und schließlich meist mit kleinen Endknöpfchen frei endigen. Es machte auf mich den Eindruck, dass diese Nervenfäden bei dem Barsch feiner und die Varicositäten kleiner und zierlicher sind, wie bei dem Hecht. Häufig kommt es vor, dass diese radiären Nerven oder ihre Äste quer von einem Fortsatze zu den benachbarten Fortsätzen hin-

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

übergehen. Die Zahl dieser peripheren Fortsatzfibrillen kann nun, je nach der Größe der Zellen und der Zahl ihrer Fortsätze, sehr verschieden sein. Ein Blick auf die Abbildungen, besonders der Taf. XXXIX, zeigt dies. Häufig sah ich, dass an einem dickeren Fortsatze mehrere (2—4) Fortsatzfibrillen entlang liefen, die sich meist unmittelbar am Rande des Protoplasmas der Fortsätze, demselben dicht anliegend, befanden. Bisweilen, vor Allem an den größeren, unregelmäßigen, fortsatzreichen Zellen, ist die Zahl der radiären Fortsatzfibrillen ganz außerordentlich groß; ich zählte öfter an einer einzigen Zelle 30—40—50 und mehr solcher von einer Zelle ausstrahlender feinster Nerven! In Fig. 21 sind zwei derartige Zellen aus der Kopfhaut des Barsches abgebildet. Das Pigment ist in beiden zu einer größeren, unregelmäßigen Masse zusammengezogen, an welcher die Fortsätze nur noch in Gestalt kurzer Protuberanzen angedeutet sind. Der Pigmentkörper, auf welchem in Folge seiner Undurchsichtigkeit die Nerven nicht zu erkennen sind, wird nun umgeben von einem dichten, ich möchte sagen: Nervenfilz, dessen Anordnung festzustellen unmöglich ist. Man sieht nur, besonders an der Zelle rechts, einen Theil der Fasern kranzförmig um die Zelle herum verlaufen. Von dieser Nervenmasse gehen nun äußerst zahlreiche feine, varicöse Fäden ab, die, meist zu lockeren Zügen vereinigt, radiär ausstrahlen. Eine Anzahl dieser Fäden (in der Abbildung mit einem ⨯ bezeichnet) geht theils zu den benachbarten Nerven und Nervennetzen, theils als Kommunikationsfäden zu den Pigmentzellen der Nachbarschaft. Der größte Theil aber endigt frei und liegt im Protoplasma der großen Zellfortsätze, die bei Retraktion der Pigmentkörnchen pigmentfrei geworden und daher nur am Verlauf ihrer gefärbten Endfibrillen kenntlich sind. Diese Fortsätze und Fortsatzfibrillen, eben so wie die Nervenmasse in der Nähe der Zelle, liegen bei diesen dicken Chromatophoren aber nicht alle in einer optischen Ebene. Es sind daher nicht alle Fibrillen bei einer Einstellung sichtbar, vielmehr muss man bei starker Vergrößerung die Mikrometerschraube sehr gebrauchen, um die zahlreichen Fädchenbüschel nach einander sichtbar zu machen. Da sich dies Verhältnis in der Zeichnung nicht wiedergeben lässt, sind hier, wie auch in den Abbildungen auf Taf. XXXIX und in Fig. 22 und 23, alle Nerven in eine Ebene projicirt und als bei einer und derselben Einstellung gleichzeitig sichtbar gezeichnet.

Ähnliche Bilder erhielt ich bei dem Aal.

Die Haut des Dorsches ist gleichfalls ein sehr günstiges Objekt, da die Zellen hier groß sind und sehr zahlreiche, relativ feine, lange Fortsätze entwickeln. Ich erhielt sehr hübsche Nervenfärbungen, welche

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

die Nervenverästelungen am Zellkörper und die zahlreichen peripheren Fortsatzfibrillen zeigten. Die letzteren sprangen oft mitten in ihrem Verlaufe mit ihren Ästen von einem Fortsatz zu den benachbarten über. Der Nervenreichthum ist hier ähnlich groß wie bei dem Barsch.

Weniger günstig schienen die Chromatophoren von Zoarces und Pleuronectes zu sein; besonders bei letzterer sind die dunklen Chromatophoren klein, wenig durchsichtig und liegen auch zu dicht. Bei diesen kleinen Pigmentzellen scheinen auch die Innervationsverhältnisse einfacher, die Verästelung der Endverzweigungen nicht so reichlich zu sein.

Bei Cottus scorpius erhielt ich nur sehr unvollkommene Färbung und scheint sich diese Species für die Golgi'sche Methode nicht zu eignen.

Auch der Hering gab mir nur selten gute Bilder. Dies lag wohl hauptsächlich daran, dass ich die Thiere immer erst einige Stunden nach dem Tode erhalten konnte. Der Hering ist sonst ein sehr günstiges Objekt, da die zierlichen Chromatophoren mit ihren zahlreichen schmalen Ausläufern in der Kopfgegend nur vereinzelt liegen und leicht zu überblicken sind.

Bei dem Hering gelang mir auch der Nachweis der motorischen Nervenfäden und ihrer reichen, mit Fortsatzfibrillen versehenen Verästelungen an den großen dunklen Pigmentzellen der Zunge.

Aus Allem geht hervor, dass die Innervationsverhältnisse der Chromatophoren bei den Knochenfischen im Wesentlichen überall die gleichen sind, wie sie bei dem Hecht und Barsch eingehend von mir geschildert wurden, wenn auch die große Mannigfaltigkeit der Zellformen unwesentliche Abweichungen bedingen muss.

Dieser Nachweis der Chromatophorennerven, ihrer überaus reich verzweigten Nervenendigungen und ihrer gegenseitigen vielfachen Kommunikationen dürfte physiologischerseits sehr willkommen sein, weil mancher Versuch hierdurch erklärt wird, resp. in anderem Lichte erscheinen muss.

Greifswald, im Juni 1893.

Litteraturverzeichnis.

1. E. Ballowitz, Über die Bewegungserscheinungen der Pigmentzellen. Biologisches Centralblatt. 1893.
2. E. Brücke, Über den Farbenwechsel der Chamäleonen. Sitzungsber. der kaiserl. Akad. d. Wiss. zu Wien. 1851. Mathem.-naturw. Klasse. Bd. VII. p. 802.

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

3. E. Brücke, Vergleichende Bemerkungen über Farben und Farbenwechsel bei den Cephalopoden und Chamäleonen. Ibidem. 1852. Bd. VIII. p. 196.
4. Derselbe, Vorlesungen über Physiologie. Bd. I. Wien 1881. p. 467.
5. Derselbe, Untersuchungen über den Farbenwechsel des afrikanischen Chamäleons. Denkschriften d. Akad. d. Wissensch. zu Wien. Math.-naturw. Klasse. Bd. IV. 1852. p. 179.
6. W. Biedermann, Über den Farbenwechsel der Frösche. Archiv f. die gesammte Physiologie. Bd. LI. 1892. p. 455.
7. Milne-Edwards, Note sur les changements de couleur du Caméléon. Annales des sciences naturelles. Série 2. Tome I. Zoologie. Paris 1834.
8. Axmann, Beiträge zur mikroskopischen Anatomie und Physiologie des Ganglien-nervensystems. 1853.
9. Rud. Virchow, Chromatophoren beim Frosch. Archiv für pathol. Anat. Bd. VI. 1854. p. 267.
10. Lothar Meyer, Über die Abhängigkeit der Gefäße und der Pigmentzellen beim Frosch von dem Nerveneinfluss. Archiv für pathol. Anat. Bd. VI. 1854. p. 581.
11. v. Wittich, Die grüne Farbe der Haut unserer Frösche; ihre physiologischen und pathologischen Veränderungen. Müller's Archiv f. Anatomie. 1854. p. 41.
12. Jos. Lister, On the Cutaneous Pigmentary System of the Frog. Philos. Transact. of the Royal Society of London. Vol. CXLVIII. 1859. p. 627.
13. Pouchet, Sur les rapides changements de coloration provoqués expérimentalement chez les poissons. Compt. rend. Paris. Tome LXXII. 1871. p. 866.
14. Derselbe, Du role des nerfs dans les changements de coloration des poissons. Journal de l'anatomie et de la physiologie. Huitième année. 1872. p. 71.
15. P. Bert, Sur le mécanisme et les causes des changements de couleur chez le Caméléon. Comptes rendus. Paris. Tome LXXXI. 1875. p. 938.
16. Krukenberg, Vergleichend-physiologische Studien zu Tunis, Mentone u. Palermo. III. Abth. 1880. p. 23. Über die Mechanik des Farbenwechsels bei Chamaeleon vulgaris Cuv.
17. Leydig, Über die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. Archiv für mikr. Anat. Bd. XII. 1876.
18. A. Lode, Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Farbenwechsels der Fische. Sitzungsber. der mathem.-physik. Klasse der kaiserl. Akad. der Wissenschaften zu Wien. XCIX. Bd. Abth. III. 1891. p. 130.
19. S. Ehrmann, Beitrag zur Physiologie der Pigmentzellen nach Versuchen am Farbenwechsel der Amphibien. Archiv für Dermatologie und Syphilis. 24. Jahrgang. 1892. p. 519.
20. J. Steiner, Die Funktionen des Centralnervensystems. I. Abth.: Untersuchungen über die Physiologie des Froschhirns. 1885.
21. Eugen Steinach, Über Farbenwechsel bei niederen Wirbelthieren, bedingt durch direkte Wirkung des Lichtes auf die Pigmentzellen. Centralbl. f. Physiol. vom 12. September 1891. Heft 12.
22. Derselbe, Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie der Iris. II. Mittheilung. Archiv f. die gesammte Physiologie. Bd. LII. 1892. p. 522 Anm.
23. Leydig, Über die äußeren Bedeckungen der Reptilien u. Amphibien. Neue Beiträge. Archiv für mikr. Anatomie. Bd. IX. 1873. p. 751.
24. Derselbe, Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier. Tübingen 1872.

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

25. S. Ehrmann, Über Nervenendigungen in den Pigmentzellen der Froschhaut. Sitzungsber. der mathem.-naturw. Klasse der kaiserl. Akad. der Wissenschaften zu Wien. Bd. LXXXIV, III. Abth. Jahrg. 1881. p. 165.
26. E. Ballowitz, Demonstration von Zeichnungen, welche die Innervation derjenigen Pigmentzellen beweisen, die als Chromatophoren bezeichnet werden und den Farbenwechsel in der Haut niederer Wirbelthiere verursachen. Greifswalder medic. Verein, Sitzung vom 11. März 1893. Deutsche medic. Wochenschr. Jahrg. 19. Nr. 22. p. 531. Dasselbe, Münchner medic. Wochenschr. Jahrg. 40. Nr. 26. p. 510.
27. Derselbe, Die Innervation der Chromatophoren, mit Demonstration von Zeichnungen und Präparaten. Verh. der anatom. Gesellschaft auf der 7. Versammlung in Göttingen vom 21. bis 24. Mai 1893. p. 71.
28. B. Solger, Zur Kenntnis der Pigmentzellen. Anat. Anzeiger. VI. Jahrg. 1891. Nr. 6. p. 162.
29. Derselbe, Zur Struktur der Pigmentzelle. Zool. Anzeiger. Nr. 324. 1889.
30. Derselbe, Über Pigmenteinschlüsse in der Attraktionssphäre ruhender Chromatophoren. Anat. Anzeiger. VI. Jahrg. 1891. Nr. 9 u. 10. p. 282.
31. Derselbe, Über pigmentirte Zellen und deren Centralmasse. Mittheilungen des naturwiss. Vereines von Neu-Vorpommern u. Rügen. 22. Jahrg. 1890.
32. Franz Eilhard Schulze, Freie Nervenenden in der Epidermis der Knochenfische. Sitzungsber. der physik.-mathem. Klasse der Königl. Akad. der Wissenschaften zu Berlin. Sitzung vom 11. Februar 1892.
33. G. Retzius, Die sensiblen Nervenendigungen in der Haut des Petromyzon. Biol. Untersuchungen. Neue Folge. III. 1892. p. 37. Taf. XIII.

Erklärung der Abbildungen.

In allen Figuren bedeutet an den Nerven und Nervenbündeln das ⋊, dass hier die Nerven durchschnitten sind und weiter laufend gedacht werden müssen. An den Pigmentzellen der Figuren handelt es sich bei ⋊ um abgeschnitten gedachte Nerven, welche entweder zu den Hauptnerven und den Nervennetzen oder als Kommunikationsfasern zu den benachbarten Chromatophoren hinzogen. Nur in den Übersichtsbildern in Fig. 13 auf Taf. XXXVI, Fig. 20 auf Taf. XXXVIII und auf Taf. XXXIX ist dies nicht angegeben, weil es hier schon ohne Weiteres ersichtlich ist, welche Nerven durchschnitten sind und welche an den Zellen endigen.

Die Fig. 1—12, 14—19, 21—23 sind nach Ölimmersion (Winkel 1/24) gezeichnet; Fig. 13, 20 und Taf. XXXIX stellen Übersichtsbilder bei schwachen Vergrößerungen dar. Fig. 1—20 stammen aus der Kopfhaut des Hechtes, Fig. 21—23 und Taf. XXXIX aus denselben Regionen vom Flussbarsch. Färbung nach Ramón y Cajal. Bei der Herstellung der Abbildungen hat mich Herr cand. med. J. Anders in liebenswürdigster Weise unterstützt.

Tafel XXXV.

Fig. 1—7. Pigmentkörper der Zelle schematisch gehalten, mit deutlicher Attraktionssphäre, davon ausgehender Pigmentstrahlung und mit sichtbaren Kernfeldern (nur in Fig. 7 war der Kern nicht deutlich). Die lappigen Enden der Fortsätze sind hier und da etwas dunkler gezeichnet (z. B. in Fig. 2 und 7), zum Beweise, dass die Pigmentmasse noch nicht vollständig ausgebreitet war. Die oberflächlich gelegenen Nerven sind intensiv schwarz, die an der Unterfläche der Pigmentplatte

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

befindlichen Verästelungen (in Fig. 3, 4 und 5) mit mattgrauer Farbe eingetragen. Dort, wo die verschieden gefärbten Nervenstämme zusammenstoßen (bei *d*, *d'*, *d''*), befinden sich die Stellen, an welchen der Zellkörper von dem Nerv durchbohrt wird, resp. von der einen Fläche der Zelle auf die andere übertritt. Alles Nähere siehe im Text.

Fig. 8. Schematisch gehaltener Pigmentkörper, dessen Pigmentmasse zur Hälfte etwa retrahirt ist, mit deutlicher Sphäre und Kernen. Netzförmige Verbindung zweier Nervenäste; Theilung eines Stammes in vier Nervenfäden.

Tafel XXXVI.

Fig. 9—11. Vollständig ausgezeichnete Chromatophoren mit eingetragenen Pigmentkörnchen und Pigmentstrahlung. In Fig. 10 die central gelegene Sphäre und zwei in der Nähe der Peripherie befindliche Kerne sichtbar. In den beiden Zellen der Fig. 9 sind Sphäre und Kerne nicht zu erkennen. In Fig. 11 ist die Attraktionssphäre im Centrum der Pigmentstrahlung noch gerade zu erkennen.

Fig. 12. Pigmentzelle mit zum größten Theil centralwärts retrahirten Pigmentkörnchen. Links ist eine unvollkommene Nervenfärbung eingetreten; rechts hat sich ein Theil der pigmentfrei gewordenen, sonst nicht sichtbaren Protoplasmafortsätze der Zelle gefärbt; möglich, dass sich das Silbersalz auch noch in den Spalträumen niedergeschlagen hat, welche sich zwischen den Zellfortsätzen und den Wandungen der Gewebslücken, in welche die Zellen eingebettet sind, befinden.

Fig. 13. Übersichtsbild, die zu den Chromatophoren, deren Pigment sich in den Zellen centralwärts zurückgezogen hat, ziehenden motorischen Nerven, die Nervennetze und die in der Nähe der Pigmentscheiben befindlichen Endverzweigungen zeigend.

Tafel XXXVII.

Fig. 14—19. Chromatophoren mit retrahirtem Pigment, deren Nervenendplatten und Nervenkränze durch Retraktion des Pigmentes isolirt sichtbar geworden, gewissermaßen entblößt sind. In der mittleren Zelle der Fig. 14, ferner in Fig. 16, 17 und 19 ist die Attraktionssphäre noch als eine kleine, helle, centrale Stelle, einem Nadelstich ähnlich, in der dunklen Pigmentscheibe zu sehen. Das Nähere siehe im Text.

Tafel XXXVIII.

Fig. 20. Übersichtsbild, wie Fig. 13.

Fig. 21—23. Unregelmäßige große Pigmentzellen vom Barsch. In Fig. 21 u. 22 ist das Pigment fast ganz retrahirt, in Fig. 23, besonders in der rechten Zelle, nur unvollständig. Sehr zahlreiche Fortsatzfibrillen; in der rechten Zelle der Fig. 23 lassen sich diese Fortsatzfibrillen in die zum Theil noch pigmenthaltigen unregelmäßigen Fortsätze hinein verfolgen. In Fig. 23 zwei abgeschnittene Stücke stärkerer Nervenbündel, von denen motorische Äste zu den Zellen abgehen. An der Zelle rechts gehen aus dem einen unterbrochen gezeichneten Nervenfaden, welcher die beiden größeren Zellen mit einander verbindet, unter Bildung einer Anschwellung vier Theiläste hervor.

Tafel XXXIX.

Dickerer Flächenschnitt durch die Kopfhaut vom Barsch, den Nervenreichthum der Haut und der Chromatophoren veranschaulichend. Übersichtsbild über die zum Theil durchtrennten Nervenbündel, die Nervennetze, die motorischen Äste der Zellen, die Nervenverzweigungen an den Zellen und die zahlreichen Fortsatzfibrillen.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.

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

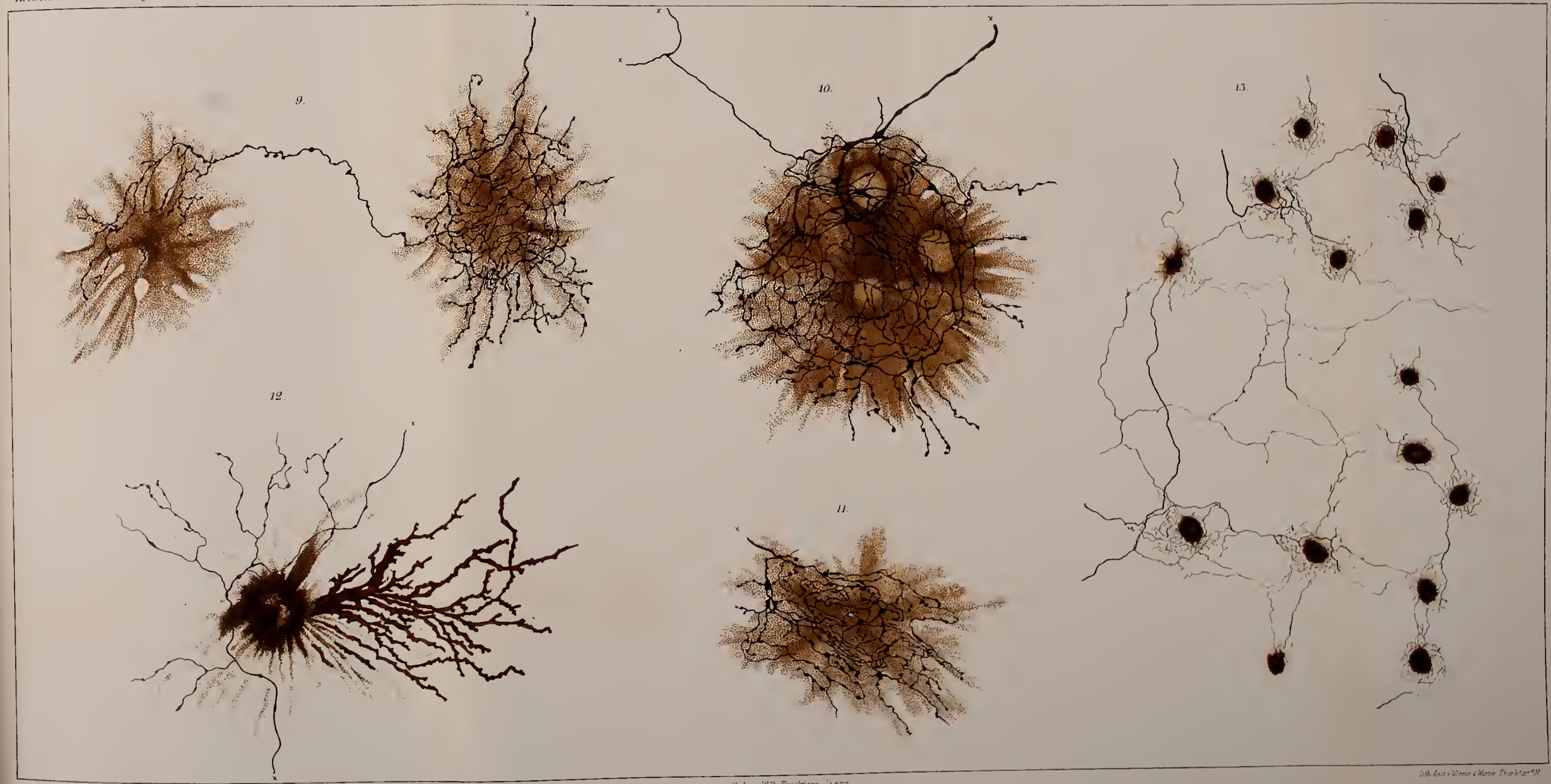
Verlag v. Wilh. Engelmann Leipzig
Lith. Anst. v. Werner & Winter Frankfurt a/M.

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

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

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

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



E. Ballowitz et J. Andres lith.
Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig.
Lith. Anst. v. Werner & Winter Frankfurt a/M.

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

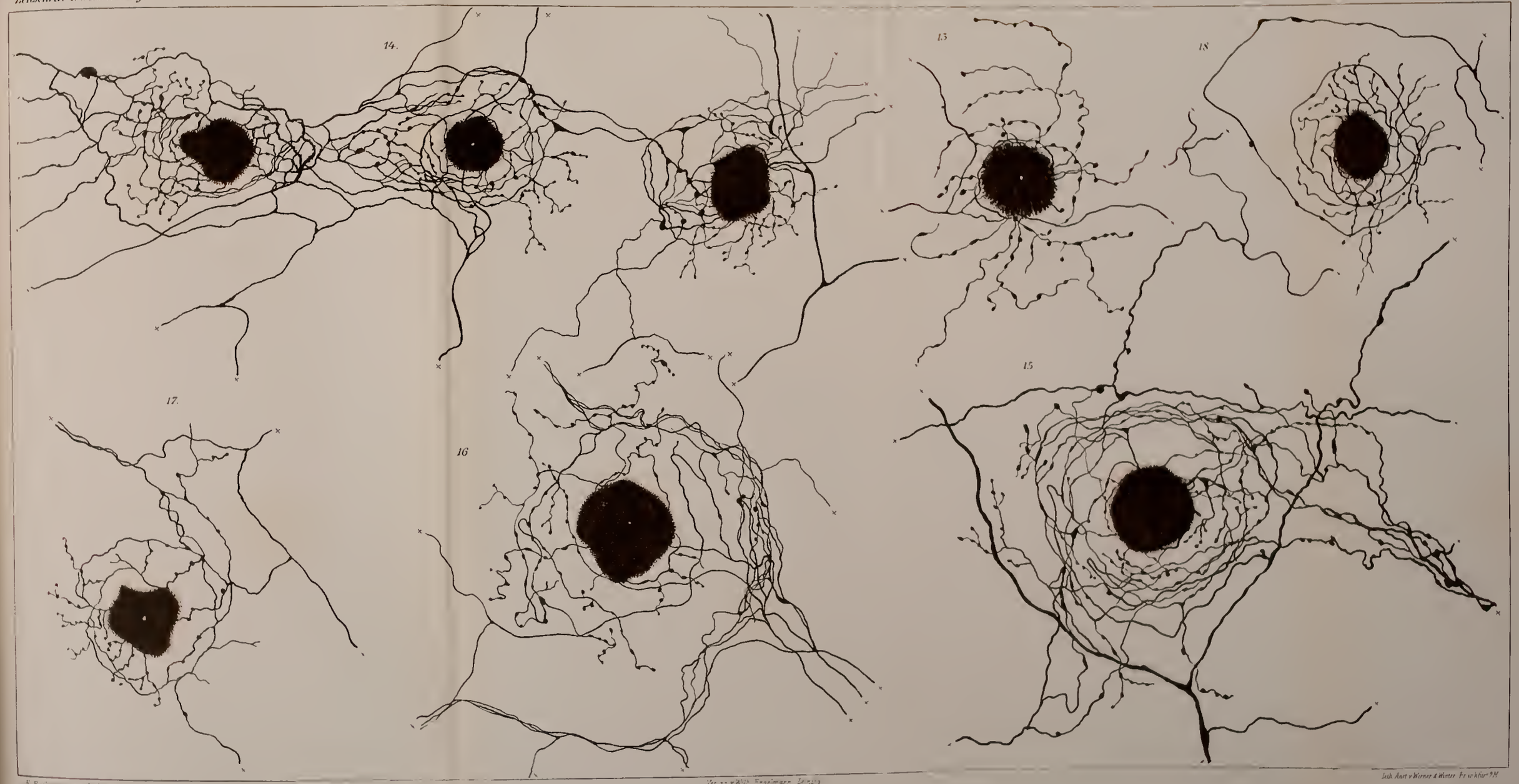
© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

13.

15.

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

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



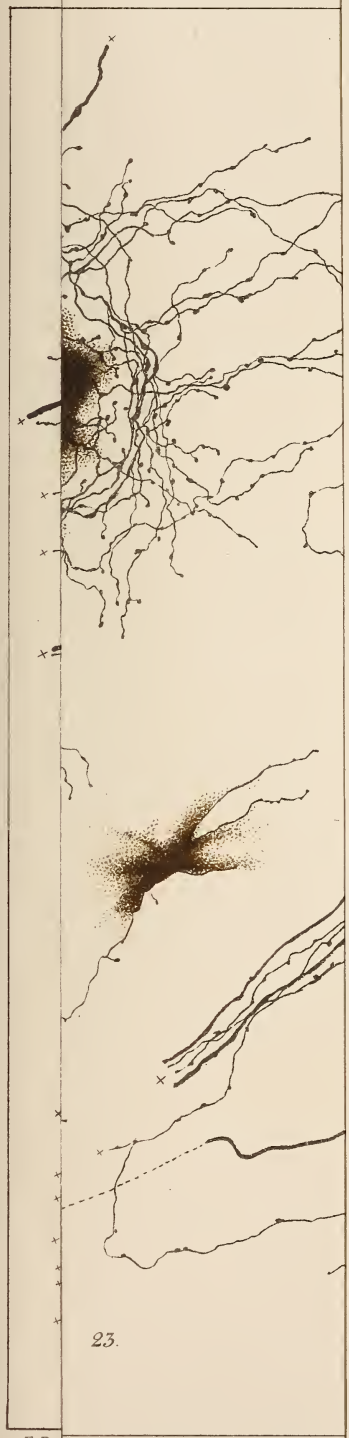
F. Bullmann et Roder, Leipzig

Verlag v. Wilh. Engelmann, Leipzig

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a. M.

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

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



23.

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

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

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

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

E. Ballowitz et J. Anders delin. Verl. v. Wilh.

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

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

5.

Verl. v. Wilh. Engelmann, Leipzig

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a. M.

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): Ballowitz Emil

Artikel/Article: Die Nervenendigungen der Pigmentzellen, ein Beitrag zur Kenntnis des Zusammenhanges der Endverzweigungen der Nerven mit dem Protoplasma der Zellen 673-706