1.

Zur Kenntnis der Hüllen und besonders des Follikelepithels an den Eiern der Wirbeltiere.

Taf. I—VIII.

Einleitende Worte.

Bei meinen Studien über die Struktur des Protoplasmas in den Eiern von Wirbellosen und Wirbeltieren stiess ich hin und wieder auf die Schwierigkeit, die oft so verschieden erscheinenden Eihüllen sicher zu identifizieren oder wenigstens auf gemeinsame Baupläne zurückzuführen. Dass in dieser Beziehung im Tierreich eine Reihe von differierenden Verhältnissen vorkommt, ist ja seit dem Anfang der biologischen Forschung bekannt. Man hat auch von alters her versucht, die Eihüllen der verschiedenen Klassen und Ordnungen, Genera und Arten der Tiere miteinander zu vergleichen und auf gemeinsame Grundpläne überzuführen. Dass dies in mancher Hinsicht allmählich gelungen ist, lässt sich u. a. auch in den zusammenfassenden Hand- und Lehrbüchern ersehen. So z. B. in den vor etwa einem Jahrzehnt erschienenen verdienstvollen Darstellungen von Korschelt und Heider (Lehrbuch, 1902) und von Waldeyer (O. Hertwig's Handbuch, 1902). Aber schon aus diesen übersichtlichen Zusammenstellungen geht deutlich hervor, dass hier und da nicht unbedeutende Schwierigkeiten obwalten, wenn man die bei den verschiedenen Tieren vorkommenden, in manchen Richtungen spezifizierten, und verschieden angeordneten Eihüllen auf einen gleichen Bauplan zurückführen will.

Eine ganz besondere Veranlassung zu diesen meinen näheren Studien hinsichtlich der Eihüllen gab ausserdem ein Befund an den Ovarialeiern der Eidechsen. Im Jahre 1889 hatte ich beim Kaninchen gesehen, dass feine Ausläufer der Follikelzellen die Zona pellucida von aussen her radiierend bis zur Eioberfläche durchdringen und mit dieser zusammenhängen. Bei der Durchmusterung der Literatur fand ich dann, dass der scharfsichtige deutsche Histologe W. Flemming dies schon mehrere Jahre vorher (1882) gesehen und in seinem Sammelwerke »Zellsubstanz, Kern und Zellteilung» erwähnt hatte. Dagegen bemerkte ich leider nicht, dass auch der italienische Histologe G. Paladino im Jahre 1887 dasselbe Strukturverhältnis beschrieben hatte, weshalb ich diese historische Tatsache in meinen diesbezüglichen beiden Mitteilungen nicht anführen konnte. Seitdem ist aber diese Frage von einer Reihe nahmhafter Forscher weiter untersucht und geschildert worden, wobei einige dieser Auffassung huldigten, andere aber nicht, so dass die Lösung des Problems noch nicht als ganz erledigt betrachtet werden konnte.

Bei einer Untersuchung der Ovarialeier von Lacerta viridis im vorigen Winter erhielt ich nun an Vertikalschnitten prachtvolle Bilder von Verbindungen der Follikelzellen mit der Eizelle. In den oben angeführten übersichtlichen Darstellungen von Waldeyer und von Korschelt und Heider fand ich aber keine Erwähnung dieses Verhaltens, sondern nur eine von C. K. Hoffmann im Jahre 1889 veröffentlichte Figur eines Eidechseneies, in

welcher solche Verbindungen fehlen. Ich suchte dann in Hoffmann's eigener betreffender Abhandlung und traf darin gar keine Angabe über diese Verbindungen. Als ich nach Abschluss meiner Untersuchungen zum Niederschreiben des geschichtlichen Teils überging, fand ich zu meiner Überraschung, dass teils schon im Jahre 1870 Waldeyer selbst in seinem berühmten Werke »Eierstock und Ei» von solchen Verbindungen gesprochen, teils dass auch Th. Eimer im Jahre 1872 dies Strukturverhältnis bei einem anderen Reptil, der Ringelnatter, gefunden und erwähnt hatte. In einigen danach folgenden Schriften sah ich zwar die Angaben Eimer's kurz referiert, aber im ganzen wenig gewürdigt oder sogar angezweifelt. Man hatte ja bei gewissen Knochenfischen von aussen her durch die Eihüllen nach der Eioberfläche eindringende Kanälchen gefunden, welche als für die Ernährung des Eies dienend angenommen wurden, dass aber wirkliche Ausläufer der Follikelzellen durch diese Kanälchen ins Ei eindrangen, wurde nicht wahrgenommen. Schon im Jahre 1854 entdeckte Johannes Müller an den Eiern des Barsches die zahlreichen, die äussere gallertige Eihülle durchdringenden feinen Röhrchen, in denen er eine schleimige Masse fand. »Die Frage ist», sagt er sogar, »ob jede der Röhren aus einer Zelle hervorgeht, die sich geöffnet, oder ob die Röhren ursprünglich intercellular sind und ob ihre Wände von den Resten mehrerer zusammenstossender Zellen herrühren, ferner ob ursprünglich mehrere Schichten von Zellen übereinander liegen». Auf die Angaben und Meinungen einiger späterer Forscher hinsichtlich der Müller'schen Röhrchen werde ich in dieser kurzen Einleitung nicht näher eingehen, sondern diese Frage für die betreffenden Einzelkapitel aufsparen. Einige Forscher sind offenbar der Wahrheit recht nahe gelangt, jedoch ohne dass ihre Ansichten noch richtig durchgedrungen sind. Zwar hat man immer mehr eingesehen, dass an den Barscheiern die Röhrchen Ausläufer der Follikelzellen enthalten; man lässt aber meistens diese Ausläufer an der Zona radiata endigen. So sagt Waldeyer in seiner schönen, übersichtlichen Darstellung vom Jahre 1902 (O. Hertwig's Handbuch): »Die sogenannten Röhrchen sind durch Ausläufer der Follikelzellen bedingt, welche breit an jeder Zelle beginnen (daher die trompetenartige Verbreiterung der Röhrchen), oft einen korkzieherartig gewundenen Verlauf einhalten und bis zur Zona radiata vordringen. Nach dem Untergang der Follikelzellen und ihrer Ausläufer erhalten sich die von letzteren in die Gallerte eingegrabenen Röhrchen.»

Weil ich bei der Besprechung der Eihüllen, v. a. der Fische und Reptilien, auf diese Fragen eingehender zurückkomme, will ich mich hier auf die angeführten Beispiele der Follikelzellenausläufer beschränken.

Es soll aber schon hier hervorgehoben werden, dass Waldeyer, obgleich er, wie erwähnt, schon im Jahre 1870 in seinem klassischen Werke »Eierstock und Ei» die Ansicht ausgesprochen hat, dass, wenigstens bei Reptilien und gewissen Knochenfischen, die Follikelepithelzellen Fortsätze in das Ei hineinsenden, dies jedoch in seiner genannten übersichtlichen Darstellung vom J. 1902 nicht weiter besprochen, noch die betreffenden späteren eingehenderen Angaben Eimer's erwähnt hat. Eben infolgedessen blieben mir diese historischen Data verborgen, bis ich nach dem eigentlichen Abschluss meiner Untersuchungen zur Durchmusterung der älteren Geschichte dieser Fragen überging.

In der folgenden Darstellung werde ich nun versuchen, bei Vertretern der verschiedenen Wirbeltierklassen diese Strukturverhältnisse eingehender zu erforschen und fange hierbei mit denjenigen bei der Fischen an.

I.

Bei den Fischen.

Die Cyclostomen.

Myxine glutinosa Lin.

Taf. I. Fig. 1–8.

Was die Eihüllen von Myxine betrifft, so sind sie meines Wissens nur wenig in eingehender Weise untersucht worden. Man hat zwar die dicke Schale der reifen Eier z. T. berücksichtigt; die eigentlichen Hüllen und das Follikelepithel scheinen in den verschiedenen Stufen ihrer Ausbildung nicht genauer studiert zu sein.

Wenn man die kleinen Eier der Ovarien an vertikalen Medianschnitten des in Carnoy'schem oder Zenker'schem Gemische gehärteten Materiales nach gelungener Färbung in Heidenhain'scher oder Ehrlich-Biondi-scher Lösung untersucht, so findet man unter der äusseren, mehrschichtigen, teilweise lamellären und kernführenden Bindegewebskapsel oder Theca folliculi eine einfache Schicht abgeplatteter Zellen mit ebenfalls abgeflachten Kernen; diese Zellen ragen mit ihrer meistens niedrigen mittleren Erhabenheit nur wenig in den Eiraum, d. h. in das Protoplasma des Eies, hinein. Die Oberflächenschicht des Eiprotoplasmas stösst direkt an diese Zellschicht, ohne sichtbare Membran zwischen ihnen. Die Fig. 1 der Taf. I gibt an einem solchen Vertikalschnitt eines 0,2 mm. grossen Eies diese Verhältnisse nach Biondifärbung wieder. Diese einfache abgeplattete Zellschicht ist offenbar das *Follikelepithel.* Nach aussen von ihr findet sich eine dünne Lamelle, die sich mit sauren Anilinfarben stark färbt; mit Biondifärbung wird sie also stark rot (s. die Fig. 1). In einem folgenden Stadium vermehrt sich allmählich das Protoplasma dieser Zellen ein wenig, so dass man zuletzt Zellen von der Höhe wie die in Fig. 2 abgebildeten finden kann. In dem anstossenden Protoplasma der oberflächlichen Eischicht nimmt man bisjetzt nur eine undeutliche und ganz kurze radiäre Streifung wahr, indem sich zwischen länglichen, hellen Bläschen in deren Zwischenwänden streifenartige Züge bilden.

In den danach folgenden Stadien, an Eiern von etwa 1 mm. im Durchmesser, sieht man fortwährend die Follikelzellen nur eine einfache, zusammenhängende Lage ausmachen, deren Kerne in der Seitenansicht oval oder rundlich, in der Flächenansicht aber meistens rundlich erscheinen und an verschiedenen Stellen derselben Eier eine etwas wechselnde Grösse darbieten. Die Fig. 3, 4 und 5 der Taf. I geben vertikale Medianschnitte der Oberflächenpartie solcher Eier von 1—1,5 mm., und zwar Fig. 3 und 5 nach Hämatoxylin-, Fig. 4 nach Biondifärbung, wieder. In der letzteren färben sich diese Kerne, wie auch alle Kerne in der bindegewebigen Theca folliculi, stark grün. Die anstossende Schicht des Eies zeigt nun etwas deutlicher die schon früher erwähnte radiäre Streifung; dicht an der Zellschicht erscheint zwar eine dünne Lage sehr feinkörniger Struktur, aber nach innen von ihr ist eine eigentümliche Lage von kegel- oder zipfelförmigen Gebilden entstanden, welche ihre Basis nach aussen, ihre Spitzen nach innen kehren; in diesen Gebilden bemerkt man gerade oder etwas gebogene Streifen, welche nach innen hin in der Spitze zusammenlaufen, nach aussen hin etwas voneinander divergierend in die erwähnte feinkörnige Lage auslaufen und verschwinden, ehe sie die Kernregion der Follikelzellen erreichen; diese, gewöhnlich etwas glänzenden Streifen werden in Biondilösung rot, in Hämatoxylin schwärzlich gefärbt (Fig. 3, 4, 5 der Taf. I). Eine eigentliche Grenze zwischen den Follikelzellen und dem Eiprotoplasma sieht man übrigens hier nicht; es scheint vielmehr, als ob sie in diesem Stadium untereinander zusammenhingen; jedenfalls bemerkt man hier keine besondere Grenzmembran zwischen ihnen. Zuweilen trennt sich zwar von dem Eiprotoplasma die gestreifte Schicht, welche als eine Art *Zona radiata* aufgefasst werden kann, falls sie nicht eher als eine »Zonoid-Schicht» im Sinne von His zu bezeichnen ist, in welchem Falle eine wahre Zona radiata fehlt und nur durch die erwähnte feinkörnige, aber gar nicht abgegrenzte Lage nach innen von der Follikelzellschicht vertreten wird (Fig. 5).

In den danach folgenden Entwicklungsstadien, an den Eiern von 2,5 mm. u. s. w., in denen die Dotterkörner auftreten und sich weiter vermehren und ausbilden, verschwindet allmählich die gestreifte Schicht (Fig. 6, 7, 8), und die Dotterkörner rücken, immer grösser werdend, dicht an die Follikelzellschicht hinan, wobei nur dünne Protoplasmamembranen die Dotterkörner voneinander trennen. Auch in diesen weiteren Entwicklungsstadien der Eier bemerkt man zwischen der eigentlichen Eioberflächenschicht und der Follikelzellschicht keine

Grenzmembran oder eine sonstige Grenzlinie; sie scheinen miteinander in inniger Berührung zu stehen. Die Fig. 8 stellt eine Partie vom vertikalen Querschnitte eines 13 mm. langen Eies dar, das also nicht weit vom Reifungsstadium ist. Die Follikelzellen sind noch gut erhalten, obwohl ihre Kerne etwas kleiner und niedriger als in den nächst früheren Stadien erscheinen; in Biondilösung färben sie sich noch grün, wobei aber ein Nucleolus sich, wie in den vorhergehenden Stadien (Fig. 7), rötlich färbt.

Die nach aussen von der Follikelzellschicht befindliche, sich mit Hämatoxylin schwärzlich, mit Biondifärbung rot färbende Haut, die schon an den kleinen Eiern (Fig. 1—3) vorhanden ist, und die in den folgenden Stadien (Fig. 4, 5) dicker erscheint, findet sich, obwohl verdünnt, noch in dem hochentwickelten Stadium (Fig. 8), nach innen von der nunmehr dicken und dichten bindegewebigen Kapselschicht.

Die Holocephalen und Plagiostomen.

Taf. I, Fig. 9—19; Taf. II.

Die ovarialen Eier der Haifische habe ich mit besonderem Interesse zum Gegenstand der Untersuchung gemacht, weil sie mit einem Follikelepithel vorsehen sind, welches im ganzen auffallend komplizierte und sogar mit dem der Eidechsen ähnliche Verhältnisse darbietet. Dies Epithel ist zwar seit alters von mehreren Forschern bearbeitet und beschrieben worden, und doch ist die Kenntnis desselben noch nicht weit gelangt. Man hat sich mehr mit der Frage der eigentlichen Eihüllen, v. a. hinsichtlich des Vorkommens einer Membrana vitellina, als mit dem Bau des Follikelepithels beschäftigt. Allerdings hatten schon Balfour (1878) und einige andere Forscher nachgewiesen, dass dies Epithel mehrschichtig ist und aus verschieden grossen und verschieden gestalteten Zellen besteht, von denen bei Raja und Scyllium Abbildungen geliefert wurden, welche noch in den neueren Hand- und Lehrbüchern wiedergegeben worden sind. Giacomini hat im J. 1896 und Schmidt 1898 dies bestätigt. Der letztere Autor, welcher besonders die Entwicklung der Ovarialeier der Haifische untersuchte, hat von *Torpedo* und ebenfalls von *Chimaera* Abbildungen von Vertikalschnitten des Follikelepithels bei jungen Tieren geliefert, die aber eigentlich nur dessen Zusammensetzung aus den zwei verschieden grossen Zellarten, die er, wie Giacomini vorher, wahrgenommen hatte, nicht aber deren Ausläufer und übrige Charaktere angeben; hinsichtlich der Chimaera bemerkte er, dass der Bau ihrer Ovarialeier am meisten mit dem der Rajidae übereinstimmt.

Was nun aber zuerst die Frage von den eigentlichen Eihüllen und v. a. der Membrana vitellina betrifft, so führe ich hier einige hierauf bezügliche Angaben an.

Auf das Follikelepithel, der sog. Membrana granulosa, komme ich später, bei der Darstellung der Verhältnisse bei den einzelnen Vertretern der Ordnung zurück.

Gegenbaur [1]) fand (1861) an den jungen Eiern der Ovarien der Haifische keine Membranen. An Eiern von 1—2 mm. von Raja sah er eine dünne *Dottermembran (Membrana vitellina)*; bei Acanthias konnte diese Membran sehr dick werden; eine andere, gestreifte Membran nach innen von ihr fand er bei diesen Tieren nicht.

A. Schultz [2]) (1875) beschrieb an den Ovarialeiern der Selachier eine homogene Membran, welche er als eine Basalmembran der Follikelzellen auffasste; bei Raja fand er eine durchlöcherte Membran, bei den Squalidae eine breite homogene Membran und eine schmale Zona radiata.

Balfour [3]) (1878) sah bei Scyllium vor dem Auftreten der Follikelzellen eine dünne, die Membrana vitellina darstellende Hülle, welche dem Ei angehört; an Eiern von 0,5 mm. war schon eine Zona radiata vorhanden, deren Dicke, wie auch die der M. vitellina, bei grösseren Eiern wächst, um schliesslich wieder zu atrophieren, so dass die Zona radiata verschwindet und die M. vitellina unmessbar fein wird. Auch bei Raja traf er die beiden Membranen.

A. H. Schmidt [4]) (1898) fand schon bei den kleinsten Eizellen eine allerdings unmessbar dünne Zellmembran, die durch das ganze Leben des Eies bestehen bleibt (Membrana vitellina); sie ist ein Bestandteil der Eizelle; in den verschiedenen Stadien des Wachstums der Eizellen und bei den verschiedenen Genera der Selachier hat die M. vitellina eine verschiedene Dicke; bei allen nimmt sie zuerst an Dicke zu, um dann wieder abzunehmen und an den reifen Eiern verschwindend dünn zu werden. Bei Chimaera monstrosa wird, im Gegensatz zu den Rajidae, die M. vitellina ziemlich dick. Innerhalb derselben sieht man bei vielen Eizellen die Zona radiata, die als eine zarte Schicht mit vielen sehr feinen radiären Streifen die Innenseite der Dottermembran auskleidet; anfänglich ist keine Zona radiata vorhanden, sie tritt als eine dünne Schicht auf, wächst allmählich an Dicke, wobei die Streifung deutlicher wird, wonach die Zona wieder dünner wird und verschwindet. Je dicker die M. vitellina, desto dicker ist die Zona radiata. Am reifen Acanthiasei fand sich keine solche Zona. Die Zona ist nach Schmidt

---

[1]) C. Gegenbaur, *Ueber den Bau und die Entwicklung der Wirbelthier-Eier mit partieller Dottertheilung.* Müllers Archiv 1861.

[2]) A. Schultz, *zur Entwickelungsgeschichte des Selachiereis.* Archiv f. mikr. Anat., Bd 11, 1875.

[3]) F. M. Balfour, *On the Structure and Development of the Vertebrate Ovary.* Quart. Journ. of Micr. Sc., Bd 18, 1878.

[4]) A. H. Schmidt, *Untersuchungen über das Ovarium der Selachier.* Tijdschr. der Nederl. dierkundige Vereenigung. 2 Ser., Del 6, 1, 1898.

eine Schicht von kondensiertem Zellplasma, und die feinen Streifen sind der Ausdruck der kontinuierlichen Zufuhr von flüssigen Nahrungsstoffen, die von der Umgebung der Eizelle durch Vermittlung der Follikelepithelzellen derselben in Folge osmotischer Kräfte zuströmen.

Bei meiner vorliegenden Untersuchungsreihe habe ich die betreffenden Verhältnisse bei *Chimaera monstrosa*, *Raja clavata*, *Raja radiata* und *Squalus acanthias* (Acanthias vulgaris) berücksichtigt, von denen mir in der Zoolog. Station der schwed. Akad. der Wissenschaften das nötige Material zu Gebote stand, und ich fange hier mit den Befunden bei Chimaera an.

Chimaera Monstrosa Lin.

Taf. I, Fig. 9—11.

Wie schon oben bemerkt wurde, hat E. Giacomini im Jahre 1896 gefunden, dass bei Chimaera das anfangs mit nur einer Schicht niedriger Zellen versehene Follikelepithel der jungen Eier später wächst und höher wird, wobei es sich zu einem aus zwei Zellarten bestehenden und mehrschichtigen Epithel ausbildet, ungefähr wie dies bei den Rochen der Fall ist. Im Jahre 1898 hat auch A. H. Schmidt diese Tatsache hervorgehoben.

Von Chimaera verfügte ich über einige Ovarien mit noch ganz jungen Eiern. Die angeführten Fig. 9 und 10 stellen vertikale Medianschnittpartien solcher Eier dar, und zwar Fig. 9 von einem ganz kleinen und Fig. 10 von einem etwas grösseren und älteren Ei. An beiden Figuren erkennt man, dass in dem Follikelepithel in der Tat zwei verschiedene Zellarten vorhanden sind, welche in mehreren Schichten liegen; in dem des kleineren Eies (Fig. 9) sind diese Zellen noch viel spärlicher und weniger mehrschichtig als in dem des grösseren Eies (Fig. 10). Man sieht in Fig. 9 drei besonders grosse und zwei etwas kleinere Zellen mit je einem runden (kugeligen) Kern, welche Zellen eine untere (innere) Schicht bilden, und über (nach aussen von) ihnen acht kleinere, ovale Kerne, welche von nur wenig Protoplasma umgeben sind und deshalb gedrängt liegen; ausserdem findet sich in der inneren Schicht noch ein solcher Kern. Nach innen (unten in der Fig.) von diesem Epithel bemerkt man eine rötlich gefärbte, bandartige Schicht, den vertikalen Durchschnitt einer Hülle, welche die eigentliche Aussenfläche des Eies umgibt. Durch diese letztere Hülle schicken nun vier von den in der Figur abgebildeten grösseren Zellen Ausläufer hindurch, nämlich die drei linken je einen, die rechts gelegene nicht weniger als drei solche in das Ei selbst hinein, wo sie sich in feine Protoplasmafäden auflösen und direkt mit dem Protoplasma des Eies selbst zusammenhängen. Die Ausläufer der Follikelepithelzellen gehen also durch wirkliche, präformierte Kanälchen der rotgefärbten Hülle in das Ei hinein. Nach innen von dieser Hülle bemerkt man aber, zwischen ihr und dem eigentlichen Eiprotoplasma, noch eine Schicht, welche nur undeutlich eine radiär-streifige Struktur angibt und nach innen, gegen das Ei hin, am Vertikalschnitt eine girlandenartige Abgrenzung zeigt. Die andere Zellart des Follikelepithels des Eies lässt sich hier in ihren Gestalt- und Anordnungsverhältnissen nicht deutlich erkennen, weil die Zellen so dicht gedrängt liegen.

In der den Vertikalschnitt des Epithels von dem etwas grösseren (älteren) Ei wiedergebenden Fig. 10, wo das Epithel weit dicker und mehrschichtiger ist, findet man nun die beiden beschriebenen Zellarten wieder, nämlich zuerst die grossen ballonartig angeschwollenen Zellen, welche hier in etwa drei Schichten liegen und mit je einem grossen, kugeligen, den ebenfalls kugeligen Nucleolus und verschiedene Chromatinschlingen und Fäden enthaltenden Kern und einem reichlichen, körnig fädigen Protoplasma, welches die äussere Endpartie der Zellen oft nicht ganz ausfüllt, versehen sind. Vom inneren (unteren) Umfang mehrerer dieser Zellen geht nun auch hier ein Ausläufer hinaus, welcher durch einen Kanal nach innen (unten) von dem Epithel gerade oder gebogen oder sogar spiralig gewunden in die Eioberfläche sich einsenkt und, sich hier verbreiternd und in seine Mitomfäden auflösend, mit dem Eiprotoplasma direkt zusammenhängt und in dasselbe übergeht. Hier ist aber nach innen von der schon am kleineren Ei vorhandenen und beschriebenen Hülle der Eioberfläche, welche auch hier rot gefärbt, aber mit schwarzen Seitenenden abgebildet und bedeutend dicker als am kleineren Ei erscheint, noch die zweite Lage mit den radiierenden Streifen vorhanden. In den mit Hämatoxylin-Eisenalaun und Eosin gefärbten Präparaten tritt jene Hülle oft ganz schwarz hervor, bei stärkerer Differenzierung gibt sie die schwarze Farbe mehr oder weniger ab, und die rote Eosinfarbe bleibt zurück; in einem gewissen Stadium solcher Abfärbung lassen sich die durch sie hindurchtretenden Zellausläufer, welche länger als die Hüllensubstanz die Hämatoxylinfarbe behalten, noch in ganz schöner Weise wahrnehmen und verfolgen, und dies sowohl durch die rotgefärbte Hülle als durch die

nach innen davon befindliche radiäre Schicht, welche auch dicker als am jüngeren Ei geworden ist; in der äusseren, schwarz- oder rotgefärbten Hülle bemerkt man keine anderen radiierenden Bildungen als die hier und da befindlichen, oft gewundenen Kanäle der Follikelzellausläufer, sonst erscheint sie homogen oder höchstens unbestimmt gekörnt. In der nach innen von ihr gelegenen Lage treten zwischen den eigentlichen Ausläuferkanälen zahlreiche feinere, körnig erscheinende radiierende Streifen hervor, welche schwärzlich oder, nach stärkerer Eisenalaun-Abfärbung, rötlich gefärbt sind; dass ein Teil dieser Streifen wirklich feinen Follikelzellausläufern entspricht, lässt sich hier und da nachweisen (Fig. 10, links), alle können dies aber nicht tun; es scheint deshalb, als ob die meisten als Mitomfäden des Eiprotoplasmas sich hier aus diesem gebildet hätten, indem sie innen mit diesem zusammenhängen. Die innere Grenzlinie dieser Lage, welche dem eigentlichen Eiprotoplasma dicht anliegt und mit ihm innig zusammenhängt, ist, wie bei dem jüngeren Ei, am Vertikalschnitt, auch girlandenförmig oder festonartig; und bei näherer Untersuchung zeigt sich, dass dies davon abhängt, dass an den Stellen, wo die gröberen Ausläufer der Follikelzellen ins Ei hineinlaufen und mit seinem Protoplasma zusammenhängen, konische oder trompetenförmige Einbuchtungen in der oben beschriebenen Lage entstehen, welche also mit dem vereinigten Protoplasma der Ausläufer und des Eies erfüllt sind (Fig. 10 der Taf. I).

Wie soll man nun die beiden das Ei umhüllenden Schichten auffassen und bezeichnen? Meiner Ansicht nach entspricht die äussere Hülle oder Lamelle der *Zona radiata* der anderen Fische und der Wirbeltiere im allgemeinen, obwohl ihre radiäre Struktur nur teilweise hervortritt, während die nach innen von ihr befindliche Lage der Zonoidschicht von His homolog ist. Die letztere ist offenbar aus der Oberflächenschicht des Eiprotoplasmas hervorgegangen und gehört ihm auch fortwährend an. Was die Abstammung der äusseren Hülle betrifft, so lässt sich darüber zwar diskutieren, ob sie von dem Follikelepithel oder vom Eiprotoplasma ihren Ursprung habe. Nachdem aber durch diese meine Untersuchungen nachgewiesen worden ist, dass das Eiprotoplasma in den früheren Stadien der Entwicklung des Eies mit den Ausläufern der Follikelzellen in direkter Verbindung steht und also diese beiden Zellarten miteinander in synzytialem Zusammenhang stehen, so scheint mir diese Diskussion eigentlich überflüssig. Das Nährmaterial des Eies muss ja während dieser Periode durch die Follikelzellschicht, und zwar mit ziemlich grosser Wahrscheinlichkeit durch ihre direkte Vermittelung, dem Eie zugeführt werden; ob nun das Ei selbst durch seine weitere Bearbeitung dieses Materiales die eigentliche Absonderung der fraglichen Hülle ausführt, ist, obwohl sehr annehmbar, schwer sicher zu beweisen; doch spricht dafür die lamellär gleichartige Beschaffenheit dieser Hülle, welche, wenn sie von den einzelnen Follikelzellen abgesondert wäre, wohl kaum eine so regelmässige Anordnung annehmen würde. Man könnte nun auch daran denken, dass die Follikelzellausläufer selbst bei der Absonderung der im Leben sicherlich nicht festen, sondern wahrscheinlich nur weichen oder sogar halbflüssigen Hülle wirksam seien; einige Zeichen hierfür, z. B. konzentrische Ringe an den Tangentialschnitten der fixierten Hülle, um die Kanallumina herum, sind nicht nachweisbar. In der Fig. 11 der Taf. I ist ein solcher Tangentialschnitt wiedergegeben, welcher die Hülle an ihrer Oberfläche parallel getroffen hat, und wo die Anordnung der gröberen, quer getroffenen Zellausläufer als schwarze Körner in ihren ebenfalls quer getroffenen Kanälen sichtbar ist; das graue Band des Hüllenschnittes stellt eine von Hämatoxylin noch etwas gefärbte Partie dar. Beim Studium noch jüngerer Eier, wenn man die eben angelegte, hier als Zona radiata bezeichnete, noch sehr dünne Lamelle betrachtet, findet man auch, dass sie als eine ganz ebene, von einander parallelen Flächen begrenzte Bildung auftritt und unter den Füssen der Follikelepithelzellen ohne Unebenheiten und ohne andere Unterbrechungen, als die noch ganz kleinen Kanallumina, verläuft. Manches spricht also für die Auffassung, dass diese Hüllenlamelle durch eine Art Absonderung der Eioberfläche selbst entsteht und sich ausbildet, obwohl dies nicht durch eine direkte Beobachtung bewiesen werden konnte.

Von einer anderen, wirklichen Dottermembran, einer »Membrana vitellina» der Autoren, sah ich dagegen nie eine Spur.

Es bleibt aber noch übrig, die *zweite* Art der Epithelzellen im Follikelepithel bei den etwas entwickelteren Eiern von Chimaera zu schildern. Die Fig. 10 der Taf. I gibt von ihnen das charakteristische Aussehen an solchen Schnitten, welche vertikal durch die Medianpartie des Eies gelegt sind, wieder. Diese Zellen sind sogleich durch die kleine Grösse ihrer meistens länglich ovalen Kerne und den lang ausgezogenen Zellkörper ausgezeichnet. Im grossen und ganzen sind sie in radiärer Richtung angeordnet, stehen also vertikal gegen die Eioberfläche, obwohl sie manchen Biegungen und Krümmungen unterliegen, indem sie zwischen die angeschwollenen Zellkörper der grösseren Zellen eingefügt sind. Diese langen, schmalen, mit kleinen Kernen versehenen Zellen beginnen nach aussen hin mit etwas erweiterten Füssen an einer hier gegen die bindegewebige äussere Hülle oder Theca

folliculi befindlichen, sich mit Hämatoxylin schwärzlich färbenden Lamelle und tragen in der Regel in dieser ihrer äusseren Partie den ovalen Kern, welcher mit mehreren Chromatinkörnern und Fäden und mit einem Kernkörperchen versehen ist; dann schliessen sie sich früher oder später zusammen und schmiegen sich, zu gröberen oder schmaleren Zellsträngen vereinigt, zwischen den grossen Zellen nach innen, wobei einzelne von ihnen noch ihren Kern tragen, und laufen, noch zu solchen Bündeln vereinigt, hier und da aber auch voneinander sich trennend und vereinzelt, bis an die äussere Fläche der Zona radiata, wo sie sich mit etwas verbreiterten Füssen ansetzen. Nun sieht es aber hin und wieder so aus, als ob wenigstens von einem Teil dieser Zellfüsse feine Ausläufer durch die Zona radiata bis zur Eioberfläche treten würden. Es ist aber äusserst schwer, dies sicher zu eruieren. Bei der Schilderung der entsprechenden Verhältnisse an den Eiern der Rochen, wie auch bei den übrigen hier besprochenen Fischen, komme ich auf diese Frage wiederholt zurück.

Squalus acanthias Lin.

(Acanthias vulgaris Müll. & Henle).

Taf. I, Fig. 12—17.

Die Eier von Acanthias bieten in betreff der Zusammensetzung ihres Follikelepithels von dem eben geschilderten bei Chimaera, ebenso wie auch von dem unten zu schildernden Follikelepithel der Rocheneier, wesentliche Differenzen. Bei Acanthias ist nämlich dies Epithel nur einschichtig und zeigt nur eine einzige Art von konstituierenden Zellen.

Wenn man die jüngsten, kleinsten Eier von Acanthias untersucht, trifft man, nach innen von der bindegewebigen Theca und von ihr durch eine dünne, in Hämatoxylin sich schwärzende, in Säurefuchsin sich rötlich färbende Lamelle getrennt, eine Lage ungefähr gleich hoher und breiter Zellen mit verhältnismässig grossem, kugeligem oder querliegendem ovalem Kern, in welchem ein deutliches Lininfadengeflecht mit Chromatinkörnern hervortritt (Fig. 12 der Taf. I). Bei genauer Untersuchung bemerkt man nun, dass von der inneren (unteren) Oberfläche dieser Zellen mehrere Fortsätze auslaufen, welche die hier anstossende Eihülle in feinen Kanälen durchziehen. Diese Hülle ist schon an ganz jungen Eiern verhältnismässig dick; sie färbt sich mit Hämatoxylin schwarz, und zwar entweder in ihrer ganzen Dicke, oder, nach der Differenzierung in verschieden starkem Grade, zuweilen nur in der mittleren Partie (Fig. 12), und wird zuletzt ganz entfärbt, wobei sie aber nach Eosinfärbung rot erscheint. Nach innen (unten) von dieser Hülle erkennt man eine dünnere Schicht, welche eine deutliche radiäre Streifung von kurzen, parallelen Stäbchen zeigt, die sich mit Hämatoxylin schwarz färben. Unter dieser Schicht stösst das eigentliche Eiprotoplasma hinzu, in welchem man hier und da lange, feine, radiär verlaufende Fäden bemerkt, welche als Fortsetzungen der die Hülle durchziehenden Ausläufer der Follikelzellen imponieren, deren Verlauf durch die Stäbchenlage sich aber nur sehr schwer sicher demonstrieren lässt.

Wenn man nun das Verhalten dieses Epithels beim Anwachsen der Eier verfolgt, so findet man, dass die Schicht sich allmählich verdickt und die Zellen sich immer mehr verlängern resp. erhöhen, aber stets nur einschichtig bleiben. Die Fig. 13 gibt ein solches Stadium des anwachsenden Follikelepithels, aus einem rundlich-ovalen Ei, dessen Längsdurchschnitt 1,5 mm. betrug, wieder; die Zellen sind hier weit höher, und ihre Kerne haben sich verlängert und in der Längsrichtung der Zellen gestellt. Unter (nach innen von) dieser Zellschicht findet sich hier eine ausserordentlich stark verdickte Membran, welche rechts die schwarze Hämatoxylin-, links die rote Eosinfärbung zeigt, und nach unten (innen) von derselben erkennt man die schon in Fig. 12 vorhandene radiäre Stäbchenschicht, aber mit verlängerten schwarzgefärbten Stäbchen. Ich glaubte zuerst, dass die so bedeutende Dicke der geschilderten Hüllenschichten davon herrührte, dass sie schief getroffen, also nicht echte Medianschnitte seien, wodurch solche Schichten natürlich dicker erscheinen als sie wirklich sind; durch die Durchmusterung der ganzen Schnittserie des Eies überzeugte ich mich jedoch, dass die fraglichen Hüllen in diesem Stadium eine solche Dicke besitzen. Diese Hüllen lassen sich wohl beim Vergleich mit dem Verhalten bei Chimaera auch als die *Zona radiata* und die *Zonoidschicht* bezeichnen. In dieser Zona radiata konnte ich aber leider nicht Kanäle und sie durchziehende Ausläufer der Follikelepithelzellen nachweisen. Bei stärkerer Hämatoxylinfärbung blieb die Zona so dunkel, dass in ihr keine Struktur wahrgenommen werden konnte, und nach der Differenziation mit Eisenalaun wurde mit Eosin alles rot, und die gesuchten Ausläufer waren nicht nachweisbar; das einzig sichtbare war eine Art horizon-

taler Schichtung in der Zonasubstanz; das in Fig. 12 deutlich vorhandene Vorkommen von die Zona durchziehenden Zellausläufern blieb also in dem Stadium der Fig. 13 nicht demonstrierbar.

In den danach folgenden Ausbildungsstufen dieser Eier wächst das Follikelepithel fortwährend, bis es an Eiern von etwa 3 mm. an und noch lange danach die Höhe erreicht, welche in Fig. 14 der Taf. I wiedergegeben worden ist. Man findet nun ein echtes, palisadenartiges Zylinderepithel, dessen Zellen zwar nicht besonders scharf voneinander abgegrenzt zu sein scheinen, sondern hier und da miteinander verklebt sind und eine undeutlich streifige Struktur mit kleinen Alveolen zwischen den körnigen Streifen darbieten. Sie sind aber alle von ganz derselben Art und tragen meistens ihren länglich ovalen Kern in der Nähe ihres äusseren Endes; nur einzelne dieser Zellen haben den Kern weiter nach innen (unten), zuweilen sogar im innersten Ende. Mitotische Teilungen dieser Follikelzellen kommen recht oft vor; in solchen Fällen senkt sich der Kern nach innen (unten) hin, entweder zur Mitte oder zum inneren Ende der Zelle; solche Mitosen in den verschiedenen Stadien sah ich also recht zahlreich, obwohl meistens vereinzelt, in diesem Epithel. Die Fig. 14 zeigt rechts eine solche schon geteilte Zelle. Mit dem Biondigemische färbt sich das Chromatingerüst der Kerne in allen diesen Zellen grün, ein Nucleolus tritt aber in ihnen rötlich-violett hervor (Fig. 15 d. Taf. I), und die Chromosomen der sich teilenden Zellen werden, wie gewöhnlich, stark grün (s. dies. Fig., in ihrer Mitte). Am inneren Ende der Zellen bemerkt man feine faserige Fortsätze, die in die Oberflächenschicht der Zona radiata eindringen; sie liessen sich aber nie weiter in ihr verfolgen. Die Zona zeigte sich nunmehr weniger dick als im Stadium der Fig. 13, bot aber auch hier keine weitere Struktur als eine undeutliche konzentrische Schichtung und dieselben Färbungstendenzen wie vorher. Nach innen von dieser eigentlichen Zonaschicht erkennt man eine Art Zonoidschicht mit radiär angeordneten, feinen, körnigen Stäbchen, welche je nach der Stärke der Abfärbung mehr oder weniger schwärzlich oder auch rot gefärbt erscheinen. Dicht an diese Schicht stösst der Dotter mit seinen rotgefärbten Kugeln, welche je eine kleinere, vom Hämatoxylin schwarz gefärbte Kugel enthalten und von dem zurückbleibenden Protoplasma umgeben sind.

In den danach folgenden Stadien der Ausbildung und Vergrösserung der Acanthias-Eier erhält sich das Follikelepithel noch lange in derselben Beschaffenheit. Zuletzt wird es aber allmählich wieder reduziert. Die Fig. 16 stellt es in Biondifärbung von einem (33 mm.) grossen Ei dar; die Zellkerne sind auffallend kleiner und weniger chromatinhaltig geworden, und das Protoplasma zeigt eine Menge von Vakuolen; die Zona radiata ist nunmehr ganz dünn und die Zonoidschicht ist verschwunden, wobei der Dotter bis an die Zona vorgedrungen ist.

Schliesslich habe ich auch zum Vergleich die Hülle des Embryonalsacks eines 25 cm. langen Embryos untersucht und in Fig. 17 der Taf. I eine kleine Partie eines Vertikalschnittes derselben wiedergegeben; an der äusseren Grenze des mit den grossen Dotterkörnern versehenen Dotters bemerkt man noch eine sehr reduzierte rotgefärbte Zona und nach aussen von ihr ein zu einer niedrigen Zellschicht verändertes Follikelepithel, dessen Kerne sich aber im Biondigemische noch grün färben; nach aussen davon ist eine starke, bindegewebige, Blutgefässe führende Schicht vorhanden, deren äussere Oberfläche von einem mehr als einschichtigen Epithel überzogen ist.

Wie aus dieser Darstellung hervorgeht, ist, wie schon oben bemerkt wurde, an den Eiern des Acanthias die Beschaffenheit des Follikelepithels von dem der Chimaera sehr verschieden. Nach der Darstellung der Verhältnisse dieses Epithels bei den Rochen komme ich auf diese Frage noch einmal zurück.

Raja clavata Lin. und **Raja radiata** Donovan.

R. clav. Taf. II, Fig. 1—6 und Taf. I, Fig. 19.
R. rad. Taf. II, Fig. 7—14 und Taf. I, Fig. 18.

Ich werde hier die betreffenden Verhältnisse bei den beiden Rochenarten zusammen behandeln, weil bei ihnen derselbe Typus herrscht und die auf den Tafeln mitgeteilten Abbildungen einander komplettieren können. Wie schon oben bemerkt wurde, sind bei den Rochen die Beschaffenheit und die Anordnung des Follikelepithels denen bei Chimaera ähnlich, aber von denen bei Acanthias abweichend. Die Forscher, welche dies Epithel bei den Rochen beschrieben haben, sind v. a. Gegenbaur, Balfour und Giacomini. Gegenbaur [1]) zeigte, dass die Zellen dieses Epithels in jungen Eiern einschichtig und niedrig, in etwas älteren Eiern zylindrisch und doppelschichtig angeordnet sind. H. Ludwig bestätigte (1874) diese Angaben. Balfour [2]), welcher besonders bei *Scyllium*, aber

[1]) Gegenbaur, C., *Ueber den Bau und die Entwicklung der Wirbelthiereier mit partieller Dottertheilung.* Müller's Archiv f. Anat. u. Physiol., 1861.
[2]) F. M. Balfour, l. c.

auch bei *Raja*, das Follikelepithel untersuchte, fand es ebenfalls in jungen Stadien platt und einschichtig; an etwas älteren Eiern sah er es palisadenartig; später wurde ein Teil der Zellen flaschenähnlich und in mehreren Lagen angeordnet; zwischen ihnen waren kleinere, ovale Zellen eingelagert; er gab hiervon einige kleine Figuren, welche z. T. in mehreren späteren Arbeiten als typisch reproduziert worden sind und auch hier mitgeteilt werden. Ein Teil der flaschenähnlichen Zellen erreichen, wie Balfour bemerkt, die Membrana vitellina, gehen aber offenbar nicht weiter. In älteren Stadien der Eier werden die Zellen z. T. kleiner. Diese Zellen haben nach ihm wahrscheinlich mit der Nutrition der Eier zu tun. Fig. 1 und 2 hier im Texte geben Balfours' Fig. wieder.

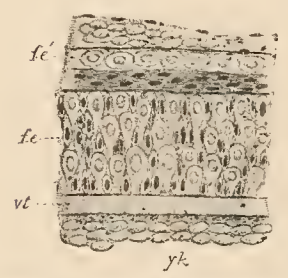


Fig. 1. Das Follikelepithel und die Eimembran von *Scyllium canicula*. Nach Balfour.

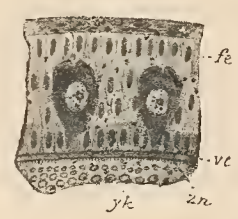


Fig. 2. Follikelepithel und Eimembranen von *Raja*. Nach Balfour

fe, Foll. epith.; *fe'*, sek. Foll. epith.; *vt*, Membr. vit.; *zn*, Zona rad.; *yk*, Dotter.

In späterer Zeit hat v. a. E. Giacomini [1]) (1896) diese Strukturverhältnisse bei den Selachiern untersucht. Durch die Güte des Autors, welcher mir neulich auf mein Ersuchen ein Exemplar der in unseren Bibliotheken leider nicht zugänglichen Arbeit zugesandt hat, bin ich, vor dem Drucke dieses Abschnittes, in der Lage, dieselbe hier zu referieren. Giacomini untersuchte das Follikelepithel sowohl bei verschiedenen *Hai*-Arten als auch bei *Rochen* (*Myliobatis*, *Trygon*, *Torpedo*) sowie bei *Chimaera*. Bei den ersteren fand er, abweichend von der Beschreibung Balfour's, stets nur ein einschichtiges Epithel, zuerst von platten, später von hohen zylindrischen Zellen. Bei den *Rochen* dagegen und bei Chimaera ist zwar in den jüngsten Stadien nur eine einfache Schicht platter Zellen vorhanden; dann werden sie aber höher und differenzieren sich in zwei Arten, von denen die eine fortwährend klein bleibt, die andere aber die von Balfour beschriebene flaschenartige Form annimmt und zu bedeutender Grösse wächst, wobei das Epithel mehrschichtig wird. In noch reiferen Stadien (28—30 mm. im Durchmesser) wird es wieder einschichtig, niedriger, kubisch. Bei Trygon fand Giacomini auch die von Leydig erwähnte faltenartige Einbuchtung der gefässhaltigen Follikelwand in den Dotter hinein wieder und entdeckte bei Myliobatis eine solche Anordnung in noch grösserer Ausbildung. Dass die Zellen des Follikelepithels für die schnellere Nutrition der Eier eine wichtige Rolle spielen müssen, betont der Verfasser. Indessen ist es mir, weder im Texte, noch an den Figuren, gelungen, zu finden, dass er innere Fortsätze von den Zellen des Follikelepithels in den Dotter hinein geschildert oder abgebildet hat. Von seinen Figuren erlaube ich mir hier die dies Epithel am deutlichsten darstellende wiederzugeben. (Fig. 3.)

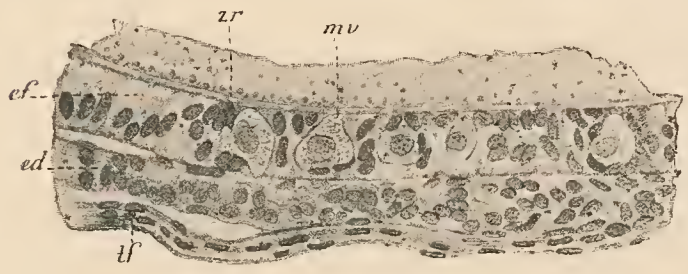


Fig. 3. Follikelepithel und Eimembranen von *Myliobatis bov.* Nach E. Giacomini.

tf, Theca foll.; *ed*, sek. End. und Epith.; *ef*, Follikelepithel; *mv*, Membr. vit.; *zr*, Zona radiata.

Korschelt und Heider (Lehrbuch, allg. Th. I, 1 & 2, 1902) fassen in ihrer übersichtlichen Darstellung die betreffenden Verhältnisse bei den Rochen und Haien derart zusammen: »Mit dem weiteren Wachsthum des Eis vollziehen sich am Follikel des Selachiereis recht beträchtliche Umwandlungen. Zunächst erlangt das Epithel eine sehr regelmässige Anordnung und stellt eine einschichtige Lage kubischer Zellen dar, welche bald höher werden, so dass der Follikel dann aus einer Schicht dicht gedrängter prismatischer Zellen besteht. Nach aussen ist das Follikelepithel von einigen, jetzt ebenfalls recht regelmässig angeordneten Zellschichten umgeben, von welchen die innere jedenfalls bindegewebiger Natur, die äussere möglicher Weise auf Epithelzellen zurückzuführen ist (Balfour). Nach innen begrenzen das Follikelepithel die schon früher erwähnten durch Differenzirung der oberflächlichen Dotterschichten entstandenen Membranen, Dotterhaut und Zona radiata. Es ist bemerkenswerth, dass die Dotterhaut bereits bei ganz jungen Eiern, auch vor der Follikelbildung, schon vorhanden sein kann, und dass sie früher als die Zona radiata zur Ausbildung gelangt. Beide Eihüllen erscheinen anfangs verhältnissmässig dick, während sie später mehr zurücktreten. Das bisher einschichtige Follikelepithel wird später mehrschichtig, bis etwa fünf Zellenlagen über einander befindlich sind, nur da, wo das bei den älteren Eiern immer randständige Keimbläschen liegt, bleibt es einschichtig. Mit dem grösseren Wachsthum des Eis kehrt allmälig der ganze Follikel wieder in den einschichtigen Zustand zurück. So liegen die Verhältnisse bei den *Squaliden*, bei denen alle Follikelzellen ziemlich gleichartig ausgebildet oder doch nicht wesentlich von einander verschieden sind, während bei den *Rajiden* zwischen den gewöhnlichen schmalen Follikelzellen solche von bedeutend grösserem Umfang auftreten. Nach Balfour sind sie anfangs von flaschenförmiger Gestalt; jedenfalls kann man zwischen ihnen und den gewöhnlichen Follikelzellen alle Uebergänge beobachten, wie dies eingehend von Schmidt beschrieben wird.» Überhaupt darf

[1]) E. Giacomini, Contrib. all'istol. dell'ovario dei Selaci etc. Ric. d. Labor. anat. d. R. Univers. di Siena, Vol. 5, 1896.

man wohl, sagen die Verfasser, annehmen, dass diese grossen Zellen, die als »abortive Eizellen» zu betrachten sind, zur Ernährung des Eies in Beziehung stehen, wie dies schon Balfour und Giacomini annahmen. Auffallend ist es nur, dass gerade die grossen Eier der Squaliden diese besonders differenzierten Follikelzellen entbehren. Korschelt und Heider reproduzieren hierzu einige Figuren von Balfour und A. H. Schmidt.

Ich selbst untersuchte sowohl von *Raja clavata* als *radiata* die Eier der Ovarien in den verschiedensten Stadien, von den ganz kleinen und jungen von 0,1 mm. an bis zu den ganz reifen und teile auf der Taf. II im Vertikalschnitt durch die Medianpartie der Eier eine Auswahl von Abbildungen der wichtigsten Stadien mit. In den ganz jungen Stadien (Grösse des Eies von 0,1 mm.) ist das von einer dünnen, bindegewebigen Hülle oder Theca umgebene Follikelepithel nur einschichtig. Man bemerkt aber schon eine deutliche Grössendifferenz der Zellen, indem zwar die meisten ganz klein sind, und, mit einem rundlichen oder ovalen Kern und wenig Protoplasma im Zellkörper versehen, in dem ganz niedrigen Follikelraum aneinander gedrängt liegen, während hier und da grössere und die Farbe viel schwächer annehmende, länglich ovale, der Eioberfläche parallele und auch niedrige Zellen zwischen den kleinen eingeschoben liegen. Die Fig. 1 der Taf. II gibt von Raja clavata eine Partie von einem Vertikalschnitt eines solchen Eies wieder: in der links gelegenen Hälfte derselben sieht man eine grössere solche Zelle mit schon ziemlich reichlichem, weniger dichtem Protoplasma und verhältnismässig grossem Kern; nach links von ihr sind noch zwei Zellen, welche wahrscheinlich derselben Art sind, sichtbar. Unter diesem noch so wenig ausgebildeten, einschichtigen Follikelepithel ist eine, obwohl noch ganz dünne, mit Eosin gefärbte Zona radiata wahrzunehmen.

In den folgenden Stadien (an Eiern von 0,3 bis etwa 1 mm.) bleibt das Follikelepithel, obwohl es an Dicke nicht wenig gewachsen ist, noch der Hauptsache nach einschichtig. Die Fig. 2 der Taf. II stellt bei Raja clavata einen Vertikalschnitt eines 0,3 mm. messenden Eies und Fig. 3 eines 0,7 mm. messenden Eies dar; und von Raja radiata gibt die Fig. 7 eine solche Partie eines ebenfalls ganz kleinen Eies wieder. In allen diesen drei Figuren erkennt man, dass die Zellen sich in zwei ganz verschiedene Zellarten differenziert haben, nämlich teils in auffallend grosse, gleichsam bauchig aufgeblasene, mit grossem, weniger mitomreichem Protoplasma und grossem kugeligem Kern versehene Zellen, welche meistens durch die ganze Dicke des Follikelepithels reichen, und teils in ganz kleine, mit kleinem Kern und spärlichem Protoplasma versehene Zellen, welche zwischen und zuweilen nach aussen von den grösseren eingefügt liegen. Das Protoplasma der grösseren Zellen sammelt sich oft an einer Stelle des Umfangs des grossen Kerns und strahlt von hier aus, mehr oder weniger deutlich radiär, gegen die Zellperipherie, an welcher eine dünne membranartige Schicht, eine Art Zellmembran, sichtbar ist; in der Mitte dieser Protoplasmaansammlung bemerkt man Körner, welche als Diplosomen erscheinen (Fig. 8 der Taf. II). Die nach innen (unten) von dem Follikelepithel vorhandene Zona radiata ist allmählich dicker geworden, und bei genauer Untersuchung der hierfür geeigneten Präparate (Fig. 3 der Taf. II) bemerkt man, dass durch sie eine grosse Anzahl feiner Fasern vertikal, d. h. radiär, hindurchläuft, welche Ausläufer der Follikelzellen sind und zur Eioberfläche hervordringen; nach innen von der Zona ordnen sie sich noch eine kleine Strecke fortwährend radiär, um dann in das Eiprotoplasma überzugehen. In den danach folgenden Stadien der Eientwicklung verdickt sich das Follikelepithel allmählich mehr und mehr und erscheint als mehrschichtig. Die Fig. 4 stellt die zwei unteren Drittel eines Vertikalschnitts desselben von einem 1 mm. grossen Eie von Raja radiata dar; man sieht hier die grossen Follikelzellen, dicht aneinander gedrängt, in mehreren Schichten gelegen, und zwischen ihnen einige kleinere Zellen; von den grösseren Zellen gehen Fortsätze durch die nunmehr dickere (hellrot gefärbte) Zona radiata zur Eioberfläche, in welche sie eindringen, um sich mit ihr zu vereinigen. Die Fig. 10 stellt ebenfalls den grössten Teil von der Dicke des Vertikalschnitts von einem 5 mm. grossen Ei von Raja radiata und Fig. 12 einen ebensolchen Schnitt, in seiner ganzen Dicke, von einem 6 mm. grossen Ei derselben Rochenart dar. Man erkennt hier in sehr deutlicher Weise die zwei verschiedenen Zellarten, von denen die grossen, ballonartig angeschwollenen mit ihrem reichlich, in der Zellperipherie oft ganz lose angeordneten und radiierenden Mitomgeflecht und ihrem grossen kugeligen Kern nach unten (innen) hin einen bald dickeren, bald schmaleren Ausläufer aussenden, welcher durch die noch weiter verdickte Zona radiata, entweder in gerader, radiärer, Richtung oder auch schief verlaufend, gebogen, geknickt oder spiralig, durch die ziemlich engen Kanäle der Zona bis zur Eioberfläche zieht und in etwas verschiedener Weise, oft kegel- oder »trichterförmig» erweitert, mit dem Protoplasma des Eies zusammenhängt. Zwar lassen sich nicht an den Schnitten aller dieser Zellen die Fortsätze nachweisen und verfolgen, weil sie gewöhnlich nicht in gerader, radiärer Richtung von der Zelle auslaufen und weiter ziehen; durch die Untersuchung von Schnittserien überzeugt man sich jedoch, dass alle diese Zellen mit solchen, bald

dickeren, bald schmaleren Ausläufern versehen sind. Zuweilen gehen von einzelnen Zellen sogar mehrere Ausläufer aus, oder ein dicker Fortsatz teilt sich, wie in der Fig. 12 der Taf. II, beim Durchtritt durch die Zona in zwei oder mehrere Äste.

Die zweite Art von Zellen in dem Follikelepithel lässt sich an solchen Vertikalschnitten, welche durch die Medianpartie der Eier gelegt sind, mit Erfolg studieren. Die beiden Fig. 10 und 12 der Taf. II zeigen nun, dass diese Zellen in radiärer (vertikaler) Richtung die ganze Epithelschicht durchlaufen, obwohl sie hier und da zwischen den grossen, ballonartig angeschwollenen Zellen oft gebogen verlaufen müssen. Die Form der zweiten Art von Zellen ist ganz schmal, beginnt aussen und endigt innen mit je einem fussartig etwas erweiterten Ende und verdickt sich spindelförmig ein wenig in dem Teil, wo der länglich ovale Kern gelegen ist; der Kern liegt bald der Aussenfläche des Follikelepithels nahe, bald aber auch weiter nach innen hin und zuweilen sogar in der inneren Endpartie der Zelle.

Zuweilen hat es nun den Anschein, als ob auch von diesen Zellen Ausläufer ausgingen, welche durch die Zona zur Eioberfläche ziehen, wie es an den Fig. 10 und 12 wiedergegeben ist. Schon bei der Chimaera wurde diese Frage berührt. Definitiv kann ich die Sache nicht verneinen, jedoch ist es wohl weit wahrscheinlicher, dass solche Bilder davon herrühren, dass abgeschnittene Ausläufer der grossen Zellen in der Nähe der anderen Zellen in die Zona eindringen und von diesen auszulaufen scheinen. An Tangentialschnitten der Zona erkennt man, dass die die Ausläufer der Zellen beherbergenden Kanäle in diesem Stadium der Eientwicklung nicht dicht aneinander liegen; Fig. 11 der Taf. II stellt einen etwas schief getroffenen solchen Schnitt dar, an welchem man die dunkel gefärbten, quer oder schief abgeschnittenen Zellausläufer in ihrer natürlichen Anordnung bemerkt; am oberen Rand der Figur sieht man die schief getroffene Oberfläche der Zona mit dem Netz der Fussenden der zweiten Art von Zellen. In den zwischen diesen, die Ausläufer führenden Kanälen befindlichen Partien der Zona erscheint ihre Substanz undeutlich körnig oder sogar fein netzartig alveolär und färbt sich mit Hämatoxylin kaum oder nur äusserst schwach, dagegen mit dem Eosin stark; falls von den Zellen der zweiten Art Ausläufer durch sie zögen, würden die Kanäle und die in diesen durchziehenden Ausläufer weit zahlreicher sein, als die Fig. 11 zeigt. Nach aussen von dem Follikelepithel findet sich stets eine Blutgefässe führende bindegewebige Hülle, die Theca folliculi, welche in Fig. 12 (wie auch in den Fig. 3 und 2) wiedergegeben ist.

Bei *Raja clavata* sind nun die betreffenden Strukturverhältnisse sehr ähnlich. In der Fig. 4 der Taf. II liegt ein Vertikalschnitt des Follikelepithels von einem 6 mm. grossen Ei von dieser Roche vor. Das ganze Epithel ist zwar weniger dick; die beiden Zellarten, v. a. die grösseren Zellen, sind hier relativ ansehnlicher, die der anderen Zellart aber kürzer. Der Hauptsache nach ist indessen, wie erwähnt, der Bau bei den beiden Rochenarten ganz ähnlich.

Weil es von Interesse war, zu erfahren, wie sich die Kerne der beiden Zellarten zu der Biondilösung verhalten, habe ich dies untersucht und teile in den Fig. 18 und 19 der Taf. I je ein Bild von Vertikalschnitten des Epithels dieser beiden Rochen mit. Die Fig. 18 ist von Raja radiata, die Fig. 19 von Raja clavata. Alle Kerne der zweiten Zellart färben sich, wie die Fig. zeigen, grün; die Kerne der grossen Zellart zeigen entweder, wie in Fig. 18, sowohl rote als grüne Chromatinkörner, den Nucleolus aber rotviolett, in Fig. 19 ist der Nucleolus, sowie ein Teil der Chromatinkörner, violett, nicht grün.

Bei der höheren Ausbildung und Vergrösserung der Rocheneier tritt eine auffallende Reduktion des Follikelepithels ein. Die Dicke desselben wird immer geringer, und im Zusammenhang hiermit werden die radiären Zellen (der zweiten Art) immer kürzer, wie auf Taf. II die Fig. 13 und 14 von der Raja radiata und Fig. 5 von Raja clavata zeigen. Diese Zellen, welche nunmehr wie ein Zylinderepithel erscheinen und Zwischenräume zwischen sich darbieten, durch welche man zwischen den Zellen vorhandene quere Verbindungsfäserchen laufen sieht, ähneln nunmehr den Zellen des Follikelepithels von Acanthias, und dies um so mehr, als nun die meisten Kerne dieser Zellen in der Nähe der äusseren Zellen liegen; die Chromatinkörner dieser Kerne sind auch meistens in ihrer Grösse und Anzahl reduziert. Vor allem sind aber die grossen ballonförmigen Zellen mehr oder weniger degeneriert; sie sind nunmehr nur ganz sparsam vorhanden und liegen nicht in mehreren Schichten; aber auch ihr Aussehen ist grösstenteils verändert, ihr Protoplasma und die Chromatinkörner ihres Kerns sind vermindert, der Kern ist sehr oft eingesunken und zusammengefallen, von der Seite betrachtet, etwa halbmondförmig gestaltet, wie es in den Fig. 13 und 14 (Taf. II) wiedergegeben ist. Man findet nicht mehr Fortsätze von ihnen durch die zwar noch vorhandene, aber sehr verdünnte Zona radiata zur Eioberfläche ziehen. Zwischen den radiären Zellen trifft man ferner sehr oft

zahlreiche eigentümliche Körner (Fig. 13 und 14), welche sich, wie die Dotterkugeln, im Hämatoxylin schwarz färben. Die Fig. 13 und 14 rühren von Eiern von 13—15 mm. Durchmesser, die Fig. 5 von einem Ei von 20 mm., also von beinahe reifen Eiern, her.

* * *

Wenn ich nun die für die vorliegende Frage wichtigsten Ergebnisse dieses Abschnittes zusammenzufassen suche, soll hier folgendes hervorgehoben werden:

1. An den Eiern der bisher untersuchten Haifische findet sich stets ein Follikelepithel, welches, wie schon seit lange von verschiedenen Forschern, Gegenbaur, Balfour, Giacomini, Schmidt u. a. geschildert worden ist, an den ganz jungen Eiern einschichtig und niedrig ist, in etwas mehr ausgebildeten Stadien aber sich erhöht und vermehrt, wobei es zuerst mehr kubisch und sogar zylindrisch wird. Bei den *Selachiern* bleibt es in der Regel fortwährend einschichtig und zylindrisch. Bei den *Rochen* und ebenfalls bei der holocephalen *Chimaera* differenziert sich das Epithel zu zwei Zellarten von verschiedener Grösse und Form, welche sich in einer charakteristischen Weise untereinander anordnen und eine gewisse »Mehrschichtigkeit» darbieten, indem die eine Art der Zellen, welche blasen- oder flaschenförmig anschwellen, sich mit ihrem kernführenden Zellkörper gewöhnlich in mehr als einer Schicht lagern, wobei aber der von ihnen nach innen hin auslaufende Fortsatz den inneren Saum des Follikelepithels erreicht. Die Mehrschichtigkeit ist also in der Regel mehr illusorisch als wirklich vorhanden.

In der weiteren Ausbildung dieses Follikelepithels trifft schon früh nicht nur ein Stillstand, sondern sogar eine Reduktion ein, indem die Zellen niedriger werden und sich in ihrem Zellkörper und Kern degenerationsähnliche Veränderungen zeigen, so dass in dem reifen Stadium das ganze Epithel eine mehr oder weniger starke degenerative Rückbildung darbietet; bei den Tieren, in deren Follikelepithel eine Art »Mehrschichtigkeit» vorkam, schwindet in der Regel auch dieses Verhältnis.

2. Bei *Chimaera* und bei den *Rochen* fand ich konstant, dass schon von frühen Stadien an wenigstens die eine Art der Zellen (die grössere, flaschenförmige), *protoplasmatische Fortsätze* in geringerer oder zahlreicherer Menge nach innen hin senden, welche Fortsätze die eigentliche protoplasmatische Oberflächenschicht des Eies erreichen und mit ihrem Protoplasma in Verbindung treten. Sobald eine deutliche Zona radiata ausgebildet wird, verlaufen diese Fortsätze oder Ausläufer der Follikelzellen durch die recht zahlreichen Kanälchen dieser Zona hindurch und lassen sich an medianen Vertikalschnitten verfolgen. In den späteren Stadien der Eiausbildung scheinen sich diese Verbindungsausläufer stark zurückzubilden und zu verschwinden.

Bei den *Selachiern* ist es schwerer, die inneren Ausläufer der Follikelzellen nachzuweisen; manches deutet jedoch darauf hin, dass sie während einiger Zeit vorkommen, um dann auch zu Grunde zu gehen.

Die Knochenfische.

Taf. III—V.

»Der interessanteste Theil des Fischeies», sagt Brock [1]) in seinen vorzüglichen »Beiträgen», »sind unstreitig seine Hüllen, deren complicirter Bau von jeher die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gelenkt hat». Brock hat in dieser seiner Abhandlung auch eine Übersicht der betreffenden Literatur bis 1878 geliefert, so dass ich auf dieselbe hinweisen kann und nur die aller wichtigsten Momente hier anzuführen brauche.

Rathke (1833) und v. Baer (1835) scheinen zuerst dieser Frage Aufmerksamkeit gewidnet zu haben; gegenüber ihren »für uns heute fast unverständlichen Angaben» ist die Darstellung von Agassiz und Vogt (1845) von grundlegender Art, indem sie die Haupteihülle (la membrane coquillière) die Zona radiata, entdeckten, deren chagrinierte Flächenzeichnung sie wahrnahmen und als Ausdruck von Porenkanälchen deuteten; nach innen von dieser Hülle sei noch eine wahre Dotterhaut vorhanden. Leuckart (1853) nahm dieselben Hüllen an. Durch die schon oben erwähnte Arbeit Johannes Müller's (1854) über die mit Röhrchen versehene, dicke gelatinöse Hülle der Eier des Barsches und seine Differenzierung der betreffenden Art von Hüllen der Follikelzellen von den sekundären des Vogeleies wurde die Lehre von den Eihüllen im ganzen befördert, wonach die Entdeckung der Mikropyle durch Doyère (1855) und die weitere Würdigung derselben durch Bruch (1855) die Aufmerksamkeit auf die Hüllen der Fischeier noch mehr, und zwar ganz besonders durch die Arbeit von Reichert (1856), richtete. Letzterer Forscher unterschied zwei Eihüllen, die punktierte (Zona radiata), und die nach aussen von ihr gelegene homogene zweite Eihülle, an welcher die Zöttchen, falls vorhanden, sitzen. Dann stellte Kölliker (1858) fest, dass die Streifung der Zona radiata der Ausdruck wirklicher, die Zona durchsetzender Kanälchen ist; in ihr unterschied er zwei Schichten, die »poröse Dotterhaut» und die äussere Lamelle derselben; die Zöttchen gehören zu dieser Dotterhaut; ob aber noch dazu eine besondere, wirkliche Dotterhaut existiert, liess Kölliker unentschieden. A. Thomson (1859) und Ransom (1867) traten dagegen entschieden für die Existenz einer inneren wirklichen Dotterhaut ein. Waldeyer (1870) und His (1873) hatten sie nicht wahrnehmen können, wogegen Oellacher (1872) und Eimer (1872) sie als sichergestellt annahmen.

Brock gab dann eine nähere Darstellung seiner eigenen Befunde. Er konnte »ausser den secundären und oft erst spät auftretenden Eihüllen, wie die Gallertkapsel des Barsches und verwandte Gebilde», nur *eine* wirkliche Eihaut unterscheiden, und zwar die als *Zona radiata* bezeichnete. Was die von Reichert und Kölliker beschriebene äussere Lamelle derselben betrifft, trug er Bedenken, sie als konstant zu erklären. Die Querstreifung scheint ganz ausnahmslos vorhanden zu sein; an frischen Präparaten ist sie immer nachzuweisen. Nach aussen sitzen auf der Zona die bekannten länglichen keulenförmigen Zöttchen, welche, von der Oberfläche betrachtet, die chagrinierte Zeichnung geben, die aber nicht bei allen Knochenfischen sich finden. Die nach innen von der Zona von mehreren Autoren beschriebene eigentliche Dotterhaut (Membrana vitellina) konnte Brock nicht bestätigen, so dass nach ihm diese Frage bis auf weiteres noch offen zu lassen ist. Vom Dotter selbst zeigt besonders die äussere Schicht Eigentümlichkeiten, welche jedenfalls im Zusammenhange mit der Ernährung und dem Wachstum des Eies stehen. Wie Gegenbaur zuerst nachwies, findet sich, wenn der wachsende Dotter sich mit körnigen Einlagerungen erfüllt, eine äussere Randschicht, die sich davon frei erhält und das homogene feinkörnige Aussehen des jungen Dotters bewahrt. Er fand diese »helle Randschicht» bei Vögeln, Selachiern und Reptilien; bei Knochenfischen wies sie His nach und bezeichnete sie als die »Zonoidschicht». An reifen (und nahezu reifen) Eiern von Knochenfischen ist diese Schicht verschwunden, und statt derselben findet man die Rindenschicht von His. An der Gegebaur'schen Randschicht entdeckte Eimer bei der Ringelnatter eine radiäre Streifung, welche er für Ausläufer des Follikelepithels in den Dotter erklärte. Es gelang Brock, auch bei mehreren Knochenfischen diese Streifung nachzuweisen, und er »möchte fast glauben, dass wir es hier mit einer allgemeinen Erscheinung zu thun haben und dass diese Streifung in vielen Fällen nur darum vermisst wird, weil sie nur in einer bestimmten Entwicklungsperiode deutlich ausgeprägt erscheint». Meist nimmt diese Streifung nur einen Teil der Randschicht ein, so dass letztere dann aus zwei Lagen zusammengesetzt erscheint, einer äusseren gestreiften und einer inneren,

[1]) Y. Brock, *Beiträge zur Anatomie und Histologie der Geschlechtsorgane der Knochenfische.* Morphologisches Jahrbuch. 4. Band, 1878.

ebenso breiten homogenen, welche letztere aber bei Perca fehlte; die Grenze zwischen beiden Schichten ist eine meist scharfe Linie. Diese ganze Lage gehört dem Dotter. Dass die Follikelepithelien Ausläufer durch die Zona radiata senden, hält Brock für fast gewiss, doch setzt das Ei der Knochenfische der Verallgemeinerung dieser Anschauung und besonders der Übertragung der Eimer'schen Anschauung nicht unerhebliche Schwierigkeiten entgegen. Eine solche fand Brock z. B. in der verschieden feinen Streifung der Schichten. »Wenn die Streifung der Zona radiata, woran wohl nicht mehr zu zweifeln ist, den optischen Ausdruck von Porencanälchen wiedergibt», so lässt sich schwer verstehen, wie so grobe Ausläufer, wie wir nach der Streifung der Zonoidschicht annehmen müssen, durch so feine Röhrchen kommen sollen, abgesehen davon, dass auch ihr Weg durch die Zöttchenschicht unklar ist. Dazu kommt noch die Gestalt der grossen platten Zellen des Follikelepithels an den jungen Eiern. Brock fühlte sich jedoch überzeugt, »dass das Follikelepithel in der That die vornehmste, wenn nicht einzige Quelle für die Ernährung und das Wachsthum des Dotters ist und dies durch die Ausläufer bewerkstelligt, welche es durch die Zona radiata hindurch in den Dotter schickt». Die Zöttchen sind aber nichts weiter als sekundäre Anhangsgebilde der Zona radiata, welche weder mit dem Follikelepithel, noch mit dem Dotter etwas zu tun haben. Was das succesive Auftreten der einzelnen Eihüllen betrifft, sah Brock überall zuerst die Zona radiata auftreten und erst, wenn diese eine gewisse Dicke erlangt hat, ungefähr gleichzeitig aussen die Zöttchen und innen die gestreifte Zonoidschicht erscheinen. Was dann das Follikelepithel betrifft, dessen Existenz bei jungen Eiern von His verneint wurde, betonte Brock, dass das Fischei zu allen Zeiten eine Granulosa besitzt, welche zwar an jüngeren Eiern schwer sichtbar ist, aber durch Versilberung als eine Mosaikzeichnung nachgewiesen werden kann und aus grossen, platten, polygonalen Zellen besteht; je mehr die Eier wachsen, desto kleiner werden diese Zellen, aber auch höher und an reifenden Eiern zuletzt kubisch oder keilförmig.

Brock stützte seine Darstellung auf die Untersuchung von mehr als 50 verschiedenen Arten von Knochenfischen.

Im Jahre 1885 veröffentlichte Owsiannikow [1]) eine grössere Abhandlung über das Ei, hauptsächlich bei Knochenfischen, und beschrieb hierbei die Verhältnisse bei jeder Art für sich. Die von ihm behandelten Fische waren Salmo trutta, Perca fluviatilis, Lota vulgaris, Osmerus eperlanus, Acerina vulgaris, Gasterosteus, Coregonus, Esox, Anguilla fluviatilis und ausserdem noch Petromyzon fluviatilis. Auf seine Einzelangaben komme ich unten bei der Besprechung der Eier der verschiedenen Fischarten zurück.

In seiner im Jahre 1888 veröffentlichten Abhandlung über die ovarialen Eier einiger Knochenfische gab Scharff [2]) auch eine Darstellung ihrer Membranen. Bei Trigla gurnardus, sagt er, zeigt die Zona radiata keine deutliche Streifung, am frischen Ei ist sie jedoch gut sichtbar; sie ist oft körnig und färbt sich stark in Karmin und Hämatoxylin. Nach innen von ihr findet sich eine viel breitere Schicht, welche an Schnitten die innere Partie der Zona sei, indem die Streifen durch beide sich fortzusetzen scheinen; beide Schichten sind radiiert, mit feinen radiierenden Poren versehen. »Ich war», sagt Scharff, »zuerst geneigt, diese beiden Schichten als zu einer einzigen Membran, zur Zona radiata, gehörig zu betrachten; ihre halbflüssige Beschaffenheit unterscheidet die andere Schicht von der viel stärkeren und elastischen Zona radiata». Diese Zonoidschicht von His färbt sich nur wenig und verschwindet am reifen Ei. Scharff war geneigt, diese Zonoidschicht als eine besondere Eimembran und nicht als eine modifizierte äussere Schicht des Dotters aufzufassen. Bei Blennius pholis fehlt die Zonoidschicht. Hinsichtlich der Frage von einer dünnen Membran nach innen von der Zona radiata, scheint der Verf. nicht zu sicheren Schlüssen gelangt zu sein; theoretisch, meint er, würde sie aber manches erklären, was jetzt schwerverständlich erscheint. Das Follikelepithel bildet gewöhnlich eine einfache Lage polygonaler Zellen (Trigla). Bei Blennius pholis wird diese Schicht etwas modifiziert, indem die Zellen an einer Seite des Eies ausgezogen werden und sich gegen die Eioberfläche verschmälern; zwischen den Zellen findet sich eine »interstitielle Substanz». In einer ringförmigen Partie ist das Follikelepithel von dieser Oberfläche getrennt und der Hohlraum mit einer Schleimsubstanz gefüllt.

Calderwood [3]) glaubte an der Innenfläche der Zona radiata der Ovarieneier von *Solea* eine Membran gefunden zu haben; ob sie vom Dotter oder von der Zona selbst gebildet wird, blieb unentschieden; eine Membran an der Aussenfläche der Zona radiata war nicht zu finden.

Nach dieser Durchmusterung der wichtigsten betreffenden Spezialliteratur kehre ich wieder zu den oben schon hervorgehobenen allgemeinen Übersichten des Themas zurück, welche in Waldeyer's »Die Geschlechtszellen» (O. Hertwig's Handbuch) und Korschelt-Heider's Lehrbuch in den Jahren 1901—1902 veröffentlicht worden

[1]) Ph. Owsiannikow, *Studien über das Ei, hauptsächlich bei Knochenfischen.* Mém. de l'Acad. imp. d. Sciences de St. Petersbourg. T. 23, N:o 4, 1885.

[2]) Robert Scharff, *On the Intra-Ovarian Egg of some Osseous Fishes.* Quart. Journal of Microsc. Science. Vol. 28. N. S., 1888.

[3]) W. L. Calderwood, *A Contribution to our Knowledge of the Ovary and Intra-ovarian Egg in Teleosteans.* Journal of the Marine biological Association of the United Kingdom. Vol. II (N. S.) 1891—92.

sind, und zwar um zu zeigen, was man jetzt auf autoritativer Seite aus den Spezialforschungen auf diesem Gebiete als stichhaltig und erwiesen betrachtet.

In dem Kapitel über die Eihüllen hebt also Waldeyer hervor, dass die bei den meisten Wirbeltieren charakteristische Eihülle, welche als *Zona radiata* bezeichnet worden ist, bei den Knochenfischen eine beträchtliche Stärke und Resistenz erhält und nicht selten eine mehrfache Schichtung darbietet. Die Streifung der Zona muss auf feine Porenkanäle zurückgeführt werden, wie dies schon von Johannes Müller bei Perca nachgewiesen wurde. Waldeyer, welcher früher die Zona als vom Follikelepithel gebildet ansah, hat sich nunmehr Korschelt und Heider angeschlossen und fasst sie als eine vom Ooplasma ausgehende Bildung auf. Die grössten Schwierigkeiten bieten indessen die Hüllen der Fischeier. Das Chorion des Eies der Teleostier besteht bei vielen von ihnen aus der Zona radiata und der Zottenschicht; erstere liegt nach innen und ist von feinen Porenkanälchen durchsetzt, welche bei der Flächenansicht eine feine Punktierung, auf optischen oder wirklichen Durchschnitten die bekannte radialstreifige Struktur verursachen. Öfters ist an ihr eine äussere Schicht durch eine deutlich ausgeprägte Grenze von dem Rest unterschieden und durch verschiedenes Färbevermögen ausgezeichnet; neben der radialen Streifung kann auch eine konzentrische Schichtung vorhanden sein. Die Zottenschicht besteht bei Leuciscus rutilus (nach Hoffmann) und Alburnus rutilus (nach Brock) aus keulenförmigen Zapfen, welche palisadenartig nebeneinander gestellt sind u. s. w.; sehr häufig ist aber diese Schicht rudimentär oder fehlt sogar ganz, z. B. beim Hecht, bei den Salmoniden etc., oder sie ist auch modifiziert und durch andere Strukturen ersetzt. Die merkwürdigsten Verhältnisse zeigt die äussere Eihaut des Barscheies; »Leider ist die Deutung der Schicht trotz zahlreicher über sie erschienener Untersuchungen noch strittig«. Die Zona radiata ist bei Perca fluviatilis besonders deutlich in eine schmalere äussere und breite innere Lage gesondert; nach aussen davon liegt die dicke Müller'sche Gallertschicht, welche teils als eine Bildung eigener Art, teils als eine modifizierte Zöttchenschicht gedeutet worden ist und worauf unten bei der Darstellung der Percaeier hingewiesen wird.

»Die Unsicherheit«, sagt Waldeyer, »welche in der Deutung der Eihüllen der Fische besteht, hat ihren Grund darin, dass wir über ihre Entwickelungsweise nicht genügend orientiert sind. Auch hier begegnen wir zweierlei Angaben. Nach der einen (Kölliker, Mark) bildet sich im Follikel zunächst die Zottenschicht und später erst, zwischen ihr und der Eioberfläche, die Zona radiata, welche demgemäss kein Produkt der Granulosazellen wäre, sondern vom Ei ausgeschieden würde. Dann wird die Zona radiata »Dotterhaut« genannt. Nach der herrschenden Auffassung dagegen ist das Verhältnis umgekehrt (Brock); die Zona radiata ist, wie bei anderen Wirbeltiereiern, ein Produkt der Granulosa, ebenso auch die Zöttchenschicht.« Die ganze Eikapsel der Fische wäre dann als Chorion zu deuten. Die von vielen Forschern nach innen vom Chorion angenommene äusserst zarte Membran, die »Dotterhaut« dieser Forscher, muss mindestens als im hohen Grade zweifelhaft angesehen werden.

Nach Korschelt und Heider (1902) erreicht die Zona radiata, welche sich als bleibende Hülle bei Cyclostomen, Teleostiern und Ganoiden findet, zuweilen eine bedeutende Stärke, und sondert sich oft in zwei Schichten; wenigstens darf man annehmen, dass die beiden radiär gestreiften Hüllen den gleichen Ursprung haben. Der Eihaut aufsitzend kommt bei manchen Fischen (z. B. bei den Cyprinoiden) noch eine ganz gleichmässige Schicht kleiner Zöttchen hinzu, welche schon im Follikel vorhanden ist.

* * *

Als ich zum Studium der Eihüllen der Teleostier überging, war es meine Absicht, hierzu nur einige wenige Typen derselben auszuwählen. Die mehr oder weniger umfassenden und z. T. eingehenden Untersuchungen einer Reihe anderer Forscher, unter denen besonders diejenigen von Brock hervorgehoben werden sollen, gaben mir keine Aussicht, auf diesem Gebiete viel weiter zu kommen, und zwar vor allem deshalb, weil die betreffenden Strukturverhältnisse oft so klein und fein sind, dass man sich nicht selten an der Grenze des deutlich Wahrnehmbaren zu befinden scheint; dies ist besonders hinsichtlich der Struktur der Zona radiata und der nach innen von ihr gelegenen Oberflächenschicht des Eiprotoplasmas der Fall. Dazu kam noch die Erfahrung, sowohl die meiner Vorgänger als auch meine eigene, dass das eigentliche Follikelzellgewebe nicht nur meistens sehr einfach gebaut zu sein pflegt, sondern dass die von mir gesuchten Ausläufer dieser Zellen nach innen hin so äusserst schwer verfolgbar sind, dass nur eine geringe Hoffnung vorlag, ihr Verhalten sicher und genau eruieren zu können. Zwischen dem entsprechenden Verhalten dieser Zellen und ihrer Ausläufer bei den Rochen und den Reptilien und Vögeln war bei den Knochenfischen in dieser Beziehung ein grosser Unterschied. Indessen hatten mich die klassischen

Befunde Johannes Müller's an den Eiern von Perca gefesselt, und da ich die Ausläufer der bei ihnen vorhandenen, so eigentümlich modifizierten Follikelzellen sicher zum Eikörper hinein zu verfolgen vermochte, hoffte ich noch andere derartige Verhältnisse finden zu können. Und so setzte ich, trotz der ursprünglich beabsichtigten engeren Begrenzung, diese Untersuchungen noch bei einer Anzahl anderer, mir zugänglicher Vertreter der Ordnung der Teleostier fort. Die von mir hier unten zu beschreibenden eigentümlichen Verhältnisse bei Gobius niger und Esox bellone ermutigten auch hierzu, obwohl sie nicht besonders geeignet waren, das eigentlich vorliegende Problem des Verhaltens der verbindenden inneren Ausläufer der Follikelzellen bei den Knochenfischen weiter zur Lösung zu führen.

Ich habe diese Bemerkungen hier vorausgeschickt, um zu erklären, dass ich bei dieser Untersuchung auf einige besondere Bauverhältnisse eingegangen bin, obwohl sie das eigentliche Thema derselben nur indirekt berühren.

Von den Knochenfischen, deren Eihüllen ich etwas eingehender studierte, habe ich hier folgende zur Darstellung ausgewählt: [1])

Fam. *Labridae: Ctenolabrus suillus* Lin. (*Labrus rupestris* Lin.).
Fam. *Percidae: Perca fluviatilis* Lin.; *Lucioperca lucioperca* (Lin.).
Fam. *Scombridae: Scomber scombrus* Lin.
Fam. *Pleuronectidae: Solea solea* (Lin.).
Fam. *Gobiidae: Gobius niger* Lin.; *Gobius flavescens* Fabricius (*G. ruuthensparri* Euphr.).
Fam. *Cottidae: Cottus scorpius* Lin.
Fam. *Callionymidae: Callionymus lyra* Lin.
Fam. *Zoarcidae: Zoarces viviparus* Lin.
Fam. *Gadidae: Gaidropsarus maculatus* (Risso); (*Onos vulgaris* Yarr.); *Raniceps raninus* (Lin.); *Lota lota* (Lin.).
Fam. *Scombresocidae: Esox bellone* Lin.
Fam. *Gasterosteidae: Gasterosteus aculeatus* Lin.; *Spinachia spinachia* Lin.
Fam. *Fierasferidae: Lucius lucius* (Lin.).
Fam. *Cyprinidae: Abramis brama* (Lin.).
Fam. *Clupeidae: Clupea sprattus* Lin.
Fam. *Salmonidae: Salmo salar* Lin.; *Coregonus lavaretus* Lin.

Auf den Taf. III, IV und V ist eine Anzahl von Abbildungen der betreffenden Teile von diesen Fischen zusammengestellt. Sie sind alle in derjenigen Vergrösserung, welche das Zeiss'sche Apochr. Imm. Obj. 2 mm. Ap. 1,30 und Komp. Ok. 12 liefert, wiedergegeben. Zwar wäre es vielleicht angemessen gewesen, die Bilder noch 2—3 mal linear vergrössert abzubilden; ich wollte diese Strukturverhältnisse aber gerne, des Vergleiches wegen, bei den Knochenfischen in derselben Grösse darstellen, wie die entsprechenden bei den Haifischen, Reptilien, Vögeln und Säugetieren abgebildeten. Die Beschreibungen sollen im allgemeinen ganz kurz gehalten sein, und dies um so mehr, als die Verhältnisse bei manchen von den untersuchten Teleostiern einander im wesentlichen ähnlich sind.

1. *Scomber scombrus* Lin. An den noch ganz jungen Eiern dieses Fisches sieht man (Fig. 1 der Taf. III) das Follikelepithel eine einfache Schicht stark abgeplatteter Zellen mit ziemlich spärlichem Protoplasma darstellen. Auswendig liegt an ihm eine dünne bindegewebige Schicht oder nur eine Endothelschicht; nach innen von dem Follikelepithel findet sich eine sehr dünne Lamelle, welche die in der Ausbildung begriffene Zona radiata ist (in der Fig. 1 rot gefärbt); nach unten (innen) von ihr bemerkt man eine dickere Schicht radiierender, feiner, mit aneinander gereihten Körnern versehener, schwarzgefärbter Fasern, welche als die Zonoidschicht aufzufassen ist; dann folgt eine dünne, undeutlich körnige Schicht und schliesslich die Grenze des eigentlichen Eiprotoplasmas.

Wenn man dann zu den höher entwickelten, beinahe reifen Eiern übergeht (Fig. 2), so findet man, dass die Zellen des Follikelepithels zwar etwas höher geworden, aber doch noch recht niedrig sind. Nach unten (innen) von ihnen liegt eine durch die Hämatoxylinfarbe schwarzgefärbte Schicht, in welcher man körnige, radiierende Fasern bemerkt; nach unten (innen) von dieser Schicht liegt eine andere, welche die schwarze Farbe nur zum Teil angenommen hat und im übrigen eosinrot ist, aber eine Fortsetzung der radiierenden Fasern der äusseren schwarzen Schicht enthält. Man kann nun die äussere schwarze Schicht als Zona radiata und die innere als Zonoidschicht bezeichnen; sie scheinen sich hauptsächlich dadurch zu unterscheiden, dass die äussere die Hämatoxylinfarbe bei der Differentiation intensiver behält als die innere, was die Fig. 3 deutlich zeigt, indem hier alle Radiärfasern der inneren Schicht noch schwarz sind. Die äussere Schicht scheint sich dadurch auszuzeichnen, dass zwischen ihren Radiärfasern eine Substanz abgelagert worden ist, welche ebenfalls die Hämatoxylinfarbe intensiv behält. Nach innen von den beiden Schichten liegt das Eiprotoplasma mit in ihm vorhandenen schwarzgefärbten Dotterkugeln. An Tangentialschnitten der Zona radiata (Fig. 4) bemerkt man in der schwarzgefärbten Schicht

[1]) Die Namen der hier aufgeführten Fische sind nach der Arbeit von Einar Lönnberg »*De svenska ryggradsdjurens vetenskapliga namn*» angegeben.

ziemlich regelmässig angeordnete helle Punkte und in der Mitte zwischen den beiden schwarzen Partien eine rötlich gefärbte mit ebensolchen hellen Punkten; diese letztere ist die hier zum Teil vom Messer getroffene innere Schicht; und alle die erwähnten Punkte entsprechen, wie sich zeigt, quergeschnittenen Kanälchen.

Ich versuchte auch bei Scomber die Färbung mit der Biondilösung. Die Kerne der Follikelepithelzellen färbten sich grün, die äussere Zonaschicht intensiv rot und die körnigen Streifen ebenfalls rot.

2. *Callionymus lyra* Lin. Im Anschluss an die Schilderung der fraglichen Verhältnisse bei Scomber will ich zuerst diejenigen bei *Callionymus* besprechen und folge also im ganzen weder der systematischen Anordnung der Knochenfische, noch der Nummerfolge der Figuren auf den Tafeln. Ich wähle hierzu eben den Callionymus, weil die Struktur der Eihüllen dieses Tieres nicht nur derjenigen von Scomber ähnlich, sondern auch weil sie besonders deutlich demonstrierbar ist. Das Follikelepithel der sich anreifenden Eier besteht aus einer Schicht nicht hoher Zellen, zwischen denen man teilweise kleine Hohlräume bemerkt (Fig. 13 der Taf. III). Nach innen von ihr befindet sich eine auffallend dicke Schicht, welche in ihrer ganzen Dicke von langen, geraden, radiierenden Streifen durchzogen ist, die durch hellere Streifen getrennt sind; bei starker Färbung mit Hämatoxylin und Eosin wird diese ganze Schicht dunkelschwarz gefärbt, nach weitergeführter Differenzierung (Fig. 13) behält die äussere Lage derselben noch lange die schwarze Farbe, wobei jedoch in ihr hellere, rötlich gefärbte Streifen hervortreten; in der übrigen Partie der Schicht wird die schwarze Farbe mehr oder weniger stark ausgezogen, und man erhält dann die als direkte Fortsetzungen der erwähnten schwarzen Streifen der Aussenschicht vorhandenen radiären, undeutlich körnigen Streifen entweder schwarz oder heller grau oder auch, noch weiter differenziert, in roter Eosinfarbe (Fig. 13). Offenbar hat man hier eine besonders kräftig ausgebildete *Zona radiata* mit sie durchziehenden, zahlreichen, radiierenden Kanälchen vor sich; an Tangentialschnitten der Zona (Fig. 14) sieht man in einer helleren Schicht schwarz gefärbte Kügelchen, welche den der Quere nach getroffenen Streifen entsprechen. Nach innen von dieser dicken Zona, welche bei noch weiterer Ausbildung des Eies etwas weniger dick wird, stösst die Oberflächenschicht des Eiprotoplasmas hinzu, und zwar mit einer Lage, in welcher man nur undeutlich eine radiärstreifige Anordnung des Mitoms bemerkt; dann vermehren sich bei fortgesetzter Ausbildung die Dotterkugeln immer mehr und stossen zuletzt an die Zona selbst an.

3. *Raniceps raninus* (Lin.). Hier findet man an den anreifenden Eiern nach innen von einem wenig hohen, im Vertikalschnitt von der Seite gesehen, aus viereckig-rektangulären Zellen bestehenden, einschichtigen Follikelepithel (Fig. 17 der Taf. III), eine äussere, sich mit Hämatoxylin schwarz färbende Lamelle, deren äusserste Schicht sich mit Eosin rötlich färbt, sowie eine verhältnismässig dickere, aber doch nicht besonders dicke, innere Schicht, welche aus radiierenden, von schwarz (Hämatoxylin) oder rot (Eosin) sich färbenden Körnchen gebildeten Fäden besteht. Die äussere Lamelle löst sich bei der Präparation, wie die Fig. 17 zeigt, nicht selten von der inneren ab, und dann erkennt man, dass sie mit zahlreichen kleinen Löchern versehen ist, welche offenbar die Mündungsstellen feiner Kanälchen der Zona sind. Die Fig. 15 und 16 bieten frühere Stadien dieser Hülle bei Raniceps dar.

4. *Ctenolabrus suillus* Lin. (Fig. 12 der Taf. III). Hier findet man nach innen von dem einschichtigen, ziemlich niedrigen Follikelepithel, welches sich hier meistens mit Ausläufern versehen zeigt (ob durch Schrumpfung bei der Fixierung, ist schwer zu entscheiden), zuerst eine dünne, rot gefärbte, dann eine schwarzgefärbte und nach innen von ihr eine radiärstreifige Schicht, deren Streifen sich mit Hämatoxylin schwärzlich und bei weiterer Differenzierung hell und auch mit Eosin färben lassen; diese Streifen können ferner in die äussere Schicht in radiärer Richtung verlaufend verfolgt werden.

5. *Cottus scorpius* Lin. Hier erkennt man auch, obwohl in noch kleinerem Massstab, nach innen von dem einschichtigen, kleinzelligen und niedrigen Follikelepithel (Fig. 7 der Taf. III) eine äussere, vom Hämatoxylin schwarzgefärbte Schicht und nach innen von ihr eine verhältnismässig dünne radiärfädige Schicht. Ein Tangentialschnitt durch die äussere Zonaschicht bietet ein solches Aussehen, wie die Fig. 8 der Taf. III zeigt, wobei die schwarzen Punktreihen auf quergeschnittene Zellausläufer hindeuten, obwohl dies schwer sicher zu beweisen ist; man sieht aber die Follikelzellen Ausläufer in die Zona hineinsenden (Fig. 7 und 6 der Taf. III); in der Fig. 6 ist die äussere Zonaschicht von Eosin rot gefärbt, die Fig. 5 stellt ein jüngeres Stadium mit ganz niedrigen Follikelzellen und mit der äusseren bindegewebigen Endothelschicht (wie dies auch in Fig. 7 zu sehen ist) dar. Die Strukturverhältnisse sind aber so klein, dass sie sich schwerlich genauer eruieren lassen.

6. *Gasterosteus aculeatus* Lin. Hier findet man (Fig. 10 der Taf. III) auch nach innen von der lamellären bindegewebigen Theca ein niedriges, einschichtiges Follikelepithel und nach innen von ihr die radiärfädige Zona mit sich in Hämatoxylin schwarz färbenden kurzen »Stäbchen»; die Fig. 9 gibt ein jüngeres Stadium wieder.

7. *Spinachia spinachia* Lin. An die Bauverhältnisse bei Gasterosteus schliessen sich diejenigen von Spinachia eng an, obwohl sie bei der letzteren in einem etwas grösseren Massstabe vorliegen. Nach innen von dem etwas höheren Follikelepithel (Fig. 11) erkennt man die dickere, schwarzgefärbte und radiärstreifige Zona radiata.

8. *Solea solea* (Lin.). Ungefähr dieselben Verhältnisse, wie bei Gasterosteus und Spinachia, findet man auch bei Solea (Fig. 21 und 22 der Taf. III).

9. *Gaidropsarus maculatus* (Risso) (Onos vulgaris Yarr.). Auch hier findet man ähnliche Verhältnisse, wie bei den in Fig. 6—8 geschilderten Fischen. Die Fig. 18—20 stellen Vertikalschnitte aus diesen Eiern dar, und zwar Fig. 18 in einem ganz jungen Stadium mit sehr dünnem Follikelepithel von sparsamen platten Zellen, die Fig. 19 aus einem etwas älteren und Fig. 20 aus einem sich anreifenden Stadium. Nach innen von dem niedrigen, einschichtigen Follikelepithel sieht man die hauptsächlich schwarz gefärbte Zona, in welcher radiäre Streifen angedeutet sind; an ihrer inneren Grenze bemerkt man feine radiäre Fäserchen des Eiprotoplasmas.

10. *Zoarces viviparus* Lin. Nach innen von der bindegewebigen Theca und dem einschichtigen, wenig hohen Follikelepithel findet man (Fig. 23 der Taf. III) eine wenig dicke Zona, in deren äusserer Schicht kurze radiäre Fäden sichtbar sind, welche in der inneren Schicht in rotgefärbte übergehen. An Tangentialschnitten der Zona (Fig. 24 der Taf. III) erkennt man, dass die helleren Streifen dieser Schicht Kanälchen in einer zusammenhängenden, schwarz gefärbten Substanz entsprechen.

11. *Lucius lucius* (Lin.). Am Eie des Hechtes ist das Follikelepithel zwar auch einschichtig, aber die Zellen sind hoch, gewissermassen »zylindrisch» und mit dem runden Kern stets im äusseren Ende gelegen (Fig. 25 der Taf. III). Diese Zellen zeigen sich in den fixierten Präparaten durch feine Querverbindungen zusammenhängend, und zwischen diesen sind helle, blasige Räume vorhanden. Nach innen von diesem Epithel findet sich eine dicke Zona, deren äusserste Schicht sich in Hämatoxylin färbt; in der übrigen Zona sieht man am Vertikalschnitt eine sehr zierliche Struktur, welche aus radiär angeordneten, von Körnerketten gebildeten Fäden besteht. Diese Körner färben sich mit Hämatoxylin schwarz (Fig. 25) und, nach stärkerer Differenzierung, mit Eosin rot. An Tangentialschnitten der Zona radiata (Fig. 26) sieht man nach Hämatoxylin-Eosinfärbung eine grosse Anzahl schwarzer Körner in einer roten Grundsubstanz regelmässig zerstreut; diese Körner entsprechen offenbar den der Quere nach getroffenen gekörnten Fäden in der Zona.

12. *Abramis brama* (Lin.). In der Fig. 27 der Taf. III ist ein sehr junges Stadium abgebildet, in welchem das teilweise von der Eioberfläche, resp. von der noch sehr dünnen rotgefärbten Zona radiata abgelöste und der abgetrennten bindegewebigen Theca angefügte, sehr dünne, aus häutchenartigen platten Zellen bestehende Follikelepithel zu sehen ist. In Fig. 28 der Taf. III liegt ebenfalls im Vertikalschnitt eine ähnliche Partie von einem sich anreifenden Ei vor; man sieht hier das Follikelepithel fast ebenso dünn und aus häutchenartigen Zellen bestehend. Die Zona radiata hat sich nun weiter ausgebildet; sie besteht aus einer in Hämatoxylin stark gefärbten Schicht, welche, wie dies hin und wieder an Teleostiereiern vorkommt, in kürzere viereckige, an der äusseren und inneren Fläche etwas konvexe Partien abgeteilt zu sein scheint; in diesen Partien bemerkt man eine deutliche radiäre Streifung, eine Zusammensetzung aus Stäbchen; an der äusseren Oberfläche dieser Zona radiata sind kurze, rundliche Höcker und an der inneren eine dünne, zonoide Schicht aus radiär angeordneten, körnigen, feinen Fasern, welche zum Eiprotoplasma ziehen.

13. *Lucioperca lucioperca* (Lin.) Von diesem Fisch untersuchte ich bisher nur die im September vorhandenen jungen Eier, um sie mit den gleichzeitig bei der derselben Familie angehörigen Perca vorhandenen zu vergleichen. Die Fig. 29 der Taf. III zeigt das Verhalten des Follikelepithels bei Lucioperca zu dieser Jahreszeit: ein einfaches, ganz niedriges Plattenepithel, ohne erkennbare Andeutung einer Zona radiata.

14. *Salmo salar* Lin. Die schon ziemlich anreifenden Eier dieses Fisches (Mitte September) zeigten eine recht dicke Zona radiata und ein einfaches, niedriges Follikelepithel (Taf. III, Fig. 30). In der im frischen Zustande noch sehr dicken Zona bemerkt man eine schöne Anordnung körniger Fasern, welche die Zona in radiärer Richtung einander parallel durchlaufen (Fig. 31). Diese Fasern treten auch nach der Fixierung deutlich hervor (Fig. 30, 32). In der Fig. 30 sieht man die Follikelzellschicht mit ihren relativ niedrigen, flach kugelförmigen Zellen; in Fig. 32 ist das Follikelepithel abgelöst, und man sieht hier perspektivisch die äussere Oberfläche der Zona mit ihren zerstreuten kleinen Löchern.

15. *Coregonus lavaretus* Lin. (Taf. III, Fig. 33—34). Bei diesem, mit dem Salmo verwandten Fisch, dessen Eier ich im September untersuchte, zeigte sich das Follikelepithel (Fig. 33, 34) hoch zylindrisch, ungefähr wie beim Hecht. In den fixierten Präparaten fand sich stets ein mehr oder weniger bedeutender Zwischenraum

zwischen den Zellen dieses Epithels, welcher indessen wohl durch die Fixierungsmittel vergrössert worden war. Die Kerne liegen in der äusseren Hälfte der Zellen, und diese verbreitern sich etwas an den beiden Enden, von denen das innere Ende sich mit abgeflachter Fussplatte der Zona anlegt. Die Zona ist dick (Fig. 33) und zeigt an der äusseren Fläche eine dünne Membran, von welcher ganz kurze radiäre Streifen nach innen hin in die Zona einstrahlen (Fig. 23, 24); in der übrigen, dicken Zona konnte ich dagegen keine deutliche radiäre, faserige Strahlung wahrnehmen; nur eine schwache Andeutung davon schien hier vorzukommen, indem feinste, körnige Fäserchen durch die Zwischensubstanz nach innen hin in sehr dichter Anordnung verliefen; bei der Hämatoxylinfärbung verschiedener Stärke (Fig. 33) liessen sich diese Fäserchen nur schwer wahrnehmen und verfolgen. Bei Biondifärbung färbte sich alles rötlich, sogar in Kernen des Follikelepithels war eine grünliche Schattierung des Chromatins kaum nachweisbar. An der Aussenfläche der Zona sah ich stets kleine, niedige, stark rote Hügel (Fig. 34) in etwas verschiedener Entfernung voneinander.

16. *Lota lota* (Lin.). Von den reifen Eiern dieses Fisches teile ich hier auch in der Fig. 35 der Taf. III einen Vertikalschnitt mit, um das einfache, relativ niedrige Follikelepithel und die nicht dicke Zona radiata zu zeigen. In der Zona tritt eine radiäre Streifung deutlich hervor, und nach innen von ihr bemerkt man in dem Protoplasma der Eioberfläche eine deutliche radiäre Anordnung des Mitoms, dessen körnige Fäden in die Zona einzutreten scheinen. An Tangentialschnitten der Zona (Fig. 36) erkennt man eine Menge zerstreuter, sehr feiner Löcher, welche offenbar den radiären Strahlen in der Zona entsprechen.

* * *

Nach dieser Darstellung der nach einem mehr oder weniger gemeinsamen, obwohl etwas wechselnden Typus gebauten Eihüllen bleibt noch eine Schilderung der besonderen, stärker abweichenden Formen derselben zu liefern übrig. Schon längst ist eine solche bekannt, nämlich die Hülle der *Barscheier*. Während meiner diesbezüglichen Untersuchungen traf ich aber noch zwei andere sehr abweichende und interessante Typen, nämlich einen bei *Gobius niger* (und *Gobius flavescens)* und einen bei *Bellone*, sowie einen dem letzteren ähnelnden bei *Clupea*. Diese sollen nun geschildert werden, und ich fange hier mit den Verhältnissen bei Gobius niger an.

17. *Gobius niger* Lin. (Taf. IV, Fig. 1—18). Als ich zuerst die vertikalen Schnitte der Eier mit ihren Hüllen von diesem Fisch sah, waren sie mir zum Teil unverständlich. Die Fig. 1 der Taf. IV stellt die Abbildung einer Partie eines solchen Schnittes dar. Das Follikelepithel zeigte sich durch Zellen vertreten, welche nach aussen hin, gegen die dünne bindegewebige Theca, einen konischen, trichterförmigen Zellkörper besassen, in dem man jedenfalls nicht immer einen Kern finden konnte, und der innere Zellausläufer zog als ein schmaler Faden noch der Eioberfläche hin. Dies schien an und für sich leicht erklärlich und für meine Studien über das Follikelepithel ermutigend. Aber in den Zwischenräumen zwischen diesen Zellausläufern zeigte sich eine neue Art von Gebilden, die ein sehr fremdartiges Aussehen und Verhalten darboten. In der angeführten Fig. 1 der Taf. IV sieht man frei gelegene, ovale, durch das Eosin rotgefärbte Körper, in deren Mitte man z. T. ein vom Hämatoxylin schwarz gefärbtes, kernartiges Gebilde bemerkt. Diese ovalen Körper liegen regelmässig angeordnet, einer in jedem Zwischenraum zwischen den Follikelzellausläufern. An anderen Vertikalschnitten sah aber das Verhalten des Follikelepithels wie in der Fig. 2 der Taf. IV aus. Es war nicht eben leicht, diese so verschiedenen Bilder miteinander zu vereinigen und zu erklären. Durch eine eingehendere Untersuchung von den in verschiedenen Richtungen gemachten Vertikal-, Schief- und Tangentialschnitten aus den verschiedenen Entwicklungsstufen der Eier enträtselten sich mir aber allmählich diese eigentümlichen Strukturverhältnisse, und ich gebe hier die schliesslichen Resultate an. Das Follikelepithel besteht nicht, wie aus solchen Bildern, wie sie in Fig. 1 wiedergegeben sind, angenommen werden könnte, aus einfachen trichterförmigen oder konischen Zellen mit fadenförmigen Ausläufern, die einzeln nach der Eioberfläche ziehen, sondern im Gegenteil aus langen, spindelförmigen Zellen, welche in einer bestimmten Richtung aneinander zu einem zusammenhängenden, der Eioberfläche parallel verlaufenden Oberflächenhäutchen zusammengefügt sind, wie die Fig. 3 der Taf. IV, rechts, an einem Tangentialschnitte zeigt. In dieser Figur ist rechts die eigentliche äussere Oberfläche des Follikelepithels getroffen; man sieht hier die lang ausgezogen spindelförmigen Zellen mit ihren länglich ovalen Kernen zu einem ununterbrochenen Häutchen vereinigt. An der linken Seite dieser Figur bekommt man aber ein ganz anderes und befremdendes Bild; hier hat der Mikrotommesser dasselbe Follikelepithel etwas tiefer, nach innen von der Oberfläche, getroffen, und zwar oben in der Figur dicht unter der Oberfläche; die Zellen zeigen noch teilweise die Kerne, sind aber nicht mehr aneinander zu einem

Häutchen vereinigt, sondern lassen zwischen sich schmale Spaltenräume offen. Man kann nun beim Vergleich mit dem vertikalen Querschnittsbilde der Fig. 1 dies leicht verstehen, indem die hier quergeschnittenen Spaltenräume zwischen die Zellkörper hoch emporsteigen. Was nun schliesslich die untere Partie der linken Seite der Fig. 3 betrifft, so findet man hier eigentümliche, durch Hämatoxylinfärbung geschwärzte Balken aneinander parallel, obwohl nicht ganz gerade, sondern etwas gewunden, verlaufen und in den Spaltenräumen zwischen ihnen feine, rotgefärbte, körnige Fäden ziehen, welche sich als Fortsetzungen der Follikelzellen zeigen. Dieses sonderbare Balkensystem ist es also, welches man an dem in Fig. 1 wiedergegebenen vertikalen Querschnitte als ovale, hier grösstenteils durch das Eosin rot gefärbte Körper bemerkt. In dieser Weise ist also das Vorhandensein dieser sonderbaren Körper erklärt. Die in derselben Fig. 1 sichtbaren fadigen Ausläufer der Follikelzellen sind ihrerseits ebenfalls Querschnitte der häutchenartigen dünnen Verlängerungen nach innen hin von den spindelförmig ausgezogenen Follikelzellen, welche Verlängerungen in Fig. 2, wo sie in ihrer Längsrichtung getroffen sind, als lange, feine Fäden erscheinen. Nun versteht man auch, weshalb in dem in Fig. 1 wiedergegebenen Bilde der Follikelzellen nicht in allen diesen Zellen Kerne sich finden; die hier abgebildeten trichterförmigen »Zellen» sind ja, wie erwähnt, nur Querschnitte von langen spindelförmigen Zellen, welche ihre Kerne an verschiedenen Stellen ihres vertikalen Querschnittes zeigen müssen, weshalb hier nur einzelne die Kerne zeigen können.

Das sonderbare Balkensystem, welches sich also in einem echten *Epithelgewebe* ausgebildet hat, verdient aber eine eingehendere Untersuchung und Beschreibung. Wie oben erwähnt wurde, färbt es sich mit Hämatoxylin intensiv schwarz, wie dies in der Fig. 3 geschehen ist; nach stärkerer Differenziation verliert es allmählich diese Farbe, welche indessen lange in der Axe der Balken bleibt, wie es in Fig. 1 (rechts) an Querschnitten derselben zu sehen ist. Wenn man aber mit Hämatoxylin-Eosin gefärbt hat, bleibt nach dem Verschwinden der Hämatoxylinfarbe die rote Eosinfarbe, wie dies in den Fig. 1, 2 u. s. w. geschehen ist. In der Fig. 2 sind ein paar längsgetroffene Stücke der Balken (rot) vorhanden. An den Schnitten war es indessen unmöglich, das Balkensystem in seiner vollen Ausdehnung zu verfolgen. Ich färbte deshalb ganze, in Carnoy'scher Flüssigkeit gehärtete Eier teils mit Hämatoxylin, teils mit Säurefuchsin und klärte sie in Canadabalsam auf. Weil die Gobiuseier von so geringer Grösse sind, gelang es auch, sie sehr schön durchsichtig und unter dem Mikroskope übersehbar zu erhalten. Die Fig. 16 der Taf. IV gibt ein solches Ei von der längeren und Fig. 17 ein anderes von der kürzeren Seitenfläche oder dem einen Ende (Pole) wieder, an denen man bei schwacher Vergrösserung (Vér. Obj. 2 + Ok. 3) die Anordnung der Balken als feine Streifen überblicken kann. Es zeigt sich hierbei, dass diese Balken die ganze Eioberfläche überziehen, indem sie von dem einen Pole zu dem anderen in radiierender Richtung verlaufen. Von der Polargegend (Fig 17) gehen sie also dicker, und oft sich verästelnd, radiierend über die ganzen Seitenflächen aus (Fig. 16), um an dem entgegengesetzen Pole wieder zusammenzutreten. Die Verästelungen dieser Balken, welche dichotomisch vorsichgehen, sind, wie erwähnt, grösstenteils in den Polargegenden vorhanden; eine solche stärkere Verästelungspartie ist in Fig. 14 der Taf. IV (bei Vér. Obj. 7 und Ok. 3, eing. Tub.) abgebildet. In der Fig. 3 ist rechts eine einzelne solche Verästelung dargestellt. Dann blieb aber die Frage zu entscheiden, wie lang die Balken sind, ob sie von einem Pole zum anderen reichen, oder ob sie kürzer sind und wie sie dann endigen; eine sichere Entscheidung dieser Frage zeigte sich schwieriger, als ich von vornherein annahm; es gelang mir also nicht, einen einzelnen Balkenfaden von seinem einen Ende bis zu dem anderen zu verfolgen; wohl gelang es mir dagegen, hier und da frei auslaufende Balken zu sehen, und in Fig. 15 der Taf. IV sind einige solche bei Vér. Obj. 7 und Ok. 3 (eingeschob. Tub.) abgebildet; wie man hier sieht, spitzen sie sich hierbei allmählich zu und laufen so gestaltet aus. Man sieht auch an einem dieser Balken eine Verästelung; ausserdem erkennt man, dass sie sich stellenweise etwas verdicken und verschmälern, wie dies schon aus der Fig. 3 hervorgeht. Die Anordnung der Follikelzellen über die ganze Eioberfläche mit ihren zwischen die Balken zu dem Ei sich hinabsenkenden dünnen protoplasmatischen Häutchen ist, wie dies aus der obigen Beschreibung der Fig. 1, 2 und 3 hervorgehen muss, nach ganz demselben Plane, wie die Anordnung der Balken, durchgeführt.

Ich versuchte nun auch, die Entwicklung der Balken zu eruieren. Dass sie von den Follikelzellen gebildet werden müssen, indem sie in diesem Epithel, zwischen den Zellen, gelegen sind, ist ja a priori anzunehmen; eine andere Bildungsweise lässt sich kaum denken. An den jungen Eiern suchte ich deshalb ihre Entstehung und Ausbildung herauszufinden. Es zeigte sich, dass die Balken bei den jungen Eiern fehlen; an diesen findet sich nur eine zusammenhängende Schicht niedriger Follikelzellen, ohne eine Andeutung von Balken zwischen ihnen. Die Fig. 8, 9, 10, 11 der Taf. IV zeigen an immer kleineren jungen Zellen das Verhalten des Follikelepithels bei den jungen Eiern. Bei etwas grösseren Eiern (Fig. 7) sieht man aber diese Zellen zwar noch recht niedrig,

aber doch am Querschnitt zur trichterförmigen Gestalt umgebildet, und hier liegen in den Zwischenräumen schon Balkenquerschnitte, obwohl noch verhältnismässig klein. Deutliche Übergangsstadien von dem in Fig. 7 und in Fig. 8 abgebildeten gelang es mir nicht nachzuweisen. In der Fig. 6 sind noch zwei Partien vom Follikelepithel mit quergeschnittenen Balken dargestellt, in welchen die Zwischenräume zwischen den Zellen, die Interzellularräume, verhältnismässig eng sind; ausserdem ist in beiden Fig. je ein Balken vorhanden, welcher eben in Verästelung begriffen ist. In Fig. 5 ders. Taf. (IV) liegt die Partie eines etwas *schief* getroffenen Schnittes vor, wo deswegen sowohl die Balken spitz-oval verlängert erscheinen, als auch die zwischen ihnen stehenden Zellhäutchen etwas länger ausgezogen vorliegen, als sie eigentlich sind.

Ich versuchte, in den Balken eine Struktur zu finden, aber vergebens; weder eine fibrilläre, noch eine körnige oder netzförmige o. d. war zu entdecken; auch dachte ich mir die Möglichkeit, dass sie aus langen, fadenförmigen Zellen entstanden sein könnten, aber keine Kerne oder Derivate von solchen konnten nachgewiesen werden. Die Balken sind etwas glänzend und scharf begrenzt; es war auch meine Absicht, ihre chemischen Reaktionen zu untersuchen, ich zögerte aber leider damit zu lange, und als ich dies Studium vornehmen wollte, waren in diesem Jahr keine Eier mehr zu haben; dies bedaure ich, weil es von Interesse sein kann, zu wissen, was solche in einem Epithelgewebe entstandene Balken enthalten können und wie sie chemisch reagieren.

An der Eioberfläche selbst angelangt, verbreitern sich die Häutchenfüsse der Follikelzellen dreieckig, wenn man sie am Querschnitte betrachtet (Fig. 1, 4, 6 der Taf. IV), und nicht selten zeigen sich diese Füsse deutlich in einzelne Protoplasmafasern verästelt. Dass nun auch diese Fasern in die nach innen von ihnen gelegene Schicht eindringen, glaubt man hier und da wahrzunehmen. Die Strukturverhältnisse sind aber so fein, dass eine genauere Erforschung dieser Sache kaum möglich erscheint. Die betreffende Schicht färbt sich mit Hämatoxylin stark schwarz und besteht, wie sich am Vertikalschnitt zeigt, aus alternierenden dunklen und hellen Streifen (Fig. 1, 2, 4, 5, 6, 7 der Taf. IV); in der Regel findet man aber am Vertikalschnitt das ganze schwarze Band dieser Schicht in kürzere rechteckige Partien mit etwas gewölbter äusserer und innerer Oberfläche abgeteilt, wie dies auch bei mehreren anderen Knochenfischen vorkommt. An der äusseren und inneren Oberfläche der Schicht sieht man am Vertikalschnitt meistens je eine hellere, sehr dünne Schicht, welche bei der Differenziation die Hämatoxylinfarbe schneller abgibt. Nach innen von dieser radiär gebauten Schicht, welche offenbar der *Zona radiata* an den Eiern anderer Teleostier entspricht, findet man schliesslich eine dünnere Schicht von ebenfalls radiär angeordneten körnigen Fäden, welche von der Oberfläche des eigentlichen Eiprotoplasmas zur Zona radiata emporsteigen, um in sie einzutreten; sie entsprechen offenbar der Zonoidschicht von His.

Wenn man nun einen mit Hämatoxylin gefärbten Tangentialschnitt der Zona radiata untersucht, so findet man, dass diese von vielen hellen Löchern durchzogen ist (Taf. IV, Fig. 12, und in doppelter linearer Vergrösserung in Fig. 13, wo der Schnitt von innen betrachtet ist und vier von den nach aussen von ihm gelegenen Balken unter ihr wiedergegeben sind). In der Fig. 3 ist aber auch eine Partie eines solchen Tangentialschnittes unter den Balken abgebildet, also von aussen her betrachtet; von zwei von den vorüberziehenden Balken ist je ein Stück durch den Mikrotommesser weggeschnitten; in der grau gefärbten Zona radiata bemerkt man auch hier eine Menge weisser Punkte, welche, wie in den Fig. 12 und 13, Löcher, resp. Kanalmündungen, sind. Dass nun wirklich diese Löcher den Mündungen der die Zona radiata in vertikaler Richtung durchziehenden hellen Kanälchen entsprechen, wie dies bei so vielen anderen Fischeiern der Fall ist, ist offenbar, und es ist auch sehr wahrscheinlich, dass die inneren Fortsätze der Füsse der Follikelzellen in sie hineintreten und durch sie bis zur Zonoidschicht verlaufen, um mit ihren körnigen Fasern in Verbindung zu treten, obwohl dies so schwer ist, sicher wahrzunehmen.

18. *Gobius flavescens* Fabricius (*Gobius ruuthensparri* Euphras.). Weil es von Interesse sein konnte, zu erfahren, ob andere zu den Gobiiden geführte Fische einen ähnlichen Bau der Eihüllen besitzen, wie der so eigentümliche bei Gobius niger, untersuchte ich auch die Eier von Gobius flavescens. In der Tat fand ich hier, obwohl in einem verkleinerten Massstab — das fragliche Tier ist ja von bedeutend geringerer Grösse — dieselben Bauverhältnisse, so dass ich auf eine Schilderung hier verzichte und nur drei kleine Abbildungen (Fig. 19—21 der Taf. IV) von Vertikalschnitten mitteile, an welchen man die in den Interzellularräumen der Follikelzellenschicht vorhandenen quergeschnittenen Balken sieht; in Fig. 19 ist ein älteres, in Fig. 20 ein jüngeres Stadium wiedergegeben.

19. *Esox bellone* Lin. (Taf. IV, Fig. 22—26). Bei diesem Teleostier kehren in gewisser Beziehung Verhältnisse, welche an die bei dem Gobius niger hier beschriebenen erinnern, wieder. Zwar ist die Anordnung der

Zellen des Follikelepithels eine andere, oder, richtiger, es herrscht unter ihnen eine grosse und sehr wechselnde Unordnung, aber in der Schicht finden sich zahlreiche *Balken*, welche an diejenigen des Gobius erinnern.

Die Follikelzellschicht ist im ganzen dick. Die Zellen sind nicht nur in den verschiedenen Eiern, sondern in ein und demselben Ei in sehr wechselnder Weise vorhanden. Bald liegen ihre Kerne dicht unter der der bindegewebigen Theca angrenzenden Oberfläche (Fig. 23), bald tiefer hinab (Fig. 24 und 25), und die Zellkörper derselben bieten die verschiedensten Formen und Anordnungen dar, so dass es sich nicht lohnt, sie hier näher zu beschreiben zu versuchen. Schon in jungen Eiern (Fig. 22) erkennt man, dass sie sehr verästelt sein können und zwischen sich zahlreiche Interzellularräume offen lassen; in der Regel schicken sie aber Fortsätze bis an die Zona radiata, welche in dem in Fig. 22 abgebildeten Ei noch ganz dünn, d. h. eben angelegt, ist. In der Fig. 24 ziehen sie ebenfalls von der äusseren Oberfläche bis an die innere, tragen aber die Kerne in verschiedenster Weise, sind dick und lassen sehr spärliche Interzellularräume offen. In Fig. 25 sieht man die Zellen ebenfalls in sehr verschiedener Weise ihre Kerne führen; hier sind die Zellkörper sehr schmal, und sie lassen viele offene Interzellularräume zwischen sich. In Fig. 23 liegen die Zellkörper mit den Kernen, wie schon bemerkt, fast alle weit aussen und schicken ihre dünnen Ausläufer nach innen hin, zu der Zona radiata. Diese Beispiele stellen nur einige der Variationen dar, und sie könnten leicht vervielfältigt werden. Dasselbe ist aber auch bei den interzellulären Balken der Fall. In Fig. 22 sieht man bei dem jungen Ei schon zwischen den Zellen hier und da ohne alle systematische Anordnung, gröbere und dickere solche Balken im Querschnitt und meistens rot gefärbt. Und in Fig. 23 findet man eine Anzahl mit Hämatoxylin schwarz gefärbter, wurmförmig umeinander sich schlingernder Balken, teils im Querschnitt, teils der Länge nach getroffen, und ausserdem noch einige Querschnitte dicker Balken, welche in ihrem Inneren rötlich (Eosin), an ihrer Oberfläche schwarz (Hämatoxylin) gefärbt sind. In Fig. 24 findet man den Querschnitt eines verhältnismässig kolossal dicken Balkens und ausserdem eine Anzahl schmalerer. Und schliesslich sind in Fig. 25 mehrere Querschnitte dicker und viele Querschnitte schmalerer Balken vorhanden; ausserdem sieht man Stücke von schwarz gefärbten, der Länge nach getroffenen Balken. Alle haben das gemein, dass die sehr verschieden starken Balken in sehr wechselnder Lage und Anzahl zwischen den ebenfalls sehr verschieden angeordneten Follikelzellen zerstreut liegen. Oft kommt es aber auch vor, dass die Balken sich in eingedrückten Rinnen in die Eioberfläche hineingesenkt befinden; in der Fig. 26 ist in schwacher Vergrösserung ein Ei wiedergegeben worden, wo man solche in die Eioberfläche gleichsam hineingedrückte Balken wahrnimmt.

Nach innen vom Follikelepithel findet sich nun die Zona radiata, durch das Hämatoxylin schwarz gefärbt, und nach innen von ihr eine zonoide Schicht (Fig. 24 und 25) aus radiierenden, körnigen Fasern, welche mit dem Eiprotoplasma in Verbindung stehen.

20. *Clupea sprattus* Lin. Hier traf ich auch im Follikelepithel mehr oder weniger zahlreiche Balken, welche in jüngeren Stadien der Eier (Taf. IV, Fig. 28) mehr einschichtig und nach innen von der dann noch einschichtigen niedrigen Follikelzellschicht gelegen verlaufen. In anderen Fällen sind aber die Balken sehr zahlreich, in mehreren Schichten liegend, und zwischen den Balken trifft man die Zellkerne eingestreut und um dieselben ein nur spärliches Protoplasma. Nach innen von der so gestalteten Schicht findet man die schwarz gefärbte (Hämatoxylin) Zona radiata und nach innen von ihr die zonoide Schicht. Schliesslich ist hier zu bemerken, dass die Balken in den einzelnen Eiern sehr verschieden zahlreich vorhanden sind und auch in verschiedenen Partien der Follikelzellschicht an Anzahl, Dicke und Anordnung sehr wechseln; oft scheint es, als ob sie an einer Seite des Eies zahlreicher gesammelt liegen.

21. *Perca fluviatilis* Lin. Wie schon oben hervorgehoben worden ist, beschrieb Johannes Müller [1]) im Jahre 1854 eigentümliche Porenkanäle in der äusseren, dicken, gelatinösen Hülle der Barscheier, welche Kanäle aussen trichterförmig anfangen, um als sehr feine Kanälchen radiär an die innere Fläche der Eihülle zu ziehen und sich dort wieder trichterförmig zu öffnen; an der äusseren Fläche der Hülle sah er eine sechseckige Felderung und in der Mitte der Felder die Kanäle auslaufen; von den Kanälen fand er an Chromsäurepräparaten während des Verlaufes seitliche Äste ausgehen. Hinsichtlich der Entstehung der Kanäle fügte er hinzu: »Die Frage ist, ob jede der Röhren aus einer Zelle hervorgeht, die sich geöffnet, oder ob die Röhren ursprünglich intercellular sind und ob ihre Wände von den Resten mehrerer zusammenstossenden Zellen herrühren; ferner ob ursprünglich mehrere Schichten von Zellen übereinander liegen».

Diese Entdeckung Müller's gab später zu mehreren Nachuntersuchungen und Besprechungen Anlass, von denen aber nur einige zur genaueren Kenntnis der Sache wesentlich beitrugen.

[1]) Johannes Müller, *Ueber zahlreiche Porencanäle in der Eicapsel der Fische.* Arch. f. Anat., Phys. u. wiss. Med., Jahrg. 1854.

Kölliker [1]) zeigte, dass die von Joh. Müller am Barschei entdeckte Gallertkapsel eine accessorische Eikapsel ist, und dass die Follikelzellen, die der Granulosa, feine Fäden in diese Kapsel hineinschiessen.

His [2]) stimmte in der Beziehung Kölliker bei, dass die Gallertschicht des Barscheies als Granulosa (Follikelepithel Köll.) und als das Produkt der Zellen aufzufassen ist. His beschreibt die Struktur folgendermassen: »Die die äusssere Kapsel durchsetzenden Radiärstreifen bestehen aus einer etwas trüben, durch Osmiumsäure sich färbenden Substanz und sie hängen zusammen mit konisch gestalteten kernhaltigen Körpern, welche eine zusammenhängende Schicht zwischen der gefässführenden Follikelwand und der Aussenfläche der Kapsel bilden». Er hat auch drei solche Gebilde mit recht zahlreichen *Seitenästen* in einer Textfigur wiedergegeben. Die chemischen Reaktionen dieser Gallertsubstanz weisen nach His (und Franz Hoffmann) auf Chondrin hin, und die Gallertkapsel mag deshalb als eine »Knorpelkapsel» bezeichnet werden.

Brock [3]) hat in seiner oben angeführten eingehenden Abhandlung über die Eier der Knochenfische auch die Eihüllen des Barsches behandelt. »Beim Barsch», sagt er, »entwickelt sich bekanntlich mit zunehmender Reife des Eies zwischen Granulosa und Zona radiata eine mächtige Schicht einer weichen, glashellen Substanz, welche meist als Gallerthülle bezeichnet, von His neuerdings für eine Art von Knorpel angesprochen wurde. Die Follikelepithelzellen, welche jungen Eiern, wie gewöhnlich, dicht aufsitzen, werden durch die sich entwickelnde Gallertschicht von der Zona radiata abgehoben und ziehen sich mit fortschreitendem Wachsthum der Gallertschicht an der dem Ei zugekehrten Seite zu langen Ausläufern aus, die sich bis zur Zona radiata verfolgen lassen. An älteren Eiern liegen die Follikelepithelien, durch beträchtliche Zwischenräume von einander getrennt (ihre Vermehrung scheint also bald still zu stehen), in flachen Vertiefungen der Gallertkapsel und gehen nach unten keilförmig zugespitzt in den Ausläufer über. Dieser ist an seinen beiden Enden am dicksten und stark korkzieherförmig gewunden, in der Mitte, wo er gestreckter verläuft, kann er sich zu ausserordentlicher Feinheit verschmälern. An der Zona radiata schienen die Ausläufer mit einer kleinen kegelförmigen Anschwellung zu endigen, doch kann ich nicht unbedingt für die Constanz dieser Erscheinung eintreten.» An der äusseren Fläche der Zona radiata des Barscheies sah Brock die von Reichert und Kölliker bei den Knochenfischeiern beschriebene äussere Lamelle derselben, welche aber Brock bei diesen Fischen nicht als konstant vorkommend feststellen wollte, wo sie vorkommt aber auch gestreift »und zwar bei Perca bedeutend gröber als die eigentliche Zona radiata». Die Abbildung vom Vertikalschnitte des Barscheies, die Brock veröffentlichte, ist später in die Hand- und Lehrbücher übergegangen.

Über die Barscheier gab Owsiannikow (1885) [4]) eine ausführliche Beschreibung. Die Eier sind von der Ovarialwand umgeben, und zwar von einer Schicht von Endothelzellen und einer bindegewebigen Gefässschicht, in welcher reichlich glatte Muskelzellen vorhanden sind. Dann kommt die Gallertkapsel Johannes Müller's, an deren Oberfläche er mit Silber eine Zellzeichnung erhielt; diese Zellen liegen über den Anfängen der korkenzieherförmigen Kanäle. »Diese Anfänge sind im ausgebildeten Zustande keine Zellen, haben keinen Kern, sondern sind kleine Trichter, die gleichsam mit ihren verjüngten Enden in die Gallertsubstanz hinein gesenkt sind». In den Kelchen und ihren Kanälen finden sich Körnchen. Die inneren Enden der Kanäle sind nicht, wie sie His zeichnet, zugespitzt, sondern erscheinen oft erweitert trichterförmig und teilen sich oft in zwei, drei oder mehrere feine Fäden. Es zeigte sich, dass diese verzweigten Kanalenden in die Zona radiata eindringen und zu ihrer inneren Fläche laufen. Die Zona zeigt zweierlei Streifen, von denen die eine Art als glänzende Stäbchen, die andere ein matteres Aussehen darbieten, enger sind und Kanalausläufer enthalten; so wechseln feinere Streifen mit breiteren in regelmässiger Anordnung. Die Rolle der Kanäle besteht offenbar in der Fortführung der Ernährungsflüssigkeit zum Dotter; Leukozyten dringen aber nicht durch sie in das Ei hinein. Die Granulosazellen sind platt, »liegen wie Deckel auf den Trichtern der gewundenen Canäle. Diese Schicht lässt sich auch leicht von den Trichtern abtrennen». Die in den Kanälen vorkommenden Körnchen stellen ein Sekret der platten Granulosazellen dar, »welches durch die Trichter und gewundenen Canäle ins Innere des Eies geführt wird und dem Dotter als Nahrungsmaterial zu Gute kommt».

Waldeyer, welcher in seiner zusammenfassenden Übersicht des Gebietes (in Oscar Hertwig's Handbuch 1902) auch die Angaben über die Verhältnisse im Barschei bespricht, betont, dass in der Deutung der Gallertschicht noch verschiedene Meinungen vorkommen. Weil seine Darstellung schon hier oben referiert worden ist, verweise ich darauf.

---

[1]) A. Kölliker, *Unters. zur vergleich. Gewebel.* Verh. d. physik.-med. Gesellsch. zu Würzburg, 8, 1858.

[2]) W. His, *Untersuchungen über das Ei und die Eientwickelung bei Knochenfischen, I,* 1873.

[3]) J. Brock, *Beiträge zur Anatomie und Histologie der Geschlechtsorgane der Knochenfische.* Morphologisches Jahrbuch, 4. Band, 1878.

[4]) Ph. Owsiannikow, *Studien über das Ei, hauptsächlich bei Knochenfischen.* Mém. de l'Acad. imp. des sciences de S:t Pétersb. 7. Sér. T. 33, 4, 1885 (1886).

Nach den von mir angeführten Angaben der Forscher, welche den Gegenstand speziell untersucht haben, von Johannes Müller an bis auf Owsiannikow, sind in der Tat strittige, zweideutige und unsichere Meinungen auf diesem Gebiete vorhanden. Dies betrifft nicht nur das Verhalten der Müller'schen Kanälchen oder Röhrchen, sondern noch mehr deren Inhalt, und man scheint die fraglichen Begriffe hin und wieder miteinander verwechselt zu haben. Johannes Müller beschrieb die Kanälchen als äusserst feine Röhrchen, welche radiierend durch die dicke gallertige Schicht von ihrer Aussenfläche bis zur Eioberfläche ziehen und an ihren beiden Enden sich trichterförmig erweitern und öffnen; er sah aber auch Verästelungen während ihres Verlaufes durch die Gallertschicht; ob die Kanälchen ursprünglich von je einer oder von mehreren Zellen gebildet sind, liess er unentschieden, im reifen Zustand der Eier hat er in den Kanälchen offenbar keine Zellen mehr gefunden. Kölliker und später His scheinen dagegen bestimmter die Kanälchen als Produkte der Follikelzellen aufgefasst zu haben. Brock scheint das Verhalten dieser Zellen zuerst genauer beschrieben und im ganzen richtig gedeutet zu haben, obwohl auch von ihm die Differenz zwischen den Begriffen — den Zellen selbst und den sie beherbergenden Kanälchen — nicht betont worden ist. Owsiannikow hat schliesslich das Vorhandensein der Kanälchen im Sinne Müller's aufgefasst, aber ihren Inhalt, die Follikelzellen selbst, am reifen Ei nicht erkannt: Die Zellen, sagt er, liegen über den Anfängen der korkenzieherförmigen Kanäle. »Die Anfänge», fügt er hinzu, »sind im ausgebildeten Zustande keine Zellen, haben keinen Kern, sondern sind kleine Trichter, die gleichsam mit ihren verjüngten Enden in die Gallertsubstanz hinein gesenkt sind». Die Kanälchen enthalten also nach ihm in diesem Zustande keine Zellsubstanz, keine Zellfortsätze, sondern führen nur Ernährungsflüssigkeit zum Dotter fort. Die Granulosazellen selbst »sind platt», liegen wie Deckel auf den Trichtern der gewundenen Kanäle, »und ihre Schicht lässt sich leicht von den Trichtern abtrennen». Übrigens scheint Owsiannikow die Verästelung der inneren Enden der Kanälchen gesehen zu haben und lässt sie das Sekret der platten Granulosazellen als Nahrungsmaterial in das Innere des Eies führen.

Ich habe diese Äusserungen der betreffenden Forscher, und ganz besonders die des letztgenannten, welcher, soviel ich weiss, auch der letzte ist, welcher dieses Thema eingehender studiert und geschildert hat, hier noch einmal zusammengestellt, um zu zeigen, wie verwickelt das Thema dadurch geworden ist, dass einige Autoren nur das Vorkommen der Kanälchen, nicht das der Zellen und ihrer Fortsätze in ihnen anerkennen, andere die Zellen, aber nicht oder nur ausnahmsweise die »Kanälchen» berücksichtigen.

Ich werde deshalb versuchen, diesen Gegenstand auf Grund meiner eigenen Untersuchungen und Befunde zu beschreiben und zu besprechen, was unter der Zuhilfenahme meiner Abbildungen in kurzer Weise geschehen kann.

Bei der Betrachtung der reifen Barscheier nimmt man zwar die radienartig durch die eigentümliche dicke gelatinöse Hülle ziehenden Kanalstreifen wahr; ohne Fixierungs- und Färbungsmittel lassen sie sich jedoch nicht genauer studieren. Durch den Zusatz einer schwachen Osmiumlösung werden sie hinreichend erhärtet, um schon, ohne Schnitte zu machen, den Verlauf derselben mit dem Mikroskop verfolgen zu können. Es zeigt sich dann, dass die Oberfläche der Hülle nicht ganz eben, sondern feinhöckerig und mit einer grossen Anzahl von kleinen Grübchen versehen ist, in deren Mitte je ein glänzender Punkt erscheint (Fig. 8 der Taf. V). Durch die Behandlung mit Silberlösung gelang es mir nicht, wie dies Owsiannikow angibt, eine wirkliche, deutliche Zellzeichnung zu erhalten. Dagegen erhielt ich durch die Behandlung mit Methylenblaulösung und die Nachbehandlung mit pikrinsaurem Ammoniak eine schöne Felderung von Sechsecken. Die Fig. 7 der Taf. V gibt eine kleine Partie dieser Felderung mit ihren gerade verlaufenden Grenzlinien wieder; es entspricht dieselbe eben der von Johannes Müller gefundenen und abgebildeten Zeichnung an der Oberfläche (»die Oberfläche derselben ist facettirt, jede meist sechseckige Masche des Netzes» J. M.). In jeder dieser Maschen fand sich auch in meinen Präparaten in der Mitte ein glänzender Punkt, welcher sich bei der Senkung des Tubus in einen Faden fortsetzte, bei der Hebung sich aber trichterförmig erweiterte und dann verschwand. Bei tiefer Einstellung im Eikörper dieser mit Osmium behandelten Eier zeigte sich in der gelatinösen Eihülle, dass die von den äusseren trichterförmigen Enden auslaufenden »Fäden» in gerader, radiierender Richtung nach der Eioberfläche ziehen; bei der Einstellung dieser Fläche trat die bekannte fein chagrinartige Beschaffenheit mit den glänzenden niedrigen kleinen Erhabenheiten hervor. Nach der Färbung mit Rosanilin wurde diese Struktur noch schöner und deutlicher. Und in dem an der Oberfläche der Hülle befindlichen Trichtern färbte sich je eine protoplasmatische Zelle mit in ihr liegendem abgeplattetem, rundlichem oder ovalem Kern. Nun zeigte es sich auch deutlich, dass die Trichter eine äusserst dünne, klare Wand haben, welche sich an dem Fadenfortsatz desselben fortsetzt. Es lagen also die schon von Müller, und später auch besonders von Owsiannikow, beschriebenen »Kanälchen» deutlich vor, deren dünne Wand dicht an die ge-

latinöse Substanz der Hülle stiessen und diese begrenzten. In den trichterförmigen äusseren Enden dieser Kanälchen findet sich je eine Zelle mit ihrem Kern, und von jeder Zelle geht ein protoplasmatischer Ausläufer, welcher den radiär verlaufenden schmalen, zylindrischen Kanal in der Gallerthülle ausfüllt, nach innen, um an der Eioberfläche angelangt, verästelt sich hier anzusetzen. Dies stimmt mit der Anschauung von Kölliker, His und Brock überein.

Um aber diese Bauverhältnisse genauer und sicherer kennen zu lernen, ist es notwendig, die Eier mit ihren Hüllen zu fixieren und zu mikrotomieren. Ich benutzte zur Fixierung verschiedene Methoden, v. a. aber geschah dies mittelst der Carnoy'schen und Zenker'schen Gemische, welche mir auch hier besonders gute Resultate gaben. Zur Färbung der Schnitte wandte ich die Hämatoxylinfärbung nach Martin Heidenhain und die Ehrlich-Biondi-Färbung an.

Durch die zum Mikrotomieren notwendige Behandlung mit Alkohol-Xylol- oder Chloroform-Paraffin entsteht aber in der gelatinösen Eihülle konstant eine mehr oder weniger ausgesprochene Schrumpfung ihrer Substanz und Verminderung ihrer Dicke. Hierbei werden die Müllerschen Kanälchen mit den in diesen befindlichen Zellausläufern auch mehr oder weniger stark verkürzt und in spiraligen Windungen zusammengezogen, weil sie offenbar weniger elastisch sind als die sie umgebende Substanz; die Fig. 3 und 4 der Taf. V stellen Vertikalschnitte solcher geschrumpfter Eihüllen mit den in verschiedener Weise spiralig zusammengezogenen Müllerschen Kanälchen dar. Wenn man die Dicke der Eihüllen in diesen beiden Figuren (3 und 4) mit der Dicke der nur mit Osmiumsäure behandelten in Fig. 2, welche in derselben Vergrösserung abgebildet ist, vergleicht, so findet man sogleich, dass in jenen eine bedeutende Schrumpfung der Hüllen-Substanz entstanden ist, welche die spiralförmige Zusammenziehung und hiermit die Verkürzung der Gesamtlänge der Kanälchen resp. der Zellausläufer erklärt. Diese spiralige Verkürzung kann bei noch weiter vorgeschrittener Schrumpfung noch stärker werden, wie die Fig. 5 der Taf. V bei etwas schwächerer Vergrösserung zeigt. Ich habe diese Verhältnisse hier besonders deshalb betont, weil man seit lange gewöhnt ist, diese Kanälchen mit den in ihnen befindlichen Zellausläufern als mehr oder weniger »spiralig» zu schildern und abzubilden. Meiner Ansicht nach sind dieselben, wie ich sie in den frischen und in den mit Osmium behandelten Präparaten fand und in den Fig. 1 und 2 der Taf. V abgebildet habe, im normalen Zustande *gerade*, echt radiär verlaufend.

In den fixierten und gefärbten Präparaten tritt in der gelatinösen interzellulären Substanz keine eigentliche Struktur hervor; höchstens bemerkt man eine ganz undeutliche Feinkörnigkeit, wahrscheinlich von einem sehr feinkörnigen Niederschlag infolge der angewandten Fixationsmittel herrührend. Nicht selten hat die eben beschriebene Schrumpfung die gelatinöse Substanz so stark getroffen, dass sie sich in ihrem äusseren Umfange von der äusseren Oberfläche, wo die Trichter gelegen sind, abgelöst und so zusammengezogen hat, dass hier ein peripherer, nur von Flüssigkeit erfüllter Hohlraum entstanden ist, durch welchen die Ausläuferkanälchen mit ihren Trichtern eine Strecke frei und nackt verlaufen, wie in der Fig. 4 der Taf. V wiedergegeben ist.

In derselben Fig. 4 bemerkt man nun auch die körnige Beschaffenheit des mit Hämatoxylin gefärbten Inhaltes der Trichter und Kanälchen, welche hiervon ganz ausgefüllt sind. In jedem Trichter sieht man in dem Inhalt einen abgeplatteten Kern und in dem diesen umgebenden Zellkörper die gewöhnliche Protoplasmastruktur mit dem körnig erscheinenden Mitom, welches sich dann in dem im Kanälchen eingeschlossenen Zellausläufer bis zum inneren Ende fortsetzt; von diesem Protoplasma rührt also das körnige Aussehen der Kanälchen und der Trichter her. Bei stärkerer Differenziation schwindet die durch die Hämatoxylinfärbung schwarze Farbe des Protoplasmas; wenn auch Eosin angewandt ist, bleibt dann die rote Farbe, wie in den Fig. 3, 5 und 6 der Taf. V. Lange bleibt aber bei dieser Differenzierung die schwarze Färbung der Kerne, wie in Fig. 3, wie auch die der Kerne der aussen umgebenden bindegewebigen Theca (Fig. 4) und der an manchen Eiern vorhandenen Ovarialzellschicht (Fig. 3) zurück.

Man könnte aber nun noch die Frage aufwerfen, ob wirklich die Zellen und ihre Ausläufer von einer *besonderen,* distinkten Kanälchen-, resp. Trichterwand umgeben sind, oder ob diese nur aus einer Oberflächenverdichtung ihres Protoplasmas herrührt. Man sieht nämlich an den Schnitten der fixierten Eier nicht eine vom Protoplasma abgetrennte solche Wand. Das ganze Aussehen der Zellen, und dies auch ganz auffallend an den frisch untersuchten Eiern, deutet auf eine sehr distinkte Begrenzung der Ausläufer hin; sie laufen so gerade, gleich dick und ohne alle Ausbuchtungen und Höcker, dass man wohl selten eine so geradlinige Begrenzung von Protoplasmakörpern finden kann. Jedenfalls schmiegt sich aber die Begrenzungswand so äusserst innig dem Protoplasma dieser Zellen und ihrer Ausläufer an, ohne Zwischenräume zu lassen, dass man, wie eben betont wurde, keine besondere Wand distinkt bemerkt.

Einige Autoren, v. a. Müller und His, haben seitliche Verästelungen der Ausläufer beschrieben und abgebildet. Ich habe nie solche Seitenäste gesehen und muss sie deshalb bis auf weiteres ganz verneinen. Dagegen ist, wie Owsiannikow schon geschildert hat, am inneren Ende der Zellausläufer eine Verästelung vorhanden. Der russische Forscher betrachtete zwar, wie oben erwähnt, die fraglichen Gebilde nicht als Zellausläufer, sondern nur als Kanälchenausläufer. Er hatte aber offenbar hier eine richtige Beobachtung gemacht, obwohl er sie nicht ganz richtig deutete. Schon Müller hat am unteren Ende eine trichterförmige Erweiterung seiner Kanäle gefunden, und Brock hatte hier eine kleine kegelförmige, Anschwellung gesehen, deren Konstanz er aber nicht behaupten wollte.

An jedem Vertikalschnitt von gut fixiertem Material und nach gelungener Färbung sehe ich nun die inneren Enden der Zellausläufer in etwas wechselnder Weise so verästelt, wie sie in den Fig. 1, 2 und 3 der Taf. V dargestellt sind. Die innere Verästelung geschieht also in der »trichterförmigen» Gestalt, wie schon Müller das innere Kanälchenende sah. Die schnell vorsichgehende dichotomische Verästelung trifft also dicht an der Oberfläche der nach innen von der gelatinösen Hülle gelegenen Schicht ein, und die Äste breiten sich auf ihr aus. Diese innere Schicht ist nun die *Zona radiata.* Am reifen Ei ist die Zona ziemlich dick und, wie die früheren Forscher angegeben haben, sehr stark gestreift, d. h. von radiär angeordneten Kanälchen durchlöchert und durchzogen (Fig. 3 und 4 der Taf. V); in Fig. 9 ist eine kleine Partie derselben wiedergegeben, wo man die körnige Beschaffenheit der in den Kanälchen verlaufenden Streifen sieht. Dann erhielt ich aber noch Präparate, welche mir zeigten, dass die in den Kanälchen befindlichen körnigen Fäden mit der Oberflächenschicht des eigentlichen Eiprotoplasmas zusammenhängen. In der Fig. 3 der Taf. V ist dies wiedergegeben; die Zona radiata ist hier ein wenig von der Eioberfläche abgelöst, die in den Zonakanälchen befindlichen Fäden, welche z. T. schwarz gefärbt sind, laufen durch den Zwischenraum zu der Eioberfläche und verbinden sich mit ihrem Protoplasma. Dass diese Fäden von den Verästelungen der inneren Enden der beschriebenen Zellausläufer herrühren, ist wohl kaum eine zu kühne Annahme, um so mehr als man sie in diesem ihrem Verlaufe hier und da deutlich wahrnehmen kann. An den Barscheiern lassen sich in dieser Weise die inneren Ausläufer durch die eigentümliche gelatinöse Substanz der Follikelzellschicht durch die Zona radiata hindurch, nach einer reichlichen Verästelung bis an die eigentliche Eioberfläche verfolgen und ihre Verbindungen mit dieser als in hohem Grade wahrscheinlich dartun. Owsiannikow glaubte, dass statt Zellfortsätze »Kanälchen» diese Rolle ausführten, welche von den aussen als »Deckel» der Anfangstrichter seiner Kanälchen dienenden platten Follikelzellen Nährungsstoffe durch die Zona radiata hindurch ins Ei führten. Nach der hier oben gegebenen Darstellung sind es v. a. die protoplasmatischen Ausläufer der Follikelzellen selbst, welche diese wichtige Rolle ausführen. Diese Zellen sind am Barschei nicht nur aussen gelegene platte Zellen, sondern, obwohl der den Kern einschliessende Teil der Zellen an der Aussenfläche der Follikelzellschicht liegt, mit langen protoplasmatischen Ausläufern versehen, welche, zuletzt reichlich verästelt, in das Ei hinein ziehen, um mit seinem Protoplasma in Verbindung zu treten. Hierdurch nähern sich diese Verhältnisse in auffallender Weise denjenigen, die oben bei der Chimaera und den Rochen in noch auffälligerer Klarheit nachgewiesen worden sind. In der folgenden Darstellung der entsprechenden Strukturverhältnisse bei den Reptilien und Vögeln sind andere ausgezeichnete Beispiele desselben Strukturprinzips in einleuchtender Weise vorhanden.

Dass beim Barsche die sonderbare Ausbildung der gelatinösen Substanz in der Follikelzellschicht noch unerklärt ist, mag bedauert werden. Indessen könnte vielleicht die schon von Johannes Müller angegebene Fazettierung mit sechseckigem Maschennetz, welche ich auch wiederfand, eine Andeutung für das Entstehen derselben geben, was an jungen Eiern des Fisches noch weiter nachzuforschen sei. Diese sechseckige Einteilung der Oberfläche deutet nach meiner Ansicht vielleicht darauf hin, dass um jeden Zellausläufer eine Partie der Substanz abgesondert wird, welche eine Säule bildet, die durch Druck gegen die angrenzenden Partien zur sechseckigen Form gepresst wird. Es wäre aber nun auch von Interesse, sicher zu erfahren, wie sich die fragliche Substanz in *chemischer* Hinsicht verhält, und hierbei auch, ob die Angabe von His, dass sie dem Chondrin nahe steht, etwas Wahres enthält.

Weil es von besonderem Interesse ist, die Ausbildung der äusseren gelatinösen Hülle der Barscheier in den früheren Stadien zu erforschen, habe ich im Spätsommer dieser Frage einige Untersuchungen gewidmet. Es zeigte sich dann, dass diese Hülle in ihrer Anlage während dieser Jahreszeit schon vorhanden, aber noch nur schwach entwickelt ist. An vertikalen Medianschnitten der Eier findet man also das Follikelepithel, wie die Fig. 11 der Taf. V es wiedergibt. Das Epithel besteht aus einer einfachen Schicht voneinander durch Zwischenräume getrennter, in ihrer Gestalt wechselnder Zellen, welche mit ihrer breiteren Partie grösstenteils an der äusseren Lamelle des Follikelepithels gelegen ist und einen mehr oder weniger schmalen Fuss nach innen hin gegen die Zona radiata schickt. Von den Seiten der den ovalen oder mehr rundlichen Kern beherbergenden Zellkörper gehen

einzelne feinere Fortsätze zu den Nachbarzellen, zuweilen auch zu der äusseren Lamelle, vor allem aber nach der Zona radiata hinaus. In den Zwischenräumen zwischen den also gestalteten Epithelzellen bemerkt man nun an den in Carnoy'schem oder Flemming'schem oder Zenker'schem Gemisch fixierten Eiern eine eigentümliche Substanz, welche diese Räume mehr oder weniger ausfüllt und meistens einen gelblichen oder nach Eosinfärbung einen gelblich-rötlichen Farbenton zeigt (in meinen Figuren 11—13 der Taf. V ist die Farbe als rot wiedergegeben). In den meisten Präparaten findet sich zwischen den Epithelzellen und dieser Substanz ein kleiner Spaltraum, welcher aber wahrscheinlich durch eine Schrumpfung bei der Fixierung und Präparation vergrössert oder vielleicht entstanden ist. Diese Substanz, welche noch nur in rundlichen oder länglichen, verschieden gestalteten Klumpen vorhanden ist, stellt offenbar die Anlage der späteren gelatinösen Hüllensubstanz dar und zeigt sich an den Vertikalschnitten, wie dies in der Fig. 11 der Taf. V abgebildet ist (die roten Klumpen in der Follikelepithelschicht). Wenn man Tangentialschnitte des Follikelepithels betrachtet, wie die Fig. 13 sie darbietet, so erkennt man die Verteilung der eckigen und verästelten Zellen derselben und in den Räumen zwischen ihnen die Distribution der fraglichen Substanz in kleineren oder grösseren, verschieden gestalteten roten Stücken oder Klumpen, in denen man keine feinere Struktur bemerkt. Nach unten und rechts in dieser Fig. 13 findet man die Oberflächenschicht des Epithels unbeschädigt und als zusammenhängendes protoplasmatisches Häutchen; an dem übrigen Teil der Figur hat das Messer etwas tiefer (nach innen von dieser Oberflächenschicht) die Follikelepithelschicht getroffen. Am inneren Rande der Epithelschicht bemerkt man am Vertikalschnitt (Fig. 11) eine Reihe hervorragender Knöpfe, welche nach Hämatoxylinfärbung die dunkle Farbe lange behalten; sie zeigen hier und da einen körnigen Bau; es ist mir aber nicht gelungen, ihre Natur genauer zu eruieren. Vielleicht sind es eben diese Bildungen, welche schon längst von Kölliker u. a. bei gewissen Knochenfischen gesehen und erwähnt sind und hierbei den Namen »die Zottenschicht» erhalten haben. Nach innen von diesen Bildungen erkennt man die Zona radiata und die Zonoidschicht der Eioberfläche. Weil diese Strukturen so sehr klein und fein sind, dass es schwer ist, sie bei der Zeiss'schen Vergröss. wiederzugeben, habe ich eine Partie des Follikelepithels in noch 3 mal linearer Vergröss. dieses Bildes (Zeiss' Apochr. 2 mm., Ap. 1,30, komp. Ok. 12) in der Fig. 12 der Taf. V wiedergegeben. Man sieht hier, ebenfalls im Vertikalschnitt, drei Zellen des Follikelepithels, mit vier Stück der rotgefärbten Zwischensubstanz, sowie mit den sog. Zotten, der Zona radiata und der Zonoidschicht.

Schliesslich ist in Fig. 10 der Taf. V noch eine kleine Partie eines Vertikalschnitts von einem ganz jungen Barschei abgebildet, wo das Follikelepithel noch aus ganz niedrigen platten Zellen besteht.

* * *

Nachdem ich also die Eihüllen und vor allem die Follikelschicht bei einer Anzahl von Knochenfischen untersucht und hier geschildert habe, ist es meine Pflicht, einige allgemeine Bemerkungen über die Resultate abzugeben. Im ganzen ist es mir schwierig gewesen, hinsichtlich der Konstruktion der schon so viel untersuchten und diskutierten Zona radiata zu einer definitiven Anschauung zu gelangen: Sie zeigt sich bei den verschiedenen Vertretern der Teleostierordnung und zugleich in den verschiedenen Stadien der Ausbildung der Eier von so wechselnder Beschaffenheit, dass sich für ihren Bau kaum ganz bestimmte, allgemeingültige Regeln aufstellen lassen. Im ganzen kann ich aber der zusammenfassenden Darstellung, welche Waldeyer im Jahre 1902 in seiner klassischen Übersicht über die Geschlechtszellen in O. Hertwigs Handbuch veröffentlicht hat, und die ich oben eingehender referiert habe, beistimmen und weise auf dies Referat hin. Ich will indessen versuchen, die wichtigeren Tatsachen hier in einigen Punkten zusammenzufassen.

1. Bei allen den in dieser Beziehung untersuchten Knochenfischen bildet sich, wie schon seit lange von verschiedenen Forschern erwiesen ist, in ihrer Oberflächenschicht eine besonders strukturierte Lage aus, welche von His als Eikapsel, von den meisten späteren Autoren als *Zona radiata* bezeichnet worden ist. Sie tritt an den ganz jungen Eiern von Anfang an eben an der Oberfläche des Eiprotoplasmas als eine sehr dünne Lamelle auf, welche nur an den Stellen durchbrochen ist, wo Ausläufer der Follikelepithelzellen mit dem Eiprotoplasma vereinigt sind. Diese Lamelle wächst an Dicke mit der Ausbildung des Eies, und dann treten in ihr zahlreiche, vertikal gegen die Eioberfläche gestellte oder eigentlich radiierende, dicht liegende Streifen auf, welche feinen Kanälchen entsprechen, die sowohl an der äusseren als der inneren Oberfläche der Zona mit feinen Öffnungen ausmünden. In Anzahl und Anordnung dieser Kanälchen können bei den verschiedenen Fischarten recht viele Variationen vorkommen. Zwischen den Kanälchen bemerkt man eine Art Zwischensubstanz, in welcher sie ver-

laufen und die homogen oder auch etwas körnig erscheint. Diese Substanz, welche sich zuerst in der äussersten Schicht der Zona ausbildet und die eigentliche Grundsubstanz derselben darstellt, färbt sich in der Regel mit Hämatoxylin intensiv schwarz, sonst aber auch mit Eosin und anderen Anilinfarbstoffen. Die Zona färbt sich in dieser Weise in ihrer ganzen Dicke, aber bei mehreren Fischarten nimmt die äusserste Lamelle die Farbe ganz besonders stark auf und kann als eine solche Lamelle von der übrigen Zona abgelöst werden, wie dies schon Reichert und Kölliker nachgewiesen und auch hier oben an den Eiern von Scomber und Raniceps gezeigt wurde.

2. Nach innen von der Zona radiata findet sich während ihrer Entwicklung eine Schicht, welche von His und nach ihm von anderen Forschern als die *Zonoidschicht* bezeichnet wurde. Sie besteht aus einer modifizierten Randschicht des Eiprotoplasmas, indem die Mitomfasern sich in radiierender Richtung angeordnet haben und noch ohne Dotterkörner in einer Paramitomsubstanz eingebettet sind; in ihr können zuweilen auch andere radiäre, nicht körnig erscheinende Fäden vorkommen. Bei der Reifung des Eies verschwindet diese Schicht immer mehr, und manches deutet darauf hin, dass sie ein früheres Entwicklungsstadium der Zona bildet und in sie allmählich aufgeht, wobei die Zona sich nach innen hin verdickt. Im ganzen scheint die Ansicht derjenigen Autoren, welche die Zona wesentlich als von dem Eiprotoplasma (dem Ooplasma) gebildet betrachten, besonders berechtigt zu sein und die grösste Wahrscheinlichkeit zu enthalten.

3. Das *Follikelepithel* der Teleostiereier ist einschichtig und besteht bei den meisten dieser Fische aus niedrigen Zellen, welche der Zona radiata dicht anliegen. Manches deutet darauf hin, dass diese Zellen feine Ausläufer nach innen aussenden, welche durch die erwähnten Kanälchen der Zona nach dem eigentlichen Eiprotoplasma ziehen, um sich mit diesem zu verbinden. Die bedeutende Feinheit der Struktur dieser Gebilde veranlasst aber, dass es äusserst schwer ist, dies sicher wahrzunehmen. Es ist auch sehr möglich, dass solche Ausläufer direkt zur Ausbildung der Zona radiata beitragen und im ganzen zur Ernährung des Eies dienen.

4. Bei einigen Fischarten treten im Follikelepithel besondere Bildungen auf, welche die sonst einfache Zusammensetzung desselben in auffallender Weise modifizieren.

Bei den *Gobiiden* (*Gobius niger* und *flavescens*) bildet sich regelmässig ein System von eigentümlichen Balken aus, welche zwischen allen den lang ausgezogenen, am Querschnitt trichterförmig gestalteten Follikelzellen von dem einen Pole des Eies zu dem anderen Pole aneinander beinahe parallel verlaufen.

Bei *Esox bellone* und *Clupea sprattus* entsteht auch eine grosse Anzahl von Balken, welche aber in ganz unregelmässiger Weise zwischen den Follikelzellen eingebettet liegen und diese Zellen in verschiedene Richtungen drängen, wodurch dieselben in ganz wechselnden Lagen und oft in mehreren Schichten des Epithelraums zu liegen kommen.

Bei *Perca* wird, wie schon längst bekannt ist, zwischen den Follikelzellen eine gelatinöse Substanz in dicker Schicht abgesondert, wodurch diese Zellen lang ausgezogen werden und von ihren an der Aussenfläche des Follikels gelegenen, den Kern einschliessenden, abgeplattet trichterförmigen Zellkörpern in feinen Kanälchen durch die gelatinöse Substanz nach der Zona radiata hin ihre gerade verlaufenden feinen Ausläufer aussenden; die inneren Enden dieser Ausläufer verästeln sich wiederholt dichotomisch, und ihre Äste dringen durch die Porenkanälchen der Zona radiata nach dem eigentlichen Eiprotoplasma hinein, mit welchem sie sich verbinden; dies lässt sich hier hin und wieder deutlich wahrnehmen.

Es ist sehr wahrscheinlich, dass auch bei manchen anderen Vertretern der so umfassenden Ordnung der Teleostier noch anders gestaltete Modifikationen der Struktur, und zwar sowohl hinsichtlich des Follikelepithels als der Zona radiata, vorkommen, obwohl die Untersuchungen hierüber noch nicht in hinreichend ausgedehnter Weise ausgeführt werden konnten.

II.

Bei den Amphibien.

Taf. V. Fig. 14—18

Über die Eifollikel der Amphibien finden sich in der von alters her reichen Literatur über die Eientwicklung dieser Tiere viele Angaben. Weil ich hinsichtlich des Baues ihrer Follikel nichts Neues hinzuzufügen habe, will ich denselben hier nur ganz kurz berühren. Schon lange hat man das einschichtige, platte Follikelepithel an den Eiern der Amphibien gesehen und beschrieben (z. B. Cramer 1848, Allen Thomsen 1859). In seinem monographischen Werke »Eierstock und Ei» vom Jahre 1870 hat Waldeyer dem Ovarium der Amphibien ein besonderes Kapitel gewidmet und ganz besonders dasjenige der Frösche geschildert. An den mittelgrossen Follikeln, sagt er, ist das Follikelepithel schon leichter zu sehen: »Stellt man die Oberfläche eines solchen Follikels ein, so erscheint dicht unter dem dünnen peritonealen Überzuge die sehr regelmässige Zeichnung eines Plattenepithels mit grossen, blassen, ovalen Kernen. Auch hier bleiben die Zellen in radiärer Richtung sehr stark abgeplattet, so dass sie en profil kaum zu erkennen sind, zumal gegen den körnigen, dicht anliegenden Dotter zu.» Von einer Dotterhaut ist bei diesen Follikeln noch nichts zu sehen. »Eine Dotterhaut entsteht erst bei den ziemlich ausgewachsenen Follikeln; dieselbe erscheint bei starken Vergrösserungen feinstreifig und zwar in radiärer Richtung. Sie bildet sich stets nach innen vom Follikelepithel und ist also in derselben Weise als eine Cuticularformation aufzufassen, wie die Zona pellucida des Säugethiereies und die Dotterhaut des Vogeleies».

Da ich hier nicht auf die einzelnen Darstellungen der verschiedenen Spezialarbeiten über Bau und Entwicklung der Amphibieneier näher eingehen kann, will ich aus der zusammenfassenden Übersicht Waldeyer's aus dem Jahre 1902 (O. Hertwig's Handbuch) hier einige Sätze hinsichtlich der Eihüllen anführen: »Bezüglich der Eihäute der Amphibien», sagt er, »stimmt der Befund an den Eiern von Triton taeniatus, den ich an einem Präparate Benda's . . . erheben konnte, mit den Angaben O. Schultze's überein. Man sieht unmittelbar unter dem Follikelepithel mit seinen abgeplatteten Kernen eine . . . homogene Haut = *Dotterhaut* O. Schultze, darunter deutliche, radiär gestellte Stäbchen, welche offenbar der äussersten Ooplasmalage angehören und das darstellen, was man als '*Zona radiata*' bezeichnet. Jedenfalls liegt es nahe, das anzunehmen». In R. Fick's Zeichnungen vom Axolotl-Ei erkennt man nach Waldeyer, dass seine äussere Dotterhaut (Chorion oder auch Zona pellucida), wie Fick sie zu nennen vorschlägt, noch aus zwei Schichten, einer äusseren homogenen und einer inneren radiär gestreiften, bestehe; es könne auch noch, wie beim Axolotl nach Fick, eine feine Dotterhaut sensu strictiore gebildet werden.

Bei meinen eigenen Untersuchungen über die Eihüllen der Amphibien fand ich bald, dass mir diese in den mich hauptsächlich interessierenden Fragen keine besonderen Erläuterungen geben würden, weshalb ich mich auf ein wenig umfassendes Studium der ovarialen Eier von *Proteus anguinus, Molge cristata* und *Salamandra maculata* beschränkte. An diesen fand sich unter einer mehrschichtigen, aber im allgemeinen recht dünnen, bindegewebigen Theca folliculi ein einschichtiges Follikelepithel aus mehr oder weniger stark abgeplatteten, polygonalen Zellen mit rundlich-ovalen, abgeplatteten Kernen; am vertikalen Durchschnitt erscheinen diese Zellen mit ihren Kernen als mehr oder weniger ausgezogen ovale oder spindelförmige Elemente, wie die auf der Taf. V wiedergegebenen Fig. 14 von Proteus, Fig. 17 und 18 von Molge und die Fig. 15 und 16 von Salamandra zeigen. Bei den jüngsten Eiern (Fig. 14 von Proteus und Fig. 15 von Salamandra) liegen diese Follikelzellen mit ihren dünnen Protoplasmakörpern dem Eidotter dicht an. Bei den etwas höher ausgebildeten Eiern, in denen die Dotterbildung weiter vorgeschritten ist, findet sich zwischen diesen Zellen und dem Dotter die oben in den Anführungen aus Waldeyer's Werken erwähnte, als homogen erscheinende Haut. Ob sie in der Tat so homogen ist, als sie erscheint, und nicht radiäre, äusserst feine Kanälchen enthält, kann ich leider nicht sicher entscheiden; falls in ihr jedoch Kanälchen vorkommen, würde ich diese Schicht als das eigentliche Homologon der Zona radiata anderer Vertebraten auffassen, welcher sie der Lage nach, dicht nach innen von den Follikelzellen, am meisten entspricht. An noch ganz jungen (1 mm. grossen) Eiern von Molge (Fig. 17) trifft man nun nach innen von dieser homogen erscheinenden Lage eine etwas dickere Schicht, welche die von Waldeyer angegebene radiäre Streifung darbietet; sie besteht aber nicht aus radiär gestellten »Stäbchen» sensu strictiore, sondern aus radiären *gekörnten Fäden*, wie

die Fig. 17 zeigt. Diese Fäden steigen aus dem Protoplasma des Eidotters empor und haben das Aussehen des echten Mitoms, dessen Fäden eine radiäre Anordnung angenommen haben; sie steigen bis dicht an die Innenfläche der homogenen Lage auf; nach innen von dieser radiären Schicht stösst ohne eigentliche scharfe Grenze der mit kleineren runden und grösseren elliptischen Dotterkörnern versehene Dotter hinzu, in dessen Mitomgeflecht die radiären Fasern direkt übergehen. Meiner Ansicht nach entspricht diese radiäre Schicht am meisten der Zonoidschicht von His, aus welcher die eigentliche Zona radiata sich zum grossen Teil zu bilden scheint. In einem späteren, anreifenden Stadium (Fig. 18, von Molge) findet sich zwar noch eine derartige Mitomschicht, aber die radiäre Anordnung ihrer Fäden ist weniger deutlich ausgeprägt, und die »homogene» Lage ist aufallend dünner geworden, was ja auch bei ausreifenden Eiern anderer Vertebraten bei der Zona radiata der Fall zu sein pflegt. Dasselbe scheint ebenfalls bei Salamandra einzutreffen, wo bei anreifenden Eiern (von 2,5 mm. Grösse, Fig. 16) die homogene Schicht stark verdünnt zu sein scheint und eine radiäre Protoplasmaschicht nicht mehr darstellbar ist.

Aus dieser kurz gefassten Darstellung geht nun hervor, dass ich bei den Eiern der Urodelen direkte Verbindungen von Zellen des Follikelepithels mit den Eiern nicht nachzuweisen vermochte. Solche Verbindungen können zwar in den früheren Stadien, in denen die Epithelzellen der Dotteroberfläche dicht anliegen, vorhanden sein, obwohl sie schwer darstellbar sind, und vielleicht gibt es auch solche in frühen Stadien der Ausbildung der »homogenen» Lage oder Zona radiata; dieselben entzogen sich aber der direkten Beobachtung, weshalb man bis auf weiteres sie als nicht existierend betrachten und bis auf weitere Untersuchungen die definitive Entscheidung aufschieben muss.

III.

Bei den Reptilien.

Taf. VI.

Wie schon oben in der Einleitung erwähnt worden ist, hat ein von mir im verflossenen Winter gemachter Befund an den Eiern von Lacerta viridis wesentlich dazu beigetragen, diese meine Studien über die Eihüllen des Follikelepithels zu veranlassen. Ich sah nämlich an Vertikalschnitten von Eiern dieses Tieres aufs schönste die Follikelzellen mittelst langer Ausläufer mit dem Eie selbst verbunden. Und als ich die neuere Literatur über dieses Thema durchmusterte, fand ich keine Angaben über solche Verbindungen bei diesen Tieren. Weder in Korschelt und Heider's Lehrbuch, noch in Waldeyer's umfassender Übersicht über den Stand unserer Kenntnisse hinsichtlich der Geschlechtszellen (Oscar Hertwig's Handbuch) traf ich Angaben hierüber. In Korschelt-Heider's Darstellung ist aber eine Figur vom Eidechseneie aus C. K. Hoffmann's Abhandlung vom Jahre 1889 wiedergegeben, aber weder in dieser Figur noch in dem betreffenden Texte dieses Forschers selbst konnte ich Hindeutungen auf dieses Strukturverhältnis finden.

Als ich aber dann, nachdem meine eigene Untersuchung hierüber schon abgeschlossen war, in diesem Sommer die Literatur über diesen Gegenstand möglichst genau durchforschte, fand ich, dass offenbar Th. Eimer im Jahre 1872, also schon vor vierzig Jahren, bei einem anderen Vertreter der Klasse der Reptilien, nämlich bei der Ringelnatter, solche Verbindungen im Eie gefunden und beschrieben hatte, und es ist mir eine Freude, hier diesen seinen Befund hervorzuheben und zur Geltung zu bringen. Leider waren seine betreffenden Abbildungen wenig überzeugend, und in einigen Beziehungen waren auch seine Angaben mangelhaft und irrtümlich, aber in der Hauptsache hat er doch das fundamental nicht unwichtige Strukturverhältnis richtig angegeben. Zu seiner Zeit war aber die histologische Technik noch so wenig ausgebildet, dass es jedenfalls sehr schwer war, solche feinere Strukturen genauer zu eruieren. Vor allem hatte man noch nicht die Mikrotomtechnik zur Verfügung; es ist deshalb recht merkwürdig, dass es Eimer gelang, aus seinen Isolationspräparaten der Follikelzellen ihr fragliches Verhalten herauszufinden.

Ich werde nun hier von seinen Angaben über dieses Thema ein eingehenderes Referat geben.

In seiner im Jahre 1872 veröffentlichten Abhandlung über die Eier der Reptilien teilte also Eimer [1]) u. a. gewisse sehr interessante Befunde hinsichtlich des Follikelepithels und der Eihüllen bei der *Ringelnatter* mit. Betreffs der »ersten Eihüllen» sagte er, dass die eigentliche Dotterhaut ein zartes Häutchen ist, welches aus dem peripherischen Teile des Protoplasmas der Rindenschicht entsteht. Auf die äussere Fläche dieses Häutchens lagert sich von der Rindenschicht Material ab, welches die Zona pellucida bildet. Jenseits der Zona liegt wiederum eine zarte Haut, welche schon vorher vom Follikelepithel gebildet ist. Zuerst wird also das Ei von zwei feinen Membranen umhüllt, zwischen welchen sich die Zona ablagert. In späterer Zeit sind die beiden Häutchen mehr auseinander gewichen, und auf der äusseren Fläche des unteren sieht man, sagt Eimer, eine dünne Schicht feinkörnigen Protoplasmas, ähnlich demjenigen der Rindenschicht des Dotters aufgelagert; die Körnchen, aus welchen sie besteht, ordnen sich deutlich zu senkrecht auf der Dotterhaut aufstehenden Stäbchen, welche in die Länge wachsen, während die Häutchen auseinander weichen.

In Follikeln von 0,55 mm. war das Epithel bei der Natter schon mehrschichtig; die folgende Breitezunahme kommt auf Rechnung einer Vergrösserung der Epithelzellen, indem v. a. in der mittleren Zellschicht die Zellen und ihre Kerne grösser sind und wachsen. Man muss drei Gruppen von Epithelien an der Granulosa unterscheiden, nämlich erstens kleine Zellen von Kernen mit wenig Protoplasma, welche bestehen, bis die Granulosa zu schwinden anfängt, zweitens die Zellen der mittleren Schichten, welche schon grösser sind als alle die übrigen, und drittens die unter ihnen liegenden ähnlich gestalteten, aber verschieden grossen Zellen, welche durch Ausläufer miteinander verbunden sind. Die Zellen der mittleren Schicht werden dann kegelförmig und wachsen noch mehr, wobei der Kern auffallend gross wird. An Stelle dieser Zellen findet man später, nach Eimer, ganz eigentümliche, meist körnige Gebilde von der Gestalt von »Trompeten mit nach auswärts gerichteten Schaltstücken», indem ihr

[1]) Th. Eimer, *Untersuchungen über die Eier der Reptilien* I, II. Archiv f. mikrosk. Anatomie, 8. Band, 1872.

äusseres Ende die Gestalt eines Viertelmondes mit nach dem Zellkörper gerichteter Konkavität und mit zackigem Rand darbietet. Nach Eimer sollen nun diese sonderbaren Zellen dadurch entstehen, dass sie platzen, Kerne und Protoplasma auswerfen und zu hohlen Röhrchen umgewandelt werden, wie dies in den grösseren Eiern der Fall ist. Durch Isolierungsversuche gelang es ihm, diese Zellen der mittleren Schicht einzeln darzustellen, und es zeigte sich hierbei, dass sie mit langen Ausläufern versehen sind. Die Zellen der untersten Schicht sitzen z. T. mit breiter Basis der Dotterhaut auf. Wie bei der Ringelnatter, so ist auch das Epithel an den grösseren Follikeln der grünen Eidechse mehrschichtig, bei den Schildkröten aber nur einschichtig und besteht aus kurzen Zellen. »Waldeyer führt an», sagt Eimer, »dass an den Eiern von Lacerta agilis, nachdem deren Epithelschicht von der Zona abgehoben war, von ersterer äusserst feine kurze Fortsätze nach unten abgingen, welche ihm Protoplasmafortsätze der Epithelzellen zu sein schienen, die in die Kanälchen der Zona hineinragen, eine Beobachtung, die durch das Vorstehende erläutert wird.» Eimer äussert hier in der Tat auch, dass man an den Eiern der Ringelnatter feine, radiär geordnete Fäden bemerkt, die »sich zuweilen durch Dotterhaut und Zona hindurch verfolgen» lassen, »und es lässt sich erkennen, dass sie Fortsätze der Epithelzellen der Granulosa sind». »Es stehen demnach die Epithelzellen der Granulosa des Nattereies . . . durch zarte Ausläufer in directer Verbindung mit der inneren Rinde und mit dem Maschennetz im Ei. Gleich diesen beiden verschwinden die Ausläufer später, dann nämlich, wenn die körnige Rindenschicht in Dotterelemente verwandelt wird.»

In dem zweiten, in demselben Jahre veröffentlichten Teile der Abhandlung besprach Eimer von neuem diese Fragen, und zwar sowohl am Eie der Reptilien als an dem der Vögel und Knochenfische und hob hervor, dass bei ihnen homologe Verhältnisse hinsichtlich der Zona radiata vorhanden sind. Und betreffs der Aufgabe der Follikelzellen äusserte er u. a.: »Es sind meiner Ansicht nach die mit ihren Fortsätzen in den Dotter hineinragenden Follikelepithelzellen, welche eine Zeit lang die Wege für das Ernährungsmaterial des Eies abgeben. Mit dem Schwinden der Granulosazellen werden die Poren der Eihüllen frei, in welchen jene Fortsätze steckten und jetzt sind offene Kanälchen zum Zweck der Ernährung und Abscheidung gegeben.»

Beim genaueren Studium des Kapitels »Ovarium der Reptilien» in Waldeyer's angeführtem Werk »Eierstock und Ei» vom Jahre 1870 fand ich nun auch, dass dieser Forscher offenbar *schon zwei Jahre vor* Eimer die inneren Fortsätze der Follikelzellen, und zwar bei Lacerta agilis, entdeckt und geschildert hatte.

Das Follikelepithel, sagt Waldeyer, ist hier mehrschichtig, wenigstens bei den kleineren und mittleren Follikeln von 0,25—2 mm. Durchmesser. Bis zu Follikeln von 1 mm. ist eine deutliche Dotterhaut nicht nachzuweisen; das Zellprotoplasma stösst unmittelbar an den Dotter an; zwischen den grösseren Zellen sieht man zahlreiche kleinere, welche die äussere Lage einnehmen. An der inneren Grenze des Epithels, wo die grösseren Zellen dem Dotter anliegen, zeigt sich die innerste Schicht des Protoplasmas dieser Zellen wie eine membranartige Lage, die es von dem Dotter abgrenzt; bei weiter vorgerückten Bildungen ist indessen eine kontinuierlich geschlossene Membran vorhanden, welche das Follikelepithel vom Dotter vollständig zu trennen scheint. Sobald sich diese Dotterhaut etwas mehr verdickt hat, zeigt es sich, dass sie aus parallel gestellten Stäbchen besteht, welche, gerade wie bei den Knochenfischen, überall feine Kanälchen zwischen sich offen lassen. An den Stellen, wo die Verbindung der Epithelzellen mit dieser Zona radiata zerrissen ist, »zeigt sich das merkwürdige Verhalten, dass von der Innenfläche des nunmehr ganz nackt zu Tage liegenden Zellprotoplasmas äusserst feine, kurze Fortsätze nach unten ragen, welche mir», sagt Waldeyer, »da sie ein ganz anderes Aussehen — viel matter und weniger starr — darboten, als die Stäbchen der Zona radiata, als Protoplasmafortsätze der Epithelzellen erschienen, die in die Kanälchen der Zona radiata hineinragen . . . Mir ist es nach dem Vorstehenden indessen auch wahrscheinlich, dass die Protoplasmafortsätze der Epithelzellen direct bis an den Dotter hinanreichen und vielleicht dort ebenfalls noch sich in Dotterbestandtheile umformen». Bei noch älteren Follikeln wird die Zona radiata immer dünner und homogener, während eine mehr dem Dotter zugekehrte Lage noch fein gestreift erscheint; gleichzeitig scheinen die grossen Epithelzellen ganz aufgebraucht zu werden, und zuletzt bleibt nur eine einschichtige Lage kleiner abgeplatteter Zellen übrig, welche bei der Lösung des Ovarialeies im Calyx zurückbleiben.

Wie aus diesen Anführungen hervorgeht, hat also Waldeyer schon vor Eimer die fraglichen Verhältnisse entdeckt, obwohl er diese seine Befunde und Schlüsse mit rühmlicher Vorsicht geschildert hat.

Merkwürdiger Weise hat aber Waldeyer in seiner späteren übersichtlichen Darstellung vom Jahre 1902 in Hertwig's Handbuch diese Tatsachen — ebenso wenig wie die Angaben Eimer's — nicht weiter hervorgehoben:

* * *

In den danach folgenden Jahren scheinen keine eingehenden Untersuchungen über diesen Gegenstand veröffentlicht worden zu sein, und die betreffenden Befunde Waldeyer's und Eimer's scheinen keine Aufmerksamkeit auf sich gezogen zu haben. Erst aus dem Jahre 1889 habe ich eine Arbeit getroffen, welche diese Eier behandelt.

Über den feineren Bau der Eier der Reptilien hat nämlich in jenem Jahre C. K. Hoffmann [1]) einige Mitteilungen gemacht, welche zusammen mit der von ihm gelieferten Abbildung eines jungen Eies von *Lacerta agilis* auch in späterer Zeit in den Hand- und Lehrbüchern als typisch wiedergegeben werden. »Sobald die Eierstockeier etwas grösser geworden sind», sagt er, »rücken sie nach innen und kommen so in den grossen Hohlraum zu liegen, welchen man im Innern des Ovarium antrifft . . . Bei jungen Eierstockeiern ist die Granulosa ganz bestimmt nur einschichtig, bei älteren dagegen sehr deutlich mehrschichtig, sie besteht dann aus zweierlei Arten von Zellen, die bedeutende Unterschiede zeigen. Die eine Art besteht aus sehr grossen Zellen, die ganz auffallend Ureiern gleichen, es gilt dies sowohl von ihrem blassen Zellenleib als von ihrem mächtig grossen Kern; an der inneren und äusseren Seite dieser grossen Zellen, die dicht neben einander und nur in einer einzigen Schicht angeordnet sind, liegen ebenfalls nur in einer Reihe kleine Zellen, die wieder dem Follikelepithel der jungen Eierstockeier sehr ähnlich sind, beide Reihen werden durch spärliche, mehr spindelförmige Zellen verbunden, die so um die grossen Zellen eine Art von Netzwerk bilden.». In der Abbildung Hoffmann's, die ich hier wiedergebe (Fig. 4), sieht man ringsum die Peripherie des Eidurchschnittes diese Zellreihen in ganz symmetrischer Anordnung, die der grossen im inneren, die der kleinen im äusseren Umkreis und zwischen den grossen die »spindelförmigen» in radiierender Anordnung.

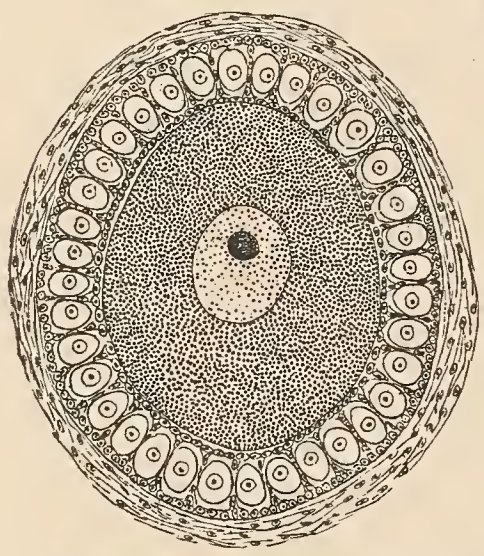


Fig. 4. Eierstocksei eines einjährigen Weibchens von *Lacerta agilis* mit der mehrschichtigen Granulosa und dem umgebenden Bindegewebe (nach C. K. Hoffmann).

In dieser Darstellung Hoffmann's, wie auch in seiner Abbildung, welche sehr schematisch gehalten ist, findet man also keine Andeutung vom Vorhandensein von Fortsätzen der Follikelepithelzellen nach innen zum Eiprotoplasma, ebenso wie keine Notiz von den betreffenden Angaben Waldeyer's und Eimer's.

Von den übrigen Autoren, welche u. a. ebenfalls die Eier der Reptilien besprechen (H. Ludwig, M. Braun, G. Ruge etc.), will ich aber hier noch besonders Osawa anführen, weil er in seinem Nachtrag zu der Abhandlung über *Hatteria* [2]), in welchem er das Ei dieses Tieres beschreibt, sich hinsichtlich der Angaben von Eimer über die Follikelzellen äussert: »In anderen Fällen», sagt er, »sah ich an der Innenseite der Epithelzellen der Follikelwand sehr feine Fädchen hängen, so dass es mir den Eindruck machte, als ob die Follikelzellen durch diese Fäden mit der Dotterperipherie sich verbänden. Ob sie aber, wie Eimer bei den Eiern der anderen *Reptilien* beschreibt, als in den Eiinhalt eindringende Epithelausläufer anzusehen sind, lasse ich dahingestellt.»

Über die Hüllen der Reptilien sagt dann Waldeyer in seiner umfassenden übersichtlichen Darstellung von den Geschlechtszellen in O. Hertwig's Handbuch (1902): »Sicher festgestellt ist nur die Existenz *einer* Hülle, über deren Entstehung, ob vom Dotter oder vom Follikel, die Ansichten der Forscher geteilt sind. Sie entspricht der Zona radiata der bisher betrachteten Wirbeltiereier und soll im folgenden »Chorion» genannt werden. Sie zeigt bei allen Reptilien eine deutliche radiäre Streifung, eine Struktur, die ja meist auf Porenkanäle zurückgeführt wird. Bei Schildkröteneiern glauben freilich Agassiz und Clark sich überzeugt zu haben, dass die Schicht in kleine Prismen zerlegt werden kann. Nach Eimer soll nach innen von der Zona radiata ein feines Häutchen, die Dotterhaut, vorhanden sein und ein gleiches nach aussen, das »Chorion». Völlig unverständlich und von keinem neueren Forscher bestätigt sind die Angaben, dass zwischen der Dotterkugel und der Dotterhaut ein besonderes Epithel lagere, wie das Follikelepithel ausserhalb des Chorion (Agassiz und Clark, Eimer).» »Es sei nochmals hervorgehoben», sagt Waldeyer, »dass insbesondere bei den grossen Eiern der Amphibien, Selachier, Reptilien und Vögel die beschriebenen Verhältnisse, also 2 Häute, von denen die äussere homogen, die innere radiär gestreift (kanalisiert) erscheint, nur an jungen, noch in Ausbildung begriffenen Eiern gut zu sehen sind. Später atrophieren beide Häute, und zwar zunächst die Zona radiata. Schliesslich bleibt, soweit wir uns sicher aussprechen können, um das Ei (Gelbei) anscheinend nur *eine einzige*, meist sehr feine Eihaut — gewöhnlich »Dotterhaut» genannt zurück. Zuweilen, wie beim Vogelei, erscheint diese wie aus feinen verfilzten Fasern zusammengesetzt.» Von dem Verhalten des Follikelepithels an den Eiern der Reptilien finde ich aber in dieser Darstellung Waldeyer's

[1]) C. K. Hoffmann, *Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Reptilien.* Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Band 48, 1889.

[2]) G. Osawa, *Nachtrag zur Lehre von den Eingeweiden der Hatteria punctata.* Arch. f. mikrosk. Anat. u. Entw.-gesch., Bd LI, 1898.

keine näheren Angaben. Waldeyer teilte auch zwei Abbildungen von jungen Eiern der *Hatteria* mit, nämlich eine nach einem Präparate von Kopsch und eine aus Osawa's Abhandlung vom Jahre 1898. An beiden diesen Figuren erkennt man nach innen von der bindegewebigen Theca das Follikelepithel in der Gestalt einer einfachen Schicht niedriger Zellen (in Osawa's Figur sogar mit abgeplatteten Kernen); nach innen von ihr findet sich in der Abbildung des Kopsch'schen Präparates eine durch Hämatoxylin tief geschwärzte »*Eihaut*», darauf nach innen die starke, sehr zierlich radiär gestreifte *Zona radiata* und dann die äusserste feine Granula-Schicht des Dotters. Im Texte fügt Waldeyer in Bezug auf das Bild Osawa's hinzu, dass an jungen Eiern »aussen auf der Zona radiata noch eine sich in Eisenhämatoxylin schwärzende, dünne, homogen erscheinende Haut vorhanden ist, so dass die Hüllen solcher Eier sich genau verhalten wie bei Triton».

In Korschelt-Heider's Lehrbuch (Allg. Th., I, 1902) findet man folgende Beschreibung dieser Sache: »Anfangs besteht der Follikel nur aus verhältnissmässig wenigen Zellen, später nimmt deren Zahl erheblich zu, und schliesslich zeigt sich das bedeutend gewachsene Ei von einem mehrschichtigen Follikel umgeben. Man kann kleinere und grössere, recht regelmässig angeordnete Zellen unterscheiden, von welchen die letzteren sehr protoplasmareichen und mit grossem Kern versehenen Zellen wohl ganz besonders an der Ernährung des Eies betheiligt sein dürften. Ein ganz ähnliches Verhalten lernten wir schon bei der Eibildung der Selachier kennen, bei denen ebenfalls sehr grosse Follikelzellen zwischen kleine eingelagert sind.» Aus C. K. Hoffmann's angeführter Abhandlung ist hierzu die hier oben (S. 34) reproduzierte Abbildung eines Eidechseneis mit dem Follikelepithel wiedergegeben.

Weder in Hoffmann's, noch in Waldeyer's letzten oder Korschelt-Heider's Arbeiten trifft man also eine Erwähnung von Waldeyer's ersten und von Eimer's Angaben über die Ausläufer der Follikelzellen.

Wenn ich nun zu *meinen eigenen* Befunden übergehe, so werde ich mit den Verhältnissen am Eie von *Lacerta viridis*, wo sie vor allem schön und überzeugend hervortreten, anfangen und sie eingehender beschreiben und abbilden, um im Anschluss an diese Darstellung noch einiges über diejenigen bei *Natrix natrix* und *Emys orbicularis* beizufügen.

Was die *Technik* anlangt, wandte ich auch hier mit gutem Erfolge zur Fixierung das Carnoy'sche und das Zenker'sche Gemisch und zur Färbung die Hämatoxylinmethode von M. Heidenhain, z. T. mit nachfolgender Eosinfärbung, sowie das Ehrlich-Biondi'sche Gemisch an. Ich untersuchte die Eier in verschiedenen Ausbildungsstadien, sowohl die frühesten, die mir zugänglich waren, als die höher ausgebildeten bis zu den ganz reifen.

Bei den noch ganz jungen Eiern von Lacerta viridis trifft man in der Schicht des Follikelepithels schon eine sehr frühe Differenzierung in zwei Arten von Zellen, nämlich teils grosse rundliche oder ovale, gleichsam angeschwollene, welche meistens die ganze Dicke der Epithelschicht oder eine ansehnliche Partie derselben einnehmen und einen grossen kugeligen Kern mit recht grossem Nucleolus besitzen, teils eine Art viel kleinerer Zellen mit kleinem Zellkörper von wechselnder Gestalt und einem kleinen ovalen Kern, welche in verschiedener Anordnung zwischen den grösseren Zellen und oft in mehreren Schichten eingelagert sind. Die Fig. 1 der Taf. VI gibt ein Stück eines medianen Vertikalschnitts vom Follikelepithel eines solchen jungen Eies von der Grösse von 0,25 mm. wieder; man sieht hier sowohl mehrere grössere Zellen von verschiedener Ausbildung als eine Anzahl kleinerer Zellen, welche alle Plätze zwischen den grösseren ausfüllen; nach innen vom Follikelepithel bemerkt man eine noch sehr dünne, von Eosin rot gefärbte Lamelle, welche die erste Anlage der Zona radiata bildet. Durch diese dünne Lamelle treten hier und da schon merkbare feine Fortsätze von den grösseren Follikelzellen zu dem nach innen hiervon befindlichen Eiprotoplasma hindurch, obwohl dies, eben wegen der Dünnheit der Lamelle, noch schwer ist, sicher wahrzunehmen. In den danach folgenden Stadien der Ausbildung der Eier wächst allmählich die Dicke dieser Lamelle, und zugleich wachsen auch die grösseren Zellen ansehnlich, indem viele von ihnen sich birn- oder ballonartig erweitern und einen Ausläufer nach innen hin gegen die Eioberfläche richten. Andere von den grösseren Zellen bilden eine innere Schicht, nach innen von den birnförmigen, und zeigen rundliche oder ovale Form, oft mit etwas abgeplatteten Flächen, je nach der Enge ihrer Lage. Die andere Art der Zellen ist fortwährend von ganz geringer Grösse mit kleinem Zellkörper, von welchem hier und da kurze Fortsätze ausschiessen, und mit kleinem ovalem Kern; sie liegen teils in der äusseren Schicht des Follikelepithels, teils auch stellenweise weiter nach innen, zwischen die anderen Zellen eingefügt. Die Fig. 2 der Taf. VI stellt eine Partie eines medianen Vertikalschnitts von einem solchen Follikelepithel, aus einem Eie von 0,7 mm. dar; man sieht hier sechs birn- oder bollonförmige grosse Zellen von verschiedenem Umfang und je mit einem kürzeren oder längeren Ausläufer, welcher sich bei allen nach der Eioberfläche wendet, wo die nunmehr etwas dicker gewordene Lamelle der Zona radiata (hier rot gefärbt) liegt; wenn man genauer nachsieht, findet man, dass diese Ausläufer durch

diese Lamelle hindurch dringen und sich mit dem Protoplasma des Eikörpers vereinigen; ausser diesen mit deutlich sichtbaren Ausläufern versehenen Zellen sind in der Figur noch drei andere vorhanden, welche in der innersten Schicht des Epithels, also an der Zona radiata, gelegen sind und wahrscheinlich auch feinere Ausläufer durch die Zona zum Ei senden. Ausserdem bemerkt man in der Figur noch vierzehn kleinere Zellen in verschiedenen Lagen.

Das Follikelepithel ist schon auffallend dicker geworden, und seine Mehrschichtigkeit ist noch deutlicher hervorgetreten als in Fig. 1, obwohl einzelne der grossen Zellen mit ihren Ausläufern fast durch die ganze Dicke desselben reichen.

In den danach folgenden Stadien der Ausbildung und Vergrösserung der Eier wird das Follikelepithel noch etwas dicker; es behält aber im ganzen dieselben Charaktere, welche eben beschrieben wurden (Fig. 2). Bei Eiern von der Grösse von 1,5—1,6 mm. zeigen die medianen Vertikalschnitte die Zusammensetzung, welche die Fig. 3, 4 und 5, die zwei ersten in Hämatoxylin-, die letzte in Biondifärbung, darbieten. Bei allen erkennt man die zwei verschiedenen Zellarten, von denen die grösseren, mehr oder weniger birn- oder ballonförmigen eine auffallende Grösse darbieten; die nach aussen gekehrte, blasig angeschwollene Partie dieser Zellen enthält in der Regel nur spärliche Mitomfäden des Protoplasmas, welche mehr oder weniger deutlich radiär gegen die dünne Aussenwand der Zelle ausstrahlen; der dickere Teil des Protoplasmas findet sich in der mittleren und unteren Partie der Zelle, und in dieser Partie liegt der grosse kugelige Kern, in welchem man einen ziemlich grossen, meistens mit einem helleren »Vakuolraum» versehenen Nucleolus und mehrere rundliche Chromosomen und feine Fäserchen findet. Durch die Biondifärbung wird dieser Nucleolus violett, und die Chromosomen nehmen eine rötlich violette Farbe an.

Von jeder dieser grossen Zellen geht nun der schon in Fig. 2 beschriebene Fortsatz nach innen hin. Ich habe von diesen Zellen mit ihren Fortsätzen an medianen Vertikalschnitten eine Anzahl sehr schöne und ganz überzeugende Präparate erhalten; von ihnen sind in den Fig. 3, 4 und 5 einige typische Variationen solcher Zellen wiedergegeben; wie man hier bemerkt, kommen mehrere Variationen bei den Fortsätzen oder Ausläufern vor, indem sie bald schmaler, bald breiter sind; alle ziehen sie, meistens gerade oder wenig gebogen, direkt nach der Eioberfläche hin. Diese Fläche ist von einer *Zona radiata* bekleidet, welche in diesem Stadium weit dicker ist als in dem in Fig. 2 wiedergegebenen; oft erscheint sie ganz homogen; bei genauerer Betrachtung erkennt man aber in ihr eine radiäre Streifung und eine Zusammensetzung aus kurzen Partien, zwischen denen sich Kanäle finden, in denen die Ausläufer der geschilderten grossen Follikelzellen eindringen, um zum eigentlichen Ei zu ziehen. Hier löst sich ihr bisher meistens dicht zusammengedrungenes, zuweilen aber auch lose vorhandenes Mitomgeflecht bald auf und verbindet sich direkt mit dem des Eiprotoplasmas, so dass also eine echte Verbindung des Protoplasmas der Follikelzellen und der Eizelle selbst vorhanden ist. Zuweilen teilt sich der Ausläufer schon vor dem Eintritt in den Zonakanal in zwei Äste (Fig. 4 und 5), welche dann getrennt zum Eie ziehen.

Von den in der inneren Schicht des Follikelepithels gelegenen Zellen derselben Art gehen in gleicher Weise Ausläufer durch die Zona zum Ei; diese Ausläufer sind aber natürlich hier viel kürzer.

Was nun die zweite Art der Follikelzellen betrifft, so behalten sie fortwährend ihre frühere, in Fig. 1 und 2 wiedergegebene Grösse und Gestalt; nie sah ich von ihnen Fortsätze zum Eie gehen.

Die hier geschilderte Beschaffenheit des Follikelepithels bleibt aber nicht lange bestehen. Im Gegenteil tritt bald eine wesentliche Veränderung ein, indem eine starke Reduktion desselben sich kundgibt. Schon an Eiern von etwa 2 mm. im Durchschitt (Taf. VI, Fig. 6) bemerkt man nicht nur, dass die Dicke des Epithels wesentlich vermindert ist, sondern auch dass seine einzelnen Zellen eine Verkleinerung und zugleich eine degenerative Veränderung ihrer Struktur erlitten haben; dies betrifft ganz besonders die grössere Zellart, indem diese Zellen im ganzen nunmehr von geringerem Umfang erscheinen, weniger Chromatin haben und oft eine Reduktion oder sogar ein Verschwinden des Kernkörperchens darbieten; der Zellkörper scheint auch von seinem Protoplasma-Mitom mehr oder weniger viel verloren zu haben, und zwar sowohl in dem inneren als in dem äusseren, noch blasig angeschwollenen Teil; der Ausläufer dieser Zellen ist aber fortwährend erhalten und zieht durch die Kanäle der Zona radiata nach innen hin (Fig. 6). Diese Schicht hat nunmehr auch eine Veränderung durchgemacht, indem sie eine äussere, homogen erscheinende, in Hämatoxylin sich stark färbende, nach der Differenziation die gleichzeitig vorhandene Eosinfarbe intensiv annehmende, dünnere Lage und nach innen von ihr eine sich heller rotfärbende, etwa doppelt so dicke Lage darbietet, welche eine eigentümliche, radiierende Streifung zeigt; bei genauer Betrachtung dieser letzteren Lage erweist sich, dass die Streifung den feinen Ästen der Follikelzellausläufer entspricht, zwischen denen die helle Substanz liegt; erst nachdem diese Äste die betreffende Lage durchdrungen haben, lösen sie sich in die oberflächliche Schicht des eigentlichen Eiprotoplasmas auf. Diese innere Lage gleicht in hohem Grade der

bei den Knochenfischen vorkommenden Zonoidschicht von His. Die Oberflächenschicht des Eiprotoplasmas ist übrigens recht dick (Fig. 6), aus einem sehr feinen Mitom zusammengesetzt und setzt sich nach innen in eine innere, ein weniger dichtes Mitomgeflecht enthaltende Schicht fort.

An den kleinen Zellen des Follikelepithels (Fig. 6) bemerkt man dagegen keine wesentliche Veränderung. Von Interesse ist es jedoch, dass nun auch die innersten kleinen, an der Zona gelegenen Zellen oft feine Ausläufer durch die Zona auszuschicken scheinen, welche in die innere Lage derselben eintreten.

In den danach folgenden Stadien der Eiausbildung setzen sich nun diese Veränderungen des Follikelepithels in schneller Folge fort. Schon bei Eiern, welche 2,5—2,6 mm. messen, (Fig. 7 der Taf. VI), ist es auffallend stark reduziert, indem es nicht nur viel niedriger geworden ist, sondern auch weit weniger Repräsentanten der beiden Zellarten aufzuweisen hat; vor allem sind aber die Zellen der grösseren Art in hohem Grade verkleinert; sowohl ihr Zellkörper als ihr Kern sind sehr reduziert, und ebenso auch die Chromatinsubstanz und das Kernkörperchen ihres Kerns. Der Ausläufer ist aber noch wahrzunehmen, und er zieht noch durch die etwas verdünnte Zona radiata in die fortwährend vorhandene radiär gestreifte Schicht hinein und nach der Oberfläche des eigentlichen Eiprotoplasmas (Fig. 7 der Taf. VI). Die zweite Zellart im Follikelepithel ist noch vorhanden, aber bedeutend spärlicher, und der Unterschied zwischen diesen Zellen und den grösseren ist weniger auffallend. Man kann aber noch von einer Mehrschichtigkeit des Epithels sprechen.

In den hierauf folgenden Stadien, wenn die Grösse der Eier auf etwa 3—3,5 mm. gestiegen ist (Taf. VI, Fig. 8, 9, 10, 11), reduziert sich immer mehr die Anzahl der Zellen, so dass sie zwar anfangs noch teilweise als zweischichtig bezeichnet werden kann (Fig. 8, rechts), bald aber, und dies oft in demselben Epithel, nur einschichtig wird (Fig. 8, links). Die Zellen werden bald von gleichem Aussehen, so dass nunmehr nur eine Zellform vorhanden ist (Fig. 9, 10, 11), welche von der Seite betrachtet etwa viereckig erscheint; der Kern ist fortwährend kugelig, aber im ganzen klein; der innere Fortsatz ist noch da, und man kann ihn oft noch durch die Zona radiata in die ebenfalls noch vorhandene Zonoidschicht hinein verfolgen, obwohl es nunmehr schwer wird, die radiären oder nach innen hin gruppenweise etwas zusammengebogenen Streifen direkt von den Ausläufern herzuleiten. In der Biondifärbung sieht man in den Kernen dieser Zellen grün gefärbte Chromosomen, gewöhnlich aber auch einen rötlich violetten Nucleolus (Fig. 10).

In den Eiern von 6 mm. Grösse (Taf. VI, Fig. 12) hat dies einschichtige Follikelepithel noch weitere Veränderungen durchgemacht, indem es noch niedriger geworden ist und teils rektangulär, teils sogar spindelförmig in der Seitenansicht erscheint; die Zona radiata ist dünner geworden; nach innen von ihr bemerkt man zwar noch eine feine radiäre Streifung in der Oberflächenschicht des Eiprotoplasmas; die Dotterkugeln lagern sich aber immer näher an die Zona radiata heran.

Schliesslich bemerkt man an dem vertikalen Medianschnitte des beinahe reifen Eies (Taf. VI, Fig. 13) den Rest des Follikelepithels in der Gestalt eines wahren einschichtigen Plattenepithels, dessen Zellkerne ziemlich weit voneinander getrennt sind und, von der Seite gesehen, lang und schmal spindelförmig erscheinen; in Biondifärbung werden sie grün gefärbt. Nach innen hin sind sie durch eine dünne, in Eosin gefärbt rote Lamelle von dem nunmehr ganz nahe anliegenden Dotter begrenzt, und auch nach aussen hin findet sich eine dünne Lamelle. In meinen Biondi-Präparaten sah ich aber ausser diesen Kernen in der anliegenden Dottersubstanz, zwischen ihren rot gefärbten Dotterkörnern, hier und da grünlich gefärbte kleine Gebilde, welche möglicherweise als einzelne, hier in den Dotter hineingezogene Kerne von Follikelzellen aufzufassen sind; in diesem Falle sind sie aber wahrscheinlich in einem Degenerationsstadium begriffen.

Von *Natrix natrix* (Lin.) untersuchte ich die Eier der Ovarien in verschiedenen Stadien der Ausbildung und traf hier die bei der Lacerta eben beschriebenen Verhältnisse in sehr ähnlicher Weise wieder. Wie oben in der historischen Einleitung dieses Kapitels referiert worden ist, habe ich gefunden, dass Eimer schon im Jahre 1872 an den Eiern dieser Reptilien das Verhalten des Follikelepithels im wesentlichen richtig geschildert und die Verbindungen der Zellen desselben mit dem Eiprotoplasma gesehen hat, obwohl seine Abbildungen hiervon wenig überzeugend sind und seine Angaben von den späteren Forschern auch wenig oder gar nicht berücksichtigt wurden.

Weil ich von den betreffenden Strukturverhältnissen bei den Eidechseneiern schon eine eingehende, von einer Reihe von Abbildungen erläuterte Darstellung geliefert habe, verzichte ich auf eine Beschreibung der Natteneier, um so mehr als sie der Hauptsache nach nur eine Wiederholung jener Darstellung werden würde. In der Fig. 14 der Taf. VI teile ich indessen eine Abbildung von einer Partie eines medianen Vertikalschnittes vom Follikelepithel aus einem länglich ovalen Natterei von beinahe 5 mm. Grösse mit. Man erkennt hier in dem mehr-

schichtigen Epithel die zwei Arten von Zellen, nämlich die grössere Art mit teils birnförmigen, in der mittleren Schicht gelegenen, teils rundlich viereckigen oder ovalen, in der inneren Schicht befindlichen Zellen, welche alle Ausläufer durch die Zona radiata zum Eiprotoplasma senden, sowie die kleinere Art von kleinen ovalen Zellen, welche grösstenteils an der äusseren Partie des Follikelepithels liegen.

Schliesslich habe ich auch bei *Emys orbicularis* (Lin.) die entsprechenden Verhältnisse untersucht. Das Follikelepithel ist hier in der Regel während der ganzen Entwicklung nur einschichtig. An den jüngsten Eiern fängt es als eine ganz dünne Lage von platten Zellen an (Taf. VI, Fig. 15, von einem Ei von 0,2 mm.), welche freilich allmählich etwas höher werden (Fig. 16, von einem Ei von 0,7 mm.) und bei Eiern von 2 mm. Grösse so hoch wie die in Fig. 17 abgebildeten sind; sie bilden aber, wie erwähnt, fortwährend nur eine einzige Schicht. Hier bemerkt man auch deutlich, dass die Zellen eine Anzahl von Fortsätzen nach innen hin schicken, welche durch die bei diesen Eiern verhältnismässig dicke Zona radiata ziehen und Verbindungen mit dem Eiprotoplasma eingehen. Zuweilen sieht man auch hier und da im Follikelepithel einzelne Zellen oder Gruppen von Zellen, welche in einer doppelten Lage angeordnet sind; sie haben aber alle die gleiche Beschaffenheit wie die anderen und kommen übrigens nur ausnahmsweise vor.

* * *

Aus der obigen Darstellung gehen also u. a. folgende Tatsachen hervor:

1. Wie dies z. T. von Waldeyer und Eimer schon vor längerer Zeit angegeben wurde, aber in späterer Zeit vergessen worden ist, senden bei den von mir untersuchten Reptilien, *Lacerta*, *Natrix* und *Emys*, während einer gewissen Periode der Ausbildung der Eier in den Ovarien zahlreiche Zellen des Follikelepithels protoplasmatische Fortsätze nach innen zu der oberflächlichen Schicht des Eiprotoplasmas aus, welche mit diesem in Verbindung treten. Diese Fortsätze oder Ausläufer ziehen durch präformierte, feine Kanäle in der Zona radiata hindurch.

2. Das Follikelepithel ist in seiner Zusammensetzung bei verschiedenen Vertretern der Reptilienordnung etwas wechselnd, indem es bei den Eidechsen (*Lacerta viridis*) und der Natter (*Natrix natrix*) mehrschichtig und aus wenigstens zwei differenten Arten von Zellen besteht, während es bei der Schildkröte (*Emys orbicularis*) einschichtig ist und aus nur einer Zellform besteht.

3. Das Follikelepithel von *Lacerta* und *Natrix* ähnelt in auffallender Weise dem oben bei Selachiern (Chimaera und Raja) beschriebenen, und zwar vor allem hinsichtlich der Beschaffenheit der grösseren Zellart und des Verhaltens ihrer Ausläufer.

4. Wie bei den Selachiern, ist es auch bei den Reptilien sehr bemerkenswert, dass die höchste Ausbildung des Follikelepithels und der Ausläufer seiner Zellen in einer verhältnismässig frühen Periode der Ausbildung des Eies eintrifft, wonach eine auffallende Reduktion dieser Teile vorsichgeht.

IV.

Bei den Vögeln.

Taf. VII.

Der Bau des Eies der Vögel, und v. a. des Huhns, ist natürlich von alters her der Gegenstand mancher Untersuchungen gewesen. Und doch finden sich in der Literatur, besonders wenn man die der letzteren Zeit berücksichtigt, im ganzen nur wenige eingehendere Arbeiten über die feinere Struktur desselben. Aus der nunmehr relativ älteren Zeit hebe ich hier v. a. die an die früheren Mitteilungen von Allen Thomson (1859), Gegenbaur (1861), His (1868) und Cramer (1868), sich anlehnende, auf genauere Untersuchungen gestützte Darstellung Waldeyer's in seiner hier oben oft angeführten vorzüglichen Monographie »Eierstock und Ei» vom Jahre 1870 hervor, in welchem Werke u. a. sowohl das Ei des Huhns als auch mehrerer anderer Vögel behandelt worden ist. Ich werde indessen aus demselben hier nur jene Fragen besprechen, welche für diese meine Abhandlung von besonderem Interesse sind, nämlich die Angaben über das *Follikelepithel* und die *Zona radiata.* An den noch ganz jungen Follikeln findet sich nach Waldeyer eine einschichtige Lage niedriger Epithelzellen, welche in etwas weiter ausgebildeten Stadien wachsen und zuletzt hoch zylindrisch werden, wie die in den späteren Werken mehrmals wiedergegebene Figur Waldeyer's zeigt, die auch hier (Fig. 5) reproduziert werden soll, weil sie besser als eine ausführliche Beschreibung die Auffassung des Forschers darstellt. An der Aussenfläche des Follikelepithels gegen die bindegewebige Theca ist eine zusammenhängende Basalschicht des Epithels vorhanden. Aber auch an der inneren Fläche des Follikelepithels findet sich ein Basalsaum, freilich von ganz anderer Art, die Membrana radiata, »die Vorläuferin der späteren Dotterhaut». Anfangs unmessbar dünn, nimmt sie allmählich an Dicke zu und ist an Follikeln von 3—6 mm. am stärksten, 4,5 μ; sie hat ein sehr deutlich ausgeprägtes, fein radiär gestreiftes Aussehen, fast ebenso scharf wie die radiär gestreifte Dotterhaut vieler Fische. Diese Zona radiata, welche keine eigentliche, ablösbare Membran darstellt, ist nicht die Dotterhaut, wohl aber entsteht die letztere später aus der am meisten peripherisch gelegenen Schicht der Zona. An Follikeln der genannten Dimension gewahrt man folgendes: Die Zona radiata zerfällt leicht in feine, haarähnliche Elemente, die wie Flimmerhärchen aus dem Protoplasma der Zylinderzellen hervorgehen. »Am anderen Ende löst sich, wie man bei starken Vergrösserungen deutlich wahrnimmt, diese anscheinend membranöse Schicht direct, durch einfachen Zerfall der kleinen stäbchen- oder haarförmigen Elemente in die feinkörnige Rindendottermasse, die *Molekularschicht*, auf. Die directe Beobachtung sowohl, wie der sonderbare Umstand, dass die Zona radiata sich später vollkommen verliert und bis auf ihre alleräusserste, ganz dünne Schicht schwindet, sprechen dafür... Diese äusserste basale Schicht ist dann die eigentliche Dotterhaut. Letztere entsteht also nicht aus der Zonoidschicht des Hauptdotters, hat mit dem letzteren überhaupt gar nichts zu thun, sondern ist eine innere Basalschicht des Follikelepithels und zwar vorzugsweise derjenigen Zellen desselben, welche ihr breiteres Ende nach innen wenden.» Der Nebendotter Waldeyer's ist eine Produktion des Follikelepithels. »Bei den kleineren Follikeln, wo die Zona radiata fehlt, gehen die Bestandtheile des Protoplasmas der Granulosa direct durch körnigen Zerfall und nachherige Aufquellung in die weisse Dottermasse über... Die Zonoidschicht der jüngeren Follikel ist nur das mit den feinsten Molekeln ausgestattete erste Product dieses Zellenzerfalles der Granulosa; sie kann durchaus nicht, wie Gegenbaur will, als eine Barrière angesehen werden, die das Uebertreten von Elementen des Epithels zur Dottermasse verhindere. Später ändert sich die Bildung des Nebendotters einigermassen. Das Protoplasma des Follikelepithels metamorphosiert sich an seinem inneren Ende zunächst in eine festere basale Masse, die Zona radiata, die aber fortwährend wieder körnig zerfällt und zunächst die Molecularschicht des Nebendotters bildet.» Die Follikelzellen wachsen dann in die Länge, ihr Protoplasma wird aber später

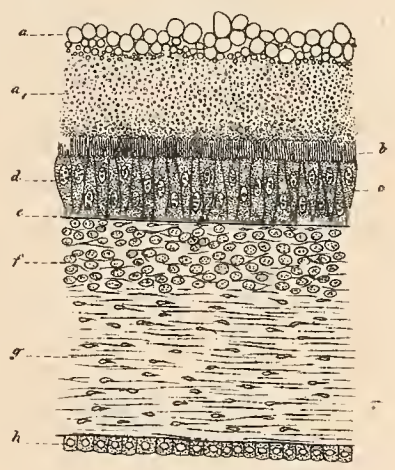


Fig. 5.
Schnitt durch die Wandung eines 4 mm. grossen Hühnerfollikels und die anliegenden Teile des eingeschlossenen Eies. Aus Waldeyer's Werk »*Eierstock und Ei*», 1870, und »*Die Geschlechtszellen*» 1902.

a — Dotterkugeln.
a' — Molekuläre Dotterschicht.
b — Zona radiata.
c — Follikelepithel.
d — Epithelzellen mit feinen Härchen am Basalende.
e — Membrana propria folliculi.
f — Innere zellenreiche Lage der bingew. Follikelwand.
g — Äussere Lage.
h — Eierstocksepithel.

stark aufgebraucht und zugleich der grösste Teil der Zona radiata durch molekulären Zerfall noch in Dottermasse umgewandelt.

Aus dieser Darstellung geht hervor, dass Waldeyer zwischen dem Follikelepithel und dem Dotter sehr innige Beziehungen annahm und den letzteren zum Teil aus dem Epithel, zuerst direkt, später durch das Zwischenstadium der Zona radiata, entstehen liess. Und offenbar liess er die Follikelzellen Protoplasmafortsätze zum Dotter aussenden, obwohl dies bei den Vogeleiern nicht so direkt, wie bei den Reptilieneiern, von ihm betont wird.

In diesem Herbste, als ich schon längst meine eigenen Untersuchungen über das Vogelei abgeschlossen hatte und im Begriffe war, das Manuskript zu dieser meiner Abhandlung zum Druck abzuliefern, fand ich einen Hinweis auf eine Mitteilung von M. Holl »Über die Reifung der Eizelle des Huhn's»[1]), welche mir leider bisher ganz entgangen war. Weil diese Arbeit aus dem Jahre 1890(—91) stammte, und ich weder in Korschelt-Heider's grossem Lehrbuch (vom J. 1902) noch in Waldeyer's übersichtlichem Werke (vom J. 1902) eine Andeutung davon fand, dass Holl verbindende Fortsätze der Follikelzellen zum Eidotter bei den Vögeln erwähnt hatte, war ich ganz erstaunt, als ich diese seine Abhandlung schliesslich zur Durchsicht erhielt. Holl hat nämlich schon solche Zellfortsätze beim Huhn geschildert; seine Abbildungen sind zwar ganz undeutlich, aber im Texte sind diese Bauverhältnisse beschrieben, wie aus dem folgenden Zitate hervorgeht: »Die Zona radiata», sagt Holl, »ist nicht ein Gebilde, welches aus einem Stoffe besteht, der von zahlreichen radiär gestellten Canälen durchsetzt ist, wo dann die Strichelung gleichsam die Scheidewände zwischen ihnen darstellt, sondern sie besteht aus einem System von feinsten, eng aneinanderliegenden Fasern. An sehr feinen Schnitten oder auch an Rissstellen hat man hinreichend Gelegenheit, zu beobachten, wie diese Fasern in die Rindenschichte reichen und da mit dem zwischen den elementaren Dotterkörnern liegenden Plasmanetze sich verbinden; ja man kann unter Umständen beobachten, wie sich die Fäden bis zum Plasmanetze, welches an die Rindenschichte angrenzt, erstrecken. Andererseits erstrecken sich die Fäden der Zona radiata bis an die Tunica adventitia, und es macht den Eindruck, als ob sie hier, mit ihr innig verbunden, endigen. Es lässt sich aber wieder nachweisen, dass die Fäden mit den Zellen der Membrana granulosa zusammenhängen, dass sie nichts anderes sind, als Fortsätze derselben, welche durch die Tunica hindurch gehen, und mit dem Plasmanetze des Dotters in Verbindung treten.» »Das Follikelepithel», fügt Holl hinzu, »beziehungsweise die Zellen der Membrana granulosa, gehen aber nicht zu Grunde, sondern bleiben bis zur vollständigen Ausbildung des Dotters erhalten; dann wohl gehen sie einer Degeneration entgegen, aber zu einer Zeit, wo eben das Ei aus dem Follikel auszutreten im Begriffe ist.»

Mitrophanow[2]) untersuchte die an fertigen und aus den Ovarien abgegebenen Hühnereiern vorkommenden Eihüllen, und zwar sowohl hinsichtlich ihrer Zusammensetzung als ihrer Herkunft. Er suchte dabei auch ihr Verhalten zu den von den früheren Forschern (His, Frommann, Kölliker, Gegenbaur, Waldeyer, Eimer, Holl etc.) gelieferten Beschreibungen und Angaben über die Eihüllen festzustellen, stiess aber in dieser Beziehung auf schwer besiegbare Schwierigkeiten. Statt des Follikelepithels, welches nach der Angabe mehrerer Autoren im Calyx bleibt und deshalb am gelegten Ei nicht mehr anzutreffen ist, findet sich an der Aussenfläche des Gelbeis eine fenestrierte oder vakuolisierte Membran, die er als den Abkömmling der früheren Membrana vitellina (resp. Tunica adventitia oder gewissermassen Zona radiata) betrachtete, sowie nach aussen von ihr eine dicke Schicht, in welcher man verschiedene Lagen unterscheiden konnte, nämlich eine innere dichtere, lamellär gebaute (la couche albumineuse) und eine äussere weniger kompakte, homogene, nur mit lokalen Verdichtungen versehene (la couche extérieure), welche mit der eigentlichen Eiweisslage direkt zusammenhängt; diese Lage scheint auch direkt mit den Chalazen verbunden zu sein; ohne eingehendere Untersuchungen über ihre Herkunft und Ausbildung lässt sich jedoch diese Frage nicht sicher entscheiden. Diese Schicht ist aber offenbar nach der Abgabe der Eier aus dem Ovarium im Eileiter gebildet.

In Korschelt-Heider's Lehrbuch (Allg. Theil, I, 182. 1902) findet man nun über die fraglichen Verhältnisse beim Eie der Vögel folgendes: »Die Follikelzellen ordnen sich in einschichtiger Lage eines regelmässigen Cylinderepithels an, und es beginnt die Absonderung des massigen Dotters . . . Ueber die an der Innenfläche des Follikelepithels beobachtete Zona radiata sind sehr verschiedene auf die Bildung des Dotters, wie auch der Eihaut bezügliche Ansichten geäussert worden; zur Zeit fasst man die den Dotter umgebende Hülle als Dotterhaut, nicht als Chorion auf. Das den Eierstock verlassende Ei ist nur von der Dotterhaut umgeben.» Zur Illustration dienen

[1]) M. Holl, *Über die Reifung der Eizelle des Huhn's.* Sitz. Ber. d. k. Akad. d. Wiss. in Wien, Math.-naturw. Kl., B. I, 1890.

[2]) Paul Mitrophanow, *Note sur la structure et la formation de l'enveloppe du jaune d'oeuf de la poule.* Bibliographie anatomique. Tome VI, 1898.

zwei Figuren aus dem Waldeyer'schen Werk »Eierstock und Ei» vom Jahre 1870, nämlich ein junger Follikel eines Taubeneierstocks und ein Schnitt durch die Wandung eines 4 mm. grossen Hühnerfollikels.

In Waldeyer's hier oft zitierter Zusammenstellung der Errungenschaften auf dem Gebiete der Geschlechtszellen (Oscar Hertwig's Handbuch d. vergl. u. exp. Entwickelungsgesch. d. Wirbeltiere, Bd I, 1902) findet man ebenfalls die Wiedergabe dieser von ihm im Jahre 1870 in seinem Werke »Eierstock und Ei» veröffentlichten Abbildung von dem Schnitt durch die Wandung eines 4 mm. grossen Hühnerfollikels und die anliegenden Teile des Eies, nämlich von aussen nach innen: das Ovarialepithel, die Theca folliculi externa und interna, die Tunica propria folliculi, das Follikelepithel, die Zona radiata, den feinkörnigen und den grobkörnigen Dotter. Ich erlaube mir, dies Bild hier wiederzugeben. Das Follikelepithel besteht hier aus einer Schicht hoher sog. Zylinderzellen, welche in alternierender Anordnung aussen und innen etwas breiter sind und ihre Kerne führen; nach innen von diesem Epithel erkennt man die Zona radiata mit kurzen radiierenden Streifen. »Das Gelbei», sagt Waldeyer, »wird von einer faserigen Hülle, der 'Dotterhaut', umgeben, deren morphologische Deutung trotz vielfältiger Untersuchung unklar ist. Am natürlichsten würde es scheinen, die Hülle als die modifizierte Zona radiata aufzufassen, wie wir sie bei allen Wirbeltieren bisher gefunden und als Chorion gedeutet haben. Dieser Ansicht wird aber widersprochen; es sei die faserige Lage eine Neubildung, eine 'Adventitia', während die vorübergehend nachweisbare Zona radiata gänzlich schwinde oder zu einer dünnen innersten Lage reduziert wird (Holl).» »Ganz neuerdings», fügt Waldeyer hinzu, »ist die Auffassung noch weiter kompliziert worden. Die Dotterhaut, wie sie aus dem Follikel stamme, soll nach dem Uebertritt in den Eileiter eine Verstärkung erfahren durch eine dünne fibröse Lage, welche der Eiweissschicht zuzurechnen ist (Mitrophanow).»

Von Vögeln untersuchte ich die betreffenden Verhältnisse bei der *Taube (Columba livia domestica)* und beim *Huhn (Gallus gallus)* sowie bei dem *Buchfinken (Fringilla coelebs)* und dem *Zeisig (Acanthis spinus)*. Von diesen will ich hier die der beiden ersteren beschreiben. Bei dem Buchfinken und dem Zeisig zeigten sich die Verhältnisse im ganzen mit denen der ersteren so übereinstimmend — obwohl zwar von viel geringerer Grösse — dass ich es hier unterlasse, sie zu schildern.

1. *Columba livia domestica* (Taf. VII, Fig. 1—10). Die noch sehr jungen Eier (Fig. 1) haben ein einschichtiges, ganz niedriges Follikelepithel von Plattenzellen, welche gegen das Eiprotoplasma eine bestimmte Begrenzung zeigen; es läst sich deshalb nicht sicher entscheiden, ob schon in diesem Stadium Verbindungen zwischen jenen Zellen und der Eizelle vorkommen. Dasselbe gilt auch hinsichtlich der etwas älteren und grösseren Eier, von denen die Fig. 2 und 3 Abbildungen liefern; in diesen Eiern ist das Epithel verhältnismässig weit reichlicher und auch höher geworden, so dass die Zellen am medianen Vertikalschnitt quadratisch oder rektangulär erscheinen. Im Zellkörper der in Fig. 1 und 2 wiedergegebenen Eier erkennt man eine sphärenähnliche Verdichtung und in dem grossen Kern eigentümliche Chromosomenschlingen; in Fig. 1 und 3 ist auch die bindegewebige Theca abgebildet.

In dem danach folgenden Stadium, welches in Fig. 4 dargestellt worden ist, hat sich das Follikelepithel noch weiter erhöht und im ganzen vergrössert. Obwohl eine dünne Grenzlinie diese Zellen teilweise von der Eioberfläche trennt, lassen sich hier mehr oder weniger deutlich feine körnige Verbindungen zwischen derselben und den Zellen durch diese Grenzlinie nachweisen, und zwar ganz besonders an solchen Stellen, wo sich die Follikelzellen etwas von der Eioberfläche abgetrennt haben.

Wenn man dann zu den höher ausgebildeten Stadien übergeht, wie sie in den Fig. 5—9 der Taf. VII vorliegen (die Grösse der betreffenden Eier bezog sich auf etwa 1 mm. im Durchschnitt), so findet man eine ansehnliche Verdickung des Follikelepithels. Die Zellen desselben stellen eine Art Zylinderepithel in einschichtiger Lage dar, indem sie wenigstens grösstenteils die ganze Höhe des Epithels einnehmen, obwohl sie eine wechselnde Gestalt darbieten. Wie die angeführten Fig. 5—9 der Taf. VII zeigen, sind sie meistens in alternierender Ordnung breiter und schmaler in ihren Endpartien, indem jede zweite Zelle abwechselnd an ihrem äusseren und ihrem inneren Ende breiter oder schmaler ist. Manche dieser Zellen sind an ihrem äusseren oder inneren Ende sogar breit flaschenförmig, und sie verschmälern sich am anderen Ende zu einem dünnen, zuweilen sogar fadenförmigen Halsteil; ihre Zellkörper zeigen ein feinkörniges Mitom; der Kern ist ziemlich gross, kugelig oder breit oval, in dem dickeren Teil des Zellkörpers liegend, weshalb ihre Lage auch meistens abwechselnd in der äusseren oder der inneren Schicht des Epithels sich befindet. Die äusseren Enden der Zellen stossen an die bindegewebige Theca folliculi, die inneren an eine dünne Oberflächenschicht des Eiprotoplasmas; hier bieten sie gewöhnlich eine fussartige Verbreiterung dar, von welcher stets eine etwas wechselnde Anzahl von Fortsätzen ausgehen, welche in feinen Kanälchen durch die

eben erwähnte Oberflächenschicht des Eies in radiierender Richtung nach dem eigentlichen Eiprotoplasma ziehen, um in dieses einzutreten und sich mit ihm zu verbinden. In den Fig. 5, 6, 7, 8, 9 sieht man eine Reihe von wechselnden Beispielen dieser Anordnung, und zwar in den Fig. 5, 6 und 8 in schwarzer, durch Hämatoxylin gefärbter, in den Fig. 7 und 9 durch Biondifärbung rot gewordener Farbe des Zellkörpers und der Fortsätze; in der letzteren Färbung treten die Zellkerne mit violettem Kernkörperchen und grünen Chromosomen hervor. Zellteilungen sind in diesem Follikelepithel nicht selten; die Fig. 8 und 9 bieten Beispiele von solchen mitotischen Kernen dar.

Was die Formverhältnisse der Zellen des Follikelepithels betrifft, scheint es hin und wieder, als ob nicht alle Zellen durch die ganze Dicke des Epithels reichten, indem in der inneren Partie desselben einzelne Zellen vorkommen, welche nicht die äussere Fläche des Epithels erreichen; in solchen Fällen ist es aber sehr schwer, zu entscheiden, ob nicht ein etwas schiefer Schnitt, oder eine etwas schiefe Richtung der betreffenden Zellen vorliege, wodurch der äussere Teil der Zelle abgetrennt worden ist. An den stärker schiefen Schnitten, wie in der in Fig. 10 der Taf. VII abgebildeten Partie, tritt diese Sache deutlich hervor; hier kann man auch oft in perspektivischer Lage die Ausbreitung des inneren Zellfusses und die Anordnung der Randausläufer desselben wahrnehmen.

Oft erscheint es, als ob die Zellen des Follikelepithels auch durch feine seitliche Fortsätze miteinander verbunden seien; es ist aber schwer, zu entscheiden, ob dies nur durch die Fixierungsflüssigkeit entstanden ist; gewöhnlich liegen die Zellen recht dicht aneinander, und ihre Zwischenräume sind von unbedeutender Weite. In den von mir abgebildeten Partien habe ich aber solche Zellen wiedergegeben, wo die Zellformen deutlich hervortreten, indem ihre Begrenzungen durch Zwischenräume angegeben sind; die hier und da erscheinenden Querverbindungen sind aber nicht angedeutet.

Bei der Taube studierte ich nicht die weitere Ausbildung und die Reduktion des Follikelepithels, weil ich diese Verhältnisse beim Huhn genauer verfolgt habe, und ich gehe jetzt zu der Darstellung der Befunde bei diesem Tier über.

2. *Gallus gallus.* Wie schon oben bemerkt worden ist, sind die Eier des Huhns hinsichtlich des Follikelepithels schon von mehreren Forschern untersucht und beschrieben worden, und zwar vor allem von Waldeyer und Holl. Schon von Cramer und Waldeyer wurde dargetan, dass dies Epithel ein Zylinderepithel mit alternierender Form der Zellen darstellt, indem sie abwechselnd nach aussen und nach innen breiter oder schmaler sind. Eine solche Anordnung ist in der Tat im grossen und ganzen vorhanden, obwohl nicht so genau regelmässig. In den Fig. 12, 14, 15 und 16 sind Partien von medianen Vertikalschnitten dieses Epithels in der Periode seiner höchsten Ausbildung wiedergegeben. Die Zellen liegen meistens ziemlich dicht gedrängt aneinander, so dass die Zellgrenzen und mithin ihre Formen hierdurch mehr oder weniger verhüllt werden; hier und da sind sie aber voneinander getrennt, wodurch diese Grenzen schön hervortreten; ich habe gerade solche abgebildet, um eine Anzahl der Zelltypen zu zeigen. An solchen Präparaten scheint es, als ob feine Fäden die Seitenflächen hier und da verbinden; dies habe ich in den Figuren nicht wiedergegeben, um die Darstellung der Zellformen nicht undeutlich zu machen; an einem Querschnitt der Zellen, einem Tangentialschnitt des ganzen Follikelepithels (Fig. 17 der Taf VII), wo diese Querverbindungen gewöhnlich deutlicher hervortreten, habe ich dieselben abgebildet. Ein solches Alternieren der Zellformen erkennt man hier und da, aber oft repetiert sich dieselbe Zellform auch zwei-, drei- bis viermal nacheinander; eine Variation von Zellformen tritt auch nicht selten deutlich hervor. In Übereinstimmung hiermit befindet sich der Kern dieser Zellen bald mehr in dem äusseren, bald mehr in dem inneren Teil des Zellkörpers, in dessen dickerer Partie er meistens gelegen ist; der Kern ist kugelig oder breit oval, mit kugeligem Nucleolus und mehreren zerstreuten Chromatinklumpen. Mitotische Kernteilungen kommen hier und da vor, wie dies in den Fig. 12 und 14 wiedergegeben ist. In Biondipräparaten findet man den Nucleolus rötlich violett, die Chromatinkörner grüngefärbt. Wie bei der Taube, erkennt man nun, und zwar in einer gewissen Periode sehr deutlich, dass von den inneren oder Fussenden der Follikelzellen je eine, obwohl wechselnde Anzahl von Fortsätzen oder Ausläufern entspringt, welche durch die nach innen von ihnen gelegene dünne Lamelle dringen und in radiierender Richtung zur eigentlichen Oberflächenschicht des Eiprotoplasmas ziehen, um sich in ihr zu verlieren. Die Fig. 12 zeigt dies, und in noch auffälligerer Weise die ein etwas späteres Stadium angebende Fig. 15, aus welchem Stadium auch die Fig. 16 in verdoppelter linearer Vergrösserung das Zeiss'sche Bild (Apochr. Imm. 2 mm. Ap. 1,30, komp. Okul. 12) wiedergibt; man kann in den betreffenden Präparaten die Zellfortsätze hier in schönster Weise verfolgen, indem sie nach dem Durchtritt durch die rotgefärbte Lamelle zwischen hellen Substanzräumen radiär nach dem Eiprotoplasma verlaufen, um in dieses einzutreten und sich mit ihm zu verbinden. Die

genannte dünne, rotgefärbte Lamelle, welche bei stärkerer Hämatoxylinfärbung schwärzlich erscheint, enthält bei der Ansicht von der Fläche aus eine grosse Menge feiner Löcher, durch welche die Zellfortsätze hindurchtreten; die Fig. 13 gibt ein solches Flächenbild von einem Tangentialschnitt wieder. Diese Lamelle muss also der Zona radiata der niederen Tiere entsprechen, ob man aber zu ihr noch die nach innen von ihr gelegene radiäre Schicht rechnen darf, ist zweifelhaft oder vielleicht als eine »Geschmackssache» zu betrachten, indem dieselbe eher der Zonoidschicht von His homolog zu sein scheint. Die Fig. 12 und 14 stammen von einem 5 mm., die Fig. 15 und 16 von einem 5,5 mm. messenden Eie her.

Bevor ich nun zu den danach folgenden Stadien übergehe, ist es aber meine Pflicht, die vor den eben geschilderten Stadien der Fig. 12—16 vorhergehenden kurz zu besprechen. Wie bei der Taube schon eingehender beschrieben worden ist, besteht an den ganz jungen Eiern das Follikelepithel aus einer Schicht sehr niedriger Zellen, welche beim Wachstum des Eies allmählich höher wird, und zwar zuerst »kubisch» und dann »zylindrisch» erscheint. Die Fig. 11 der Taf. VII stellt ein solches kubisches Epithel beim Übergang zum zylindrischen (rechts) dar; an einer Stelle bemerkt man sogar zwei Zellen in einer äusseren (oberen) Schicht, welche vielleicht nach Zellteilungen aus Mangel an Raum hier zu liegen gezwungen waren; von Interesse ist, dass in jeder Zelle eine (hier rot gefärbte) Sphäre mit dem Zentriol etwa in der Zellmitte zu sehen ist. Wie verhalten sich nun diese Follikelzellen zu dem Eiprotoplasma? Eine äusserst dünne Zona scheint in der Ausbildung begriffen zu sein, und durch sie hindurch scheinen schon feine Protoplasmafortsätze von den Zellen zum Eiprotoplasma zu ziehen; das betreffende Ei mass nur 0,3 mm.

In dem Stadium aber, welches nach dem der Fig. 15—16 folgt, fängt dann eine Reduktion des Follikelepithels an, einzutreten. Die Zellen werden niedriger, die Zona und die Zonoidschicht noch dünner als vorher; die radiierenden inneren Fortsätze erscheinen gröber, aber undeutlicher ausgeprägt, indem sie sich mit der nunmehr dotterreicheren Oberflächenschicht des Eiprotoplasmas verbinden; das Ei der Fig. 18, welche diese Verhältnisse wiedergibt, mass 6 mm.

In den danach folgenden Stadien, bei Eiern von 9—12—18—25 mm. (resp. Fig. 19, 20, 21, 25) wird das Follikelepithel immer niedriger, die Zellen werden nämlich kürzer und stellen sich meistens schief, wobei die Zwischenräume zwischen ihnen fast immer deutlich hevortreten. Die Zona stellt nunmehr nur eine ganz dünne Lamelle dar, die Zonoidschicht verschwindet, und die Dotterkörner treten in der Oberflächenschicht des Eiprotoplasmas zahlreich auf. Zwischen den Zellen bemerkt man feine, obwohl nicht besonders deutlich erscheinende Verbindungsäste; dagegen nimmt man nunmehr keine von den Fussenden der Zellen zu dem Eiprotoplasma ziehenden Fortsätze wahr; sie scheinen in der Tat ganz reduziert zu sein.

Bei Eiern von 28 mm. Grösse ist schliesslich das Follikelepithel so reduziert, dass es nur eine Schicht platter Zellen darstellt, welche zwischen zwei sehr dünnen Lamellen eingelagert liegt, wie die Fig. 24 dies wiedergibt; die Dotterkörnerhaufen stossen nun direkt an die sehr reduzierte »Zona radiata».

Ich versuchte auch, an schon ganz fertigen, gelegten Eiern das schliessliche Schicksal des Follikelepithels zu eruieren. Nach der Abnahme der äusseren Schale und des Eiweisses der in Carnoyscher Flüssigkeit gehärteten Eier wurden Vertikalschnitte durch das Gelbei gemacht. Es gelang mir nicht, hier Reste des Follikelepithels zu entdecken. Wie von mehreren Forschern, v. a. von Holl und Mitrophanow angegeben worden ist, bleiben ja die Reste der Follikelzellen im Calyx. Es war meine Absicht, diese Tatsache näher zu studieren. Ich erhielt aber kein hierfür ganz geeignetes Material, und die Zeit reichte nicht hin, diesmal Schnittserien von neu fixierten Eiern zu machen. An den vorhandenen Serien der fertigen und gelegten Eier zeigten sich indessen die besonders von Mitrophanow geschilderten Verhältnisse, auf deren Beschreibung ich diesmal um so weniger näher eingehen will, als sie meinen vorliegenden Gegenstand nicht direkt betreffen.

In der obigen Darstellung habe ich die betreffenden Strukturverhältnisse hauptsächlich nach den mit Hämatoxylin und Eosin gefärbten Präparaten geschildert. Hier mag nun hinzugefügt werden, dass bei Biondifärbung (Fig. 14, 22, 25 der Taf. VII) in den Kernen des Follikelepithels ein rötlich violetter Nucleolus und grüne Chromatinkörner erscheinen, und bei mitotischer Teilung färben sich natürlich die Chromosomen intensiv grün (Fig. 14).

* * *

Aus den hier geschilderten Befunden lassen sich nun hinsichtlich der untersuchten Vogeleier folgende hauptsächliche Ergebnisse resumieren:

1. Bei ganz jungen Eiern stellt, wie mehrere Forscher schon lange erkannt haben, das Follikelepithel ein einschichtiges Plattenepithel dar, welches bei etwas älteren Eiern allmählich an Höhe wächst, um zuerst ein »kubisches» und schliesslich ein »zylindrisches» Epithel von etwas wechselnder Form der Zellen zu werden, welches Stadium als der Höhepunkt der Ausbildung dieses Epithels zu bezeichnen ist.

2. Von dem inneren Ende, der Fussplatte, dieser Zellen gehen, wie schon früher Waldeyer und Eimer bemerkt und in späterer Zeit auch Holl erkannt haben, Fortsätze oder Ausläufer aus, welche nach innen hin ziehen, um durch die der Zona radiata der niederen Tiere wahrscheinlich homologe, obwohl verhältnismässig schwach ausgebildete Lamelle und die nach innen von ihr befindliche »Zonoidschicht» radiär zu verlaufen sowie in die Oberflächenschicht des eigentlichen Eiprotoplasmas einzutreten und sich mit den Elementen desselben in Verbindung zu setzen. Diese Bauverhältnisse stimmen mithin mit den oben bei verschiedenen anderen Tieren, und zwar ganz besonders mit den bei den Rochen und Reptilien beschriebenen Verhältnissen wesentlich überein.

3. Nach dieser Periode der höchsten Ausbildung des Follikelepithels tritt dann, wie auch von anderen Forschern bemerkt wurde, eine Reduktion ein, indem sich dasselbe allmählich verdünnt; die Zellen werden niedriger, zuletzt platt und scheinen am ganz fertigen Eie vollständig zu verschwinden. Die nach innen zum Eiprotoplasma ziehenden Ausläufer der Follikelzellen verschwinden auch während dieser Reduktionsstadien, und von der Zona radiata bleibt nur eine ganz dünne Lamelle zurück.

4. Der Höhepunkt der Ausbildung des Follikelepithels und der Ausläufer desselben zum Eiprotoplasma trifft schon früh in der Ausbildung des Eies ein, nämlich in der Periode, in welcher z. B. das Hühnerei 5—5,5 mm. misst.

V.

Bei den Säugetieren.

Taf. VIII.

Weil ich schon in meiner Darstellung des betreffenden Gegenstandes im Jahre 1889 [1]) eine eingehendere Historik bis auf jene Zeit geliefert habe, kann ich auf dieselbe hinweisen. Es sollen aber zu ihr ein paar Zusätze hinzugefügt werden. Erstens hat schon Pflüger [2]) (1863) angegeben, dass die Streifung der Zona pellucida der Säugetiere von Protoplasmafortsätzen der Epithelzellen herrührt. Zweitens hat Heape [3]) hier wahrgenommen, dass radiär verlaufende Fäden der Eiepithelzellen durch Kanälchen in der Zona zu der Oberfläche der ovarialen Eier verlaufen, und drittens hat Paladino [4]) (1887) nachgewiesen, dass bei diesen Tieren das Ei und die Follikelepithelzellen durch Interzellularbrücken verbunden sind, sowie dass auch die letzteren Zellen miteinander zusammenhängen. Im Jahre 1882 hatte indessen, wie in meiner zitierten Darstellung genauer angegeben wurde, Flemming [5]) bestimmt nachgewiesen, dass die radiierenden Streifen der Zona pellucida Protoplasmafasern entsprechen, welche das Ei mit den Follikelepithelzellen verbinden. »Wenn die Streifen der Zona», äusserte er, »wie es mir nach meinen Osmiumpräparaten am wahrscheinlichsten aussieht, Intercellularbrücken zwischen Ei und Follikelepithelzellen darstellen, so läge die Wahrheit in der Mitte zwischen den bisherigen zwei Hauptansichten: 'Stäbchen' oder 'Porencanäle'. Es wären Protoplasmaverbindungen der Eizelle mit ihren Nachbarzellen, in die Räume zwischen diesen Brücken würde sich die allmählich fester werdende hyaline Zwischenmasse der Zona ablagern; die Brücken könnten die hauptsächlichen Wege abgeben, auf denen Ernährungsmaterial in das Ei dringt, natürlich wäre daneben Transsudation flüssiger Stoffe durch die Zona in toto nicht ausgeschlossen.»

Als ich im Jahre 1889 diese Verbindungen durch die Zona hindurch wahrnahm, kannte ich noch nicht diese Angaben der genannten Autoren, fand aber vor meiner Veröffentlichung die Beschreibung Flemming's, so dass diese von mir angeführt wurde; diejenigen von Pflüger, Heape und Paladino waren mir aber damals noch unbekannt. Aus meiner Darstellung ging hervor, »dass die Zona . . . constant ringsum von zahlreichen, im ganzen radiären, obwohl etwas gebogenen oder geschlängelten protoplasmatischen Fasern durchzogen ist, welche das Ei mit den Follikelzellen verbinden». Ich beschrieb aber auch eingehender die Entwicklung der Zona selbst aus einem von den Follikelzellen gebildeten intrikaten Netzwerk, in dessen Maschen eigentümliche, durch Hämatoxylin sich stark färbende Balken entstehen; dies neue Balken- und Fasersystem konsolidiert sich allmählich von innen her zu einer homogen erscheinenden, durch Hämatoxylin sich sehr dunkel färbenden Zona pellucida, welche dann immerfort an Dicke wächst; das feine, intrikate perizonale Netzwerk findet sich aber noch als eine konzentrische Schicht da. Erst gegen das Fertigwerden des Eies verliert es gewöhnlich sein charakteristisches Aussehen; man sieht dann ringsum die Zona statt des feinen Netzes ein höckeriges, knotiges Strickwerk, welches mehr das Aussehen des zonalen Gewebes trägt.

Nach Kolossow [6]), welcher die Interzellularbrücken verschiedener Epithelgewebe untersuchte, tritt in den Graaf'schen Follikeln die organische Verbindung der Eizelle mit den Follikelepithelzellen nicht sekundär ein, sondern sie ist primär, da sie bereits in den jüngsten, noch von flachen Epithelzellen ausgekleideten Follikeln vorkommt. »Die Zona pellucida der Eizelle stellt allem Anscheine nach nichts anderes, als einen Rest der Follikularflüssigkeit dar, welche anfangs (in den wachsenden Follikeln) sich zwischen Ei und den dasselbe umgebenden Follikelepithelzellen ansammelt und in Folge der allmählichen Resorption ihrer flüssigen Theile sich immer mehr verdichtet.»

---

[1]) Gustaf Retzius, *Über den Bau des Eierstockseies*, Hygiea, Festband 1889, und *Die Intercellularbrücken des Eierstockseies und der Follikelzellen, sowie über Entwickelung der Zona pellucida.* Verhandl. der Anat. Gesellsch. bei der Versaml. in Berlin 1889.

[2]) Pflüger, *Über die Eierstöcke der Säugetiere und des Menschen.* 1863.

[3]) Heape, *The development of the Mole, the ovarian Ovum* etc. Quart. Journ. Microsc. Science. Vol. 26, 1886.

[4]) G. Paladino, *Ulteriori ricerche sulla distruzione e rinnovamento continuo del parenchima ovarico nei mammiferi*, 1887. — sowie später in Anat. Anz. 1890.

[5]) W. Flemming, *Zellsubstanz, Kern und Zellteilung*, 1882.

[6]) A. Kolossow, *Eine Untersuchungsmethode des Epithelgewebes*, besonders *der Drüsenepithelien und die erhaltenen Resultate.* Arch. f. mikr. Anat. Bd 52, 1898.

Im Jahre 1900 veröffentlichte von Ebner [1]) seine Ergebnisse hinsichtlich der Zona pellucida. Er stellte die Tatsache fest, dass Interzellularbrücken von Epithelzellen zu dem Ei gehen, und dass die Zona in Form eines sich stark färbenden Faserwerkes entsteht, das sich der Eirinde dicht anlegt »und an dessen Stelle erst secundär homogene Zonensubstanz zu sehen ist. Diese Art Bildung dauert während des ganzen Wachstumes der Zona fort, und an der äusseren Zonenoberfläche findet man stets das perizonale Faserwerk von Retzius, das mit den inneren Enden der Epithelzellen zusammenhängt, aber auch zwischen die Seitenflächen derselben sich verschiebt. So wächst die Zona in die Dicke, aber auch in der Fläche, da nicht alle Fortsätze der Epithelzellen in Zonensubstanz sich umwandeln, sondern teilweise als protoplasmatische Verbindungsbrücken zwischen Epithelzellen und Ei sich erhalten. Diese Verbindungsbrücken müssen mit der Flächenausdehnung der Zona auseinander rücken. Zugleich stellt sich mit der Ausdehnung der Zona eine Vermehrung der Zona bildenden Zellen ein ... Unter allen Umständen ist die Existenz von Intercellularbrücken zwischen dem Eie und den Epithelzellen für das Flächenwachstum der Zona von grosser Bedeutung, abgesehen von der Function derselben als Ernährungswege für das Ei». Ein perivitelliner Spaltraum im Sinne Nagel's »entsteht erst zur Zeit der Ausstossung der Richtungskörper bei der Befruchtung oder bei degenerierenden Eiern. Dann erst lösen sich die Intercellularbrücken und es entsteht eine glatte, einer Dotterhaut vergleichbare Eirinde, welche Drehungen des Eies innerhalb der Zona möglich macht.»

Im Jahre 1905 erschienen dann zwei Abhandlungen über die Zona pellucida der Säugetiereizellen, nämlich von Adolf Fischer und von Regaud und Dubreuil, und zwar mit ganz differierenden Resultaten. Fischer [2]) resumierte selbst seine Ergebnisse folgendermassen:

»1. Das Oolemma (Zona pellucida, Zona radiata, Chorion) ist ein Produkt des intakten, noch lebensfähigen Eiepithels und wird der Eizelle von aussen aufgelagert.

2. An dem völlig ausgebildeten Oolemma sind drei Schichten, die spongiöse, radiäre und homogene Schichte zu unterscheiden.

3. Die radiäre und homogene Schichte des Oolemmas bestehen aus feinsten, unter sich verfilzten Zellfäden des Eiepithels, die je weiter nach innen um so dichter aneinander gepresst sind.

4. Die innerste Schichte des Oolemmas ist die älteste und festeste.

5. Das Oolemma wächst von innen nach aussen durch periphere Auflagerung immer neuer Schichten.

6. Ob zwischen den Oolemmafasern noch eine Zwischensubstanz besteht, ist eine offene Frage, ebenso die Frage nach deren Herkunft und Beschaffenheit.

7. Eine durch zerfallende Eiepithelien gelieferte feinkörnige Zwischensubstanz, welche sich in wechselnder Menge zwischen den Oolemmafasern im Sinne Paladino's finden soll, existiert nicht ...

8. Das Oolemma normaler Eizellen besteht nicht aus radiär gestellten Stäbchen ...

9. Die reifende Eizelle des Igels, vielleicht auch die anderer Säugetiere (sicher die des Kaninchens und Meerschweinchens) bildet eine echte Eimembran.

10. Die Eiepithelien hängen nicht nur unter sich durch Zellkommissuren zusammen, sondern können auch durch das Oolemma (radiäre Schicht) mittels unverzweigter, als Zellkommissuren zu deutender feiner unverästelter Ausläufer mit dem Ooplasma bis zum Eintritt der Reifeerscheinungen zusammenhängen. Sie bilden so mit der Eizelle und unter sich ein zur Ernährung der Eizelle dienendes Syncytium.

11. In Bezug auf die vergleichende Deutung der Eihüllen ist die Eimembran als oogen, also als eine echte 'Dotterhaut', das Oolemma aber als eine sekundäre Auflagerung und als sekundäre Eihülle zu betrachten.»

Fischer gab auch eine eingehendere Besprechung der betreffenden Darstellungen seiner Vorgänger auf dem Gebiete.

Aus der Abhandlung von Regaud und Dubreuil [3]) will ich auch die von ihnen selbst zusammengefassten Ergebnisse anführen:

»1. Dans l'oeuf ovarien de la Lapine, à aucun moment de l'évolution des follicules de de Graaf, il n'y a d'anastomoses protoplasmiques, au sens étroit de ce dernier mot, entre les cellules folliculeuses et l'ovule.

2. La zone pellucide de l'oeuf pris au terme de sa croissance et de l'oeuf mûr est constituée par deux substances. L'une, très abondante, homogène i l'état frais, soluble dans le melange fixateur de Tellyesniczky,

---

[1]) V. von Ebner, *Über das Verhalten der Zona pellucida zum Ei.* Anat. Anz. Bd 18, 1900; sowie in dem von ihm ausgearbeiteten und herausgeg. III. Bande von Kölliker's Gewebelehre des Menschen, 1900.

[2]) Adolf Fischer, *Zur Kenntnis der Struktur des Oolemmas der Säugetiereizellen.* Merkel-Bonnet's Anatom. Hefte, Heft. 89, 1905.

[3]) Cl. Regaud et G. Dubreuil, *La constitution de la zone pellucide et les rélations de l'epithélium folliculaire avec l'ovule dans l'ovaire de la Lapine* Comtes rendus de l'association des anatomistes, 7:ème réunion (Genève). 1905.

coagulée par d'autres fixateurs, peut être appelée substance fondamentale. L'autre forme des filaments irregulièrement radiaires, qui donnent à la zone pellucide sa striation

Ces filaments radiaires, contrairement à l'opinion courante, ne s'anastomosent pas avec l'ovule, mais s'entrecroisent à la surface de ce dernier, en formant une membranule réticulée qui dépend de la zone pellucide.

3. Les prolongements protoplasmiques des cellules coronales contribuent, avec la substance intercellulaire, à former autour de la zone pellucide une zone feutrée composée de filaments entrecroisés, d'où partent les filaments radiaires de la pellucide. Mais le caractére 'protoplasmique' des prolongements des cellules coronales disparait rapidement; les filaments de la zone feutrée et les filaments radiaires l'ont complètement perdu; contrairement au protoplasma, ils se teignent en bleu foncé par le bleu de méthyle acide. Ces filaments sont formés d'une substance exoplastique, produit de transformation ou d'élaboration du protoplasma.

4. Dans les follicules en voie de croissance, l'epithélium folliculaire élabore, à la périphérie des territoires cellulaires, tant autour de l'ovule que dans l'épithélium, des fibrilles exoplastiques fortement colorables par le bleu de méthyle acide. Celles de ces fibrilles qui entourent l'ovule constituent la trame dans des mailles de laquelle se dépose la substance fondamentale de la zone pellucide.

La membranule réticulée et les filaments radiaires de l'oeuf achevé proviennent de ces fibrilles exoplastiques initiales, qui ont persisté en se modifiant».

Aus diesen beiden letzten Anführungen, den Schlussfolgerungen von Adolf Fischer und von Regaud & Dubreuil, ersieht man also, dass die Verfasser zu sehr verschiedenen, teilweise, und zwar in einigen der wichtigsten Punkte, konträren Ergebnissen gelangt waren.

Aus den darauf folgenden Jahren sind mir keine neuen speziellen Arbeiten über dieses Thema bekannt.

Im Zusammenhang mit meinen hier oben geschilderten Untersuchungen über die Eihäute und die Verbindungen der Follikelepithelzellen mit den Eiern bei den niederen Wirbeltieren bis auf die Vögel hinauf habe ich nun ein neues Studium der Verhältnisse bei Säugetieren ausgeführt. Wegen Mangel an Zeit musste ich mich aber hierbei auf die Eier des Kaninchens und der Fledermaus beschränken, hoffe aber ein anderes Mal diese Untersuchung auch bei anderen Säugetieren fortsetzen zu können.

Zu der Fixierung der Ovarien benutzte ich verschiedene Lösungen und Gemische. Am geeignetsten zeigten sich hierzu die mit Essigsäure versetzten Sublimatgemische, resp. das Zenker'sche Gemisch, das Carnoy'sche Gemisch, die Osmiumsäure und, obwohl weniger, das Flemming'sche Gemisch. Von Färbungsmethoden erwiesen sich auch hierbei die Hämatoxylinmethode M. Heidenhain's (mit Eosin) und die Ehrlich-Biondi'sche Methode als die besten.

Auf der Taf. VIII sind einige Abbildungen der Präparate zusammengestellt, und zwar die Fig. 1—10 aus Eiern vom *Kaninchen,* die Fig. 11—13 von der *Fledermaus.*

An den noch ganz jungen Ovarialeiern (Fig. 1) findet man bekanntlich als Vertreter des später so viel mehr ausgebildeten Follikelepithels nur eine sparsame Anzahl von abgeplatteten Zellen, deren Kerne an median gelegten Vertikalschnitten der Eier spindelförmig oder oval erscheinen, deren Zellkörper noch schwach ausgebildet und vom Eie wenig distinkt abgegrenzt erscheinen. Allmählich vergrössern resp. verdicken sich aber die Zellkörper (Fig. 2), und man bemerkt dann stellenweise mehr oder weniger deutlich ihre inneren Grenzen, wobei aber hier und da kleine Verbindungen der nunmehr als ein zusammenhängendes, einschichtiges, wahres Follikelepithel zu bezeichnenden Zelllage mit der Oberflächenschicht des Eiprotoplasmas wahrzunehmen sind.

In dem darauf folgenden Ausbildungsstadium erhebt sich (verdickt sich) das Follikelepithel immer mehr (Fig. 3), so dass es am Vertikalschnitt als ein niedriges Zylinderepithel erscheint; die Kerne der Zellen liegen meistens in ihrer äusseren Hälfte, und zwischen den einzelnen Zellen bemerkt man schon offene Spalträume; von dem inneren Ende der Zellen gehen körnige Mitomfäden in breiteren oder schmäleren Büscheln nach dem Eikörper hin, um sich mit dem Eimitom zu vereinigen. Schon jetzt fängt aber die erste Anlage einer deutlichen Begrenzungsschicht zwischen dem Follikelepithel und dem Ei an, sich auszubilden, und zwar zuerst in der Gestalt eines äusserst dünnen, an vielen Stellen von Löchern durchbrochenen Häutchens, durch dessen grössere oder kleinere Löcher die Verbindungsfäden der Follikelzellen mit dem Eie ziehen. Das Häutchen wird durch Hämatoxylin schwärzlich, durch Eosin rot gefärbt.

In den folgenden Stadien, in denen das Ei immer grösser wird, bildet sich die eben beschriebene Struktur noch deutlicher aus. Man sieht an den Medianschnitten solcher Eier (Fig. 4) nunmehr eine noch dickere Schicht zwischen dem Follikelepithel und dem Eie, durch welche die von den Epithelzellen nach innen hin ausgehenden Mitomfäden mit dem Eimitom sich vereinigen; besonders in solchen Hämatoxylin-Eosin-Präparaten, wo die Dif-

ferenziation der Hämatoxylinfarbe so weit getrieben ist, dass die schwarze Farbe aus dem Häutchen ausgezogen ist und nur das Mitom diese Farbe noch behalten hat, das Häutchen aber die Eosinfarbe trägt, wie in der Fig. 4 zu sehen ist, lassen sich die erwähnten Verbindungen der Follikelepithelzellen mit dem Eimitom wahrnehmen. Das hier rotgefärbte Trennungshäutchen stellt ja deutlich die Anlage der Zona pellucida dar; diese Anlage bildet aber noch kein eigentlich zusammenhängendes »Häutchen», sondern ist fortwährend durch Löcher und Kanäle vielfach unterbrochen und hat keine ebenen Oberflächen; besonders die äussere Fläche ist gezackt und mit kleinen fadigen Fortsätzen versehen, welche hier und da in die Spalträume zwischen den Epithelzellen hinausragen; die Zona ist noch teilweise netzförmig gebaut. Die Follikelepithelzellen sind höher geworden und verästeln sich oft nach innen hin; hin und wieder trifft man auch schon Zellkerne, die in der inneren Region gelegen sind (Fig. 4, im unteren Umfange).

Bei der noch weiteren Ausbildung der Eier treten die hier geschilderten Strukturverhältnisse noch deutlicher hervor; in der inneren Region des Follikelepithels sieht man (Fig. 5) noch mehr solche Zellen mit ihren Kernen liegen; und in Spalträumen des Epithels bemerkt man durch Eosin rotgefärbte dünne Häutchen, welche mit der Zona pellucida zusammenhängen und weit nach aussen hin, hier und da bis zur Aussenfläche des Follikelepithels, emporsteigen, wobei sie sich stellenweise ziemlich stark verdicken können.

Wenn man in solchen Stadien der Ausbildung der Eier nur die Hämatoxylinfarbe benutzt und die Differenziation nicht zu weit treibt, so bekommt man (Fig. 6) die Anlage der Zona pellucida mit ihren häutchenartigen äusseren Ausläufern in schwarzer Farbe hervortretend und sieht auch die durch ihre Löcher nach innen hin zum Ei ziehenden Fortsätze der Follikelepithelzellen. Wenn man aber nur Säurefuchsin zur Färbung der Präparate benutzt (Fig. 7), so färbt sich die Zona mit ihren Netzfasern und äusseren Ausläufern intensiv rot, wogegen die Follikelzellen und das Ei in ihrem Mitom nur eine schwächere rote Farbe annehmen.

In den darauf folgenden Ausbildungsstadien treten die geschilderten Strukturverhältnisse immer deutlicher hervor. Die Zona pellucida konsolidiert sich allmählich zu einer wirklichen Membran, indem nach innen von dem an ihrem äusseren Umfange sich immer reichlicher absetzenden Netzwerke eine innere, homogen erscheinende Schicht entsteht, welche die eigentliche Zona darstellt. Die Follikelepithelzellen werden noch höher, »zylindrisch», und zwischen ihnen erweitern sich oft immer mehr die Spalträume, in denen die sich nach hinreichender Differenziation mit Eosin rot färbenden »Zwischenhäutchen», welche oft die Zellkörper der Epithelzellen umschliessen, nachweisbar sind. Die Fig. 8 stellt ein solches Stadium in schöner Ausbildung dar. Hier sieht man auch am unteren Umfange des Eies die Zona als eine, obwohl noch dünne Membran, wogegen am oberen Umfange die netzförmige Abscheidung der Substanz noch prävaliert. Im ganzen Eiumfange bemerkt man aber die zahlreichen feinen Verbindungsfäden zwischen den inneren Enden der Follikelepithelzellen und dem Mitom des Eies, und diese Verbindungsfäden verlaufen in feinen Kanälchen durch die neugebildete Zona hindurch. In der inneren Region des Follikelepithels haben sich die dort gelagerten Epithelzellen vermehrt.

Mit der weiteren Ausbildung der Eier in den Graafschen Follikeln vermehren sich ja immerfort die Zellen des Follikelepithels und bilden bekanntlich bald ein mehrschichtiges Epithel. Fig. 9 gibt eine Partie von einem solchen Stadium wieder. Hier hat sich die in den Spalträumen zwischen den Epithelzellen befindliche, homogen erscheinende Substanz noch weiter gebildet und stellt eine verzweigte Zwischensubstanz zwischen den Epithelzellen dar, wodurch diese je in ihren eigenen Kammerraum zu liegen kommt; hier und da schiessen aber von ihnen Fortsätze hinaus. Diese Zwischensubstanz, welche wohl als ein Abscheidungsprodukt entweder direkt von den Follikelepithelzellen oder auch von aussen her durch die Theca hindurch zu betrachten ist, hat wahrscheinlich im lebenden Ei eine halbflüssige oder »schleimige» Konsistenz und wird durch die Fixationsflüssigkeit erhärtet; hierbei entstehen wohl auch die offenen Räume und Spalten zwischen den Epithelzellen und den Balken dieser Substanz. Indessen ist zu bemerken, dass diese Balken nach innen hin in das die Zona pellucida umgebende Netzwerk, *das perizonale Netz*, direkt übergehen und die gleichen Färbungseigenschaften wie dieses zeigen; wahrscheinlich haben auch beide dieselbe Konsistenz. Die Follikelzellen, und zwar ganz besonders die innerste Schicht derselben, verästeln sich nach innen hin, und ihre Äste dringen durch das Netz der abgesonderten Substanz hindurch, und von ihm gehen nun fortwährend feine körnige Fäden, in feinsten Kanälchen der Zona pellucida befindlich, durch diese letztere hindurch, um sich mit der Eioberfläche zu vereinigen. Die feinen Verbindungsfäden, welche nicht immer ganz gerade, sondern oft etwas schief und gebogen verlaufen, treten nach hinreichender Differenziation der Hämatoxylinfarbe, wobei die Zona pellucida ihre schwarze Farbe früher abgibt und nur die rote Eosinfarbe behält, schön hervor, wie dies in Fig. 9 zu sehen ist.

Diese Strukturverhältnisse erhalten sich in den darauf zunächst folgenden Ausbildungsstadien, und man kann sie noch in solchen Eiern, welche in den grösseren Follikeln liegen, nachweisen. Die Fig. 10 stellt eine kleine Partie von der Oberfläche eines derartigen Eies und dem angrenzenden Teil des schon vielschichtigen Follikelepithels dar. Man sieht hier noch die Verbindungsfäden durch das perizonale Netz und die Zona pellucida zur Eioberfläche ziehen; ihr Ursprung von den Epithelzellen ist aber nicht mehr so deutlich, wie in den früheren Stadien, nachweisbar. Von Interesse ist es indessen, in dieser Figur die mitotischen Teilungen der Epithelzellen gerade in der innersten Schicht wahrzunehmen.

Offenbar tritt aber in den späteren Stadien der Eiausbildung eine Reduktion der Verbindungsfasern zwischen den Follikelepithelzellen und dem Eie ein. Bei den Eiern der hier oben geschilderten Vertebraten war dies ja auch der regelmässige Vorgang. Die Autoren, welche diesen Verlauf auch bei den Säugern (und beim Menschen) so schilderten, haben denselben also wahrscheinlich richtig aufgefasst. Die Zona trennt sich ziemlich früh von der Eioberfläche, indem die beschriebenen Verbindungsfäden degenerieren und sich auflösen.

Hinsichtlich ihres Vorkommens in den früheren Stadien halte ich also, in Übereinstimmung mit Flemming, Paladino, von Ebner und Adolf Fischer, meine frühere Darstellung aufrecht. Und ebenso hinsichtlich der Bildung der Zona pellucida. Dies stimmt ja auch in auffallender Weise mit den hier oben näher geschilderten Verhältnissen bei den niederen Vertebraten überein, obwohl zugestanden werden muss, dass diese Strukturverhältnisse z. B. bei den Haifischen, den Reptilien und den Vögeln noch viel schärfer und deutlicher hervortreten.

Die Darstellung von Regaud und Dubreuil scheint sich hauptsächlich auf die Befunde bei Säugetiereiern in weiter vorgeschrittenen Ausbildungsstadien zu stützen, wo die Verbindungsfäden schon mehr oder weniger reduziert sind. Hier kann es in der Tat oft recht schwer sein, sie von den Ausläufern der Follikelzellen durch die Zona pellucida in den Eiraum hinein zu verfolgen, um so mehr, als diese Fäden offenbar früher oder später einer degenerativen Umwandlung erliegen und ihre Färbbarkeit mit der Hämatoxylinlösung sich vermindert, weshalb sich diese Färbbarkeit dann derjenigen des perizonalen Netzwerks zu nähern scheint und die Distinktion der beiden Faserarten sich verliert oder undeutlich gemacht wird. In allen Fällen muss man die Differenziation in der Eisenalaunlösung genau überwachen, um einen scharfen Unterschied derselben zu erhalten.

Wie von Ebner betont und durch Zählungen nachgewiesen hat, müssen bei dem Anwachsen der Eier, resp. der Vergrösserung des Umfanges der Zona pellucida, die ursprünglichen Ausläufer der Follikelzellen, die Verbindungsfäden mit dem Eie, von einander immer mehr entfernt werden. Mittelst mitotischer Teilungen wird zwar die Anzahl der Follikelzellen fortwährend vermehrt; ob aber die neuen Zellen ebenfalls Fortsätze durch die Zona zum Eie senden und somit auch die Zahl der Verbindungsfäden in gleichem Masse vermehrt wird, ist wohl schwer nachzuweisen und auch kaum wahrscheinlich. Hierdurch kann also die Anzahl dieser Fäden bei den anwachsenden und sich reifenden Eiern allmählich vermindert werden.

Die hier oben gegebene Schilderung gilt den Verhältnissen beim *Kaninchen*, wo sie auch bisher am meisten untersucht worden sind. Ich habe sie aber nun ebenfalls bei der Fledermaus studiert. Hier waren sie derselben Art, obwohl die noch feinere Struktur weniger deutliche Bilder lieferte, so dass man hin und wieder an der Grenze des sicher Wahrnehmbaren stehen blieb. Ich werde deshalb auf eine ausführliche Beschreibung verzichten und nur drei Abbildungen solcher Eier mitteilen (Fig. 11—13). Die Fig. 11 gibt den Medianschnitt eines ganzen, noch recht jungen Graafschen Follikels wieder. Die Follikelepithelzellen sind hier hohe Zylinderzellen, welche ihre Kerne schon in verschiedener Höhe führen. Teilweise sind sie verästelt, besonders am inneren Ende. Die Zona pellucida ist verhältnismässig dünn, und durch sie dringen von den unteren Enden der Epithelzellen einzelne Verbindungsfäden zum Ei hinein. In dem Ei findet man einen ziemlich grossen Kern mit teilweise eingeschnürter und gelappter Oberfläche; das Protoplasma zeigt einen maschigen Bau mit offenen Räumen in einem Mitomnetz, in welchem in den Scheidebalken gekörnte Mitomfäden verlaufen. In dem Protoplasma bemerkt man ferner zwei eigentümliche Körper, den einen vom Hämatoxylin schwarz, den anderen grösstenteils vom Eosin rot gefärbt; sie zeigen sich als aus verhältnismässig grossen Körnern zusammengesetzt. In dem in Fig. 12 abgebildeten Eie bemerkt man auch im Protoplasma eingebettete solche Körnergruppen; sie sind aller Wahrscheinlichkeit nach als Vertreter des sonderbaren Körpers zu betrachten, welcher zuerst von Balbiani, und dann von einer Reihe anderer Forscher, und v. a. von O. Van der Stricht genauer studiert und beschrieben worden ist (Pseudochromosomen, vitellogener Körper, Corps vitellin Van der Stricht); in seinen späteren Ausbildungsstadien kann ja dieser Körper, nachdem er aus der Umgebung des Kerns gezogen ist, in verschiedenen Formen auftreten. Es liegt nicht im Plane meiner jetzigen Arbeit, auf diesen leider noch mystischen Körper und die betreffende Literatur näher einzugehen, weshalb ich

auf die Beschreibungen Van der Stricht's verweise, um so mehr, als dieser Forscher die fragliche Bildung in den Eiern der Fledermaus ganz besonders ausführlich behandelt hat [1]).

Um das Verhalten der Eier und deren verschiedener Bestandteile zu der Biondilösung zu zeigen, teile ich hier auch auf der Taf. VIII in der Fig. 13 die Abbildung eines damit behandelten Schnittes von einem Fledermausei mit. Im Eie selbst erkennt man den Kern (das Keimbläschen) mit violetter Farbe in dem Chromatinapparat und der Kernmembran; das Protoplasmamitom ist hellrötlich, und in ihm liegt eine ähnliche Kornschlinge wie in Fig. 11, aber in stark roter Farbe. Die Zona pellucida ist auch ziemlich stark, die Follikelzellkörper sind aber schwächer rot gefärbt; in den Kernen dieser Zellen bemerkt man sowohl grüne als violette Körnchen, von denen die ersteren wohl als Chromatinkörner, die letzteren als Nukleolen aufzufassen sind, während die rötlichen Fäden den Lininnetzen zu entsprechen scheinen. In zwei Follikelepithelzellen sind Mitosen mit grünen Chromosomen sichtbar. Ringsum die Zona pellucida erkennt man das perizonale Netz.

Im Zusammenhang mit der hier gegebenen kurzen Besprechung der in den Fledermauseiern abgebildeten Schlingen des »Vitellinkörpers» möchte auch auf die in den Fig. 1 und 2 derselben Tafel (VIII) dargestellten zwei noch ganz jungen Eier vom Kaninchen hingewiesen werden. Hier sieht man in noch frühem Stadium neben dem Kern (Keimbläschen) je einen »Vitellinkörper», von denen in Fig. 1 sowohl der Körper selbst als das umgebende grobe, stark schwarzgefärbte Netzwerk, in Fig. 2 nur das letztere zu sehen ist. Weil diese Gebilde in den Figuren wiedergegeben sind, wollte ich sie nicht ganz unberührt lassen, obwohl sie zu meinem hier vorliegenden Thema nicht eigentlich gehören.

[1]) O. Van der Stricht, *La structure de l'oeuf des Mammifères*, I, Arch. de Biol., Vol. XXI, 1904. — Dito, III, Mém. de l'Acad, r. de Belgigue 1909.

VI.

Kurze Zusammenfassung der aus den obigen Abteilungen I—V zu ziehenden Schlüsse.

1. Bei allen Klassen des Wirbeltierkreises sind die Eier von einer Schicht epithelialer Zellen, dem Follikelepithel, umgeben, dessen Elemente verschiedene Formen darbieten können. Bei einigen, z. B. unter den *Fischen*, bei den *Cyklostomen* und vielen *Teleostiern*, ferner bei allen bisher untersuchten *Amphibien*, besteht dieses Epithel aus einer einfachen Schicht niedriger, mehr oder weniger abgeplatteter Zellen, während es bei anderen Teleostiern höher ist und sogar bei einigen eine hohe Zylinderform der Zellen annimmt, ja bei einem (Perca) eine lang fadenförmig ausgezogene Form derselben darbietet; zuweilen werden zwischen den Zellen bald eine gallertige Substanz (Perca), bald eigentümliche Balken (Gobius, Bellone, Clupea) abgesondert.

Unter den *Haifischen* findet man bei einigen ein hohes Zylinderepithel (Squalus acanthias), bei anderen ein aus zwei verschiedenen Formen zusammengesetztes, nämlich einer Art grösserer und einer Art kleinerer, untereinander nach ziemlich bestimmten Regeln angeordneter, scheinbar mehrschichtiger Zellen gebildetes Epithel (Chimaera, Raja).

Bei den *Reptilien* findet sich bald ein einschichtiges, kubisches (Emys), bald ein aus zwei untereinander sehr verschieden gestalteten Zellarten, ungefähr wie bei Chimaera und Raja, zusammengesetztes, mehrschichtiges Follikelepithel (Lacerta, Tropidonotus).

Bei den *Vögeln* ist dies Epithel von ungefähr nur einer Art, hoch zylindrisch und einschichtig.

Bei den *Säugetieren* ist es ebenfalls »zylindrisch» und wird bald während der Ausbildung mehrschichtig und sogar vielschichtig.

Bei allen Klassen ist indessen das Follikelepithel vom Anfang an ganz niedrig, abgeplattet und einschichtig, während der Ausbildung wird es aber bei den angeführten Tieren in der oben kurz angedeuteten Weise spezifiziert.

2. Nach aussen von diesem Follikelepithel liegt die bindegewebige Thecahülle, welche sich während der Ausbildung der Eier mehr oder weniger weit kapselartig verdickt und gewöhnlich Blutgefässe enthält oder von solchen auswendig umgeben wird.

Nach innen vom Follikelepithel tritt schon früh eine anfangs sehr dünne Absonderungsschicht, eine Lamelle, auf, welche sich immermehr verdickt und zu der *Zona radiata* (resp. Z. pellucida) ausbildet. Schon sehr früh bemerkt man bei vielen Tieren, und zwar sowohl bei *Haifischen*, als bei *Knochenfischen*, *Reptilien*, *Vögeln* und *Säugetieren*, dass diese Lamelle von radiierenden Kanälchen durchzogen ist, in *welche meistens feine Ausläufer der Follikelepithelzellen hineintreten und radiär durch die Lamelle hindurch zu der Oberfläche des Eies verlaufen, um sich mit ihr zu vereinigen.* Schon bei mehreren *Haifischen* (Chimaera, Raja radiata und clavata) vermochte ich dies sicher nachzuweisen, wobei diese inneren Zellfortsätze in die Eisubstanz eindringen und mit dem Protoplasmamitom zusammenhängen.

Bei den *Reptilien* (Tropidonotus, Lacerta) hatten schon vor mehr als vierzig Jahren Waldeyer und Eimer diese Verbindungen der Epithelzellen mit dem Eie bemerkt und erwähnt; seitdem scheint man aber dies vergessen oder nicht mehr als wahr oder sicher angenommen zu haben, so dass es in neueren zusammenfassenden Werken nicht mehr angeführt worden ist. Als ich nun diese Organisation von neuem bei Lacerta in schönster Ausbildung fand, glaubte ich, dass die Entdeckung ganz neu sei, fand aber schliesslich bei der Durchmusterung der Literatur, dass die genannten Forscher dies Strukturverhältnis schon lange vorher bemerkt hatten.

Bei den *Vögeln* gehen ebenfalls zahlreiche Fortsätze von den inneren Enden der Follikelepithelzellen durch die entsprechende Lamelle in feinen Kanälen zur Oberflächenschicht des Eies und in ihr Protoplasma hinein, Verbindungsfäden zwischen diesen Zellen und dem Eie bildend. Diese Verbindungen scheinen nun auch schon längst von Waldeyer (1870) und Eimer (1872) bemerkt oder wenigstens geahnt gewesen zu sein, wurden aber grösstenteils wieder vergessen, so dass ich sie, als ich sie im letzten Sommer fand, als unbekannt betrachtete, bis ich die im Jahre 1890 veröffentlichte Abhandlung Holl's antraf, in welcher er ihr Vorhandensein geschildert hat.

Was schliesslich das Verhalten bei den *Säugetieren* betrifft, waren ja schon lange Verbindungsfäden zwischen den Follikelzellen und dem Ei gesehen und mehr oder weniger genau beschrieben, und zwar von Pflüger (1863),

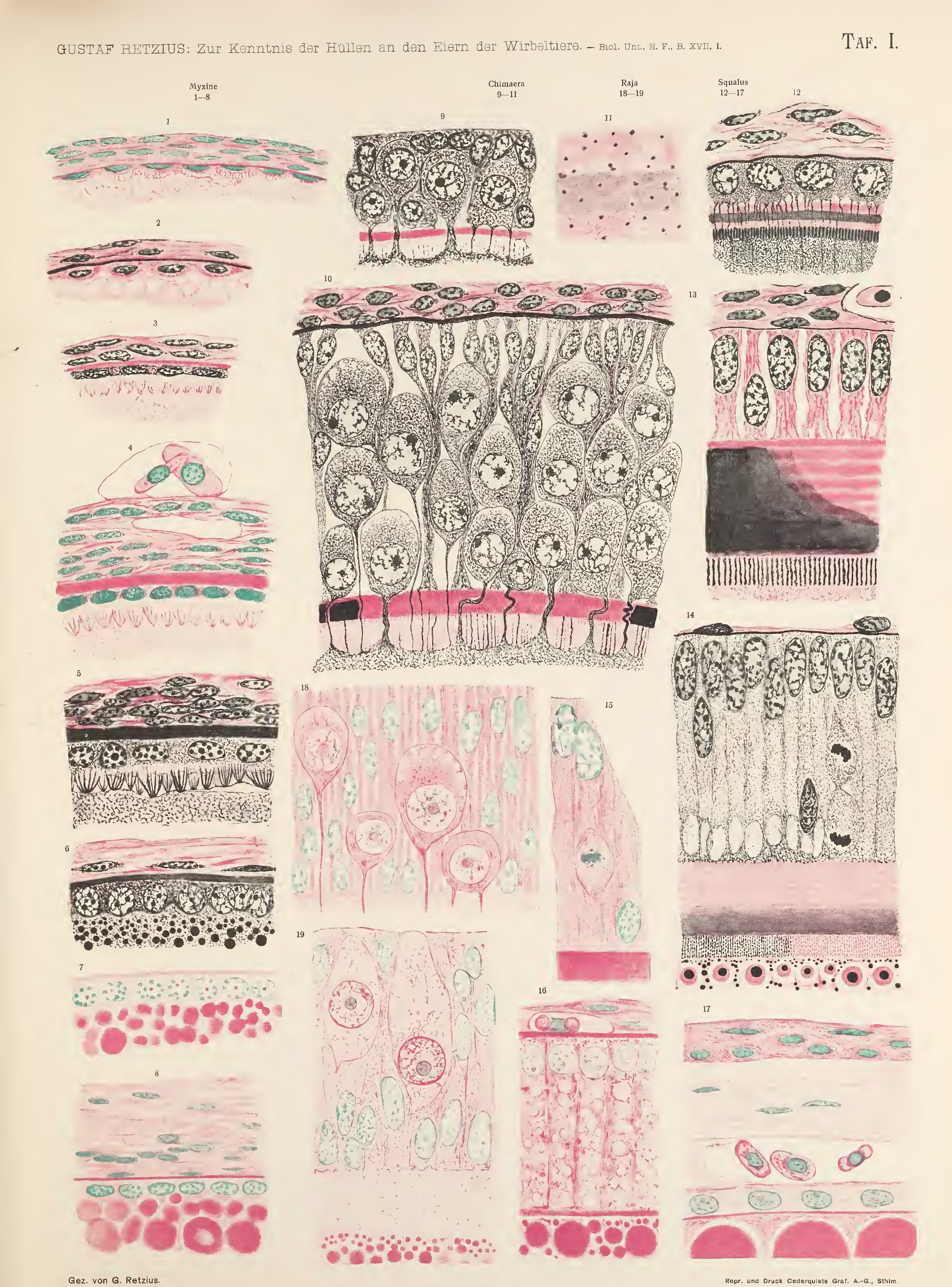
Flemming (1882), Heape (1886), Paladino (1887), *mir* (1889), Kolossow (1898), von Ebner (1900), Adolf Fischer (1905) u. a., obwohl auch negierende Stimmen (so z. B. neulich von Regaud und Dubreuil, 1905) gehört worden sind. In den Graafschen Follikeln der Säugetiere sind indessen diese Strukturverhältnisse bei weitem nicht so klar und deutlich hervortretend, wie z. B. bei den Rochen, Eidechsen und Vögeln, in deren Eiern der Eintritt der betreffenden Ausläufer der Follikelepithelzellen ausserordentlich klar und prägnant vorliegt.

3. Aus dem ganzen geht aber also hervor, dass für das Wirbeltierreich die Verbindung der Follikelepithelzellen mit dem Ei mittelst protoplasmatischer Verbindungsfäden, welche in feinen Kanälchen radiär durch die Zona radiata (Z. pellucida) hindurch gehen, und zwar während gewisser Stadien der Ausbildung der Eier, die Regel ist.

In den verschiedenen Klassen der Wirbeltiere herrscht aber diese Organisation *nur während einer ziemlich frühen Periode*, um wieder einer merklichen Reduktion und Degeneration zu unterliegen. Es ist in der Tat eigentümlich, dass diese Einrichtung so früh degeneriert und verschwindet. Im allgemeinen scheinen die Autoren, welche sie bemerkt und geschildert haben, sie als eine für die Nutrition des Eies während dessen Ausbildung sehr wichtige Organisation betrachtet zu haben. Dass sie eine Rolle spielt, ist wohl auch höchst wahrscheinlich, um so mehr als wohl selten in der Natur es vorkommt, dass eine so allgemein auftretende Organisation, wie diese, keine eigentlichen Aufgaben hat. Man kommt hierbei zuerst auf den Gedanken, dass die Periode des Vorhandenseins dieser Verbindungsfäden mit der Ausbildung der Zona radiata zusammenfällt, und dass sie deshalb vielleicht hierfür eine Aufgabe hat. Dass diese Organisation für die früheren Stadien der Ausbildung (und Ernährung) des Eies eine Rolle spielt, ist indessen auch denkbar und sogar wahrscheinlich, obwohl dies ebenfalls schwer nachzuweisen ist. Man ist also nur auf Vermutungen hingewiesen. Eigentümlich ist es jedenfalls, dass sie und im ganzen die Follikelzellen schon in den früheren Stadien der Bildung der Dotterkörner und des stärkeren Wachstums des Eies so stark reduziert werden und einer Degeneration unterliegen. In diesen späteren Stadien der Ausbildung der Eier müssen offenbar noch andere Nutritionskräfte und Wege hinzutreten, obwohl diese immerfort durch das Follikelepithel und die Zona gehen müssen. Bei den Säugetiereiern sammelt sich ja in dem stark vergrösserten Graafschen Follikel zwischen den stark vermehrten Follikelzellen eine ansehnliche Menge von Flüssigkeit, in welcher wohl nutriierende Stoffe aufgespeichert werden. Bei den anderen Wirbeltierklassen ist aber dies nicht der Fall, indem das Follikelepithel und die ihm angehörigen Teile der Follikel eher reduziert werden. Man muss deshalb hier annehmen, dass die Nutritionsstoffe, ohne eigentliche Beteiligung der Follikelzellen, direkter aus den die Follikel umgebenden Blutbahnen, resp. Lymph- und Saftwegen in das Ei eindringen. Ob bei der eigentlichen Ausbildung der Nährstoffe die Zona radiata eine Aufgabe hat, ist bis auf weiteres ganz unbekannt; eine solche Aufgabe lässt sich aber nur schwer annehmen; dagegen hat sie sicherlich andere, das Ei schützende, physikalisch-chemische Aufgaben. Die Zona wird aber während der späteren Stadien der Ausbildung der Eier auch merkbar reduziert, so dass man daraus schliessen könnte, dass nun ihre Rolle meistens ausgespielt ist. Die Struktur der Zona ist, wie auch aus den oben gegebenen Beschreibungen hervorgeht, bei den verschiedenen Vertebratklassen und auch bei den verschiedenen Tierarten von recht wechselnder Natur. Bei ihnen ist aber im allgemeinen diese Lamelle als eine modifizierte, spezifisch ausgebildete Oberflächenschicht des eigentlichen Eies anzusehen, zu deren spezifischer Ausbildung wohl auch das Follikelepithel und dessen Verbindungsfäden mit dem Ei wahrscheinlich beigetragen haben. Leider kommt man in diesen Beziehungen nicht weit über hypothetische Annahmen hinaus. Bei den Säugetiereiern sieht man zwar, wie die perizonale Schicht sich anlegt und vermehrt, um sich immerfort der äusseren Schicht der Zona pellucida anzuschliessen. Bei den niederen Wirbeltierklassen hängt aber die Zona radiata in der Regel weit inniger mit der Eioberfläche direkt zusammen, und man sieht, in der Gestalt der zonoiden Schicht, Mitomfasern des Eiprotoplasmas von innen her der Zonaschicht sich anschliessen und in sie eingehen. Es scheint also, als ob eine etwas verschiedene Bildungsweise hier herrsche.

Jedenfalls ist die Zona radiata nicht als eine eigentliche »Dottermembran» aufzufassen. Es wäre gewiss am besten, diese Benennung wie auch die des »Chorions» im ganzen nicht mehr zu benutzen; ihnen sind seit lange sehr verschiedene und wechselnde Begriffe untergeschoben.

Eine andere Art von »Dottermembran», in der Gestalt einer sehr dünnen, strukturlosen Haut, wie sie von mehreren Autoren, besonders in früherer Zeit, beschrieben wurde, kommt bei den ovarialen Eiern weder nach aussen von der Zona, noch nach innen von ihr, vor.



Gez. von G. Retzius.

Repr. und Druck Cederquists Graf. A.-G., Sthlm.

Gez. von G. Retzius.

Repr. und Druck Cederquists Graf. A.-G., Sthlm.

Gez. von G. Retzius.

Repr. und Druck Cederquists Graf. A.-G., Sthlm.

Gez. von G. Retzius.

Repr. und Druck Cederquists Graf. A.-G., Sthlm.

Gez. von G. Retzius.

Repr. und Druck Cederquists Graf. A.-G., Sthlm.

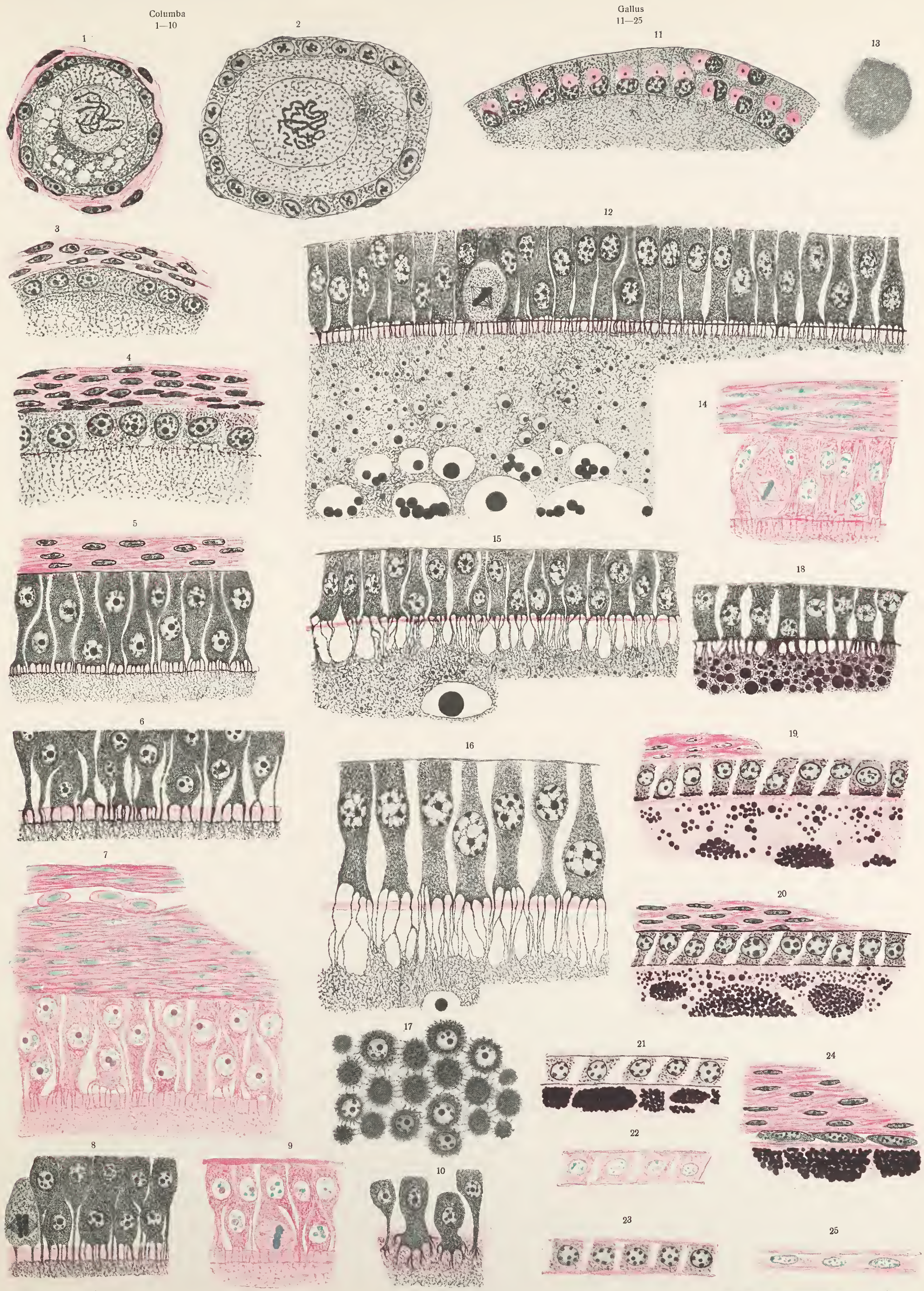
Lacerta vir.
1—13

Natrix
14

Emys
15—17

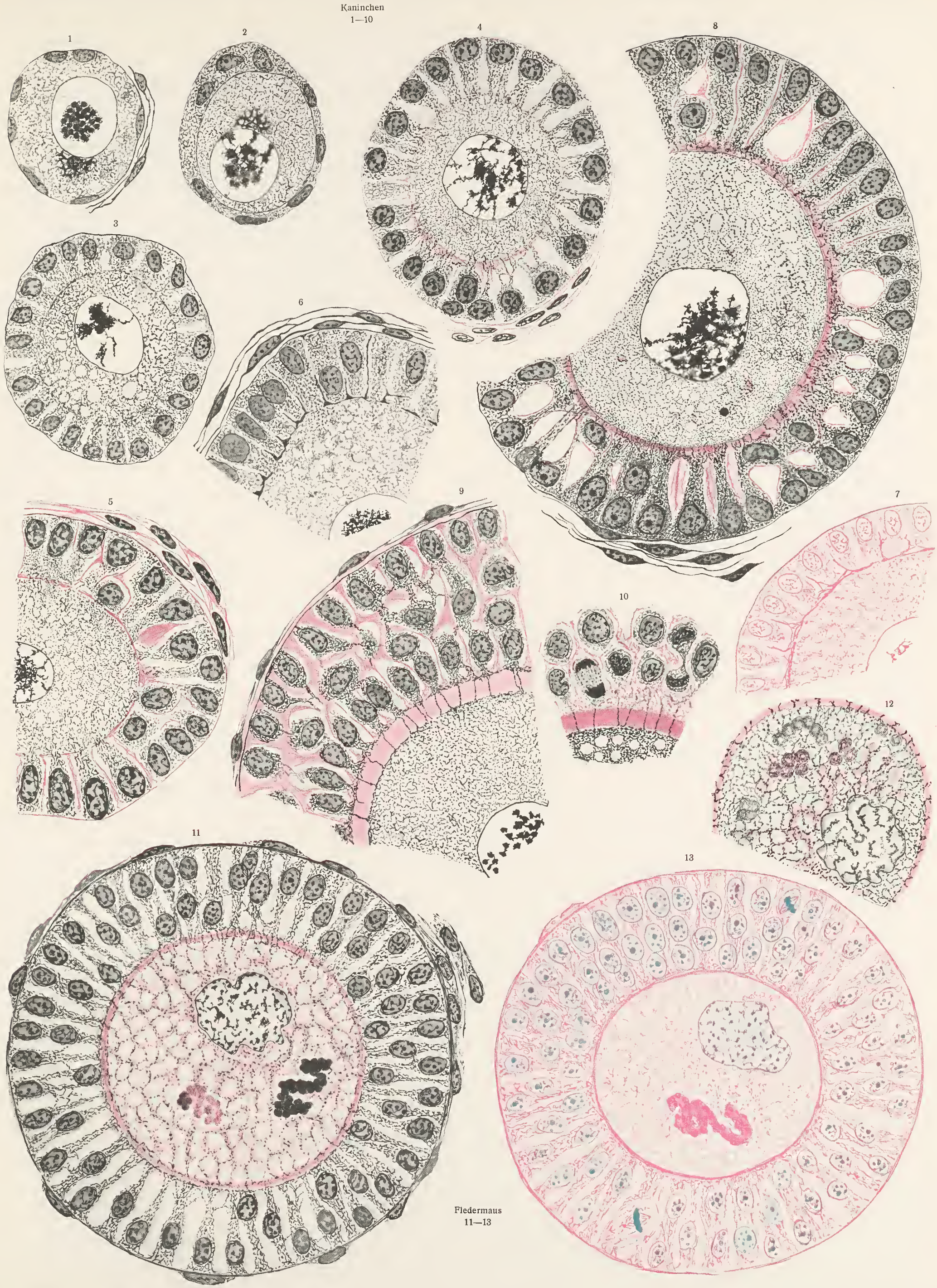
Gez. von G. Retzius.

Repr. und Druck Cederquists Graf. A.-G., Sthlm.



Gez. von G. Retzius.

Repr. und Druck Cederquists Graf. A.-G., Sthlm.



Gez. von G. Retzius.

Repr. und Druck Cederquists Graf. A.-G., Sthlm.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologische Untersuchungen

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: NF_17

Autor(en)/Author(s): Retzius Gustaf Magnus

Artikel/Article: Zur Kenntnis der Hüllen und besonders des Follikelepithels an den Eiern der Wirbeltiere 1-52