

# Die Chorda dorsalis der niederen Fische und die Entwicklung des fibrillären Bindegewebes.

Von

V. v. Ebner.

(Wien.)

---

Mit Tafel XXIV—XXVI.

---

## I. Einleitung.

Der wesentliche Inhalt dieser Abhandlung wurde bereits in drei Mittheilungen (5, 6, 7), welche in den Sitzungsberichten der k. Akad. der Wissenschaften in Wien erschienen sind, veröffentlicht. Wenn trotzdem derselbe Gegenstand hier nochmals behandelt wird, so geschieht dies vorzüglich deshalb, weil die früheren Veröffentlichungen den Charakter vorläufiger Mittheilungen hatten, und insbesondere nur wenige, schematische Abbildungen enthielten, welche für das Verständnis der zum Theil sehr verwickelten Strukturverhältnisse kaum ausreichen dürften. An der Hand reichlicherer Abbildungen ist es aber auch möglich auf Einzelheiten einzugehen, welche in den vorläufigen Mittheilungen nicht berücksichtigt werden konnten.

Die Untersuchung der Chorda dorsalis der Cyclostomen und Acipenseriden wurde hauptsächlich mit Rücksicht auf den Bau und die Herkunft der Chordascheiden unternommen, welche in mehrfacher Beziehung Fragen von allgemeiner histologischer Bedeutung darbieten. Wenn auch seit der ersten Hälfte dieses Jahrhunderts, insbesondere durch die Untersuchungen JOHANNES MÜLLER's die bindegewebige, leimgebende Natur der Faserscheide der Chorda der niedersten Fische ziemlich allgemein angenommen war, so wurden doch Zweifel an der Richtigkeit dieser Aufstellung rege, als sich die Erkenntnis Bahn brach, dass die Faserscheide ein völlig zellenloses Gewebe darstellt, welches von der Chorda dorsalis, und zwar von der oberflächlichsten, epithelartig angeordneten Zellschicht derselben, dem sogenannten Chordaepithel, gebildet wird. Diese That-

sachen schienen auf eine nahe Verwandtschaft der Chordafaserscheide mit epithelialen Geweben hinzuweisen und die Auffassung derselben als eine echte Cuticularbildung zu rechtfertigen; um so mehr, als die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen die direkte Abstammung der Chorda von einem der epithelialen Grenzblätter des Keimes, sei es vom oberen oder vom unteren Keimblatte, ergaben. Durch diese Befunde war allen jenen Forschern, welche an einen ursprünglichen Gegensatz von Epithelgeweben und Bindesubstanzen glauben, der bis zur ersten Anlage der Keimblätter zu verfolgen sei, ein Paradoxon gegeben, wenn wirklich die Chorda ein Epithelgewebe und die von derselben gebildete Faserscheide fibröses Bindegewebe ist. Forscher dieser Richtung, wie insbesondere LWOFF (27), haben die Schwierigkeiten dadurch zu beseitigen gesucht, dass sie die Faserscheide der Cyclostomen und Acipenseriden mit Zellen ausstatteten, welche vom skelettbildenden Bindegewebe abstammen und die Bindegewebsbündel bilden sollten, während das Chordaepithel nur mit dem Wachstume der Chorda, nicht aber mit der Bildung der Faserscheide in Beziehung stehe. Die Mehrzahl der neueren Autoren geht auf die Frage, ob die Faserscheide leimgebendes Bindegewebe sei, nicht näher ein und begnügt sich mit der Annahme der cuticularen Natur der Faserscheide und führt, Angaben GEGENBAUR's über das Vorkommen von Radiärfasern oder Porenkanälen in der Faserscheide bestätigend, Beobachtungen an, welche mit der einfach fibrösen Struktur der Faserscheide nicht in Übereinstimmung zu bringen sind, wohl aber für die echt cuticulare Natur derselben zu sprechen scheinen.

Allein es darf wohl hervorgehoben werden, dass der Begriff der Cuticula ein schwankender wird, wenn man ihn auf andere Gewebebildungen anwendet, als auf zellenlose Deckschichten der freien Oberfläche von Epithelien, sei es der Körperoberfläche, sei es der Oberfläche von Hohlräumen im Inneren des Organismus. Die Faserscheide der Chorda hat nirgends eine freie Oberfläche, sie liegt nach innen dem Chordaepithel an, nach außen aber haftet sie an der äußeren elastischen Haut (*Elastica externa*), und diese hängt wieder zusammen mit dem skelettbildenden Bindegewebe oder mit knorpeligen Skelettstücken. Will man die Chordascheide als Cuticularbildung bezeichnen, so kann man mit demselben Rechte den zellenlosen Knochen, der bei der Mehrzahl der Knochenfische das ganze Skelett bildet, oder das Zahnbein ebenfalls dahin rechnen und die dem Knochen, beziehungsweise Zahnbeine anliegenden

Osteoblasten und Odontoblasten eben so gut zu den Epithelien ziehen, wie das Chordaepithel.

Ein Unterschied könnte nur darin gefunden werden, dass die Lager von Osteoblasten und Odontoblasten ohne scharfe Grenze gegen die benachbarten Gewebe sich verlieren, während die Chorda mit ihrem Epithel einen beiderseits zugespitzten Cylinder darstellt, welcher von der Chordascheide als einem allseitig geschlossenen Rohre umhüllt wird. Allein in diesem Unterschiede kann man wohl kaum einen principiellen Gegensatz in histogenetischer Beziehung sehen. Wohl aber wird der Umstand, dass die Chorda ein in sich vollkommen geschlossener Gewebekörper ist, für die Fragen der Bildung und des Wachsthums der Bindegewebsfasern in vieler Beziehung besonders günstig sein, falls die Thatsache sichergestellt werden kann, dass die Faserscheide aus leimgebenden Bündeln besteht, die vom Chordaepithel gebildet werden.

Vermöge dieser histogenetischen Gesichtspunkte fällt der Schwerpunkt dieser Untersuchungen auf die Faserscheide der Chorda. Es wurde aber auch die Chorda selbst nicht vernachlässigt; um so weniger als gewisse Strukturbilder der Faserscheide nur durch die besonderen mechanischen Eigenthümlichkeiten des Chordagewebes verständlich werden.

Die Abhandlung berücksichtigt wesentlich nur die Cyclostomen und Acipenser. Auf die Chorda des Amphioxus, der ich bereits eine ausführliche Abhandlung gewidmet habe, wurde, wegen des gänzlich abweichenden Baues, hier nicht weiter eingegangen. Doch möchte ich die Gelegenheit ergreifen, auf ein litterarisches Übersehen kurz hinzuweisen, auf welches mich F. v. LEYDIG aufmerksam zu machen die Güte hatte. LEYDIG hat bereits im Jahre 1857 die seitdem von keinem Autor gesehenen und erst wieder von mir unterschiedenen zweierlei Lamellen in der Chorda des Amphioxus, die homogenen und die streifigen, in seinem Lehrbuche der Histologie beschrieben.

## II. Die Chorda und der Chordastrang.

Die Chorda der Petromyzonten, von Myxine und Acipenser besteht durch und durch aus einer zelligen Masse; größere Hohlräume, wie sie in der Chorda der Knochenfische in mannigfaltigen Formen auftreten, fehlen hier vollständig an frischen und gut konservirten Objekten. An in Alkohol gehärteten Präparaten kann man freilich nicht selten mehr oder weniger central liegende, röhrenförmige

Räume entdecken, welche aber zweifellos künstlich, durch ungleiche Schrumpfung der wasserreichen Zellen, entstanden sind. Der Rumpf- und Schwanztheil der Chorda besitzt bei allen genannten Thieren eine cylindrische, im Querschnitte kreisrunde Form; abgeplattete oder gar unter dem Rückenmarke rinnenförmig eingezogene Chordiformen (WILH. MÜLLER) sind durch ungenügende Konservierung hervorgerufen. Es ist überhaupt schwierig die Chorda in ihrer natürlichen Form durch Fixirungsflüssigkeiten zu erhalten; in der Mehrzahl der Fälle geht die natürliche Spannung, für welche der große Flüssigkeitsreichthum der lebenden Chorda wesentlich ist, verloren, und es entstehen dann, trotz im Übrigen vortrefflicher Konservierung der Gewebe, die mannigfaltigsten Deformationen und Faltenbildungen an der Chorda, die besonders bei jungen Exemplaren von *Ammocoetes*, an welchen die Chordascheiden noch dünn sind, fast nicht zu vermeiden sind. Relativ am besten bewährt sich noch Osmiumsäure oder das Gemisch von Osmiumsäure und Kaliumbichromat, wie es für die schnelle GOLGI'sche Färbung verwendet wird. Ein Querschnitt von einer in dieser Weise fixirten Chorda ist in Fig. 7 abgebildet; er erscheint eben so kreisrund wie der Querschnitt des frischen Objectes.

Was nun den histologischen Bau der Chorda anbelangt, so lässt sich, wie seit LEYDIG's und GEGENBAUR's Untersuchungen bekannt ist, als äußerste Schicht, welche die blasigen Zellen der Chordagallerte umhüllt, ein Lager kleiner protoplasmatischer Zellen als Chordaepithel unterscheiden. Die Zellen der Chordagallerte haben sehr bedeutende Dimensionen, bis zu  $150 \mu$  und mehr im Durchmesser. Sie erscheinen im Allgemeinen radiär verlängert; nur in der Mitte der Gallerte finden sich in der Richtung der Achse der Chorda gestreckte Zellen, welche den sogenannten Chordastrang darstellen. Der Chordastrang ist bei *Ammocoetes*, *Petromyzon* und *Myxine* ein rundliches Gebilde, das sich am Querschnitte eines frischen Objectes für das freie Auge als eine deutliche Einziehung in der Mitte der sich im Übrigen vorwölbenden Chordagallerte darstellt. Der Chordastrang liegt nicht immer genau central, häufig sah ich ihn bei *Ammocoetes* etwas nach der Ventralseite verschoben, niemals aber, wie dies W. MÜLLER an Alkoholmaterial fand, gegen die Dorsalseite. Die Thatsache, dass der Chordastrang am Querschnitte des frischen Objectes sich als eine nabelartige Einziehung der Chordagallerte darstellt, beweist, dass derselbe sich gegenüber der Chordagallerte in negativer Spannung befindet. Diese Thatsache lässt sich noch auf andere Weise

feststellen. Isolirt man aus einem 1 bis 2 cm langen Rumpfstücke durch Pressen mit den Fingern, was am ganz frischen Objekte zwar nicht, leicht aber bei Thieren gelingt, die seit einigen Tagen abgestorben sind, so kann man einen solchen Chordacylinder der Länge nach zerfasern. Nimmt man das Zerfasern so vor, dass Sektoren isolirt werden, welche an ihrer inneren schmalen Kante einen Theil des Chordastranges enthalten, so sieht man einen solchen Sektor sich, entsprechend dem Chordastrange, konkav krümmen, während die äußere, dem Chordaepithele entsprechende Seite eine stark konvexe Biegung annimmt. In Fig. 35 (Taf. XXVI) ist ein derartiges Präparat von *Acipenser* abgebildet, das sich aus später zu besprechenden Gründen leichter herstellen lässt, als ein analoges von *Petromyzon* oder *Myxine*, im Übrigen aber wesentlich dasselbe Verhalten zeigt, wie ein Cylindersektor der Chorda der letztgenannten Thiere.

Wie schon KÖLLIKER vermuthete, besteht der Chordastrang aus axial stark verlängerten Zellen. Sie stellen jedoch im Gegensatze zu den Faserzellen im Chordastrange des Hechtes und anderer Knochenfische nicht solide Gebilde dar, sondern Zellen mit Hohlräumen, welche allerdings im Vergleiche mit jenen der Chordagallerte eng und von relativ dicken Membranen umgeben sind. Die Zellen des Chordastranges lassen sich als Bündel isoliren, welche bei schwacher Vergrößerung wie Faserzüge sich darstellen. Sie gehen ohne scharfe Grenze in die blasigen Zellen der Gallerte über. In sehr deutlicher Weise tritt der Chordastrang an frischen, dicken Längsschnitten zu Tage, welche mit dem polarisirenden Mikroskope untersucht werden. Entsprechend der verschiedenen mechanischen Spannung, in welcher sich Chordastrang und Chordagallerte befinden, erscheint der erstere über der Gipsplatte Roth I. O. untersucht von optisch positiver, die letztere von optisch negativer Wirkung in Bezug auf die Längsachse der Chorda. Die Doppelbrechung rührt von den Membranen der Chordazellen her. An nicht zu dicken Chordastücken lässt sich die entgegengesetzte optische Wirkung von Chordastrang und Gallerte ohne Weiteres am ganzen isolirten Chordacylinder sehen. Ein derartiges Präparat von *Myxine* ist in Fig. 5 auf der rechten Seite dargestellt. Der Chordastrang erscheint an dem parallel zur ersten Mittellinie der Gipsplatte orientirten Chordacylinder als ein in steigender Farbe violett bis blau gefärbtes Achsengebilde, während die Chordagallerte in sinkender Farbe Orange bis Strohgelb sich darstellt. Querschnitte der frischen Chorda von

Ammocoetes, Petromyzon und Myxine zeigen ein sogenanntes positives Kreuz, ähnlich wie ein Stärkekorn. Der Querschnitt der Chorda von Myxine ist in Fig. 5 auf der linken Seite dargestellt. Die Quadranten des Kreises, deren Halbierungslinien parallel der ersten Mittellinie orientirt sind, erscheinen in steigender, die senkrecht dazu gestellten dagegen in sinkender Farbe, während der Querschnitt des Achsenstranges in der Farbe des Gipsgrundes erscheint, eben so wie die den Polarisations Ebenen parallel gestellten Durchmesser der Gallerte.

Da sich das Querschnittsbild bei jeder Stellung des Schnittes im Wesentlichen gleich bleibt, so folgt zunächst aus dem stets neutralen Verhalten des Chordastranges, dass die optische Achse desselben der Chorda-Achse entspricht; ferner aus dem Verhalten der Längsansicht des Chordastranges (steigende Farbe bei Orientirung parallel zur ersten Mittellinie), dass der Chordastrang positiv einachsigt doppeltbrechend ist. Dieses Resultat steht mit den mechanischen Spannungsverhältnissen, ferner mit der Thatsache, dass die Zellen axial stark verlängert sind, und endlich mit der Thatsache, dass man an den verdickten Membranen feine Längsstreifen sieht, in guter Übereinstimmung.

Was nun die Doppelbrechung der Gallerte betrifft, so ist die optische Achsenrichtung derselben nicht streng festzustellen. Im Ganzen sind die optischen Erscheinungen ganz ähnliche, wie man sie am Marke einer markhaltigen Nervenfasern beobachtet: Negative Wirkung in Bezug auf die Längsachse, positives Kreuz am Querschnitte. Während sich aber bei der Nervenfasern scharf feststellen lässt, dass die optischen Achsen radial zur Nervenfasern orientirt sind, weil der Achsencylinder selbst nicht doppeltbrechend ist und die Mitte der Nervenfasern in der Längsansicht optisch neutral wirkt, ist dies bei der Chorda nicht der Fall. Die Mitte der Chorda wirkt positiv und es lässt sich daher nicht sicher erkennen, ob die Gallerte an sich in dieser Ansicht neutral wirkt. Es ist dies indessen sehr wahrscheinlich, da Längsschnitte, welche den Chordastrang nicht enthalten, in der Mitte fast neutral wirken. In der Hauptsache ist jedenfalls die Wirkung so, dass sie durch die Annahme erklärt werden kann, die Gallerte sei, wie das Mark einer Nervenfasern, optisch positiv einachsigt doppeltbrechend mit radiär zur Cylinderachse orientirten optischen Achsen. Indessen ist diese optische Wirkung offenbar nur eine resultirende Gesamtwirkung der doppeltbrechenden Membranen der Chordazellen. Bei stärkerer Vergröße-

nung erkennt man, dass die Durchschnitte der Membranen ganz ähnlich polarisierend wirken, wie die Cellulosemembranen von Pflanzenparenchymen; nämlich negativ in Bezug auf senkrecht zur Fläche der Membran orientirte Achsen. Man sieht daher die Durchschnitte der Membranen je nach ihrer Orientirung verschieden gefärbt und das Polarisationsbild entspricht eben dem Hauptzuge der Zellmembranen. Ob die einzelnen Zellmembranen wirklich optisch negativ einachsig mit senkrecht zur Oberfläche orientirter optischer Achse sind, lässt sich nicht mit Sicherheit konstatiren, da die Doppelbrechung der Chordagallerte viel zu schwach ist, als dass sie an einzelnen auf der Fläche liegenden Zellmembranen noch deutlich wahrgenommen werden könnte. Beiläufige Bestimmungen über die Abhängigkeit der Höhe der Interferenzfarbe von der Dicke des Präparates an der Chorda von *Petromyzon marinus* ergaben, dass das Maß der Doppelbrechung (Differenz der Brechungsquotienten für den ordentlichen und außerordentlichen Strahl) 30 bis 40mal kleiner ist als bei einer Sehne. Die optischen Erscheinungen lassen sich gleich gut durch die Annahme erklären, die Membranen der Chordazellen seien optisch negativ mit senkrecht zur Fläche orientirter optischer Achse, wie durch die Annahme, sie seien optisch positiv mit in der Fläche der Membranen verlaufenden optischen Achsen. Für die letztere Annahme glaubte ich mich früher aussprechen zu sollen, da die Membranen der Chordazellen, wie G. RETZIUS nachwies, bei *Petromyzon* und *Myxine* eine faserige Streifung zeigen und fibrilläre Differenzirung in der Regel (Bindegewebe, Muskeln, Chitinsehnen, Haare etc.) mit positiver Doppelbrechung der Fasern kombinirt ist. Es hat aber die Annahme, dass die Doppelbrechung der Membranen der Chordagallerte eine negative ist mit senkrecht zur Fläche orientirter optischer Achse, das für sich, dass auch die Membranen der Chordazellen von *Acipenser*, an welchen eine fibrilläre Struktur nicht zu erkennen ist, dieselben Erscheinungen der Doppelbrechung zeigen. Betrachtet man die Doppelbrechung der Membranen der Chordazellen als Folge von Spannungen, so erscheint die negative Doppelbrechung der Membranen der Gallerte und die positive der Zellen des Chordastranges ohne Weiteres verständlich, obwohl die Zellen des Chordastranges erst sekundär aus Zellen der Gallerte sich entwickeln. Noch beim 4 cm langen *Ammocoetes* ist von einem Chordastrange nichts zu bemerken; es erfüllen vielmehr große, blasige Zellen, welche keine besonders bevorzugten Durchmesser zeigen, die ganze Chorda. Erst bei 5 cm langen Thieren zeigen die centralen

Zellen eine Verlängerung und eine Verdickung der Membranen und damit die Anlagen eines Chordastranges.

Besondere Verhältnisse zeigt die Chorda von *Acipenser* in so fern, als statt des Chordastranges im Rumpfftheile ein Chordaband vorhanden ist, das fast in der frontalen Ebene liegt, jedoch mit einer gegen die Bauchseite konkaven Krümmung. Erst in der Kopf- und Schwanzregion geht dieses Chordaband in einen rundlichen Strang über, wie er in der Chorda der Cyclostomen sich findet. Die Anwesenheit des Chordabandes bedingt am frischen Querschnitte der Rumpfachorda eine bogenförmige Einziehung, welche ihre Konkavität gegen das Rückenmark, ihre Konkavität gegen die Bauchseite kehrt und nach den Seiten zu sich allmählich verliert. Wie der Chordastrang der Cyclostomen besteht auch dieses Chordaband aus stark verlängerten dickwandigen Zellen, welche mechanisch negativ gegen die Gallerte gespannt sind und optisch positiv in Bezug auf die Längsachse wirken. Am Querschnitte erscheint die Chorda unter dem polarisirenden Mikroskope complicirter als bei den Cyclostomen. Das Chordaband erscheint nicht neutral, sondern doppeltbrechend, und zwar in sinkender Farbe, wenn dasselbe mit seiner Fläche senkrecht zur ersten Mittellinie der Gipsplatte orientirt ist, wie dies in Fig. 4 dargestellt ist; dagegen in steigender Farbe, wenn die Fläche des Bandes der ersten Mittellinie parallel steht. Es giebt daher der Querschnitt der *Acipenserchorda* kein einfaches positives Kreuz, sondern ein complicirtes Bild, während der Längsschnitt mit den Erscheinungen an der Cyclostomenchorda im Wesentlichen übereinstimmt. Die Züge der Zellen der Chordagallerte gehen vorzüglich von den Flächen des Chordabandes aus; erst gegen die Ränder des Chordabandes gehen sie fächerartig in die radiäre Richtung über. Dadurch wird eine Verzerrung des Polarisationsbildes hervorgerufen, indem die den Polarisationsebenen parallelen neutralen Streifen nicht mehr ein einfaches Kreuz bilden, sondern einen gebrochenen Verlauf zeigen, der je nach der Stellung des Präparates sich ändert.

Da das Chordaband sowohl im Frontal- und Sagittalschnitte als im Querschnitte doppeltbrechend erscheint, ist dasselbe optisch zweiachsig, und zwar im Sinne NÄGELI'S und SCHWENDENER'S so, dass die längste Elasticitätsachse in die Längsrichtung, die mittlere in die frontale, die kürzeste in die sagittale Richtung der Transversalebene fällt. Dies folgt aus der Thatsache, dass sowohl der frontale als der sagittale Längsschnitt optisch positiv in Bezug auf die Längsachse wirken und der Querschnitt eben so in Bezug auf die frontale

Richtung. Die Chordagallerte zeigt im Wesentlichen ein ähnliches Verhalten wie bei den Cyclostomen. Wegen des vorwiegend dorso-ventralen Zuges der Zellen der Chordagallerte von der Fläche des Chordabandes aus, ist es begreiflicherweise ziemlich leicht Sektoren aus einem Chordacylinder abzuspalten, welche an ihrer Innenseite Theile des Chordabandes enthalten und die entgegengesetzte Spannung desselben gegenüber der Gallerte erkennen lassen, wie dies in Fig. 35 dargestellt ist.

Die Membranen der Chordazellen des Acipenser zeigen keine deutlich fibrilläre Struktur; nur an den Zellen des Chordabandes konnte ich durch Congofärbung eine Streifung wahrnehmen. Was nun die Bedeutung der doppeltbrechenden Membranen der Chordazellen anbelangt, so wurde in früherer Zeit, insbesondere von KÖLLIKER (21), die Ansicht vertreten, dass das Gallertgewebe der Chorda als eine Art Zellenknorpel, als ein Knorpel ohne Grundsubstanz zu betrachten sei. Seitdem jedoch G. RETZIUS und STENBERG in der Chordagallerte der Cyclostomen weder Chondrin noch Glutin auffinden konnten, hat die Zurechnung der Chorda zum Knorpelgewebe vom histochemischen Standpunkte keine Berechtigung. Als ein mikrochemischer Unterschied des Chordagewebes vom Hyalinknorpel wäre ferner noch anzuführen, dass Phenol, Eugenol, Salicylaldehyd etc., die Doppelbrechung des Hyalinknorpels, nach vorausgehender Entwässerung in Alkohol, in eine entgegengesetzte umwandeln, während dies bei der Chorda nicht der Fall ist.

Die Membranen der Chordazellen sind an ihrer Innenfläche von einem dünnen Belage von Körnerplasma ausgekleidet, das an einer Stelle den abgeplatteten Zellkern enthält; der größte Theil des Hohlraumes ist jedoch von einem flüssigen Inhalte, einer großen Vacuole erfüllt, welche keine geformten Bestandtheile enthält. An Präparaten, welche mit Osmiumsäure-Kaliumbichromat und dann mit Silbernitrat (sog. schnelle GOLGI-Färbung) behandelt sind, findet man nicht selten den Inhalt der Chordazellen bei *Ammocoetes* von einem feinkörnigen schwarzen Niederschlage erfüllt. Bei *Petromyzon marinus* fand ich nach längerer Härtung in starkem Alkohol die Hohlräume der Chordazellen oft auf weite Strecken von rundlichen, etwa  $10\ \mu$  großen oder unregelmäßigen, homogenen, mäßig stark lichtbrechenden Körnern und Schollen erfüllt, welche sich in Wasser lösten. Die Vermuthung, dass diese Körner Glykogen sein könnten, bestätigte sich nicht, da dieselben in Jodtinktur sich nicht färbten, während die Wände der Chordazellen und das Chordaepithel sich tief bräunten.

Außer in Alkohol sind diese Körner auch in Ather unlöslich. Welcher Natur diese in Wasser löslichen, durch Alkohol entstehenden Niederschläge sind, muss vorläufig dahingestellt bleiben. Nach LWOFF soll die Chordagallerte von *Acipenser* Luft enthalten und unter Wasser präparirt Gas entwickeln. Ich konnte diese Angaben nicht bestätigen.

Das Chordaepithel zeigt bei sehr kleinen Exemplaren von *Ammocoetes* (0,7 mm) eine Zusammensetzung aus ganz niedrigen flachen Zellen; noch bei 4—9 cm langen Thieren ist dasselbe aus Zellen zusammengesetzt, welche eher breiter als hoch sind (Fig. 8 und 9). Erst bei großen Thieren zeigt das Chordaepithel eine deutliche Cylinderform, wie aus Fig. 21 von einem etwa 40 cm langen *Petromyzon marinus* ersichtlich ist. Das Chordaepithel haftet beim lebenden Thiere und kurze Zeit nach dem Tode der inneren Fläche der Chordascheide sehr fest an und kann nur gewaltsam von der letzteren losgelöst werden. Längere Zeit nach dem Tode oder nach Maceration löst sich aber die Chorda mit großer Leichtigkeit ab und kann aus ihrer Scheide auf ziemlich lange Strecken im Zusammenhange ausgepresst werden. Diese Thatsachen sind von Wichtigkeit, weil LWOFF aus der leichten Isolirbarkeit der Chorda einen Beweis schöpfte, dass die Chorda mit der Bildung der Scheide nichts zu thun habe, wobei er jedoch übersah, dass die leichte Isolirbarkeit für das ganz frische Objekt nicht zutrifft. Ich kann dies allerdings zunächst nur für *Ammocoetes* behaupten, da ich die anderen Thiere nicht im lebenden Zustande, sondern erst geraume Zeit nach dem Tode untersuchen konnte.

Der Körper der Epithelzellen erscheint feinkörnig, bei größeren Exemplaren von *Ammocoetes* häufig von Fetttröpfchen durchsetzt (Fig. 9). Im frischen Zustande erscheinen diese Fetttröpfchen von gelber bis orangerother Farbe. Gegen die Gallerte grenzt sich das Chordaepithel unregelmäßig ab, indem die Epithelzellen zwickelartig zwischen die vacuolisirten Zellen hineinragen. Bei *Petromyzon marinus*, weniger deutlich bei größeren Exemplaren von *Ammocoetes*, erscheint die der Chordascheide zugewandte Seite der Epithelzellen fein gestrichelt, wodurch eine Art cuticularer Saum an der Oberfläche des Chordaepithels zu Stande kommt. Eine auffällige Erscheinung, welche ich an Gefrierschnitten von der Chorda eines 38 cm langen *Petromyzon marinus* wahrnahm, ist die Doppelbrechung des Chordaepithels, welche als eine positive in Bezug auf die Längsachse der Zelle erscheint. Da zwischen den Epithelzellen keine

Membranen, wie an den eigentlichen Chordazellen zu sehen sind, so ist hier der Körper der Zellen selbst positiv doppeltbrechend.

Ähnlich wie bei *Petromyzon marinus* verhält sich das Chordae epithel von *Acipenser*; auch hier fand sich an den cylindrischen Zellen eine Art Cuticularsaum.

### III. Methode der Isolirung, Bau und chemische Beschaffenheit der Chordascheide im Allgemeinen.

Die Chordascheide der Cyclostomen und des *Acipenser* besteht aus zwei histologisch wesentlich verschiedenen Hüllen: Der dicken Faserscheide (Fig. 7 *F*), welche aus zellenlosem, leimgebendem, fibrösem Gewebe besteht und der äußeren elastischen Haut, *Elastica externa* (Fig. 7 *E*). Eine innere elastische Haut (*Elastica interna*), wie sie in Form von eng- oder weitmaschigen elastischen Fasernetzen bei vielen Knochenfischen und Plagiostomen dem Chordae epithel anliegend gefunden wird, lässt sich dagegen nicht nachweisen. Nur bei *Petromyzon marinus* finden sich in den innersten Schichten der Faserhaut eigenthümliche kurze, elastische Fasern, die aber nicht netzartig verbunden sind (Fig. 21).

Um den Bau der Chordascheiden zu erkennen, genügen die in neuerer Zeit so bevorzugten Schnittpräparate nicht, man muss vielmehr zu den alten Isolationsmethoden greifen, wie sie schon von J. F. MECKEL, JOH. MÜLLER, RATHKE etc. angewendet wurden. Die Isolation der Chordascheide am frischen Objekte macht einige Schwierigkeit wegen des festen Zusammenhanges der *Elastica externa* mit dem angrenzenden skelettbildenden Gewebe, beziehungsweise mit knorpeligen Skelettstücken. Indessen kommt man zum Ziele, wenn man ein etwa 2—3 cm langes Stück der Rumpfchorda mit der anhängenden Muskulatur ausschneidet, hierauf die Chorda aufschlitzt und die der Chordascheide anliegenden Gewebe durch Schaben entfernt. Hierbei muss man, um später die Orientirung über vorn und hinten und rechts und links nicht zu verlieren, den vorderen Schnitttrand markiren, was ich in der Regel durch Betupfen desselben mit einer concentrirten Dahliälösung erreichte, und das Aufschlitzen an einer vorher bestimmten Stelle, am besten auf der rechten oder linken Seite des Thieres, vornehmen. Man schabt nun mit Hilfe eines nicht sehr scharfen bauchigen Skalpell die der *Elastica* fest anhaftende Muskulatur etc. ab, indem man die mit ihrer inneren Seite, nach Entfernung der Chorda, auf eine Glasplatte gelegte Chordascheide mit einem stumpfen Instrumente — ich

benutzte meistens eine Irispincette — mit der linken Hand festhält. Man beginnt von einem seitlichen Schnittrande und schabt hauptsächlich in querer Richtung, da stärkeres Schaben in der Längsrichtung leicht zu Zerreißen führt. Das Lösen der anhängenden Gewebe gelingt niemals in einem Zuge; man muss vielmehr das Präparat oft hin- und herwenden und von den verschiedensten Stellen aus bearbeiten. Es gelingt niemals die ganze *Elastica externa* zu erhalten, dieselbe wird beim Abschaben der anhängenden Gewebe, namentlich an den Seitentheilen, mitgenommen; nur in der dorsalen und ventralen Mittellinie und in zwei Linien, welche den später zu besprechenden Seitennähten entsprechen, haftet die *Elastica externa* so fest an der Faserscheide, dass sie in Form von größeren oder kleineren Stücken auf derselben sitzen bleibt. Hat man auf diese Weise ein Stück Chordascheide isolirt, so erscheint dasselbe in der Regel stark verzerrt; unter allen Umständen fällt aber auf, dass die Chordascheide sich um das Zwei- bis Vierfache verlängert hat, während gleichzeitig eine merkliche Verkürzung in der Querrichtung sich einstellte. Sucht man durch Ziehen in der Querrichtung mit den Händen und durch Streichen mit befeuchteten Pinseln die Verzerrung und Verlängerung auszugleichen, so gelingt dies wohl theilweise; es bleibt aber immer eine, im Vergleiche zur ursprünglichen Länge vor der Präparation, unausgleichbare Verlängerung bestehen. Viel leichter gelingt die geschilderte Isolirung der Chordascheiden, jedoch ebenfalls nur unter theilweiser Erhaltung der *Elastica*, nach mehrtägiger Maceration in Wasser. Derartige Präparate von *Petromyzon marinus* sind in Fig. 26 und 27 dargestellt. Fig. 27 *a* zeigt ein Präparat, wie es unmittelbar nach der Isolation sich darstellte, während Fig. 27 *b* dasselbe Präparat nach möglichster Ausgleichung der bei der Präparation eingetretenen Verlängerung wiedergibt.

Die starke Verlängerung, welche die Chordascheide bei der Isolation erfährt, ist schon J. F. MECKEL bei *Acipenser* aufgefallen. Da die Verlängerung und Querkontraktion der isolirten Stücke der Chordascheide nicht ausgleichbar ist, so beweist sie, dass die Chordascheiden gegenüber den umgebenden Geweben in einer starken positiven Spannung in der Längsrichtung sich befinden, dagegen in einer negativen Spannung in den quertangentialen Richtungen. Legt man frisch isolirte Stücke der Chordascheide, an welchen noch Reste der *Elastica externa* haften, in Wasser oder physiologische Kochsalzlösung, so rollen sie sich nach außen in der Längsrichtung um, was auf eine negative Spannung der *Elastica* in der Längsrichtung hin-

weist. Nach völliger Entfernung der *Elastica*, welche sich durch längere *Maceration* erreichen lässt, rollt sich die isolirte Faserscheide nicht mehr merklich nach außen. Lässt man die Thiere wochenlang in Wasser *maceriren*, so wird endlich das elastische Gewebe vollständig zerstört, während das fibröse Gewebe der Faserscheide kaum angegriffen wird. Es lässt sich dann die ganze Chorda mit-samt der Faserscheide aus dem Thiere mit einer *Pincette* herausziehen, wobei sie ungefähr viermal so lang als das Thier wird. Der Versuch gelingt sehr gut bei *Ammocoetes*; nicht so gut bei *Myxine*, bei welcher auch nach langer *Maceration* die Chordascheide im Schädel- und Schwanztheile von der knorpeligen Umhüllung sich schwer löslöst. Unter dem von mir untersuchten Materiale befanden sich auch eine Anzahl von Exemplaren von *Petromyzon fluviatilis* und von *Ammocoetes*, welche jahrelang in verdünntem Alkohol gelegen hatten. Bei diesen Thieren war die *Elastica externa* ebenfalls zerstört und in eine körnige, weiche Masse zerfallen. Die Chordafaserscheide war aber gut erhalten und ließ sich, wie nach *Maceration* von Thieren in Wasser leicht isoliren. Sie war aber hart und steif geworden und verlängerte sich nicht bei der *Isolation*. Dieses Alkoholmaterial war daher von besonderem Werthe um den natürlichen Verlauf der Fasern der Chordascheide, welcher bei der Verlängerung der Chordascheide eine bedeutende Verschiebung erleidet, festzustellen. Altes Alkoholmaterial stand mir auch, neben frischen Objekten, von *Petromyzon marinus* und *Myxine* zur Verfügung.

Die Faserscheide der Chorda besteht, wie bereits JOH. MÜLLER annahm und wie später insbesondere PÉRÉPELKINE, A. SCHNEIDER und LWOFF vertheidigten aus leimgebenden Faserzügen. Dieselben haben ganz das Aussehen von typischen Bindegewebsbündeln und einen Querdurchmesser, der ungefähr zwischen 3—10  $\mu$  schwankt. Die Bündel lassen sich in feinste Fibrillen zerfasern und zeigen alle Eigenschaften leimgebenden Gewebes. Sie sind positiv einachsigt doppelbrechend und zwar in demselben Maße, wie Sehnenbündel; die Doppelbrechung erfährt, wie bei letzteren, eine Umkehrung durch Phenol, Eugenol (schweres Nelkenöl) etc. (4). Die Bündel quellen in Essigsäure und in Alkalien und verkürzen sich beim Kochen in Wasser und werden endlich in Leim umgewandelt. Gegenüber dem Sehngewebe ist auffallend, dass Stücke der Faserscheide in kaltem Wasser nicht unbedeutend quellen; doch beruht diese Quellung, welche besonders an der dicken Faserscheide eines 51 cm langen *Acipenser* sehr merklich war, vielleicht nur auf einem größeren

Schleimgehalte der Kittsubstanz ebenso, wie die etwas abweichenden Färbungsergebnisse an Schnittpräparaten, von welchen insbesondere stärkere Färbbarkeit in Hämalaun, DELAFIELD's Hämatoxylin und in Orcein im Vergleiche zu anderem fibrillärem Bindegewebe erwähnt sein mag. G. RETZIUS giebt an, die Faserscheide löse sich, zum Unterschiede von Collagen, in neutraler und schwach alkalischer Trypsinlösung. Um durch solche Erfahrungen möglichen Zweifeln über die chemische Beschaffenheit der Fasern zu begegnen, wurde mit den Faserscheiden von *Ammocoetes*, von *Petromyzon marinus* und von *Acipenser* der Versuch gemacht, ob aus denselben Glutin gewonnen werden kann. Der Versuch gab jedes Mal ein positives Resultat. Er wurde in folgender Weise angestellt: Stücke der Chordascheide wurden frisch isolirt und dabei mikroskopisch kontrollirt, dass außer Resten der *Elastica externa* keine anderen Gewebereste derselben mehr anhafteten, mit Wasser gut durchgeknetet und wiederholt mit Filtrirpapier abgepresst, bis das Waschwasser keine Spur einer Eiweiß- oder Schleimreaktion gab. Hierauf wurden die Stücke mit wenig Wasser in ein Glasrohr eingeschmolzen und durch zwei bis drei Stunden auf  $120^{\circ}$  erhitzt. Hierbei trat jedes Mal Lösung des Gewebes bis auf spärliche Reste ein, welche sich bei nachträglicher mikroskopischer Untersuchung als aus Stücken der *Elastica externa*, aus elastischen Fasern und aus dem Filtrirpapiere entstammenden Pflanzenfasern zusammengesetzt erwiesen. Die Lösung erschien schwach trüb und erstarrte bei ca.  $10-12^{\circ}$  C. zu einer festen Gallerte, welche einen auffallend tiefen Schmelzpunkt zeigte, der für *Ammocoetes* und *Petromyzon* bei etwa  $20^{\circ}$ , für *Acipenser* bei  $24^{\circ}$  gefunden wurde, während eine Leimgallerte aus französischer Gelatine von anscheinend derselben Festigkeit erst bei  $31-32^{\circ}$  zu schmelzen begann.

Chemische Reaktionen mit den wässrigen Lösungen dieser Gallerten wurden nur an *Petromyzon* und *Acipenser* vorgenommen, da die von der dünnen Faserscheide des *Ammocoetes* gewonnene Leimmenge eine sehr geringe war. Die Lösungen reagirten neutral und wurden nicht gefällt durch Salpetersäure, Essigsäure, Alaun, Bleizucker, Eisenchlorid, durch Kochen mit Chlornatrium oder Natriumsulfat im Überschuss und Essigsäure; dagegen gefällt mit Gerbsäure, Quecksilberchlorid und mit Alkohol. Bei Zusatz von Ferrocyankalium, nach vorherigem Ansäuern mit Essigsäure, erfolgte erst eine Trübung, die sich im Überschusse des Reagens löste. Beim Kochen mit MILLON's Reagens trat eine rosaroth Färbung auf. Es sind dies die Reaktionen einer reinen Glutinlösung und es erscheinen Eiweiß,

Chondromucoid, Chondroitinsäure und Mucin ausgeschlossen. Die positiven Reaktionen mit Ferrocyankalium und mit MILLON'S Reagens, welche gewöhnlich als Eiweißreaktionen gelten, können neben den anderen negativen Eiweißproben nicht in Betracht kommen, da auch ganz reine Glutinlösungen diese Reaktionen geben. Es bestehen also die in kaltem Wasser unlöslichen Bündel der Faserscheide sicher aus leimgebendem Gewebe.

Zwischen den Faserbündeln finden sich, abgesehen von elastischen Fasern bei *Myxine* und *Petromyzon marinus*, von welchen später die Rede sein soll, keine Formelemente. Die Faserbündel sind durch Spalten, welche sich bei längerer Maceration mit Mikroorganismen anfüllen, theilweise von einander gesondert; zellige Elemente fehlen aber vollständig. Es wurde diesem Punkte besondere Aufmerksamkeit zugewendet, da einige Autoren, wie PÉREPELKINE, LWOFF, C. VOGT und BUJOR das Vorkommen von Zellkernen in der Faserscheide behauptet haben. Weder an frischen Präparaten, welche mit Essigsäure und verschiedenen Kernfärbemitteln untersucht wurden, noch an Schnittserien von *Ammocoetes*, welche in Pikrinsublimat fixirt und mit Hämatoxylin oder Hämalaun und Eosin sehr distinkt gefärbt waren, konnte weder bei kleinen noch bei großen Thieren jemals ein Zellkern in der Chordascheide entdeckt werden. Diese Angabe erleidet nur eine Einschränkung durch einen abnormen Befund, welchen Prof. J. SCHAFFER an der Schädelchorda eines in Metamorphose begriffenen *Petromyzon* machte, nämlich das Vorkommen einer Gruppe von Knorpelzellen unter der *Elastica externa*, in der äußersten Schicht der Faserscheide. So interessant dieser Fund, namentlich mit Rücksicht auf die Frage der Entstehung der zelligen Chordascheide der Selachier ist, so illustriert gerade dieser Ausnahmefall die typische Zellenlosigkeit der Faserscheide der Cyclostomen.

#### IV. Die Chordascheide von *Myxine glutinosa*.

Was nun die Anordnung der Faserbündel anbelangt, so zeigen *Myxine*, die *Petromyzonten* und *Acipenser* gewisse übereinstimmende Verhältnisse, im Einzelnen jedoch nicht unbedeutende Verschiedenheiten. Die einfachsten Zustände zeigt *Myxine*. Wie bereits G. REZTIUS nachgewiesen hat, lassen sich an der Faserscheide von *Myxine* drei Schichten unterscheiden, die man als äußere, mittlere und innere bezeichnen kann. An senkrechten Durchschnitten sind die drei Schichten scharf gesondert (Fig. 29), mit Ausnahme einer dorsalen

und einer ventralen Linie, welche der medianen Sagittalebene (Symmetrieebene) des Thieres entsprechen und mit Ausnahme von zwei seitlichen, symmetrisch in einer Frontalebene des Thieres gelegenen Linien. Die Unterscheidbarkeit der drei Schichten beruht auf einem gekreuzten Verlauf der Fasern; ihre Nichtunterscheidbarkeit an Durchschnitten in den genannten vier Linien darauf, dass in denselben die Fasern sämtlicher Schichten in einer reinen Transversalebene verlaufen. Von den drei Schichten ist die innere stets die dünnste, während die äußere und mittlere nahezu gleich dick erscheinen. An Schnitten von in Alkohol erhärteten Thieren, welche möglichst genau senkrecht zur Oberfläche des Chordarohres geführt waren, ergab sich die mittlere Schicht als die dickste, ungefähr so dick, als die äußere und innere zusammengenommen. Doch sind verlässliche Dickenbestimmungen wegen der nicht unbedeutenden und keineswegs gleichmäßigen Schrumpfung in Alkohol kaum auszuführen; leider habe ich versäumt, von dem mir durch die Güte Prof. RETZIUS' frisch zugekommenen Materiale einen Theil in Formalin zu härten, das sich zur Fixirung fibrillären Bindegewebes ohne Schrumpfung weit besser eignet, als Alkohol. An Längsschnitten von Alkoholpräparaten maß ich die innere Schicht mit  $12 \mu$ , die mittlere mit  $36 \mu$ , die äußere mit  $23 \mu$ , während G. RETZIUS die entsprechenden Maße mit  $12 \mu$ ,  $27 \mu$  und  $27 \mu$  angiebt.

Um den Faserverlauf zu ermitteln eignen sich Durchschnitte nur wenig. Man kann im Allgemeinen erkennen, dass an Querschnitten die Faserbündel concentrisch um die Chorda verlaufen, während man an radiären Längsschnitten durch Spalten getrennte Durchschnitte von Bündeln wahrnimmt (Fig. 29). Dagegen gewinnt man einen guten Einblick in den Faserverlauf an den nach der früher besprochenen Methode hergestellten Isolationspräparaten. Ein derartiges Präparat von einem 30 cm langen Thiere, 9 cm vom Rostrum entnommen und von der Innenseite dargestellt, giebt Fig. 32 wieder. Man sieht vier helle, der Chordaachse parallel verlaufende Streifen, welche sich wie eine Art Nahtlinien ausnehmen und daher auch als solche bezeichnet werden mögen. Es sind dies die Linien, in welchen alle Fasern einen transversalen Verlauf zeigen; die beiden der Medianebene des Thieres entsprechenden Linien mögen als Hauptnähte und speciell als dorsale Nahtlinie (*d*), welche unter dem Rückenmark ihre Lage hat und als ventrale (*v*), welche über der Aorta liegt, bezeichnet werden. Als rechte und linke Seitennaht (*r* und *l*) sollen die zwischen den medianen Nähten gelegenen Streifen

bezeichnet werden. Sie liegen bei *Myxine* der Dorsalnaht näher als der ventralen. Den Verlauf der Fasern kann man schon bei 6 bis 10maliger Lupen-Vergrößerung annähernd erkennen, insbesondere treten die Nahtlinien gerade bei schwacher Vergrößerung viel schärfer hervor, als bei der eigentlichen mikroskopischen Untersuchung. Doch kann man selbstverständlich den Verlauf der Fibrillen erst bei starker Vergrößerung mit Sicherheit verfolgen. Die Faserscheide ist bei Untersuchung in Wasser durchsichtig genug, um bei einer 300—400maligen Vergrößerung die einzelnen Faserbündel unterscheiden zu lassen. Mit Hilfe dieser Untersuchung erkennt man nun, dass in der innersten Schicht alle Faserbündel zwei komplette, in sich zurücklaufende Wellenbiegungen zeigen, deren Thäler — bei vertikal mit dem Kopfe nach oben gedachtem Thiere — in die Hauptnähte, deren Berge aber in die Seitennähte fallen. Dreht man nun die Mikrometerschraube nach abwärts, so bekommt man die zweite, mittlere Schicht zu sehen und überzeugt sich, dass dieselbe aus Faserbündeln besteht, welche entgegengesetzte Wellenbiegungen, wie jene der inneren Schicht beschreiben; nämlich derart, dass die Wellenthäler in die Seitennähte, die Wellenberge aber in die Hauptnähte fallen. Den Faserverlauf der äußeren Schicht verfolgt man sicherer, als bei Betrachtung des Präparates von der Innenseite, nach Umdrehung desselben mit der Außenseite nach oben und überzeugt sich, dass in dieser äußeren Schicht die Fasern wieder dieselben Wellenbiegungen zeigen, wie in der inneren Schicht, somit die Wellenthäler in den Hauptnähten, die Wellenberge in den Seitennähten. Die Verfolgung der Hauptwellenzüge erfordert große Aufmerksamkeit, da außer den geschilderten Hauptwellen, die Faserbündel, wie in jedem fibrillären Bindegewebe, das nicht straff gespannt ist, vielfache wellige Biegungen zeigen. Ein Stück eines Flächenpräparates einer Faserscheide von *Ammocoetes*, die sich in dieser Beziehung gleich verhält, wie jene von *Myxine*, ist in Fig. 13 bei 250maliger Vergrößerung dargestellt. Sehr häufig fallen diese kleinen Wellenbiegungen der Bindegewebsbündel an einer ganzen Reihe von Bündeln genau über einander und stellen dann Streifen dar, welche zur Verlaufsrichtung der Fasern senkrecht oder schräg stehen und den täuschenden Eindruck von selbständigen Fasern besonderer Art machen können; besonders wenn das Präparat nicht in Wasser, sondern in einer aufhellenden Flüssigkeit, in welcher die Fibrillen undeutlich werden, untersucht wird.

Sind die Wellenbiegungen in Bereiche dieser Linien sehr kurz

so stellen sie förmliche Knickungen der Bindegewebsfasern dar, und die durch sie hervorgerufenen Streifen können, namentlich an etwas steif gewordenen Alkoholpräparaten als Züge von Fasern erscheinen, wie dies aus Fig. 22 und 28 ersichtlich wird. Da diese Linien oder Pseudofasern durch Knickung und Stauchung der Bindegewebsbündel entstehen, mögen sie als Stauchungslinien bezeichnet werden. Die Stauchungslinien sind auch an Querschnitten oft in großer Menge sichtbar und an solchen wohl wesentlich durch das Bestreben der *Elastica externa* sich zusammenzuziehen, bedingt. Derartige Stauchungslinien sind in Fig. 19 *F* von *Petromyzon* dargestellt. Es sind dies Trugbilder, welche schon PÉRÉPELKINE und LWOFF als solche erkannten, von anderen Autoren aber als selbständige Radiär- und Schrägfasern beschrieben wurden. Bei *Myxine* kommen nur parallel der Oberfläche der Chordascheide verlaufende Bindegewebsbündel vor. Außer den genannten Stauchungslinien können aber auch Schrägschnitte zur Annahme von schief zur Oberfläche verlaufenden Fasern verführen und die Spalten zwischen den Bündeln können an radialen Längsschnitten Radiärfasern oder auch Porenkanäle vortäuschen. Was das Zusammenfließen der drei Schichten der Faserscheide in den Nähten anbelangt, so war ich lange im Zweifel, ob in denselben nicht etwa die Fasern der einen Schicht in die der anderen übergehen. Es erscheinen nämlich die Fasern der inneren und äußeren Schichten in den Nähten, wie die geraden Fortsetzungen der mittleren Schicht und umgekehrt, und es schien möglich, dass in den Nähten eine wirkliche Durchflechtung, eine Dekussation der Fasern auf einander folgender Schichten stattfindet. Die glatte Isolierung der auf einander folgenden Schichten gelingt wegen ihres festen Zusammenhanges nur schwer und stets nur auf kurze Strecken. Immerhin ist es mir bei *Myxine* geglückt, die äußere von der mittleren Schicht streckenweise in den Nähten mit Hilfe von Pincetten von einander glatt abzuziehen. Dieser Versuch ist eine Sicherung des Eindrucks, den man bei aufmerksamer mikroskopischer Untersuchung günstiger Präparate stets bekommt, nämlich, dass die Fasern einer Schicht in den Nähten eine Wellenbiegung beschreiben, und nicht in die nächstfolgende Schicht sich einsenken. Was nun die Kreuzungswinkel der Fasern der auf einander folgenden Schichten betrifft, so beträgt derselbe nach Messungen an einem Alkoholpräparate, welches bei der Isolierung der Faserscheide keine merkliche Verlängerung derselben aufwies, etwa 45—60°, beziehungsweise

der damit supplementäre Biegungswinkel der Bündel an den Nähten  $120-135^{\circ}$ .

In der äußeren Schicht der Faserscheide, nicht aber in der mittleren und inneren finden sich bei *Myxine* zarte, netzartig angeordnete, mit Kalilauge am frischen Präparate nachweisbare Fasern, welche von der *Elastica externa* ihren Ursprung nehmen und zwischen die leimgebenden Bündel sich einsenkend, vorzüglich längs derselben verlaufen. Sie sind ziemlich spärlich. In Fig. 29 sind dieselben am Längsschnitte der Faserscheide, als schwarze Punkte und Striche in der äußeren Schicht bis an die mittlere heran sichtbar.

Die Faserscheide von *Myxine* zeigt in der Kopf- und Rumpfregion überall das geschilderte Verhalten; erst in der kurzen Schwanzregion, welche vom After weg gemessen nur etwa  $\frac{1}{8}$  bis höchstens  $\frac{1}{7}$  der Länge des ganzen Thieres beträgt, ändert sich das Bild. Am Übergange vom Rumpfe zum Schwanze fällt zunächst auf, dass die Seitennähte allmählich weniger scharf ausgesprochen erscheinen, während sie im Rumpfe eben so deutlich, wie die Hauptnähte sind. Es scheint dies daher zu rühren, dass die Umbiegungsstellen der Fasern der auf einander folgenden Schichten nicht mehr so genau über einander fallen, wie dies bei den Hauptnähten und im Rumpfe auch bei den Seitennähten der Fall ist. Außerdem flachen sich die Biegungen der inneren Schicht ab, wie aus Fig. 33 zu ersehen ist. Weiterhin wird die innere Schicht unter zunehmender Verdünnung rein cirkulärfaserig und verschwindet endlich ganz. Nahe der Schwanzspitze erscheint dann die Faserscheide der sich zuspitzenden Chorda nur mehr zweischichtig (Fig. 34), wobei die innere Schicht der Fortsetzung der mittleren der Rumpfreion entspricht und denselben Verlauf der Fasern zeigt, wie diese. Schließlich gegen das Ende der Chorda flachen sich die Wellenbiegungen der inneren Schicht ganz ab und bekommen eine fast cirkuläre Verlaufsrichtung. Eine besondere Besprechung verdienen noch die Bilder, welche die Faserscheide im polarisirten Lichte zeigt.

Über der Gipsplatte Roth I. O. untersucht, zeigt ein isolirtes Stück der Faserscheide eine ziemlich einheitlich steigende Farbe, wenn die Querrichtung des Präparates in diagonaler Stellung der ersten Mittellinie der Gipsplatte parallel steht, dagegen eine eben solche sinkende Farbe bei zur früheren senkrechter Orientirung. Wenn man aber das Präparat in orthogonale Stellung, das ist mit der Quer- und Längsrichtung, beziehungsweise den Nahtlinien den Polarisations Ebenen parallel bringt (Fig. 6), dann sieht man abwechselnd ent-

gegengesetzt gefärbte Streifen zu den Seiten der in der Farbe des Gipsgrundes erscheinenden Nahtlinien. Diese Erscheinungen sind durch den Verlauf der Fasern begreiflich. In diagonaler Stellung sind die Fasern in den Nahtlinien sämtlich parallel oder senkrecht zur ersten Mittellinie orientirt und erscheinen daher in steigender oder sinkender Farbe. In orthogonaler Stellung sind die Fasern in den Nahtlinien sämtlich einer der Polarisations Ebenen parallel und müssen daher in der Farbe des Gipsgrundes erscheinen. Bei erster diagonaler Stellung, parallel der ersten Mittellinie der Gipsplatte, bilden ferner die Fasern zwischen den Nahtlinien mit der ersten Mittellinie sämtlich Winkel, welche kleiner als  $45^\circ$  sind und erscheinen daher in additioneller Färbung, bei zweiter diagonaler Stellung (senkrecht zur ersten Mittellinie der Gipsplatte) bilden dagegen alle Fasern zwischen den Nahtlinien mit der ersten Mittellinie Winkel, welche größer als  $45^\circ$  sind und erscheinen daher in subtraktioneller Färbung.

In orthogonaler Stellung wird die Wirkung der Fasern zwischen den Nähten eine abwechselnd entgegengesetzte sein. Falls das Präparat mit seinem rostralen Schnitttrande vom Beschauer weg und die erste Mittellinie der Gipsplatte von links hinten nach rechts vorn orientirt ist, wie in den Figuren der Taf. XXVI, so werden sämtliche Fasern der äußeren und inneren Schicht rechts von den Hauptnähten kleinere, dagegen links von den Nähten größere Winkel als  $45^\circ$  mit der ersten Mittellinie bilden, und müssen daher, wenn sie für sich allein vorhanden wären, rechts von den Hauptnähten Streifen von steigender Farbe, dagegen links von den Hauptnähten Streifen von sinkender Färbung erzeugen, wie dies in Fig. 6 im oberen Theile des Gesichtsfeldes zu sehen ist. Gerade die entgegengesetzte Wirkung müsste aber die mittlere Schicht für sich allein bewirken. Denn die Fasern derselben bilden bei der angenommenen Stellung links von den Hauptnähten kleinere, dagegen rechts von den Hauptnähten größere Winkel als  $45^\circ$  mit der ersten Mittellinie, und es müsste ein Polarisationsbild entstehen, wie es in der unteren Hälfte des Gesichtsfeldes der Fig. 6 dargestellt ist. Man sollte nun erwarten, dass die entgegengesetzten Wirkungen der äußeren, beziehungsweise inneren Schicht gegenüber der mittleren, sich mehr oder weniger kompensiren werden, und dass nur eine sehr schwache Gesamtwirkung zu Gunsten der dickeren Schichten übrig bleibe. Dies ist nun in der That der Fall, wenn man die Präparate mit Glycerin, Bergamottöl oder ähnlichen Aufhellungsmitteln behandelt. Man sieht dann, mag man die äußere oder innere Fläche des Präparates dem Objektiv des Mikroskopes

zukehren, bei der beschriebenen Orientirung des Präparates links von den Hauptnähten sehr schwach steigende, rechts von denselben sehr schwach sinkende Farben, woraus der Schluss zu ziehen ist, dass die mittlere Schicht etwas dicker ist, als die äußere und innere zusammen. Eine sehr paradoxe Erscheinung, welche in Fig. 6 dargestellt ist, zeigt sich aber, wenn man ein frisches Präparat von Myxine in Wasser untersucht. Legt man das Präparat mit der inneren Fläche nach oben (obere Hälfte von Fig. 6), so sieht man eine sehr kräftige Wirkung im Sinne der äußeren und inneren Schicht; legt man dagegen dasselbe Präparat mit der äußeren Fläche nach oben (untere Hälfte der Fig. 6), so erhält man eine fast eben so kräftige Wirkung im Sinne der mittleren Schicht. Eine ganz befriedigende Erklärung dieser paradoxen Erscheinung ist schwer zu geben. Wesentlich ist dabei, dass die Untersuchung in Wasser vorgenommen wird. Schon geringe Aufhellung z. B. durch eine Lösung von Kaliumacetat genügt, um die kompensirende Wirkung aller Schichten sowohl bei der Ansicht von außen als von innen zur Geltung zu bringen. Dies führt zu der Annahme, dass bei der Untersuchung in Wasser die innere Schicht wegen ihrer geringen Dicke gar nicht zur Wirkung kommt, dass dagegen das vom Polarisator und der Gipsplatte kommende Licht nur von der zunächst liegenden dicken Schicht polarisirt wird, dann aber durch die Spalten zwischen den Bündeln der darüber liegenden dicken Schicht ohne weitere Veränderung hindurchdringt. Diese Vorstellung wird noch dadurch gestützt, dass man bei der Beobachtung des Präparates in der Stellung der Fig. 6 unten, in der That die Faserung der mittleren Schicht zu sehen glaubt, obwohl die entgegengesetzte der äußeren Schicht dem Beobachter zugekehrt ist.

Querschnitte der ganzen Faserscheide ergeben im polarisirenden Mikroskope, wie leicht verständlich ist, ein sogenanntes negatives Kreuz, indem diejenigen Quadranten, deren Halbirungslinien der ersten Mittellinie der Gipsplatte parallel stehen, in sinkender, die beiden anderen in steigender Farbe erscheinen. Da die Fasern sämtlich der Oberfläche der Chorda parallel und zugleich zur Längsachse mindestens stark geneigt und in den Nähten zu derselben senkrecht stehen, verlaufen die langen Achsen der wirksamen Ellipsen im Sinne von NÄGELI und SCHWENDENER sämtlich quer tangential zur Oberfläche der Chorda. Wechselnde Bilder erhält man an Längsschnitten der Chordascheide. Geht ein solcher Schnitt rein radial durch eine Naht, so erscheint derselbe unter dem polarisirenden Mikroskope bei jeder Stellung neutral, weil sämtliche Fasern senkrecht zur opti-

schen Achse durchschnitten sind. Alle anderen Längsschnitte zeigen aber ein verschiedenes Verhalten der drei Schichten, meistens in der Art, dass die äußere und innere über der Gipsplatte entgegengesetzt gefärbt erscheinen, wie die mittlere. An solchen Schnitten treten daher die drei Schichten der Faserscheide gewöhnlich sehr deutlich hervor. Fig. 3 giebt einen Sagittalschnitt von *Petromyzon*, der sich in dieser Beziehung ganz ähnlich, wie ein analoger Schnitt von *Myxine* verhält, und der so geführt ist, dass die Fasern der äußeren und inneren Schicht fast quer getroffen sind und daher nahezu neutral bei jeder Stellung erscheinen, während die schräg durchschnittenen Fasern der mittleren Schicht bei der gezeichneten Stellung die Farbe des Gesichtsfeldes erhöhen; in der dazu senkrechten Diagonalstellung aber erniedrigen.

Die etwa 3—4  $\mu$  dicke *Elastica externa* von *Myxine* besteht aus einer Membran ohne Löcher, welche eine Zusammensetzung aus dicht an einander liegenden fast spindelförmigen, nirgends eine Lücke lassenden, querlaufenden Fasern zeigt. Die Membran reißt in Folge dieses Baues leicht der Quere, schwerer der Länge nach. Die Quersfaserung der Membran tritt nach Isolirung derselben durch Kochen in Essigsäure und nachträgliche Färbung mit Fuchsin sehr deutlich hervor (Fig. 30), kann aber auch an der frisch isolirten Membran als Streifung wahrgenommen werden (Fig. 31). Die Abwesenheit der Löcher in der *Elastica externa* von *Myxine*, welche ich mit RETZIUS gegen W. MÜLLER behaupten muss, entspricht einem sehr ursprünglichen Zustande, da anfänglich auch bei *Ammocoetes* die *Elastica externa* eine völlig lückenlose Membran darstellt, die erst in einem verhältnismäßig späten Entwicklungsstadium gefenstert wird.

Die bereits erwähnten, spärlichen, elastischen Fäserchen in der Faserscheide von *Myxine* stehen mit der Innenfläche der *Elastica externa* in Zusammenhang.

## V. Die Chordascheide von *Ammocoetes* und *Petromyzon*.

Wesentlich verwickeltere Verhältnisse als bei *Myxine* zeigt die Chordascheide bei *Ammocoetes* und *Petromyzon*. Zwar sind auch hier die drei Hauptschichten der Faserscheide mit derselben Verlaufsrichtung der Fasern vorhanden, aber die Seitennähte sind in der Kopf- und Rumpfregeion nicht so deutlich, wie bei *Myxine*, was man aus dem Vergleiche von Fig. 25, welche ein Stück Chordascheide der Rumpfregeion von *Petromyzon marinus* darstellt, mit Fig. 32 von *Myxine* entnehmen kann. Diese geringere Deutlichkeit der Seiten-

nähte beruht wiederum, wie bei der Faserscheide der Schwanzchorda von *Myxine*, auf dem nicht genauen Übereinanderfallen der Faserbiegungen in den Seitennähten. Schon in dem stark verengten Theile der Schädelchorda, der sich an der durch Maceration isolirten Chorda bei *Ammocoetes* ziemlich scharf durch eine Einschnürung kenntlich macht (Fig. 12), zeigt die Faserscheide drei Schichten, die aber stellenweise, wegen des eigenthümlichen Verhaltens der Seitennähte in zwei zusammenzufließen scheinen. In Fig. 15 ist die Faserscheide eines *Ammocoetes* aus der Kiemenregion der Chorda dargestellt. Die Seitennähte für die äußere und mittlere Schicht (*l* u. *r* oben) fallen sehr nahe an die Ventralnaht; die Seitennähte der inneren Schicht dagegen nahe an die Dorsalnaht (*l* u. *r* unten). Dadurch wird bedingt, dass in der Strecke der Faserscheide, welche zwischen den Seitennähten der inneren und jener der mittleren Schicht liegt, die Fasern der inneren und mittleren Schicht nahezu parallel laufen, wodurch der Eindruck entstehen muss, als wären in dieser Strecke nur zwei Schichten der Faserscheide vorhanden. Gegen die Mitte des Rumpfes entfernen sich die Seitennähte der beiden äußeren Schichten mehr und mehr von der Ventralnaht (Fig. 16) und rücken endlich in der hinteren Rumpfregeion in eine Linie, welche ungefähr gleich weit von den beiden Hauptnähten entfernt ist (Fig. 17), oder selbst der Dorsalnaht etwas näher liegt, als der Ventralnaht. Die seitlichen Umbiegungen der Fasern der inneren Schicht bleiben auch noch in der Rumpfregeion der Dorsalnaht benachbart, rücken aber doch allmählich von derselben ab und kommen dadurch den seitlichen Umbiegungen der Fasern der mittleren und äußeren Schicht so nahe, dass sie mit denselben fast zusammenfallen. In der Schwanzregion, auf welche bei *Petromyzon* und *Ammocoetes*, vom After bis zur Schwanzspitze gemessen, ungefähr  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{3}$  der Länge des ganzen Thieres entfällt, verliert sich zunächst unter zunehmender Verdünnung und allmählicher Abflachung der Biegungen die innere Schicht vollständig und es erscheint nun im Schwanz die Faserscheide nur mehr zweischichtig. Die äußere Schicht ist eine direkte Fortsetzung der äußeren Schicht des Rumpfes; die innere Schicht ist die Fortsetzung der mittleren Schicht des Rumpfes. Die beiden Schichten zeigen zunächst dieselben Wellenbiegungen der Fasern, wie die entsprechenden Schichten des Rumpfes und zwar so, dass die beiden Seitennähte von der dorsalen und ventralen Hauptnaht nahezu gleich weit entfernt sind. Ungefähr am Beginne des letzten Sechstels der Länge des ganzen Thieres voll-

zieht sich nun eine Verschiebung der Wellenbiegungen in den beiden Faserschichten. Die Fasern der äußeren Schicht, deren Biegungen in der ganzen Kopf- und Rumpffregion in den Hauptnähten gegen den Kopf gerichtete Wellenthäler zeigten, wenden nun ihre Wellenberge dahin, während in den Seitennähten die bisher kopfwärts gewendeten Wellenberge zu Wellenthälern werden. Die entsprechend entgegengesetzte Verschiebung vollzieht sich in der inneren Schicht. Es zeigt daher schließlich die äußere Schicht des Schwanzes die Wellenbiegungen, welche jenen der mittleren Schicht des Rumpfes entsprechen, während die innere Schicht die Wellenbiegungen der äußeren beziehungsweise inneren Schicht des Rumpfes ausführt. Die Art und Weise, in welcher diese Verschiebung stattfindet und welche nur an Isolationspräparaten unter genauer Berücksichtigung der richtigen Orientirung derselben festgestellt werden kann, ist — wegen der stets zahlreichen Stauchungslinien, beziehungsweise sekundären in Folge der Präparation auftretenden kleinen Biegungen der Bindegewebsbündel — im Detail schwer zu verfolgen. Zunächst führte die Untersuchung mit dem polarisirenden Mikroskope zu Vermuthungen über die Art und Weise, wie diese Verschiebung der Faserbiegungen erfolgt, während die Untersuchung im gewöhnlichen Lichte anfänglich erfolglos blieb. Bei schwacher Vergrößerung sieht man in gewöhnlichem Lichte die Faserung zu wenig deutlich, während man bei starker Vergrößerung ein zu kleines Gesichtsfeld überblickt und in Folge dessen nur gar zu leicht die Orientirung verliert. Dagegen zeigt sich an der kritischen Stelle bei der Untersuchung zwischen gekreuzten Nicols über der Gipsplatte in orthogonaler Stellung ein charakteristisches Bild, welches in Fig. 2 dargestellt ist. Im Allgemeinen zeigt die Faserscheide von *Ammocoetes* und *Petromyzon* bei der Ansicht in Wasser ein ganz ähnliches Bild, wie die Faserscheide von *Myxine*, d. h. ein in orthogonaler Stellung über der Gipsplatte — wie früher angegeben — orientirtes Präparat, giebt rechts von den Hauptnähten steigende, links von den Hauptnähten sinkende Farben. Ein derartiges Präparat ist in Fig. 1 aus der Rumpffregion von *Ammocoetes* abgebildet. Vergleicht man damit Fig. 2, welche ein Präparat darstellt, in dessen Mitte die Verschiebung der Faserbiegungen erfolgt, so ergiebt sich Folgendes. Im oberen Theile des Gesichtsfeldes ist, wie in Fig. 1, rechts von den Hauptnähten steigende, links von denselben sinkende Farbe, im unteren dagegen links von den Hauptnähten steigende und rechts von denselben sinkende Farbe zu sehen. Die Hauptnähte gehen,

ohne etwas Besonderes zu zeigen, in geradem Verlaufe durch das Präparat, während die Seitennähte in eigenthümlicher Weise sich verhalten. Die linke Seitennaht, welche im oberen Theile des Gesichtsfeldes, wie in Fig. 1, mit der Richtung *PP* zusammenfällt, rückt allmählich nach rechts gegen die Ventralnaht und verschmilzt mit derselben in der Mitte des Gesichtsfeldes. Die rechte Seitennaht, welche im oberen Theile des Gesichtsfeldes im rechtsseitigen Schnitt-  
rande sich befindet, rückt allmählich nach links gegen die Ventralnaht und verschmilzt in der Mitte des Gesichtsfeldes ebenfalls mit derselben. Damit sind die Seitennähte verschwunden. Nun tauchen aber in derselben Querschnittsebene der Chorda an einem Punkte der Dorsalnaht neue Seitennähte auf, von welchen die eine allmählich nach rechts, die andere nach links bis in die Mitte zwischen den Hauptnähten rückt, wodurch am unteren Ende des Gesichtsfeldes die Seitennähte wieder nahezu dieselbe Lage einnehmen, wie am oberen Ende. Aus dieser Verschiebung der Seitennähte glaubte ich schließen zu dürfen, dass in der äußeren Schicht der Faserscheide die in den Seitennähten befindlichen Wellenberge der Faserbiegungen allmählich sich der Ventralnaht nähern und endlich an dem Punkte, wo sie die Ventralnaht erreichen, verschwinden, während nun zur Seite der Dorsalnaht neue Seitennähte auftreten, jedoch nun mit Wellenthälern, welche — nach hinten zu — bis in die Mitte zwischen den Hauptnähten rücken. Für die innere Schicht der Faserscheide würde sich derselbe Vorgang im umgekehrten Sinne d. h. mit Verwechslung von Wellenthal und Wellenberg vollziehen. Außerdem stimmte das Polarisationsbild mit der bereits festgestellten Thatsache überein, dass nach dem Verschwinden und Wiederauftauchen der Seitennähte eine Umkehr der Wellenbiegungen in den Hauptnähten sich vollzogen hat und nunmehr an Stelle der Wellenthäler in der äußeren Schicht Wellenberge und an Stelle der Wellenberge der inneren Schicht Wellenthäler vorhanden sind. Es handelte sich nun nur mehr darum, bei stärkerer Vergrößerung im gewöhnlichen Lichte sicherzustellen, dass das aus dem Polarisationsbilde erschlossene Verhalten der Seitennähte wirklich vorhanden ist. Dies gelang nun in der That durch sorgfältige Verfolgung der Faserzüge mit Hilfe des beweglichen Objektisches von REICHERT. Das Resultat dieser Untersuchung wurde in Fig. 18, welche bei derselben schwachen Vergrößerung, wie Fig. 2 gezeichnet ist, mit Benutzung der über den Faserverlauf bei starker Vergrößerung gewonnenen Befunde, verständlich. Die Verschiebung der Wellenbiegungen ist nur an der

inneren Schicht dargestellt; man kann sich aber die entgegengesetzten Verschiebungen in der äußeren Schicht mit Hilfe der nur am oberen und unteren Rande des Bildes gezeichneten Theile derselben wohl genügend vorstellen. Nach Vollendung der Umkehr der Faserbiegungen verdünnt sich die innere Schicht, bei gleichzeitiger Abflachung der Wellenbiegungen immer mehr, ist aber bis ganz nahe an das Schwanzende der Chorda als eine von der äußeren Schicht unterscheidbare Lage zu verfolgen.

Bei aller Ähnlichkeit, welche der Bau der Faserscheide bei *Myxine* einerseits, bei den *Petromyzonten* andererseits darbietet, sind der vorhergehenden Darstellung gemäß doch nicht unbedeutende Verschiedenheiten vorhanden. Dieselben bestehen: erstens in der geringeren Deutlichkeit der Seitennähte bei den *Petromyzonten*, welche namentlich in der Kopf- und vorderen Rumpffregion sehr auffällig ist, zweitens in der nur den *Petromyzonten* zukommenden Verschiebung der Faserbiegungen in der Schwanzregion. Dazu kommt nun noch, dass die Schichten der Faserscheide bei den *Petromyzonten* viel fester zusammenhängen, als bei *Myxine* und sich in den Nähten nicht wie bei letzterer von einander glatt trennen lassen. Endlich ist noch hervorzuheben, dass der natürliche Kreuzungswinkel der Faserbündel in den auf einander folgenden Schichten, wie er sich an alten Alkoholpräparaten ergibt, an welchen bei der Isolirung der aufgeschlitzten Faserscheide keine Verlängerung derselben eintritt, viel kleiner ist als bei *Myxine*. Bei *Petromyzon* beträgt der Kreuzungswinkel in der Rumpffregion im Mittel etwa  $30-40^\circ$ , der Biegungswinkel der Wellen an den Nähten  $140$  bis  $150^\circ$ . Ein Präparat, welches die natürlichen Faserkreuzungen zeigt, ist in Fig. 28 von *Petromyzon* abgebildet. Dass die Faserbündel der inneren Schicht im natürlichen Zustande nur sehr flache Biegungen zeigen, kann man an einer frisch aufgeschlitzten Chordascheide von *Petromyzon* nach Entfernung der Chorda an den Fältchen erkennen, welche die Innenfläche der Scheide darbietet. Ein derartiges Präparat, an welchem außen noch alle anhängenden Gewebe belassen waren, ist in Fig. 24 dargestellt.

Außer den Bindegewebsbündeln, welche wie bei *Myxine* durch Spalten auf kürzere oder längere Strecken von einander getrennt sind, kommen bei *Ammocoetes* und *Petromyzon fluviatilis* keine anderen Formelemente in der Faserscheide vor. Vom Fehlen der Zellen und den mannigfaltigen Trugbildern, welche als Radiär- und Schrägfasern, oder als Porenkanäle von verschiedenen Autoren be-

schrieben wurden, war bereits früher die Rede; dagegen muss der eigenthümlichen elastischen Fasern; welche in der Faserscheide von *Petromyzon marinus* durch A. SCHNEIDER entdeckt wurden, noch gedacht werden. Dieselben stellen kurze, spindelförmige, gerade oder leicht gekrümmte Elemente von etwa 10—80  $\mu$  Länge und 2 bis 5  $\mu$  Dicke dar (Fig. 21 I), welche nicht verästelt sind und niemals Netze bilden. Sie weichen also von dem sonst gewohnten Anblicke elastischer Fasern erheblich ab und wurden daher von SCHNEIDER nicht als solche, sondern einfach als stark lichtbrechende Körper beschrieben. Ich zweifle jedoch nicht, dass dieselben elastischer Natur sind. Sie verhalten sich gegen Säuren, Alkalien, beim Kochen und gegen Farbstoffe, wie elastische Fasern, und dazu kommt noch, dass sich aus der *Elastica externa* ähnliche Elemente isoliren lassen (Fig. 11). Dies Alles scheint mir die Annahme, dass es sich um eigenthümliche elastische Fasern handle, hinreichend zu begründen. Was das Vorkommen derselben anbelangt, so finden sich dieselben bei *Petromyzon marinus* mehr vereinzelt in der äußeren Schicht der Faserscheide, da und dort an der Innenseite der *Elastica externa* (Fig. 19); in großer Zahl aber in der innersten Schicht der Faserscheide zum Theil dem *Chordaepithele* dicht anliegend (Fig. 21). Man könnte diese innere Lage elastischer Elemente vielleicht als innere elastische Haut bezeichnen; indessen ist doch hervorzuheben, dass dieselben keine selbständige Haut bilden, sondern zwischen Bindegewebtsbündeln der innersten Schicht der Faserscheide eingelagert sind, ohne welche die nirgends unter einander direkt verbundenen kurzen Spindeln keinen Zusammenhalt haben würden. Dadurch unterscheidet sich diese Lage elastischer Elemente wesentlich von den elastischen Netzhäuten, wie sie bei den Knochenfischen und Plagiostomen als *Elastica interna* vorkommen.

Wie die Faserscheide, so zeigt auch die *Elastica externa* bei den *Petromyzonten* einen weniger einfachen Bau als bei *Myxine*. Die *Elastica externa* des *Petromyzon* und der größeren Exemplare von *Ammocoetes* ist eine gefensterte Membran, welche aus zwei Lamellen besteht. Die Zusammensetzung aus zwei Lamellen lässt sich an senkrecht zur Fläche geführten Durchschnitten, namentlich nach entsprechender Färbung mit Hämalaun oder Hämatoxylin erkennen, wobei zwischen den beiden tief gefärbten Lamellen eine fast farblose Kittmasse sichtbar wird (Fig. 14 und 19 E). Die beiden Lamellen zeigen sich an Schnitten stellenweise auf kurze Strecken von einander isolirt; doch ist es mir nicht gelungen, an der isolir-

ten *Elastica* die beiden Blätter von einander abzuziehen. Was nun den Bau dieser Blätter anbelangt, so ist das innere deutlich querfaserig, wie bereits an der frisch isolirten *Elastica* in der Flächenansicht und an Längsfalten, an welchen sich die Fasern als Vorsprünge erkennen lassen, festgestellt werden kann (Fig. 23). An Längsschnitten erscheint der Durchschnitt des inneren Blattes durch die Querschnitte der Fasern wie fein gezähnt (Fig. 14), während an Querschnitten das innere Blatt auch bei stärkerer Vergrößerung ein glattes Aussehen zeigt (Fig. 19). An Membranstücken, welche durch Kochen in Wasser isolirt wurden, sieht man, namentlich nach Färbung mit Azalein, die Querfaserung der inneren Lamelle sehr deutlich, während bei tiefer Einstellung die Längsstreifung der äußeren Lamelle hervortritt (Fig. 10). Die Querfasern der inneren Lamelle sind ähnlich, wie die früher beschriebenen elastischen Elemente in der Faserscheide von *Petromyzon marinus*, von spindelförmiger Gestalt und zeigen keine Verästelungen, schieben sich vielmehr mit ihren zugespitzten Enden zwischen einander und sind unter sich durch einen festen Kitt verbunden. Am frischen Objekte lassen sie sich nicht isoliren, dagegen gelang dies sehr leicht an einem Präparate, das von einer sammt der *Elastica* im zugeschmolzenen Glasrohre auf  $120^{\circ}$  durch mehrere Stunden in Wasser erhitzten Faserscheide stammte, die dann weiterhin mehr als ein Jahr im zugeschmolzenen Rohre gelegen hatte. Isolirte Fasern von dieser *Elastica* sind in Fig. 11 abgebildet. Die Querfaserung der *Elastica*, nicht aber die Zusammensetzung derselben aus zwei Blättern, wurde schon von A. SCHNEIDER beschrieben. Die an Sagittalschnitten wie ein feiner Kamm sich darstellenden Querfasern der inneren Lamelle, hat auch BUJOR bemerkt. Derselbe giebt außerdem an, dass die *Elastica* von *Petromyzon Planeri* im Stadium der Metamorphose aus drei bis vier Lamellen zusammengesetzt sei. Die *Elastica externa* ist, wie KÖLLIKER schon im Jahre 1860 abbildete, von rundlichen Löchern durchbohrt, welche sich nach einwärts trichterförmig erweitern und daher in der Flächenansicht wie gehöfte Tüpfel sich darstellen (Fig. 23). Die Löcher durchbohren beide Lamellen und haben an ihrer Innenseite einen Durchmesser von 5—10  $\mu$ . Die Angabe WILHELM MÜLLER's, dass in der *Elastica externa* der *Cyclostomen* schlitzförmige Öffnungen vorkommen, konnte ich nicht bestätigen. Die *Elastica* reißt, wegen des querfaserigen Baues der inneren Lamelle, zwar leicht in transversaler Richtung, und es entstehen daher bei der Präparation nicht selten quere Spalten, die

aber nicht präformirt sind. — Im Gegensatze zu der Querfaserung der inneren Lamelle zeigt das äußere Blatt der *Elastica* eine zarte Längsstreifung, welche in der Flächenansicht wahrgenommen werden kann (Fig. 10). Da und dort erheben sich aus der äußeren Lamelle der *Elastica* längslaufende elastische Fasern, welche in die skelettbildende Schicht eindringen (Fig. 14).

## VI. Die Chordascheide von *Acipenser*.

Bei Weitem die complicirtesten Verhältnisse, im Vergleiche mit den bisher besprochenen Thieren, zeigt die Chordascheide des *Acipenser*. Obwohl auch hier die Faserscheide nach demselben Grundplane gebaut ist und ebenfalls drei Schichten mit welligen Faserbiegungen und dadurch bedingten Nähten erkennen lässt, so zeigt doch *Acipenser* in so fern eine wesentliche Verschiedenheit, als nebst den Schichten, welche die Chorda als concentrische Cylinderröhren umgeben, auch noch Lamellen unterschieden werden können, welche in einem annähernd transversalen Verlaufe, wie in craniocaudaler Richtung auf einander geschichtete, eigenthümlich gebogene Ringe sich darstellen.

Um diese verwickelten Strukturverhältnisse klar zu machen, ist es wohl am besten, zunächst wieder von den Bildern auszugehen, welche die aufgeschlitzte und isolirte Faserscheide in der Flächenansicht darbietet. Ein derartiges Präparat, von der Außenseite gesehen, ist in Fig. 37 aus der Rumpfregeion eines 52 cm langen *Acipenser ruthenus* dargestellt. Wie bei *Petromyzon* kann man in der äußeren Schicht der ca. 1 mm dicken Faserscheide zwei komplette Wellenbiegungen der Bündel erkennen, welche ihre Thäler in den Hauptnähten, ihre Berge in den — der Ventralnaht sehr nahe liegenden — Seitennähten kopfwärts wenden. Im Schwanzende der Chorda tritt ähnlich, wie bei *Petromyzon*, eine Verwechslung der Faserbiegungen auf, indem nun die kopfwärts gewendeten Wellenberge auf die Hauptnähte, die Thäler dagegen auf die Seitennähte fallen. Gegen das Ende der Schwanzchorda gehen endlich die Seitennähte ganz verloren, indem sie sich mit der Ventralnaht vereinigen, ein Verhältnis, das bei *Petromyzon* nicht vorkommt. Es ist dann im letzten Abschnitte der Schwanzchorda in der äußeren Schicht der Faserscheide nur mehr eine einzige komplette Wellenbiegung der Bündel vorhanden, welche ihren kopfwärts gewendeten Wellenberg in der Dorsalnaht, ihr Wellenthal aber in der Ventralnaht besitzt (Fig. 38). Die jenen der äußeren Schicht entgegengesetzten Wellenbiegungen in der mittleren Schicht der Faserscheide konnte ich an

den verhältnismäßig großen Exemplaren von *Acipenser*, welche ich untersuchte, nur schwer erkennen; doch ließen sich dieselben bestimmt wahrnehmen an Präparaten, welche mehrere Tage in 70%igem Alkohol gelegen hatten, während in Wasser liegende Präparate, welche ziemlich stark aufquellen, sich für diese Beobachtung als ungeeignet erwiesen. Was die innere Schicht anbelangt, so war deren Faserung sehr zart und undeutlich und die Wellenbiegungen an derselben nicht deutlich ausgesprochen. Die Faserbündel der drei Schichten hängen unter einander sehr fest zusammen und eine Isolierung der drei Schichten durch Abziehen gelingt nicht einmal auf kurze Strecken. Die Untersuchung der Quer- und Längsschnitte gibt Aufschluss darüber, warum dies nicht möglich ist. Zu diesem Zwecke eigneten sich vorzüglich in 10%igem Formalin gehärtete Stücke der Wirbelsäule, weil bei dieser Fixierung die Faserscheide ohne merkliche Quellung oder Schrumpfung und mit deutlich sichtbarer Faserung erhalten wird. An Querschnitten fällt nun auf, dass die Faserung nicht, wie bei den *Cyclostomen*, rein parallel der Chordaoberfläche verläuft, sondern gegen die inneren Schichten eine schräge Anordnung zeigt, indem die Fasern sich unter Winkeln bis zu 60° durchkreuzen. An radialen Längsschnitten erkennt man bei schwächeren und mittleren Vergrößerungen quer durch den Schnitt verlaufende, meistens gekrümmte Bänder, welche sich wie Querschnitte von ringförmigen Lamellen darstellen (Fig. 39 und 40). Bei starker Vergrößerung findet man an den radialen Längsschnitten dicht gedrängte, jedoch durch Spalten von einander getrennte, bis 10  $\mu$  dicke Quer- und Schrägschnitte von Bindegewebsbündeln (Fig. 42). Diese Bündel sind am dicksten in den äußeren Schichten, werden aber gegen die innere Schicht allmählich immer dünner (Fig. 39, 40).

Untersucht man die radialen Längsschnitte bei schwacher Vergrößerung mit dem polarisierenden Mikroskope, so erhält man ähnliche Bilder, wie von der Chordascheide der *Cyclostomen* (Fig. 3); also Bilder, wie sie aus der Untersuchung isolierter Flächenpräparate sich ergeben, welche ja im Ganzen bezüglich der Wellenbiegungen der Fasern in drei von außen nach innen sich folgenden Schichten der Faserscheide mit den *Cyclostomen* übereinstimmen. Macht man den Versuch, die an radialen Längsschnitten der Chordascheide von *Acipenser* in Fig. 39 und 40 dargestellten transversalen Schichten von einander zu isolieren, so gelingt dies an etwa 0,5 mm dicken Schnitten ziemlich gut. Man erhält dann Lamellenstücke, welche ein etwas gekrümmtes Stück eines Querschnittes der Chordascheide

darstellen (Fig. 41). Man sieht an diesen isolirten Lamellenstücken unmittelbar unter der *Elastica externa* (Fig. 41 A) eine der Oberfläche fast parallele Faserung, weiter nach einwärts jedoch eine Durchkreuzung der Faserbündel in allmählich größer werdenden Winkeln, welche gegen die der Chorda zugewendete innere Fläche bis zu  $60^\circ$  anwachsen (Fig. 41 I). Es handelt sich nun darum, die an den isolirten aufgeschlitzten Faserscheiden und die damit anscheinend schwer vereinbaren, an Schnitten und Isolirungspräparaten gewonnenen Strukturbilder erklärend zusammenzufassen. Wenn man dies versucht, so kommt man, wie ich glaube, nothwendig zu der Vorstellung, dass die Faserscheide von *Acipenser* aus ringförmigen Lamellen mit gekreuzter Faserung aufgebaut ist, welche eine sehr complicirte Krümmung besitzen, aber in der Hauptsache transversal verlaufen und unter einander sehr fest zusammenhängen. Die Lamellen müssen in der äußeren Schicht der Faserscheide die den Faserbiegungen dieser Schicht entsprechenden Wellen zeigen, dann in der mittleren Schicht in Wellen von entgegengesetzter Krümmung übergehen und endlich den sehr flachen Biegungen der innersten Schicht entsprechend in eine fast transversale Ebene übergehen. Versucht man sich eine solche Lamelle in einem Modelle aus Modellirwachs herzustellen, so ergiebt sich, dass dieselbe im Ganzen einen transversalen Ring darstellt, der von oben, von der Kopfseite des Thieres gesehen, folgende Eigenthümlichkeiten zeigt, welche in der nach einem solchen Modelle gezeichneten Fig. 36 dargestellt sind. In der Dorsal- und Ventralnaht zeigt der Ring, der äußeren Faserschicht entsprechend, eine Grube, welche nach einwärts in einen Höcker übergeht, welcher der mittleren Schicht der Faserscheide angehört, und der sich im Bereiche der inneren Schicht der Faserscheide abflacht. In den beiden Seitennähten zeigt der Ring Höcker im Bereiche der äußeren, dagegen Gruben im Bereiche der mittleren Schicht der Faserscheide. Die zwischen den Nahtlinien gelegenen Theile des Ringes zeigen im Allgemeinen eine windschiefe Biegung, deren detaillirte Beschreibung ich wohl unterlassen darf. Es ist klar, dass der Ring von der unteren oder Schwanzseite her gesehen, ein in Bezug auf Höcker- und Gruben entgegengesetztes Verhalten zeigt, wie das eben beschriebene. Die erschlossene Form der Lamellen lässt sich nun noch weiter kontrolliren an radialen Durchschnitten, welche durch besonders ausgezeichnete Stellen der Faserscheide gehen. Betrachtet man das in Fig. 36 dargestellte Modell, welches in Bezug auf seine Dimensionen und Anordnung der ausgezeichneten

Punkte einer Lamelle aus der Rumpfregeion eines 52 cm langen *Acipenser ruthenus* bei 10maliger Vergrößerung entspricht, so ergibt sich, dass an einer Serie von radialen Längsschnitten, welche in der ventralen Nahtlinie beginnt und bis zur Seitennaht fortgeführt wird, sich eine charakteristische Änderung in der Krümmung der Lamellendurchschnitte vollziehen muss. Die Distanz der Seitennaht von der ventralen Hauptnaht beträgt 1,7 mm. Im Bereiche dieser Strecke wurden aus freier Hand fünf radiale Längsschnitte von etwa 0,3—0,5 mm Dicke unter genauer Beachtung der Orientirung der Schnitte angefertigt. Der erste Schnitt, welcher an der in Fig. 36 mit 1 bezeichneten Stelle durch die ventrale Hauptnaht ging, ist in Fig. 39 dargestellt. Er zeigt von der *Elastica* aus zuerst ein kopfwärts gerichtetes Aufsteigen der Lamellen, entsprechend der Grube in der äußeren Schicht des Ringes, dann eine kopfwärts gerichtete Konvexität der Lamellen entsprechend dem Höcker der mittleren Schicht des Ringes und endlich ein sanftes Absinken der Lamellen entsprechend der inneren Schicht des Ringes. Der letzte (fünfte) Schnitt der Serie, welcher der mit 2 bezeichneten Stelle der Fig. 36 entspricht, ist in Fig. 40 dargestellt. Er zeigt von der *Elastica* aus zunächst ein schwanzwärts gerichtetes Absinken der Lamellen, entsprechend dem kopfwärts gerichteten Höcker der äußeren Schicht des Ringes, dann eine kopfwärts konkave Biegung der Lamellen, entsprechend der Grube in der mittleren Schicht des Ringes, und endlich ein sanftes Ansteigen der Lamellen in der inneren Schicht des Ringes. Auf den übrigen, nicht dargestellten Schnitten der Serie war der allmähliche Übergang des Bildes der Fig. 39 in jenes der Fig. 40 zu verfolgen. Durch diese Probe halte ich die entwickelte Vorstellung über den Bau der Faserscheide des *Acipenser* für gut begründet.

Die vier Nahtlinien an der Außenseite der isolirten Chordascheide des *Acipenser* und das Zusammenfließen derselben am Schwanz hat bereits J. F. MECKEL, jedoch nur am gedehnten Präparate, an welchem sie leichter wahrnehmbar sind als am ungedehnten, gesehen und deutlich beschrieben. Diese Beobachtung ist aber gänzlich in Vergessenheit gerathen und von keinem der späteren Autoren bei den Erörterungen über den Bau der Faserscheide beachtet worden. MECKEL macht auch bereits auf die leicht zu bestätigende Thatsache aufmerksam, dass die isolirte Chordascheide sich auf das Dreifache ihrer ursprünglichen Länge ausdehnen lässt. Bei der ausschließlichen Untersuchung von Schnittpräparaten, unter welchen die Querschnitte besonders bevorzugt wurden, ist es

begreiflich, dass in neuerer Zeit ein Verständnis des Aufbaues der Faserscheide des Acipenser nicht gewonnen werden konnte. Die richtige Beobachtung, dass an Querschnitten schräg sich durchkreuzende Fasersysteme vorkommen, benutzte KLAATSCH um daraus eine Vorstellung über den Bau der Faserscheide des Urfisches abzuleiten, welche dahin geht, dass diese Faserscheide aus zwei sich senkrecht durchkreuzenden, spiraligen Fasersystemen sich aufbaue. Dass diese Vorstellung zur Erklärung der an der Faserscheide von Acipenser feststellbaren Thatsachen nicht genügt, geht aus dem Mitgetheilten zweifellos hervor. Noch weniger lässt sich aber diese Vorstellung auf die Faserscheide der Cyclostomen anwenden, bei welcher am Querschnitte keine Durchkreuzungen von Fasern, sondern nur spitzwinkelige Verflechtungen der Bündel vorkommen.

In der äußeren Schicht der Faserscheide des Acipenser finden sich ziemlich spärliche, dünne, dabei kurze, elastische Fasern, die viel zarter sind, als die analogen Elemente bei *Petromyzon marinus*. In der inneren Schicht der Faserscheide konnte ich keine elastischen Elemente auffinden. Außer elastischen Fasern finden sich in der Faserscheide des Acipenser keine anderen Formelemente; insbesondere, wie ich gegen LWOFF mit der überwiegenden Mehrzahl der Autoren finde, keine Zellen. Dagegen stimme ich mit LWOFF darin überein, dass ich die vielfach beschriebenen Radiärfasern durchwegs als Trugbilder bezeichnen muss, welche namentlich an Querschnitten durch oft dicht gedrängte, radiär gestellte Stauchungslinien hervorgerufen werden. Eben so muss ich das Vorkommen von Porenkanälchen in Abrede stellen. Zwischen den Faserbündeln finden sich wohl überall Spalten, welche besonders an Längsschnitten deutlich hervortreten, diese Spalten sind aber das nothwendige Correlat der Bindegewebsbündel und haben niemals die Form drehrunder, radiär verlaufender Röhren.

Die von LEYDIG (24) entdeckte *Elastica externa* des Acipenser stimmt in ihrem Baue mit der inneren Lamelle der *Elastica* von *Petromyzon* überein. Gleich dieser zeigt sie eine Zusammensetzung aus quer laufenden, spindelförmigen, dicht an einander gefügten Fasern, welche die *Elastica* an radiären Längsschnitten bei stärkerer Vergrößerung wie fein gezähnt erscheinen lassen. Eine der äußeren Lamelle der *Elastica* von *Petromyzon* entsprechende Lamelle konnte nicht aufgefunden werden. Die *Elastica* ist von zahlreichen runden Löchern von 5—10  $\mu$  Durchmesser durchbohrt und steht an ihrer Außenseite mit elastischen Fasern in Zusammenhang, die in das

skelettbildende Gewebe, zum Theil auch in die der *Elastica* dicht anliegenden Bogenknorpel eindringen. Wie bei *Petromyzon* haftet die *Elastica externa* sehr fest an der Faserscheide und bedingt an Isolationspräparaten ein Umrollen der Faserscheide in der Längsrichtung nach außen.

### VII. Die Entwicklung der Chordascheide des *Ammocoetes*.

Aus dem bisher Mitgetheilten geht hervor, dass die Chordascheide der Cyclostomen und des *Acipenser* aus einer zellenlosen Faserscheide, die ein fibröses Bindegewebe von complicirtem Faserverlaufe darstellt und einer elastischen äußeren Grenzhaut, welche die Chordascheide gegen das skelettbildende Gewebe abschließt, sich zusammensetzt. Die Entwicklung dieser Chordascheiden genauer zu verfolgen hatte ich nur bei *Ammocoetes* Gelegenheit, während entsprechendes Material von *Acipenser* und *Myxine* nicht zu Gebote stand. Wegen des sehr verwickelten Aufbaues und der Durchflechtung der Fasern in transversalen Ebenen würde übrigens *Acipenser*, dessen Chordentwicklung von HASSE (15) untersucht wurde, ein in histogenetischer Beziehung sehr schwieriges Objekt sein, während es sehr bedauerlich ist, dass entwicklungsgeschichtliches Material von *Myxine*, bei welcher die drei Schichten der Faserscheide noch schärfer als bei *Ammocoetes* gesondert sind, vorläufig nicht erreichbar ist.

Dass die zellenlose Faserscheide von der Chorda gebildet wird, ist seit KÖLLIKER'S und GEGENBAUR'S Untersuchungen fast allgemein angenommen; immerhin wurden darüber auch Zweifel laut und insbesondere haben Diejenigen, welche wie LWOFF, C. VOGT und BUJOR Zellen in der Faserscheide zu sehen glaubten, die Faserscheide als eine der Chorda von außen, von der skelettbildenden Schicht aufgelagerte Scheide betrachtet. Ob die *Elastica externa* eine vom skelettbildenden Gewebe stammende, oder eine chordaeigene Grenzhaut sei, war bis zu den Untersuchungen HASSE'S (16) niemals sicher festgestellt worden; gegenwärtig ist aber die von HASSE gemachte Entdeckung, dass bei *Ammocoetes* die *Elastica externa* von der Chorda gebildet wird, der Ausgangspunkt für die Erkenntnis geworden, dass nicht bloß bei den Cyclostomen, sondern auch bei den Elasmobranchiern die *Elastica externa* die von der Chorda zuerst gebildete Membran sei, wie aus den Untersuchungen von CLAUS, KLAATSCH, GADOW und Miss ABBOTT hervorgeht. Wahrscheinlich geht bei allen Ichthyopsiden die Entwicklung der Chordascheiden so vor sich, dass die Chorda zuerst die *Elastica externa* und dann die

Faserscheide bildet. Ich habe, zum Theil nach eigenen Untersuchungen an einem anderen Orte die Thatsachen zusammengestellt, welche für diese mit den Darstellungen HASSE's über die Entwicklung der Chordascheiden der Elasmobranchier und Amphibien nicht übereinstimmende Auffassung sprechen. Für die hier zu behandelnden, rein histogenetischen Fragen kommt aber nur die Entwicklung der Chordascheide von *Ammocoetes* in Betracht, bezüglich welcher meine eigenen Untersuchungen mit HASSE's Befunden in der Hauptsache übereinstimmen.

Die jüngsten Stadien von *Ammocoetes*, welche ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, waren 7,5 mm lange Thiere, welche mir nicht frisch, sondern in Alkohol, nach vorausgehender Fixirung in Pikrinsublimat vorlagen. Dieses Material eignete sich nicht sehr gut zu Isolationspräparaten, besser für Schnitte, an welchen sich Folgendes feststellen ließ.

Die ca. 160  $\mu$  dicke, unregelmäßig geschrumpfte Chorda zeigte im Bereiche des Rumpfes im Inneren blasige, von einer großen Vacuole erfüllte Zellen, welche bis zu 80  $\mu$  im Durchmesser erreichten. Die äußerst dünnen, schätzungsweise 0,1  $\mu$  dicken Scheidewände zwischen den blasigen Chordazellen waren nach allen Radien der Chorda, bei Vergleichung einer größeren Reihe von Querschnitten ungefähr gleichmäßig vertheilt und eine Ähnlichkeit mit der Anordnung der Chordazellen des *Amphioxus* vor der Ausbildung der Chordaplatten, wie sie v. KUPFFER in sehr frühen Entwicklungsstadien von *Ammocoetes* feststellte, besteht um diese Zeit bereits nicht mehr (vgl. 6, p. 134). Die Oberfläche der Chorda ist von einer äußerst dünnen Epithelschicht bedeckt, deren Zellen ganz flache feinkörnige, von einander nicht scharf abgegrenzte, kernhaltige, polygonale Plättchen darstellen, welche der Chordascheide so dicht anliegen, dass sie als gesonderte Schicht deutlich, selbst mit sehr starker Vergrößerung, nur dort gesehen werden, wo sie sich am Schnitte von der Scheide etwas abgehoben haben. Aus der an den senkrechten Durchschnitten im Mittel 16  $\mu$  betragenden Entfernung der Kerne der Epithelzellen ist auf einen mittleren Durchmesser der Zellen von demselben Betrage zu schließen. An den mit Hämalaun gefärbten Schnitten erscheint die in der vorderen Rumpfreion ca. 1  $\mu$  dicke Chordascheide deutlich aus zwei Blättern zusammengesetzt: einer äußeren etwa 0,2—0,3  $\mu$  dicken, in Hämalaun tief gefärbten, der *Cuticula chordae* (HASSE) beziehungsweise der *Elastica externa* entsprechenden Lamelle und einer inneren, in Hämalaun sehr schwach

gefärbten, etwa  $0,7-0,9 \mu$  dicken, wie körnig erscheinenden Schicht, der Anlage der Faserscheide. Dass die tief gefärbte, aber äußerst dünne *Elastica* wirklich eine Membran und nicht etwa nur ein Grenzkontour der Faserscheide ist, lässt sich an Schnitten mit voller Sicherheit nur an den seltenen Stellen erkennen, an welchen sich die *Elastica* von der Faserscheide abgehoben hat. Eine deutliche Faserung konnte ich an der Faserscheide an den in Lack untersuchten Schnitten nicht erkennen.

Gegen das hintere Rumpfende verdünnt sich die Faserscheide immer mehr und verliert sich gegen den Beginn des Schwanzes endlich vollständig, während die tief blau gefärbte *Elastica* sich gleichmäßig fortsetzt und noch im Bereiche des Schwanzes, in welchem die Chorda noch keine vacuolisirten Zellen enthält, zu verfolgen ist.

Völlig sichergestellt wurden die an den Schnittpräparaten gemachten Befunde erst durch die Isolirung der Chordascheiden mit Hilfe von Nadeln an Präparaten, die, nach vorausgehender Hämalaunfärbung, in Wasser lagen. Es gelang nicht die Chordascheide regelmäßig aufzuschlitzen; immerhin konnten hinreichend große Stücke derselben isolirt werden, um festzustellen, dass 1) die in Hämalaun sich stark färbende *Elastica* eine völlig homogene Haut ohne Spur von Löchern darstellt und 2) die Faserscheide bereits deutliche Fibrillen zeigt, die jedoch noch keine Sonderung in Bündel erkennen ließen, sondern ziemlich gleichmäßig neben einander mit leichten Wellenbiegungen cirkulär um die Chorda verlaufen. Dieser Befund ist von großem Interesse, er wurde daher auch mit Hilfe des polarisirenden Mikroskopes kontrollirt, wobei bereits die Doppelbrechung der Fibrillen und mit Hilfe der Doppelbrechung der rein transversal-cirkuläre Verlauf der Fibrillen festgestellt werden konnte. Es wird also die Faserscheide als eine rein cirkulärfaserige Haut zuerst angelegt, wie sie bei den Froschlarven bis zur Metamorphose unter der *Elastica externa* der Chorda des Schwanzes gefunden wird, und wie sie in Fig. '44 von *Rana esculenta* abgebildet ist. Die Plasmakörper der Epithelzellen liegen beim 7—8 mm langen *Ammocoetes* als ganz dünne Platten den Fibrillen dicht an; sie selbst zeigen aber nichts von einer auf Bindegewebsfibrillen zu beziehenden Struktur. Die nächst größeren Larven, die ich untersuchen konnte, waren 30—44 mm lang. Die 30 mm lange Larve war in Pikrinsublimat gehärtet und in der vorderen Hälfte in sagittale, in der hinteren in frontale Schnitte zerlegt, von den 40—44 mm langen

Thieren kam eines lebend in meine Hände und wurde frisch und zum Theil nach Behandlung mit MÜLLER'scher Flüssigkeit untersucht. Das Chordaepithel zeigte sich hier aus etwas höheren polygonalen Zellen zusammengesetzt (Fig. 8 *Che*), welche von körniger Beschaffenheit und deutlich von einander getrennt und mit facettenartigen Eindrücken versehen waren, welche theils von den Nachbarzellen, theils von den benachbarten Zellen der Chordagallerte herrühren (Fig. 43 *a*). Letztere sind auch hier große blasige Zellen (Fig. 43 *b* unten); von einem Chordastrange ist noch keine Spur zu sehen. Die Chordaepithelzellen liegen der Faserscheide dicht an, doch ist nirgends ein direkter Zusammenhang von Fibrillen der Faserscheide mit Epithelzellen vorhanden, was ja bei dem Umstande, dass die Fibrillen alle parallel der äußeren Oberfläche der glatten Epithelzellen verlaufen, auch nicht wohl möglich wäre. Der den Fibrillen der Faserscheide zugewendete Kontour der Epithelzellen erscheint an Präparaten aus MÜLLER's Flüssigkeit nicht glatt und scharf, sondern wie fein körnig (Fig. 43 *b*). Selbst bei den stärksten Vergrößerungen kann man jedoch zwischen den Fibrillen und dieser körnigen Rindenzone der Epithelzellen keine homogene oder irgend wie besonders beschaffene Cuticularschicht entdecken. An der 44 mm langen Larve konnten an der aufgeschlitzten und isolirten Chordascheide des vorderen Rumpftheiles zwei Schichten der Faserscheide erkannt werden, welche bereits eine deutliche Dorsal- und Ventralnaht, und wenigstens in der äußeren Schicht eine undeutliche Sonderung der Fibrillen in Bündel von im Mittel  $2,5 \mu$  Dicke unterscheiden ließen. Die äußere Schicht zeigte bereits die charakteristischen Biegungen der späteren äußeren Schicht größerer Thiere, die innere jener der späteren mittleren Schicht mit kopfwärts gewendeten Wellenbergen. Die Seitennähte waren nur sehr wenig deutlich, doch konnte man erkennen, dass die seitlichen Umbiegungen der Fasern der Ventralnaht sehr nahe lagen; noch näher als in den mit *A* und *M* bezeichneten Schichten der Kopfchorda eines 15 cm langen *Ammocoetes*, welche in Fig. 15 abgebildet sind. Die seitlichen Umbiegungen fielen in den beiden Schichten nicht zusammen; sie lagen in der äußeren Schicht der Ventralnaht noch näher als in der inneren. Gegen die hintere Rumpfregeion wurden zunächst die Biegungen der inneren Schicht immer flacher, und 10 mm vor dem After — eine Stelle, welche zugleich 20 mm vor der Schwanzspitze sich befand — war nur mehr eine Schicht der Faserscheide von rein circulärem Faserverlaufe vorhanden, welche die direkte Fortsetzung der äußeren

Schicht darstellte. Es ergibt sich somit, dass bei diesem 44 mm langen *Ammocoetes* die Faserscheide in der vorderen Hälfte des Thieres zweischichtig, in der hinteren Hälfte dagegen noch einschichtig war, wie bei den 7—8 mm langen Thieren in der vorderen Rumpfhälfte. Trotz der großen Lücke des Materials zwischen 7,5 und 44 mm Länge der Thiere lässt sich der Entwicklungsgang vollständig erschließen, da bei der 44 mm langen Larve die Faserscheide im hintersten Rumpfteile noch nicht weiter entwickelt ist als bei der 7,5 mm langen in der vorderen Körperrigion.

In mancher Beziehung ergänzend, freilich nicht in Bezug auf den Bau der Faserscheide, der sich an den in Lack liegenden Schnittserien nicht erkennen ließ, waren die Beobachtungen an den Schnitten von der bereits erwähnten 30 mm langen Larve. Die *Elastica externa* war an diesem Thiere an der ganzen Chorda deutlich, jedoch bereits bedeutend dicker als bei der 7,5 mm langen Larve mit Ausnahme der Schwanzspitze, wo sie auch hier nur 0,2—0,3  $\mu$  Dicke hatte. In der vorderen Rumpfhälfte betrug dagegen die Dicke der *Elastica* 1  $\mu$ , verdünnte sich aber in der Mitte des Rumpfes auf 0,7  $\mu$  und 3 mm vor der Schwanzspitze auf 0,5  $\mu$ .

Die Faserscheide hatte in der Kopfreigion eine Dicke von 5  $\mu$ , in der Mitte des Rumpfes nur mehr von 3  $\mu$ . Von da an nahm die Dicke der Faserscheide nur sehr allmählich ab und besaß noch 3 mm vor der Schwanzspitze fast dieselbe Dicke von 3  $\mu$ . Dann aber verdünnte sich die Faserscheide sehr rasch und war etwa 2 mm vor der Schwanzspitze nicht mehr zu erkennen.

An den Schnittserien war bei der 30 mm langen Larve weder in der Flächenansicht noch an den senkrechten Durchschnitten der *Elastica* irgend eine Spur von Lücken zu erkennen, obwohl die starke Färbung der *Elastica* für die Beobachtung günstig war. Dagegen konnten an den Isolationspräparaten der *Elastica* von der 44 mm langen Larve nach Färbung derselben in Eosin kleine runde verdünnte Stellen wahrgenommen werden, welche wohl als die erste Spur der Löcher der *Elastica* zu deuten sind. Doch waren die Löcher noch nicht durchgebrochen und die verdünnten Stellen so klein, dass sie nur mit homogener Immersion wahrgenommen werden konnten, und zwar nur in der vorderen Rumpfreigion, nicht aber in der hinteren. Von einer sonstigen Struktur, insbesondere von Querfasern, war an der *Elastica* nichts wahrzunehmen.

Die weitere Entwicklung der Faserscheide schreitet nun ziemlich rasch fort. An 5—6 cm langen Thieren ist dieselbe in der

Kopf- und vorderen Rumpfreion schon deutlich dreischichtig, mit typischer Anordnung und bei einem  $8\frac{1}{2}$  cm langen Thiere, dem jüngsten, von welchem die Faserscheide vollständig isolirt wurde, reichten die drei Schichten bereits, wie bei großen Thieren durch die vorderen  $\frac{3}{4}$  der Körperlänge und zeigte sich die charakteristische Umkehrung der Wellenbiegungen an den zwei übrig bleibenden Schichten in der Schwanzregion. Mit der Ausbildung der Schichten wird die Sonderung der Fibrillen in Bündel deutlicher und dieselben nehmen zugleich an Dicke zu. Dabei ist zu bemerken, dass die älteste, die äußere Schicht stets dickere Bündel zeigt, als die jüngste, innere. Doch scheint das Dickenwachsthum der Schichten der Faserscheide nicht ausschließlich auf einem Dickenwachstume der Bündel, sondern auch auf einer Vermehrung derselben zu beruhen. Bei einem 6 cm langen Thiere fand ich die Bündel in der äußeren Schicht schon  $5\ \mu$  dick, bei einem 8 cm langen  $6-7\ \mu$  dick; dagegen bei einem 19 cm langen Thiere ebenfalls nicht wesentlich dicker. Wie weit hier übrigens individuelle Verschiedenheiten in Betracht kommen, habe ich nicht untersucht und muss daher die Frage, ob außer der Verdickung auch eine Vermehrung der Bündel in den bereits von der Chorda abgerückten Schichten stattfindet, dahingestellt sein lassen. Das Gesamtwachsthum der Faserscheide ist mit der Längenzunahme des Thieres eine sehr bedeutende; doch machen genauere Messungen große Schwierigkeiten. Die höchst ungleichen Spannungen, in welchen sich die Chorda gegen die Faserscheide, diese wieder gegenüber der *Elastica* und den umgebenden Geweben sich befindet, bewirken, dass bereits an Querschnitten eben getödteter Thiere die Dimensionen der Chordascheide und der Chorda den natürlichen Verhältnissen nicht mehr entsprechen. Immerhin bewahrt die Chorda am Durchschnitte des frischen Objectes nahezu ihre kreisrunde Form und es können daher Messungen des Chordadurchmessers inklusive der Scheide wenigstens als unter sich annähernd vergleichbar gelten. Solche Messungen von frischen Querschnitten durch die Mitte des Rumpfes sind in der folgenden Tabelle (s. p. 508) zusammengestellt:

Es ergibt sich daraus die bedeutende Zunahme des Umfanges der Chorda und ihrer Scheide mit zunehmender Länge des Thieres. Man sollte nun denken, dass derartige frische Querschnitte auch zur Bestimmung der Dicke der Chordascheide geeignet wären. Allein die nicht mehr in natürlicher Spannung befindlichen Gewebe verschieben sich in so regelloser Weise gegen einander, dass eine brauch-

Tabelle I.

Länge des Thieres in Centimeter	Durchmesser der Chordasamt Scheide in Millimeter	Umfang der Chordascheide in Millimeter, berechnet aus Kolumne 2.
6,0	0,75	2,4
8,0	0,94	3
10,0	1,03	3,2
12,5	1,17	3,7
15,0	1,40	4,4
19,5	1,75	5,5

bare Messung nicht auszuführen ist. Auch an fixirten Objekten sind solche schwer zu machen, da die Chorda regelmäßig stark schrumpft und sich faltet und dabei die Faserscheide sehr ungleich beeinflusst. Man kann an einem und demselben Querschnitte an Alkohol- oder Pikrinsublimatpräparaten die Chordascheide an der Dorsal- und Ventralseite sehr ungleich dick finden, was aber nicht präformirt, sondern eben nur Folge der Fixirung ist. So maß ich z. B. an einem 4 cm langen in Pikrinsublimat fixirten *Ammocoetes* die Dicke der Chordascheide in der hinteren Kiemenregion an der Dorsalseite mit  $8 \mu$ , an der Ventralseite mit  $13 \mu$ . Ferner hat auch die Art der Einbettung, ob Paraffin oder Celloidin, Einfluss auf die Dicke der Faserscheide und dieselbe erscheint an Paraffinpräparaten stets dicker, als an Celloidinpräparaten. Immerhin ergab sich, dass bei nach derselben Methode behandelten Präparaten vergleichbare Mittelzahlen gewonnen werden können.

In der folgenden Tabelle sind eine Reihe von Messungen an Durchschnitten zusammengestellt, welche durch die hintere Kiemenregion, ungefähr durch die Grenze des ersten Sechstels der Länge des Thieres geführt waren. Durchmesser und Umfang der Chordascheide konnte wegen des stets ganz unregelmäßigen Schrumpfens derselben nicht bestimmt werden. Die Thiere waren durchwegs in Pikrinsublimat fixirt. In der fünften Kolumne ist die Art der Einbettung angegeben. Nur die kleineren Thiere waren in Paraffinserien zerlegt, die größeren dagegen in Celloidin geschnitten. Die beiderlei Präparate sind nur unter sich, nicht aber gegenseitig vergleichbar, wie ohne Weiteres ersichtlich ist, wenn man die Zahlen für die Dicke der Chordascheide, insbesondere die Faserscheide vergleicht. Weniger beeinflusst erscheint die *Elastica externa*, welche wenigstens nirgends bei einem kleineren Thiere dicker erscheint, als bei einem größeren, wie dies bei der Faserscheide beim Vergleiche von Paraffin- und Celloidinpräparaten der Fall ist.

Tabelle II.

Länge des Thieres in Millimeter	Dicke der Chorda- scheide	Dicke der Elastica externa	Dicke der Faser- scheide	Art der Einbettung	Bemerkungen
7,5	1	0,2	0,8	Paraffin	Faserscheide einschichtig.
30	6	1	5,0	-	
40	10,5	1	9,5	-	Faserscheide zweischichtig.
43	10,5	1	9,5	-	Erste Spuren der Löcher in der Elastica als verdünnte Stellen.
49	12	1,5	10,5	-	Beginn der Bildung d. Chorda- stranges.
51	15	2	13,0	-	Faserscheide dreischichtig.
62	27	2	25,0	-	
83	35	2	33,0	-	Löcher in der Elastica deut- lich ausgebildet.
85	43	3	40,0	-	
90	19	3	16,0	Celloidin	Elastica auf der Innenseite querfaserig; vielleicht schon zweiblättrig.
110	37	3,5	33,5	-	
145	38	3,5	34,5	-	
200	72	4	68	-	Elastica deutlich zweiblätte- rig.

Man ersieht aus der Tabelle, dass die Faserscheide anfänglich sehr rasch in die Dicke wächst, aber zu einer Zeit, wo bereits alle drei Schichten bis zum Ende des Rumpfes reichen, sicherlich noch nicht die Hälfte jener Dicke hat, welche sie bei der Metamorphose nahen Thieren zeigt. Diese Thatsache im Zusammenhalte mit der Zunahme der Länge und des Umfanges der Faserscheide in allen drei Schichten zwingt zu der Annahme, dass die Fibrillen in den äußeren Schichten an Länge und Zahl zunehmen zu einer Zeit, wo die äußere und mittlere längst außer jedem direkten Kontakte mit den Protoplasmakörpern der Chordaepithelzellen sind, von welchen die Schichten der Faserscheide ursprünglich gebildet werden. Ganz Ähnliches gilt auch von der Elastica externa. Ursprünglich von der Chorda als kaum  $0,2 \mu$  dickes Häutchen gebildet, wächst dieselbe mit Zunahme der Länge und des Umfanges der Chorda fortwährend in die Dicke bis  $4 \mu$  und mehr, obwohl sie längst den direkten Kontakt mit den Chordazellen durch die unterdessen sehr dick gewordene Faserscheide verloren hat. Bei der Elastica könnte man sich allerdings denken, dass die Zellen der skelettbildenden Schicht, mit welchen die Außenseite der Elastica frühzeitig in Kontakt kommt, an dem Wachstume derselben beteiligt sind; um so mehr, als in späteren Stadien des Wachsthumes erst die besonderen Struktur-

eigenthümlichkeiten der *Elastica* auftreten, während sie ursprünglich ein vollkommen homogenes Häutchen darstellt. Erst an 4,5 cm langen Thieren zeigen sich die ersten Andeutungen der Löcher als verdünnte Stellen, die sich dann bei 8 cm langen Thieren zu deutlichen Lücken ausgebildet haben. Die Querfasern der *Elastica* werden nebst Andeutungen eines äußeren Blattes erst bei 9 cm langen Thieren sichtbar; doch konnte ich das äußere Blatt der *Elastica* mit voller Sicherheit erst an 19—20 cm langen Thieren erkennen. Diese Differenzierungen können nun wohl von den skelettbildenden Mesodermzellen bedingt sein; insbesondere liegt es nahe anzunehmen, dass das äußere Blatt der *Elastica* skeletogenen Ursprunges sei und daher den Namen einer *Cuticula sceleti* im Sinne HASSE's verdiene. Das innere, querfaserige Blatt geht aber direkt aus einer allmählichen Umformung der ursprünglich homogenen *Cuticula chordae* hervor. Die von direktem Zelleneinflusse unabhängige Weiterentwicklung der *Cuticula chordae* zum inneren Blatte der definitiven *Elastica externa* lässt sich allerdings nicht streng erweisen. Ich habe aber an einem anderen Objekte, nämlich an der *Elastica externa* der Teleostier, den Beweis erbracht, dass sie unabhängig von einem direkten Kontakte mit Zellen weiter wachsen muss, weil dieselbe in den späteren Wachstumsstadien nirgends mit Zellen in Berührung ist und innen von der zellenlosen Faserscheide der Chorda, außen von dem zellenlosen inneren Perioste der Wirbel, beziehungsweise dem zellenlosen inneren Periostbande in der Intervertebralregion bedeckt wird. Dadurch gewinnt auch die Annahme an Sicherheit, dass die *Cuticula chordae* des *Ammocoetes* ohne direkte Betheiligung von Zellen weiter wächst und ihre definitive Ausbildung gewinnt.

#### VIII. Die Bildung und das Wachstum der leimgebenden Fibrillen und der elastischen Substanz.

Durch die Untersuchung der Entwicklung der Chordascheide wurde nachgewiesen, dass bei *Ammocoetes* die drei Schichten, aus welchen die Faserscheide sich aufbaut, nach einander von dem Chordaepithel gebildet werden, dann aber noch unter Vermehrung und Verlängerung der Fibrillen weiter wachsen, nachdem sie längst jeden direkten Kontakt mit den Bildungszellen verloren haben. Dieses Resultat ist bezüglich der bisher noch immer dunkeln Frage, wie sich die Bindegewebsfibrillen entwickeln, von wesentlichster Bedeutung und geeignet, die heute vorherrschende Meinung über diesen Gegenstand in einem Hauptpunkte richtig zu stellen. Der neueste Autor,

welcher die Histogenese des fibrillären Bindegewebes behandelt, A. SPULER, sucht eingehend darzulegen, dass die Bindegewebsfibrillen im Subcutangewebe und im Nabelstrange direkt aus dem Protoplasma der embryonalen Bindegewebszellen, aus der körnig-fädigen Struktur derselben hervorgehen und unterstützt seine Ansicht durch eine Reihe von offenbar sehr naturgetreuen Abbildungen. Trotzdem halte ich die von SPULER gegebenen, anscheinend plausiblen Deutungen der Befunde nicht für richtig. Die von ihm dargestellten faserigen Ausläufer von Zellen und vollends die netzbildenden Fasern im Inneren der Plasmakörper können wohl kaum Vorstadien von Bindegewebsfibrillen sein, da es ein durchgreifender Charakter der leimgebenden Fibrille ist, dass sie stets gleichmäßig glatt und unverzweigt ist. Mindestens fehlt der Beweis, dass diese Fäserchen thatsächlich Vorstadien von leimgebenden Fibrillen sind. Nun würde ja über diesen Beweis hinweggesehen werden können, wenn immer und überall — wo Bindegewebsfibrillen sich entwickeln — diese Entwicklung an Zellen geknüpft wäre, welche faserig differenzierte Plasmakörper und Zellausläufer besitzen, die den unzweifelhaft als solchen erkennbaren leimgebenden Fibrillen parallel laufen. Es ist dies zwar bei einer Reihe von Objekten mehr oder weniger ausgesprochen der Fall, wie beim lockeren Bindegewebe, bei den serösen Häuten, dem Nabelstrange; in gewissem Sinne auch bei den Sehnen und manchen anderen fibrösen Texturen. Es giebt aber ein eklatantes Beispiel der Entwicklung von leimgebenden Fibrillen, welche senkrecht zur Längsrichtung der Bildungszellen stehen, nämlich das Zahnbein. Die Odontoblasten stellen bekanntlich ein einem Cylinderepithel ähnliches Zellenlager dar. Von den Odontoblasten gehen lange Fortsätze in das Zahnbein und kürzere in der entgegengesetzten Richtung gegen die Pulpa ab. Die leimgebenden Fibrillen des Zahnbeines, welche von den Odontoblasten zunächst als unverkalkte Faserlager gebildet werden, laufen aber alle parallel der Pulpaoberfläche, also senkrecht zur Längsrichtung der Odontoblasten. Hier müssen also die Fibrillen in wesentlich anderer Weise entstehen, als die Verfechter der ausschließlich intracellulären Bildung derselben annehmen. Aber auch die Entwicklung der Fibrillen der Chordascheide des *Ammocoetes* kann nicht auf diese Weise erklärt werden. Das Chordaepithel hat stets den Charakter eines Lagers von polygonalen, sich dicht berührenden Zellen, welche niemals Äste von faseriger Struktur aussenden, oder selbst Fasern in ihrem Inneren differenzieren. Wer diese und ähnliche Thatsachen — ich erinnere nur an die Entwicklung der zellenlosen

Faserknochen der Fische, an die erste Entwicklung der Cornea, an gewisse Faserbildungen in Knorpeln, insbesondere der eigenthümlichen Fasern in Rippenknorpeln — beherzigt, wird der seit SCHWANN in mannigfaltigen Varianten immer wieder vorgebrachten Lehre von der direkten Umbildung von Zellen in Bindegewebsfibrillen sich nicht anschließen und die indirekte Entstehung der Fibrillen in einer von den Zellen abgeschiedenen Substanz festhalten. Eine völlig selbständige, gar nicht von Zellen gebildete Intercellularsubstanz als Matrix der Bindegewebsfibrillen, wie einst HENLE, anzunehmen, liegt heut zu Tage kein Grund vor, wohl aber ist die Auffassung, wie sie von KÖLLIKER, ROLLETT und in neuerer Zeit von MERKEL vertreten wird und der zufolge eine von den Zellen abgesonderte Substanz sekundär die Fibrillen bildet, zur Erklärung der einschlägigen Thatsachen geeignet. Dass bei gewissen Bindegewebszellen, wie LWOFF, FLEMMING, REINKE und SPULER fanden, Fibrillen in innigster Berührung mit den oberflächlichsten Schichten des Protoplasmas oder in diesen selbst gelegen sein können, soll damit nicht in Abrede gestellt werden, allein das Wesen der Bildung der leimgebenden Fibrillen ist damit nicht gekennzeichnet. Dass Bindegewebsfibrillen auch außerhalb eines Protoplasmakörpers und zwar in messbarer Distanz von demselben sich bilden können, geht aus den über die Entwicklung der Faserscheide des Ammocoetes mitgetheilten Thatsachen zweifellos hervor, da auf eine andere Weise das Längen- und Dickenwachsthum der äußeren Schichten der Faserscheide nicht zu erklären ist. Eine genauere Vorstellung von dem histogenetischen Vorgange der Fibrillenbildung auf Grund direkter Beobachtung zu geben, ist nun freilich schwierig, und wir sind nach wie vor auf mehr spekulative Erörterungen angewiesen. Die Beobachtung ergibt, dass die ersten Fibrillen in direktem Kontakte mit den Epithelzellen der Chorda an deren äußerer Oberfläche als cirkulär um die Chorda verlaufende Fäserchen auftreten. Ich habe mich bemüht, mit den stärksten Vergrößerungen an der Oberfläche der Zellen etwa die Bildung der Fibrillen aus Körnchen zu verfolgen, aber stets vergeblich. Man sieht wohl eine feinkörnige Oberfläche der Zellen, welche bei größeren Thieren wie ein gestrichelter Saum erscheint, aber keine Zwischenformen von Körnern und Fasern oder gar eine Ausscheidung von Fibrillen aus dem Zellinnern. Die Fibrillen erscheinen als kontinuierliche, feine, glatte Fädchen, sobald sie überhaupt erkennbar werden. Wenn nun die Faserscheide rein cirkulärfaserig bliebe, so könnte man sich ja vorstellen, dass die Fibrillen Schicht für Schicht

direkt von der Oberflächenschicht der Epithelzellen gebildet werden. Aber selbst dann müsste man für die jeweilig äußersten Schichten noch ein nachträgliches Längenwachstum, entsprechend dem fortwährend zunehmenden Umfange der Chorda annehmen. Denn an eine passive Dehnung der stets gleich dick erscheinenden Fibrille ohne gleichzeitige Substanzaufnahme kann man nicht denken. Nun zeigt sich aber schon bei 5—6 cm langen Thieren im Rumpfe die typische Anordnung der drei Schichten, die nun nicht mehr einfach von innen nach außen wachsen können, sondern selbständig wachsen müssen, mit Ausnahme der innersten, welche allein durch direkt von den Zellen gebildete Fasern sich verdicken und verlängern könnte. In den äußeren Schichten müssen also neue Fasern zwischen den alten entstehen. Über das Wie glaube ich, im Anschlusse an eine schon vor 14 Jahren geäußerte Meinung (3) über die Bildung fibrillärer, doppelbrechender Strukturen an folgenden Vorstellungen festhalten zu sollen. Ich habe damals experimentell nachgewiesen, dass fibrilläre Strukturen künstlich erzeugt werden können, wenn man kolloide Substanzen, wie Eiweiß, Gummi, Schleim, thierischen Leim unter orientirtem Zuge in Alkohol zum Erstarren bringt. Wie ein orientirter Zug in der Richtung der sich bildenden feinen Fäserchen müsste auch ein allseitig senkrecht zur Richtung derselben ausgeübter Druck wirken. Dass bei der Bildung des fibrillären Bindegewebes im Allgemeinen orientirte Zug- und Druckwirkungen eine Rolle spielen, dürfte kaum zu bezweifeln sein und alle Forscher, welche sich mit der funktionellen Struktur der fibrösen Gewebe beschäftigt haben, wie HIS, W. ROUX, H. v. MEYER und sein Schüler THÜRLER, SOLGER u. A., sind zu dieser Annahme gekommen. Im Einzelnen gehen die Ansichten freilich ziemlich aus einander und man wird kaum den Zusammenhang zwischen Zugspannung und Richtung der Bindegewebsfibrillen sich nach THÜRLER so vorstellen dürfen, dass, wie in einem Klumpen Watte Zugkräfte die ungeordneten Baumwollfasern in parallele Bündel bringen können, auch die Bindegewebsfasern durch Zug funktionell orientirt werden. Denn diese Vorstellung würde voraussetzen, dass die bereits entwickelten Fibrillen unter mechanischen Einwirkungen ihre Orientirung erlangen. Viel treffender scheint mir der von W. ROUX aus seinen Untersuchungen über die Schwanzflosse des Delphins gezogene Schluss, dass wahrscheinlich zur Fibrillenbildung von außen her erzeugte Zugspannung nöthig sei. Hält man an dieser Vorstellung fest, welche durch die erwähnten Experimente wesentlich gestützt wird, so liegt der Gedanke nahe, dass die leim-

gebenden Bindegewebsfibrillen aus leimgebender Substanz, welche zunächst als nicht fibrilläre, colloidale Masse von den Zellen gebildet wird, unter dem Einflusse orientirter Zug- oder Druckspannung zu bestimmt geordneten Fibrillen wird. Wie wir mit ROUX bei aller Entwicklung die Momente der Selbstdifferenzirung und der Korrelation aus einander zu halten haben, so können wir auch hier an ein Ineinandergreifen dieses doppelten elementaren Geschehens denken, indem zwar wohl die Bildung der leimgebenden Substanz, nicht aber ihre fibrilläre Ausscheidung als eine rein celluläre von den inneren Bildungskräften des Protoplasmas ausgehende Erscheinung wäre. Auf diese Weise lässt sich eine einheitliche Vorstellung darüber gewinnen, warum in dem einen Falle Bindegewebsfibrillen im innigsten Kontakte mit den Zellen, ein anderes Mal aber, wie sicher in unserem Falle, auch weiter entfernt von den Bildungszellen, im Anschlusse an schon vorhandene Fibrillen entstehen, welche aus einer von den Zellen formlos abgeschiedenen Grundsubstanz hervorgehen, warum ferner in der Regel die Bindegewebszellen wegen gemeinsamer Beeinflussung von Zellen und Fasern durch dieselbe Spannung (Zug- oder Druckwirkung) in der Richtung der Fibrillen verlängert, oft mit langen, selbst faserig erscheinenden Fortsätzen erscheinen können, während in anderen Fällen, wo die fibrillär werdende Substanz einer anderen Spannung ausgesetzt ist, als die Zellen, von welchen sie gebildet wird, dies nicht der Fall ist. Gerade diese Ausnahmefälle sind besonders belehrend, wie sie beim Zahnbeine, z. Th. auch bei den zellenlosen Knochen und bei der Faserscheide der Chorda vorliegen. Beim Zahnbeine existirt während der Bildung wohl zweifellos ein in der Richtung senkrecht zur Oberfläche wirkender Druck, welcher aus dem Widerstande, den die deckenden Gewebe, insbesondere der Schmelz leisten und dem Gegendrucke des wachsenden Zahnbeines resultirt. Dem entsprechend sind die Fibrillen der Oberfläche parallel orientirt. Die Odontoblasten aber, welche gegen die Zahnwurzel in Vermehrung begriffen sind, außerdem selbst wachsen und mit zunehmender Verengerung des Pulpahohlraumes eine kleinere Oberfläche decken, drücken sich gegenseitig parallel der Oberfläche, und erscheinen daher senkrecht zur Fibrillenrichtung verlängert. Hier zeigt sich deutlich, dass die Druckkräfte, welche die Bildungszellen beeinflussen, nicht zugleich auch die Richtung der Fibrillen bestimmen. Die Richtung der letzteren wird vielmehr von den Druckkräften bestimmt, welche die von den Zellen ausgeschiedene Substanz beeinflusst. Ähnliche, aber bezüglich der Zug- und Druckwirkungen schwieriger zu über-

sehende Verhältnisse liegen nun auch bei der Chordascheide vor. Dass die Faserscheide in der Längsrichtung des Thieres in einer sehr starken positiven Längsspannung (Druck in der Längsrichtung) steht, geht aus der sehr bedeutenden Verlängerung hervor, welche sie beim Isoliren erfährt; eine gleichzeitig bestehende tangentielle negative Querspannung (Zug in cirkulärer Richtung) ergibt sich aus der Querkontraktion, welche die Chordascheide beim Aufschlitzen jedes Mal erfährt. Diese Zug- und Druckspannungen werden einerseits durch die umgebenden Gewebe, andererseits durch das Ausdehnungsbestreben der Chorda bedingt, welches letztere sich am Querschnitte eines Thieres mit bereits unerregbarer Muskulatur als Vorquellen der Chorda aus der Schnittebene — mit Ausnahme des Chordastranges — bemerkbar macht. Dass in der Chorda, außer der positiven Längsspannung, auch eine quer tangentielle positive Spannung an der Oberfläche besteht, welche jener der Chordascheide entgegengesetzt ist, schließe ich aus dem Polarisationsbilde, indem die Chorda im Querschnitte ein optisch-positives, die Faserscheide aber ein optisch-negatives Kreuz giebt. Es spricht Alles dafür, dass die geschilderten mechanischen Bedingungen bereits in dem Zeitpunkte vorhanden sind, wo unter der Cuticula chordae (Elastica externa) die erste Spur der Faserscheide erscheint. Damit würde sich ohne Weiteres erklären, dass die von den Chordaepithelzellen zuerst ausgeschiedene, formlose, leimgebende Substanz eine rein cirkulär verlaufende Faserlage bildet, wie es thatsächlich der Fall ist, und dass im Laufe des Wachsthumms die Chordaepithelzellen allmählich den herrschenden Druckverhältnissen entsprechend zu Cylinderzellen werden, deren Längsachse senkrecht zu der Richtung der von ihnen gebildeten Fibrillen steht. Was aber einer mechanischen Erklärung große Schwierigkeiten bereitet, ist die allmähliche Umbildung der Faserscheide in ein System von drei Faserschichten von welligem Verlaufe und abwechselnd entgegengesetzter Richtung der Fasern. Ich kann nur im Allgemeinen die Vermuthung aussprechen, dass diese sekundäre Faserverschiebung auf ungleiche Wachsthumsvorgänge, in den die Chorda umgebenden Organsystemen, insbesondere des Centralnervensystemes, der Muskeln etc., welche ihrerseits wieder das Wachstum der skelettbildenden Theile und die Chorda selbst beeinflussen, zurückzuführen sei. Die Chorda selbst ist im Rumpfe der Cyclostomen ein nach allen Radien symmetrischer Cylinder und eben so ist das Chordaepithel am ganzen Umfange der Chorda gleich beschaffen. In der Chorda selbst findet man nur bei Acipenser bei größte-

ren Thieren deutliche Anzeichen eines bilateral-symmetrischen Baues, von dem aber mindestens bezweifelt werden muss, ob er die Folge eines Selbstdifferenzirungsvorganges der Chorda ist, oder nicht vielmehr ebenfalls Folge der Wachsthumsvorgänge in den die Chorda umhüllenden Geweben. Die eigenthümlichen dorsalen und ventralen Nahtlinien, in welchen die Hauptbiegungen der Faserschichten der Chordascheide liegen, entsprechen genau der Medianebene des Thieres, welche zugleich die bilaterale Symmetrieebene ist und es ist daher wahrscheinlich, dass Vorgänge, welche das Gesamtwachsthum des Thieres betreffen, auch die Faserbiegungen in der Chordascheide veranlassen. Dürfte man sich vorstellen, dass nach der ersten Bildung der äußeren Faserschicht das Gesamtwachsthum des Thieres in der Medianebene von vorn nach hinten rascher erfolgt, als in den Seitentheilen, so müsste auch die Chordascheide in der Medianebene rascher nach rückwärts sich verlängern, als in den Seitentheilen und es würden sich dann die nach vorn konkaven Einbiegungen der Fasern in den beiden Hauptnähten erklären und die Seitennähte würden sich als eine einfache Folge der Hauptbiegungen ergeben, indem das Längenwachsthum der Chorda von vorn nach hinten seitlich gleichsam zurückbleibt. Würde die so gewonnene Biegung der Fasern nun beim weiteren Wachstume erhalten, indem die Vermehrung und Verlängerung derselben unter neuen mechanischen Bedingungen geschieht, so wäre die Entstehung der Faserbiegungen in der äußeren Faserschicht auf korrelative Wachsthumsvorgänge zurückgeführt. Für die entgegengesetzten Faserbiegungen der mittleren Schicht der Faserscheide müsste nun zur Zeit der Bildung derselben ein stärkeres Wachsthum der Seitentheile des Thieres gegenüber der Medianebene vorhanden sein und endlich, bei der Ausbildung der inneren Schicht, wieder das Umgekehrte. Dass ein derartiges ungleiches Vorschreiten im Gesamtwachsthum des Thieres im Allgemeinen stattfindet, kann man bei Betrachtung der Myomeren kaum bezweifeln. Ursprünglich als rein quere Stücke angelegt, bilden später die Muskelsepten schräg nach hinten umgelegte Abtheilungen, welche analoge dorsale und ventrale Nahtlinien aufweisen, wie die Faserscheide der Chorda. Weit entfernt die Entstehung der Faserbiegungen der Chordascheide im Einzelnen erklären zu wollen, glaube ich doch, dass die allgemeine, und nur der Klarheit wegen in eine speciellere Fassung gebrachte Vorstellung, es handle sich um einen korrelativen Wachsthumsvorgang, begründet ist. Die Thatsache, dass die einmal bei jungen Thieren

angelegten Faserschichten unter Erhaltung ihrer geometrischen Ähnlichkeit in die Länge und in die Dicke wachsen, nöthigt ferner — bei Festhalten der dargelegten Vorstellungen — zu der Annahme, dass die in Folge von korrelativen Wachsthumsvorgängen in den einzelnen Schichten der Faserscheide aufgetretenen kleinen Spannungsdifferenzen, unbeschadet der stets bestehenden quer tangentialen negativen Hauptspannung, dauernd bleiben und in Folge dessen die Verlängerung der Fibrillen durch neu eingelagerte leimgebende Substanz und die Neubildung von solchen in der einmal gegebenen Richtung fortwährend durch dieselbe Spannung in denselben Schichten aufrecht erhalten bleibe.

Während man der eben in Bildung begriffenen leimgebenden Substanz die Eigenschaft zuschreiben muss, unter Einwirkung einer orientirten Spannung fibrillär zu werden, kann man für die elastische Substanz diese Eigenschaft im Allgemeinen nicht annehmen. Wie über die Genese der leimgebenden Fibrillen, bestehen auch über das Entstehen der elastischen Substanz die widersprechendsten Ansichten, bezüglich der Beziehungen der Zellen und der elastischen Fasern. Ohne speciell auf die hierüber vorliegende Litteratur einzugehen, möge hier nur einiger bemerkenswerther Thatsachen bezüglich der *Elastica externa* der Chordascheide gedacht sein. Wenn KÖLLIKER noch in der fünften und sechsten Auflage seiner Gewebelehre bezweifeln konnte, ob dieselbe aus einem ursprünglichen Fasernetze hervorgehe oder sofort als geschlossene Membran auftrete, so kann nach den Untersuchungen HASSE's, welche ich bestätigen kann, kein Zweifel darüber sein, dass die *Elastica externa* des *Ammocoetes* direkt als ein vollständig homogenes, der Chorda dicht anliegendes Häutchen, nach Art einer *Cuticula* auftritt. Diese erste Anlage geschieht zu einer Zeit, wo eine Sonderung von vacuolisirten Chordazellen und Chordae-epithel noch nicht eingetreten ist; ein Stadium, das bei den kleinsten von mir untersuchten 7—8 mm langen Thieren nur mehr am Schwanze sich fand. Die *Cuticula chordae* tritt zunächst als ein äußerst feines Häutchen, das allmählich dicker wird, auf. So lange die *Cuticula* den äußersten Chordazellen direkt aufliegt, kann man darüber im Zweifel sein, ob dieselbe eine Ausscheidung der Zellen sei, oder einer oberflächlichen Umwandlung des Protoplasmas seine Entstehung verdanke. Ist aber einmal die Faserscheide in Bildung begriffen, so ist die *Cuticula* durch diese von ihren Bildungszellen getrennt und kann daher nicht mehr durch direkte Metamorphose von Zellprotoplasma der Bildungszellen weiterwachsen. Trotzdem nimmt die

Cuticula chordae fortwährend an Dicke zu, wie aus der Tabelle II, p. 509 zu entnehmen ist, wächst natürlich auch mit Zunahme der Länge und Dicke der Chorda in die Fläche und gewinnt erst ganz allmählich die definitive Ausbildung zur *Elastica externa*. Diese Ausbildung besteht in dem Auftreten der anfänglich fehlenden Löcher und der quersfaserigen Struktur, endlich in dem Auftreten einer zweiten äußeren Lamelle. Da man die Umwandlung der *Cuticula chordae* zur inneren Lamelle der *Elastica externa* Schritt für Schritt verfolgen kann, so kann man wohl nicht daran zweifeln, dass diese Lamelle durch eigenes Wachsthum, ohne direkte Berührung mit den Bildungszellen ihre definitiven Struktureigenthümlichkeiten erlangt und dass die Vermehrung der elastischen Substanz, welche in letzter Linie allerdings von Zellen stammen muss, in einem flüssigen Vorzustande von der Membran assimiliert und zu elastischer Substanz umgewandelt wird. Da zu der Zeit, wo die *Cuticula chordae* durch die sich bildende Faserscheide von der Chorda abgedrängt wird, bereits Mesodermzellen die Chorda umwuchert haben, könnte man vermuthen, dass nun diese Mesodermzellen, welche der *Elastica* von außen anliegen, das weitere Wachsthum derselben durch direkte Zellmetamorphose veranlassen. Es liegen aber keine Thatsachen vor, welche einen solchen Wechsel der Matrix für die *Cuticula chordae* wahrscheinlich machen würden und die früher erwähnten Erfahrungen, welche man bei Knochenfischen machen kann, bei welchen die *Elastica externa* in späteren Entwicklungsstadien fortwächst, obwohl sie von beiden Seiten von vollkommen zellenlosen Geweben bedeckt wird, sprechen entschieden zu Gunsten eines selbständigen Wachsthums der *Elastica*. Die sich differenzirenden spindelförmigen Fasern der inneren Lamelle stehen mit der äußeren Schicht der Faserscheide in innigstem Kontakt und folgen im Verlaufe den Faserbiegungen dieser Schicht, wodurch eine gegenseitige Abhängigkeit der Weiterentwicklung der *Elastica* und der Faserscheide wahrscheinlich wird in dem Sinne, dass die Vorstufe der elastischen Substanz eben so, wie die der leimgebenden, wohl aus derselben Quelle, dem *Chordaepithele*, bezogen wird, aber die Ausscheidung elastischer Substanz nur im Kontakte mit bereits vorhandener erfolgt. Es können aber mitten zwischen den leimgebenden Bündeln noch nachträglich elastische Fasern ausgeschieden werden, wie das Vorkommen solcher Fasern bei *Petromyzon marinus* und *Myxine* in der äußeren Faserschicht beweist. Bei *Petromyzon marinus* sind auch in der inneren Faserschicht, knapp am *Chordaepithele* elastische Fasern, die ganz jenen gleichen, welche man

durch Kochen und Maceriren aus der *Elastica externa* isoliren kann. Und doch müssen diese Fasern in einem weit späteren Zeitpunkte, als die ersteren ihre Entstehung aus den oberflächlichen Zellen der Chorda genommen haben. Während demnach die innere Lamelle der *Elastica externa*, sowie die elastischen Fasern der Faserscheide ihre Entstehung von der Chorda nehmen, ist für die äußere Lamelle der Ursprung aus den skelettbildenden Zellen sehr wahrscheinlich. Hierfür spricht ihr spätes Auftreten und die längsfaserige Struktur, welche bezüglich des Faserverlaufs mit dem angrenzenden skeletogenen Bindegewebe, nicht aber mit jenem der Chordascheide übereinstimmt. Dazu kommt noch, dass vielfach Fasern, welche mit der äußeren Lamelle der *Elastica* fest zusammenhängen, in das skelettbildende Gewebe eindringen. Genaueres über das erste Auftreten dieser Lamelle konnte ich nicht ermitteln.

Wenn in dem Vorhergehenden der Versuch gemacht wurde, den Beweis zu erbringen, dass bei der Entwicklung der Chordascheide der Cyclostomen eine extracelluläre Neubildung von leimgebenden Fibrillen stattfindet und die Gründe aus einander gesetzt wurden, welche dafür sprechen, dass bei der Bildung und Orientirung der Fibrillen ein rein mechanisches Moment — orientirte Spannung — eine wesentliche Rolle spiele, so bin ich mir wohl bewusst, dass diese Auseinandersetzungen mit der herrschenden Gedankenrichtung der Mehrzahl der Histologen sich in Widerspruch befinden. Die Sturm- und Drangperiode der Histologie, in welcher die physikalische Richtung die dunkelsten Erscheinungen organischer Entwicklung auf chemische Prozesse, Vorgänge der Krystallisation, Osmose etc. zurückzuführen hoffte, ist längst vorüber und der unwissenschaftliche Begriff der Lebenskraft, der bereits abgethan zu sein schien, lebt unter der Fahne der Neovitalisten wieder auf. Kein Wunder, wenn auf eine Periode kühnen, im Großen aber erfolglosen Ansturmes, eine Zeit der Ernüchterung und der Reaktion folgte, als die fortschreitende Forschung immer tieferen Einblick in die verwickelte Struktur der Zelle und die ungeahnt complicirten Vorgänge bei der Zeugung und Entwicklung gewährte und damit zugleich die Unmöglichkeit klar machte, Entwicklung, Wachstum und Differenzirung der Organismen ohne Weiteres auf ein einfaches chemisch-physikalisches Geschehen zurückzuführen. Die formativen Leistungen des Eies und der Zelle wurden so, trotz aller, auf vielen Gebieten erfolgreichen Anstrengungen der Physiologie, die Erscheinungen des Lebens auf chemisch-physikalische Vorgänge zurückzuführen, zu elementaren Vorgängen

eigener Art, die man als Thätigkeitsäußerungen der lebenden Substanz vorläufig kaum weiter zu analysiren, geschweige denn auf einfache chemisch-physikalische Erscheinungen zurückzuführen vermag. Die von Geschlecht zu Geschlecht vererbare Struktur eines Organismus vom Größten bis ins Kleinste, die erfahrungsgemäß auf keine andere Weise entsteht, und die Fähigkeit der Strukturelemente, zu wachsen, sich durch Theilung zu vermehren und zu assimiliren, sind für die heutige Generation die charakteristischen Attribute der lebenden Substanz, und irgend ein Versuch, die Bildung einer organischen Struktur direkt auf ein physikalisches Geschehen zurückzuführen, geräth in Gefahr, eben so belächelt zu werden, wie etwa die Annahme, es könne eine Zelle aus einer formlosen Flüssigkeit entstehen. Und doch bleibt der alte Grundgedanke, dass die letzten Ursachen alles Geschehens in der organischen und unorganischen Welt dieselben sind, noch immer berechtigt, und wir befänden uns auf einem todtten Punkte, wenn die formativen Leistungen des Protoplasmas als etwas schlechthin Gegebenes, mit keinerlei Erscheinungen der leblosen Natur Vergleichbares betrachtet werden müssten.

Nach dem Früheren kommt der Bindegewebsfibrille jedenfalls die Fähigkeit, in die Länge zu wachsen, zu, und zwar nicht in der Art eines Krystalles, sondern durch Intussusception, durch Aufnahme neuer Theilchen leimgebender Substanz zwischen die alten. Man könnte nun denken, dass die Neubildung von Fibrillen durch Längstheilung der bereits vorhandenen geschehe und da andererseits der Annahme in unserem Falle nichts im Wege steht, dass die ersten Fibrillen durch direkte Bildung aus der Oberflächenschicht der Chordaepithelzellen hervorgehen, so würde damit den herrschenden Anschauungen besser Genüge geschehen als durch die früher aufgestellten Annahmen. Da darüber, ob die Fibrillen sich theilen oder nicht durch direkte Beobachtung keine Entscheidung getroffen werden kann, weil Anfang und Ende der Fibrillen, sobald sie einmal da sind, nicht mehr verfolgt werden können, wird vielleicht mancher Leser diese Vorstellung als immerhin mögliche und in die herrschenden Lehren von der Strukturbildung besser passend bevorzugen. Mir scheint aber die Annahme, dass das Vorstadium der leimgebenden Substanz zwar ein celluläres Produkt, die Bildung der Fibrillen aber erst durch das Vorhandensein einer orientirten Spannung hervorgerufen werde, deshalb den Vorzug zu verdienen, weil sie direkt begreiflich macht, dass die Bindegewebsfibrille sofort in einer der funktionellen Aufgabe entsprechenden Richtung in die Erscheinung tritt. Wie W. Roux

ausführlich in einer seiner Hauptarbeiten entwickelte, ist die funktionelle Anpassung und Auslese unter den Elementartheilen ein wesentliches Moment zur Erhaltung und Vervollkommnung der Organismen und die Fähigkeit der lebenden Substanz auf normale Reize in einer für den Organismus zweckmäßigen Art zu reagiren, ist eine eben so allgemeine Eigenschaft desselben, wie das Vermögen, zu assimiliren. Es muss als eine zweckmäßige Einrichtung erscheinen, wenn bei den Wirbelthieren im Laufe der phyletischen Entwicklung immer vollkommener sich Zellen — Bindegewebszellen, Fibroblasten — ausgebildet haben, welche im Stande sind, eine Substanz abzuscheiden, die den mechanischen Bedingungen und dem funktionellen Bedürfnisse entsprechend zu den zugfesten Bindegewebsfibrillen oder zu den in Kombination mit Kalksalzen druckfesten Knochen- und Zahnbeinfibrillen sich umwandelt, ohne dass für die richtige Orientirung der Fasern besondere Vorrichtungen im Plasma der Bildungszellen nothwendig wären.

Die Erfahrungen, welche man über die Bildung elastischer Substanz an den Chordascheiden der Fische sammeln kann, lassen eben so vermuthen, dass dieselbe ein funktionell gezüchtetes Ausscheidungsprodukt der Bindegewebszellen ist, dessen vielgestaltige Formen nicht von einer direkten plastischen Thätigkeit der Bildungszellen, sondern von den mechanischen Bedingungen abhängt, unter welchen es der Aufgabe, Verschiebungen der Gewebe durch Elastizitätswirkung wieder auszugleichen, am besten genügt.

Vahrn in Tirol, im September 1896.

---

### Litteraturverzeichnis.

1. P. BUJOR, Contribution à l'étude de la Metamorphose de l'Ammocoetes branchialis en Petromyzon Planeri. *Revue Biologique du Nord de la France*. T. III. 1891.
2. C. CLAUS, Über die Herkunft der die Chordascheide der Haie begrenzenden Elastica. *Anzeiger der kais. Akademie der Wissenschaften in Wien*. Math.-naturw. Kl. Jahrg. 1894. p. 118.
3. V. v. EBNER, Untersuchungen über die Ursachen der Anisotropie organisirter Substanzen. Leipzig, 1882.
4. — Über eine optische Reaktion der Bindesubstanzen auf Phenole. *Sitzungsber. der kais. Akademie der Wissenschaften in Wien*. Math.-naturw. Kl. Bd. CIII. p. 162. 1894.

5. V. v. EBNER, Über den feineren Bau der Chorda dorsalis der Cyclostomen. Sitzungsber. der k. Akad. der Wissensch. in Wien. Math.-naturw. Kl. Bd. CIV. p. 7. 1895.
6. — Über den feineren Bau der Chorda dorsalis von Myxine nebst weiteren Bemerkungen über die Chorda von Ammocoetes. Ebenda. p. 124.
7. — Über den feineren Bau der Chorda dorsalis von Acipenser. Ebenda. p. 149.
8. — Über den Bau der Chorda dorsalis des Amphioxus lanceolatus. Ebenda. p. 199.
9. — Über die Wirbel der Knochenfische und die Chorda dorsalis der Fische und Amphibien. Ebenda. Bd. CV. p. 1. 1896.
10. — Über die Chordascheiden der Fische. Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft auf der zehnten Vers. in Berlin 1896. Herausgegeben von K. v. BARDELEBEN in Jena.
11. W. FLEMMING, Zur Entwicklungsgeschichte der Bindegewebsfibrillen. Internationale Beiträge zur wissenschaftl. Medicin. Festschrift für R. VIRCHOW I. Abth. 1891.
12. H. GADOW and Miss E. C. ABBOTT, On the evolution of the vertebral column of fishes. Philos. Transact. of the Royal Soc. of London. Vol. CLXXXVI. p. 163. 1895.
13. C. GEGENBAUR, Über die Entwicklung der Wirbelsäule des Lepidosteus etc. Jenaische Zeitschr. für Medicin und Naturwiss. Bd. III. 1867.
14. — Über das Skelettgewebe der Cyclostomen. Ebenda. Bd. V. 1870.
15. C. HASSE, Die Entwicklung und der Bau der Wirbelsäule der Ganoiden. Diese Zeitschr. Bd. LVII. 1893.
16. — Die Entwicklung der Wirbelsäule der Cyclostomen. Ebenda.
17. J. HENLE, Allgemeine Anatomie. 1841.
18. W. HIS, Die Häute und Höhlen des Körpers. Akademisches Programm. Basel 1865.
19. H. KLAATSCH, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule. Morphologisches Jahrbuch Bd. XIX. 1892. Bd. XX. 1893. Bd. XXII. 1895.
20. A. KÖLLIKER, Über die Beziehungen der Chorda dorsalis zur Bildung der Wirbel der Selachier und einiger anderer Fische. Verhandl. der phys.-med. Gesellschaft in Würzburg. Bd. X. 1860.
21. — Handbuch der Gewebelehre. 5. Auflage. Leipzig 1867.
22. — Handbuch der Gewebelehre. 6. Auflage. I. Bd. Leipzig 1889.
23. C. KUPFFER, Die Entwicklung von Petromyzon Planeri. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXV. 1890.
24. F. LEYDIG, Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin 1853.
25. — Lehrbuch der Histologie. Frankfurt 1857.
26. B. LWOFF, Über die Entwicklung der Fibrillen des Bindegewebes. Sitzungsber. d. kais. Akademie der Wissensch. in Wien. Math.-naturw. Kl. Bd. XCVIII. p. 184. 1889.
27. — Vergleichend anatomische Studien über die Chorda und die Chordascheide. Bull. de la Société Imp. des Naturalistes de Moscou. 1857. Nr. 2.
28. J. F. MECKEL, System der vergleichenden Anatomie. II. Theil. I. Abth. Halle 1824.

29. FR. MERKEL, Zur Histogenese des Bindegewebes. Verhandl. der anatom. Ges. in Basel 1895. p. 41.
30. HERMANN v. MEYER, Der Mechanismus der Kniescheibe. Arch. f. Anat. und Physiol. Anat. Abth. 1880.
31. JOH. MÜLLER, Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. I. Theil. Abhandl. d. k. Akademie der Wissensch. zu Berlin aus dem Jahre 1834. Berlin 1836.
32. WILH. MÜLLER, Beobachtungen des pathologischen Institutes in Jena. I. Über den Bau der Chorda dorsalis. Jenaische Zeitschr. f. Med. und Naturwissensch. VI. Bd. 1871.
33. K. NÄGELI und S. SCHWENDENER, Das Mikroskop. 2. Auflage. Leipzig 1877.
34. K. PÉRÉPELKINE, Sur la structure de la notocorde de la lamproie. Bull. de la Soc. imp. des Naturalistes de Moscou. T. LIII. 1. 1878.
35. H. RATHKE, Bemerkungen über den inneren Bau der Pricke. Danzig 1825.
36. F. REINKE, Zellstudien. Arch. f. mikrosk. Anat. XLIII. 1894.
37. G. RETZIUS, Einige Beiträge zur Histologie und Histochemie der Chorda. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1881.
38. A. ROLLETT, Das Bindegewebe. Handbuch der Lehre von den Geweben. Herausg. v. S. STRICKER. Leipzig 1871.
39. — Über die Entwicklung des fibrillären Bindegewebes. Untersuchungen aus dem Institute für Physiologie und Histologie in Graz. 1872.
40. WILH. ROUX, Der Kampf der Theile im Organismus 1880. und Gesammelte Abhandlungen etc. Bd. I. Leipzig 1895. p. 135: Der züchtende Kampf der Theile oder die Theilauslese im Organismus.
41. — Beiträge zur Morphologie der functionellen Anpassung. I. Struktur eines hochdifferenzirten bindegewebigen Organs, der Schwanzflosse des Delphins. Arch. f. Anatomie und Phys. Anat. Abth. 1883 u. Ges. Abhandl. Bd. I. p. 450.
42. J. SCHAFFER, Über das knorpelige Skelett von Ammocoetes branchialis etc. Diese Zeitschr. Bd. LXI. 1896.
43. A. SCHNEIDER, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Berlin 1879.
44. TH. SCHWANN, Mikroskopische Untersuchungen etc. Berlin 1839.
45. B. SOLGER, Über die Architektur der Stützsubstanzen. Leipzig 1892.
46. A. SPULER, Beiträge zur Histologie und Histogenese der Binde- und Stützsubstanzen. Habilitationsschrift. Wiesbaden 1896.
47. L. THÜRLEER, Studien über die Funktion des fibrösen Gewebes. Dissertation. Zürich 1884.
48. C. VOGT und E. YUNG, Lehrbuch der praktischen vergl. Anatomie. II. Bd. Braunschweig 1889—94.

## Erklärung der Abbildungen.

### Allgemeine Bezeichnungen:

In sämtliche Figuren, welche aufgeschlitzte Stücke von Chordaseiden darstellen, ist der gegen den Kopf des Thieres liegende Schnitttrand nach oben

orientirt. In diesen Figuren bedeutet *d* dorsale, *v* ventrale Nahtlinie, *r* rechte, *l* linke Seitennaht.

#### Tafel XXIV.

Die sämtlichen Abbildungen dieser Tafel sind nach Präparaten gezeichnet, welche unter dem polarisierenden Mikroskope bei gekreuzten Nicols mit eingelegerter Gipsplatte Roth I. O. sich befanden. Allgemeine Bezeichnungen: *PP*, Polarisationsebene des Polarisators; *AA*, Polarisationsebene des Analysators; *mm*, erste Mittellinie der Gipsplatte (Additionsrichtung für optisch positive Substanzen, wenn sie mit der optischen Achse dieser Linie parallel orientirt sind).

Fig. 1. Faserscheide der Chorda von einem 15 cm langen *Ammocoetes*, beiläufig 9 cm vom Rostrum entfernt. Innenseite nach oben gekehrt. Vergr.  $7\frac{1}{2}$ . Frisch in Wasser.

Fig. 2. Faserscheide der Chorda von einem 13,5 cm langen *Ammocoetes*, 10,5 cm vom Rostrum (3,5 cm vor der Schwanzspitze). Ansicht von innen. In der Mitte erfolgt die Verschiebung der Wellenbiegungen der beiden Faserschichten. Dasselbe Präparat ist in Fig 18, Taf. XXV in gewöhnlichem Lichte abgebildet. Vergr.  $7\frac{1}{2}$ . Frisch in Wasser.

Fig. 3. Sagittalschnitt durch die Chordascheiden eines 20 cm langen *Petromyzon fluviatilis*. *E*, *Elastica externa*; *Äu* Äußere, *M* mittlere, *I* innere Schicht der Faserscheide; *Che*, Chordaepithel; *Ch*, blasige Zellen der Chordagallerte. Vergr. 160. Alkoholpräparat.

Fig. 4. Querschnitt der Chorda von einem 52 cm langen *Acipenser ruthenus*. Frisches Präparat. Der Querschnitt des Chordabandes senkrecht zur ersten Mittellinie der Gipsplatte orientirt. Vergr.  $7\frac{1}{2}$ .

Fig. 5. Links Querschnitt, rechts Längsansicht eines frisch ausgepressten Chordastückes von einer 22 cm langen *Myxine glutinosa*. *Chs*, Chordastrang. Vergr.  $7\frac{1}{2}$ .

Fig. 6. Faserscheide der Chorda von einer 30 cm langen *Myxine glutinosa* beiläufig 3 cm vom Rostrum. Frisch in Wasser. In der oberen Hälfte des Gesichtsfeldes ist die Innenseite nach oben gewendet; in der unteren Hälfte des Gesichtsfeldes dasselbe Präparat, wie es sich bei Orientirung der Außenfläche nach oben darstellt. Vergr.  $7\frac{1}{2}$ .

#### Tafel XXV.

Fig. 7—18 *Ammocoetes branchialis*, Fig. 19—25 *Petromyzon marinus*.

Fig. 7. Querschnitt durch die Schwanzregion der Chorda von einem 19 cm langen *Ammocoetes*. Fixirung in Osmiumsäure und Kaliumbichromat. *R*, Rückenmark; *S*, skelettbildendes Gewebe; *E*, *Elastica externa*; *F*, Faserscheide; *Che*, Chordaepithel; *Ch*, Chordagallerte mit dem kleinzelligen Chordastrange in der Mitte. Vergr. 35.

Fig. 8. Frontalschnitt durch die Kopfchorda eines 4,3 cm langen *Ammocoetes*, *E*, *Elastica externa*; *F*, Faserscheide mit Spalten zwischen den Bündeln; *Che*, Chordaepithel; *Ch*, blasige Chordazellen. Fixirung in Pikrin-Sublimat. Lackpräparat, Hämatoxylinfärbung. Vergr. 600.

Fig. 9. Querschnitt von der Rumpfchorda eines 9,3 cm langen *Ammocoetes*. *F*, innerer Theil der Faserscheide; *Che*, Chordaepithel, Fetttropfchen enthaltend; *Ch*, blasige Chordazellen. Fixirung in Osmiumsäure-Kaliumbichromat. Präparat in Wasser. Vergr. 600.

Fig. 10. *Elastica externa* von *Ammocoetes* durch Kochen isolirt und mit

Azalein gefärbt. Die horizontalen Fasern verlaufen quer an der Innenfläche, die vertikalen longitudinal an der Außenfläche. Vergr. 150.

Fig. 11. Isolierte Fasern aus der *Elastica externa* von *Ammocoetes*. Präparat zuerst 5 Stunden in zugeschmolzenen Glasrohr auf 120° erhitzt und dann ungefähr ein Jahr im zugeschmolzenen Rohre aufbewahrt. Vergr. 120.

Fig. 12. Kopfende einer durch Maceration in Wasser isolierten Chorda von einem 12,5 cm langen *Ammocoetes*. Vergr. 10.

Fig. 13. Stück der Faserscheide eines *Ammocoetes* von innen gesehen. Präparat in Wasser. Vergr. 250.

Fig. 14. Sagittaler Längsschnitt durch die *Elastica externa* eines 19 cm langen *Ammocoetes*. MÜLLER'sche Flüssigkeit. Hämatoxylin-Eosin. Lackpräparat. *Sc*, skelettbildende Schicht; *E*, *Elastica externa* aus zwei Blättern bestehend, deren inneres querfaseriges theilweise von der Fläche sich zeigt. Vergr. 180.

Fig. 15, 16 u. 17. Aufgeschnittene und durch Maceration in Wasser isolierte Faserscheide eines 15 cm langen *Ammocoetes* von innen gesehen. Um die Verlaufsrichtung der Faserung in den auf einander folgenden Schichten deutlich zu machen, wurde jede Schicht für sich dargestellt. *A* äußere, *M* mittlere, *I* innere Schicht der Faserscheide. Fig. 15 1 cm, Fig. 16 7 cm, Fig. 17 9 cm vom Rostrum. Vergr. 7 $\frac{1}{2}$ .

Fig. 18. Zweischichtige Faserscheide aus der Schwanzregion eines 13,5 cm langen *Ammocoetes* 10,5 cm vom Rostrum. Region der Umkehr der Faserbiegungen in den beiden Schichten. Zu vergleichen mit Fig. 2. Vergr. 7 $\frac{1}{2}$ .

Fig. 19. Querschnitt durch den äußeren Theil der Chordascheiden von *Petromyzon marinus*. Alkohol, Hämalaun. *Sc*, skelettbildende Schicht; *E*, *Elastica externa* aus zwei fast schwarz gefärbten durch eine leichtere Kittmasse verbundenen Blättern bestehend. Der inneren Lamelle liegen zwei kurze spindelförmige elastische Fasern an. *F*, äußerer Theil der Faserscheide. Vergr. 180.

Fig. 20. Querschnitt durch die Chordascheiden eines in Alkohol gehärteten *Petromyzon marinus*. Präparat in Wasser. *E*, *Elastica externa*; *A* äußere, *M* mittlere, *I* innere Schicht der Faserscheide. Vergr. 300.

Fig. 21. Querschnitt durch die innerste Schicht der Faserscheide und des angrenzenden Chordagewebes von *Petromyzon marinus*. Alkohol, Hämalaun. *I*, kurze elastische Fasern an der Innenfläche der Faserscheide (*Elastica interna*); *Che*, Chordaepithel. Vergr. 180.

Fig. 22. Flächenansicht eines isolierten Stückes der Faserscheide von *Petromyzon marinus* aus der Umgebung der ventralen Nahtlinie. Die Stauchungslinien der Fibrillen longitudinale Fasern vortäuschend. Alkoholpräparat in Wasser. Vergr. 180.

Fig. 23. Mit Essigsäure isoliertes Stück der *Elastica externa* von *Petromyzon marinus* von innen. Rechts oben eine Längsfalte, an welcher man die trichterförmige Erweiterung der Löcher an der Innenfläche, sowie die Vorsprünge der Querfasern an der Innenfläche sieht. Rechts unten eine Querfalte. Vergr. 150.

Fig. 24. Aufgeschlitztes Chordarohr eines 40 cm langen *Petromyzon marinus* nach Entfernung der Chorda frisch von innen gesehen. Mitte des Rumpfes. Vergr. 7 $\frac{1}{2}$ .

Fig. 25. Durch Maceration isolierte Chordascheide eines 40 cm langen *Petromyzon marinus*. Stück aus der Mitte des Rumpfes aufgeschlitzt und von innen gesehen. Vergr. 7 $\frac{1}{2}$ .

#### Tafel XXVI.

Fig. 26—28 *Petromyzon*, Fig. 29—34 *Myxine*, Fig. 35—42 *Acipenser*.

Fig. 26. Nach mehrtägiger Maceration in Wasser isoliertes Stück Chordascheide vom Rumpfe eines *Petromyzon marinus* in der Außenansicht. Reste der *Elastica externa* insbesondere im Bereiche der Nahtlinien in Form von unregelmäßigen Flecken.

Fig. 27. Ähnliches Präparat, wie das vorhergehende. Fig. 27a unmittelbar nach der Präparation, Fig. 27b nach Dehnung des Präparates in der Quer- richtung. Vergr. 7<sup>1</sup>/<sub>2</sub>.

Fig. 28. Isolirtes Stück der Rumpfchorda eines durch Jahre in verdünntem Alkohol konservirten 20 cm langen Petromyzon fluviatilis. Außenansicht. In der Gegend der Nahtlinien mehrere longitudinale Stauchungslinien. Vergr. 10.

Fig. 29. Frontalschnitt durch die Chordascheiden in der Kiemenregion von *Myxine glutinosa*. Fixirung in Pikrinsäure. Färbung nach VAN GILSON. Lackpräparat. *E*, *Elastica externa*, *A*, äußere, *M*, mittlere, *I*, innere Schicht der Faserscheide; *Ch*, Chorda mit den Kernen des Chordaepithels. Die schwarzen Punkte in der äußeren Schicht der Faserscheide entsprechen den Durchschnitten elastischer Fasern. Vergr. 340.

Fig. 30. *Elastica externa* von *Myxine glutinosa* durch Kochen in Essig- säure isolirt. Vergr. 150.

Fig. 31. *Elastica externa* von *Myxine* mit kalter Essigsäure isolirt. Rechts eine Längsfalte. Vergr. 150.

Fig. 32. Isolirtes Stück der Faserscheide von einem 30 cm langen Exem- plare von *Myxine glutinosa*, 9 cm vom Rostrum. Ansicht von innen. Vergr. 7<sup>1</sup>/<sub>2</sub>.

Fig. 33 u. 34. Stücke der Faserscheide von derselben *Myxine* wie Fig. 32. Darstellung wie in Fig. 15—18. Fig. 33 26 cm vom Rostrum, Fig. 34 zwei- schichtige Faserscheide des Schwanzendes. Vergr. 7<sup>1</sup>/<sub>2</sub>.

Fig. 35. Ausgeschnittener Sektor eines frisch isolirten Chordacylinders von *Acipenser ruthenus*. *Chb*, Chordaband an der konkaven Seite; *Chc*, Chorda- epithel an der konvexen Seite. Vergr. etwa 4<sup>1</sup>/<sub>2</sub>.

Fig. 36. Schema einer ringförmigen Lamelle der Chordafaserscheide von *Acipenser*. Lamelle von der Kopfseite gesehen. *v*, ventrale, *d*, dorsale, *rS*, rechte, *lS*, linke Seitennaht. Die Ziffer 1 entspricht dem in Fig. 39, die Ziffer 2 dem in Fig. 40 dargestellten radialen Längsschnitte der Chordascheide. Zu vergleichen mit diesen letzteren Figuren. Etwa 10malige Vergrößerung.

Fig. 37. Stück der isolirten Faserscheide vom Rumpfe eines 52 cm langen *Acipenser ruthenus*. Außenseite. Vergr. 7<sup>1</sup>/<sub>2</sub>.

Fig. 38. Stück der isolirten Faserscheide von demselben Thiere wie Fig. 37, aber 10 cm vor der Schwanzspitze. Vergr. 7<sup>1</sup>/<sub>2</sub>.

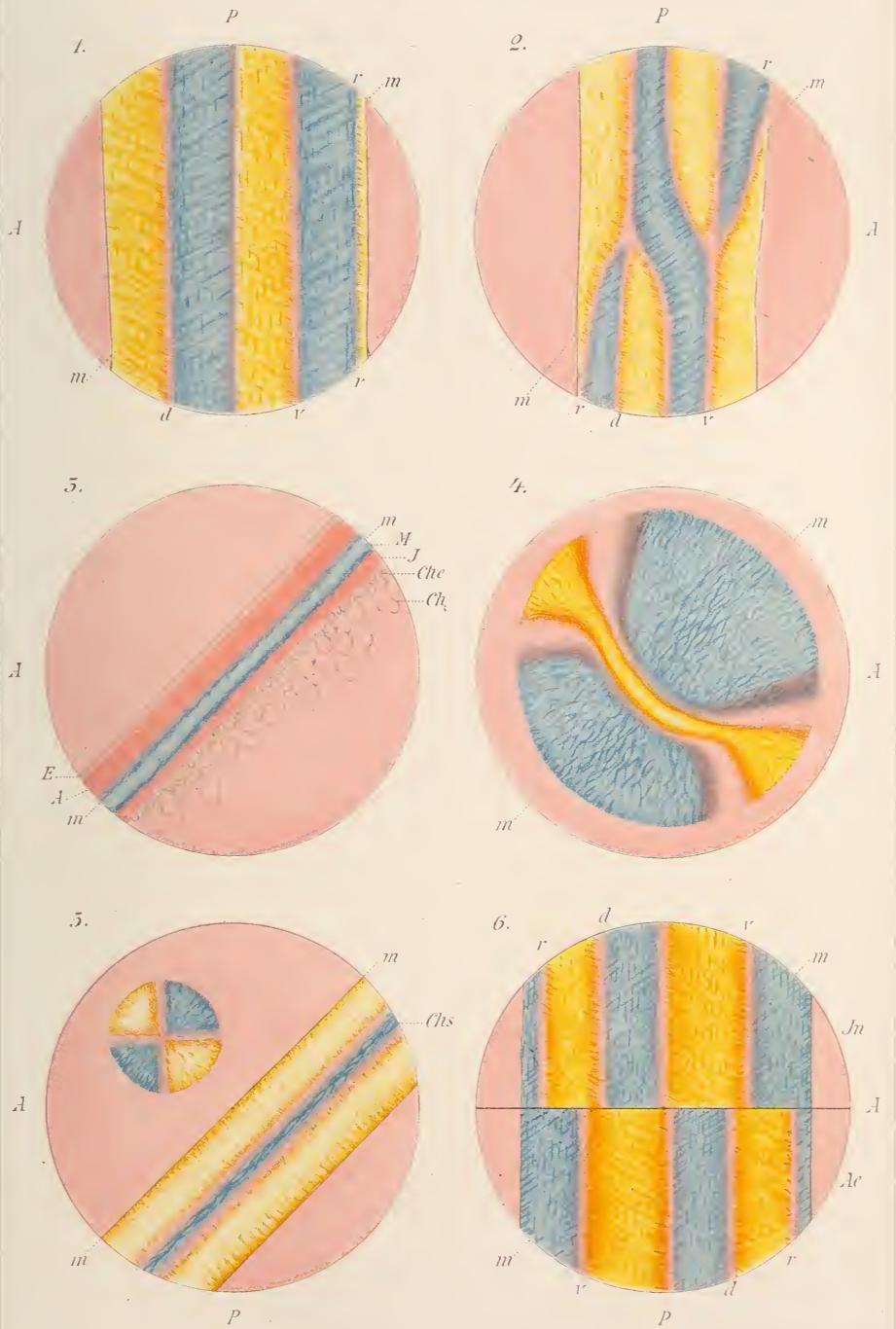
Fig. 39 u. 40. Radiale Längsschnitte durch die Chordascheide des Rump- fes von demselben Thiere im Bereiche der Ventralnaht (Gegend 1 der Fig. 36) und der linken Seitennaht (Gegend 2 der Fig. 36). Formalinpräparate. *E*, *Elastica externa*; *F*, Lamellen der Faserscheide; *Chc*, Chordaepithel und anhängende blasige Chordazellen. Vergr. 30.

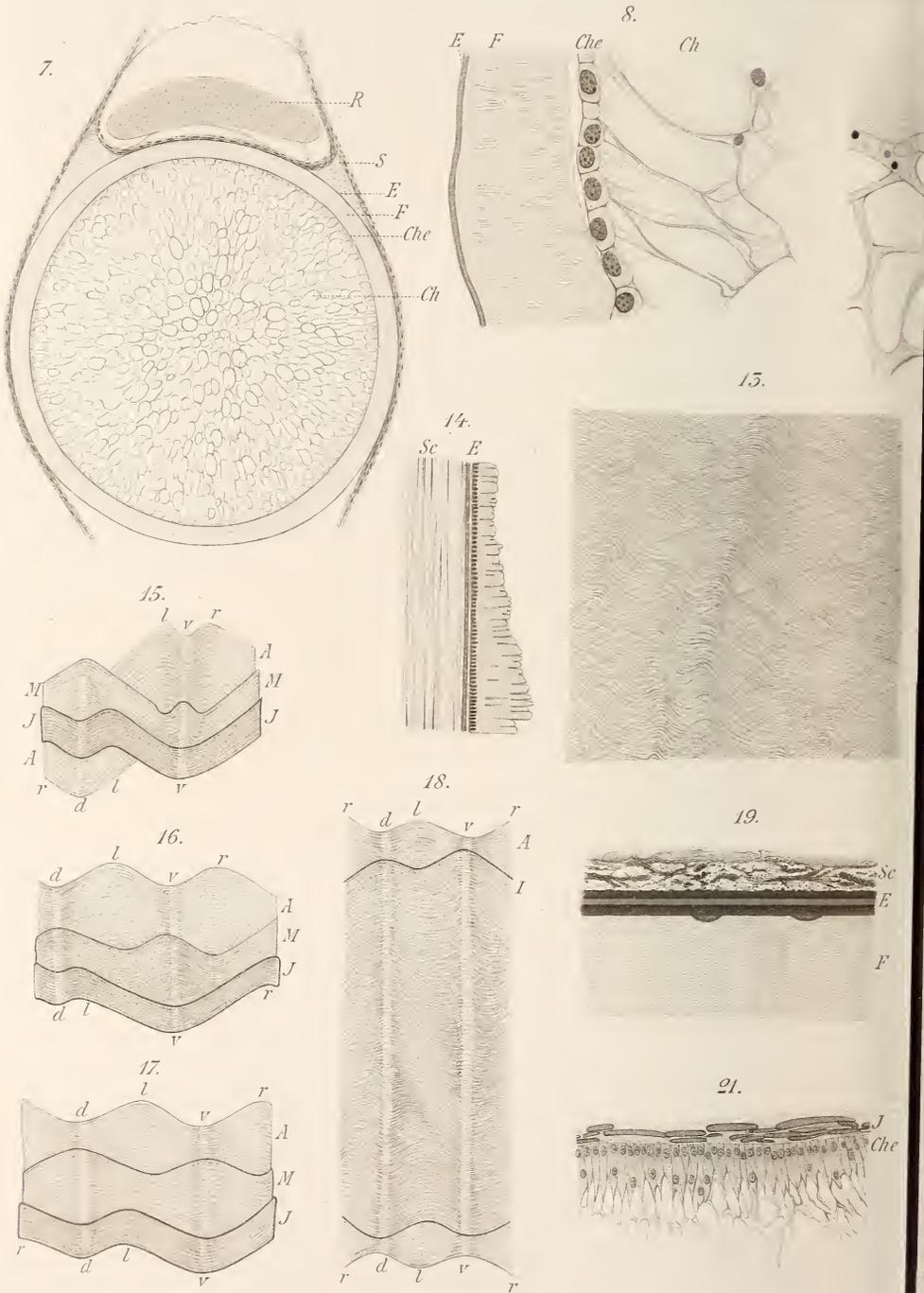
Fig. 41. Isolirte und von der Fläche gesehene Lamelle aus einem radia- len Längsschnitte durch die Faserscheide eines 52 cm langen *Acipenser ruthenus*. *A*, äußere der *Elastica externa*, *I*, innerer dem Chordaepithele zugewen- dter Rand der Lamelle. Hämatoxylinpräparat. Vergr. 30.

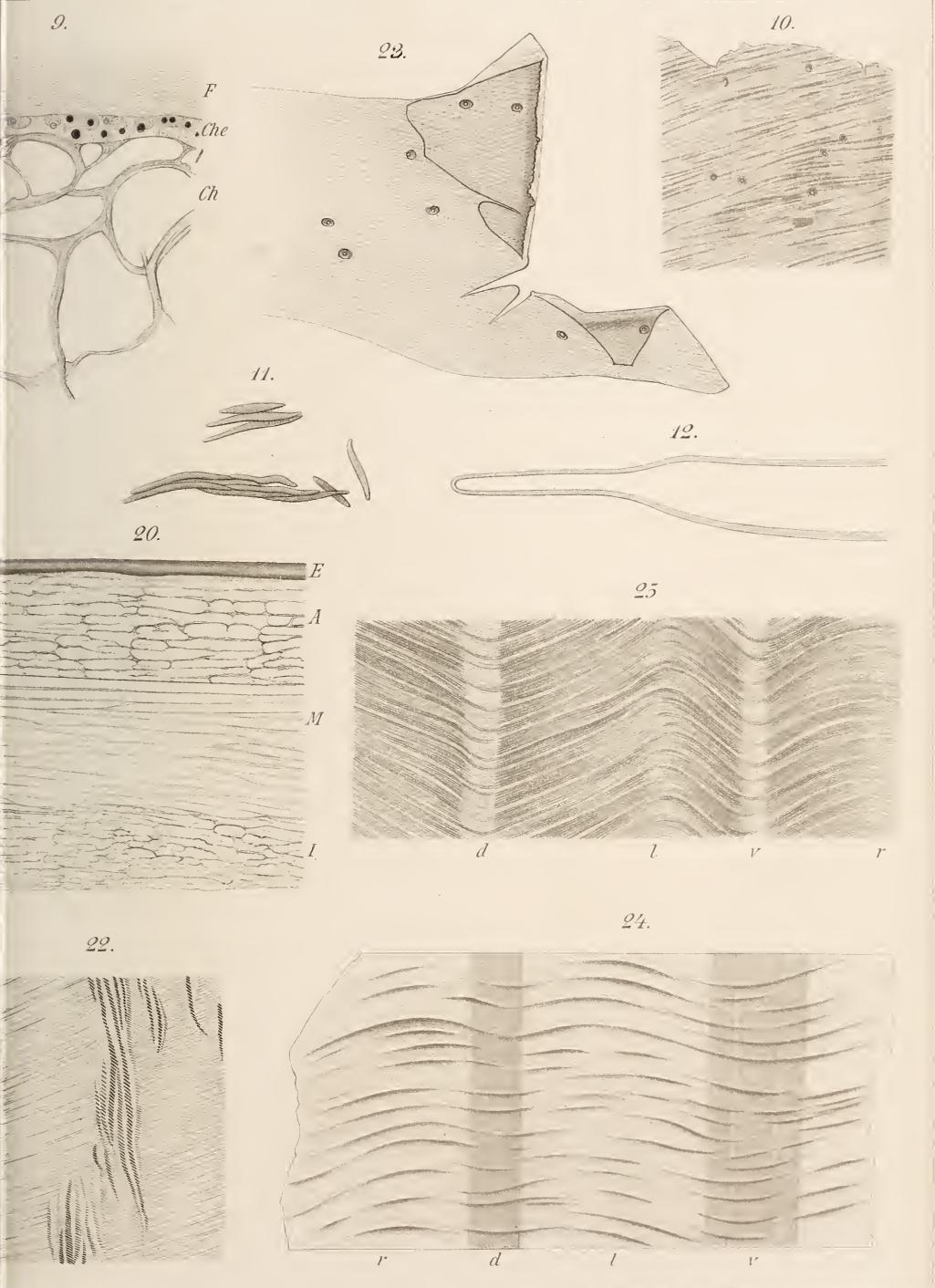
Fig. 42. Stück aus dem mittleren Theile eines radialen Längsschnittes durch die Faserscheide von *Acipenser ruthenus*, an welchem theils quer, theils schräg durchschnitene Bündel zu sehen sind. Formalinpräparat. Vergr. 450.

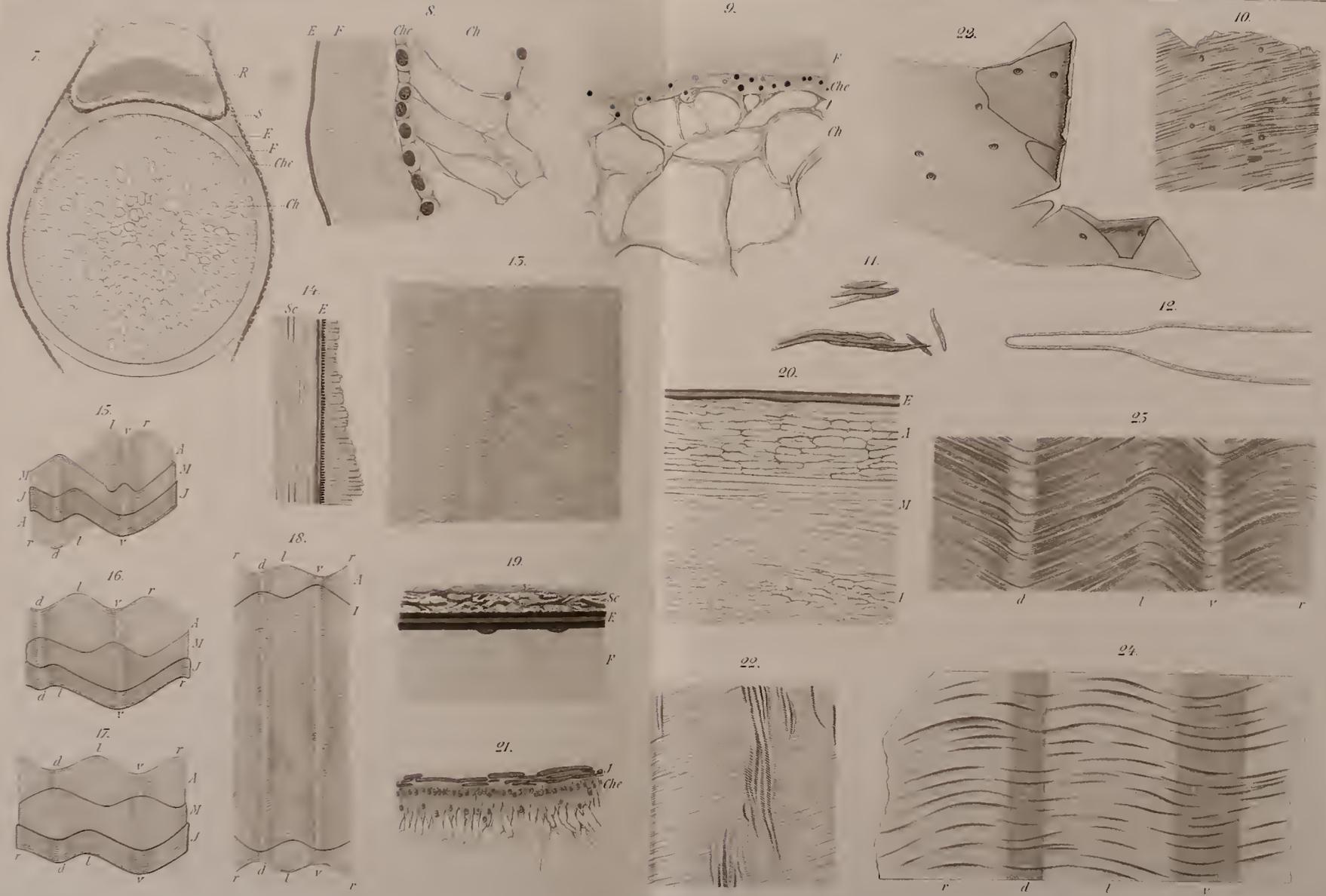
Fig. 43. Chordaepithelzellen mit anhängender Faserscheide aus der hin- teren Rumpfreion eines 44 mm langen *Ammocoetes*. *a*, Stück der Faserscheide von der Fläche mit drei anhängenden Epithelzellen mit facettenartigen Ein- drücken von den entfernten Nachbarzellen. *b*, Stück der Faserscheide im Pro- fil gesehen; darunter Epithelzellen und anhängende vacuolisirte Chordazellen. Präparat aus MÜLLER's Flüssigkeit. Vergr. 700.

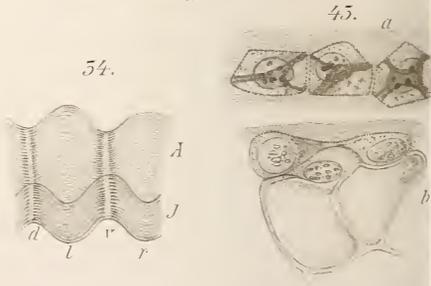
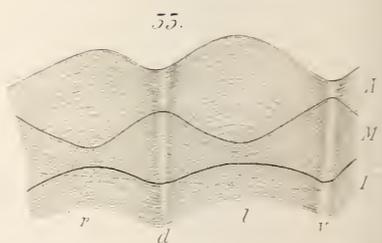
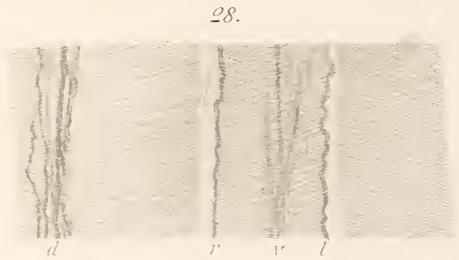
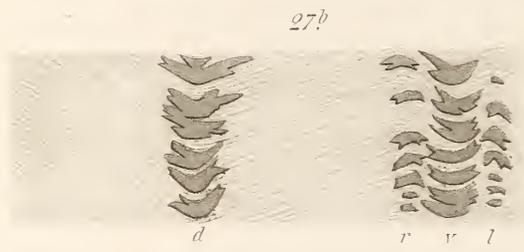
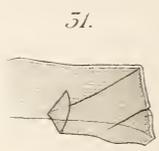
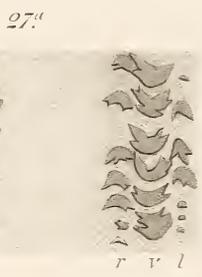
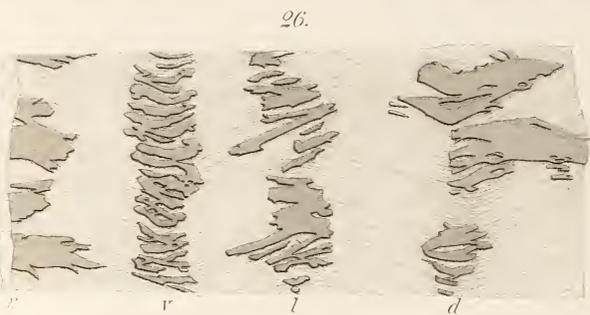
Fig. 44. Isolirte Chordascheide aus dem Schwanze einer 55 mm langen Froschlurve (*Rana esculenta*). Ansicht von außen. Die *Elastica externa* *E* theil- weise zerrissen. Präparat in Wasser. *Elastica* in Azalein gefärbt. Vergr. 100.



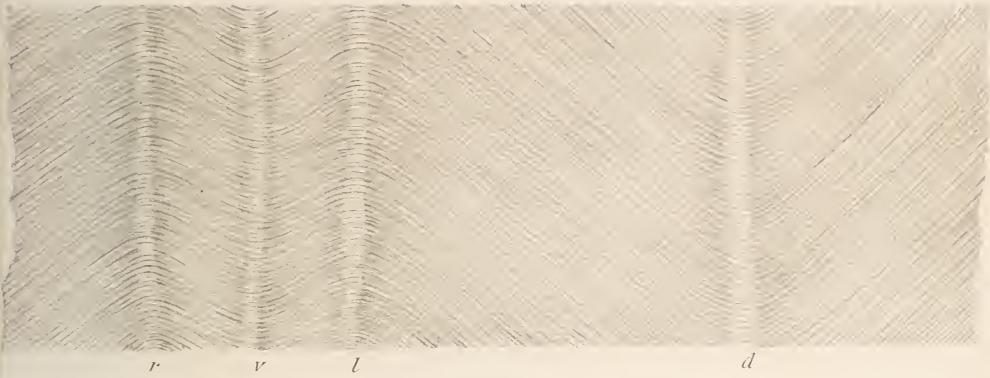




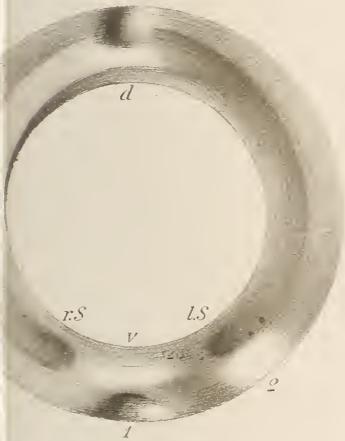




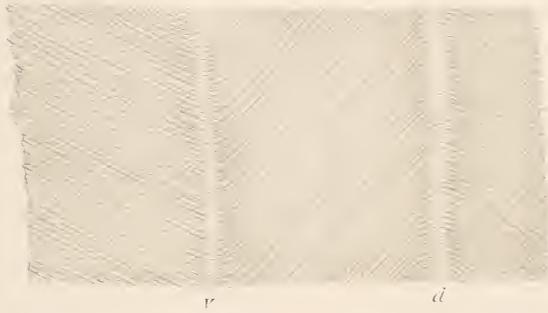
.57.



36.



38.



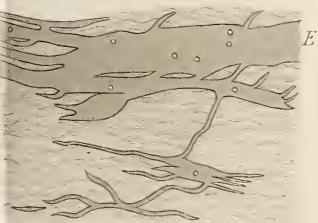
39.



40.



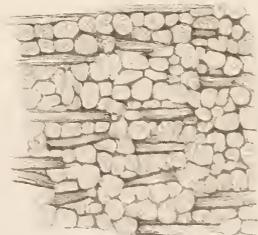
44.

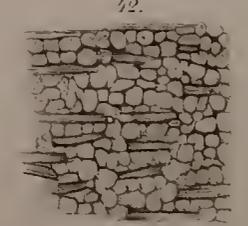
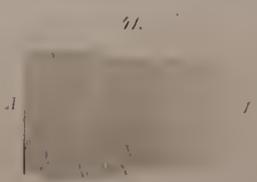
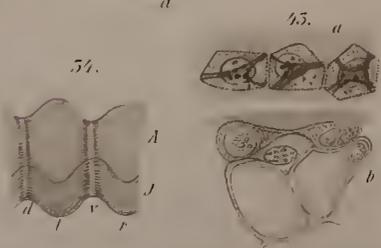
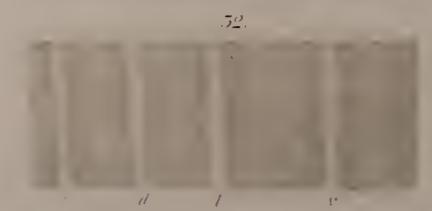
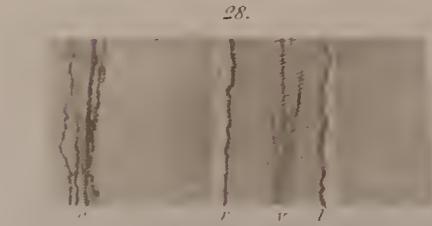
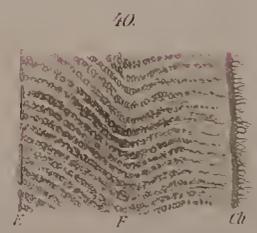
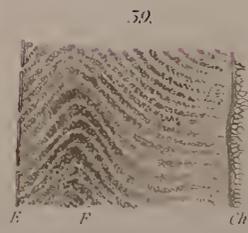
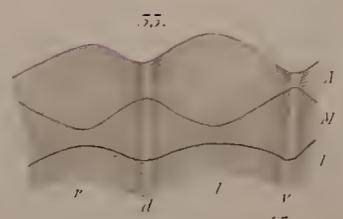
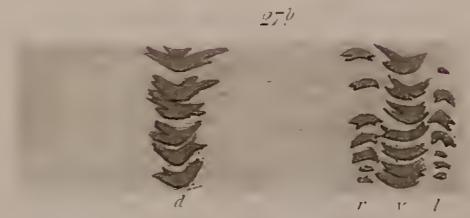
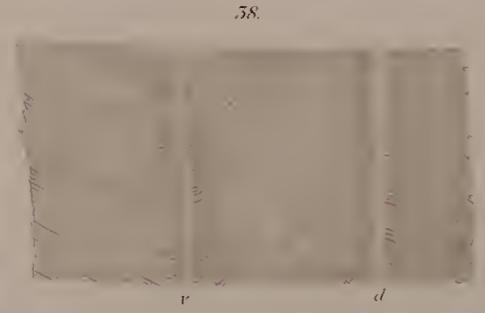
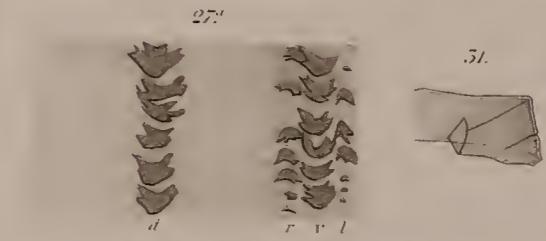
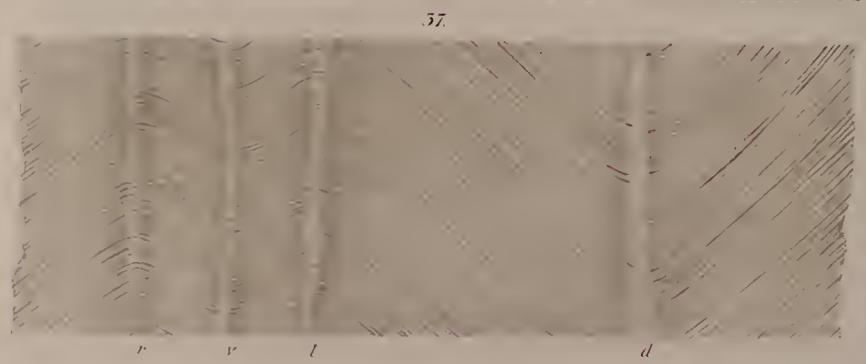
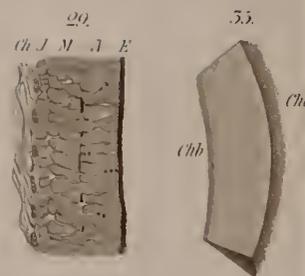
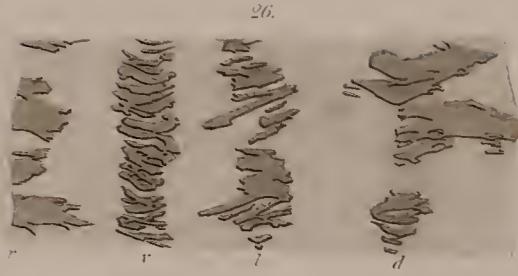


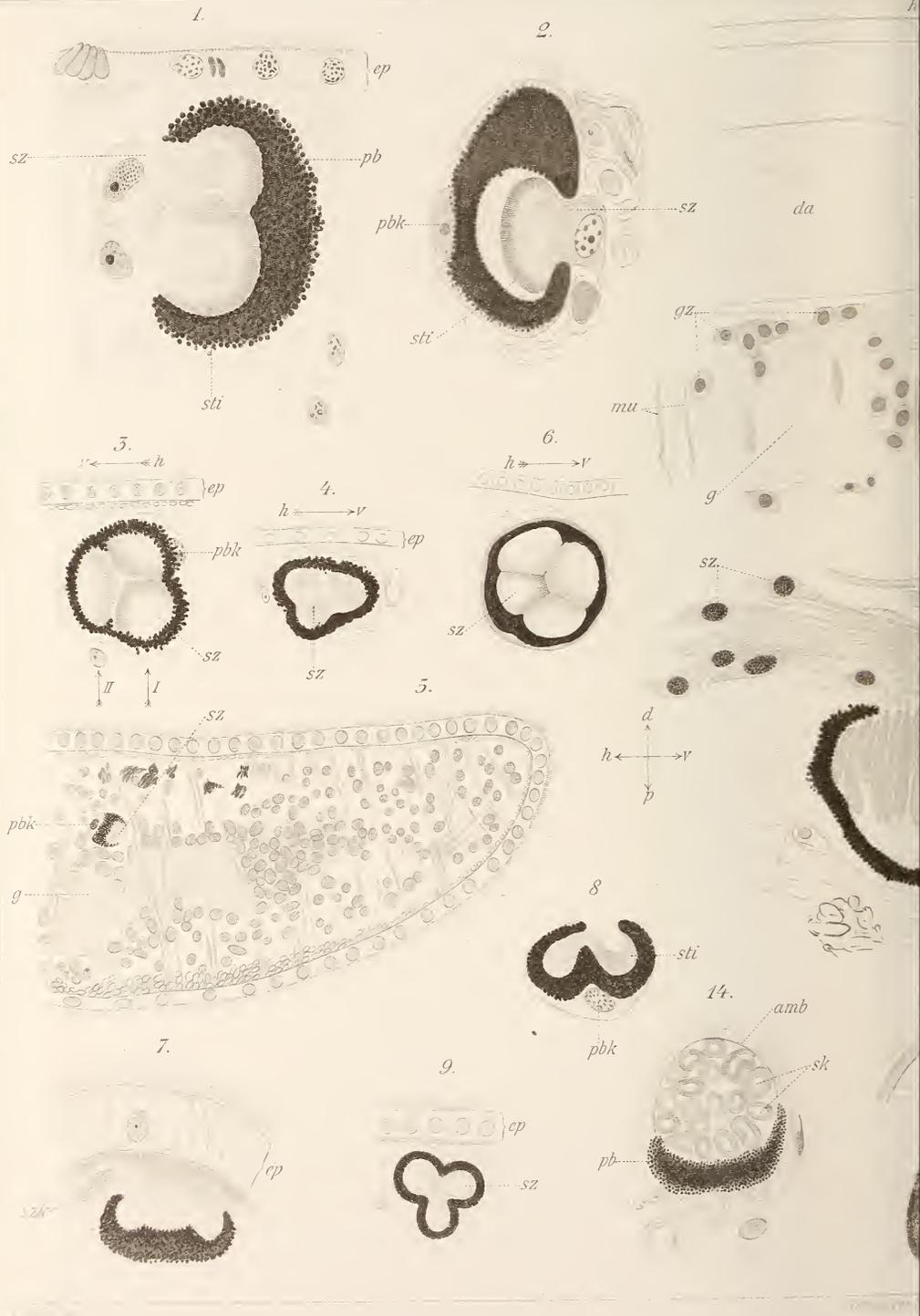
41.



42.







# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1896-1897

Band/Volume: [62](#)

Autor(en)/Author(s): Ebner V. v.

Artikel/Article: [Die Chorda dorsalis der niederen Fische und die Entwicklung des fibrillären Bindegewebes. 469-526](#)