

# Beiträge zur Flimmerzellen- und Centrosomenfrage.

Von

**Dr. med. Heinrich Joseph,**

Privat-Dozenten für Zoologie und vergleichende Anatomie an der Wiener Universität.

(Mit 3 Tafeln und 3 Textfiguren.)

Die seit den ersten diesbezüglichen Angaben von LENHOSSÉK und HENNEGUY actuell gewordene Frage nach der Homologie von Centrosomen und Flimmerbasalkörperchen, und vor allem der gegen diese Homologisirung von verschiedenen Seiten erhobene Widerspruch haben nicht verfehlt, auch mein Interesse im höchsten Grade zu erregen. Schon seit längerer Zeit verfüge ich über eine Anzahl hiehergehöriger gelegentlicher Beobachtungen, die ich seitdem noch bedeutend vermehrt habe. Man erwarte nicht, dass ich zur endgiltigen Klärung der Streitfrage gelangen werde. Ich habe mich bloss auf einige Punkte beschränkt, die ich ausführlich behandelt wissen wollte und die mich dazu führten, mich entschieden auf die Seite der LENHOSSÉK-HENNEGUY'schen Lehre zu schlagen. Es handelt sich bei meinen Beobachtungen zum Theil um bereits bekannte, jedoch noch nicht hinreichend gewürdigte oder falsch aufgefasste Thatsachen, zum Theile auch um neue Beobachtungen, die zu Gunsten der LENHOSSÉK-HENNEGUY'schen Lehre sprechen, weiterhin aber auch um eine ausführliche Kritik und möglichst vollständige Widerlegung der von gegnerischer Seite vorgebrachten Argumente.

Das uns hier beschäftigende Capitel der Cytologie ist in der verhältnissmässig kurzen Zeit seit dem Erscheinen von LENHOSSÉK's und HENNEGUY's Mittheilungen schon von verschiedenen Seiten

eifrigst bearbeitet und die betreffende Literatur ist dadurch, einschliesslich der dabei noch in Betracht kommenden älteren Arbeiten, eine recht ansehnliche geworden. Ausführliche Zusammenstellungen finden sich bei STUDNIČKA, PRENANT, PLENGE und BENDA, auf welche wir öfters hinweisen werden.

Zum Zwecke der vorliegenden Untersuchungen habe ich Epithelien von zahlreichen Thieren untersucht und werde mich in meinen Ausführungen auf Anneliden (*Lumbricus*, *Enchytraeus*, *Sigalion*), ferner auf *Amphioxus*, *Ammocoetes*, *Salamandra*, *Lacerta agilis* und *Cavia* beziehen.

Die Conservirung erfolgte mit Sublimat-Kochsalzlösung, FLEMING'S, PERENYI'S, ERIK MÜLLER'S und ORTH'S Gemisch. Die Gemische von Kaliumbichromat und Formaldehyd habe ich für cytologische Zwecke als ganz besonders vorzüglich kennen und schätzen gelernt, und halte die damit erzielten Erfolge denen nach Sublimatfixirung in vielen Fällen für bedeutend überlegen.

Die Anwendung der HEIDENHAIN'schen Eisenhämatoxylinmethode ergibt z. B. nach Fixirung in ORTH'scher Mischung mit wünschenswerthester Deutlichkeit Bilder von Centrosomen und anderen feinsten Structures. Ja, an solchem Material sah ich Dinge, die ich nach Sublimatfixirung nachzuweisen nicht imstande war. Die Einwirkung der ORTH'schen Mischung dauerte in der Regel 24 Stunden, dann folgte gründliches, meist bis 24stündiges Auswaschen im fliessenden Wasser und Härtung in allmählich steigendem Alkohol. Die Färbung mit Eisenhämatoxylin erfolgte nach der HEIDENHAIN'schen Vorschrift, höchstens mit einigen Abweichungen in Bezug auf die Einwirkungsdauer der Beize, Vorfärbung in Bordeaux R. oder Nachfärbung in Orange G.

Ich will an die Spitze meiner Auseinandersetzungen eine Thatsache stellen, die zwar von den bisherigen Autoren niemals ganz vernachlässigt, trotzdem aber von den meisten, mit Ausnahme von PRENANT und BENDA, nicht die richtige Würdigung erfahren hat. ZIMMERMANN hat zuerst die als „Centralgeissel“ benannte Bildung in den Epithelien verschiedener drüsiger Organe beschrieben, ist aber damals, da die Basalkörperchenfrage noch nicht aufgeworfen war, auf die weitere Bedeutung dieses Befundes nicht näher, sondern nur ganz andeutungsweise eingegangen. Es ist ganz klar, dass nach dem Auftauchen der LENHOSSÉK-HENNEGUY'schen Hypothese vor allem die Centralgeissel grosses Interesse hätte in Anspruch nehmen und zu Gunsten dieser Lehre hätte benützt werden sollen. In den auf LENHOSSÉK und HENNEGUY folgenden

Publicationen wurde aber der von diesen Autoren vertretene Standpunkt angegriffen und infolge dessen vielleicht auch die Bedeutung der Centralgeissel unterschätzt. GURWITSCH, ebenso STUDNIČKA haben zwar diesen Punkt auch berücksichtigt, halten aber trotzdem an ihrer entgegengesetzten Meinung fest, aus Gründen, deren Kritik ich im weiteren Verlaufe zum Theile versuchen will. Erst BENDA, dessen Arbeit die jüngste über unser Thema ist, hat sich eingehender mit der ZIMMERMANN'schen Beobachtung beschäftigt und kommt auch, zum Theil auf Grund derselben, dazu, die centrosomale Natur der Cilienbasalkörperchen anzuerkennen. PRENANT verhält sich mehr referierend.

Ich selbst habe den Centralgeisselapparat in wunderschöner Ausbildung in der Niere von *Torpedo*, *Salamandra* (Larve) und Kaninchen beobachtet, ferner in den Leber- und Pankreasausführungsgängen der Salamanderlarve. Im besonderen möchte ich einige diesbezügliche Einzelheiten hervorheben.

Zunächst etwas über die Centralgeisselzellen in der Niere von *Torpedo*. In Uebereinstimmung mit anderen Autoren (u. A. ZIMMERMANN) finde ich ein typisches Diplosom dicht an der Zelloberfläche in der Weise gelagert, dass das eine Körnchen den freien Zellcontour unmittelbar berührt, das zweite mehr im Innern der Zelle liegt. Die Form der zwei Körnchen ist meist ein wenig elliptisch und an beiden Enden zugespitzt, von dem Vorhandensein einer Centrodese in Form eines besonderen dünnen Fadens konnte ich mich niemals überzeugen. Die Körperchen stossen mit ihren Spitzen direct aneinander.

Die Lage des Diplosoms war nicht immer derartig, dass seine Längsachse senkrecht zur Zelloberfläche stand, wie wir dies auf den meisten Abbildungen ZIMMERMANN's sehen, sehr häufig fand man, sowohl in dem vorliegenden Falle (*Torpedoniere*) als auch in anderen Organen und bei anderen Thieren eine schräge Stellung des Diplosoms vor (Fig. 7, 8, 9). Auch der „Innenfaden“ ZIMMERMANN's stieg nicht immer senkrecht in die Tiefe der Zelle hinab, sondern sehr häufig schräg, ja oft war sein Verlauf fast parallel der Oberfläche (siehe dieselben Figuren).

Zu bemerken wäre noch, dass die beiden Körnchen des Diplosoms stets, soweit dies mit Sicherheit zu beurtheilen, einander an Gestalt und Grösse glichen. Ich glaube kaum, dass der Schräglage des Diplosoma, besonders im Hinblick auf unser Thema, eine gar wesentliche Bedeutung beizumessen sei, wollte jedoch hier darauf hingewiesen haben, da dieses Verhalten meines Wissens

bisher nicht erwähnt worden ist. So zeichnet ZIMMERMANN Geissel, Diplosom und Innenfaden in einer ziemlich streng geraden, auf der Zelloberfläche senkrechten Linie.

Vom peripheren Diplosom entsprang ein geisselartiger Faden von ausserordentlicher Zartheit. Soviel ich glaube, ist derselbe überall gleich dick, seine Lage im Lumen des Nieren-canalchens kann eine recht verschiedene sein und ist wohl zum grossen Theil von der Conservirung abhängig, seine Länge genau zu bestimmen will ich nicht versuchen; da bei seiner meist gekrümmten Lage sehr leicht ein Theil durch das Mikrotommesser abgeschnitten worden sein kann. Jedenfalls ist seine Länge eine ganz ansehnliche, wie aus den Fig. 7 und 14 hervorgeht. Auf das Abgeschnittensein oder auch nur auf die Krümmung des peripheren Fadenendes ist vielleicht der Befund von einem Endknöpfchen bei ZIMMERMANN zurückzuführen, indem hier der optische Querschnitt des Fadens als Körnchen imponirt. ZIMMERMANN selbst denkt bei Erwähnung dieser Erscheinung auch an eine Verquellung des Geisselendes.

Von Interesse erscheinen mir die Bauverhältnisse einer anderen Zellart, nämlich der Zellen des Harnleiters von *Torpedo* (Fig. 5 und 6). Die oberflächlichen, hochcylindrischen Epithelzellen dieses Rohres bilden gegen das Lumen desselben kuppenförmige, oft beträchtlich hohe Vorwölbungen, deren Inhaltmasse lichter und unregelmässiger structurirt, als das übrige Zellplasma, gegen dasselbe keine scharfe Abgrenzung zeigt. Wir haben es jedenfalls mit einer ähnlichen Erscheinung zu thun, wie sie in vielen anderen drüsigen Epithelien vorkommt und als Ausdruck einer Schleimsecretion aufgefasst wird.

Diese Zellen haben gleichfalls den Charakter von Centralgeisselzellen; doch liegt ihr Diplosom nicht wie bei den vorigen ganz an der freien Oberfläche, sondern immer etwas tiefer, manchmal, jedoch seltener, noch in der lichten kuppenförmigen Vorwölbung (Fig. 5, die Zelle ganz links), meist jedoch noch tiefer in dem dunkleren Plasma (Fig. 5 u. 6).

Aehnliches meldet ZIMMERMANN von den Epithelzellen in den Pankreasausführungsgängen des Menschen.

Das Centalkörperchen stellt sich hier wieder als ein typisches Diplosom dar, die beiden Körnchen sind länglich, von gleicher Form und Grösse, eine fadenförmige Centrodese ist nicht mit Sicherheit festzustellen, ein deutlicher, meist gestreckt verlaufender Innenfaden steigt basalwärts herab und verliert

sich im Plasma. Ein Aussenfaden steigt gegen die Oberfläche hinauf und zeigt ein sehr verschiedenes Verhalten. Oft, aber nicht immer, verlängert er sich nämlich durch die Secretmasse über die freie Zelloberfläche und bildet so eine Centralgeissel von un-gemeiner Zartheit. Ich glaube nun, dass gerade mit Rücksicht auf diese Zartheit die Annahme nicht von der Hand zu weisen ist, dass jeder der hier vorhandenen Zellen eine solche Centralgeissel zukommt, die aber nur unter besonders günstigen Bedingungen zur Beobachtung gelangt. Es wäre wirklich nicht einzusehen, wieso die sich sonst durchwegs gleich verhaltenden Epithelzellen in diesem Punkte sich unterscheiden sollten. Wer jemals sich mit dem Studium der Centralgeisseln beschäftigt hat, wird dem Ausspruche ZIMMERMANN's zustimmen, dass „dieses Gebilde zu den optisch schwierigsten Objecten gehöre“. Meiner Ansicht nach hängt es stark von Zufall ab, dieses feine Fädchen, das bei seiner grossen Zartheit auch nur sehr blass gefärbt erscheint, zu sehen.

Wir haben also hier eine Art von schleimsecernirenden Epithelzellen kennen gelernt, welche sich durch den für uns besonders wichtigen Besitz einer Centralgeissel auszeichnen, die durch die Secretmasse über die Oberfläche hervorragt. Einer Beobachtung soll hier noch gedacht werden, schon aus dem Grunde, weil sie bereits auch von ZIMMERMANN in einem Falle mitgetheilt worden ist. es handelt sich nämlich um das Vorkommen eines dritten, durch Eisenhämatoxylin schwärzbaren Körnchens im Bereiche des Centralgeisselapparates. Sobald man nämlich im Harnleiter von Torpedo eine Zelle mit vollständig sichtbaren Centralgeisselapparat findet (Fig. 5 Mitte und Fig. 6) kann man bemerken, dass an jener Stelle, wo der Aussenfaden das Plasma verlässt, ein schwarzes, sehr kleines Gebilde in seinen Verlauf eingeschaltet ist. Seine Grösse scheint mir in den verschiedenen Fällen etwas zu schwanken, sie ist immer geringer als die der Diplosomkörnchen. Ferner erscheint es etwas plattgedrückt und der Zelloberfläche von aussen anliegend.

Die Deutung dieses Gebildes scheint mir ein wenig schwierig. Wenn ZIMMERMANN in seinem Falle der Ansicht huldigt, dass es sich um eine Verdreifachung des Centrosoms handelt, genau so wie bei den gewöhnlichen Diplosomen um eine Verdoppelung, so kann diese Anschauung auf unseren Fall kaum angewendet werden. Die Verschiedenheit in Form und Grösse, vor allem auch die anscheinend extraplasmatische Lage lassen mich vermuthen, dass es kein

centrosomales Gebilde ist. Vielleicht ist es sogar bloss ein Kunstproduct in dem Sinne, dass an der Austrittsstelle des Fadens aus dem Plasma infolge irgendwelcher feinerer physikalischer Verhältnisse der Eisenhämatoxylinniederschlag stärker zurückgehalten wurde. Wir wissen ja hinlänglich, dass die Eisenhämatoxylinmethode leicht derartige Erscheinungen hervorbringt, besonders wenn es sich um Grenzsichten, Berührungsstellen etc. von mikroskopischen Gebilden handelt. So hat BOVERI jüngst beschrieben, wie an den Berührungsstellen von Ascariseiern der Farbniederschlag in Form von schwarzen Platten zurückgehalten wird (Zellenstudien IV, Fig. 16), und ich habe zahlreiche ähnliche Erscheinungen beobachten können, so vor allem Bilder, die dem BOVERI'schen Falle ganz analog waren, im Blute verschiedener Thiere, bei dichter Aneinanderlagerung der rothen Blutkörperchen.

Die tiefen Zellen des zweischichtigen Harnleiterepithels von Torpedo enthalten gleichfalls Diplosomen, die meist schräg stehend, von jedem ihrer Körnchen einen kurzen gestreckten Faden aussenden (Fig. 5); es ist nicht zu bezweifeln, dass wir in diesen Formen ein Vorstadium der Centralgeisselzelle zu erblicken haben.

Es kann nicht in Abrede gestellt werden, dass die oberflächlich gelagerten Diplosomen der Nierenepithelzellen mit ihrem Innen- und Aussenfaden (Centralgeisselapparat) homolog sind den Gebilden im Epithel des Harnleiters. Der einzige Unterschied zwischen beiden beruht in den deutlichen Secretionserscheinungen an der freien Zelloberfläche und der vielleicht damit in ursächlichem Zusammenhang stehenden tieferen Lage der Diplosomen. Dies wollen wir für fernere Betrachtungen festhalten und uns zu einigen anderen Zelltypen wenden.

Wir können hier unter einem an zwei verschiedenen Thieren, nämlich der Salamanderlarve und dem Zitterrochen, eine für unsere Betrachtung sehr wichtige Zellart besprechen, nämlich die oberflächlichen Epithelzellen des Magens, sowie die der Magengrübchen. ZIMMERMANN hat diese Zellart bereits ausführlich besprochen; unsere Beobachtungen stimmen mit den seinen, obzwar sie verschiedene Objecte betreffen, überein, jedoch können wir auch hier einiges hinzufügen. Gleich ZIMMERMANN fand ich in den besagten Epithelien mit unfehlbarer Regelmässigkeit ein Diplosom, aus zwei länglichen Körnchen bestehend, die ziemlich dicht aneinander stiessen (keine fadenförmige Centrodosome). Auch dieses Diplosom liegt nicht an der Oberfläche der Zelle, sondern tiefer, und zwar innerhalb des Secretpfropfes, der

diese Zellen auszeichnet, wenigstens beim Salamander (Fig. 28 u. 29); die Lage in dieser Masse war manchmal eine höhere, manchmal eine tiefere, vielleicht im Zusammenhang mit dem jeweiligen Secretionszustand. Das bemerkenswertheste ist aber der Umstand, dass auch hier vom Diplosom aus sowohl in die Tiefe der Zelle, als gegen die Oberfläche hin je ein feiner Faden sich erstreckt, von denen der centrale sich im basalen Plasma sehr bald verliert, desgleichen auch der periphere in der Secretmasse. Niemals konnte ich feststellen, dass der periphere Faden sich als Centralgeißel über die Zelloberfläche erhob, möchte aber die Möglichkeit eines solchen Verhaltens nicht ganz in Abrede stellen, da die ungeheure Zartheit des Fadens seine Erhaltung im Präparate vielleicht unmöglich macht. Was ich nicht feststellen konnte, ist der von ZIMMERMANN rings um das Diplosom gezeichnete Körnchenkreis, auf welche Structur wir übrigens bei unseren weiteren Ausführungen kaum irgendwie werden Gewicht zu legen haben.

Das Magenepithel von *Torpedo* (Fig. 3) unterscheidet sich in einiger Beziehung von dem der Salamanderlarve. Hier ist der Secretpfropf nicht so deutlich ausgebildet. Es findet sich blos eine äussere helle Schicht der Zelle, welche in ihrer Form und Structur (dieselbe erscheint alveolär) der später noch ausführlich zu besprechenden „Deckplatte“ an den Zellen der äusseren Bedeckungen ähnelt. Das Diplosom liegt meist nicht in dieser Schichte, sondern etwas tiefer, in dem dunkleren Plasma, in ähnlicher Weise also, wie wir es bereits in den Ureterepithelien von *Torpedo* sahen. Das sonstige Verhalten bietet nichts Neues, nur dass die Fadenbildungen (Innen- und Aussenfaden) meist nicht so deutlich und nicht auf so lange Strecken wie im Magenepithel von *Salamandra* erkennbar sind.

In Uebereinstimmung mit ZIMMERMANN konnte ich beobachten, dass bei der Karyokinese das Diplosom dieser Zellen in die Tiefe, dem Kern entgegenrückt (Prosynode), wenigstens vermisste ich in den allerdings recht seltenen Fällen von Karyokinese stets den für den Ruhezustand charakteristischen Diplosomencomplex in der Nähe der freien Oberfläche, beziehungsweise (bei *Salamandra*) im Secretpfropf, und sah vielmehr deutlich an den Spindelpolen schwarze Körnchen, ganz in gleicher Weise, wie sie bei ZIMMERMANN in Fig. 55 ersichtlich. Siehe auch meine Fig. 27, von der wir noch weiter unten zu reden haben.

Bilder, welche den jetzt geschilderten entsprachen und eigentlich nur graduelle Unterschiede aufwiesen, boten sich weiterhin in

den Becherzellen dar, wie ich sie vor allem im Oesophagus der Salamanderlarve, im Dünndarme desselben Thieres und im Spiraldarm von *Torpedo* untersuchte. Auch hier hat bereits ZIMMERMANN die grundlegenden Entdeckungen gemacht, nämlich das Vorhandensein von Centrosomen im Schleimpfropf der Becherzelle beschrieben. Indessen fällt mir auf, dass dieser Autor, z. B. auf Fig. 86, insofern ein unregelmässiges Verhalten der Becherzellcentrosomen andeutet, als von zwei nahe aneinander stehenden Zellen die eine zwei, die andere bloss ein schwarzes Körnchen besitzt. In den meisten übrigen Zeichnungen findet sich nur ein schwarzes Körnchen. Dem gegenüber möchte ich betonen, dass, wenigstens in den von mir untersuchten Objecten, stets constant ein Diplosom zu finden war, genau so wie auch in den anderen bisher von uns betrachteten Zellarten. Da die beiden Körnchen regelmässigerweise eine typische Lagerung innerhalb der Zellenlängsachse haben, ist es schwer möglich, dass auf Tiefenschnitten durch das Epithel durch Deckung der beiden Körnchen der Eindruck eines einfachen Kornes hervorgerufen werden kann.

Immerhin kann ja eine derartige Verlagerung durch Reagenswirkung oder anderweitige Zufälligkeiten hervorgerufen werden, und auf solche Weise ist vielleicht die Ungleichmässigkeit im Verhalten der Centrosomen bezüglich ihrer Zahl bei ZIMMERMANN zu erklären. Thatsächlich habe ich auch in sehr seltenen Fällen Horizontalagerung des Diplosoms beobachtet (Fig. 1), woraus sich leicht die Möglichkeit ergibt, unter Umständen nur ein Körnchen wahrzunehmen.

Auch in diesem Falle nun, in besonders vorzüglicher Weise bei *Salamandra*, war ein Fadenapparat mit dem Diplosom in Verbindung, genau so wie in der Niere und im Magen. Die Verhältnisse im Oesophagus der Salamanderlarve waren etwa folgende. Zwischen Flimmerzellen, die uns noch weiter unten beschäftigen werden, fanden sich in ungefähr gleich grosser Anzahl die Becherzellen eingeschaltet (Fig. 25 u. 26). Der Schleimpfropf bestand aus einer Unmenge feiner runder Secretgranula, die dicht gedrängt lagen. Eine verbindende Zwischensubstanz war durch die Färbung nicht hervorgehoben. Der Kern lag nach bekannter Weise in der basalen Plasmamasse, welche ziemlich dunkel gefärbt und granuliert erschien. Das Diplosom lag in sehr verschiedener Höhe innerhalb des Secretes, in der grösseren Mehrzahl der Fälle jedoch mehr im tieferen Theile. Die beiden Körnchen desselben sind von gleicher Grösse, läng-

lich, vielleicht spindelförmig, wie dies bereits bei Gelegenheit der Nierenepithelien geschildert wurde. Meist lagen sie in einer ziemlich der Zellachse parallelen geraden Linie untereinander, selten etwas schräg. Von dem unteren Korn ging ein feiner Faden basalwärts in den protoplasmatischen Theil der Zelle hinein, in welchem er aber weiter nicht verfolgt werden konnte. Vom peripheren Körnchen konnte ein der freien Seite zustrebender ebensolcher Faden mehr oder weniger weit gegen die Oberfläche verfolgt werden (Fig. 26), eine Verlängerung desselben als Centralgeißel vermisste ich regelmässig. Der äusserst dünne Plasmamantel, der ja aussen den ganzen Schleimpfropf umschloss und bis an die Schlussleiste reichte, zeigte eine feine Längsfaserung, was vor allem an günstig ausgefallenen Tangentialschnitten durch Becherzellen sichtbar war.

Bereits ZIMMERMANN hat auf Grund seiner Entdeckung von Centrosomen in Becherzellen die Vermuthung ausgesprochen, es müsse die Secretmasse von einer feinen Fortsetzung des eigentlichen lebendigen Zellprotoplasmas durchzogen sein. PRENANT hat Zweifel an der Richtigkeit dieser Vermuthung geäußert und scheint sogar infolge dessen die Centrosomennatur der von ZIMMERMANN beschriebenen Körnchen nicht ohneweiters anerkennen zu wollen, obwohl er der thatsächlichen Angabe, was das Vorhandensein von geschwärtzten Körnchen betrifft, volles Vertrauen entgegenbringt. Ich glaube, dass es mir gelungen ist, ZIMMERMANN'S Voraussetzung Genüge zu leisten, indem ich die Befestigung des Diplosoms an einem Faden nachwies. Weiterhinglaube ich diesen Fadenapparat mit dem Centralgeißelapparat homologisiren zu dürfen.

In der Niere fand sich ein ganz oberflächlich gelegenes Diplosom mit frei hervorragendem Aussenfaden (Centralgeißel), im Harnleiter von Torpedo war die oberflächliche Zellpartie in secretorischer Umwandlung begriffen, das Diplosom in tieferer Lage, der Aussenfaden konnte oft noch als Centralgeißel über das freie Ende der Zelle verfolgt werden, im Magen war die Secretmasse noch bedeutender, das Diplosom lag gleichfalls etwas von der Zelloberfläche entfernt, Aussen- und Innenfaden waren wohl vorhanden, doch keine Hervorragung des ersteren über die freie Seite, und ein ähnliches, nur noch gesteigertes Verhalten wiesen die Becherzellen auf.

Ich muss gestehen, dass auch bei mir, so lange mir eigene Erfahrungen über die Becherzellen mangelten, die ZIMMERMANNsche Darstellung wenig Zutrauen fand; vor allem konnte ich mich mit dem Gedanken nicht befreunden, dass ein Zellorgan, wie es das Centrosom ist, seine Lage inmitten der Secretmasse haben sollte, die ja successive oder vielleicht sogar plötzlich aus der Becherzelle ausgestossen wird. Es erschien mir sehr leicht möglich, dass bei einem solchen Vorgang leicht das Centrosom mit ausgestossen werden könne, eine Annahme, die sich mit der Lehre von der Permanenz der Centralkörper nicht verträgt. An meinen Präparaten konnte ich mich zunächst von der vollkommenen Richtigkeit der ZIMMERMANN'schen Beschreibung überzeugen; jede Becherzelle zeigte regelmässig ihr Diplosom, und der unzweideutige Nachweis einer plasmatischen Verbindung desselben mit dem basalen unveränderten Zellplasma zerstörte auch meine obigen Bedenken. Da ja höchst wahrscheinlich das Secret der Becherzelle nur ganz allmählich und nicht mit einem plötzlichen Ruck entleert wird, so dürfte kein allzustarker Zug auf das Diplosoma ausgeübt werden, und seine relativ schwache Verankerung die Zelle vor dem Verluste desselben bewahren. Niemals sah ich etwas, was für einen derartigen Verlust hätte sprechen können; wo eine Becherzelle scheinbar kein Centrosom enthielt, konnte ich es mit entsprechender Sorgfalt auf dem nächsten Schnitt, der dann gleichfalls einen Theil der betreffenden Zelle enthielt, nachweisen.

Auf die Becherzellen des Spiraldarmes von *Torpedo* will ich hier noch verweisen, sie zeigen nichts Neues, nur sind auch hier die Structuren im Vergleich zu denen bei *Salamandra* weniger deutlich. Die Becherzelle in Fig. 1 habe ich wegen der Horizontallage des Diplosoms bereits erwähnt. Fig. 2 stellt eine solche Zelle bei stärkerer Vergrößerung vor; dieselbe enthält ein deutliches Diplosom mit Innen- und Aussenfaden. Ersterer ist, wahrscheinlich weil abgeschnitten, nicht bis in das basale Protoplasma zu verfolgen.

Was von der Karyokinese der Magenepithelzellen gesagt wurde, gilt in gleicher Weise von den Becherzellen. Bei der Theilung rückt das Diplosom hinab in das basale Plasma (Prosynode) und geht in die Bildung der karyokinetischen Figur ein. Hervorheben möchte ich die deutlich bemerkbare Grössenzunahme, welche die Centrosomen beim karyokinetischen Process erfahren (vergl. Fig. 26 u. 27), und welche jenen

gesetzmässigen Grössenschwankungen, wie sie bei anderen Theilungsvorgängen, vor allem bei der Furchung beobachtet werden, entsprechen mögen. Wir sehen weiter aus Fig. 27, dass bei vorhandenem Secret Karyokinese möglich ist. Die Abbildung betrifft übrigens keine typische Oesophagusbecherzelle der Salamanderlarve, sondern einen Uebergangstypus von dieser zu der Magenepithelzelle.

An der Grenze von Oesophagus und Magen gehen nämlich die Becherzellen des ersteren, indem einfach ihr Secretpfropf kleiner wird, in die Magenepithelzellen allmählich über. Für unsere Betrachtung ist es ziemlich gleichgiltig, welche von den beiden Zelltypen wir vor uns haben, da ja in beiden das topographische Verhältniss zwischen Diplosom, Secret und Protoplasma dasselbe ist.

Nach diesem descriptiven Excurs wollen wir an der Hand von dessen Ergebnissen einen Punkt der Streitfrage nach der Natur der Flimmerzellbasalkörperchen besprechen.

Die Gegner der LENHOSSÉK-HENNEGUY'schen Theorie behaupten, die Basalkörperchen oder Blepharoplasten wären keine Centrosomen. Sie können jedoch nicht in Abrede stellen und es ist auch mehrfach von ihrer Seite darauf hingewiesen worden, dass einerseits die Beziehung des Centrosoms zur Spermatozoengeissel, andererseits die des Diplosoms zur Centralgeissel in gewissen Epithelzellen zu Gunsten dieser Theorie sprechen. Sollte hier ein allgemeines Princip nicht existiren? Sollten einmal die Basalkörperchen wirklich durch Centrosomen, ein anderesmal durch andersartige Gebilde repräsentirt werden? Oder aber sollten die Diplosomen des Centralgeisselapparates gleich den Basalkörperchen der echten Flimmerzellen keine Centrosomen sein? Folgen wir ersterer Annahme, so ergibt sich als Consequenz derselben, dass auch die Geisselapparate der betreffenden Nierenepithelien und der Spermatozoen nicht homolog wären den Cilien anderer Zellen, da auch ihre sonstigen topographischen und vielleicht auch genetischen Beziehungen verschieden sind. Die zweite Alternative bedürfte eigentlich keiner Widerlegung, da einerseits ja die Centralkörpurnatur des Cilienbildners im Spermatozoon über allen Zweifel erhaben ist und andererseits auch noch niemand bisher ernstlich die Centralkörpurnatur des Centralgeisseldiplosoms bezweifelt hat.<sup>1)</sup> Immerhin

<sup>1)</sup> Dies ist nunmehr, während des Druckes dieser Arbeit, thatsächlich doch geschehen, und zwar von Seite GURWITSCH's. Ich verweise übrigens auf die am Schlusse angefügte diesbezügliche Bemerkung.

wäre letzteres in Consequenz der gegnerischen Lehre nicht unmöglich. Für diesen Fall glaube ich hier nachgewiesen zu haben, dass die Centralgeisseldiplosomen wirklich auch Centrosomen darstellen. Denn wir haben ja Fälle kennen gelernt (ZIMMERMANN, meine Angaben), dass sich Gebilde, die ihnen sicher homolog sind, an der Karyokinese betheiligen. Und weiter geht ja auch aus der Arbeit von MEVES über den Einfluss der Karyokinese auf die Secretionserscheinungen hervor, dass die Centralgeisselzellen der Niere sich karyokinetisch vermehren, wobei das Centralgeisseldiplosom in Action tritt.

Es wäre noch ein Ausweg möglich, nämlich der, dessen Möglichkeit LENHOSSÉK, PRENANT und auch BENDA jüngst erwogen hat. Es könnte in den Flimmerzellen nebst den auf das Centrosom rückführbaren Basalkörperchen auch ein in ursprünglicher Weise functionirendes, also vor allem bei der Karyokinese actives Centrosom vorhanden sein. Ich weiss nicht, ob diese Annahme allgemeinen Beifall finden wird, ich wenigstens könnte mich vorläufig zu einer solchen nicht entschliessen. Es liegen auch bisher keine diesbezüglichen Beobachtungen vor.

Worauf ich hier hauptsächlich Gewicht legen wollte, ist die aus dem vorangehenden unwiderleglich hervorgehende Thatsache, dass Centrosomen unzweifelhaft als Basalkörperchen von Cilien functioniren können, wie dies die Centralgeisselzellen beweisen, ferner, dass die Centralgeisselzellen karyokinetischer Vermehrung fähig sind (MEVES). Und dass in Zellen, welche in Bezug auf ihren Centrosomapparat noch eine offenbare Homologie mit Centralgeisselzellen besitzen, Karyokinese vorkommt, geht sowohl aus meinen wie aus den Beobachtungen anderer hervor (Magenepithel). Ich will nicht verschweigen, dass auch PRENANT, der sich ja der Centralkörnernatur der Basalkörper gegenüber ziemlich sympathisch verhält, schon vor mir, und zwar sehr bestimmt, das Verhalten der Centralgeisselzellen zu Gunsten der LENHOSSÉK-HENNEGUY'schen Lehre gedeutet hat, während andere Autoren, Gegner der erwähnten Lehre, zwar die Erwähnung dieses Punktes nicht versäumt, trotzdem aber sich darüber hinweggesetzt haben. Für uns erscheint die oben ausgeführte Consequenz zwingend, wollen wir nicht die Homologie der Flimmerapparate untereinander überhaupt in Abrede stellen.

Zu Gunsten der centrosomalen Natur der Basalkörperchen spricht auch das von GURWITSCH und STUDNIČKA geschilderte Verhalten der Zellen auf der *Tela chorioidea*. Auch ich habe dieses Object bei der Salamanderlarve aufmerksam betrachtet und kann nichts weiter constatiren als die hochgradigste Uebereinstimmung mit den Centralgeisselzellen, wobei nur eine Multiplication des in letzterem Falle bloss einfachen Centralgeisselapparates eingetreten ist.

Sehr wichtig und berücksichtigenswerth erscheinen mir folgende Beobachtungen, die mir vor einiger Zeit gelungen sind. Schon ZIMMERMANN hat vom Centralgeisselepithel in den Ausführungsgängen des menschlichen Pankreas eine Beschreibung gegeben. Ich habe bei der Salamanderlarve die Kenntniss dieses Verhaltens in einer Beziehung erweitern können (Fig. 38). In den Leber- und Pankreasausführungsgängen dieses Thieres finden sich nämlich auch echte Flimmerzellen vor, eingestreut zwischen den Centralgeisselzellen. Was kann verführerischer sein für die Annahme der LENHOSSÉK-HENNEGUY'schen Theorie, als die Betrachtung eines derartigen Bildes (Fig. 38)? Neben typischen Centralgeisselzellen mit einem oberflächlichen Diplosom und Aussenfaden sehen wir da Zellen mit einer grösseren Anzahl vollkommen gleicher diplosomenförmiger Basalkörper, jeder mit einem Aussenfaden, der gleichfalls in Bau und Beschaffenheit, soweit dies erkennbar, mit dem Aussenfaden der ersterwähnten Zellen übereinstimmt. Und wenn es bisher noch immer nicht gelingen will, die Entstehung der Flimmerzelle mit ihren zahlreichen Basalkörpern aus der nur einen solchen enthaltenden Centralgeisselzelle, und die dabei supponirte Vermehrung des Diplosomas (= Centrosomas = Basalkörperchens) zu beobachten, der obige Befund ist imstande, auch ohne diesen Nachweis der Wahrscheinlichkeit der LENHOSSÉK-HENNEGUY'schen Hypothese eine beträchtliche Stütze hinzuzufügen. Wir sehen hier eng benachbart in einem Epithel zwei nach unserer Ansicht verschiedene Entwicklungsstadien darstellende Zelltypen, deren Vergleichung nur zu Gunsten der von uns begünstigten Anschauung ausgenützt werden kann.

Ich halte es für recht wahrscheinlich, dass in einer grossen Anzahl, vielleicht in allen von den Fällen, wo oberflächlich liegende Centrosomen in Epithelzellen gefunden wurden, dieselben mit einer Centralgeissel in Verbindung stehen, und dass nur die grosse Zartheit und

leichte Zerstörbarkeit dieses für uns so wichtigen Gebildes dessen Beobachtung verhindert. Vielleicht erweist es sich, dass in dem schönen, von LENHOSSÉK benützten Beispiel, welches ja in erster Linie den Anstoss zu der uns beschäftigenden Frage gab, nämlich im Nebenhodenepithel, die nach der Darstellung dieses Autors flimmerlosen Zellen mit bloss einem oberflächlich gelagerten Centrosom auch im Besitze einer Centralgeissel sind. Ich habe dieses Object bisher nur wenig und an nicht sehr schönen Präparaten studiren und daher keine verlässliche diesbezügliche Beobachtung machen können. Jedenfalls hätte ein derartiger Befund von Anfang an der LENHOSSÉK'schen Lehre noch viel mehr Wahrscheinlichkeit verliehen, als wir ihr ohnedies schon zugestehen müssen. Einige Beispiele von bereits bekannten Zellen mit oberflächlich gelagerten Centrosomen, an denen ich auch Geisseln nachweisen konnte, werden noch Erwähnung finden. Geradezu beweisend für meine hier entwickelte Ansicht, dass nämlich Centralgeisselzelle und Flimmerzelle aufeinander zu beziehen sind, sind folgende Beobachtungen über ein gemischtes Vorkommen beider Zellarten in der Niere von Torpedo.

Es ergibt sich hiebei die Nothwendigkeit, einiges über die Vertheilung der verschiedenen Epithelzellarten auf die verschiedenen Abschnitte des Harncanälchens zu sagen.

Wir sprachen schon oben von Centralgeisselzellen in der Torpedoniere. Dieselben kommen an verschiedenen Stellen der Harncanälchen vor. So zeigen sich die Endabschnitte der Harncanälchen, die dann weiterhin in den Harnleiter übergehen, in ihrer Epithelbekleidung ausschliesslich aus Centralgeisselzellen zusammengesetzt. Dieser Localität entstammen die Figuren 7, 8 und 9. Die mittleren Abschnitte der Canälchen bestehen aus den für die Niere charakteristischen Bürstensaumzellen (Fig. 10 u. 11), zwischen die vereinzelte schmalere Zellen eingeschaltet sind, mit einem langen, zu einer dicken, geisselartigen Bildung vereinigten Wimperschopf. Von den beiden letztgenannten Zellarten werden wir noch Notiz nehmen. Gegen den Halstheil der Canälchen hören die Bürstensaumzellen auf, dagegen treten wieder Centralgeisselzellen auf, die nun mit den „Schopfzellen“, wie ich sie nennen will, untermengt erscheinen (Fig. 12). Endlich enthält die Wand des Glomerulus (Fig. 14) ein Epithel, das aus Centralgeisselzellen und Flimmerzellen zusammengesetzt ist. Die letzteren sind nichts weiter als weniger kräftig entwickelte „Schopfzellen“

und gehen beim Uebergang in den Halstheil in die letzteren über, indem ihr Wimperschopf allmählich grösser wird.

Die angeführte Reihe von Bildern ist recht lehrreich. Wenn wir Fig. 14 betrachten, so erscheint es uns als zwingend, die darselbst dargestellten Flimmerzellen mit ihren nur wenig zahlreichen Basalkörperchen derart entstanden zu denken, dass eine Multiplication des einfachen Centralgeisseldiplosoms stattgefunden habe. Die morphologische Uebereinstimmung der schwarzen Doppelkörperchen mit ihren Innen- und Aussenfäden ist ja eine nicht wegzuleugnende Thatsache und schwer anders als im Sinne eines genetischen Zusammenhanges deutbar. Nächste der verschiedenen Diplosomenanzahl weisen die beiden Zellarten nur noch insofern Unterschiede auf, als 1. die in Mehrzahl vorhandenen Diplosomen der Flimmerzellen ein wenig kleiner erscheinen, als das in Einzahl vorhandene der Centralgeisselzellen, und dass 2. das Plasma der Flimmerzellen etwas dunkler färbbar ist. Im Halstheil des Harncanälchens gewinnen die Cilien der Flimmerzellen bedeutend an Länge, die Zellen selbst werden schmal, so dass ihre freie Oberfläche bedeutend kleiner ist als die der Centralgeisselzellen (Fig. 12 u. 13), die Diplosomen und damit die Cilien werden zahlreicher und letztere legen sich zu der schopfartigen Bildung zusammen. So haben wir dann im Halstheil zwei Zellarten vor uns (Fig. 12), die schon recht verschieden aussehen, doch aber, wie wir gezeigt haben, in genetische Beziehung zu einander gebracht werden können. Im mittleren Abschnitt der Harncanälchen finden sich dann nur Schopfzellen und Bürstensaumzellen (Fig. 11), welche letztere uns noch beschäftigen werden, Centralgeisselzellen fehlen und treten erst wieder im Endabschnitt und im Harnleiter auf (Fig. 5, 6, 7, 8 u. 9).

Da wir in Consequenz der LENHOSSÉK-HENNEGUY'schen Lehre den Flimmerzellen und ihren Homologen (Bürstensaumzellen etc.) die Fähigkeit der karyokinetischen Vermehrung absprechen, so kommen wir zu dem Schlusse, dass den Depots von Centralgeisselzellen in den Harncanälchen hauptsächlich die Aufgabe des Ersatzes zufallen muss; denn sie sind im Sinne unserer Theorie und auch auf Grund vieler Beobachtungen die einzigen karyokinetisch vermehrungsfähigen Elemente des Nierenepithels.

In Fig. 18 ist eine flachgetroffene Stelle aus einem Urnierencanälchen von *Ammocoetes* mit einer in Mitose befindlichen Centralgeisselzelle abgebildet, Fig. 17 stellt eine Centralgeisselzelle aus dem WOLFF'schen Gange dieses Thieres dar.

Eine weitere Beobachtung von gleichzeitigem Vorkommen von Centralgeisselzellen und Flimmerzellen in einem und demselben Epithel ist folgende: Sie betrifft den Harnsamenleiter des männlichen Torpedo. Das Epithel desselben besteht zum überwiegenden Theile aus Flimmerzellen, die indessen offenbar einen sehr verschiedenen Grad der Ausbildung zeigen (Fig. 15 u. 16), während in den einen sehr zahlreiche diplosomenartige Basalkörper und dem entsprechend Cilien vorhanden sind, enthalten andere wieder nur sehr wenige, und endlich finden sich auch Zellen, welche nur einen enthalten und vollkommen den Charakter von Centralgeisselzellen haben. Ich will diesem eine genug deutliche Sprache sprechenden Befunde nichts weiter hinzufügen und verweise nur eindringlichst auf den senkrechten Durchschnitt dieses Epithels (Fig. 15) und dessen Flächenansicht (Fig. 16).

Ein wichtiger und nicht zu vernachlässigender Einwand gegen die Annahme, dass die Basalkörperchen mit den Centrosomen identisch seien, besteht in den verschiedenen Angaben einerseits von Centrosomen in Flimmerzellen, andererseits sogar von karyokinetischen Figuren in solchen. Hier muss es sich für die Gegner dieser Lehre in allererster Linie darum handeln, in einwandfreier Weise die Anwesenheit von Centrosomen in solchen Zellen darzuthun.

Und da kommen wir zu einem der schwierigsten und heikelsten Punkte nicht bloss in unserer Frage, sondern überhaupt in der ganzen mikroskopischen Technik und Untersuchungsmethodik. Als HEIDENHAIN zuerst seine jetzt allgemein gebräuchliche Eisenhämatoxylinmethode mittheilte, glaubte er sowohl wie viele andere annehmen zu dürfen, dass wir damit ein recht verlässliches und spezifisches Mittel zur Darstellung der Centralkörper gewonnen hätten. Dem ist ja auch thatsächlich so, aber man muss doch gewisse Einschränkungen machen. Abgesehen davon, dass sich mit der genannten Methode die verschiedenartigsten andersartigen Strukturen färben, die man aber wohl niemals mit Centrosomen verwechseln kann (Kittleisten, Kerne, Gliafasern, Epithelfasern, quergestreifte Muskelfasern u. s. w.), gibt es in der Zelle noch eine grosse Anzahl anderer Dinge, die eine verlässliche Diagnose von Centrosomen erschweren oder ganz verhindern können. Die verschiedenartigsten granulären Einschlüsse können einerseits Centrosomen vortäuschen, andererseits durch ihre Massenhaftigkeit dieselben verdecken. Es dürfte schwer fallen, wenn es auch nicht un-

möglich ist, z. B. in einem eosinophilen Leukocyten, dessen Granula sich intensiv schwarz färben, das Centrosoma aufzufinden, nicht, weil es keine Differenz gegenüber diesen zeigt (es ist vielmehr durch Grösse, Form und sonstige Beziehungen sicher bedeutend unterschieden), sondern weil es einfach verdeckt wird. Hier weiss aber wenigstens auch der unvorsichtigste Untersucher, woran er ist, und wird sich wohl hüten, mit apodictischer Gewissheit ein Urtheil über das Centrosoma zu fällen. Anders jedoch liegt die Sache in solchen Zellen, wo gerade an den Stellen, die man erfahrungsgemäss als Sitz des Centrosomas bezeichnen möchte, sich andere, oft nur wenige Granula färben und so zu Täuschungen Anlass geben können. Die Schwarzfärbung ist es sicher nicht, die hier den richtigen Weg weist, auf dieses Merkmal wird sich heute wohl niemand mehr verlassen. Die Form der in Frage kommenden Körnchen ist in Anbetracht von deren geringer Grösse in den meisten Fällen kaum sicher bestimmbar und als Merkmal zu gebrauchen, kann aber immerhin manchmal im Zusammenhang mit anderen Umständen von Nutzen sein. Helle Höfe um die als Centrosomen angesprochenen Gebilde, wie sie oft als Sphären gedeutet werden, können ebensogut um gewöhnliche Plasmagranulationen auftreten.

Wichtiger erscheinen die constanten Lagebeziehungen zu anderen Zellbestandtheilen oder das Vorhandensein von bestimmten, nach dem jetzigen Stande unseres Wissens zu den Centrosomen in Beziehung stehenden Structurerscheinungen im Zelleib, z. B. eines Radiensystems, einer als Sphäre zu bezeichnenden, besonders und charakteristisch beschaffenen Plasmazone u. s. f. Was derartige Dinge anbetrifft, so haben uns ja die bemerkenswerthen und hochwichtigen Untersuchungen FISCHER's gelehrt, dass man bei der Beurtheilung derselben sehr vorsichtig sein muss, soweit aber können wir ihm nicht folgen, dass wir allen derartigen Erscheinungen von vornherein mit dem grössten Misstrauen begegnen und sie in die Reihe der Kunstproducte verweisen. Dass z. B. radiäre Structuren unter dem Einflusse von gewissen Reagentien in der Zelle ohne natürliche Präformation entstehen können, gebe ich gerne zu, obwohl diese Fälle bei unserer heutigen Conservirungstechnik recht seltene sein mögen. Die Versuche, die FISCHER anführt, um die Entstehung von solchen Kunstproducten zu erklären, sind gewiss sehr lehrreich, aber sie lassen sich nur ganz entfernt mit den Vorgängen vergleichen, die durch eine chemische Einwirkung im Zellplasma ausgelöst werden. (Wir wollen hier ganz absehen von der

Sichtbarkeit vieler der hier in Frage kommenden Dinge, z. B. Centrosomen, Spindeln, Radian im lebenden Zustande.)

Dass stets eine genaue Controle und Prüfung derartiger Befunde zu erfolgen hat, bevor man sie als verlässlich ansieht, ist selbstverständlich, und wir können FISCHER nicht genug dankbar sein dafür, dass er uns den Weg gewiesen hat, wie man künftighin solche Fälle zu beurtheilen hat.

So wird demnach bei der Diagnose von Centralkörpern auf derartige Verhältnisse in der Umgebung der fraglichen Gebilde zu achten sein, um Anhaltspunkte für deren Bezeichnung als solche zu gewinnen. In diese Kategorie von Umständen fallen auch Erscheinungen, wie die des Centralgeisselapparates und seiner Aequivalente in den mehr zur Drüsenfunction ausgebildeten Zellen.

Ein wichtiges Merkmal liegt ferner in der Zahl der Centralkörper; aus den verschiedensten Untersuchungen geht hervor, dass in Epithelzellen nebst ihrer charakteristischen Lage zwischen Kern und freier Zelloberfläche die Centrosomen typischer Weise in Zweifzahl, als Diplosom, vorkommen. Nach meinen darauf bezüglichen Erfahrungen ist dieses Zahlenverhältniss in der Zellart, in der man es einmal festgestellt hat, ganz constant und unabänderlich. Und dieses Verhalten im Zusammenhalt mit dem, dass die beiden in Betracht kommenden Körnchen stets auch ganz bestimmte Lagebeziehungen zueinander (Centrosomose) und zu anderen Zellbestandtheilen aufweisen, sowie ihre oftmals ersichtlichen Grössen- und Formeigenthümlichkeiten, ergeben zusammen eine hinreichende Basis, um sie anderen, zufällig schwarz gefärbten granulären Körpern gegenüber als etwas besonderes zu erkennen. Ich bin überzeugt, dass jeder Zweifler, und auch FISCHER, in Erwägung der angeführten Gründe, die sich leicht vermehren liessen, und wenn er Gelegenheit hätte, betreffende Präparate in grösserer Anzahl zu studiren, wenigstens einen Theil von seinem Misstrauen ablegen würde. Es sind ganz gewiss viele Dinge schon als Centralkörper beschrieben worden, die absolut mit solchen nichts zu thun haben; einer derartigen Erfahrung ein gar so weites Geltungsbereich zuzuschreiben, wie dies von FISCHER'S Seite geschieht, geht aber doch nicht an.

Ich habe diesen langen und vielleicht überflüssig erscheinenden Excurs unternommen, trotzdem in ähnlichem Sinne bereits Aeusserungen von anderen Autoren (BOVERI, FISCHER) vorliegen.

Ich habe es trotzdem gethan, um zu beweisen, dass ich FISCHER'S eindringliche Warnungen mir sehr zu Herzen genommen

habe und mich bei meinen Untersuchungen grösstmöglicher Vorsicht und Zurückhaltung befeisse; ich habe aber auch die Grenze bezeichnet, bis zu welcher ich ein solches Verhalten für berechtigt erachte. Dass ich das Erscheinen von FISCHER'S Arbeit als ein sehr wichtiges und segensreiches Ereigniss in der Fortentwicklung der Mikrotechnik betrachte, brauche ich hier nicht mehr besonders zu versichern, ich habe bei früherer Gelegenheit schon Anlass genommen, auf die grosse Berechtigung der von diesem Autor vertretenen Theorie der Färbung hinzuweisen, wenn ich auch in der Nutzenanwendung derselben einen etwas abweichenden Weg zu gehen mich berechtigt halte.

Kehren wir zu unserem ursprünglichen Thema, dem Nachweise von Centrosomen und Karyokinesen in Flimmerzellen, zurück. Es liegen bezüglich des zweiten Punktes einige Angaben in der Literatur vor (HAMMAR, BENDA). Diese Beobachtungen sind aber so vereinzelt, entbehren bisher jeder Bestätigung und sind nur mit mangelhaften oder überhaupt nicht mit Abbildungen versehen. Ich kann zum Beispiel an keiner der von HAMMAR gezeichneten Karyokinesen die Ueberzeugung gewinnen, dass sie thatsächlich in einer Flimmerzelle des Nebenhodens gelegen ist. Ich selbst habe mich lange Zeit hindurch fast ausschliesslich auf der Suche nach Karyokinesen in Flimmerzellen befunden, jedoch ganz ohne Erfolg. Ich untersuchte Tracheal-, Bronchial- und Tubenepithel von Säugern, Oesophagus und Mundhöhlenepithel von Amphibien, Darmepithel von Anneliden u. a. Es ist sehr wahrscheinlich, dass die an diesen und ähnlichen Localitäten gefundenen karyokinetischen Figuren solchen Zellen angehören, die nicht oder noch nicht zu Flimmerzellen differenzirt sind. Im Nebenhodenepithel kämen z. B. die deutlich nachweisbaren cilienlosen Zellen in Betracht, in den Respirationsorganen jene Zellen des hier mehrreihigen oder mehrzeiligen Epithels, welche an der Begrenzung der freien Oberfläche nicht theilnehmen. Am Epithel der Rachen- und Gaumenschleimbaut von Amphibien konnte ich Erfahrungen machen, die jener letzteren Ansicht zur Stütze dienen. Karyokinesen fanden sich stets in jenen tiefen Lagen, deren Zellen die Oberfläche nicht erreichten. Und in anderen, geschichteten Epithelien sehen wir die Vermehrungsvorgänge ausschliesslich in der tiefsten, am wenigsten differenzirten Zelllage sich abspielen.

Ein ganz besonderes Gewicht bei der Entscheidung der uns hier beschäftigenden Frage fällt aber gewissen älteren Untersuchungen zu, die lange vor dem Erscheinen der LENHOSSÉK-

HENNEGUY'schen Hypothese publicirt worden sind. Fast in allen Arbeiten, die sich mit den Vermehrungs- und Ersatzvorgängen in Flimmerepithelien beschäftigen, findet sich die übereinstimmende Angabe, dass flimmertragende Zellen keine karyokinetischen Figuren enthalten, stets nur flimmerlose. Es sei hier von den zahlreichen Literaturstellen nur an die Publicationen von DRASCH, FLEMMING und BOCKENDAHL hingewiesen. Diese und andere Forscher waren gewiss nicht von der Lehre des Centrosomenmangels in Flimmerzellen beeinflusst, da dieselbe damals noch nicht existirte, und es ist ihnen daher mehr Objectivität zuzuschreiben, als vielleicht uns, deren Anschauungen von der LENHOSSÉK-HENNEGUY'schen Lehre beherrscht sind, zugestanden werden dürfte. Und alle diese Forscher stimmen darin überein, dass in den verschiedensten Flimmerepithelien (Trachea, Tuba Fallopieae etc.) Karyokinesen höchstens in solchen Zellen vorkommen, die nicht oder noch nicht zu Flimmerzellen differenzirt sind.

Betreffend die einschichtigen Epithelien wirbelloser Thiere ist unsere Kenntniss von den Vermehrungsvorgängen noch recht gering. Ich habe bei Würmern sehr viel nach karyokinetischen Figuren gesucht, habe hier aber nur sehr selten etwas gefunden. Fig. 59 zeigt eine karyokinetische Figur, und zwar einen Mutterstern mit deutlicher Spindel und Centrosomen im Darmepithel einer Enchytraeusart. Letzteres besteht aus sehr schönen und typischen Flimmerzellen, von denen wir noch weiter unten zu sprechen haben werden. Ich habe jedoch den bestimmten Eindruck, als ob die Karyokinese in keiner solchen Flimmerzelle, sondern in einer jener keilförmigen Zellen gelegen sei, wie sie im Ectoderm und Entoderm der Oligochaeten, sehr schön z. B. in der Epidermis des Regenwurmes, in grosser Zahl vorkommen und von den meisten Untersuchern als Ersatzzellen angesprochen werden. Dieselben sitzen mit breiter Basis der Grundmembran auf, verjüngen sich gegen oben und schieben sich so keilförmig zwischen die übrigen hochcylindrischen Zellen ein (Fig. 58). Nur letztere nehmen an den Bildungen der freien Epithelseite theil, z. B. an der Cuticula und am Flimmerbesatz. Für meine hier vortragene Ansicht spricht ausser dem directen, nicht immer ganz verlässlichen Augenschein betreffend die Lage in solchen Ersatzzellen auch der Umstand, dass die Theilungsfigur tiefer liegt als die umgebenden ruhenden Kerne, während ja die Erfahrungen an den meisten einschichtigen Cylinderepithelien lehren, dass der Kern im Zustande der indirecten Theilung sich der freien Fläche nähert.

Dass jene tieferen Zellen der Annelidenepithelien, in welche ich die Vermehrungsvorgänge verlegen möchte, ausser diesem Merkmal auch sonst Charaktere der minder weit gediehenen Differenzierung tragen, glaube ich bei meinen Untersuchungen ebenfalls nachgewiesen zu haben. So möchte ich hier betonen, dass z. B. jenen „Erzatzzellen“ eine wichtige Structur mangelt, die den hohen Nachbarzellen zukommt und von grosser functioneller Bedeutung erscheint, nämlich ausserordentlich starke faserige Bildungen, eine Epithelfaserung oder Protoplasmafaserung (in ähnlichem Sinne wie bei den Wirbelthieren).

Wir haben gesehen, dass das Vorhandensein von karyokinetischen Erscheinungen, an sich ein sicheres Symptom für das Vorhandensein von Centrosomen, in Flimmerzellen ein im höchsten Grade zweifelhaftes und unbewiesenes ist. Wie steht es nun mit dem Nachweis von Centrosomen in Flimmerzellen während der Zellenruhe? Hier kommt vor allem der von A. FISCHER erhobene und oben bereits berücksichtigte Einwand in Betracht, der sich auf die allzu freigebige Verleihung des Titels Centrosoma an irgendwelche Granula im Zellplasma bezieht, die gar kein Anrecht auf diesen Titel haben mögen. Hier wird es immer auf peinlichste Beachtung aller erdenklichen Vorsichtsmassregeln bei der Fällung eines Urtheiles ankommen. Ich werde im Folgenden einige Centrosomenbefunde einer Kritik unterziehen und nachweisen, dass die dabei benützten Kriterien strengeren Anforderungen nicht genügen, infolge dessen der Centrosomennachweis nicht gelungen ist. Geht aber hieraus schon allein das sichere Nichtvorhandensein von Centrosomen hervor? Sicherlich nicht. Man wird oft nur mit Wahrscheinlichkeiten, wenn auch günstigenfalles mit sehr hochgradigen, zu rechnen haben, unter Heranziehung anderer unterstützender Momente. Wenn ein Untersucher wie LENHOSSÉK z. B. in den Flimmerzellen des Nebenhodens Centrosomen vermisst, während sie daneben in der flimmerlosen Zellen aufs deutlichste erscheinen, so ist das gewiss ein berücksichtigenswerthes Ereigniss. Denn es ist schwer anzunehmen, dass, speciell bei so nahe verwandten Zellen, die Centrosomen eine so verschiedene Beschaffenheit aufweisen sollten, dass die einen nach Eisenhämatoxylinbehandlung sichtbar würden, die anderen nicht.

Oft aber wird es, so muss man gestehen, Fälle geben, in denen trotz unzweifelhafter Anwesenheit von Centrosomen dieselben nicht zur Darstellung gebracht werden können (vorausgesetzt, dass man überhaupt von der Permanenz der Centrankörper ausgeht und ihr

Vorhandensein in ruhenden Zellen als ein nothwendiges Erforderniss ansieht). In solcher Lage befinden wir uns beispielsweise der Epidermis der Salamanderlarve gegenüber. Es sind hier (und anderwärts) sehr viele Umstände zu berücksichtigen, die den Nachweis des Centrosoms in der Zellenruhe erschweren oder unmöglich machen können. So wissen wir aus früheren Untersuchungen (FLEMMING, RABL u. a.), dass in gewissen Zellen die Kerne eine Delle besitzen, innerhalb welcher, sehr dicht dem Kerne angelagert, das Centrosoma liegt und sich so dem Anblick entziehen kann. In den Zellen der Salamanderepidermis kommt der Umstand hinzu, dass dieselben meist stark pigmentirt sind, und so nicht gestatten, irgend ein kleines Körnchen von besonderer Beschaffenheit herauszufinden. In der That ist es mir niemals gelungen, in den pigmentirten Epidermiszellen der Salamanderlarve irgend ein Körperchen zu finden, das die Deutung als Centrosoma zugelassen hätte. Und wäre mir dies in einzelnen Fällen geglückt, ich hätte ohne eine genügende Anzahl gleichlautender Befunde und ohne irgendwelche anderweitige unterstützende Momente eine derartige Entscheidung nicht gefällt. Und trotzdem muss ich in Consequenz der Permanenzlehre das Vorhandensein von Centrosomen als nothwendige Forderung hinstellen, denn bei jeder der hier so häufigen Karyokinesen erscheinen sie an den Spindelpolen mit wünschenswerthester Deutlichkeit. Es mag vielleicht auch im Ruhestadium ihre ohnehin geringe Grösse auf ein solches Minimum reducirt sein, oder sie mögen sich wegen ihres verschiedenen physikalischen Verhaltens während der Zellenruhe leichter entfärben, so dass ihr Nachweis nicht möglich ist.

Das Haupthinderniss bleibt immer das Vorhandensein von andersartigen Körnchen, vor allem von Pigment. Dies geht daraus hervor, dass ich in pigmentlosen Epidermis- und verwandten Zellen der Salamanderlarve bei geeigneter Behandlung mühelos in den meisten Fällen Centrosomen in Form von freilich winzig kleinen Diplosomen nachweisen konnte (Fig. 34, 35, 36 u. 37). In Fig. 34 sieht man sogar eine Bildung ähnlich einem „Innenfaden“. Auf die feineren Verhältnisse der abgebildeten Zellen einzugehen, verspare ich mir auf später, für die Besprechung des sogenannten Cuticularsaumes (Deckplatte).

Es ist also grosse Vorsicht und Zurückhaltung geboten, wenn man aus der Unmöglichkeit des Nachweises auf das Nichtvorhandensein von Centrosomen schliessen will, ebenso wie man bei der Zusprechung des Centrosomencharakters sich möglichst kritisch verhalten soll.

Wie haben wir uns nunmehr zu einigen Befunden von Centrosomen in Flimmerzellen zu verhalten, die wir in der neueren Literatur verzeichnet finden. Zunächst was die Arbeit STUDNIČKA's betrifft. Dieser Autor sagt von den Flimmerzellen im Pharynx von Salamanderlarven: „Man findet entweder ein einfaches Körnchen, ein anderesmal ein Doppelkörnchen (oft in einem deutlichen Hof), oder ein kleines Mikrocen-trum.“ Es wird keinerlei Angabe gemacht, auf Grund welcher sonstiger Merkmale, die wir als unerlässlich erkannt haben, die Diagnose auf Centrosomen gestellt wurde. Die angegebenen Merkmale berechtigen meiner Ansicht nach zu einer solchen nicht, ja sie widersprechen ihr direct, noch mehr wenn man die dazu gehörigen Abbildungen berücksichtigt. Wir haben oben betont, dass Constanz der Körnchenanzahl eine ziemlich bestimmte Regel für das Centrum der Epithelien bedeutet. Ueberall dort, wo Centrosomen bisher sicher nachgewiesen sind, und hauptsächlich (worauf ich am meisten Gewicht zu legen mich berechtigt halte) dort, wo mir dies gelungen ist, fand ich dieses Princip verwirklicht. Meist haben wir es mit Diplosomen zu thun, die noch dazu durch bestimmte Orientirung und andere Beziehungen sich vor anderen Körnchen auszeichnen. STUDNIČKA's Fig. 2 weist in einer Flimmerzelle drei ganz isolirte, in einem „hellen Hofe“ liegende schwarze Körner auf, die meiner Erfahrung nach gar nichts Charakteristisches darbieten. In Fig. 3 zeigt die linke Flimmerzelle zwei nebeneinander liegende Körnchen, die mittlere zwei untereinander liegende, die rechte überhaupt nur eines. Vergleichen wir dies mit den ungemein unzweideutigen und constanten Bildern, die auf meiner Tafel von anderen Zellarten dargestellt sind, so muss man meine Zweifel theilen. Noch eines! Es wird wohl niemand die Richtigkeit meiner Beobachtung von Diplosomen in den Becherzellen des Salamanderösophagus bezweifeln. In STUDNIČKA's Zeichnungen findet sich jedoch keine darauf beziehbare Andeutung. Wenn nun schon diese sehr leicht zu beobachtenden und schwer mit etwas anderem zu verwechselnden Centrosomen in dem lichten und vollkommen entfärbten Secretinhalt der Becherzelle nicht beobachtet wurden, um wie viel schwieriger ist es, dieselben verlässlich in dem dunklen, körnchenreichen Plasma der Flimmerzellen nachzuweisen? Sind die Becherzell-diplosomen in STUDNIČKA's Präparaten nicht gefärbt, so ist es auch sehr unwahrscheinlich, dass sie in den Flimmerzellen gefärbt sind. Haben sie jedoch die Färbung angenommen und sind sie von dem Autor bloss übersehen worden, dann ist noch immer

kein zwingender Grund vorhanden, die von demselben als Centrosomen in den Flimmerzellen erklärten Gebilde als solche wirklich anzuerkennen. In meinen Präparaten, welche mit grosser Pünktlichkeit die Becherzellcentrosomen sammt ihren oben geschilderten Adnexen hervorgehoben enthalten, konnte ich auch nicht mit einer Spur von Gewissheit ähnliche Gebilde in den Flimmerzellen nachweisen. Bilder wie die von STUDNIČKA sind massenhaft zu sehen, es mangelt ihnen aber so sehr alles Typische, so dass ich es für unberechtigt halte, irgendwie ähnliche Schlüsse zu ziehen, wie dieser Autor. Die Körnchen finden sich in jeder Zahl, Lage und Anordnung und müssen in jedem Unbefangenen, vornehmlich im Vergleich mit den Becherzelldiplosomen, im Hinblick auf die uns beschäftigende Frage den unbedingten Eindruck einer ganz unwesentlichen und zufälligen Erscheinung wachrufen.

ALFRED FISCHEL bestätigt die Angaben von STUDNIČKA auf Grund eigener Präparate, wie auch nach Einsichtnahme in die des letzteren. Ich kann also annehmen, dass sich die Präparate beider ziemlich ähnlich verhalten. Durch die besondere Liebenswürdigkeit FISCHEL's, wofür ich ihm noch an dieser Stelle herzlichst danke, standen mir seine Präparate zum Zwecke des Vergleiches mit den meinigen zur Verfügung. Ich kann hierüber Folgendes sagen: In den Flimmerzellen konnte ich ebenso wenig wie an meinem Material in den mir zur Verfügung gestellten Schnitten irgend einen Anhaltspunkt für das Vorhandensein von Centrosomen gewinnen. Recht oft, wie mir dies auch schon von früher her bekannt, gab es Körnchen, die einen sehr verführerischen Eindruck machten, einer genauen Kritik aber nicht Stand hielten. Die Becherzellen in FISCHEL's Präparaten entbehrten durchwegs färberisch hervorgehobener Diplosomen, gewiss ein schwerwiegender Grund, der Aussicht gegenüber, in den Flimmerzellen analoge Gebilde entdecken zu können.

Das Vorkommen von Karyokinesen und von Diplosomen in Flimmerzellen und solchen Epithelzellen, die sich zu ersteren differenzieren sollen, behauptet unter Beigabe von entsprechenden Abbildungen auch GURWITSCH. Da wir aber den ganzen an der betreffenden Stelle geschilderten histogenetischen Vorgang einer genaueren Analyse und Kritik weiter unten unterziehen werden, wollen wir darauf hier noch nicht eingehen.

Im ganzen und grossen, glaube ich, dürfte bisher eine vollständig unanzweifelbare und einwandfreie Fest-

stellung von Centrosomen in Flimmerzellen nicht gelungen sein, was zum Theile sogar aus den Angaben solcher Autoren hervorgeht, die LENHOSSÉK's und HENNEGUY's Hypothese bekämpfen.

So muss zum Beispiel GURWITSCH in seiner jüngst erschienenen Arbeit bei der Histogenese der Flimmerzellen in der Kaninchentube zugestehen, dass ursprünglich flimmerlose Zellen mit einem Diplosom (letzteres besitzt oft eine Centralgeissel!) vorhanden sind. Weiterhin treten im oberflächlichen Saume der Zelle eine grössere Anzahl diplosomenähnlicher Körper auf, die zu den Basalkörpern werden. Sowie dieser Process eintritt, verschwindet das ursprüngliche Diplosom. Ist das nicht sehr auffallend? Jedenfalls verdient diese Erscheinung noch eingehende Berücksichtigung. Dass GURWITSCH nichts sehen konnte, was auf eine Entstehung der Basalkörper aus dem später nicht mehr vorhandenen Diplosom hindeutet, kann doch noch nichts gegen die von uns acceptirte Lehre beweisen. Es folgt daraus eben nur, dass unsere Kenntnisse in dieser Beziehung noch Lücken aufweisen. Es wäre sehr leicht denkbar, dass gerade jene wichtigen Vorgänge der Theilung des ursprünglichen Diplosoms in eine Menge von Basalkörperchen und die damit verbundene Substanzzunahme sich der Darstellung mittels der Eisenhämatoxylinmethode entzieht. Denken wir nur an die mannigfaltigen Grössen-, Dichtigkeits- und Färbbarkeitschwankungen, welche in vielen Zellen, z. B. in Eizellen, in regelmässigem Zusammenhang mit anderen cellulären Vorgängen an den Centrosomen festzustellen sind; ich möchte diesbezüglich hier nur auf die letzte Arbeit von BOVERI hingewiesen haben, die sich in ausführlicher Weise mit diesen Dingen beschäftigt. Dabei muss man noch keineswegs etwa an eine Auflösung der Centrosomen-substanz und nachherige Wiederverdichtung zu Basalkörperchen denken. Aus unserer unvollkommenen Kenntniss aber zu Gunsten oder Ungunsten irgend einer Theorie Schlüsse zu ziehen, will auf keinen Fall gerechtfertigt erscheinen.

Zum Zwecke dessen, was nun folgt, wird es nöthig sein, einiges über jene Structures der freien Zelloberfläche, die uns ausser der Bewimperung bekannt sind, zu sagen. Auf die ältere Literatur einzugehen wird nicht erforderlich sein, wir können hier auf die vorzügliche Zusammenstellung STUDNÍČKA's hinweisen.

Ich halte eine Klärung gewisser Punkte in der Auffassung der sogenannten Cuticularsäume im Hinblick auf unser Thema

und vor allem auf die jüngsten Angaben von GURWITSCH für höchst nothwendig.

PFITZNER, dem sich viele Autoren angeschlossen haben, hat zuerst die nahe Beziehung der sogenannten Stäbchensäume, Cuticularsäume u. s. w. zu den Wimperapparaten hervorgehoben. Wir werden uns aber nicht in allen Fällen mit diesem Vorgange einverstanden erklären können. Es wird ein Theil dieser Bildungen als nicht hiehergehörig sich erweisen. Eigentlich hat schon STUDNIČKA die betreffende Abgrenzung der Gebiete in seiner Flimmerzellenabhandlung vorgenommen, hat aber gerade den Punkt zu betonen unterlassen, der uns heute besonders beschäftigt, nämlich die mangelnde Beziehung gewisser sogenannter Cuticularsäume zum Flimmerbesatz.

Der genannte Autor vertritt, wenn ich ihn recht verstehe, trotzdem er bereits sehr richtig einige Unterschiede hervorhob, den Standpunkt, dass sämmtliche obengenannte Structures den Flimmerstructures analog sind.

Von STUDNIČKA's Eintheilung, soweit sie uns diesmal interessiert, will ich Folgendes hervorheben. Er unterscheidet: Stäbchensaum, Deckplatte (= gestreifter Cuticularsaum = Plateaustriee) und die echte Cuticula.

Der Stäbchensaum kommt bei den Wirbelthieren dem Darmcanal und der Niere zu (wahrscheinlich nur diesen Organen),

die Deckplatte (STUDNIČKA) der Epidermis niederer Wirbelthiere und den angrenzenden Epithelien,

die echte Cuticula den Zellen der Tela chorioidea niederer Wirbelthiere, auch der Epidermis (Amphioxus) und der Hypodermis der Wirbellosen.

Nur die als Bürstensaum bezeichnete Structur entspricht, und auch nur in einigen Fällen, wie wir zeigen werden, einem Flimmerbesatz und lässt sich in allen ihren wahrnehmbaren Theilen auf einen solchen zurückführen. Oft ist es überhaupt schwer zu entscheiden, ob man eines oder das andere vor sich hat, es können auch in Epithelien ausgesprochene Flimmerzellen mit Borstensaumzellen untermischt sein. Davon später. STUDNIČKA gibt folgende Definition, die wenn auch ergänzungsbedürftig, von uns als richtig anerkannt werden muss: „Dieser Saum besteht aus Stäbchen, die senkrecht auf der freien Oberfläche des Zellkörpers und parallel mit einander stehen. Die Verschlussleisten COHN's liegen in demselben Niveau, wie die

unteren Enden der Stäbchen, also zwischen den oberen Rändern der Zellen. Die Stäbchen selbst gehören zu dem Exoplasma der Zellen. Eine ausgeschiedene Substanz kann zwischen den Stäbchen vorhanden sein, sie fehlt jedoch gewöhnlich.“

Die Deckplatte wird folgendermassen charakterisirt: „Der erwähnte Saum besteht aus einem Systeme von senkrecht gestellten Lamellen, die zwischen sich längliche, oben offene Vacuolen einschliessen. Diese Vacuolen sind entweder leer, oder mit einem dünnen Secrete der Zellen gefüllt. Die oberen Ränder der Lamellen färben sich intensiv mit Eisenhämatoxylin; bei Seitenansicht hat man davon den Eindruck, als ob sich da eine Schicht von Punkten befände. Die Verschlussleisten befinden sich im Niveau der oberen Ränder des Saumes. Der Saum selbst gehört zu dem Exoplasma; es ist das, was ich jetzt einsehe, wahrscheinlich nur eine besondere Modification desselben.“

Die echte Cuticula endlich, die bei den Wirbellosen eine grosse, bei den Wirbeltieren hingegen nur eine sehr geringe Verbreitung hat, stellt eine continuirlich über das ganze Epithel hinwegziehende Schichte dar, die keine so innigé Beziehung mit den Epithelzellen mehr besitzt. Sie ist dort, wo Cilien vorhanden sind, von denselben durchbohrt und löst sich leicht im Zusammenhang von der Unterlage ab. Die Schlussleisten liegen selbstverständlich unterhalb der Cuticula und bezeichnen die oberen Ränder der eigentlichen, protoplasmatischen Zelle.

Vorläufig werden uns bloss die Stäbchen- oder Bürstensäume einerseits und die Deckplatte andererseits interessiren. Die Cuticula wird weniger Bedeutung für unsere Betrachtung haben. Wir müssen hier vorgreifend bemerken, dass wir späterhin zweierlei Kategorien von Stäbchensäumen unterscheiden werden, die durchaus nichts miteinander zu thun haben, nämlich den Bürstensaum oder Borstensaum, wie er an den Nierenepithelien vorkommt, und den Stäbchensaum, wie wir den freien Besatz der Darmepithelien bezeichnen werden.

Von all den erwähnten Bildungen stellen nur gewisse Bürsten- oder Stäbchensäume Aequivalente der Wimpern dar. Eine wichtige Stütze erhält dieser Satz in dem Verhalten der Schlussleisten; diese liegen in dem Niveau der unteren Stäbchenenden, ein Verhalten, das *STUDNICKA* zwar hervorgehoben, aber nicht in unserem Sinne verwerthet hat. Auch bei Flimmerzellen liegen die Schlussleisten im Niveau des Ansatzes der Cilien an die Zelloberfläche.

Im selben Niveau wie die Schlussleisten oder nur ein wenig tiefer liegen, bereits im Protoplasma der Zellen, die Basalkörperchen. Die zum Theile vollgewürdigten Homologien (PRENANT) zwischen Flimmer- und Bürsten-, resp. Stäbchensaumzellen wären also folgende: Das Stäbchen (Borste) entspricht der Cilie, die oft sehr deutlich nachweisbaren Körnchen an der Basis der Stäbchen den Basalkörperchen. Aequivalente der Wimperwurzeln sind ebenfalls schon betont worden, doch sind sie in sehr verschiedenem Ausbildungs-, resp. Wahrnehmbarkeitsgrade vorhanden, gerade so, wie ja die echten Wimperwurzeln nicht immer gleich deutlich auftreten. Als ein passendes und noch in anderer Beziehung interessantes Beispiel verweise ich auf die Bürstensaumepithelien in der Niere von *Torpedo*. Es fällt wirklich schwer, zu entscheiden, ob man die hier vorfindlichen Structures als Cilien oder als Stäbchen (Borsten!) bezeichnen soll. Das einzig Ausschlaggebende wäre vielleicht die Feststellung der Beweglichkeit, und dies wäre für die morphologische Homologisierung ganz unwesentlich. Die einzelnen Haare des Borstenbesatzes sind ziemlich dünn und von ansehnlicher Länge, sie übertreffen an relativer Länge (z. B. im Vergleich zur Zellhöhe) manche als vollberechtigte Cilien erklärte Bildungen, ihre Anordnung ist eine ziemlich regelmässige, eine sie verkittende oder verklebende Secretsubstanz ist anscheinend nicht vorhanden. Jede Borste stösst bei ihrer Insertion an ein durch Eisenhämatoxylin intensiv geschwärztes, längliches, vielleicht hantelförmiges Körnchen, das Basalkörperchen. Noch eindringlicher wird die morphologische Gleichheit mit Flimmerzellen, wenn man die vereinzelt im Bürstenepithel sitzenden Zellen mit ungemein langen Cilien berücksichtigt, die NUSSBAUM zuerst ausführlich beschrieben hat. Wir haben sie oben als „Schopfzellen“ bezeichnet. Diese unterscheiden sich von den Bürstensaumzellen durch eine etwas geringere Breite, ein dunkleres und homogen färbbares Protoplasma (die Bürstensaumzellen sind stark mit groben Granulis und Secrettropfen durchsetzt) und die ganz enorm langen Cilien, die man auf Schnitten überhaupt der Länge nach kaum überblicken kann, da sie in die Längsrichtung des Canälchens umbiegen und selbstverständlich im Präparate abgeschnitten sein müssen. Die Basalkörperchen dieser Zellen liegen in einer Flucht mit denen der Bürstensaumzellen und zeigen ein übereinstimmendes Verhalten, höchstens kann man eine regelmässigeren Anordnung und deutlicher erkennbare Form an ihnen feststellen, was schon PRENANT betont. Ohne allen Zweifel haben wir es in den Bürstenzellen, wie ja auch allgemein angenommen wird, mit

einem in gewissem Sinne rudimentären Flimmerepithel zu thun, in welchem nur einige Zellen ihren ursprünglichen vollausgebildeten Charakter bewahrt haben.

Dass in diesen Zellen mit Bürstenbesatz und ebenso in den eingestreuten Flimmerzellen keine Centrosomen zu constatiren sind, brauche ich wohl nicht besonders zu betonen.

Es scheint mir unerlässlich, auf eine Schwierigkeit hinzuweisen, welche für unsere Ansichten aus der Arbeit von MEVES in der KUPFFER'schen Festschrift entspringt. Bisher haben wir auf Grund unserer Beobachtungen, hauptsächlich aus der Torpedoniere den Standpunkt vertreten, dass gewisse Abschnitte der Canälchen mit Centralgeisselzellen, andere wiederum mit Bürstenbesatzzellen ausgekleidet sind. Niemals habe ich in den Bürstenbesatzzellen einen Centralgeisselapparat, oder auf den Centralgeisselzellen einen Bürstenbesatz erblicken können, was ja unserer Ansicht ein unüberwindliches Hinderniss geboten hätte. Ein solcher Befund hätte ebensoviel bedeutet, wie der Nachweis von Centrosomen in einer echten Flimmerzelle; denn dass die Bürstenbesatzzelle einer Flimmerzelle vollkommen homolog ist, werden heute nur wenige bezweifeln. Das Diplosom der Centralgeissel wäre das von den Gegnern gesuchte Flimmerzellecentrosom; der Fall wäre diesmal noch weiterhin dadurch complicirt, dass zweierlei Flimmerbildungen, Stäbchen und Centralgeissel, da wären, wodurch auch die von uns geforderte und vertretene Homologie aller flimmerartigen Bildungen illusorisch geworden wäre. Indessen ist, trotz darauf gerichteter Aufmerksamkeit, ein derartiges Verhalten von mir niemals beobachtet worden. Umsomehr muss es überraschen, wenn wir bei MEVES Nierenzellen von der Salamanderlarve abgebildet sehen, die sowohl Centralgeissel als Bürstenbesatz sammt den dazugehörigen Basalkörperchen aufweisen. Ja, das von MEVES geschilderte Vorkommen von Karyokinese in solchen Zellen würde ja gleichzusetzen sein mit einem Nachweise dieses Vorganges in Flimmerzellen. Wir haben oben bereits Gelegenheit gehabt, auf den grossen Werth hinzuweisen, den das Vorkommen von indirecter Zelltheilung in Centralgeisselzellen für die von uns vertretene Ansicht hat, indem es zeigt, wie die Basalkörperchen eines primitiven, nur in Einzahl vorhandenen Flimmerapparates, als den wir ja die Centralgeissel ansehen, der Möglichkeit nicht beraubt sind, an der Karyokinese theilzunehmen, ihnen also die Ausübung zweier, sonst immer unvereinbarer Functionen gestattet ist. Dieser Theil der MEVES'schen Angaben

ist also für unsere Ansicht nur förderlich, anders steht es aber, wenn es mit dem Bürstenbesatz der Centralgeisselzellen seine Richtigkeit hat; dann stürzt unser ganzes Gebäude aus oben auseinander-gesetzten Gründen zusammen. Indessen ist die Sache nicht so gefährlich. Wie angegeben, habe ich gleichzeitiges Vorkommen von Bürstenbesatz und Centralgeissel weder bei Torpedo, noch beim Salamander jemals sehen können. Untersucht man jedoch unzweifel-hafte Bürstenbesatzzellen und vergleicht damit den Bürstenbesatz auf MEVES' Abbildungen, so ergibt sich eine grosse Differenz des Aussehens. Im wirklichen Bürstenbesatz sind die Härchen bedeutend länger und stärker, ebenso ihre Basalkörperchen; der schmale zarte, überaus fein structurirte Saum an den von MEVES abgebildeten Zellen stimmt absolut nicht mit den bekannten Eigenschaften des Bürstenbesatzes überein. Ich glaube bestimmt auf Grund eigener Anschauung und der Angaben anderer Autoren, dass MEVES hier keinen Bürstensaum vor sich hatte, sondern einen helleren secret-artigen Zellsaum oder eine aufgelagerte Secretmembran für einen solchen gehalten hat. Wir haben immer feststellen können, dass das Centralgeisseldiplosom und die Bürstensaumbasalkörperchen unge-fähr gleiche oder nur um ein Geringes verschiedene Grösse haben (letztere sind dann die kleineren). Dass aber die an der Grenze der Sichtbarkeit stehenden Körnchen des MEVES'schen „Bürstenbesatzes“ wirklich solche darstellen sollten, ist uns sehr unwahr-scheinlich.

Gegen das gleichzeitige Vorkommen von Centralgeisselapparat und Bürstenbesatz an einer und derselben Nierenepithelzelle spricht auch der von uns oben ausführlich geschilderte Uebergang der ver-schiedenen Zelltypen in einander, wie er sich in den einzelnen Ab-schnitten des Nierenanälchens feststellen liess.

Stimme ich nun mit STUDNICKA und anderen Autoren darin überein, dass wir den Stäbchenbesatz der Nierenepithel-zellen („Bürstenbesatz“) als homolog einem Flimmerbesatz betrachten, so muss ich mich dem Stäbchensaum der Darmepithelzellen gegenüber auf einen ganz entgegengesetzten Standpunkt stellen. Die „Stäbchen“ der Darmepithelzellen haben mit Cilien nichts zu thun; sie sind eine Bildung sui generis, welche eine gewisse Sonderstellung unter den Structures der freien Epitheloberfläche für sich beansprucht. Die Gründe hiefür sind folgende.

Während echte Cilien und deren Homologen (Borsten der Nierenepithelzellen) immer als sehr dünne, dabei scharf lineare Gebilde

erscheinen, sind die Stäbchen der Darmepithelzellen plumpe, weiche, wenig scharf begrenzte Gebilde, die sich auch optisch und färberisch von Cilien unterscheiden. Die Verschiedenartigkeit des Verhaltens trifft nicht nur für an Schnitten untersuchte, sondern auch für frische Objecte zu, die keiner Reagenswirkung unterworfen waren. Während Cilien auch an Schnitten meist jede für sich allein sichtbar und erkennbar bleiben und ihren Charakter als feine Fibrille (denn eine solche ist ja der Hauptbestandtheil der Cilie) bewahren, erleiden die Stäbchen durch die Reagentien oft derartige Veränderungen, dass man ihre Stäbchennatur gar nicht mehr erkennen kann. Man sieht dann oft nur einen homogenen oder fast homogenen Saum auf der freien Zelloberfläche, höchstens mit schwacher Andeutung einer senkrechten Streifung; von fibrillärer, cilienartiger Zusammensetzung keine Spur, das ganze ähnelt mehr einer echten Cuticula (Fig. 30, 31, 32 u. 33).

In topographischer Hinsicht hat der Stäbchensaum mit dem Cilienbesatz, aber auch mit der echten Cuticula das gemein, dass er über dem Niveau der Kittleisten liegt.

Würde der Stäbchensaum einem Ciliensaum wirklich entsprechen, so dürfte man mit einiger Berechtigung ebenso wie beim Bürstensaum der Niere im Niveau der Kittleisten eine Reihe von basalkörperartigen Körnchen erwarten. Indessen findet man davon niemals auch nur die geringste Andeutung. (Die dunkle Linie auf Fig. 30, die von dem einen Kittleistenquerschnitt bis über die Mitte der Zellbreite geht, ist keine Basalkörperchenreihe, sondern nur die seitlich gesehene Kittleiste.) Auch an anderen Objecten (Torpedo, Ammocoetes) konnte ich keine basalkörperartigen Bildungen erblicken.

Hingegen kann man, wie dies auch schon ZIMMERMANN bei Säugern gelungen ist, sehr leicht in den Stäbchensaumzellen ein Cytocentrum in Form des uns bereits an anderen Objecten geläufig gewordenen Diplosoms nachweisen, vor allem dann, wenn das Plasma der Zelle recht licht gefärbt und nicht zu sehr mit Granulis beladen ist. So in Fig. 30, wo das Diplosom in einem körnchenfreien Saum liegt, ferner in Fig. 31. In den dunklen Zellen der Fig. 32 kann man hingegen kein Diplosom erblicken, was leicht begreiflich erscheint. In Fig. 31 sieht man auch eine innenfadenähnliche Bildung gegen den Kern herabsteigen.

Eine Beobachtung, die ich als sehr bemerkenswerth bezeichnen möchte, habe ich ein einzigesmal an einer Epithelzelle aus dem

Dünndarm der Salamanderlarve gemacht (Fig. 33). In dieser Zelle fanden sich nämlich zwei Diplosomen nebeneinander vor. Dieses, wenn auch vereinzelt Vorkommnis zeigt uns, dass eine Vermehrung der Centrosomen in der ruhenden Zelle stattfinden kann in einer Art, die ganz analog ist derjenigen, die wir bei der Entstehung der Flimmerbasalkörperchen supponieren.

Recht interessant sind die feineren Bauverhältnisse am freien Saume der Epithelzellen im Spiraldarm von *Torpedo* (Fig. 1). Schon die Kittleisten dieser Zellen sind sehr auffällig beschaffen. Sie sind nämlich gewissermassen doppelt und erscheinen daher auf dem Querschnitt als zwei übereinanderliegende schwarze Punkte, die man nicht mit Diplosomen verwechseln darf. Dies ist bei einiger Vorsicht leicht zu vermeiden, vor allem, wenn man die Kittleisten auch im Profil sieht, wie dieses an einer Zelle der Fig. 1 (der dritten von rechts) der Fall ist; die Kittleiste erscheint da als schwarze Doppellinie. Die Diplosomen der Zellen sind bedeutend kleiner, als die Kittleistenquerschnitte und liegen etwas tiefer in der Zelle. Im Niveau der Kittleisten ist das Plasma der Zelle ziemlich dunkel, dabei undeutlich senkrecht gestreift, was bereits ein Andeutung der von hier entspringenden Stäbchen darstellt. Unter dieser durch die Höhe der Kittleisten begrenzten Zone findet sich eine ungefähr gleich hohe Lage eines sehr lichten Protoplasmas und darauf folgt nach unten ein von zahlreichen feinen Körnchen erfülltes Plasma. Die Körnchenansammlung ist an der Grenze gegen die lichte Schichte am dichtesten und wird nach unten hin spärlicher. Erst das basale Ende der Cylinderzellen enthält wieder dichtere Körnchenmassen. In der erwähnten lichten Schichte, nur selten bereits etwas unter ihr im granulirten Plasma, liegen nun die Diplosomen, in den verschiedensten Lagen, senkrecht, schräg, oft fast horizontal. Dieselben sind auf dem Schritte der Fig. 1 in mehreren Zellen zu sehen. Fadenartige Bildungen konnten hier nicht nachgewiesen werden, die Plasmabeschaffenheit war hiefür eine zu ungünstige.

Ueber das Niveau der Kittleisten erheben sich die Stäbchen, die in diesem Falle von beträchtlicher Länge, jedoch stark miteinander verquollen waren und so mehr den Eindruck einer kontinuierlichen fast homogenen Schicht mit undeutlicher Querstreifung erweckten. Im linken Bereich der Fig. 1 findet sich eine Zelle, die durch die intensive Schwarzfärbung ihres Kernes und Plasmas, sowie durch ihre geringe Grösse auffällt. Sie erscheint wie zu-

sammengedrückt. An der Oberfläche derselben sieht man nur spärliche Stäbchenreste. Es scheint sich hier um eine zugrunde gehende Zelle zu handeln, die abgestossen wird.

Von basalkörperähnlichen Körnchen am unteren Ende der Stäbchen ist auch hier nichts zu finden gewesen.

Werfen wir noch einen Blick auf das Epithel im Dünndarm von *Ammocoetes* (Fig. 19). Es schliesst sich in seinem feineren Bau dem aus dem Spiraldarm von *Torpedo* enge an. Nur sind die Kittleisten „einfach“, die Diplosomen liegen unter dem Kittleistenniveau in einer hellen Plasmaschicht und sind so winzig klein, dass ihr Nachweis mir erst nach vieler Mühe und vielfachen Färbungsversuchen gelang. Die Stäbchen selbst sind wie bei *Torpedo* sehr lang und sind in ihrem basalen Theil ein wenig dunkler, ähnlich der der Kittleistenebene entsprechenden dunkleren Schicht bei *Torpedo* (Fig. 1). Körnchen an der Basis der Stäbchen (Basalkörper) wies auch *Ammocoetes* nicht auf.

In Fig. 20 habe ich zwei karyokinetische Figuren aus den Darmepithelzellen von *Ammocoetes* abgebildet, um zu zeigen, welche Grössenzunahme die Centrosomen dieser Zellen während des Theilungsvorganges erfahren. Man kann daraus, wie auch aus früher angeführten Beispielen, ersehen, um wie viel schwerer es ist, in ruhenden Zellen Centrosomen zu finden, als in sich theilenden.

Aus dem allen ergibt sich für uns Folgendes: Die Stäbchensaumzellen des Darmcanals sind keine Homologa der Flimmerzellen, die Stäbchen sind in vielen Beziehungen von Flimmerhaaren verschieden, Basalkörperchen oder Reste derselben finden sich nicht vor, hingegen nur ein einziges Diplosom, ähnlich wie in flimmerlosen oder in Centralgeisselzellen. Es liegt kein Grund dafür, aber zahlreiche dagegen vor, in den Stäbchensaumzellen etwa rückgebildete Flimmerzellen zu erblicken. Was die Natur der Stäbchen selbst betrifft, so stelle ich mir vor, dass sie nicht wie die Cilien als autoplasmatische, sondern viel eher als apoplasmatische Structuren, als eine Art Secretbildung anzusehen sind. Vielleicht gehören sie in eine Reihe mit den echten Cuticularbildungen, wofür schon in häufigen Fällen ihr äusseres Ansehen spricht, indem sie als ein continuirlicher, fast homogener Ueberzug über den Zellen sich darbieten.

Was die verschiedenen Stäbchenbildungen, vor allem auf den Darmepithel- und Drüsenzellen von Wirbellosen, hauptsächlich Arthropoden (Stäbchencuticula Grobden) betrifft, so habe ich darüber noch keine Untersuchungen anstellen können und bin daher nicht imstande, über deren Classificirung irgend etwas auszusagen.

Als wichtigste Repräsentanten der Zellen mit Deckplatte können wir die Epithelien der Epidermis niederer Wirbelthiere und auch der Mundhöhle bei den Amphibien betrachten. Die Deckplatte entspricht keinem Flimmersaum, wofür eine Anzahl von Gründen sprechen.

Vor allem der Umstand, dass die Kittleisten im Niveau der oberen Fläche des Saumes gelegen sind (Fig. 34, 35, 36, 37, 39, 40, 41 u. 21), ein Verhalten, worauf *STUDNICKA* deutlich und nachdrücklich hingewiesen hat. Wir sahen, dass jene Bildungen, welche Cilien entsprechen, sich über die Ebene der Kittleisten erheben müssen, was hier nicht der Fall ist. Gegen die Homologisirung spricht auch der wabige Bau. Wir haben es nicht mit einzelnen Stäbchen oder Härchen, sondern mit einem System senkrechter Wände zu thun, was übrigens *GURWITSCH* nicht hindert, Härchen daraus entstehen zu lassen. Diese sehr wichtige Frage wird uns noch beschäftigen müssen und ich unterlasse es daher, auf die für *GURWITSCH* sich ergebenden Schwierigkeiten schon hier hinzuweisen.

Man hat oft gesagt, die Deckplatte sei ein Rest der früheren allgemeinen Bewimperung der Körperoberfläche und hat sich dabei unter anderem auf *Amphioxus* berufen. Dieses Thier besitzt, wie *WOLFF* zuerst angab, *STUDNICKA* bestätigte und wie auch ich sehr oft (aber nicht immer, vor allem nicht nach jeder Conservierungsmethode) sehen konnte, eine äusserste, continuirliche, cuticula-ähnliche Schichte (Fig. 50). Wo sie erscheint, ist sie von immer gleichbleibender Dicke, sehr licht und zart; die erstere Eigenschaft scheint mir vor allem darauf hinzuweisen, dass sie eine echte, wenn auch sehr hinfallige und vor allem chemischen Reagentien gegenüber wenig resistente Cuticula sei, und kein Secretbelag. Jedenfalls steht sie bereits, wie dies oben von der echten Cuticula festgestellt wurde, in keiner engeren Beziehung zur einzelnen Zelle, lässt z. B. keine Abgrenzung oder Zerfällung nach Zellterritorien erkennen, während dies bei der von mir beschriebenen echten Basalmembran der *Amphioxusepidermis* noch der Fall ist. Unter der Cuticula folgen die Epidermiszellen. Diese

zeichnen sich dadurch aus, dass sie an ihrer ganzen Peripherie, auch basalwärts, eine dünne, äussere Ectoplasmaschichte besitzen, die etwas dichter und stärker färbbar erscheint. Gegen die freie Seite hin verdichtet sich dieses Ectoplasma und bildet dort die als Cuticularsaum bezeichnete Schichte, die wir jetzt mit STUDNIÖKA „Deckplatte“ nennen. Diese zeigt am Querschnitt durch das Epithel eine ähnliche, nur weniger deutliche streifige Structur, wie die Deckplatten anderer Thiere. Auch die wabige Structur ist auf Flachschnitten nicht mit derselben Sicherheit nachzuweisen, wie etwa bei Amphibien. Kittleisten waren in diesem Epithel nicht nachweisbar, beziehungsweise nicht färbbar.

Der Wabenhalt färbt sich an Eisenhämatoxylinpräparaten, die nicht zu stark differenzirt sind, intensiv schwarz und es entsteht so das Bild der Fig. 50, wo in der Deckplatte in unregelmässiger Vertheilung verschieden grosse, runde oder elliptische Tröpfchen von tiefschwarzer Farbe zu sehen sind.

An der Amphioxusepidermis nun ist es ganz klar, dass die Deckplatte nicht als Rest einer früheren Bewimperung angesehen werden kann. Halten wir uns an das, was von den verschiedenen Autoren über diese Beziehungen ausgesagt wurde, so muss man annehmen, dass selbstverständlich eine Mehrzahl von Wimpern an jeder Zelle früher die freie Oberfläche bedeckt haben muss. Dies ist nun aber hier keineswegs der Fall. *Amphioxus* besitzt, dort wo Wimpern in seinem Körper vorkommen, immer nur je eine auf jeder Zelle, niemals mehr, auch von der aussen flimmernden Larve sind nur Geisselzellen (d. h. Zellen mit einem beweglichen Faden) von den betreffenden Forschern beschrieben worden. Damit stimmt auch der Befund von nur einem Centrosom (eventuell Diplosom) in den Epidermiszellen des *Amphioxus*, wie er von BALLOWITZ und mir gemacht wurde. Es wird sich vielleicht verlohnen, näher auf diese und einige verwandte Thatsachen einzugehen, ich will dies auch im weiteren Verlaufe thun, will jedoch zuerst die Deckplatte ab-solviren.

Wir sahen, dass bei *Amphioxus* kein Anhaltspunkt zu gewinnen ist für die Ableitung der Deckplatte von einem Flimmersaum. Meinem Dafürhalten nach ist die Deckplatte nichts anderes, als eine ectoplasmatische, zu irgend welcher Function (Schutzapparat?) bestimmte Differenzirung der freien Zelloberfläche, die sogar bei *Amphioxus* eine Continuität mit einer allgemeinen äusseren Ectoplasmaschicht der Zelle erkennen lässt. Sie wäre demnach, und da-

für spricht ja vieles, so aufzufassen, wie der Alveolarsaum vieler Eier, so von Seeigeln, Amphioxus und vielen anderen, mit welchem er eine ausserordentliche Aehnlichkeit besitzt.

Dass wirklich die Deckplatte nichts dem Flimmerbesatz Homologes ist, beweist ausserdem noch der Umstand, dass in ihr oder an ihrer Stelle (da sie in den betreffenden Fällen meist weniger deutlich oder gar nicht ausgebildet ist) die Basalkörperchen eines Flimmerbesatzes liegen können. Wir haben zuerst von S. MAYER erfahren, dass in der Haut von Amphibienlarven bis in relativ späte Perioden vereinzelt stehende Flimmerzellen sich finden, deren gesetzmässige Lagerung, wenigstens am Kopfe, dann weiterhin A. FISCHER gefunden und dargestellt hat. Diese Zellen liegen nun, wie die Untersuchung auf Schnitten lehrt, mitten zwischen Zellen mit schön ausgebildeter Deckplatte (Fig. 39, 40 u. 41). Ihre sehr kleinen Basalkörperchen liegen im obersten Rande der Zellen und erfüllen einen Streifen, der nur einem ganz geringen oberflächlichsten Theile des Alveolarsaumes entspricht (Fig. 40).

Es liegt also der grösste Theil der als Deckplatte differenzirten Plasmas genau so wie unter dem Niveau der Kittleisten auch unter dem der Basalkörperchen, wodurch es gleichfalls ausgeschlossen erscheint, sie als Homologon oder als Rest einer Bewimperung anzusehen. Schon das gleichzeitige Vorhandensein von Deckplatte und Flimmersaum in derselben Zelle (Fig. 40) schliesst die Möglichkeit aus, die beiden Structures zu homologisiren. Zu bemerken wäre hier noch, dass in den flimmernden Zellen der Salamanderepidermis die Deckplatte meist weniger deutlich (Fig. 40) oder selbst gar nicht (Fig. 39) ausgebildet ist. Dies hängt jedoch jedenfalls mit functionellen Verhältnissen zusammen, da begreiflicherweise die Function der Deckplattenzellen eine andere sein muss, als die der Flimmerzellen.

Wenn wir der von einigen Autoren vertretenen Meinung folgend, die Deckplatte als ein Ueberbleibsel eines früheren Wimperbesatzes ansehen, so kommen wir, abgesehen von den bisher vorgebrachten aus den topographischen Verhältnissen der einzelnen Structurbestandtheile sich ergebenden Schwierigkeiten, noch zu anderen. Wie haben wir uns zum Beispiel den Vorgang vorzustellen, wenn im Sinne der betreffenden Autoren die ursprüngliche Flimmerzelle ihre Cilien abwirft und zu einer Deckplattenzelle wird. Was geschieht da mit den Basalkörperchen, resp. Centrosomen? Nach LENHOSSÉK-HENNEGUY haben ja Flimmerzellen kein eigentliches

Centrosom. Wenn nun der Flimmerbesatz einer Zelle verloren geht, was machen da die Basalkörperchen? Keinesfalls bleiben sie als solche bestehen, denn wir sehen ja an den Deckplattenzellen, die aus den Flimmerzellen entstanden sein sollen, keine als solche zu deutenden Einlagerungen des freien Randes. Wir stehen hier vor zwei Möglichkeiten: entweder die Basalkörperchen gehen ganz zugrunde — dann ist die Zelle in Consequenz der LENHOSSÉK-HENNEGUY'schen Lehre centrosomenlos und dies verträgt sich nicht mit dem durch die Erfahrung so gut gestützten Centrosomen-Ubiquitätsgesetz. Oder aber die Basalkörperchen, oder einige davon, oder nur eines bleiben in der Zelle zurück und bilden sich wieder zum ursprünglichen Centrosom um. Diese letztere Ansicht hat keinen Anspruch auf Wahrscheinlichkeit, ein solcher Vorgang ist kaum anzunehmen. Wäre also der erste Modus, der gänzliche Verlust der Centrosomen plausibler? Keineswegs! Es gibt noch einen dritten Ausweg, der dann freilich nothwendigerweise die Ansicht widerlegen muss, dass sich Flimmerzellen zu Deckplattenzellen umwandeln. Ich glaube nämlich ganz bestimmt, dass gleich den oberflächlichen Schichten der Amphibienepidermis überhaupt, die Flimmerzellen einfach entweder einzeln, oder bei dem allgemeinen Häutungsprocess abgestossen werden. Somit fehlt ihnen jede Gelegenheit, etwa nach Verlust der Cilien sich zu gewöhnlichen Epidermiszellen umzuwandeln. Die Beziehung zwischen Flimmerzelle und Deckplattenzelle ist vielmehr die umgekehrte. Nicht die Deckplattenzelle entsteht aus der Flimmerzelle, sondern gerade das Entgegengesetzte ist der Fall. Freilich liegen hierüber noch keine brauchbaren Beobachtungen vor (die diesbezüglichen von GURWITSCH werden wir als irrthümlich erkennen), aber die angeführten Schwierigkeiten schliessen einen anderen Vorgang aus, während der von uns acceptirte Modus sich ohneweiteres in die Vorstellung, die wir von der Histogenese der Flimmerzelle gewonnen haben, einfügen lässt.

Es lässt sich nämlich unter günstigen Bedingungen nachweisen, dass die Deckplattenzelle ein Diplosom enthält, genau so wie die Centralgeisselzelle und die anderen von uns betrachteten Zellarten. Sehr schön kann man dies infolge ihres Pigmentmangels an den Epidermiszellen der Kehle der Salamanderlarve, sowie in den Mundhöhlen- und Zungenepithelien dieses Thieres thun (Fig. 34, 35, 36 u. 37).

Wir sehen hier ein Diplosom, dass in seiner Lage sehr verschiedene Beziehungen aufweisen kann. Vor allem scheint es keinen

Unterschied in dem Punkte zu kennen, ob es in der Deckplatte, oder im eigentlichen Endoplasma der Zelle liegt, und es nimmt infolge dessen innerhalb dieser beiden Schichten die verschiedensten Lagen ein. Dies ist eine bemerkenswerthe Stütze für meine Ansicht, dass die Deckplatte eine bloß besonders differenzierte Ectoplasmaschicht ist, und nicht ein flimmersaumartiges Gebilde. Würde dies letztere der Fall sein, so wäre die Lage des Centrosoms eine sehr paradoxe Thatsache; denn innerhalb eines Flimmersaumes, also gewissermassen schon ausserhalb des Zelleibes, kann man sich ein Centrosom kaum vorstellen. Dieser Punkt kommt noch bei der Kritik der histogenetischen Angaben von GURWITSCH zur Beachtung.

In Fig. 34 sehen wir sogar gegen das Endoplasma vom Diplosom aus einen „Innenfaden“ ziehen.

Es ist nun höchst einleuchtend, wie wir uns die Entstehung der ectodermalen Flimmerzellen der Salamanderlarve vorzustellen haben — ganz analog dem Vorgang, bei welchem aus der Centralgeisselzelle die Flimmerzelle wird. Das Diplosom vermehrt sich, die so entstandenen Basalkörperchen rücken an die Oberfläche der Deckplatte und es entstehen die Flimmerhaare.

Dass thatsächlich die Epidermisflimmerzellen der Amphibien abgestossen werden, ohne sich in gewöhnliche Epidermiszellen umzuwandeln, dafür sprechen nebst dem Umstande, dass bei der Häutung immer die superficiellen Epidermisschichten abgestossen werden, auch die Bilder von anscheinend degenerirenden Flimmerzellen, denen man oft begegnet (Fig. 41). Die Zelle und ihr Kern sind bedeutend zusammengeschrumpft, sie färben sich sehr intensiv, die Basalkörperchen sind undentlich, nicht mehr so schön diplosomenförmig wie in Fig. 40, die Wimpern verkürzt und wie ineinander verfilzt. Jeder, der ein solches Bild sieht, muss die Vorstellung gewinnen, dass die Zelle dem Untergang und nicht einer Umwandlung in eine andere Form entgegengeht.

Haben wir auf solche Weise die Möglichkeit ausgeschlossen, dass sich die Deckplatte aus einem Flimmersaum herleiten lässt, so geben wir andererseits zu, dass doch unter Umständen eine Umwandlung eines wimpernden Epithels in eines mit Deckplatte stattfinden kann und wirklich stattfindet. Aber in einem solchen Falle handelt es sich nicht um vielwimperige Flimmerzellen, sondern um eingeiselige Zellen, die man ganz wohl mit Centralgeisselzellen vergleichen kann, ein Beispiel hiefür ist die Amphioxusepi-

dermis, und die Deckplatte entsteht dabei keineswegs aus den Cilien, sondern aus der oberflächlichen Plasmaschichte.

Bekanntlich hat Amphioxus im Larvenzustande ein Wimperkleid, in der Form, dass jede Zelle ein einziges Haar trägt. Nach allem was wir bis jetzt wissen, und auch auf Grund gewisser Beobachtungen an Amphioxus, die wir noch mittheilen, wird es gestattet sein, anzunehmen, dass diese Geissel zum Centrosom in denselben Beziehungen steht, wie wir sie in den Centralgeisselzellen kennen gelernt haben. Dieser Geisselbesatz der Haut verliert sich bei der Verwandlung und an der freien Seite der Zelle differenzirt sich eine Deckplatte, jedoch nicht aus dem Geisselapparat, sondern einfach aus der oberflächlichen Ectoplasmaschicht. Die Epidermiszelle, die an der Larve flach war und deren Centrosom daher ganz oberflächlich lag (HATSCHKE, BALLOWITZ), wird dabei cylindrisch und das Centrosom sammt Sphäre rückt dabei ein wenig von der Oberfläche ab. Ich habe schon früher eine Abbildung der Epidermiszelle von Amphioxus gegeben, stelle aber hier eine neue, etwas bessere und genauere (Fig. 50). Ueber dem Kerne findet sich (linke Zelle) eine dunklere rundliche Plasmamasse, in welcher ein Centrosom liegt, das sogar noch Innen- und Aussenfaden zeigt. Das Centrosoma ist sehr klein, sein Nachweis infolge dessen kein leichter, aber an entsprechend gelungenen Präparaten immer möglich. Es scheint die Form eines Diplosoms zu haben. In der mittleren Zelle unserer Abbildung, die nach einem sehr dünnen Schnitt angefertigt ist, ist es nicht enthalten, die rechte Zelle ist ganz tangential getroffen, so dass man ihre ectoplasmatische Seitenwand vor sich hat. Dieselbe erscheint fein längsgestreift. Da wir wissen, dass die Epidermiszelle des Amphioxus zeitlebens nie mehr als eine Geissel hat, wird wohl niemand in den Irrthum verfallen, in dieser Streifung einen Rest von Wimperwurzeln zu erblicken, denn das würde eine einstmals vorhanden gewesene grössere Zahl von Wimpern voraussetzen. Vielmehr haben diese Fasern mit dem Wimperapparat gar nichts zu thun, sondern sind, wie auch schon ihre Lage in dem peripheren dünnen Ectoplasmamantel zeigt, als Protoplasma- oder Epithelfasern zu bezeichnen. Von fädigen Ueberresten des früheren Wimper-(Centralgeissel-)Apparates haben wir oben schon den Innen- und Aussenfaden des Centrosoma erwähnt.

Ich habe gesagt, dass die Geisselzellen der Amphioxuslarvenepidermis Centralgeisselzellen gewesen sind, ohne leider mich selbst

mangels entsprechenden Materiales davon überzeugt zu haben. Ich besitze jedoch anderweitige, vollgiltige Beweise für die Richtigkeit des geäußerten Satzes. Von den ectodermalen Epithelbezirken des Amphioxus verliert nämlich nur die äussere Haut bei der Metamorphose ihr Wimperkleid, während das Ectoderm der Kiemenhöhle dasselbe beibehält, und die hier vorfindlichen Epithelien zeigen in classischer Weise den typischen Bau der Centralgeisselzellen.

Ich knüpfte hier zunächst an den Befund HATSCHEK's an, den er bei Amphioxuslarven machte; er sah während einer gewissen Periode des Larvenlebens die Epidermiszellen sich abplatten, wobei die Kerne halbmond- oder ringförmig wurden. BALLOWITZ beschrieb ganz analoge Verhältnisse im Cloakenepithel von Salpen und überzeugte sich auch von der Richtigkeit der HATSCHEK'schen Angaben an Amphioxus. Er gab auch eine detaillirtere Darstellung und Deutung der Erscheinung, indem er nachwies, dass die halbmond- oder ringförmige Deformation der Kerne ein Effect der Zellsphäre sei, die als lichtiges rundes Gebilde in der Concavität des Kernhalbmondes, beziehungsweise im Lumen des Kernringes wahrnehmbar ist. Inmitten der Sphäre fanden sich Centrosomen. Ich selbst konnte in einer jüngst erschienenen Arbeit genau übereinstimmende Beobachtungen am Epithel des Peribranchialsackes machen und trage hier die damals nicht beigegebenen Abbildungen nach (Fig. 42, 43, 44, 45 u. 46). Bekanntlich ist das (ectodermale) Epithel der Kiemenhöhle bei Amphioxus sehr abgeplattet, und meist mehr oder weniger stark pigmentirt. Betrachtet man es von der Fläche, so sieht man, dass die Kerne halbmondförmig (Fig. 42), ja an manchen Stellen (Fig. 43) sogar ringförmig sind und an die Peripherie gedrängt erscheinen, die übrige Peripherie wird von den Pigmentkörnchen eingenommen, die Mitte bleibt von denselben frei und es kommt so eine rundliche lichte Stelle zustande. In der Mitte dieses lichten Feldes kann man fast immer ein mit Eisenhämatoxylin schwarzgefärbtes Diplosom erkennen, vor allem dann, wenn das Pigment nicht zu reichlich ist und die Sphäre, denn dies ist die lichte Stelle, nicht auch von oben her überlagert (Fig. 42 u. 46).

Schon lange dachte ich mir, ob in diesen Epithelien nicht der embryonale Geisselzellecharakter erhalten geblieben sein könnte, und zwar in der Form einer Centralgeissel, und ich trachtete eifrig, diesen Nachweis zu erbringen. Aber erst an neuem, in vorzüglicher Weise (nach ERIK

MÜLLER) conservirtem Material gelang mir das, und zwar in so unzweideutiger Weise, dass ein Zweifel nicht bestehen kann. Schon LANGERHANS hat in seiner Arbeit über *Amphioxus* Geisseln an den verschiedensten Epithelien angegeben, und in dieser Beziehung ist meine Beschreibung nur eine Bestätigung dieses vorzüglichen Untersuchers. Fig. 44 u. 45 stellen senkrechte Schnitte durch das Epithel des Peribranchialraumes dar; erstere vom ectodermalen Ueberzug des Ovariums, letztere vom inneren Ueberzug des *Musculus transversus* der Kiemenhöhle. Wir sehen aus mehreren Zellen der abgebildeten Epithelstrecken je einen feinen Faden entspringen. Leichtverständlicher Weise lässt sich infolge des Pigmentes an solchen Bildern das Centrosom und seine Beziehung zum Geisselfaden nicht erkennen. In Fig. 46 jedoch, die nach einem Flachschnitt bei sehr starker Vergrößerung angefertigt ist, sieht man wenigstens ein Stückchen des Fadens von dem Diplosom ausgehen. Der Nachweis eines Innenfadens gelang mir bei diesen sehr difficiilen Objecten nicht mit Sicherheit.

Auch die übrigen ectodermalen Epithelien der Kiemenhöhle, so die an den Kiemenstäben und die der sogenannten Nierenwülste erwiesen sich als Centralgeisselepithelien (Fig. 47, 48 u. 49). Wie schon LANGERHANS beschrieb, sind die Zellen dieser Epithelien Geisselzellen und zwar finden sich zwei Formen, breite, etwas lichtere und schmale, dunklere. Beide sind geisseltragend und in beiden entspringt, wie aus meinen Abbildungen ersichtlich, die Geissel aus einem Diplosom. In Fig. 49 ist in der linken der beiden breiten lichten Zellen auch ein Innenfaden zu erkennen. Ueber die übrigen Eigenthümlichkeiten dieser Zellen ist hier nicht der Ort, sich genauer auszulassen, man findet hierüber bei LANGERHANS und bei mir an oben citirter Stelle Auskunft.

Besonderes Interesse beansprucht auch folgendes Detail. Wie schon LANGERHANS sah, besitzt die epitheliale Auskleidung der Mundhöhle bei *Amphioxus* auch ausserhalb der als Wimperorgane differenzirten Stellen Geisseln. Jede Epithelzelle besitzt nur eine einzige Geissel, auch in den Wimperorganen ist dies der Fall, nur sind hier die Zellen sehr schmal, daher dicht gedrängt und im Zusammenhang damit die locale Bewimperung auffällig stärker als im übrigen Bereich der Mundhöhle, wo die einzelnen Härchen sehr weit von einander abstehen. Die Zellen, welche letztere tragen, haben folgende Beschaffenheit: In Form und Grösse sind sie den Epidermiszellen sehr ähnlich, als deren Fortsetzung sie ja er-

scheinen. Sie besitzen vor allem gleich diesen eine Deckplatte. Sie unterscheiden sich von ihnen jedoch durch den Besitz der Geißel und durch ihre meist beträchtliche Pigmentirung. Infolge letzterer ist es nicht möglich, das Cytocentrum aufzufinden und so den Centralgeißelcharakter ad oculus zu demonstrieren; indessen können wir nach dem, was wir bereits wissen, ganz gut auf diesen Nachweis verzichten. Von grosser Wichtigkeit ist hingegen der Umstand, dass auf diesen Zellen nebst der Deckplatte auch eine Geißel vorkommt, was also wieder in ganz gleicher Weise gegen eine Homologie der beiden Bildungen und für die von mir diesbezüglich geäusserte Anschauung spricht, wie das von uns berücksichtigte gleichzeitige Vorkommen einer Deckplatte und einer Bewimperung an gewissen Epidermiszellen der Salamanderlarve. Der hier geschilderte Thatbestand lässt sich in übereinstimmender Weise auch an dem Epithel der Mundcirren von *Amphioxus* erheben.

Was die entodermalen Epithelien von *Amphioxus* anlangt, so wissen wir ja schon lange, dass sie eingeisselig sind und dass die Geißeln aus einem doppelten Basalkörperchen (= Diplosom) entspringen (STUDNIČKA).

Es sei hier gleich, um die *Amphioxus* betreffenden Beobachtungen zu erschöpfen, darauf hingewiesen (Fig. 51), dass auch die Zellen der BOVERI'schen Nierencanälchen bei diesem Thiere bei genauer Prüfung an guten Präparaten sich als Centralgeißelzellen documentirten.

Nach solchen Erfahrungen wird es begreiflich erscheinen, wenn ich für die Berechtigung meiner oben ausgesprochenen Vermuthung eintrete, dass nämlich wohl alle eingeisseligen Zellen dem Typus „Centralgeißelzelle“ angehören, ferner aber, dass wahrscheinlich in vielen, vor allem aber embryonalen Zellen, welche sich durch den Besitz oberflächlich gelagerter Centrosomen (Diplosomen) auszeichnen (HEIDENHAIN und COHN), bei entsprechend guter Präparation und darauf gerichteter Aufmerksamkeit Centralgeißelapparate sich werden nachweisen lassen.

Auch dafür will ich — von vielen — zwei recht auffallende Beispiele anführen. So enthalten die meisten Cylinderepithelien des Eidechsenembryos Centralgeißeln. Freilich sind diese Dinge von enormer Feinheit und nur nach grosser Uebung nachweisbar. Am schönsten fand ich sie in der Allantois (Fig. 22)

gleichwohl sind sie auch hier sehr zart und kurz, doch haben sie alle typischen Bestandtheile (Diplosom, Innen- und Aussenfaden).

Um vieles deutlicher sind Centralgeisselzellen in verschiedenen Organen von Säugethierembryonen anzutreffen. Bei meinen Untersuchungen über Entwicklung der Gehörschnecke fand ich sie in den Zellen des Ductus cochlearis, am schönsten im Sulcus spiralis externus, in der Stria vascularis und an der REISSNERschen Membran. Fig. 23 und 24 sind Zellen aus dem Sulcus spiralis externus des Meerschweinchens. Zu ihrer Erläuterung brauche ich weiter keine Worte zu verlieren.

Nach all dem Gesagten erscheint es, dass die Centralgeisselzelle ein recht verbreitetes Vorkommen hat und nicht nur dort sich findet, wo eine Weiterentwicklung zu vielwimperigen Zellen stattfindet, sondern auch an anderen Stellen, sei es nun, dass sie da als solche persistirt (Kiemenhöhle des Amphioxus), sei es, dass sie später ihrer Geissel verlustig geht (Haut des Amphioxus). Ob die Centralgeisseln in den Epithelien der ausgebildeten Säugethiercochlea erhalten bleiben oder nicht, ist eine sehr schwer zu beantwortende Frage. Ihre Erhaltung im Präparate erfordert eine sehr schonende Vorbehandlung, als welche aber die entkalkenden Proceduren, denen man die Cochlea unterwerfen muss, nicht anzusehen sind.

Die Centralgeisselzelle ist nach unserer Auffassung ein Gebilde, das den Uebergang des flimmerlosen Zustandes zur Flimmerzelle vermittelt, und sie vereinigt die Eigenschaften beider Zustände. Sie enthält bereits die für die Flimmerzelle charakteristische Differenzirung, den über die Oberfläche ragenden Aussenfaden, freilich nur in Einzahl. Andererseits hat sie die Fähigkeit der karyokinetischen Vermehrung noch nicht verloren. Ihr Centrosom hat also hier offenbar zweierlei verschiedene kinetische Leistungen aufzubringen, die Theilung und die Flimmerbewegung. Leider geht aus den noch recht spärlichen Untersuchungen über Karyokinese in Centralgeisselzellen nichts Sicheres darüber hervor, was während des Theilungsvorganges mit dem Geisselapparat geschieht; es wird sich hier auch infolge der Subtilität der Objecte wohl nicht so leicht etwas Sicheres ermitteln lassen.

Es wäre z. B. sehr interessant, die karyokinetischen Vorgänge bei dem Wachsthum der Seeigelblastula zu untersuchen. Jede Zelle dieses Larvenstadiums besitzt ja, wie wir wissen, eine Geissel, von der wir jetzt wohl annehmen dürfen, dass sie nach dem Beispiel

anderer eingeiselliger Zellen mit dem Centrosom in Verbindung steht. Verschwindet die Geißel, oder welche sonstige Veränderungen gehen mit ihr vor zur Zeit, wenn das Centrosom mit der Karyokinese beschäftigt ist? Es ergeben sich noch andere morphologisch und physiologisch interessante Fragen, so etwa folgende:

Die bei der durch LOEB bekannt gewordenen künstlichen Parthenogenese entstehenden Seeigelblastulae zeigen geringere Beweglichkeit als die aus normaler Befruchtung entstandenen. Da wir nun nach den Versuchen PETER'S und im Zusammenhang mit anderen Thatsachen einen gewissen, die Flimmerbewegung beherrschenden oder anregenden Einfluss des Centrosoms (Basalkörperchens) annehmen dürfen, wäre es von grosser Bedeutung zu erfahren, ob die träge Beweglichkeit der parthenogenetischen Blastulae mit dem Mangel des Spermacentrosoms in causaler Beziehung steht. Nach BOVERI'S Deutung wäre es das zum Untergang bestimmte Eicentrosom, das bei dieser parthenogenetischen Entwicklung activ wird und die Centrosomen der sich entwickelnden Larve aus sich entstehen lässt. Vielleicht hängt es nun mit der Schwäche und theilweisen Degeneration des Eicentrosoms zusammen, dass seine angenommene kinetische Leistung in den Geißelzellen der Blastula eine geringere ist.

Ich wende mich zu GURWITSCH'S Darstellung von der Histogenese der Flimmerzelle, im besonderen zu jenem Falle, in welchem angeblich die Wimperhaare vor den Basalkörperchen auftreten. Das Object, dessen sich GURWITSCH bedient, sind Salamanderlarven, und zwar das Rachenepithel derselben. Dieses Epithel ist eine Fortsetzung der Mundhöhlenauskleidung und enthält Zellen von ganz ähnlichem Bau, wie die Epidermis, Zellen mit Deckplatte. Die Kittleisten sind, was GURWITSCH nur sehr mangelhaft darstellt, im oberen Niveau des Saumes gelegen. Wir haben in der Epidermis gesehen, dass dieses Niveau es ist, in welchem bei den vereinzelt Flimmerzellen die Basalkörperchen liegen. Es wird für unsere Zwecke wichtig sein, dies alles immer genauest zu berücksichtigen. Die Deckplatte kann je nach der Oertlichkeit verschiedenes Aussehen darbieten. Während die Zellen der Mundhöhle und der vorderen Schlundabtheilung ein deutliches, oft in zwei Lagen vorhandenes Wabenwerk zeigen (GURWITSCH'S Fig. 17), werden die einzelnen Waben nach rückwärts zu immer höher und schmaler, der ganze Saum bedeutend dicker, wie dies in GURWITSCH'S Fig. 18 und 19 dargestellt ist. Auf Flachschnitten ist der wabige Bau deutlich nachzuweisen. Zwischen

diesen Zellen sind in reichlicher Menge Becherzellen eingestreut. In der Gegend des Aditus ad laryngem, meist etwas dahinter, beginnt das charakteristische Epithel des Oesophagus, wie ich es in Fig. 25 und 26 zur Darstellung gebracht habe. Dieses, beträchtlich höher als das Schlundepithel, besteht aus den bereits unseren früheren Ausführungen zugrunde gelegenen Flimmerzellen und Becherzellen. An der Grenze der beiden Epithelien kommt es zu einer Mischung der einzelnen Bestandtheile, so dass man nebeneinander Becherzellen, Flimmerzellen und Deckplattenzellen sehen kann. Man vergleiche hierüber *STUDNIČKA's* Fig. 1, anlässlich welcher *GURWITSCH* diesem Autor gegenüber den Vorwurf erhoben hat, er hätte diesen Befund nicht besonders erwähnt, obwohl er nach seiner (*GURWITSCH's*) Meinung von grosser Wichtigkeit für die Histogenese sei.

Die ganze Darstellung *GURWITSCH's* von den hier obwaltenden Verhältnissen ist eine irrige, wie ich sofort zeigen will. Es wird hier nöthig sein, das Wesentliche von dem zu wiederholen, was *GURWITSCH* als Entstehungsmodus der Flimmerzellen betrachtet. Nach seiner Darstellung streckt sich das Wabenwerk der Deckplatte in die Länge und zerfällt schliesslich in feine Härchen, die Flimmerhaare; zunächst sind dieselben von einer Membran, entsprechend dem oberen Rande der Deckplatte überzogen, welche endlich reisst und die Wimpern frei werden lässt. Erst nachher entstehen an der Basis der Wimpern die Basalkörperchen.

Ich will sofort auf die augenfälligen Mängel der *GURWITSCH'schen* Darstellung hinweisen, die derartige sind, dass jeder Leser, auch ohne Beobachtung irgend eines Präparates, von der Unrichtigkeit derselben überzeugt sein muss.

Zunächst will ich auf die grossen Schwierigkeiten hinweisen, welche der Vorstellung von der Entstehung der Flimmerhaare aus Wabenwänden entgegenstehen. Man kann da doch nichts anderes als eine Zerreissung oder Dehiscenz der Wände annehmen. Wie da aber die regelmässigen feinen überall und untereinander gleichdicken Härchen zustande kommen sollen, ist mir unbegreiflich. *GURWITSCH* bildet in seiner Fig. 20 Flächenschnitte durch solche angeblich in Metamorphose begriffene Zellen dar. Das Netzwerk, das hier zu sehen ist, bezieht er blos auf das oberflächliche, die Härchen bedeckende Häutchen, die zahlreichen Punkte sollen die Querschnitte der Wimpern vorstellen. Das ist entschieden unrichtig. Die Pünktchen (angeblich Wimperquerschnitte) sind viel zu zahlreich, um ein Vielfaches zahlreicher als die Wimpern der

benachbarten Flimmerzellen, welche durch diesen Process entstanden sein sollen, und sind wahrscheinlich nichts anderes als Plasmakörnchen unterhalb der Deckplatte. Ich glaube über diesen Punkt und die Unzulänglichkeit seiner Beweisführung nicht mehr Worte verlieren zu müssen.

In der übrigen Darstellung ergeben sich die ungeheuerlichsten Widersprüche. Die Zellen im hintersten Schlundbereiche, gerade dort, wo bereits eine Untermischung mit den Oesophagusflimmerzellen stattfindet, haben thatsächlich eine ausserordentlich hohe Deckplatte, die sehr fein längsgestrichelt ist, wie in GURWITSCH's Fig. 19. Auch die mit *b* bezeichneten Zellen in Fig. 21 sind gewiss solche Deckplattenzellen. Von einem Uebergang in Flimmerzellen kann indessen keine Rede sein.

GURWITSCH hat es gänzlich unterlassen, die Beziehungen der Kittleisten, auf deren Wichtigkeit von uns hingewiesen wurde, zu berücksichtigen und richtig darzustellen.

In seinen Fig. 16, 17, 18 und 19 sind die Schlussleisten theils gar nicht, theils nur sehr undeutlich eingezeichnet, während wir sie an jedem gelungenen Präparate als deutliche schwarze Punkte im Niveau des oberen Deckplattenrandes wahrnehmen konnten. Nach der Darstellung GURWITSCH's können die Basalkörperchen, deren constante Lage im Niveau der Schlussleiste wir mehrfach zu betonen Anlass hatten, diese Lage nicht einnehmen, sondern müssen eine Reihe bilden, die dem unteren Deckplattenrande entspricht. Wenn gemäss GURWITSCH's Darstellung aus der Deckplattenzelle eine Flimmerzelle wird, so müssen die oberen Enden der Flimmerhaare im selben Niveau liegen wie die Kittleisten; dass dies eine Unmöglichkeit ist, muss für jeden Unbefangenen klar sein, die Kittleisten würden nach dieser Darstellung gewissermassen in der Luft hängen. Thatsächlich hat sich GURWITSCH in einer seiner Abbildungen, in welcher er sich grösserer Genauigkeit befleissigte, gezwungen gesehen, dieses absonderliche Verhältnis darzustellen. Es ist die Fig. 21. Da sieht man eine Becherzelle, an deren oberer Oeffnung rechts und links je ein schwarzes Körnchen, die Kittleiste, gezeichnet ist. Rechts von der Becherzelle liegt eine zweifellose Flimmerzelle, deren Basalkörperreihe ganz im Niveau der Kittleiste liegt; links befindet sich eine Zelle, welche nach des Autors Meinung eine junge Flimmerzelle darstellt, an der sich eben durch Abstreifung des bedeckenden Häutchens die Deckplatte zum Flimmerbesatz umgewandelt hat.

Dieser angebliche Flimmerbesatz liegt einwärts von der Kittleiste, die freien Enden der Cilie sind im selben Niveau wie letztere gelegen, der punktförmige Querschnitt der Leiste hängt gerade noch an einem Flimmerhaar. Ich glaube, über diese Angelegenheit nicht viel mehr sagen zu müssen als das: Die Zellen *b* in GURWITSCH's Fig. 21 sind nie und nimmer dazu bestimmt, Flimmerzellen zu werden, es sind Deckplattenzellen mit sehr hohem Saume, der thatsächlich oft den Eindruck von verklebten Wimpern machen kann, dessen genauere Beziehungen eine Charakterisierung als Flimmersaum indessen ganz unmöglich machen.

Es ist begreiflich, dass STUDNIČKA an seiner Fig. 1 keine Beobachtungen machen und entsprechende Schlüsse ziehen konnte, wie GURWITSCH an ähnlichen Stellen; er hat eben die Sache richtig gesehen und dargestellt. Die Stelle ist jedenfalls aus der Uebergangsregion von Pharynx und Oesophagus. Der obere Rand der Deckplatte entspricht als freier Zellrand der Lage nach den Basalkörperreihen der Flimmerzellen, beziehungsweise der Oeffnung der Becherzellen. Der untere Deckplattenrand hat eine tiefere Lage in der Zelle und ist ohne jede Beziehung zu den Gebilden der freien Fläche in den übrigen Zellen.

Zu GURWITSCH's Fig. 21 hätte ich der Vollständigkeit halber noch einiges zu bemerken. Die Zelle *b* besitzt, vorausgesetzt, dass die Zeichnung genau ist, viel mehr „Flimmerhaare“ (in GURWITSCH's Sinne) als die Flimmerzelle *f*; woher die nachträgliche Verminderung der Zahl im „entwickelten“ Zustande? Es erklärt sich auch die merkwürdige Erscheinung, die GURWITSCH als Turgorzunahme der Zelle bezeichnet, nämlich das Breiterwerden der vollentwickelten Flimmerzelle und die veränderte Plasmabeschaffenheit; es handelt sich ja um zwei einander gänzlich fremde Zellarten, die sich den Luxus einer auffallenden Verschiedenheit leisten dürfen. Die in GURWITSCH's Fig. 19 abgebildete karyokinetische Figur verliert nunmehr natürlich auch ihre ganze Beweiskraft, in einer solchen Zelle darf sie ja nach der LENHOSSÉK-HENNEGUY'schen Theorie vorkommen und ist von mir auch in zahlreichen Fällen beobachtet worden.

Der manchmal, doch nicht immer deutliche Contour des oberen Deckplattenrandes, den schon STUDNIČKA richtig auf eine stärkere Färbbarkeit der oberen Wabenränder bezieht, hat GURWITSCH als Membran imponirt, die nach Ausbildung des Cilienapparates reissen soll. Warum gibt er keine Abbil-

dung dieser Erscheinung, die man ja auf Schnitten ohne weiteres sehen müsste?

Glaube ich so nachgewiesen zu haben, dass GURWITSCH'S Darstellung von der Histogenese der Flimmerzelle eine irrthümliche ist, so ist es von diesem Standpunkte aus umsomehr zu bedauern, dass diese irrthümliche Darstellung in ein so vorzügliches Buch, wie es VERWORN'S „Allgemeine Physiologie“ ist, Aufnahme gefunden hat.

Für fast überflüssig halte ich es, darauf hinzuweisen, dass in meinen Präparaten eine bedeutende färberische Differenz zwischen Flimmersaum und Deckplatte besteht und keine Uebergänge zu entdecken sind, wie sie bei der Entwicklung des einen aus dem anderen mit Nothwendigkeit erwartet werden müssten. Ich möchte bei dieser Gelegenheit auch eine technische Mittheilung machen. Meine schönsten Präparate vom Salamander waren die auf folgende Weise hergestellten: Fixirung in ORTH'Scher Mischung 24 Stunden, Auswaschen unter starkem Wasserstrahl 24 Stunden, Härten in steigendem Alkohol, von 30%igem angefangen, Xylol, Paraffin. Schnittdicke höchstens 5  $\mu$ . HEIDENHAIN'S Eisenhämatoxylin nach des Autors Angabe, Vorfärbung mit Bordeaux R. oder Nachfärbung mit Orange G. Diese Präparate ergaben geradezu ideale Bilder der verschiedensten Structures, Querstreifung der Muskeln, LANGERHANS'Sche Netze der LEYDIG'Schen Zellen, Pseudochromosomen in Knorpelzellen (HEIDENHAIN), Centrosomen in den Leukocyten (so z. B. wunderschön im lymphatischen Lebersaum), in den Becherzellen etc. Vor allem in Hinblick auf Centrosomen erzielte ich mit dieser Methode die besten Erfolge. Nach Fixirung im Sublimat, ZENKER'Scher Lösung und noch anderen Mitteln war die Darstellung derselben viel weniger sicher im Erfolg und die Bilder viel weniger rein und unzweifelhaft. Um nun auf die färberischen Unterschiede zwischen Flimmer- und Deckplattenzellen zurückzukommen, so lässt sich Folgendes sagen: Die Basalkörperchen, sammt den Cilien waren intensiv schwarz gefärbt, der Secretpfropf der Becherzellen ganz licht, eventuell durch Orange gelb, die Diplosomen darin intensiv schwarz, Innen- und Aussenfaden in scharfem dunkelgrauen Ton, Kittleisten schwarz, Deckplatten ganz licht ohne irgend welche Andeutung einer schwarzen oder grauen Färbung der Streifen. Siehe meine Abbildungen!

So hätten wir jenen Fall erledigt, in welchem die Gegner unserer Ansicht einen Hauptschlag gegen die Zusammengehörigkeit von Basalkörper und Cilie im Sinne einer genetischen Abhängig-

keit der letzteren von ersterem hätten geführt sehen können. Es ist GURWITSCH nicht gelungen, nachzuweisen, dass die Cilie vor dem Basalkörper entsteht, ebensowenig wie für uns die Lehre von der Identität von Centrosom und Basalkörper erschüttert ist.

GURWITSCH hat unter anderen Objecten auch die Epithelien des Regenwurmes untersucht und einiges hierüber mitgetheilt. Da ich schon seit langer Zeit aus anderen Gründen *Lumbricus* histologisch untersuche, ist es selbstverständlich, dass ich auch bezüglich der Flimmerzellen dieses Thieres einige Erfahrungen sammeln konnte. Wenn ich hier darauf eingehe, so geschieht dies, weil meine Erfahrungen mit den von GURWITSCH mitgetheilten zum Theile nicht übereinstimmen. Betonen muss ich von vornherein, dass es mir nicht gelungen ist, in einem und demselben Querschnitt eines Regenwurmes die merkwürdigen Stadien der Veränderung zu beobachten, wie sie GURWITSCH in den Fig. 12—15 von den Flimmerzellen des Darmepithels zur Anschauung bringt. Auch die Untersuchung verschiedener Exemplare ergab mir keinerlei Anhaltspunkte für ähnliche Beobachtungen. Die Flimmerzellen einer Region verhielten sich immer durchaus gleichartig, Schlüsse auf irgend welche physiologische Zustände kann und will ich mir nicht erlauben.

Ich beginne mit der Beschreibung der Zellen in dem langgestreckten Chylusdarme einer leider von mir nicht näher bestimmten Species *Lumbricus*. Die Vertheilung der verschiedenen Zellarten ist in diesem Darmabschnitte eine sehr charakteristische und typisch wiederkehrende, vor allem, was Flimmerzellen und flimmerlose betrifft.

Bekanntlich zeichnet sich der Darm des Regenwurmes durch eine mächtige dorsale Typhlosolisbildung aus, in Folge deren das Lumen des Rohres ein etwa hufeisenförmiges wird. Die dorsale Wand des Darmes, welche durch die Typhlosolisvorwölbung convex in das Innere vorspringt, trägt ein Epithel, das sich wohl am besten als Stäbchensaumepithel wird bezeichnen lassen; wir werden auf seine Beschreibung später näher eingehen. Die ventrale concave Wand des Darmes wird ausgekleidet von wohlausgebildeten und sehr interessanten Flimmerzellen, untermengt mit den eigenthümlichen Drüsenzellen, die wir schon aus GURWITSCH'S Arbeit kennen.

Die Form der Flimmerzellen, wie ich sie beobachtete, ist meist eine schmal cylindrische, gegen die Basis hin verjüngt, letzteres vor allem durch die Einschiebung tiefer liegender Elemente (Ersatz-

zellen?), welche offenbar an der Bildung des freien Epithel-saumes keinen Antheil haben. Formen wie bei GURWITSCH in Fig. 10 dargestellte fand ich nie, weil die Drüsenzellen in meinen Präparaten niemals derart geschwellt, sondern immer ziemlich schmal waren. Die feineren Structures des freien Zellendes boten ein recht complicirtes Bild (Fig. 52, 53). Der Zelleib ist mässig reichlich mit schwach gefärbten, ziemlich groben Granulis erfüllt. Eine oberste Plasmaschichte erscheint körnchenfrei, licht und fast homogen, es ist wohl dieselbe Zone, welcher GURWITSCH Doppeltbrechung zuschreibt. Unter derselben ist das Plasma der Zelle etwas dichter granulirt, so dass der Unterschied im optischen Verhalten umsomehr auffällt. In dieser lichten Randzone liegen die basalen Theile des hier recht complicirten Flimmerapparates. Schreiten wir in der Zelle von unten nach oben vor, so können wir folgende Bestandtheile unterscheiden. Die lichte Zone erscheint sehr fein und in regelmässigen Abständen gestreift infolge der Anwesenheit von einer Anzahl zarter Fäden. Die Färbung dieser Fäden wie auch der anderen Zellbestandtheile ist von der Stärke der Differenzirung abhängig. Ich lege meiner Beschreibung ein Präparat zugrunde, welches nach Fixirung in Sublimatkochsalzlösung mit Bordeauxroth vorgefärbt, dann nach HEIDENHAIN's Eisenhämatoxylinmethode tingirt und ziemlich weit differenzirt worden war (Fig. 52, 53). Wie aus der weiteren Schilderung zu ersehen, ergab dieser Differenzirungsgrad sehr interessante und instructive Bilder. In dem betrachteten Falle waren die Fäden blassröthlich gefärbt.

Man konnte diese feinen Fäden, die wir als Wimperwurzeln zu bezeichnen haben, recht weit in der Zelle hinabverfolgen. Ein deutlicher „Fibrillenkegel“ fand sich nicht, da die Fasern nur sehr schwach gegen die Basis der Zelle convergirten. Nach oben in den lichten Zellsaum hinein setzten sich die Fäden ein Stückchen weit fort und gingen in die Basalkörperchen der Cilien über. Fig. 52 und in stärkerer Vergrößerung Fig. 53 erläutern das Verhalten besser als es mit Worten möglich wäre. Die Körnchen der unteren Reihe waren bedeutend kleiner als die der oberen und wohl hauptsächlich aus diesem Grunde bei der Differenzirung früher vom Eisenhämatoxylin befreit und mit Bordeaux tingirt. Die Form beider Basalkörperchen war ungefähr elliptisch oder spindelförmig. Das ganze Bild war ein äusserst regelmässiges und zierliches. Ueber den freien Enden der oberen Körnchen konnte man

öfter unter besonders günstigen Verhältnissen eine äusserst feine Linie feststellen, welche die freie Zelloberfläche bezeichnete. Ob man in derselben schon den Ausdruck einer, wenn auch äusserst zarten Cuticula erblicken darf, kann ich nicht entscheiden. Keinesfalls konnte man je an ihr die sonst für echte Cuticulae charakteristische Erscheinung feststellen, dass sie sich unter dem Reagentieneinfluss von der Zelle abhob.

Wir haben also bisher in der oberen Zone der vorliegenden Zellen ein in Vielzahl vorhandenes System kennen gelernt, bestehend aus einem grösseren äusseren und einem kleineren inneren Körperchen, verbunden durch einen dünnen Faden, von dem inneren Körnchen ging ein anscheinend gleich beschaffener Faden (Wimperwurzel) in dem Protoplasma der Zelle nach abwärts. Jedem dieser Systeme, das wir als Basalkörperchensystem auffassen dürfen, entsprach eine sich über die freie Oberfläche erhebende Flimmerbildung, die ihrerseits eine bestimmte Gliederung zeigte. Auf das äussere grössere Körperchen folgte ein verhältnissmässig dickes, blassröthlich gefärbtes, stäbchenartiges Gebilde; seine Länge war um ein geringes beträchtlicher als die des Körperchens, dem es aufsass. Diese Stäbchen scheinen relativ starr und unbeweglich zu sein, denn ich fand sie fast immer vollkommen parallel in Reih und Glied aufgestellt, niemals in schräger Lagerung gegen das Basalkörperchen und die Zelloberfläche. Am freien Ende des Stäbchens setzte sich erst ein dünner, blassgefärbter Faden an, das eigentlich bewegliche Stück der Cilie (Fig. 53).

Wie ersichtlich, weicht meine Darstellung nicht unwesentlich von der bei GURWITSCH ab. Ich möchte hier der Vermuthung Raum geben, dass dies zum grossen Theil von der Behandlung abhängen mag. Ich kenne wenige Objecte, die technisch so schwer zu behandeln sind wie der Regenwurm, vorausgesetzt, dass man wirklich verlässliche und vertrauenerweckende Bilder beansprucht. Es ist sogar weniger die histologische Erhaltung, Vermeidung von Schrumpfung etc., was hiebei in Betracht kommt, als wie die Möglichkeit der nachherigen Färbung, wenn auch ersterer Umstand stets schwer ins Gewicht fällt. In den meisten Fällen bietet nämlich der freie Zellsaum der Flimmerzellen bei Eisenhämatoxylinbehandlung ein sehr unbefriedigendes und undeutliches Bild. Er erscheint gleichmässig dunkel gefärbt und differenzirt sich sehr schlecht. Ich kann nicht einmal bestimmen, ob dies von der Conservirung allein und nicht am Ende von Artverschiedenheiten und physiologischen

Zuständen abhängig ist. Als bestes Mittel zur Conservirung, mit dem andere nicht entfernt concurriren konnten, erkannte ich für Lumbriciden und terricole Oligochaeten überhaupt die Sublimatkochsalslösung. Aber auch deren Erfolge waren ungleich. Es ist ganz erstaunlich, was ich alles an gewissen Stücken mit der HEIDENHAIN'schen Methode sichtbar machen konnte, während gleichgerichtete Versuche an anderem Material misslangen. Das von mir am meisten ausgenützte Material stammt von Regenwürmern, von welchen ich heute leider nur mit Wahrscheinlichkeit angeben kann, dass sie dem Subgenus *Lumbricus* angehörten. Die Thiere habe ich schon vor mehreren Jahren im Hofe des Prager anatomischen Institutes gesammelt, in Sublimatkochsals conservirt und in Paraffin eingebettet. Es ist mir seither niemals gelungen, eine ebensolche tadellose Conservirung zu erzielen, trotz vieler Versuche. Nur in wenigen Präparaten anderer Herkunft konnte ich mit annähernd ähnlicher Deutlichkeit die von mir gesuchten Structuren auffinden.

Nach diesen Erwägungen erscheint es mir leicht begreiflich, dass die von verschiedenen Autoren gesehenen Bilder nicht übereinstimmen müssen. Auch die Artverschiedenheiten der zahlreichen uns zur Verfügung stehenden Regenwürmer darf man nicht vergessen, obwohl sich die Detailforschung mit der histologischen Charakterisirung der Species bisher nicht beschäftigt hat, demgemäss unsere Kenntnisse in diesem Punkte nur geringe sind. Keineswegs aber können hier die Artverschiedenheiten so beträchtliche und tiefgreifende sein, dass sich hieraus so principielle Unterschiede im feinsten Baue ergeben sollten, wie es nach meiner und GURWITSCH's Darstellung der Flimmerzellen im Darne den Anschein haben könnte. Ich kann eben GURWITSCH zur Unterstützung der vor mir gemachten und die Richtigkeit einiger von seinen Angaben ausschliessenden Beobachtungen nur meine Präparate entgegenhalten, in welchen nicht weniger deutlich als an meinen Abbildungen das hier Dargestellte enthalten ist.

GURWITSCH zeichnet im hellen Saume der Flimmerzellen, dem äusseren Rande genähert, eine einzige Reihe kleiner runder, ziemlich weit von einander entfernter Basalkörperchen, aus denen Cilien entspringen, die von Anfang an, ohne Vermittlung eines Zwischengliedes, zart und beweglich (jedenfalls nicht starr) sind, da sie oft von Grund auf seitlich verbogen erscheinen. Infolge dessen kreuzen sie vielfach die zwischen ihnen gelegenen starren Stäbchen, die nach GURWITSCH also nichts mit den Cilien zu thun hätten und auch ihrer Lage nach nicht den Basalkörperchen ent-

sprechen. Dem gegenüber kann ich nichts weiter thun, als meine Darstellung aufrecht erhalten. Vor allem auf den von mir nachgewiesenen Zusammenhang der „Stäbchen“ und Cilien, d. i. die Einschaltung ersterer zwischen eigentliche Cilie und Basalkörperchen möchte ich grosses Gewicht legen und etwas zu Gunsten dessen anführen. Erstens habe ich direct und ohne jede Schwierigkeit in der Auflösung des mikroskopischen Bildes die von mir angegebene Continuität der einzelnen Theile des Cilienapparates beobachtet. Ferner habe ich niemals eine derartige Kreuzung der Stäbchen seitens der verbogenen Wimpern gesehen, was, wie ich zugeben will, mit Sicherheit für ein Nebeneinander und gegen ein Uebereinander der beiden Gebilde sprechen würde. Ich sah vielmehr immer Folgendes: Wenn die zarten Cilien auf einer Zelle seitlich verbogen waren, so knickten sich dieselben immer im Niveau des oberen Stäbchenendes gegen dieses ab (Fig. 56, auch 58), was für einen Ursprung an diesem oberen Ende mit Sicherheit spricht. Ich lege aber auf dieses Zeichen gar nicht soviel Gewicht und glaube es auch nicht nöthig zu haben, da die directe Beobachtung des Zusammenhanges, wie sie mir gelungen ist, jedenfalls werthvoller ist. Denn gesetzt den Fall, es wäre, was übrigens GURWITSCH bestreitet, der Raum zwischen den Stäbchen durch eine unsichtbare Masse, vielleicht Secret, ausgefüllt, so könnten auch in dem Falle, als Cilien und Stäbchen nebeneinander stünden, die ersteren erst im oberen Niveau des Stäbchensaumes sich abknicken (vorausgesetzt, dass das Secret eine Verlagerung der Cilien innerhalb seiner Masse nicht gestattet).

Das Epithel, welches die convexe Oberfläche der Typhlosolis überzieht, ist, wie gesagt, flimmerlos, trägt aber einen Stäbchenbesatz. Betrachtet man die Stelle, an welcher die Flimmerzellen in die flimmerlosen übergehen (Fig. 56), so bemerkt man, dass dies in folgender Weise geschieht: Auf das flimmerlose Epithel setzen sich die stäbchenartigen Fussstücke der Cilien in unveränderter Weise fort, hingegen entfallen die Cilien selbst und die Basalkörperchen; hie und da jedoch kann man in der Nachbarschaft der Uebergangsstelle noch mitten zwischen den cilienlosen Stäbchen eines oder das andere bemerken (Fig. 56 rechts), welches noch eine Cilie trägt und dann kann man auch immer einen dazu gehörigen Basalkörpercomplex sammt Innenfaden oder Wimperwurzel feststellen. In weiterer Entfernung von der Typhlosolis hört dann dieses vereinzelte Vorkommen auf, die Zellen

tragen dann bloss Stäbchen und entbehren jeder Andeutung von Basalkörperchen (Fig. 55).

Das hier beschriebene eigenthümliche Verhalten gibt zu denken. Vor allem sind es die stäbchenartigen Bildungen, die uns einiges Kopfzerbrechen bereiten.

Dieselben machten an den Flimmerzellen den Eindruck, als gehörten sie zum Flimmerapparat als ein besonders differenzirter Basaltheil des Aussenfadens. Nun sehen wir, dass an den Zellen, die des Flimmerapparates entbehren, die Stäbchen nichtsdestoweniger vorhanden sind. Daraus folgt nothwendigerweise die Annahme, dass die Stäbchen doch eigentlich mit den Cilien nichts zu thun haben, es hat also GURWITSCH in gewisser Beziehung Recht. Als unrichtig hingegen muss seine Angabe bezeichnet werden, wonach Cilie und Stäbchen soweit von einander unabhängig sind, dass sie nebeneinander auf der freien Zelloberfläche stehen, ohne zu einander in Beziehung zu treten. Ich habe im Gegensatz hiezu nachgewiesen, dass immer, wo Cilien vorhanden sind, dieselben sich an das freie Ende des Stäbchens ansetzen. Wir werden aber diese Ansicht von dem Ansatz an das freie Stäbchenende nunmehr etwas modificiren müssen. Wir müssen es als festgestellt hinnehmen, dass die Stäbchen thatsächlich von den Cilien unabhängige Gebilde sind und auch ohne die letzteren vorkommen.

Wie ist nun der Umstand zu erklären, dass bei der Ausbildung von Cilien dieselben sich immer an den Stäbchen entwickeln? Ich glaube auf folgende Weise: Gesetzt den Fall, es käme in einer Stäbchenzelle (Fig. 55) zur Entwicklung von Cilien, so können wir nur annehmen, dass die entsprechenden Basalkörperchen sich einfach an die Basis der bereits vorhandenen Stäbchen ansetzen und ihren Aussenfaden (Cilie) durch die ganze Länge dieses Stäbchens nach aussen entsenden. Es wäre also das Verhältniss kein solches, dass die Cilie vom freien Ende des Stäbchens entspringt, sondern es wäre so aufzufassen, dass der vom äusseren Basalkörperchen entspringende Faden einfach durch das Stäbchen hindurchtritt. Dieser stellt dann einen bloss accessorischen Bestandtheil des Flimmerapparates dar, der immerhin eine grosse physiologische Bedeutung etwa als Stützorgan der Cilie haben mag. Das Stäbchen ist demnach kein besonderes Glied des Aussenfadens, sondern nur eine Hülle um den basalen Theil desselben. Ich will hier gestehen, dass diese

ganze Vorstellung bloss eine Annahme von mir ist; bei der Feinheit des Objectes ist es mir nicht möglich gewesen, die Durchsetzung des Stäbchens von dem Cilienfaden nachzuweisen.

Ein solches Verhalten ist ja nicht ohne Analogie. Ich habe Gelegenheit gehabt, gelegentlich der Erörterung der Stäbchenepithelien im Wirbelthierdarme einer Ansicht Raum zu geben, dahin gehend, dass die Stäbchen am ehesten einer cuticulaartigen Bildung zu vergleichen wären. Die Durchsetzung einer Cuticula durch Cilien ist aber eine jetzt recht wohlbekannte Erscheinung. Bemerkenswerth bleibt jedenfalls der Umstand, dass die Cilien bei ihrer Entwicklung sich so streng an die Anordnung der Stäbchen halten.

Meiner ganzen Vorstellung liegt die Idee zugrunde, dass im Regenwurmdarme die flimmerlosen Stäbchenzellen den ursprünglicheren, die flimmernden Zellen der ventralen Wand den weiterdifferenzirten Zustand darstellen und dass an der Grenze der beiden Epithelarten die Neubildung und der Ersatz von Flimmerzellen nach der von mir angenommenen Weise stattfindet; dafür gibt die Fig. 56 einen gewissen Anhalt, indem daselbst in den Stäbchenzellen bereits einzelne Flimmercomplexe auftreten.

Fig. 57 stellt einen etwas schräg verlaufenden Flachschnitt durch das Stäbchenepithel der Typhlosolis dar. Links bei *a* geht der Schnitt durch die Höhe der Stäbchen, deren Querschnitte als graue Punkte imponiren, dann folgt die lichte äussere Plasmazone unterhalb der Stäbchen (in welcher bei den Flimmerzellen die Basalkörper liegen) *b*, und endlich *c*, das dunklere unter der lichten Schichte gelegene Plasma. Nicht ganz regelmässig ausgebildete Kittleisten bezeichnen die Zellgrenzen.

GURWITSCH'S Arbeit enthält auch einen kurzen Abschnitt über das Epithel im Pharynx von *Lumbricus*. Ich bin zwar nicht ganz sicher, ob uns beiden ein gleiches Material vorgelegen hat, soweit aber meine Erfahrungen reichen, kann ich mich mit dem, was GURWITSCH über das Pharynxepithel aussagt, nicht einverstanden erklären.

Die Angaben dieses Autors, welche sich auf die Vertheilung der verschiedenen Epithelien im Pharynx beziehen, kann ich im grossen und ganzen bestätigen. Die dorsale Wand ist von flimmerlosen, die ventrale vorwiegend von flimmernden Zellen bekleidet. Zwischen den letzteren sind hie und da flimmerlose Stellen eingeschaltet. Ich hatte in jüngster Zeit in meiner Arbeit über die Stütz-

substanzen des Nervensystems Gelegenheit, mich auf dieses Epithel zu beziehen und verweise auf die diesbezüglichen Abbildungen, die ich daselbst gab. Es ist da vor allem hervorzuheben, dass die flimmerlosen Zellen immer nur in den Tiefen der Schleimhautfalten sich finden, niemals auf der Oberfläche, ein Umstand, der GURWITSCH entgangen zu sein scheint. Er stellt sich ferner vor, dass die flimmerlosen Zellen durch Rückbildung aus den flimmernden entstehen; gerade das Umgekehrte behaupte jedoch ich. Die flimmerlosen, in den Tiefen der Falten gelegenen Zellen, die schon ihrer Lage wegen für die Function des Pharynxepithels nicht in Betracht kommen dürften, sind für mich das undifferenzirte Reservematerial, aus dem sich durch Theilung neue Zellen bilden, wenn durch ein Zugrundegehen der auf den Vorsprüngen sitzenden Flimmerzellen sich Bedarf nach solchen herausstellt, ein Vorgang, welcher dem Ersatz der Epithelzellen im Säugethierdarme durch karyokinetische Vermehrung im Grunde der LIEBERKÜHN'schen Krypten an die Seite zu stellen ist. Den Flimmerzellen mangelt ja, wie wir annehmen müssen, die Fähigkeit der mitotischen Vermehrung, es können also für eine solche nur jene flimmerlosen Epithelinseln in Betracht kommen. Auch in anderer Beziehung tragen die flimmerlosen Pharynxepithelien des Regenwurmes die Zeichen weniger weitgeschrittener Differenzirung, so fehlt ihnen eine wichtige functionelle Structur, die Epithelfaser, während dieselbe in den Flimmerzellen zu wunderschöner Ausbildung gelangt und in Form von zahlreichen zierlichen, wellen- oder korkzieherartig gewundenen Gebilden die Zelle erfüllt. (Siehe meine Abbildung hierüber an oben citirter Stelle.)

Wenn GURWITSCH in seiner Fig. 23 eine Flimmerzelle abbildet, deren Wimperbesatz eine Rückbildung erfährt, so kann ich gegen eine solche Beobachtung nichts einwenden, obwohl ich ähnliche niemals gemacht habe. Keineswegs aber glaube ich, dass eine solche Zelle sich zu einer normalen wimperlosen zurückdifferenzirt; viel eher ist anzunehmen, dass solche Zellen zugrunde gehen, abgestossen werden und durch neue Zellen ersetzt werden, die aus der Tiefe der Faltenhäler nachrücken.

GURWITSCH theilt auch einiges über die faserige Beschaffenheit des Protoplasmas und diesbezügliche Differenzen zwischen den beiden Zellarten des Lumbricuspharynx mit. Da jedoch aus seinen Abbildungen nichts Genaueres ersichtlich, ja ich nicht einmal eine Uebereinstimmung zwischen dem im Texte Gesagten und seinen Abbil-

dungen feststellen konnte, so kann ich auch nicht entscheiden, ob die Protoplasmafaserungen, von welchen wir beide sprechen, dieselben Structures sind. Ich will daher auf diesen mehr nebensächlichen Punkt hier nicht weiter eingehen.

Eine Frage, die in neuerer Zeit viel ventilirt wurde, ist die nach dem Zusammenhange der sogenannten Wimperwurzeln mit den Basalkörperchen. Während viele Forscher einen solchen annehmen und demgemäss je eine Wimperwurzel, ein Basalkörperchen, resp. deren zwei übereinanderliegende und eine Cilie als ein zusammengehöriges Ganzes betrachten, in welchem diese drei Bestandtheile der Reihe nach aufeinanderfolgen, haben andere einen Anschluss der Wimperwurzeln an die Basalkörperchen in Abrede gestellt. APÁTHY bestreitet es, dass die von ENGELMANN als Wimperwurzeln bezeichneten Fäden in den Darmepithelzellen der Flussmuschel in den Basalkörperchen ihre Fortsetzung finden, und hält sie für nervöse Fibrillen, die eher zwischen den Basalkörperchen enden.

Gegen diese Auffassung hat sich Widerspruch erhoben: LENHOSSÉK glaubt deutlich nachgewiesen zu haben, dass die von ENGELMANN behauptete Continuität besteht.

GURWITSCH kommt zu dem Resultate, dass nicht jeder Cilie, beziehungsweise jedem Basalkörperchen, eine Wimperwurzel entsprechen könne, worauf er durch Vergleichung der Anzahl geführt wird. Ich habe diesen strittigen Fall bisher nicht nachuntersucht, bin jedoch in der Lage, auf einige Objecte hinzuweisen, an denen man den Zusammenhang der Wimperwurzeln mit den Basalkörperchen recht deutlich wahrnehmen kann.

Ein solches Beispiel wäre das Darmepithel eines Enchytraeiden. Dasselbe besteht aus Flimmerzellen von überaus leicht übersehbarem Bau. Die Basalkörperchen, ziemlich grosse Körnchen, sind hier nur in einer Reihe vorhanden, und zwar ist diese Reihe nicht ganz am oberen Zellrande, sondern etwas tiefer gelegen. Ich halte es nicht für ausgeschlossen, dass eine obere Basalkörperchenreihe in ganz oberflächlicher Lage vorhanden ist, nur so klein, dass man sie nicht mehr mit Sicherheit nachweisen kann, vielleicht hauptsächlich infolge ihrer raschen Entfärbung. Es wäre das dann das umgekehrte Verhältniss wie beim Regenwurm, wo die oberflächlichen Körnchen die grösseren sind. Die relative Grösse der beiden Basalkörperchen scheint überhaupt zu schwanken, bei manchen Thieren sind die unteren grösser, bei manchen die oberen. So hat ja APÁTHY bei der Teichmuschel die grossen tiefer gelegenen

„Basalkörperchen“ und die kleinen oberflächlicheren „Endknöpfe“ beschrieben. Auch die Flimmerzellen von Sigalion, die ich noch besprechen werde, haben zwei Reihen von Körnchen, von denen die untere aus den grösseren besteht. Möglicherweise können sich auch die einen, in unserem Falle die oberen, ganz zurückgebildet haben. Ohne eine solche Annahme wäre die tiefere Lage der nur in einer Schichte vorhandenen Basalkörperchen etwas auffällig, da wir gewohnt sind, immer eine ganz oberflächliche Lagerung vorzufinden.

Von jedem Basalkörperchen geht nun in die Zelle hinein je ein haarscharfer feiner Faden, der sich ziemlich weit verfolgen lässt. Dabei ist von einer Convergence dieser Fibrillen zur Bildung eines „Fibrillenkegels“ wenig oder gar nichts zu bemerken. Die Beziehung der Fibrillen zu den einzelnen Basalkörperchen ist hier eine ganz augenfällige.

GURWITSCH wendet ein, dass man z. B. bei der Teichmuschel einer optischen Täuschung verfällt, wenn man einen Anschluss je einer Faser an jedes Basalkörperchen annimmt, indem man Dinge aufeinander projicirt, welche gar nicht im selben Niveau des Schnittes liegen. Würde dies der Fall sein, so würde man, noch dazu bei so dünnen Schnitten, niemals die regelmässigen Bilder ENGELMANN'S oder LENHOSSÉK'S erhalten können. Es müssten sich immer Basalkörperchen finden, an welche keine Wimperwurzel sich anschliesst und umgekehrt. Bei den Flimmerzellen des Enchytraeus, wie sie uns hier vorliegen, ist der Einwurf von GURWITSCH noch weniger am Platze. Würde wirklich der Eindruck eines Zusammenhanges zwischen Basalkörper und Faser durch optische Täuschung bei zufälliger Projection in denselben Gesichtsfeldspunkt bewirkt werden, so wäre es wirklich ein höchst merkwürdiger und unbegreiflicher Zufall, wenn dies auch hier sich so verhalten würde. Bei der dichten Lagerung der Basalkörperchen in den Zellen der Teichmuschel wäre vielleicht der Einwand noch discutabel; hier aber, wo die Basalkörperchen in beträchtlichen Zwischenräumen stehen und doch niemals ein Basalkörperchen ohne anschliessende Faser und ebensowenig eine ohne Basalkörperchen endigende Faser beobachtet wird, erledigt er sich von selbst. Es kann absolut keinem Zweifel unterliegen, dass hier von jedem der schwarzen Körnchen ein Faden in das Innere der Zelle sich hinein erstreckt.

Der freie Theil des Cilienapparates ist ähnlich beschaffen wie beim Regenwurm. Auch hier sitzt der Zelle zunächst ein starres,

unbiegsames Stäbchen auf, an dessen freiem Ende erst die lange zarte und im Präparate meist seitlich abgeknickte Cilie beginnt.

Ein wunderschönes Object für das Studium der Flimmerzellen ist weiterhin in der Haut des Polychaeten *Sigalion* zu finden. Dieses Thier besitzt dorsal von den Parapodien in bestimmter segmentaler Vertheilung eigenthümliche polsterartige Hypodermisverdickungen, die aus Flimmerzellen bestehen. Ganz gleiche Flimmerzellen finden sich ferner in charakteristischer Anordnung auf den merkwürdigen fadenartigen Anhängen, welche bei demselben Thier an der Uebergangsstelle des Elytrenstieles in die Platte entspringen (sichelförmige Anhänge EHLERS).

Der Bau dieser Flimmerzellen ist höchst interessant und zeigt vor allem sämtliche Bestandtheile des Flimmerapparates mit grösster Deutlichkeit (Fig. 60, 61). Die Cilien sind von ganz kolossaler Länge und bilden infolge dessen am Schnitt meist einen unentwirrbaren Filz. Sie treten durch eine sehr deutliche Cuticula, eine Fortsetzung der allgemeinen Cuticula, hindurch, welche gerade über den Flimmerzellen von dem Zelleib sich abgehoben hat. Im freien Rande der Zelle finden sich zwei Reihen von Basalkörperchen, die oberen sehr klein, punktförmig, oft überhaupt sehr schwer wahrnehmbar, die anderen bedeutend grösser, länglich, die beiden zusammengehörigen Körperchen der beiden Reihen durch einen kurzen, röthlichgefärbten (Bordeaux) Faden verbunden. Die Kleinheit des äusseren Basalkörperchens gibt einen Wink, wie wir den anscheinenden Mangel eines solchen bei *Enchytraeus* (siehe oben) zu verstehen haben. Der Zelleib erscheint nun nach abwärts hin ungemein scharf und dicht längsgestreift und die genaue Untersuchung macht es zur Gewissheit, dass je ein solcher Längsstreif einem Basalkörper entspricht. Die Streifung wird hervorgerufen durch ziemlich dicke, mit Bordeaux färbbare (bei weniger weitgetriebener Differenzirung auch in grauem bis schwarzem Ton erscheinende) Fäden, die ein wenig convergirend bis in die Gegend des Kernes, in günstigen Fällen auch neben ihn und über ihn hinaus sich verfolgen lassen. Den Anschluss je eines Fadens an ein Basalkörperchen kann man hier zwar nicht mit derselben Sicherheit behaupten wie bei *Enchytraeus*, doch spricht der Augenschein viel deutlicher zu Gunsten dieser Annahme als dagegen. Und ich sehe keinen Grund ein, im Falle von zwei Wahrscheinlichkeiten die eine, deren Annahme sich auf Grund von einer Anzahl von Merkmalen mehr empfiehlt, einer anderen, weniger plausiblen nicht vorzuziehen.

Die geschilderten Flimmerzellen von Sigalion haben eine etwas plattgedrückte bandartige Gestalt, infolge welches Umstandes sie je nach der Schnittrichtung verschiedene Ansichten darbieten. Schneidet man sie parallel ihrer Abplattungsebene, so erscheinen sie breiter und enthalten am freien Rande eine Zahl von circa 12—18 Basalkörperchen.

Geht der Schnitt senkrecht auf der vorigen Richtung, also parallel der Schmalseite, so findet man dementsprechend die Zellen viel schmaler und nur etwa 4—6 Basalkörperchen in einer Reihe. Der Faserkegel der Wimperwurzeln hat infolge der Plattdrückung der Zelle etwa die Form eines flachen Pinsels und erscheint daher in der ersten Figur recht breit (Fig. 60), in der zweiten hingegen, wo man gewissermassen auf seine schmale Kante hinsieht, entsprechend schmaler und nach unten verjüngt, wie wir dies anderweitig an den Faserkegeln zu sehen gewohnt sind (Fig. 61).

Centrosomen und karyokinetische Figuren habe ich in keinem der zuletzt geschilderten Zelltypen finden können. Es ist mir überhaupt bisher nur sehr selten gelungen, in den Körperepithelien der Anneliden etwas derartiges zu sehen. Wo es glückte, liess sich, wie bei dem abgebildeten Falle vom Enchytraeusdarm (Fig. 59), eine tiefere Lage der betreffenden Zelle und Ausschluss derselben von der freien Fläche mit grosser Wahrscheinlichkeit annehmen. Dasselbe war auch der Fall bei flimmerlosen Epithelien, so in der Hypodermis, wo ich gleichfalls geneigt bin, mit vielen anderen Autoren die tiefgelegenen Zellen als Ersatz- und Keimzellen anzusehen.

Anschliessend an die im Voranstehenden mitgetheilten Beobachtungen möchte ich an der Hand derselben einigen zusammenfassenden Erwägungen Raum geben, aus denen vielleicht die Einheitlichkeit der Auffassung von Centrosomen und Basalkörperchen, und überhaupt die Ableitung des Flimmerapparates aus dem in jeder Zelle ursprünglich vorhandenen kinetischen Organ eine Förderung wird erfahren können. Es hat schon im vorigen Jahre C. M. FÜRST einen derartigen Versuch unternommen und ist dabei in einer Weise vorgegangen, der ich mich in sehr vielen Beziehungen anschliessen möchte.

Der Weg, den ich bei einem solchen Ueberblick vorschlagen möchte, ist etwa folgender.

Aus früheren Untersuchungen (HEIDENHAIN, COHN), denen sich weiterhin zahlreiche andere angeschlossen haben, ist uns be-

kannt geworden, dass in den verschiedensten Zellen, vornehmlich in Epithelien, und diese werden uns ja vor allem interessiren, das Centrosom nicht in Einzahl, sondern sehr oft in Mehrzahl vorhanden ist. Hauptsächlich das Vorhandensein von zwei Körnchen ist es, welches in sehr vielen Epithelien und auch in anderen Zellen mit grosser Regelmässigkeit constatirt worden ist. Diese beiden Körnchen konnte man in vielen Fällen durch eine dünne Substanzbrücke verbunden oder so eng aneinander liegen sehen, dass man daraus einen Zusammenhang derselben erschloss. Dieser Kenntniss entstammen die Ausdrücke Diplosom und Centrosomesomose.

Die genaueren Untersuchungen über den Zelltheilungsvorgang haben nun ergeben, dass die Centrosomen in ihrer Theilung den übrigen Bestandtheilen der Zelle vorangehen und dass an ihnen die ersten Theilungsvorgänge zu bemerken sind. Ja es ist festzustellen gelungen, vor allem bei Furchungszellen, aber auch bei anderen, dass schon vor der Beendigung des Theilungsprocesses die Centrosomen an den Spindelpolen sich von neuem theilen. So kann man an gewissen Objecten schon im Stadium des Muttersterns an jeder Spindelspitze zwei schwarze Körnchen unterscheiden. Aus diesem Verhalten folgt, und es ist dies, glaube ich, heute die allgemeine Ansicht, dass die Zweizahl eine gewissermassen den übrigen Theilungsprocessen vorausgeeilte Theilung der Centrosomen bedeute, die auch lange Zeit hindurch, während welcher die Zelle im Ruhestadium verbleibt, bestehen kann. Die Centrosomesomose wäre dann vielleicht ein Homologon der Centralspindel, das ganze Diplosom würde dem Netrum BOVERI's entsprechen. Wir sehen ja, wenn eine Epithelzelle, welche in der Ruhe ein Diplosom enthält, sich zur Theilung anschickt, an jeder Spindelspitze je ein Körnchen auftritt, welche wir als aus dem Diplosom kommend annehmen dürfen.

Weiters wissen wir, dass in sehr vielen Fällen um das Centrosom Strahlungsfiguren vorhanden sind, über deren wahres Wesen die Meinungen heute noch sehr getheilt sind. Selbst wenn wir an eine wirkliche fädige Beschaffenheit derselben glauben und die Annahme, dass sie bloss der Ausdruck irgend einer Beeinflussung des Plasmas seitens des Centrosoms sind, nicht theilen, haben wir weiter noch die Frage vor uns, ob es permanente Bildungen sind oder nicht. Es wäre müssig, hier den ganzen Streit über diese Frage zu referiren, da dies an anderen Stellen in genügender und erschöpfender Weise geschieht, als ich es vermöchte. Wollen

wir uns auf dem sicheren Boden der Thatsachen bewegen, so werden wir gut thun, uns keiner von den beiden Ansichten bedingungslos anzuschliessen. Dass die Strahlen wirklich als Fäden bestehen, das glaube ich nach den freilich wenigen, aber sehr geeigneten Objecten, die mir bisher zu Gebote standen, als sicher hinnehmen zu dürfen. Dass sie nicht in jeder Zellart, nicht in jedem Zustand und nicht immer gleich deutlich und zahlreich sichtbar sind, veranlasst uns, die zweite Frage noch offen zu lassen. Die Vorgänge bei der Eifurchung und das Schicksal der Polradien dabei, wie sie jüngst BOVERI sehr ausführlich geschildert hat, machen es wahrscheinlich, dass von einer Theilungsperiode zur anderen unter dem Einfluss des Centrosomas auch ein neues Radiensystem um dasselbe entsteht, vom Centrum gegen die Peripherie auswachsend, während das alte in gleicher Richtung zugrunde geht. Will man vorsichtig sein und auch auf Grund dieser Beobachtung die Permanenz der organischen Radien nicht in Abrede stellen, so ist man doch zu der Meinung berechtigt, dass die Erscheinungsform derselben in ersichtlicher Abhängigkeit vom Centrosom steht, worauf ihre Entstehung (oder nur ihr Inerscheintreten) vom Centrosom aus gegen die Peripherie hin spricht.

Es kann nun nicht bezweifelt werden, dass dem Radiensystem eine hohe physiologische Bedeutung zugeschrieben werden muss, vor allem in Hinblick auf die bei der Zelltheilung erforderliche Bewegungsleistung. Die grosse Literatur hierüber gibt ein Zeugnis zu Gunsten dieser Annahme ab. Das deutliche Erscheinen während der Theilungsvorgänge, wo in der Ruhe oft nichts sichtbar war, die besonders grosse Zahl und Stärke in grossen Zellen (Eier) oder in solchen Zellen, die stark amöboid beweglich sind (Leukocyten), lässt uns vermuthen, dass sie motorische Organe von grosser Wichtigkeit seien. Wir können uns dann, im Zusammenhang mit einer Aenderung in der Natur dieser motorischen Function, auch eine solche in der Form und Anordnung der Radien erklären. So konnten wir z. B. in gewissen Epithelien (Magen, Becherzellen etc.) ein Diplosom nachweisen, von welchem nach zwei entgegengesetzten Richtung Fäden ausgingen, und es liegt meiner Ansicht nach der Anschauung nichts im Wege, hierin einen im Zusammenhang mit einer Functionsänderung gleichfalls modificirten Radienapparat zu erblicken. Die genauere Frage, ob jeder Faden nur je einem Radius oder aber mehreren entspricht, wird zu discutiren überflüssig und vielleicht auch gar nicht zu lösen sein. In diesen Zellen verhielten sich die Fäden, soweit zu beurtheilen, färberisch

gleich, und auch die Lage im Innern der Zelle war beiden noch gemeinsam; freilich erstreckte sich der eine in die mehr oder weniger secretähnliche Aussenmasse, der andere basalwärts in das vollkräftige Protoplasma, was immerhin einen bedeutenden Unterschied involvirt. Aus diesem Verhalten haben wir ferner das der Centralgeisselzellen abgeleitet, bei denen der eine Faden, je nach dem, ob das Centrosom tief oder oberflächlich lag, ganz oder nur theilweise die freie Zellfläche überragte. Wir kommen auf diese Weise dazu, die Geissel der Centralgeisselzellen als ein Homologon der Zellradien oder eines Zellradius zu erklären, eine Ansicht, die ja bereits bei anderen (z. B. bei MEVES) ausgesprochen ist, und die sogar, wie ich glaube, mit einer gewissen Nothwendigkeit aus der LENHOSSÉK-HENNEGUY'schen Lehre sich ergibt. Durch Multiplication des einen elementaren Wimperorganes, der Centralgeissel, auf irgend einem noch unbekanntem Wege entsteht nach unserer Meinung die Flimmerzelle.

In welcher Weise diese Multiplication geschieht, ist schwer zu sagen; auch jene Autoren, die mit der LENHOSSÉK-HENNEGUY'schen Lehre sympathisiren, müssen zugestehen, dass sie die Entstehung der Basalkörperchen aus Centrosomen noch nicht gesehen haben. Thatsächlich ist ja vorauszusehen, dass die Beobachtung eines Theilungsvorganges angesichts der dabei eintretenden sonstigen Veränderungen (Grössenschwankungen, Abnahme der Färbbarkeit) sehr schwer sein mag, und es ist vielleicht hierauf die scheinbar selbständige und unabhängige Entstehung der Basalkörperchen bei GURWITSCH zurückzuführen. BENDA wieder glaubt in den Zellen der Epididymis gesehen zu haben, dass das Centrosom sich noch im Innern der Zelle in eine grössere Anzahl von Körnchen theilt, die dann an die Oberfläche rücken und Cilien bilden. Jedenfalls wird man gut thun, hierüber als über einen der schwierigsten Punkte der ganzen Frage die Acten noch nicht zu schliessen.

Nach unserer Deutung würden Wimperwurzel und freie Cilie schliesslich auf ursprünglich homologe Gebilde, auf Polradien, ihren Ursprung zurückzuleiten haben. Dass sie dabei zugleich mit den wahrnehmbaren morphologischen und physiologischen Veränderungen auch solche in Bezug auf ihre stoffliche Natur erleiden können, ja müssen, ist selbstverständlich. Deshalb halte ich es für nicht gerechtfertigt, wenn auf Grund diesbezüglicher Wahrnehmungen PRENANT Cilie und Wurzel nicht gern als Abkömmlinge einer und derselben Zelldifferenzirung, des Kinoplasmas, an-

sehen möchte, indem er sich auf färberische Unterschiede beruft und nur für die Wurzel Kinoplasmaeigenschaften reclamirt. Wir wissen genugsam, wie wenig wir uns auf Effecte von Färbungen bei der Beurtheilung der stofflichen Eigenschaften verlassen dürfen, ganz besonders auch in dem vorliegenden Falle. Cilie und Wurzel sind beides fadenförmige Gebilde, die vielleicht an manchen Objecten eine verschiedene Färbung annehmen. Bedenkt man aber, dass die Cilie frei liegt, während die Wurzel in einer anderen Masse eingebettet ist, so kann man sich leicht vorstellen, dass diese Verhältnisse bei Färbung und Entfärbung möglicherweise eine Rolle spielen und verschiedene Effecte hervorrufen können. Ich will damit nichts zu Gunsten der chemischen Gleichheit von Cilie und Wurzel vorgebracht haben, eine solche anzunehmen hätten wir selbst bei übereinstimmender Färbung kaum das Recht; im Gegentheil, ich halte daran fest, dass zwischen den beiden Dingen ganz wesentliche Unterschiede bestehen, was aber ihrer Herleitung und morphologischen Deutung keinen Eintrag thun kann.

Angeichts des Gesagten erscheint mir auch der fernere Streit müssig, ob die Cilie und die Wurzel directe Fortsetzungen, Auswüchse der Basalkörperchen- oder Centrankörperchensubstanz selbst seien. GURWITSCH möchte dies, eventuell auch das Umgekehrte annehmen, je nachdem ob Basalkörperchen oder Cilien früher auftreten. (Letzteren Vorgang, den dieser Autor beobachtet zu haben glaubt, haben wir übrigens als das Ergebnis einer irrthümlichen Deutung kennen gelernt.) Ich finde, dass man über diese Dinge, die sich vollkommen unserer Beobachtung entziehen, nichts sagen kann. Die Beweisführung GURWITSCH's gegen MEVES, dass es infolge der Lagerung kaum verständlich sei, woher das Material für den bloss unter dem Einfluss des Basalkörperchens (und nicht aus demselben heraus) hervordwachsenden Faden herkommen solle (infolge der ganz oberflächlichen Lage des Basalkörperchens), finde ich höchst mangelhaft und glaube mit dem gleichen Rechte die Annahme eines directen Hervordwachsens aus dem Centrankörper zurückweisen zu dürfen. Nehmen wir für die Polradien an, dass sie aus dem Plasma und in demselben als Folge irgend einer vom Centrosom ausgehenden Anregung entstehen, so dürfen wir dies für Cilien (und Wimperwurzeln) ebenso thun, ohne Rücksichtnahme auf jene Umstände, die bei GURWITSCH Bedenken erregen.

Sehr wichtig erscheint mir die Berücksichtigung des Umstandes, ob beide Theile eines Diplosoms, sei es eines

noch als Centralkörperchen im engeren Sinn oder eines als Blepharoplast wirksamen, sich in Form, Grösse etc. gleich oder ungleich verhalten. Es existiren ja bereits einige diesbezügliche Vermerke in der Literatur, dass von den beiden Centralkörpern in gewissen Zellen der eine grösser als der andere sei, und auch Gestaltsunterschiede werden berichtet. Aber nicht dies allein ist es, worin sich eine Verschiedenartigkeit kundgeben kann. Auch bei völliger körperlicher Uebereinstimmung ist es noch die Lage, die berücksichtigt werden muss.

In gar vielen Epithelien gibt es Doppelcentrosomen, die sich nur in Bezug auf die Lage von einander unterscheiden bei sonst gleichen Grössen- und Formverhältnissen. Mir scheint es eine sehr grosse Bedeutung zu haben, dass so oft typischerweise ein Centrosom der Oberfläche näher liegt als das andere. Dies lässt schon auf eine gewisse Differenz zwischen beiden schliessen. Noch deutlicher wird dieser Eindruck, wenn, wie beschrieben, sich an das Diplosom jede fadenartigen Bildungen anschliessen, ein Aussenfaden und ein Innenfaden, von denen der äussere schon zu einem Theile aus der Zelle frei herausragen kann; diese Differenz erhält ihre höchste Steigerung in den Centralgeisselzellen, wo ein Körnchen ganz oberflächlich liegt, an das sich die Centralgeissel anschliesst, während von dem tieferen der Innenfaden herabzieht. Aber auch in diesem Falle ist trotz der sonst verschiedenen Beziehungen eine anderweitige Differenz der beiden das Diplosom constituirenden Körnchen nicht wahrnehmbar.

Wir haben fürs erste festgestellt, dass die aus einer vorzeitigen Theilung hervorgehenden Centrosomen als Diplosom miteinander vereinigt bleiben. Für einen ursprünglichen Fall, besonders bei Zellen, die ihren Charakter bewahren und sich weiter theilen, müssen wir annehmen, dass die beiden Centrosomen in durchaus gleichen Beziehungen zu den übrigen Bestandtheilen bleiben, dass sie gewissermassen in symmetrischer Lage zum Kerne verbleiben und sich bei weiteren Theilungen auch symmetrisch verhalten. Dies sehen wir bei der Furchung.

Das Netrum in solchen Zellen (nach unserer Ansicht homolog einem Diplosom) steht so, dass seine beiden Enden (Centrosomen), die gleiche Beziehung zum Kerne haben (Textfigur I). In vielen Zellen, so in den von uns geschilderten Epithelien, hat sich aber das Netrum um  $90^{\circ}$  gedreht, so dass jetzt die Lage der beiden

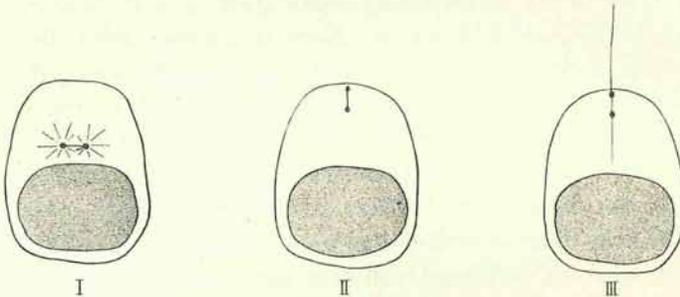
Centrosomen eine ungleiche ist. Ausserdem ist das Diplosom von dem Kerne weit abgerückt (Textfigur II).

Diese Zellen theilen sich verhältnismässig seltener; tritt eine Theilung ein, so nähert sich der Kern ein wenig der freien Oberfläche, das Diplosom der Basis (Prosynode nach ZIMMERMANN) und beide bilden zusammen die karyokinetische Figur. Wir haben nun gesehen, dass oft, z. B. in den Magenepithelzellen, der Aussen- und Innenfadenapparat zur Entwicklung kommt. Ob letzterer nun bei der Karyokinese verwendet wird, indem sich aus ihm die Polstrahlung bildet, ist leider nicht bekannt. Er könnte ebensogut zugrunde gehen und durch einen neuen Radienapparat ersetzt werden. Jedenfalls wäre eines wie das andere schwer zu beobachten, da von einer Polstrahlung während der Karyokinese dieser Zellen wenig

Abbildung 1.

Abbildung 2.

Abbildung 3.



Schematische Darstellung der Lageveränderungen des Diplosoms in der Epithelzelle.

*I* Zelle mit symmetrisch gelagertem Diplosom, *II* Zelle mit um  $90^\circ$  gedrehtem und an die Oberfläche gerücktem Diplosom, *III* Centralgeisselzelle.

oder gar nichts zu sehen ist, trotzdem man ihr Vorhandensein als gewiss annehmen darf. Ich halte das Zugrundegehen des Fadenapparates, der ja augenscheinlich zu einer ganz anderen Function als zur Zelltheilung angepasst ist, für sehr wahrscheinlich, was zugleich einer Art von Rückdifferenzirung der hier schon etwas differenten Centrosomen gleichkommt. Denn dass sich dieselben in der ruhenden Zelle ungleich verhielten, haben wir hervorgehoben. Selbst die Körnchen der Centralgeisseldiplosomen (Textfigur III), die schon einen so augenfälligen Unterschied aufweisen, sind noch fähig, karyokinetische Vorgänge einzugehen, wie aus MEVES' Beobachtung hervorgeht. Leider wissen wir über das Schicksal des Centralgeisselapparates nichts, welche Kenntnis von grosser Bedeutung wäre. Ich möchte auf Grund des Angeführten daher die Centralgeisselzelle gewissermassen als eine ganz ursprüng-

liche, primitive Flimmerzelle ansehen, in welcher die bereits erfolgte und nun deutlich bemerkbare Differenzierung der Centrankörper und Adaptirung derselben zu einem neuen Geschäft wieder rückgängig gemacht und die Centrosomen ihrer ersten Bestimmung, nämlich der Function als Theilungsorgan, wieder zugeführt werden können.

Bei Flimmerzellen höherer Ausbildung wäre ein solcher Vorgang infolge ihrer höheren Differenzierung nicht mehr möglich, in Consequenz und im Einklang mit der LENHOSSÉK-HENNEGUY'schen Hypothese. Wir kennen viele Flimmerzellen, in welchen eine grosse Anzahl diplosomenähnlicher Basalkörper vorkommen (Epithel des Tele chorioidea der Salamanderlarve), bei denen wir aber nichts mehr von einer Fähigkeit der karyokinetischen Theilung wissen. Die Differenzierung geht aber bei anderen Flimmerzellen noch weiter. Bei vielen derselben gibt es zwei Reihen von Basalkörpern, die sich durch Grösse, Form und damit im Zusammenhang durch ihre Färbbarkeit unterscheiden. Dies sahen wir beim Regenwurm, bei Sigalion, wir wissen es von Anodonta u. s. w. Je zwei untereinanderliegende Körperchen jeder Reihe sind miteinander verbunden, durch eine Brücke, die wir einer Centrodosome gleichstellen, die Cilie entspricht dem Aussenfaden, die Wimperwurzel dem Innenfaden. Hier haben sich also nebst der Vermehrung der Diplosomen auch deren beide Körnchen sehr verschieden entwickelt.

Wie sind nun die Verhältnisse bei den Spermatozoen und inwieweit lassen sich dieselben zur Vergleichung mit den Flimmerzellen verwenden? Die junge Spermatozoon, ich erinnere hier an die Abbildungen von MEVES, sieht einer Centralgeisselzelle zum Verwechseln ähnlich. Sie hat ein schönes Diplosom, an dessen peripheres Körnchen sich ein Aussenfaden anschliesst. Bei der Weiterentwicklung, wenigstens ist das an vielen Objecten beobachtet worden, tritt eine Differenz zwischen den beiden Centrosomen ein, die sehr bedeutend ist. Das periphere Centrosom verwandelt sich in Gebilde, die anscheinend nur für die individuelle Lebenszeit des Spermatozoons eine Bedeutung haben (ringförmiger Körper etc.), während das centrale, dem Kerne anliegende Centrosom seinen Charakter als solches beibehält, indem es, bei der Befruchtung in das Ei gelangt, daselbst die Rolle als Theilungsorgan wieder übernimmt. Der Umstand, dass ein solches Centrosom, das schon einmal zu einer Geisselbildung in Beziehung gestanden hat, auch noch als Theilungsorgan functioniren kann,

hat für uns nach den bisherigen Erfahrungen nichts Befremdliches. Wir sehen eben in Zellen, wo der Geisselapparat nur in Einzahl vorhanden ist (Spermatozoen, Centralgeisselzelle), diesen ursprünglichen Centrosomencharakter noch gewahrt. Im einzelnen ist aber der Vergleich zwischen Flimmerzellen und Spermatozoen nicht so leicht durchführbar. Während wir z. B. in den Centralgeissel- und in den Flimmerzellen den Faden vom peripheren Körnchen ausgehen sehen, ist dies an einem der beststudirten Spermatozoentypen, dem des Salamanders, nicht der Fall.

Die Spermatiden zeigen zwar ganz dieselben Verhältnisse wie die Centralgeisselzellen, nämlich den Anschluss des Fadens an das periphere Centrosom. Im weiteren Verlaufe aber wird aus dem peripheren Körnchen der ringförmige Körper, durch den der Achsenfaden bloss hindurchtritt, um an dem centralen Centrosom zu inseriren. Nach unserer Anschauung würde der Spermatidenzustand derjenige sein, der sich bei den Flimmerzellen findet, und die eigenthümlichen Veränderungen am Spermatozoon (der Anschluss der Geissel an das centrale Centrosom) würden als eine angesichts der ganz exceptionellen Stellung dieser Zellen entstandene Anpassung anzusehen sein. (Vergl. hierüber auch PROWAZEK.) Jedenfalls müssen wir noch eine vorläufig schwer ausfüllbare Lücke in unseren Kenntnissen zugestehen, gerade betreffs eines äusserst subtilen Vorganges, der aber für unsere Frage von höchstem Interesse ist; nämlich, wie es zugeht, dass der Faden der Spermatide, der sich zunächst an das periphere Centrosom ansetzt, diese Verbindung aufgibt und sich mit dem centralen verbindet. Aus diesem Grunde wird für uns nur das vorläufig ganz Sichergestellte bei diesen Vorgängen massgebend sein können, und das ist im wesentlichen nur die Thatsache, dass sowohl in Spermatozoen als in Centralgeisselzellen der Geisselfaden im Anschluss und in Verbindung mit dem Centrosom entsteht und dauernde Beziehungen zu demselben bewahrt. Die Vergleichung der Flimmerzellen und ihre Ableitung bilden innerhalb des Rahmens unseres ganzen Themas eine besondere Frage für sich, deren Für und Wider ich im Vorangehenden einigermaßen beleuchtet zu haben glaube. Hiebei sind wir auf Grund des vorliegenden Materials zu der Ansicht gekommen, dass wohl vieles für die centrosomale Natur der Basalkörperchen in Flimmerzellen spricht, dass aber auch vieles dagegen vorgebracht worden ist. Einige dieser Einwände, wie z. B. einzelne Fälle von angeblich in Flimmerzellen vorkommenden Centrosomen, haben wir auf

Grund genauer Prüfung zurückweisen können, indem wir zur Ueberzeugung gelangten, dass die Dinge, welche diesfalls als Centrosomen beschrieben wurden, nicht unter diesen Begriff passen. Immerhin ist der Beweis für das Nichtvorhandensein von Centrosomen in Flimmerzellen bisher doch nur ein Wahrscheinlichkeitsbeweis, denn wir mussten uns überzeugen, dass in gewissen zweifellos centrosomenhaltigen, weil theilungsfähigen Zellen der Centrosomen-nachweis nicht gelingt. Und aus dieser Erwägung ergibt es sich, dass ich hier bedingungsweise ein Zugeständnis machen muss, zu welchem übrigens auch andere, und unter anderem auch eifrige Verfechter der LENHOSSÉK-HENNEGUY'schen Theorie sich entschliessen mussten:

Es wäre immerhin möglich und denkbar, dass ein Rest des ursprünglichen Centrosoms trotz der erfolgten Basalkörper- und Cilienbildung in Flimmerzellen und deren Verwandten unter Beibehaltung seines ursprünglichen centrosomalen Charakters übrig geblieben ist. Für diesen Fall wäre aber die so seltene, vielleicht überhaupt niemals erfolgende Verwendung dieser Centrosomen als Theilungsorgan in hochentwickelten Flimmerzellen (Mangel von Karyokinesen) ein sehr befremdender Umstand.

Was endlich den sehr naheliegenden und auch von PROWAZEK berücksichtigten Einwand gegen die LENHOSSÉK-HENNEGUY'sche Hypothese betrifft, der sich aus dem Verhalten der ciliaten Protozoen ergeben könnte, so möchte ich hierüber eine kurze Bemerkung anschliessen.

Die Schwierigkeit für unsere Lehre besteht in diesem Falle darin, dass trotz des Vorhandenseins einer ganz enorm grossen Anzahl von Cilien sammt basalkörperchenartigen Gebilden die Zelle ihre Theilungsfähigkeit und damit zusammenhängende Eigenschaften nicht eingebüsst hat, also noch ein echtes Centrosom oder richtiger einen ihm gleichwerthigen Kernbestandtheil enthalten muss.

Während wir bei der angeblichen Karyokinese der Flimmerzellen die thatsächlichen Befunde, auf die sich die betreffenden Angaben stützen zu können glaubten, widerlegen konnten, ist dies selbstverständlich bei den Ciliaten unmöglich. Aber man bedenke hiebei folgendes: Ist denn die Ciliatenzelle, vom rein cytologischen Standpunkte aus betrachtet, ohne

weiteres der Metazoenzelle zu homologisiren? Sicherlich nicht! Ihre typische Zweikernigkeit (Makronucleus, Mikronucleus), die morphologische und physiologische Differenz zwischen den beiderlei Kernen, die ganz eigenartigen Vorgänge bei der Conjugation und vieles andere noch weisen der Ciliatenzelle eine ganz isolirte Stellung zu, was ja auch im modernen System der Protozoen durch die Eintheilung in Cytomorpha (gleich Rhizopoda, Flagellata, Sporozoa) und Cytoidea (gleich Ciliata) zum Ausdrucke gelangt ist.

Man könnte also bei den Ciliaten eine ähnliche Differenzirung in morphologischer und physiologischer Hinsicht, wie wir sie am Kerne dieser Organismen kennen gelernt haben, auch für das „Kinocentrum“ der Zelle annehmen. Jedenfalls stünde diese Erscheinung vereinzelt, ohne irgend welche Beziehungen zu den Metazoen da, als eine ausschliessliche Erwerbung der Ciliaten, was ja auch mit unseren derzeitigen Vorstellungen, nach denen die Ciliaten in keinerlei phylogenetischen Beziehungen zu den Metazoen stehen, vollkommen stimmt.

Hingegen sehen wir, dass sich die Verhältnisse im Zellkörper der übrigen Protozoen, hauptsächlich der Flagellaten und flagellatenähnlichen Organismen (auch pflanzlicher Natur), in eine ziemliche Uebereinstimmung mit der LENHOSSÉK-HENNEGUY'schen Lehre bringen lassen (PLENGE), und das entspricht ja wiederum unseren phylogenetischen Anschauungen.

### Zusammenfassung der wichtigsten Resultate.

1. Die LENHOSSÉK-HENNEGUY'sche Lehre, dass die Basalkörperchen der Cilien aus dem Centrosom entstehen, ist bisher in ihrer Giltigkeit nicht erschüttert worden, da sämmtliche dagegen vorgebrachten Gründe sich als nicht stichhaltig erwiesen haben.
2. Das Vorhandensein von Centrosomen in Flimmerzellen, ebenso das Vorkommen von karyokinetischer Theilung der letzteren ist bisher nicht bewiesen.
3. Die „Centralgeisselzelle“, als einfachste Form einer cilientragenden Zelle, lässt auf Grund ihrer mannigfaltigen Beziehungen zu Flimmerzellen einen Schluss auf die Richtigkeit der LENHOSSÉK-HENNEGUY'schen Lehre zu.

4. Viele, vielleicht alle eingeisseligen Zellen sind Centralgeisselzellen, d. h. ihr Geisselfaden steht in Verbindung mit dem Centrosom.
5. In vielen Drüsenzellen (Becherzellen, Magen-zellen) sind Centrosomen (Diplosomen) nebst einem eigenthümlichen Fadenapparat vorhanden, der dem Centralgeisselapparat homolog ist.
6. Centralgeisselzellen finden sich in reicher Verbreitung sowohl in embryonalen, als auch in ausgebildeten Epithelien.
7. Von den Differenzirungen der freien Epitheloberfläche ist bloss der sogenannte Bürstenbesatz, wie er z. B. in der Niere vorkommt, einem Flimmerbesatz homolog.
8. Der Stäbchenbesatz der Darmepithelzellen bei den Wirbelthieren hat nichts mit einem Flimmerbesatz zu thun, er gehört eher zu den echten Cuticularbildungen oder ist als eine eigenartige Bildung anzusehen. Die Stäbchenzellen enthalten ein Diplosom, keine in Mehrzahl vorhandenen Basalkörper.
9. Der sogenannte Cuticularsaum, besser „Deckplatte“, ist gleichfalls keinem Flimmerbesatz zu vergleichen, er ist lediglich eine Modification des Ectoplasmas. Deckplattenzellen enthalten ein Centrosom (Diplosom) und sind der karyokinetischen Vermehrung fähig.
10. Von einer Umwandlung der Deckplatte in einen Flimmerbesatz (GURWITSCH) kann keine Rede sein.
11. Es entbehrt der Berechtigung, an der directen Continuität der Basalkörperchen und der Wimperwurzeln zu zweifeln (APÁTHY, GURWITSCH). Die alte ENGELMANN'sche Darstellung ist die richtige.
12. Die in den Flimmerzellen stattfindende Verwendung des Centrosoms als Basalkörperchen bedeutet in gewissem Sinne einen Functionswechsel des ersteren, insofern als das ursprüngliche motorische Organ der Theilung zum motorischen Organ der Flimmerbewegung wird. In der einfachsten Form der Flimmerzelle (Centralgeisselzelle, Geisselzelle überhaupt?) bleiben dem Centrosom

seine beiden Functionen, sowohl die eines Theilungsorganes, als die eines Blepharoplasten erhalten.

Die bisher noch wenig berücksichtigte entwicklungsgeschichtliche Seite der Flimmerzellenfrage, sowie das eingehende Studium der Epithelregenerationsvorgänge in gewissen, hiefür besonders günstigen Organen, so dem weiblichen Genitale der Säugethiere einschliesslich des Menschen, bilden schon seit längerer Zeit den Gegenstand meiner Untersuchungen, und ich hoffe, in Kürze über die Ergebnisse berichten zu können. Es dürfte durch eine genaue Orientirung in den angegebenen Richtungen nicht bloss die Kenntnis vom normalen Verhalten der betreffenden Gewebe vermehrt, sondern auch die Beurtheilung gewisser pathologischer Vorgänge (Tumorbildung!) wesentlich beeinflusst werden.

Wien, im September 1901.

#### Nachtrag.

Während des Druckes dieser Arbeit erschien eine neuerliche Abhandlung von GURWITSCH („Ueber das Epithel des menschlichen Nebenhodens“, siehe Literaturverzeichnis). Ich behalte mir vor, bei späterer Gelegenheit auf verschiedene Punkte derselben näher einzugehen, bezüglich einiger (Unterscheidung der Stäbchenzellen, Bürstenzellen etc.) verweise ich schon jetzt auf das im Vorstehenden Gesagte. Auch die von GURWITSCH seiner Arbeit nachträglich angefügte Kritik der BENDA'schen Auseinandersetzungen erledigt sich vorläufig in meinem Passus über GURWITSCH'S Schilderung von der angeblichen Histogenese der Flimmerzellen im Pharynx der Salamanderlarve.

Ich muss jedoch schon heute auf das Nachdrücklichste dem vernichtenden Urtheile entgegentreten, mit welchem GURWITSCH den Epithelzeldiplosomen den Centalkörpercharakter abspricht, und muss dieses Vorgehen als ein vollständig willkürliches kennzeichnen. Sowohl aus meinen, wie aus den Angaben anderer (HEIDENHAIN, COHN, ZIMMERMANN, MEVES) geht mit grösster Wahrscheinlichkeit, ja Sicherheit hervor, dass die Diplosomen Centalkörper sind. Auch diesbezüglich kann ich mich im übrigen mit einem Hinweis auf meinen Text begnügen.

## Literaturverzeichnis.

Nur das unmittelbar Citirte ist angeführt. Betreffs ausführlicherer Uebersicht verweise ich auf die Arbeiten von **STUDNÍČKA**, **PRENANT**, **PLENGE**, **GURWITSCH** und **BENDA**.

- APÁTHY ST.**, Das leitende Element des Nervensystems und seine topographischen Beziehungen zu den Zellen. Mittheil. a. d. zoolog. Stat. zu Neapel, Bd. XII, 1897.
- BALLOWITZ E.**, Ueber Kernformen und Sphären in den Epithelzellen von Amphioxuslarven. Anat. Anz., Bd. XIV, 1898.
- BALLOWITZ E.**, Notiz über die oberflächliche Lage der Centrankörper in Epithelien. Anat. Anz., Bd. XIV, 1898.
- BALLOWITZ E.**, Zur Kenntnis der Zellsphäre. Eine Zellenstudie am Salpenepithel. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1898.
- BENDA C.**, Ueber neue Darstellungsmethoden der Centrankörperchen und die Verwandtschaft der Basalkörper der Cilien mit Centrankörperchen. Verh. d. physiol. Ges. zu Berlin 1900—1901. Arch. f. Anat. u. Physiol. Physiol. Abth., 1901.
- BOCKENDAHL A.**, Ueber die Regeneration des Trachealepithels. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXIV, 1885.
- BOVERI TH.**, Zellenstudien. IV. Ueber die Natur der Centrosomen. Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. XXXV, 1901.
- DRASCH O.**, Die physiologische Regeneration des Flimmerepithels der Trachea. Sitz-Ber. d. kais. Akad. d. Wiss. in Wien. Math.-naturw. Cl., Bd. LXXX, Abth. III, 1879.
- DRASCH O.**, Zur Frage nach der Regeneration des Trachealepithels mit Rücksicht auf die Karyokinese und die Bedeutung der Becherzellen. Sitz-Ber. d. kais. Akad. d. Wiss. in Wien. Math.-naturw. Cl., Bd. LXXXIII, Abth. III, 1881.
- ENGELMANN TH. W.**, Zur Anatomie und Physiologie der Flimmerzellen. Pflüger's Archiv, Bd. XIII, 1880.
- FISCHEL A.**, Zur Histologie der Urodelencomnea und des Flimmerepithels. Anatomische Hefte, Bd. XV, 1900.
- FISCHER A.**, Fixirung, Färbung und Bau des Protoplasmas. Kritische Untersuchungen zur Technik und Theorie in der neueren Zellenforschung. Jena 1899.
- FLEMMING W.**, Ueber die Regeneration verschiedener Epithelien durch mitotische Zelltheilung. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIV, 1885.

- FÜRST C. M., Haarzellen und Flimmerzellen. Anat. Anz., Bd. XVIII, 1900.
- GURWITSCH A., Zur Entwicklung der Flimmerzellen. Anat. Anz., Bd. XVII, 1900.
- GURWITSCH A., Studien über Flimmerzellen. Theil I. Histogenese der Flimmerzelle. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LVII, 1901.
- GURWITSCH A., Der Haarbüschel der Epithelzellen im Vas epididymis des Menschen. Zugleich ein Beitrag zur Centalkörperfrage in den Epithelien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LIX, 1901.
- HAMMAR J. A., Ueber Secretionserscheinungen im Nebenhoden des Hundes. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth., Suppl., 1897.
- HATSCHKE B., Discussion zu FLEMMING's Vortrag. Verh. d. anat. Ges. auf d. III. Vers. zu Berlin 1889.
- HEIDENHAIN M. und COHN TH., Ueber die Mikrocentren in den Geweben des Vogelembryos, insbesondere über die Cylinderzellen und ihr Verhalten zum Spannungsgesetz. Morphol. Arb., Bd. VII, 1897.
- HENNEGUY L. F., Sur les rapports des cils vibratiles avec les centrosomes. Arch. d'anat. microsc., T. I, 1898.
- HENRY A., Fonction sécrétoire de l'épididyme chez les vertèbres supérieurs. Arch. d'anat. microsc., T. III, 1900.
- JOSEPH H., Beiträge zur Histologie des Amphioxus. Arb. a. d. zool. Inst. d. Univ. Wien u. d. zool. Stat. in Triest, Bd. XII, 1900.
- JOSEPH H., Einige anatomische und histologische Notizen über Amphioxus. Arb. a. d. zool. Inst. d. Univ. Wien u. d. zool. Stat. in Triest, Bd. XIII, 1901.
- JOSEPH H., Untersuchungen über die Stützsubstanzen des Nervensystems, nebst Erörterungen über deren histogenetische und phylogenetische Deutung. Arb. a. d. zool. Inst. d. Univ. Wien u. d. zool. Stat. in Triest, Bd. XIII, 1902.
- LENHOSSÉK M. v., Ueber Flimmerzellen. Verh. d. anat. Ges. a. d. XII. Vers. zu Kiel, 1898.
- MAYER S., Zur Lehre vom Flimmerepithel, insbesondere bei Amphibienlarven. Anat. Anz., Bd. XIV, 1898.
- MEVES F., Ueber Centalkörper in männlichen Geschlechtszellen von Schmetterlingen. Anat. Anz., Bd. XIV, 1897.
- MEVES F., Ueber den Einfluss der Zelltheilung auf den Secretionsvorgang nach Beobachtungen an der Niere der Salamanderlarve. Festschrift zum 70. Geburtstage v. C. v. KUPFFER. Jena 1899.
- NUSSBAUM M., Ein Beitrag zur Lehre von der Flimmerbewegung. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XIV, 1877.
- NUSSBAUM M., Ueber den Bau und die Thätigkeit der Drüsen. V. Mitth. Zur Kenntnis der Nierenorgane. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXVII, 1886.
- PFITZNER W., Die Epidermis der Amphibien. Morph. Jahrb., Bd. VI, 1880.
- PETER K., Das Centrum für die Flimmer- und Geisselbewegung. Anat. Anz., Bd. XV, 1899.
- PLENGE H., Ueber die Verbindungen zwischen Geissel und Kern bei den Schwärmerzellen der Mycetozoen und bei Flagellaten und über die an Metazoen aufgefundenen Beziehungen der Flimmerapparate zum Protoplasma und Kern. Verh. d. naturhist.-medic. Ver. zu Heidelberg. N. F., Bd. VI, 1899.
- PRENANT A., Sur le protoplasma supérieur (Archoplasme, Kinoplasme, Ergastoplasme). Journ. de l'Anat. et de la physiol. 1898 et 1899.
- PRENANT A., Cellules vibratiles et cellules à plateau. Bibliogr. Anat., T. VII, 1899.

- PROWAZEK S., Spermatologische Studien. I. Spermatogenese der Weinbergschnecke (*Helix pomatia* L.). Arb. a. d. zool. Inst. d. Univ. Wien u. d. zool. Stat. in Triest. Bd. XIII, 1901.
- STUDNIČKA F. K., Ueber die intercellulären Verbindungen, den sogenannten Cuticularsaum und den Flimmerbesatz der Zellen. Sitz.-Ber. d. königl. böhm. Ges. d. Wiss. in Prag. Math.-naturw. Cl. 1898.
- STUDNIČKA F. K., Ueber Flimmer- und Cuticularzellen mit besonderer Berücksichtigung der Centrosomenfrage. Sitz.-Ber. d. königl. böhm. Ges. d. Wiss. in Prag. Math.-naturw. Cl., 1899.
- STUDNIČKA F. K., Untersuchungen über den Bau des Ependyms der nervösen Centralorgane. Anat. Hefte, Bd. XV, 1900.
- VERWORN M., Allgemeine Physiologie. Ein Grundriss der Lehre vom Leben. III. Aufl., Jena 1901.
- WOLFF G., Die Cuticula der Wirbelthierepidermis. Jenaische Zeitschr. für Naturw., Bd. XXIII, 1889.
- ZIMMERMANN K. W., Demonstration. Verh. d. anat. Ges. auf d. VIII. Vers. zu Strassburg 1894.
- ZIMMERMANN K. W., Beiträge zur Anatomie einiger Drüsen und Epithelien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. LII, 1898.
-

## Tafelerklärung.

Sämtliche Figuren sind mittels der ABBE'schen Camera von C. ZEISS bei Projection auf die Höhe des Arbeitstisches entworfen.

## Tafel I.

Fig. 1. Torpedo. Stäbchenepithel aus dem Spiraldarm, in der Mitte eine Becherzelle mit horizontal liegendem Diplosom, links eine wahrscheinlich abgestorbene Zelle. Eigenthümliche Form der Kittleisten, in Folge welcher sie auf dem Querschnitt wie Diplosomen aussehen. Im rechten Bereich der Figur ist ein Stück Kittleiste im Profil zu sehen. Die Diplosomen der Epithelzellen liegen ein wenig unter dem Niveau der Kittleisten in einer hellen Plasmazone, sie sind merklich kleiner als die diplosomenähnlichen Querschnitte der Kittleisten. Formalin-Kal. bichrom., Eisenhämatoxylin, Orange G. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 4.

Fig. 2. Torpedo. Becherzelle aus dem Spiraldarm, aufrechtes Diplosom mit Innen- und Aussenfaden. Formalin-Kal. bichrom., Eisenhämatoxylin, Orange G. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 6.

Fig. 3. Torpedo. Oberflächenepithel des Magens. Aeussere, alveolär gebaute Plasmazone. Diplosomen mit Innen- und Aussenfaden. Formalin-Kal. bichrom., Eisenhämatoxylin. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 4.

Fig. 4. Torpedo. Flachschnitt durch die Oberfläche des Spiraldarmepithels. Diplosomen. Formalin-Kal. bichrom., Eisenhämatoxylin, Orange G. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 6.

Fig. 5. Torpedo. Harnleiter. Diplosomen mit Innen- und Aussenfaden, Centralgeissel; an der Austrittsstelle des Geisselfadens aus dem Plasma ein kleines geschwärztes Korn. Die Zellen der tiefen Schicht mit schrägem Diplosom, Innen- und Aussenfaden. Formalin-Kal. bichrom., Eisenhämatoxylin. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 6.

Fig. 6. Torpedo. Oberflächliche Zelle aus dem Harnleiterepithel. Formalin-Kal. bichrom., Eisenhämatoxylin. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 6.

Fig. 7, 8 und 9. Centralgeisselzellen aus der Niere von Torpedo. Endabschnitt der Harncanälchen. Verschiedene Lage der Theile des Centralgeisselapparates. In der linken Zelle der Fig. 7 der Innenfaden, in der linken Zelle der Fig. 9 der Aussenfaden nicht sichtbar. Formalin-Kal. bichrom., Eisenhämatoxylin. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 6.

Fig. 10. Borstensaumzellen aus dem mittleren Abschnitt der Harncanälchen von Torpedo. Formalin-Kal. bichrom., Eisenhämatoxylin. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 6.

Fig. 11. Drei Zellen aus dem mittleren Abschnitt eines Harncanälchens von *Torpedo*, dem Glomerulus näher als die Zellen der Fig. 10. Zwei Borstensaumzellen, dazwischen eine jener Flimmerzellen, deren lange Cilien zu einer Art zusammengesetzter Geißel verklebt sind. Formalin-Kal. bichrom., Eisenhämatoxylin. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 6.

Fig. 12. Zwei Nierenepithelzellen von *Torpedo*, aus dem Halstheil des Harncanälchens. Centralgeißelzelle und Zelle mit „zusammengesetzter Geißel“. Formalin-Kal. bichrom., Eisenhämatoxylin. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 6.

Fig. 13. Dasselbe Epithel von der Fläche gesehen. Formalin-Kal. bichrom., Eisenhämatoxylin. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 6.

Fig. 14. Epithel der Glomeruluskapsel von *Torpedo*. Centralgeißelzellen und Flimmerzellen mit wenigen Cilien. Formalin-Kal. bichrom., Eisenhämatoxylin. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 6.

Fig. 15. Epithel des Samenleiters (Harnsamenleiters) von *Torpedo*. Vereinzelt Centralgeißelzelle zwischen Flimmerzellen. Letztere bezüglich ihrer Cilienanzahl sehr verschieden. Formalin-Kal. bichrom., Eisenhämatoxylin. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 6.

Fig. 16. Dasselbe Epithel von der Fläche. Formalin-Kal. bichrom., Eisenhämatoxylin. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 8.

Fig. 17. Centralgeißelzelle aus dem Urnierengang von *Ammocoetes*. Sublimat-Kochsalzlösung, Eisenhämatoxylin. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 6.

Fig. 18. Flachschnitt durch das Nierenepithel von *Ammocoetes*. In einigen oberflächlich getroffenen Zellen das Centrosom (Diplosom) sichtbar, eine Zelle in Karyokinese. Sublimat-Kochsalzlösung, Eisenhämatoxylin, Orange G. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 8.

Fig. 19. Darmepithel (Stäbchensaumzellen) von *Ammocoetes*. An der linken Zelle eine Kittleiste, in den beiden rechten die winzigen Diplosomen sichtbar, Sublimat-Kochsalzlösung, Eisenhämatoxylin. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 6.

Fig. 20. Karyokinesen aus dem Darmepithel von *Ammocoetes*; dieselben zeigen die bedeutendere Größe der Centrosomen während der Theilungsperiode. Sublimat-Kochsalzlösung, Eisenhämatoxylin. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 6.

Fig. 21. Drei Epidermiszellen von *Ammocoetes* (Alveolarsaum-, Deckplattenzellen), Kittleisten im oberen Niveau der Deckplatte. Centrosomen nicht sichtbar. Sublimat-Kochsalzlösung, Eisenhämatoxylin. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 6.

Fig. 22. Zwei Epithelzellen aus der Allantois eines Embryo von *Lacerta agilis*. Centralgeißeln. Sublimat-Eisessig, Eisenhämatoxylin. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 6.

Fig. 23 und 24. Epithelzellen (Centralgeißelzellen), aus dem Sulcus spiralis internus der embryonalen Gehörschnecke von *Cavia cobaya*. Fig. 23 aus der Spitzenwindung, Fig. 24 aus der vorletzten Windung. PERENYI'sche Lösung, Eisenhämatoxylin, Orange G. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 6.

#### Tafel II.

Fig. 25. Epithel des Oesophagus der Larve von *Salamandra maculosa*. Flimmerzellen und Becherzellen, letztere mit Diplosom und Fadenapparat. Formalin-Kal. bichrom., Eisenhämatoxylin, Orange G. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 6.

Fig. 26. Dasselbe Epithel. Fadenapparat der Becherzelle besonders gut sichtbar. Formalin-Kal. bichrom., Eisenhämatoxylin, Orange G. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 6.

Fig. 27. Epithel von der Uebergangsstelle des Oesophagus in den Magen der Salamanderlarve. Eine drüsige, secrethaltige Zelle (Becherzelle? oder eine Uebergangsform zwischen einer solchen und Magenepithelzelle) in Karyokinese. Bedeutendere Grösse der Centrosomen gegenüber der Zellruhe. Formalin-Kal. bichrom., Eisenhämatoxylin, Orange G. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 6.

Fig. 28. Zwei Oberflächenepithelzellen aus dem Pylorustheil des Magens der Salamanderlarve. Kittleisten, Diplosomen mit Fadenapparat. Formalin-Kal. bichrom., Eisenhämatoxylin, Orange G. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 6.

Fig. 29. Eine Zelle aus dem Epithel des Fundus der Salamanderlarve. Formalin-Kal. bichrom., Eisenhämatoxylin, Orange G. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 6.

Fig. 30. Dünndarmepithelzelle (Stäbchensaumzelle) von *Salamandra maculosa* (erwachsen). Diplosom unter dem Stäbchensaum. Formalin-Kal. bichrom., Eisenhämatoxylin, Orange G. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 6.

Fig. 31. Dünndarmepithelzelle (Stäbchensaumzelle) der Salamanderlarve. Diplosom (mit Innenfaden?). Formalin-Kal. bichrom., Eisenhämatoxylin, Orange G. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 6.

Fig. 32. Dünndarmepithel der Salamanderlarve. Eigenthümliche lichte Beschaffenheit einer Epithelzelle, Zerfall des Stäbchensaumes, Sichtbarkeit des Diplosoms in dem lichten Plasma. Formalin-Kal. bichrom., Eisenhämatoxylin, Orange G. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 6.

Fig. 33. Dünndarmepithel der Salamanderlarve, ein wenig flach getroffen. Aehnliche lichte Zelle wie in Fig. 32 mit doppeltem Diplosom (?). Formalin-Kal. bichrom., Eisenhämatoxylin, Orange G. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 6.

Fig. 34. Oberflächliche Epithelzelle des Mundhöhlenepithels der Salamanderlarve, nahe dem Kieferrande. Diplosom mit Innenfaden, innerhalb der Deckplatte gelegen. Formalin-Kal. bichrom., Eisenhämatoxylin, Orange G. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 6.

Fig. 35, 36 und 37. Epithel der Zungenoberfläche von der Salamanderlarve. Lage des Diplosoms theils ganz unterhalb, theils im untersten Rande, theils in der Mitte der Deckplatte. Formalin-Kal. bichrom., Eisenhämatoxylin, Orange G. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 6.

Fig. 38. Epithel aus einem Ductus pancreaticus der Salamanderlarve. Centralgeisselzellen und Flimmerzellen. Formalin-Kal. bichrom., Eisenhämatoxylin, Orange G. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 4.

Fig. 39. Epithel vom Naseneingang der Salamanderlarve. Flimmerzelle zwischen Deckplattenzellen. Die Deckplatte hat Aehnlichkeit mit einer Secretmasse, die ganzen Zellen ähneln denen des Magenepithels. Formalin-Kal. bichrom., Eisenhämatoxylin, Orange G. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 6.

Fig. 40. Zwei Epidermiszellen aus der Kehlgegend der Salamanderlarve. Die eine davon ist eine Flimmerzelle. Die diplosomenartigen Basalkörperchen liegen in der oberflächlichen Schicht der Deckplatte. Formalin-Kal. bichrom., Eisenhämatoxylin, Orange G. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 6.

Fig. 41. Seitliche Epidermis von der Brustregion der Salamanderlarve. Zwischen zwei Deckplattenzellen eine in Degeneration befindliche Flimmerzelle. Unten Theile von LANGERHANS'schen Netzen der LEYDIG'schen Zellen. Formalin-Kal. bichrom., Eisenhämatoxylin, Orange G. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 6.

Fig. 42. Ectodermales Epithel aus dem Peribranchialsack von Amphioxus. Ueberzug der Gonadensäckchen. Flächenansicht. Conserv. nach ERIK MÜLLER, Eisenhämatoxylin, Orange G. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 6.

Fig. 43. Amphioxus. Ectodermaler Ueberzug der Hypobranchialrinne. Flächenansicht. Conserv. nach ERIK MÜLLER, Eisenhämatoxylin, Orange G. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 6.

Fig. 44. Amphioxus. Epithel des Gonadenüberzuges (wie in Fig. 42). Senkrechter Durchschnitt. Centralgeisseln. Conserv. nach ERIK MÜLLER, Eisenhämatoxylin, Orange G. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 6.

Fig. 45. Amphioxus. Innerer (peribranchialer) Ueberzug des *Musculus transversus*. Centralgeisseln. Conserv. nach ERIK MÜLLER, Eisenhämatoxylin, Orange G. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 6.

Fig. 46. Amphioxus. Eine Epithelzelle des Gonadenüberzuges. Flächenansicht. Pigmentfreie centrale Stelle (Sphäre) mit Diplosom, davon ein Faden ausgehend, von dem in der Flächenansicht nicht zu entscheiden, ob Aussenfaden oder Innenfaden. Conserv. nach ERIK MÜLLER, Eisenhämatoxylin, Orange G. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 18.

Fig. 47. Amphioxus. Ectodermales Epithel eines Kiemenbogens. Eine Zelle des breiten Typus mit Diplosom und Geisselfaden. Conserv. nach ERIK MÜLLER, Eisenhämatoxylin, Orange G. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 8.

Fig. 48. Dasselbe Epithel. Je eine breite und eine schmale Zelle mit Diplosom und Geissel. Conserv. nach ERIK MÜLLER, Eisenhämatoxylin, Orange G. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 6.

Fig. 49. Amphioxus. Epithel eines sogenannten Nierenwulstes im Peribranchialsacke. Zellen des breiten und des schmalen Typus mit Diplosomen und Geissel. In der linken breiten Zelle ist auch ein Innenfaden sichtbar. Conserv. nach ERIK MÜLLER, Eisenhämatoxylin, Orange G. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 6.

Fig. 50. Drei Epidermiszellen von Amphioxus. Cuticula. Alveolarraum mit geschwärtztem Alveolarinhalt. Nur in der linken Zelle das winzige Centrosom (Diplosom) mit Innen- und Aussenfaden sichtbar. Die rechte Zelle ist tangential getroffen und zeigt senkrechte Streifung (Protoplasmafaserung). Conserv. nach ERIK MÜLLER, Eisenhämatoxylin, Orange G. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 6.

Fig. 51. Querschnitt durch ein Nierenanälchen von Amphioxus. In einem Theil der Zellen Diplosom und Geissel sichtbar. Conserv. nach ERIK MÜLLER, Eisenhämatoxylin, Orange G. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 6.

### Tafel III.

Fig. 52. Lumbricus. Epithel der ventralen Darmwand. Drüsen- und Flimmerzellen. Sublimat-Kochsalzlösung, Bordeaux-Eisenhämatoxylin. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 6.

Fig. 53. Lumbricus. Oberflächlicher Theil einer Flimmerzelle aus dem Darm. Sublimat-Kochsalzlösung, Bordeaux-Eisenhämatoxylin. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 18.

Fig. 54. Dieselben Flimmerzellen, Flachschnitt durch das Niveau der oberen Basalkörperchenschichte. Sublimat-Kochsalzlösung, Bordeaux-Eisenhämatoxylin. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 6.

Fig. 55. Lumbricus. Epithel der dorsalen Darmwand. Sublimat-Kochsalzlösung, Bordeaux-Eisenhämatoxylin. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 6.

Fig. 56. Uebergangsstelle des Flimmerepithels (Fig. 52) der ventralen Darmwand in das flimmerlose (Fig. 55) der dorsalen. Sublimat-Kochsalzlösung, Bordeaux-Eisenhämatoxylin. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 6.

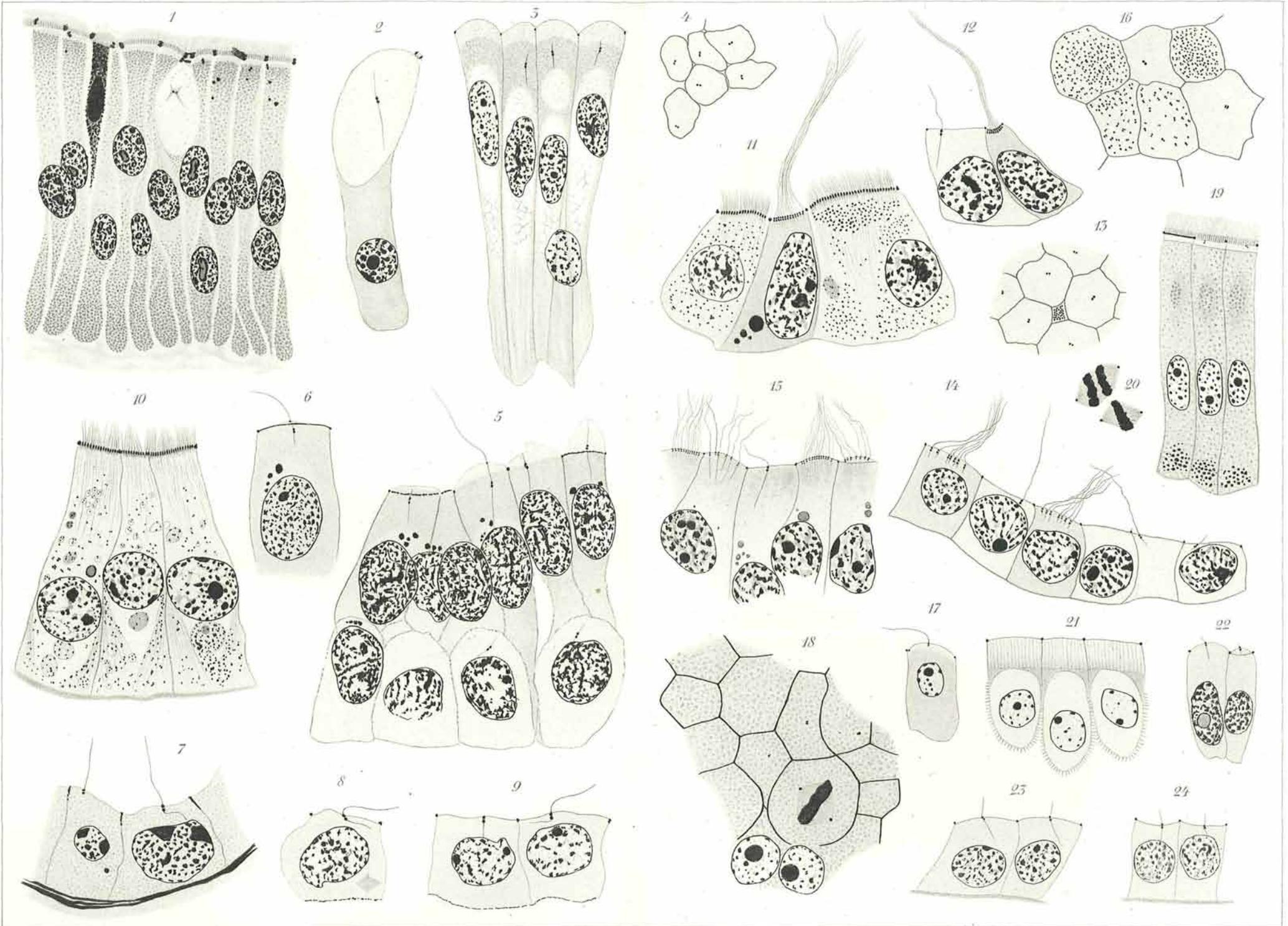
Fig. 57. Lumbricus. Schräger Flachschnitt durch das Epithel der dorsalen Darmwand (Fig. 55). Links verlief der Schnitt am oberflächlichsten und enthält daher die Querschnitte der Stäbchen (*a*), dann folgt ein schmaler lichter Streifen (*b*) entsprechend dem homogenen Zellsaum, dann (*c*) die dunkle Schichte. Sublimat-Kochsalzlösung, Eisenhämatoxylin. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 6.

Fig. 58. Enchytraeide. Epithel des Mitteldarmes. Flimmerzellen und tiefe flimmerlose Ersatzzellen. Sublimat-Kochsalzlösung, Eisenhämatoxylin. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 6.

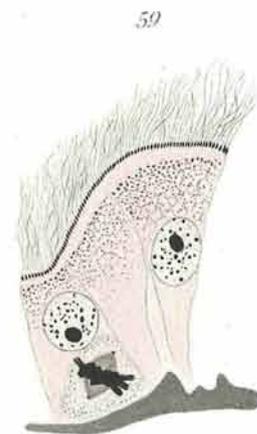
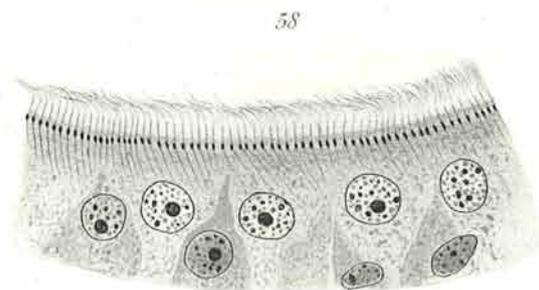
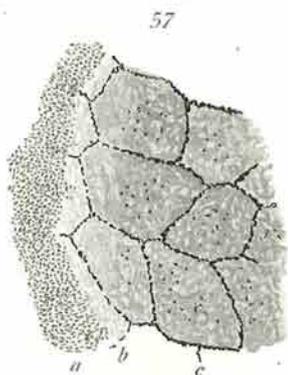
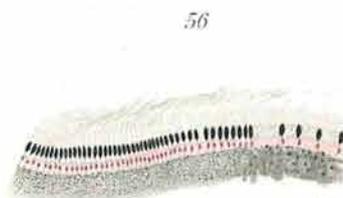
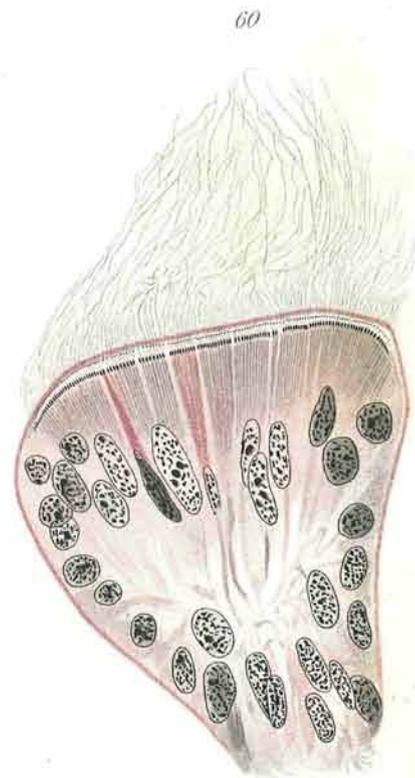
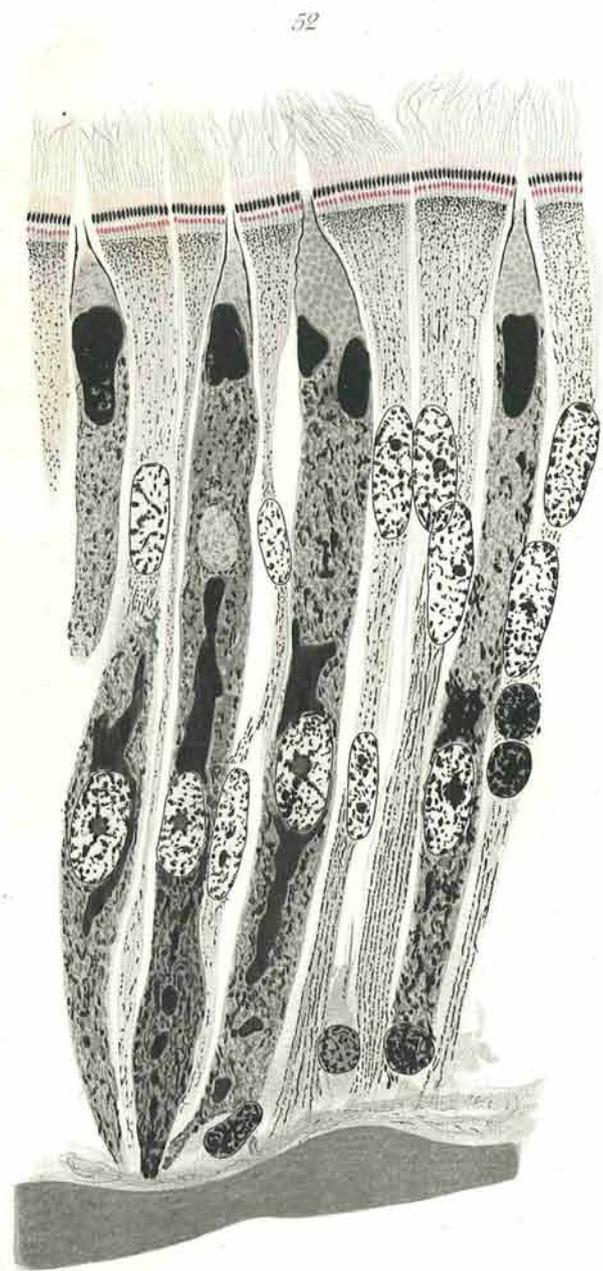
Fig. 59. Enchytraeide. Epithel aus dem vorderen Theil des Mitteldarmes. Karyokinese in einer Ersatzzelle. a Blutgefäß. Sublimat-Kochsalzlösung, Bordeaux-Eisenhämatoxylin. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 6.

Fig. 60. Sigalion. Seitliches Flimmerpolster der Haut. Flimmerzellen von der breiten Seite gesehen. Conserv. nach ERIK MÜLLER, Bordeaux-Eisenhämatoxylin. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 4.

Fig. 61. Sigalion. Flimmerzellen vom „sichelförmigen Fortsatz“ unterhalb eines Elytrons, von der Schmalseite gesehen, deutlicher Fibrillenconus. Conserv. nach ERIK MÜLLER, Bordeaux-Eisenhämatoxylin. ZEISS' Apochr. hom. Imm. 2 Mm., Comp. Oc. 6.







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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Arbeiten aus dem Zoologischen Institut der Universität Wien und der Zoologischen Station in Triest](#)

Jahr/Year: 1902

Band/Volume: [14](#)

Autor(en)/Author(s): Joseph Heinrich

Artikel/Article: [Beiträge zur Flimmerzellen- und Centrosomenfrage. 1-80](#)