

Histologische Studien an Batrachierlarven.

Von

A. Kölliker.

Mit Tafel I und II.

Es sind nun bald vierzig Jahre her, seit ich eine Reihe von Untersuchungen über die Entwicklung der Gewebe der Batrachier veröffentlichte (Ann. d. sc. natur. 1846. T. V. p. 91—108, Pl. 5—7). Die wichtigste Beobachtung, die mir damals gelang, war die der Lymphgefäße der Batrachierlarven und ihrer Anfänge, außerdem enthält meine Arbeit einiges auch jetzt noch Brauchbare über die Entwicklung der Blutkapillaren und Nervenenden; dagegen kann ich Anderes, was ich unter dem Einflusse der SCHWANN'schen Lehren und bei den damaligen mangelhaften Kenntnissen über den Bau der Nervenfasern, so wie der Kapillaren über die Entwicklung dieser und anderer Elemente aufstellte, nicht mehr aufrecht erhalten und habe ich meine alten Annahmen in Betreff der Muskelfasern auch schon seit Langem zurückgenommen.

Die Nerven und Gefäße anlangend, so bin ich erst in diesem Jahre wieder zu einer genauen Untersuchung der so sehr lehrreichen Batrachierlarven gekommen, wobei vor Allem die Prüfung der Frage für mich maßgebend war, ob die Nervenenden durch Verschmelzung von peripherischen Zellen sich entwickeln, wie ich es seiner Zeit gefunden zu haben glaubte und auch in neuester Zeit nicht für unmöglich hielt, oder ob dieselben in ihrem gesammten Verlaufe als kernlose Fäden auftreten und vielleicht, wie HENSEN annimmt, von Hause aus mit peripheren Zellen verbunden sind. Einen kleinen Theil dessen, was ich bei diesen Untersuchungen ermittelt, habe ich im Zool. Anzeiger 1885 Nr. 200 kurz mitgetheilt und hier möchte ich nun in eine ausführlichere Darstellung meiner Erfahrungen eintreten, bei welcher Gelegenheit auch manches Allgemeineres seinen Platz finden wird.

I. Bau, Entwicklung und Endigungen der Nerven bei Batrachierlarven.

Die Nervenfasern der Batrachierlarven sind anfänglich marklos und stellen blasse, verästelte und anastomosirende Fäden von unmessbarer Feinheit bis zu einem Durchmesser von 3—4 μ dar, die mit Ausnahme der Endigungen eine größere oder geringere Zahl von Kernen tragen. Geht man auf den feineren Bau dieser Elemente ein, so ergibt vor Allem die Behandlung mit sehr verdünnter Essigsäure, dann auch mit Chromsäure und Pikrokarmen, dass dieselben, sofern sie eine gewisse Dicke besitzen, aus zwei Elementen bestehen und zwar aus einem feinen, im Inneren befindlichen Faden, der Achsenfaser, und einer äußeren Umhüllung oder Scheide (Fig. 1). Als eine solche muss eine äußere Begrenzungslinie gedeutet werden, welche die Fäden einschließt und von Stelle zu Stelle Kerne trägt. Stärkere Nervenfasern (Fig. 2) erscheinen wie Bündel von zwei, drei und mehr Achsenfasern und tragen eine größere Zahl von Kernen. Dieselben besitzen unzweifelhaft ebenfalls Scheiden, doch vermochte ich in keiner Weise zu ermitteln, ob jede Achsenfaser ihre besondere Scheide besitzt, oder ob alle zusammen nur eine einzige Umhüllung haben. Aus dem Umstande jedoch, dass solche Fasern bei älteren Larven unzweifelhaft aus einer Mehrzahl blasser Nervenfasern bestehen und in kleine Bündel dunkelrandiger Nervenfasern sich umwandeln, dass ferner die Kerne nicht nur an der Oberfläche, sondern auch im Inneren solcher Fasern sich finden, und oft nahe beisammen in einer Höhe stehen, schließe ich, dass dieselben später aus einer Mehrzahl von Elementen von dem Baue der feineren Fasern bestehen, mit anderen Worten, dass jede Achsenfaser schließlich eine kernhaltige Scheide erhält.

An den feinsten kernlosen Nervenfasern dagegen ist von Achsenfasern und einer Scheide nichts zu sehen und machen dieselben ganz den Eindruck, als ob sie aus einer ganz gleichartigen, weichen Substanz beständen. Besonders bemerkenswerth ist, dass solche feinste Fasern in der Regel kleine, schon von HENSEN und ROUGET gesehene Varicositäten zeigen (Fig. 3), wie sie übrigens auch an den feinsten Ausläufern der Bindegewebszellen der Flossengallerte vorkommen, wesshalb dieselben mit Fug und Recht als Protoplasmafäden bezeichnet werden können. Abgesehen von diesen feinsten Anschwellungen kommen an gewissen Stellen auch etwas größere Verbreiterungen vor (Fig. 3 A, a¹), die, weil sie kernlos sind, auch als den feinen Fasern selbst angehörig zu deuten sind.

Die Kerne dieser blassen Nervenfasern sind an frischen oder lebenden Theilen meist nicht erkennbar und erscheinen die Stellen, die solche enthalten, als homogen aussehende Verdickungen der Fasern. Eben so

zeigen sich die Kerne in verdünnter Überosmiumsäure, welche die Gewebe der Nervenstränge überhaupt am untadeligsten erhält. Will man die fraglichen Kerne gut sehen, so empfiehlt sich verdünnte Essigsäure oder die Chrom-Osmium-Essigsäure-Mischung von FLEMMING, ferner Färbungen derselben mit den verschiedensten Farbstoffen, wie Safranin, Pikrokarmen u. a. — So deutlich vorgetretene Kerne erscheinen meist oval oder langgestreckt, auch wohl dreieckig, seltener rundlich. Das Innere ist in der Regel körnig, oft mit deutlichem Nucleolus, der auch in der Mehrzahl vorhanden sein kann, oder ohne einen solchen. Sehr häufig stehen zwei Kerne dicht beisammen, entweder neben einander oder hinter einander und außer diesen Anzeichen von Kerntheilungen erscheinen auch deutliche Mitosen in allen Stadien, wenn auch nicht gerade häufig (Fig. 4).

In Betreff der frühesten Stadien der Nerven im Schwanze der Batrachierlarven verdanken wir die ersten genauen Angaben HENSEN¹. Nach diesem Forscher bestehen diese Nerven im Anfang aus glänzenden, feinen, gabelförmig sich theilenden Fäden ohne Kerne, deren Zahl eine sehr große ist. Später treten an den Stämmchen dieser Nerven Zellen auf, die zur SCHWANN'schen Scheide sich umformen, während die primitiven Nerven selbst zum Achsencylinder sich gestalten. — Ich hatte bei meinen ersten Untersuchungen die Nerven in so frühen Stadien nicht untersucht, gebe nun aber nach meinen jetzigen Erfahrungen HENSEN in so fern Recht, als die jüngsten Larven an ihren Schwanznerven Anfangs gar keine Kerne besitzen. Dann treten in der Nähe der Achse vereinzelt Kerne auf, welche später je länger je mehr auch an den Ästen und schließlich selbst nahe an den letzten Endigungen erscheinen. Ähnliche Erfahrungen hat auch ROUGET gemacht (Arch. de Physiol. norm. et path. 1875 p. 804).

Dass die Kerne dieser jungen Nerven später zu denen der SCHWANN'schen Scheide sich gestalten, ist ganz sicher und kann man somit nach unseren jetzigen Anschauungen über den Bau der fraglichen Scheide mit HENSEN weiter annehmen, dass diese Kerne Zellen angehören, die auf die primitiven Nervenfasern sich auflagern. Immerhin sei Angesichts der Bestimmtheit, mit der HENSEN sich ausspricht, bemerkt, dass weder eine Isolirung dieser Zellen, noch der Nachweis etwaiger Grenzlinien derselben bis jetzt gelungen ist.

Woher stammen nun diese Elemente, die später unzweifelhaft zur SCHWANN'schen Scheide sich gestalten? Querschnitte von Batrachierlarven lehren, dass die Wurzeln der Rückenmarksnerven bei ihrem Austritte

¹ VIRCHOW's Archiv. 1864. Bd. XXXI. p. 51. Archiv f. mikr. Anatomie. 1868. Bd. IV. p. 444.

aus dem Mark noch keine kernhaltige Scheide besitzen und dass dieselbe erst außerhalb des Markes von außen dazu kommt. Die Frage ist somit die, ob diese Scheide an den Stämmen selbständig auftritt und von da nach der Peripherie weiter wuchert, wie HENSEN vermuthet, oder ob dieselbe überall in loco unabhängig sich bildet, wenn sie auch an den Stämmen zuerst, zuletzt an den Endigungen erscheint. Die Thatsachen, die ich zur Lösung dieser Frage beibringen kann, sind folgende:

1) An den Nerven junger Larven stehen die Kerne der SCHWANN'schen Scheiden in weiten Abständen und sind spärlich, 1—3—6 an jeder Faser, die aus der Achse austritt; auch bleiben dieselben immer in weiter Entfernung von den freien Rändern der Schwanzflosse, in welche viele Nervenenden eintreten. Andererseits sind die Kerne an den Nervenfasern älterer Larven sehr zahlreich und gehen auch bis nahe an die letzten Endigungen heran.

2) Die Kerne der SCHWANN'schen Scheiden stehen an älteren Larven, sobald sie zahlreicher werden, sehr häufig zu zweien dicht beisammen, entweder hinter einander oder neben einander (s. auch ROUGET l. c.), wie wenn sie eben eine Theilung erlitten hätten, während bei jüngeren Larven solche Verhältnisse seltener sich finden. Echte Mitosen in verschiedenen Stadien finden sich, wie wir schon oben bemerkten, auch und ist daher nicht zu bezweifeln, dass die Zellen der SCHWANN'schen Scheiden, wenn solche als scharf begrenzte Elemente aufgefasst werden dürfen, durch Theilung sich vermehren oder, ohne Hypothese ausgedrückt, dass die Kerne der SCHWANN'schen Scheiden, während des Längen- und Dickenwachsthums der Nervenfasern durch indirekte Theilung sich vervielfachen.

3) Die kernhaltigen Stellen der blassen Nervenfasern der Batrachierlarven sehen oft so aus, als ob sie aus Zellen bestünden, die von außen auf die Protoplasmafäden sich angelagert hätten, indem dieselben an der Oberfläche der Nerven vorspringende, unregelmäßig knollige, rundliche oder längliche Massen darstellten (Fig. 5).

Vergleicht man diese Bildungen mit den im umliegenden Gewebe befindlichen, so überzeugt man sich, dass dieselben eben so beschaffen sind, wie die hier vorkommenden sehr zahlreichen amöboiden Zellen, und sind besonders die Fälle beweisend, in denen diese Zellen, wie z. B. bei Bufo, eine gewisse Anzahl Pigmentmoleküle enthalten, welche dann auch in den den Nerven angelagerten Elementen in gleicher Weise sich finden.

Die angeführten Thatsachen sprechen, wie mir scheint, eher für eine Bildung der SCHWANN'schen Scheide auch an den peripheren Nerven in loco durch Anlagerung amöboider Binde-substanzzellen auf die primitiven, blassen, kernlosen Nervenfasern, als für eine Entwicklung dieser Scheide von den Stämmen nach der Peripherie dadurch, dass die dort

befindlichen Zellen peripherisch sich weiter schieben. Wenn an den Stämmen die SCHWANN'sche Scheide durch eine Anlagerung von Zellen sich bildet, wie bestimmte Thatsachen wohl unwiderleglich darthun, so liegt es doch wohl näher, dasselbe auch für die Äste anzunehmen, um so mehr, als die großen Entfernungen zwischen den SCHWANN'schen Zellen an jungen Nervenverästelungen auch nicht für eine Bildung derselben von den Stämmen aus sprechen.

Neben dieser Bildungsweise der SCHWANN'schen Scheide spielt nun aber ein von HENSEN nicht hervorgehobenes Moment offenbar bei der Entwicklung derselben auch eine große Rolle und das sind die bereits von ROUGET vermutheten Theilungen der Kerne der SCHWANN'schen Scheide, deren Vorkommen ich durch das Auffinden aller Stadien der karyokinetischen Vorgänge an denselben über jeden Zweifel sicher stellen kann (Fig. 4). Wie man sich im Einzelnen die Bedeutung dieser Theilungen zu denken hat, hängt von den Vorstellungen ab, die man sich von dem Bau der SCHWANN'schen Scheide macht. Lässt man dieselbe aus getrennten Zellen bestehen, die die Nervenfasern (Achsencylinder) einscheiden, so wird jede Kerntheilung auch eine Theilung der betreffenden Zelle bedingen und können dann die Theilstücke wieder zur Länge der Mutterzelle heranwachsend über einen größeren Abschnitt der Nervenfaser sich ausbreiten oder wenn dieselbe mitwächst, einen längeren Theil derselben einscheiden. Fasst man dagegen die SCHWANN'sche Scheide als aus verschmolzenen Zellen gebildet auf, so wird die Kerntheilung einfach eine Verlängerung des betreffenden Abschnittes der Scheide bewirken, bei der die Kerne ebenfalls aus einander rücken.

Zur Unterstützung meiner Auffassung der Entstehung der SCHWANN'schen Scheiden durch Anlagerung von lymphoiden Zellen auf die Nervenfasern führe ich nun noch an, dass bei Batrachierlarven noch manigfache andere verwandte Vorgänge sich finden. Bei den Gefäßen entstehen durch von außen angelagerte Zellen einmal eine Art Tunica adventitia und zweitens die Muscularis, die nach meinen Beobachtungen (s. unten) bei großen Larven von Pelobates, Hyla und Bombinator an der Arteria caudalis und allen größeren Arterien der Schwanzflosse vorkommt. Zu den Adventitialzellen der Gefäße zähle ich ferner die Pigmentzellen, die bald in Abständen, bald in kontinuierlicher Reihe die Gefäße der Bufonen einscheiden (Fig. 24), und ähnliche Pigmentzellen sah ich auch an einzelnen dunkelrandigen Nervenfasern und an ganzen Stämmchen von großen Pelobateslarven bald mehr vereinzelt, bald in dichter Folge (Fig. 6), Elemente, die als erste Andeutungen HENLE'scher Scheiden anzusehen sind. Alle diese Elemente lagern sich offenbar aus dem die Gefäße und Nerven umgebenden Gewebe auf diese ab und

spricht keine einzige Thatsache für eine Bildung derselben von der Achse nach der Peripherie.

Hier ist nun der Ort, um gewisser abweichender Darstellungen von ROUGET zu gedenken. Nach diesem Autor bestehen die Nervenfasern der Batrachierlarven ursprünglich aus Protoplasma und Achsenfibrillen. In dem ersteren entstehen die Kerne der späteren SCHWANN'schen Scheide selbständig durch *Generatio originaria* anfänglich als kleine, später mächtig heranwachsende Gebilde. Die SCHWANN'sche Scheide selbst fasst ROUGET als eine vom Protoplasma der Kerne abgesonderte Cuticula auf. Auflagerungen von lymphoiden Zellen auf Nervenfasern nimmt ROUGET auch an (s. Pl. 34); doch lässt er aus denselben eine äußere Nervenscheide entstehen, oder das, was wir HENLE'sche Scheide nennen. — An dieser Darstellung ist das, was auf die Entstehung der Kerne der SCHWANN'schen Scheide sich bezieht, sicher nicht stichhaltig, die anderen Punkte dagegen sind der Diskussion werth und werden noch weiter zur Sprache kommen.

Ich wende mich nun zur Schilderung des Verlaufes und des sonstigen Verhaltens der Nerven der Batrachierlarven in verschiedenen Zeiten und beginne mit der Darlegung der sehr wichtigen Thatsache, dass die Nervenverästelungen bei jungen Larven viel weniger zahlreich sind, als bei älteren. Ich hatte dieses Verhalten schon bei meinen ersten Untersuchungen über diese Nerven gefunden (Ann. d. sc. nat. 1846), nachdem dann aber HENSEN angegeben hatte, dass diese Nerven auch bei jüngeren Larven mit ihren Enden und Verästelungen die Schwanzfläche sehr eng überspinnen (VIRCH. Archiv. Bd. XXXI, Fig. 42), konnte ich nicht umhin, diese Frage von Neuem vorzunehmen, was um so lieber geschah, als ich in neuester Zeit auch der HENSEN'schen Hypothese von dem ursprünglichen Zusammenhange der Nerven mit ihren Endorganen geneigter geworden war (s. die Bedeutung der Zellenkerne für die Vorgänge der Vererbung in: Diese Zeitschr. Bd. XLII Separatabdruck p. 37 ff.) und den Entschluss gefasst hatte, die Nerven der Froschlarven auch nach dieser Seite zu prüfen.

Als Untersuchungsobjekt dienten vor Allem Hylalarven, die mir in allen Größen zu Gebote standen, außerdem auch die beiden Ranae und Bufo spec. und wurden in erster Linie lebende und frische Larven, außerdem aber auch mit dünnen Osmiumlösungen und mit der Chrom-Osmium-Essigsäure von FLEMMING behandelte, nicht gefärbte Schwänze zur Beobachtung verwendet, von welchen Präparaten ich die der letzten Art, in Glycerin eingelegt, in erster Linie empfehle, indem an keinen anderen die Nerven so weit und relativ leicht zu verfolgen sind, während dieselben zugleich die Kerne der SCHWANN'schen Scheiden sehr deutlich

zeigen¹. An solchen Objekten nun ergab sich das, wie ich offen bekenne, mir unerwartete, ja ich möchte fast sagen unerfreuliche Resultat, dass junge Larven sehr spärliche Nervenverästelungen darbieten. Als Beispiel verweise ich auf die Fig. 7, welche die Verästelung eines Nervenstämmchens einer Hyla, deren Schwanz 6,5 mm maß, von der Achse *a* bis zum Flossensaume *b* darstellt. In diesem großen Bezirke zeigte die Faser sechs Kerne *c*, zwei Anastomosen *d*, vier feine Fasern, deren Ende dicht am Epithel sich verlor und 11 andere, die in den Flossensaum gingen. Eine zweite Faser zeigte auf derselben Strecke vier Kerne, vier Enden und eine Anastomose.

Von derselben Larve ist in Fig. 8 die gesammte Nervenverästelung der rechten Seite der ventralen Schwanzhälfte in der Ausdehnung von 2,28 mm dargestellt, welche ebenfalls nicht durch Reichthum der Verästelungen sich auszeichnet. Und da an meinen Präparaten, eben so wie an denen von HENSEN, feinste, nicht mehr messbare varicöse Fäserchen sich finden, wie sie nirgends feiner vorkommen, so glaube ich nicht den Einwand befürchten zu müssen, ich hätte nicht alle Nervenenden gesehen.

Geht man Schritt für Schritt zu älteren Larven über, so werden die Verästelungen und Anastomosen der Nervenfasern und eben so die Kerne der SCHWANN'schen Scheiden immer zahlreicher, welche letzteren auch immer reichlicher in der Nähe der peripheren Enden auftreten. Was ich nach dieser Seite schon vor Jahren in zwei Abbildungen dargestellt (Ann. d. sc. nat. 1846 Fig. 10 u. 17), haben mir neue Erfahrungen nur bestätigt und dasselbe meldet auch ROUGER (l. c). Ich komme somit zum Ergebnis, dass nicht von Anfang an alle Nervenendigungen angelegt sind, dieselben vielmehr im Laufe der Entwicklung an Zahl zunehmen, ein Befund, der wohl alle Beachtung verdient, da ich meine jetzigen Beobachtungen speciell in der Absicht unternahm, um HENSEN's Annahme von der primitiven Verbindung der Nerven und ihrer Endorgane zu prüfen.

Mit Bezug auf die einzelnen Vorgänge, die bei der Zunahme der Nervenverästelungen statt haben, ist Folgendes zu bemerken. Bei meinen ersten Untersuchungen war ich zu dem Ergebnisse gelangt, dass die Nerven der Batrachierlarven durch die Vereinigung von spindel- und sternförmigen Zellen entstehen und einmal gebildet durch Verbindung mit immer neuen solchen Zellen weiter wachsen. Zu dieser Annahme war ich gekommen einmal unter dem Einflusse der SCHWANN'schen Lehren von

¹ Von Goldpräparaten habe ich wie HENSEN bis jetzt keinen Nutzen gehabt, eben so wenig von Safraninfärbungen nach PFITZNER, und auch die WEIGERT'sche Methode gab mir bis jetzt keine brauchbaren Präparate.

der Bildung von Elementarorganen durch Verschmelzung von Zellen und dann aus dem Grunde, weil ich an den jüngsten von mir untersuchten Nerven bereits kernhaltige Anschwellungen vorgefunden hatte, die neben dem Kerne auch den charakteristischen Inhalt der Embryonalzellen, die Dottertäfelchen enthielten (l. c. Fig. 9). Seither habe ich mich nun aber von der Richtigkeit der Angabe von HENSEN überzeugt, dass die zuerst auftretenden Nerven der Schwanzflosse keine Kerne haben und nehme ich dem zufolge meine frühere Annahme über die Entstehung der betreffenden Nerven zurück. Aber auch für die Erklärung der später auftretenden reichlicheren Verästelungen und Anastomosenbildungen lässt sich dieselbe nicht festhalten, indem während der gesammten Entwicklung dieser Nerven die Kerne nie an den letzten Enden auftreten, sondern, wie oben bereits geschildert wurde, von den Stämmen aus langsam auf die peripherischen Ausbreitungen übergehen. Lange Zeit hindurch bestehen die letzten Enden der Nerven aus feinsten, kernlosen, über große Gebiete sich erstreckenden Fäserchen und nie findet sich etwas, was darauf hindeutete, dass mit diesen Enden selbständige Zellen verschmelzen und zur Weiterbildung derselben verwendet werden.

So viel nach dieser Seite. Was nun die HENSEN'sche Hypothese betrifft, dass schon von Anfang alle Nervenenden angelegt und mit ihren Endorganen in Verbindung seien, so möchte ich auf Folgendes aufmerksam machen.

Erstens. HENSEN nimmt an, dass bei Batrachierlarven alle Epithelzellen, d. h. deren Kerne, je zwei Nervenenden besitzen. Somit müsste bei Larven allen Alters die Zahl der Nervenenden mindestens eben so groß sein, wie die der Epithelzellen. Nun ergibt aber eine sorgfältige Verfolgung der Nervenenden bei jungen Larven, wie oben gezeigt wurde, dass die Zahl dieser Endigungen so gering ist, dass an eine Verbindung derselben mit allen Epithelzellen auch nicht von ferne gedacht werden kann. Und dasselbe gilt, wenn man statt alle Epithelzellen als Nervenendorgane anzusehen, nur die von mir beschriebenen Stiftchenzellen (s. unten) als solche auffassen wollte, denn die Zahl auch dieser Organe ist ungemein viel größer, als die der Endigungen bei jungen Larven.

Zweitens. Eine Vergleichung der Nerven älterer und jüngerer Larven lehrt unzweifelhaft, dass im Laufe der Entwicklung neue Nervenenden und neue Anastomosen gebildet werden. Neue Nervenenden entwickeln sich theils an den primitiven Endigungen durch Auftreten neuer Endäste, theils eben so häufig an den Nervenstämmchen, von denen meist unter rechten Winkeln an kernhaltigen Stellen und auch an anderen Orten feine Ästchen hervorsprossen, die bald einfach und

ungetheilt sich verlieren, bald vorher ein- oder mehrere Mal sich theilen (Fig. 9). Stoßen solche Seitenästchen zusammen, so entstehen Anastomosen, ist dem nicht der Fall, so gestalten sich dieselben zu Hauptästen, die an ihren Zweigelchen Anastomosen entwickeln.

Ist diese Darstellung richtig — und ich finde keinen Grund das Gegentheil anzunehmen — so lässt sich die HENSEN'sche Hypothese für die Hautnerven der Batrachierlarven nicht aufrecht erhalten und wird man nicht umbin können anzunehmen, dass hier die Nerven ohne bestimmt vorgezeichnete Bahn in die Flossensäume einwachsen und nur in Betreff der Energie ihres Wachsthumes gewissen Einflüssen, etwa der centralen Ganglienzellen, unterliegen. Verbindungen derselben mit Epidermiszellen wären nicht vorgebildet, sondern mit Bezug auf ihren Sitz und ihre Menge manchen Wechseln ausgesetzt, dagegen wäre es wohl denkbar, dass gewisse Epithelzellen unter dem Einflusse der mit ihnen sich vereinenden Nervenenden, zu besonderen Sinnesorganen sich umbildeten, wie zu den von mir gefundenen Stiftchenzellen und zu den Sinneszellen der Organe der Seitenlinie. Verschiedenheiten dieser Sinnesapparate könnten aus der Zahl der Nervenenden in denselben, aus der Dicke der Nervenfasern etc. hergeleitet werden, und bemerke ich in dieser Beziehung, dass die Organe der Seitenlinie, deren Zellen so lange Stiftchen tragen, sehr früh sich ausbilden und schon früh dickere Nervenfasern haben als die gewöhnlichen Hautnerven.

Nach Erledigung dieser wichtigen Frage wende ich mich nun zur speciellen Darlegung des Verhaltens der Nerven der Batrachierlarven. Die Punkte, die besonders die Aufmerksamkeit erregen, sind 1) die Verästelungsweise der Nerven im Allgemeinen, 2) die Art und Weise des Wachsthumes derselben in die Länge und in die Dicke, 3) das erste Auftreten des Nervenmarkes und die Art und Weise, wie aus einem primitiven Nerven ein ganzes Bündel markhaltiger Fasern hervorgeht, endlich 4) die Endigungen der Nerven.

1) Die Nerven älterer Larven weichen, abgesehen von der größeren Zahl der Theilungen der Fasern und der Nervenenden namentlich dadurch von denen jüngerer Larven ab, dass dieselben je länger je mehr durch Anastomosen sich verbinden. Das Netz, das so entsteht, hat bei den verschiedenen Arten einen etwas verschiedenen Charakter (siehe meine Fig. 47 l. s. c., EBERTH, l. i. c. Fig. 4, 2), der keiner speciellen Beschreibung bedarf, da diese Verhältnisse wahrscheinlich sehr unwesentlich sind. Eine ganz andere Frage dagegen ist die, ob diese Anastomosen wirkliche Verbindungen der Nervenfasern darstellen oder ob in denselben die Fasern nur an einander sich legen oder sich kreuzen. An frischen Nerven aller Stadien giebt, so lange dieselben nicht markhaltig

sind, keine Beobachtung genauere Aufschlüsse und scheinen dünnere und dickere blasser Fasern in der That mit einander zu verschmelzen. Behandelt man dagegen diese Nerven mit verdünnter Essigsäure, wobei die Achsencylinder mehr oder weniger deutlich vortreten (Fig. 2), so erkennt man oft, dass die Achsencylinder der einzelnen Fasern in den Anastomosen nur an einander vorbei gehen, ohne sich zu vereinen und wird es so wahrscheinlich, dass die Anastomosen überall nur Kreuzungsstellen der Fasern darstellen, in denen einzig und allein die SCHWANN'schen Scheiden sich vereinen.

Der gesammte Nervenplexus liegt zwischen der Gefäßlage der Schwanzflosse und der Haut, die gröbereren Netze tiefer, die feineren und feinsten, die jedoch von den ersteren nicht scharf sich scheiden lassen, oberflächlich, dicht unter der Cutis. Die Richtung, in der die Stämmchen sich verzweigen, ist im Allgemeinen von der Achse gegen den Rand der Flosse, doch treten überall auch von den Stämmen feine Ästchen gegen die Cutis und finden sich feinste, sich verlierende Enden überall.

2) Das Wachsthum dieser Nerven anlangend, so sind, wie wir schon sahen, die zuerst sichtbaren, noch nicht mit Kernen besetzten Fäden von unmessbarer Feinheit und gleichen durch ihre zahlreichen Varicositäten ganz den feinsten Protoplasmafortsätzen der Bindegewebszellen der Schwanzflosse. Beginnen dann die Zellen der SCHWANN'schen Scheide diese Fäserchen einzuscheiden, so werden dieselben breiter und messbarer und nehmen bald die Durchmesser von 1, 2—4 μ an, während die Enden immer noch in der ursprünglichen Feinheit sich erhalten. Wie erklärt sich nun dieses Dickenwachsthum der Nervenfasern? Ist es der ursprüngliche Protoplasmafaden derselben, der sich verdickt oder die Scheide oder beide? Oder entsteht vielleicht die Verdickung dadurch, dass neue aus dem Rückenmark hervorwachsende Nervenfasern an die zuerst gebildeten sich anlegen?

Zur richtigen Beantwortung dieser Fragen gehört die Kenntnis mehrerer Thatsachen, die größtentheils noch keine Besprechung gefunden haben. Erstens ist zu beachten, dass die noch blassen Nervenfasern mit der Zunahme an Dicke ein streifiges Ansehen gewinnen und oft deutlich aus mehreren blassen Fasern zusammengesetzt erscheinen. Zweitens zeigen solche Fasern nach Behandlung mit verdünnter Essigsäure oder Chrom-Osmium-Essigsäure im Inneren an der Stelle eines einfachen feinen Fadens oder Achsencylinders zwei und drei solche, die an den Knotenstellen sich kreuzen. Drittens endlich entwickeln alle stärker gewordenen Stämmchen dieser Nerven schließlich mehrere, ja selbst ganze Bündel dunkelrandiger markhaltiger Fasern aus sich, welche wichtige Thatsache schon in meiner alten Mittheilung über diese Nerven

sich beschrieben findet (s. auch l. c. Fig. 17), nur dass mir damals noch nicht bekannt war, dass diese dunkelrandigen Fasern auch jede ihre besondere SCHWANN'sche Scheide mit Kernen besitzen. Diesem zufolge liegen die Verhältnisse so, dass viele von den ursprünglich einfachen blassen Nervenfasern später, wenn sie dicker werden, zu stärkeren oder schwächeren Bündeln markhaltiger Nervenfasern sich umwandeln, von denen jede ihre besondere kernhaltige Scheide hat.

Die einzige Erklärung, die bisher für diese Umgestaltungen gegeben worden ist, rührt von ROUGET her, der die primitiven einfachen blassen Fasern unter gleichzeitiger longitudinaler Theilung ihrer Kerne durch Längstheilung sich spalten lässt. Diese Theilungen, die nach ROUGET an den Stämmen zuerst auftraten und von da nach den Ästen fortschreiten, sollen so lange fortgehen, als die Zahl der Fasern eines Bündels sich vermehrt, jedoch niemals an bereits dunkelrandigen, sondern nur an blassen Fasern vorkommen. Frägt man nach den That-sachen, die einen so auffallenden Modus der Nervenfaserbildung beweisen sollen, so findet man, dass ROUGET sich auf die hier und da vorkommenden Längstheilungen der Kerne der SCHWANN'schen Scheide stützt, und auf die Zusammensetzung dicker gewordener blasser Fasern aus mehreren feineren Fasern. Beide That-sachen gestatten jedoch auch eine andere Deutung, während auf der anderen Seite die Hypothese von ROUGET ganz ungenügend ist, wenn es sich darum handelt, die Vermehrung der Verästelungen der Nerven im Laufe der Entwicklung zu erklären. Es ist nämlich klar, dass durch Spaltung der Äste und Zweige eines Baumes von Fasern wohl die Zahl der Fasern, nicht aber die der Verzweigungen vermehrt wird. Wollte man daher die ROUGET'sche Hypothese halten, so müsste man dieselbe dahin erweitern, dass neben einer Vermehrung der Nervenfasern durch Längsspaltung auch eine Bildung neuer Ausläufer durch Sprossen angenommen würde und wundert mich, dass ROUGET nicht selbst auf diesen Gedanken kam, da er ja an verschiedenen Orten Theilungen dunkelrandiger Fasern und Seitensprossen solcher Elemente darstellt.

Aber auch mit dieser Verbesserung wird die Hypothese von ROUGET für mich noch nicht annehmbar, weil dieselbe keine Erklärung für das Auftreten einer Längsspaltung der Nervenfasern giebt. Das einzig Vernünftige, was sich nach dieser Seite aufstellen ließe, wäre die Annahme, dass die Ganglienzellen des Rückenmarks, von denen die Schwanznerven entspringen, im Laufe der Entwicklung wiederholt sich theilen und dass hierbei auch die Achsencylinderfortsätze bis in die letzten Enden sich spalten. Hierbei müssten dann die Zellen der SCHWANN'schen Scheiden ebenfalls eine Theilung erleiden und deren Theilstücke hierauf wieder

zu vollkommenen Hüllen der Fasertheilstücke sich umbilden, Annahmen, die vorläufig ganz in der Luft schweben. — In Berücksichtigung dieser Verhältnisse fragt es sich, ob nicht eine andere Hypothese geeigneter ist, die obwaltenden Schwierigkeiten zu heben. Und dem scheint in der That der Fall zu sein. Wenn man erwägt, dass die ersten feinsten, wenig verästelten, einfachen Achsencylindern entsprechenden Nerven aus dem Rückenmark hervorsprossen und selbständig bis an die Peripherie verlaufen, so liegt es doch gewiss nahe zu fragen, ob nicht an diese primitiven Fäden später andere sich anschließen, die Anfangs mit denselben und ihnen dicht anliegend verlaufen, und später besondere Endigungen bilden. So ließen sich, wenn man auch noch an den primitiven Nervenstämmchen im Laufe der Entwicklung die Bildung von Seitenästen und von neuen Endramifikationen statuirte, die große Zunahme der Faserzahl in den Stämmen und die immer reichlicher sich gestaltende periphere Verästelung und die zahlreicheren Anastomosenbildungen erklären. Und was die SCHWANN'schen Scheiden betrifft, so wäre ihre Herleitung auch nicht schwer, indem man einfach anzunehmen hätte, dass die amöboiden, mesodermatischen Zellen, die auf die Nerven sich anlegen, in dieselben hineinwandern und auf die einzelnen dieselben zusammensetzenden Achsencylinder sich vertheilen, ein Vorgang, der bei den Nervenstämmen der höheren Thiere ganz unzweifelhaft Platz greift, da dieselben anfänglich nichts als Bündel von Achsencylindern mit einer mesodermatischen Umhüllung darstellen und erst später Nervenfasern mit SCHWANN'schen Scheiden enthalten (s. m. Grundriss der Entw. 2. Aufl.).

3) Zur Betrachtung des Auftretens des Nervenmarks an den blassen primitiven Nervenfasern übergehend, bemerke ich in erster Linie, dass dasselbe von den Stämmen nach der Peripherie zu sich bildet, und erst dann auftritt, wenn die blassen Fasern eine gewisse Dicke und zwar zwischen 1 und 2 μ erreicht haben. Weiter ist hervorzuheben, dass das Mark niemals zuerst in Form einzelner Tropfen sich zeigt, wie HENSEN seiner Zeit offenbar an nicht ganz frischen Objekten gefunden zu haben glaubte, sondern ausnahmslos als eine von vorn herein zusammenhängende Röhre in die Erscheinung tritt, welche ganz allmählich ihre dunklen Kontouren gewinnt, so dass ein unmerklicher Übergang von den blassen zu den dunkelrandigen Fasern statthat. In dieser Beziehung stimmen meine Erfahrungen ganz mit denen von ROUGET überein und eben so auch in dem anderen Punkte, dass das Mark stets in der Nähe der Kerne der SCHWANN'schen Scheiden zuerst auftritt. So kann es geschehen, dass markhaltige Stellen Anfangs durch längere marklose Abschnitte von einander getrennt sind (Fig. 9). Nach und nach aber dehnt sich das Mark vom Kerne her nach beiden Seiten aus und entstehen dann

bald regelrechte Segmente und RANVIER'sche Einschnürungen, mit der Eigenthümlichkeit jedoch, dass die ersten z. Th. sehr kurz und die Einschnürungen länger und nicht scharf abgesetzt sind. Auch hat es oft den Anschein, wie ROUGET dies auch betont, als ob das Mark an den dünneren Stellen nicht ganz fehlte. Erwähnenswerth sind außerdem noch folgende That-sachen. Erstens wachsen die einmal gebildeten Segmente offenbar selbstständig in die Länge, denn man findet dieselben bei älteren Larven größer als bei jüngeren und in jedem Stadium übertreffen die mehr central gelegenen Abschnitte die peripheren. Dasselbe gilt von der Breite der dunkelrandigen Fasern, die bei großen Larven bis zu 6μ und darüber gehen kann. Ferner kommt es hier und da vor, dass zwischen zwei markhaltigen, jungen Segmenten eines in der Mitte liegt, das im Zustande der noch blassen Faser sich befindet. Endlich habe ich auch an Seitenzweigen und Endästen Fälle gesehen, in denen eine markhaltige schmale Faser in ein kernloses, sehr feines und bald varicös werdendes Fäserchen auslief, das mithin auf dem Stadium der primitiven Nervenfasern sich befand. Viel häufiger sind die Fälle, in denen von der Einschnürungsstelle zwischen zwei Segmenten feinste Fäserchen ausgehen, wie sie die Fig. 9 zeigt, welche Fäserchen einer Theilung der Achsencylinder der bereits dunkelrandigen Faser ihren Ursprung verdanken und später, nachdem sie Scheiden erhalten, auch dunkelrandig werden.

Von einer Bildung neuer Nervenfaserssegmente durch Intercalation solcher zwischen schon vorhandene, wie sie VIALLANES für andere Geschöpfe beschreibt, zeigen die Batrachierlarven nichts.

Die Art und Weise der Bildung des Markes anlangend, scheint mir folgende Hypothese für einmal die wahrscheinlichste zu sein. Ich betrachte die primitiven Nervenfasern als protoplasmatische Ausläufer von centralen Nervenzellen, in denen bald eine centrale Faser als Anlage des Achsencylinders von einem dünnen Protoplasmamantel sich scheidet. Im Laufe der Entwicklung werden beide diese Theile dicker, wobei möglicherweise die Kerne der SCHWANN'schen Scheiden eine Rolle spielen, und unter dem Einflusse dieser Kerne wandelt sich dann die Protoplasma-hülle durch Ablagerung von Fetten in das echte Nervenmark um. Die markhaltigen Fasern ohne SCHWANN'sche Scheiden in den Centralorganen lehren übrigens, dass die Bildung von Nervenmark auch für sich, unabhängig von äußeren Einwirkungen zu Stande kommen kann. Immerhin zeigt die Gliederung der mit Scheiden versehenen Fasern, dass diese und vor Allem die Kerne derselben doch wohl nicht ohne Bedeutung für die Markbildung sind.

4) In Betreff der Endigungen der Nervenfasern der Batrachierlarven liegen Angaben von HENSEN, EBERTH, PFITZNER, CANINI-GAULE und P. MITROPHANOW vor. HENSEN beschreibt eine Endigung der Nerven in

den Kernkörperchen der Oberhautzellen in der Art, dass je nach der Zahl der Nucleoli ein oder zwei Nervenfädchen in die Oberhautzellen hineingehen, und giebt hierauf bezügliche Abbildungen (VIRCH. Arch. Bd. XXXI, Taf. III, Fig. 13, 14 und Arch. f. mikr. Anat. Bd. IV, Fig. 6 *Bd*), von denen keine als beweisend angesehen werden kann, indem die eine nur mit den Nucleoli verbundene Fädchen, die andere einen feinen Nerven, der an die Kante einer Oberhautzelle herangeht, darstellt. Außerdem bemerkt HENSEN, dass manche Nerven mit den Parenchymzellen sich zu verbinden scheinen, wenigstens lasse sich in gewissen Fällen der Beweis nicht leisten, dass dem nicht so sei. Doch seien die Nerven auf jeden Fall viel zu zahlreich, um einzig und allein an den Parenchymzellen zu enden.

Nach EBERTH (Arch. f. mikr. Anat. Bd. II. p. 496) »demonstrirt Goldchlorid unzweifelhaft, dass unterhalb der Cutis bei Froschlarven (es scheint Bombinator gemeint zu sein) ein vollständiger Plexus feiner Achsencylinder liegt, der mit tiefer gelegenen Nerven anastomosirt. Letztere sind es auch, welche mit den sternförmigen Zellen des Gallertgewebes, wie mit jenen unterhalb der Cuticula in Verbindung stehen«. Im Epithel fand EBERTH keine Nerven.

Wiederum anders lautet die Darstellung von PFITZNER (Morph. Jahrb. Bd. VII, 1882, p. 726), nach dem die von EBERTH (l. c.) entdeckten und auch von LEYDIG beschriebenen eigenthümlichen Stäbe oder Fasern in den tieferen Epidermiszellen der Batrachierlarven Nervenendigungen sind, welche auch in den oberflächlichen Epidermiszellen sich finden. Und zwar treten in jede Zelle nach PFITZNER zwei Nervenenden ein, die mit einer knopfförmigen Anschwellung enden und nie mit dem Kern in Verbindung stehen. Diese Nervenenden, die auch bei Salamanderlarven gesehen wurden, verfolgte PFITZNER durch die Cutis hindurch in senkrecht gegen diese aufsteigende Fäden und glaubt er auch in einigen Fällen die Verbindung dieser mit echten Nerven wahrgenommen zu haben. Bei den Theilungen der Epidermiszellen spalten sich nach PFITZNER auch die Nervenenden, so dass jede Tochterzelle von jedem der früheren beiden Nervenenden einen Ast erhält (l. c. Fig. 4, 5).

CANINI und GAULE haben ebenfalls über die uns beschäftigende Frage sich geäußert (Arch. f. Anat. u. Phys., Phys. Abth. 1883, p. 149). CANINI bezweifelt die nervöse Natur der PFITZNER'schen Nervenenden in den Epithelzellen, weil dieselben durchaus nicht die regelmäßige Gestalt besitzen, die dieser Autor ihnen zuschreibt, sondern, wie dies bereits EBERTH darstellt und abbildet, in der mannigfachsten Weise abweichende Formen zeigen. Dagegen hat er, wie PFITZNER, senkrecht die Cutis durchbohrende, bis an die tieferen Epidermiszellen gehende Fäserchen gefun-

den, nur waren dieselben feiner, theilten sich unter der Cutis und bogen in die horizontale Richtung um, statt direkt in die Tiefe zu gehen. Ob schon diese Fädchen durch Gold intensiv sich röthen, wagt CANINI doch nicht, dieselben für Nervenenden zu erklären, so lange nicht der Zusammenhang mit wirklichen Nerven nachgewiesen ist und macht darauf aufmerksam, dass auch die (schon von REMAK gesehene) radiären Stützfasern des Schwanzes durch Gold lebhaft sich färben.

In einer Nachschrift zu der Arbeit seines Schülers CANINI spricht auch GAULE über die vorliegende Frage sich aus und lässt, wenn ich ihn recht verstehe, die Nerven in das subcutane Zellennetz (die Cutiszellen von HENSEN) übergehen und von da in die Epidermis eintreten, wo sie mit den EBERTH-PFITZNER'schen Fasern zusammenhängen. Doch hält er die ganze Frage für nichts weniger als spruchreif und betrachtet namentlich die Art und Weise der Verbindung der Nervenenden mit dem subcutanen Zellennetz nicht als hinreichend klar gestellt und eben so wenig die Natur der intraepithelialen Fasern.

P. MITROPHANOW endlich glaubt an Goldpräparaten gefunden zu haben, dass die Nerven frei zwischen den Epidermiszellen mit Knöpfchen enden und keine Verbindung mit den Oberhautzellen eingehen (Arch. f. Anat. u. Phys., Phys. Abth. 1884, Heft III). MITROPHANOW bestreitet auch ganz entschieden, dass die EBERTH'schen Stäbe Nervenenden seien.

Indem ich mich nun zu meinen eigenen Beobachtungen wende, schildere ich zuerst den Bau der Cutis und der Gallerte des Schwanzes der Batrachierlarven. Die Cutis ist zuerst ein homogenes dünnes Häutchen (REMAK), welches dann mit dem Dickerwerden ganz und gar in feine Fibrillen zerfällt (EBERTH), die unter rechtem Winkel sich kreuzen und eine große Anzahl feiner, die Lamelle senkrecht durchsetzender Lücken oder Kanälchen zwischen sich enthalten. Unter dieser Cutislamelle und dicht an ihr liegt ein schon von REMAK gesehene Zellennetz (Cutiszellen HENSEN; subepithelialer Plexus z. Th. von GAULE), der durch seine Zierlichkeit und Regelmäßigkeit sich auszeichnet (HENSEN, VIRCH. Arch. Bd. XXXI, Fig. 8; Arch. f. mikr. Anat. Bd. IV, Fig. 5; CANINI-GAULE Fig. 4, 5) und je nach den Arten und Gattungen aus ungefärbten oder verschiedentlich pigmentirten, flachen, großen, reichlich anastomosirenden Zellen besteht. Mit diesem unter der gesammten Haut der Froschlarven sich dahinziehenden subcutanen Zellennetze hängen in den Säumen der Schwanzflosse eigenthümliche, bereits von REMAK gesehene radiäre Fasern zusammen, die von einer Fläche der Flosse zur anderen ziehen und offenbar als Stützfasern dienen. In ihrem Aussehen erinnern diese radiären Fasern (Fig. 40) sehr an Bindegewebsfibrillen, da dieselben jedoch in Gold (CANINI, ich) in Silber und in Farbstoffen wie Nerven sich färben

und, wie ich finde, in Trypsin sich lösen, während die Cutisfibrillen in diesem Reagens intakt bleiben, so sind dieselben wohl als Protoplasmafäden oder Zellenausläufer anzusehen, die wahrscheinlich von den Cutiszellen aus sich entwickeln, möglicherweise auch mit den inneren Zellen der Schwanzgallerte verbunden sind, wie CANINI dies gesehen zu haben glaubt. Eine Entscheidung über die Herkunft dieser radiären Fasern möchte ich für einmal nicht geben, da ich der Entwicklung derselben keine größere Aufmerksamkeit geschenkt habe, dagegen will ich noch anführen, dass dieselben in Höllestein oft zierlich quergestreift erscheinen, wie Muskelfibrillen, und an den Enden oft wie verbreitert oder getheilt (Fig. 10). Dass diese Fäden mit dem subcutanen Zellennetze in Verbindung stehen, halte ich für sicher, da man beim Verschieben des Tubus dieselben unmittelbar aus der Tiefe bis zu dem fraglichen Netze verfolgen kann.

Auf der anderen Seite halte ich es aber für eben so ausgemacht, dass dieselben bis in die Cutislamelle eindringen, in welcher bereits EBERTH eine große Anzahl sie durchsetzender Protoplasmafäden beschreibt, die er als Ausläufer der subcutanen Zellen ansieht (l. c. p. 492). Dies sind offenbar die nämlichen Fäserchen, die später auch PFITZNER und CANINI beschreiben und abbilden und lassen sich diese Gebilde schon ohne Färbung an feinen Schnitten und Falten der Cutislamelle leicht erkennen. Nach außen gehen diese Fäserchen, in Betreff deren Feinheit meine Wahrnehmungen mit denen von CANINI übereinstimmen, bis an die tieferen Epidermiszellen heran, dagegen sah ich dieselben niemals weiter in oder zwischen diese Zellen vordringen und fand sie auch niemals nach Ablösung der Epidermis an der freien Cutisfläche vorstehen. Die Verlängerungen der betreffenden Cutisfäserchen nach der anderen Seite, die PFITZNER und CANINI abbilden, halte ich theils für Enden der radiären Stützfasern, theils für Nervenenden, muss jedoch die Frage offen lassen, in wie weit auch die Cutiszellen an der Bildung derselben sich betheiligen (EBERTH). Für EBERTH'S Ansicht spricht, dass später, wie auch ich fand, die Lücken der Cutis sich vergrößern und dickere Protoplasamassen führen, die nach EBERTH selbst Kerne enthalten und von ihm als Vorläufer der eigentlichen späteren Cutiszellen angesehen werden. Vielleicht liegt die Wahrheit in der Mitte und sind die die Cutislamelle durchsetzenden Fäserchen theils Ausläufer der Cutiszellen, theils Nervenenden und radiäre Fasern.

In der Schwanzgallerte selbst befinden sich außer den Gefäßen und Nerven zweierlei Zellen, erstens farblose oder pigmentirte verästelte anastomosirende Zellen (Gallertzellen) der mannigfaltigsten Gestalt und zweitens lymphoide Zellen mit amöboider Bewegung in wechselnder

Anzahl. Zur Epidermis mich wendend bemerke ich zunächst, dass von dem Flimmerkleide, das ganz junge Larven zeigen, bei gewissen Arten auch später Bruchstücke sich erhalten. So sah ich bei Larven von *Rana esculenta* und besonders bei solchen von *Hyla* am Schwanze ganz vereinzelte Flimmerzellen mit kolossal langen Wimpern mitten unter gewöhnlichen Oberhautschüppchen, ein Verhalten, das auch LEYDIG gesehen zu haben scheint (Hallenser Festschrift, 1879, p. 159). Die Cuticula löst sich bei Behandlung mit sehr diluirter Essigsäure sehr leicht im Zusammenhange ab, zeigt jedoch die Zellengrenzen durch zarte Linien deutlich an, die in gewissen Fällen an den Knotenpunkten leicht verdickt sind.

Am meisten Beachtung verdienen die eigenthümlichen, von EBERTH entdeckten stabförmigen Körper in den tieferen Epidermiszellen, weil PFITZNER dieselben für Nervenenden erklärt und regelmäßig zwei solche Körper in einer Zelle annimmt. Ich kann jedoch nicht umhin, wie CANINI, gegen die Darstellung von PFITZNER mich auszusprechen und muss, auf die Untersuchung der Stäbe bei allen unseren gewöhnlichen Batrachiern gestützt, auf das Bestimmteste behaupten, dass die Beschreibung dieses Autors nur für ganz vereinzelte Fälle passt. Formen dagegen, wie sie EBERTH in seinen Fig. 12, 14, 16—25 abbildet, sind ganz gewöhnlich und zu diesen kommen dann noch aus der Epidermis des Rumpfes viel verwickeltere (Fig. 11 C), in denen der Kern der betreffenden Zellen von einem geschlossenen fischreusenähnlichen Korbe von 15 bis 20 Stäben rings umfasst wird (siehe auch LEYDIG, l. s. c. Taf. IX, Fig. 32, die zwei Zellen mit breiter Basis). Besondere Beachtung verdienen unter diesen Formen diejenigen, bei denen die Stäbe das tiefe Ende ihrer Zellen nicht erreichen, wie bei EBERTH die Fig. 10, 11, 12, 15, meine Fig. 11 A, denn dieselben beweisen unwiderleglich, dass die fraglichen Gebilde keine Nervenenden sein können (siehe auch MITROPHANOW, l. c.). Weniger Gewicht will ich darauf legen, dass Stabzellen bei jüngeren Larven am Saume der Schwanzflosse nicht vorkommen, denn es bilden sich dieselben im Allgemeinen von der Achse gegen die Peripherie fortschreitend aus und nähern sich um so mehr dem Flossensaume, je größer die Larven werden.

Die Stäbe sind an isolirten Epidermiszellen und an frischer Epidermis in situ mit Leichtigkeit zu sehen und bedarf man hierzu keiner Farbstoffe. Ich bemerke jedoch, dass dieselben an ganz frischer Oberhaut im Anfange sehr durchsichtig und blass sind und erst nach und nach deutlicher werden. In Betreff ihrer Reaktionen verweise ich auf EBERTH und was die Deutung dieser Gebilde betrifft, so weiß ich auch nichts Anderes zu sagen, als dass dieselben einen eigenthümlich

geformten Zelleninhalt von unbekannter chemischer Beschaffenheit und Funktion darstellen.

Ich komme nun zur Beschreibung der von mir in der Oberhaut von gewissen Batrachierlarven gefundenen Stiftchenzellen (Zool. Anz. 1885, Nr. 200). Betrachtet man die Oberhaut des Schwanzes einer lebenden oder eben getöteten Froschlarve von der Fläche, so fallen einem bei sorgfältiger Durchmusterung derselben bald eigenthümliche rundliche oder rundlich-eckige Körper auf, die in gewissen Abständen die oberflächlichen Pflasterzellen zu unterbrechen scheinen (Fig. 12, 13). Genauer angesehen ergibt sich, dass diese Körper unterhalb der oberflächlichen Pflasterzellen ihre Lage haben (Fig. 13), indem die Grenzlinien von drei oder vier solchen Zellen über dieselben hinweglaufen. Die Kontouren der Pflasterzellen stoßen in der Mitte der eigenthümlichen Körper zusammen und hier erkennt man einen kleinen glänzenden runden Punkt, der beim Verschieben des Tubus über die Ebene der Oberhaut noch eine kurze Zeit lang sichtbar bleibt und dann verschwindet, somit ein kurzes Stäbchen oder Stiftchen darstellt. Setzt man Essigsäure in geringer Menge zu, so kommt sowohl in den gewöhnlichen Oberhautzellen als auch in diesen stiftchenträgenden Körpern ein Kern zum Vorschein (Fig. 19) und hat man es somit mit stiftchenträgenden Zellen zu thun.

Weitere Aufschlüsse geben Profilansichten, die man am Rande der Schwanzflosse mit Leichtigkeit gewinnt. Dieselben lehren, dass jede Stiftchenzelle ein birnförmiger Körper ist, der in der Regel die ganze Dicke der Oberhaut einnimmt und mit der Basis der Cutis auflagert, während die Spitze die freie Oberfläche erreicht und hier ein frei stehendes kurzes Stiftchen zeigt, das vollkommen unbeweglich ist (Fig. 14).

Näher auf diese eigenthümlichen, wie es scheint, noch von Niemand gesehenen Stiftchenzellen eingehend, bemerke ich in erster Linie, dass dieselben nur an frisch eingefangenen Larven oder an gut genährten und gut gehaltenen Individuen aus einem Aquarium schön und deutlich zu sehen sind. Waren die Larven Insulten ausgesetzt, wie z. B. durch Schütteln beim Transport, oder durch andere Vernachlässigungen, so ist es oft unmöglich, auch nur eine gut erhaltene Stiftchenzelle wahrzunehmen, oder es finden sich solche spärlich oder stark verändert. Erste Regel ist daher nur ganz frische, wohl erhaltene Larven zu untersuchen.

Der Körper der Stiftchenzellen ist meist birnförmig, so jedoch, dass bei den einen derselben die Höhe der Breite an der Basis gleich ist, bei den anderen die letztere in maximo um das Doppelte übertrifft, welche Elemente dann eiförmig zu nennen sind. Die Lage anlangend, so reichen,

wie schon bemerkt, die einen Stiftchenzellen bis auf die Cutis (Fig. 14 C), während andere durch die tiefe Lage der Oberhautzellen von derselben gesondert sind (Fig. 14 A, B, D), welche jedoch in diesem Falle keine gestreckte Form besitzen, sondern mehr abgeplattet erscheinen. Im Umkreise einer jeden Stiftchenzelle findet sich ein besonders von der Fläche leicht erkennbarer heller Raum (Fig. 12, 13), der an abgeschnittenen Schwänzen bald so sich verbreitert, wie die angeführten Figuren ihn zeigen und regelmäßig von Fäserchen durchsetzt ist, die ich als Protoplasmafäden deute, die zu den umgebenden Zellen gehen. Bezüglich auf den Bau, so erscheinen die Stiftchenzellen sonst hell wie die Oberhautzellen und fein granulirt, häufig auch streifig in der Art, dass die Streifen in der Längsrichtung verlaufen und von oben gesehen gegen das Stiftchen zu konvergiren. Der Kern ist nicht leicht zu erkennen, denn es schrumpfen die Stiftchenzellen in den meisten Reagentien zu glänzenden mehr homogenen Körperchen zusammen und ist nur Essigsäure zum Nachweise derselben zu empfehlen. Derselbe ist klein, rund oder länglich rund, und lässt manchmal einen Nucleolus erkennen.

Der am schwersten zu erforschende Theil dieser Elemente sind die Stiftchen, weil dieselben in keinem der von mir bisher erprobten Reagentien, auch in Osmiumsäure verschiedener Concentration nicht, sich intakt erhalten. Frische in Wasser untersuchte Schwänze zeigen dieselben am deutlichsten am Rande, als blasse, 3—5 μ lange, schmale, aber von zwei Kontouren begrenzte Fasern (Fig. 14 A, D), die vom spitzen Ende der betreffenden Zellen gerade herausstehen. In der großen Mehrzahl der Fälle trägt eine Stiftchenzelle nur ein Stiftchen, doch habe ich an Profilansichten ganz sicher wiederholt Zellen mit zwei Stiftchen und selbst mit dreien solchen gesehen (Fig. 14 B, C) und bei Betrachtung dieser Organe von der Fläche bekommt man Bilder, die auf noch größere Komplikationen schließen lassen (Fig. 13 B). An abgeschnittenen Schwänzen nämlich quellen in Wasser die Stiftchen etwas auf und erscheinen dann von oben nicht mehr als einfache Punkte, sondern ganz entschieden aus einer Mehrzahl kleiner dicht beisammen stehender Pünktchen bis zu sieben und acht zusammengesetzt. An ganz frischen Objekten sah ich höchstens drei Pünktchen und an Profilansichten auch nie mehr als drei Stiftchen, nichtsdestoweniger möchte das erwähnte Verhalten auf eine Zusammensetzung dieser Anhänge aus noch feineren Fäserchen schließen lassen.

Das Verhalten der Stiftchenzellen gegen Reagentien ist folgendes. An abgeschnittenen Schwänzen erhalten sich dieselben in gewöhnlichem Wasser lange Zeit (5—7 Stunden) recht gut, nur bilden sich manchmal im Inneren kleine Vacuolen, ferner wird nach und nach der helle von

Protoplasmafäden durchzogene Raum um dieselben breiter und quellen die Stiftchen etwas auf. Nach längerer Zeit (10—20 Stunden) werden entweder die Vacuolen zahlreicher oder, und dies ist die Regel, es wandeln sich die Zellenleiber in unregelmäßig zackige und sternförmige granulirte Gebilde um, die von einem größeren hellen Hohlraume umgeben sind. In Alkohol, Chromsäure, ferner in Metallsalzen einer gewissen Konzentration schrumpfen die Zellen und werden zu kleineren zackigen, glänzenden, homogen erscheinenden Körpern, die von einem weiteren Hohlraume umgeben sind und keine Spur der Stiftchen zeigen (Fig. 15, 16). In Silber werden die Zellen braunschwarz, wobei der mittlere Theil derselben, die Gegend der Stiftchen, am intensivsten sich färbt. Goldchlorid macht dieselben roth, Osmium gelb in verschiedenen Nuancen. Am besten erhalten sich die Zellen in dünnen Osmiumlösungen (1 : 1000) und dünnen Goldlösungen (1 : 2000) und habe ich in letzteren wiederholt die Stiftchen von der Fläche und am Rande, wenn auch verkürzt, gesehen.

Die Breite der Stiftchenzellen beträgt 11—22 μ und die Höhe von 19—26 μ . Die Stiftchen messen 4—5 μ in der Länge und 1 μ und etwas darunter in der Breite.

Das Vorkommen anlangend so finden sich die Stiftchenzellen in großer Anzahl und am sichersten und leichtesten nachzuweisen bei unseren beiden Fröschen, *Rana esculenta* und *fuscata*, am ganzen Schwanz, sowohl in der Gegend der Achse als am Flossensaume, meist vereinzelt und nur in seltenen Fällen zu zweien beisammen (Fig. 18). Von ihrer Menge giebt die Fig. 17 eine gute Vorstellung und nach einer Bestimmung bei *Rana esculenta* ist ihre Anzahl im Mittel auf 1 qmm 79, was für den Schwanz größerer Larven für beide Seiten 20 000—30 000 Stiftchenzellen ergibt. Am Rumpfe und Kopfe habe ich das Vorkommen von Stiftchenzellen noch nicht mit Sicherheit nachzuweisen vermocht, abgesehen von dem auf den Rücken übergehenden Flossensaume. Das Hauptpigment setzt hier der Untersuchung bedeutende Schwierigkeiten; immerhin gewinnt man nach Entfernung desselben oft ganz gute Bilder. An diesen sehe ich nun zwischen der oberflächlichen und mittleren der hier vorkommenden drei Zellenlagen runde und ovale, homogen aussehende kernhaltige Körper, die jedoch die Oberfläche nicht erreichen, in ziemlicher Zahl, die ich geneigt bin für die Vorläufer der von EBERTH (Untersuchungen zur norm. und path. Anat. der Froschhaut. Leipzig 1869. Taf. I, Fig. 2. p. 1, 2) und FR. E. SCHULZE beschriebenen einzelligen Drüsen der erwachsenen Thiere zu halten. Andere spärliche Bildungen erinnerten durch ihre mehr oberflächliche Lage an die Stiftchenzellen, ließen jedoch keine Stiftchen erkennen, so dass ich schließ-

lich zum Ergebnis kam, dass diese Bildungen am Rumpfe und Kopfe fehlen.

Eben so wenig konnte ich bei erwachsenen Fröschen am Rumpfe und an den Extremitäten Stiftchenzellen nachweisen und fanden sich hier von ähnlichen Bildungen nur die vorhin genannten einzelligen Drüsen, deren Zahl jedoch viel größer war als bei Larven.

Ungefähr in derselben Weise wie bei *Rana* und in derselben großen Anzahl finden sich die Stiftchenzellen auch bei *Hyla*, doch sind dieselben bei dieser Gattung viel schwerer zu sehen und ist es mir nicht gelungen, die Stiftchen am Rande in Profilansichten zu erkennen, obgleich die Flächenbilder über ihr Vorkommen keinen Zweifel ließen. Bei Krötenlarven habe ich Stiftchenzellen auch gefunden, doch blieb mir die Species unbekannt und habe ich auf der anderen Seite auch viele schwarze Bufonenlarven untersucht, bei denen ich keine Stiftchenzellen aufzufinden vermochte, so dass ich über diese Gattung am wenigsten Bestimmtes auszusagen vermag.

Vergeblich waren meine Bemühungen bei *Bombinator* und *Pelobates*. Beim ersten setzt das schwarze Zellengitter und die großen gelben Pigmentzellen der Untersuchung große Hindernisse. Nichtsdestoweniger glaube ich hätten die Stiftchenzellen mir nicht entgehen können, wenn sie vorhanden wären. Auch *Pelobates* zeigte keine Stiftchenzellen und war Alles, was ich hier am frischen Objekte fand, dass hier und da tiefer liegende Zellen der Oberhaut mit kleinen Endflächen zwischen die oberflächlichen abgeplatteten Zellen hineinragten. Solche Verhältnisse fanden sich jedoch weder bei allen Individuen, noch auch bei einem bestimmten Individuum überall und vermag ich daher auf dieselben kein größeres Gewicht zu legen. Auffallend war dagegen, dass an *Pelobates*schwänzen, die nach der Methode von PRITZNER (l. c. p. 731) mit Gold behandelt waren, in der Epidermis außer den großen oberflächlichen Elementen und den tieferen EBERTH'schen Stäbchenzellen eine große Anzahl kleinerer runder und ovaler Elemente sich fanden, deren intensiv rothe Färbung genau mit derjenigen der Stiftchenzellen der Seitenorgane übereinstimmte. Weiteres war über diese Gebilde nicht zu ermitteln und so bleibt dahingestellt, was sie bedeuten.

Keine Spur von Stiftchenzellen boten die Larven von *Triton*, *Salamandra maculata* und *Siredon*.

Zellen mit Stiftchen, die in einer solchen Menge, Beständigkeit und typischen Lagerung vorkommen, wie bei den Froschlarven und *Hyla*, dürfen vermuthungsweise als nervöse Endapparate angesehen werden, um so mehr, als diese Larven in den Organen der Seitenlinie Stiftchenzellen besitzen, die zwar durch die viel größere Länge der Stiftchen und

ihre Anordnung in Gruppen abweichen, aber sonst in der Form und vor Allem in dem Verhalten gegen Reagentien, mit den von mir aufgefundenen Organen übereinstimmen. Die Hauptfrage ist nun aber die, ob auch zu den Stiftchenzellen Nerven sich verfolgen lassen, eben so, wie zu den Organen der Seitenlinie, die ja ihren eigenen Nerven besitzen.

Die Untersuchung der Nervenenden der Batrachierlarven ist eine ungemein schwierige Sache und kann ich mich nicht rühmen, dieselbe nach allen Seiten erledigt zu haben. Doch glaube ich über zwei Punkte Aufschluss geben zu können und das sind die: erstens dass die Nerven durch die Cutis hindurchtreten und innerhalb der Epidermis enden und zweitens, dass bei den Thieren, bei denen Stiftchenzellen vorkommen, diese Organe einen wohl sehr bedeutenden Theil der Nervenendigungen darstellen. Zur Verfolgung der Nervenenden dienten neben frischen Präparaten die schon oben namhaft gemachten Reagentien, meine sehr diluirte Essigsäure, die Chrom-Osmium-Essigsäure von FLEMMING und sehr dünne Osmiumlösungen von $\frac{1}{1000}$ — $\frac{1}{3000}$. Außerdem wurde auch Gold in verschiedenen Konzentrationen in Anwendung gezogen, doch ergab dasselbe niemals, auch in der Weise angewendet, die MITROPHANOW empfiehlt, eine Färbung der Nervenenden in der Epidermis, wie z. B. in der Hornhaut, und ließ auch überhaupt die Nervenenden meist undeutlicher vortreten als die anderen Reagentien.

Was nun erstens die Stiftchenzellen anlangt, so stellen die Fig. 13, 15, 16, 20 die überzeugendsten Fälle von Verbindungen derselben mit Nerven dar, die mir vorgekommen sind. Die Fig. 13 A, B, 20 entstammen frischen Objekten, die Fig. 15, 16 Goldpräparaten. Außer diesen bei Rana gesehenen Verbindungen habe ich noch bei einer jungen Hyla, deren Schwanz 6 mm maß, an einem Chrom-Osmium-Essigsäurepräparate zwei, wie mir schien, unzweifelhafte Verbindungen von Stiftchenzellen mit zarten Nervenenden gefunden. Ferner habe ich bei Rana Präparate dargestellt, die ein direktes Durchtreten der Nerven durch die Cutis zeigten (Fig. 24), ohne dass dieselben Verbindungen mit dem Netze der Cutiszellen eingingen. Andere Nervenfäserchen ließen sich wenigstens bis an die Cutiszellen verfolgen. Die Hautstücke, an denen ich diese Beobachtungen machte, waren mit verdünnter Essigsäure behandelt und besaßen keine Epidermis mehr. Ich konnte daher auch das weitere Verhalten der Nerven nicht verfolgen und bemerke nur, dass ich nirgends ein Vorstehen der Nervenenden über die Oberfläche der Cutislamelle wahrzunehmen im Stande war.

Isolirt man die Epidermiszellen in verdünnter Essigsäure, Alkohol von 10—20%, dünner Chromsäure etc., so braucht es einige Übung,

um die Stiftchenzellen aus den anderen Epidermiszellen herauszufinden und an solchen sieht man dann hier und da einen Anhang, wie ihn die Fig. 19 B zeigt, der möglicherweise der ansitzende Nerv ist. Andere Stiftchenzellen sind kegelförmig, mit Andeutung der Stiftchen, aber ohne ansitzende Nervenfasern (Fig. 19 A).

Angesichts dieser Thatsachen scheint es mir erlaubt, die Stiftchenzellen mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit als besondere Nervenendzellen zu deuten und dieselben in die nämliche Kategorie von Sinnesorganen zu bringen, wie die Organe der Seitenlinie.

Die weitere Frage ist nun die: Haben die Batrachierlarven mit Stiftchenzellen am Schwanz noch andere Nervenendigungen und wie verhalten sich die Larven, die dieser Organe entbehren? Den ersten Punkt anlangend, so bin ich nicht in der Lage, eine bestimmte Antwort abzugeben. Von vorn herein scheint die große Zahl der Stiftchenzellen von ungefähr 80 auf 1 qmm bei *Rana* zu genügen, um die Nervenenden am Schwanz zu decken, denn es ist die Zahl der wirklichen Nervenenden nicht so groß, als sie auf den ersten Blick erscheint, wenn man den ungemein reichen Nervenplexus älterer Larven allein in Betracht zieht. Sucht man nämlich an einem solchen Plexus die wirklichen Endigungen auf, d. h. die feinsten Fäserchen, die nicht zu anderen Nerven sich verfolgen lassen, sondern dicht an der Cutis und dem Epithel dem Blicke sich entziehen, so ist die Zahl derselben doch nicht auffallend groß. Immerhin ist eine genaue Bestimmung der Anzahl derselben unmöglich und muss daher auf eine Entscheidung in Betreff der ersten Frage verzichtet werden.

Was die Nervenenden am Rumpfe und Kopfe der Larven mit Stiftchenzellen und bei den Larven, die diese Organe entbehren, anlangt, so führen meine Wahrnehmungen zur Annahme von Nervenenden in der Epidermis, ohne Genaueres über dieselben angeben zu können. Verbindungen der Nerven mit den sternförmigen Zellen des Mesoderms, sei es mit den Gallertzellen, sei es mit den oberflächlichen Cutiszellen, vermag ich nicht anzunehmen, obgleich ich zugebe, dass es oft den Anschein hat, als ob, wie HENSEN, EBERTH und GAULE es schildern, Nervenenden in das Netz der letzteren einträten. Wenn man jedoch erwägt, dass in vielen solchen Fällen eine genauere Untersuchung nur eine Nebeneinanderlage oder eine Kreuzung der zweierlei Bildungen aufdeckt und dass bei der Zartheit der Theile, um die es sich handelt, auch die bestmöglichen Wahrnehmungen noch Zweifel gestatten, so kann man unmöglich geneigt sein, die erwähnte Verbindung auch nur als wahrscheinlich zu betrachten, um so mehr, als gegen eine solche Annahme von vorn herein

manche andere Gründe sich geltend machen, die hier nicht weiter zu erörtern sind.

Für ein Eintreten der Nerven in die Epidermis spricht vor Allem der Umstand, dass bei allen Larven die feinsten Nervenenden dicht an der Cutis liegen, so wie dass die Cutislamellen überall und ohne Ausnahme von feinen Porenkanälchen durchsetzt sind. Wenn nun auch diese Kanälchen größtentheils von Ausläufern der Cutiszellen und radiären Fasern erfüllt sind, so steht doch der Annahme, dass sie zum Theil auch Nerven enthalten, nichts im Wege, da solche durchtretende Nerven bei den Larven mit Stiftchenzellen wirklich beobachtet wurden. Dagegen wage ich über die Art und Weise der Nervenendigung in der Epidermis keine Vermuthung und bemerke nur, dass es eben so nahe liegt, eine Verbindung der Nerven mit gewissen Epidermiszellen anzunehmen, als dieselben frei zwischen den Zellen enden zu lassen, wie MITROPHANOW dies annehmen zu dürfen glaubt. Mit Bezug auf die Untersuchungen dieses Autors sei übrigens noch bemerkt, einmal, dass derselbe nicht angiebt, auf welche Batrachierlarven seine Angaben sich beziehen und zweitens, dass es mir bei Larven von *Rana esculenta*, die genau nach seiner Methode behandelt wurden, nicht gelungen ist, die letzten Nervenenden deutlich zu machen. Feine varicöse Fäserchen liegen hier allerdings in erheblicher Anzahl zwischen den Oberhautzellen, allein dieselben ergeben sich bei genauer Prüfung stets als Ausläufer der stark verästelten Pigmentzellen der Epidermis.

Für die Ansicht von HENSEN, dass die Nerven an 'den Nucleoli aller Epidermiszellen enden, so wie für die von PFITZNER, dass die Nerven in jeder Zelle mit zwei Fäserchen auslaufen, ergaben dagegen meine Erfahrungen keine Anhaltspunkte, wie schon oben genügend aus einander gesetzt wurde und möchte ich hier gegen beide Hypothesen noch den gewichtigen Grund zur Geltung bringen, dass bei allen Batrachierlarven die Zahl der nachweisbaren feinsten Ausläufer des Nervenplexus, die als Enden angesprochen werden dürfen, viel zu spärlich ist, um alle Epidermiszellen zu versorgen.

Die Deutung der Stiftchenzellen als besondere Sinnesapparate giebt zu gewissen Bedenken Veranlassung, die ich im Interesse der Aufklärung der Frage noch besonders hervorhebe.

Auffallend ist vor Allem, dass die Stiftchenzellen nach meinen bisherigen Ermittlungen nicht allen Batrachierlarven zukommen, sondern bei *Pelobates* und *Bombinator* und vielleicht auch bei gewissen *Bufo*nen ganz fehlen. Die Richtigkeit meiner Beobachtungen vorausgesetzt würden somit diese Sinnesorgane anders sich verhalten als diejenigen der Seitenlinie, die, so viel man weiß, bei allen Arten und Gattungen vorhanden sind.

Zweitens erregt es ein gewisses Bedenken, dass die Stiftchenzellen nur am

Schwanze und nicht auch an den übrigen Körpertheilen der Larven vorkommen. Diese Thatsachen sind nun übrigens nicht der Art, dass von vorn herein der Schluss als unberechtigt erschiene, dass die Stiftchenzellen Sinnesapparate sind — denn es zeigen ja auch andere sensible Endorgane, wie z. B. die PACINI'schen Körperchen und die zahlreichen anderweitigen Gefühlsorgane ähnliche Verbreitungsverhältnisse — immerhin legen sie die Frage nahe, ob die Stiftchenzellen nicht auch eine andere Deutung zulassen.

In erster Linie könnte man vielleicht daran denken, die Stiftchenzellen aus Umbildungen eines Theiles der früheren Flimmerzellen der jungen Larven abzuleiten, eine Vermuthung, zu Gunsten welcher auch das Vorkommen mehrerer Stiftchen an einer Zelle sich verwerthen ließe. Auf der anderen Seite spricht jedoch die eigenthümliche Lage der Stiftchenzellen zu den oberflächlichen Oberhautzellen gegen eine solche Annahme, so wie der Umstand, dass, wie wir oben sahen, noch bei großen Larven vereinzelt Flimmerzellen mit kolossal langen Wimpern vorkommen, die keine Spur von Beziehungen zu Stiftchenzellen zeigen. Es müsste somit, um diese Hypothese zu retten, angenommen werden, dass nur einzelne Flimmerzellen in Stiftchenzellen sich umbilden, und hierbei zugleich von der Oberfläche in die Tiefe treten, die anderen zahlreicheren dagegen zu gewöhnlichen Oberhautzellen sich gestalten, eine Auffassung, für welche keinerlei Erfahrung spricht. Eine bestimmte Entscheidung wird wahrscheinlich die Untersuchung junger, noch mit dem Flimmerkleide versehener Larven geben, von denen ich vermuthe, dass sie schon Stiftchenzellen besitzen.

Eine andere Deutung der Stiftchenzellen ist mir brieflich von einem Kollegen, dessen Namen zu nennen ich nicht berechtigt bin, nahe gelegt worden und zwar die, dass dieselben lymphoide oder Wanderzellen seien, welche in Folge des Druckes durch die cylindrischen tiefen Epidermiszellen den Habitus der Stiftchenzellen der Sinnesorgane der Seitenlinie erhalten haben. — Da die Gallerte des Schwanzes der Batrachierlarven, wie wir oben sahen, viele lymphoide Zellen enthält, so ist die Möglichkeit nicht abzuweisen, dass dieselben in die Oberhaut eindringen. Auch wäre es ja denkbar, dass solche Wanderzellen in der Oberhaut eine Kegelform annehmen und mit einem oder mehreren Pseudopodien durch die Kittsubstanz zwischen den oberflächlichen Oberhautzellen nach außen treten, welche Fortsätze dann die von mir sogenannten Stiftchen darstellen würden.

Prüft man diese Frage sorgfältig, so ergiebt sich Folgendes:

1) Die lymphoiden Zellen der Schwanzgallerte und die Stiftchenzellen haben einen ganz verschiedenen Habitus. Die ersteren sind glänzende, homogene, eher dunkel aussehende Gebilde, die letzteren blass, wie die Epidermiszellen, und fein punkirt oder gestreift mit Streifen, die gegen die Stiftchen zu konvergiren.

2) An den Stiftchenzellen und deren Stiftchen sind keinerlei Bewegungen wahrzunehmen und erscheinen dieselben nicht nur an frischen Schwänzen, sondern auch an lebenden Larven als eben so unveränderliche Bildungen, wie die Stiftchenzellen der Seitenorgane.

3) Wenn die Stiftchenzellen in die Epidermis eingewanderte lymphoide Zellen wären, so erschiene die große Übereinstimmung derselben in der Form und Lage und in der Länge der Stiftchen ganz unbegreiflich; amöboide Wanderzellen müssten vielmehr in der Epidermis nothwendig eine eben so große Menge abweichender Formen darbieten, namentlich was ihre Ausläufer betrifft, wie an anderen Orten.

4) Auf die Beziehungen der Stiftchenzellen zu den Nervenenden darf auch ein

gewisses Gewicht gelegt werden. Denn wenn auch vielleicht keine meiner Beobachtungen über Verbindungen beider Theile als eine ganz sichere sich bezeichnen lässt, so ist doch immerhin auffallend und bedeutungsvoll, dass in einer ziemlichen Zahl von Fällen Nervenenden nicht weiter als bis zu Stiftchenzellen zu verfolgen waren.

5) Erwähnung verdient ferner, dass die Stiftchenzellen in Gold- und Silber-salzen eben so sich färben, wie die Zellen der Seitenorgane, während die lymphoiden Zellen der Schwanzgallerte in dieser Beziehung sich indifferent verhalten.

6) Eine in neuester Zeit vorgenommene Untersuchung der lymphoiden Zellen von Larven von *Rana esculenta* hat Folgendes ergeben :

- a) Diese Zellen sind in sehr wandelbarer Menge vorhanden und finden sich in der Regel in der Gegend der Schwanzspitze in der größten Zahl. Noch reichlicher trifft man dieselben in allen Fällen, in denen der Schwanzsaum Verletzungen erlitten hat, wie Einrisse oder Substanzverluste.
- b) Die Menge der lymphoiden Zellen und der Stiftchenzellen steht in keinem bestimmten Verhältnisse, vielmehr ist die Zahl der letzteren Elemente, so viel ich ermitteln konnte, stets wesentlich dieselbe, die der lymphoiden Zellen eine ungemein wandelbare.
- c) Ein Eindringen einer gewissen Zahl der lymphoiden Elemente in die Epidermis ist in hohem Grade wahrscheinlich und zwar finde ich sowohl zwischen den Epidermiszellen Bildungen, die kaum eine andere Deutung zulassen, als auch im Inneren der Epidermiszellen selbst. Letztere Gebilde sind zum Theil farblos, zum Theil mit größeren oder kleineren gelbrothen, braunen oder schwärzlichen Pigmentkörnern von verschiedener Größe versehen, einfach oder doppelt, oft deutlich kernhaltig und liegen gewöhnlich wie in einem besonderen, scharf begrenzten Hohlraume der Zelle. Weder die einen noch die anderen dieser Gebilde haben die geringste Ähnlichkeit mit Stiftchenzellen.

Aus Allem hier Angeführten ziehe ich den bestimmten Schluss, dass die Stiftchenzellen und die lymphoiden Zellen nichts mit einander zu thun haben und halte mich für voll berechtigt, die Hypothese aufzustellen, dass die ersteren besondere Nervenendorgane sind.

II. Allgemeine Betrachtungen über den Bau der Nervenfasern.

Meine Untersuchungen über die Nervenfasern der Batrachierlarven führen zu einigen allgemeinen Schlüssen über den Bau dieser wichtigen histologischen Elemente, die ich hier in Kürze zusammenstelle, ohne die Absicht zu haben, ausführlich in eine Diskussion der mannigfachen noch obwaltenden Streitfragen einzugehen.

1) Der Achsencylinder.

Die Batrachierlarven lehren, dass die letzten Nervenenden feinste Fäserchen mit Varicositäten darstellen, die, man mag dieselben noch so zart sich vorstellen, im histologischen Sinne nicht als flüssig, sondern als fest zu bezeichnen sind. Ganz dieselbe Beschaffenheit haben die Nervenenden an allen anderen Orten, wo sie als Fasern auftreten, wie in

den elektrischen Organen, in der äußeren Haut, in Schleimhäuten, in den glatten Muskeln etc.

Keinem Zweifel unterliegt es ferner, dass bei den Larven viele dieser feinsten blassen Fäserchen später zu den Achsencylindern dunkelrandiger Nervenfasern sich umgestalten und dass da, wo solche marklose Fasern bei erwachsenen Geschöpfen vorkommen, dieselben in die echten Achsencylinder der markhaltigen Elemente sich fortsetzen.

Der Schluss, der aus diesen Thatsachen mit Nothwendigkeit sich ergibt, ist der, dass die Achsencylinder kein flüssiger, sondern ein fester Bestandtheil der Nervenfasern sind.

Dieses Ergebnis steht mit einer neuen Darstellung von C. KUPFFER in Widerspruch (Sitzungsber. der bair. Akad. Bd. XIII. 1883 p. 466), der zufolge der Untersuchung in Osmium erhärteter und mit Säurefuchsin gefärbter Nerven des Frosches den Satz aufstellt: »Der Achsenraum enthält die Nervenfibrillen, die locker im Nerven-serum flottiren. Ein irgend kompakter ‚Achsencylinder‘ ist ein Artefact.«

Mit diesem Satze, der längst behauptetes in etwas veränderter Form wiederholt, kann ich mich unmöglich einverstanden erklären und stelle ich gerade umgekehrt, wie schon vor vielen Jahren in meiner mikroskopischen Anatomie, als ich den Achsencylinder fast allen Mikroskopikern gegenüber als normalen Nervenfasernbestandtheil in Schutz nahm, die These auf, der Achsencylinder ist eine gut begrenzte Faser und als solche kein Kunstprodukt.

Fasse ich in erster Linie die neuen Beweise von KUPFFER ins Auge, so ergeben sich dieselben für mich als wenig überzeugend. In seiner Figur A enthält der Achsenraum der Nervenfasern bald viele Fibrillen, die denselben ganz oder fast ganz erfüllen, bald wenige oder fast gar keine solchen. Dann zeigen eine Menge der dargestellten Nervenfasern im Achsenraume größere oder kleinere, intensiv gefärbte Flecken, wie Kerne, die offenbar geschrumpfte Theile darstellen, während andere Fasern von diesen Gebilden nichts enthalten! Wenn Reagentien die Elemente so mannigfach verschieden umgestalten, wie diese Figur zeigt, so können dieselben unmöglich bestimmte Aufschlüsse über feinere Strukturverhältnisse liefern und muss ich wenigstens es ablehnen, auf Grund solcher Beobachtungen den Achsencylinder aus der Reihe der normalen Nervenbestandtheile zu streichen.

Diesem, wie mir scheint, verunglückten Beweise gegenüber und im Anschlusse an die Eingangs erwähnten Thatsachen hebe ich nun noch Folgendes hervor:

Erstens. Die Achsencylinder lassen sich in ganz frischen Nerven

(Mikr. Anat. Bd. I, p. 403) und vor Allem am ganz frischen Gehirn und Mark durch Zerzupfen in indifferenten Lösungen, wie Kochsalz, Zucker etc. in jedem Falle leicht und schnell isoliren und zwar genau in der Gestalt, die auch an den todtten Theilen gefunden wird. Die einzige Möglichkeit, auch in diesen Fällen eine sekundäre Bildung der Achsencylinder zu statuiren, wäre durch die Annahme gegeben, dass der Achsenraum neben den Achsenfasern eine spontane und schnell gerinnbare Flüssigkeit enthält, für welche jedoch, wie selbst KUPFFER sagt (p. 473), kein zwingender Grund vorliegt und die ich um so mehr abweise, als ich gezeigt habe, dass der Achsencylinder mit der einzigen spontan gerinnenden normalen, eiweißartigen Substanz, dem Faserstoffe, nicht übereinstimmt (Mikr. Anat. II, p. 462).

Zweites. Betupft man einen lebenden Nerven, z. B. den auf einem Objektträger liegenden durchschnittenen Ischiadicus eines Frosches am peripheren Ende mit Eisessig, so quellen augenblicklich alle Achsencylinder in erstaunlichen Längen hervor und ergeben sich, verglichen mit den in indifferenten Lösungen dargestellten, als stark gequollen und sehr blass.

An eine Gerinnung *intra vitam* zu denken, ist in diesem Falle ganz unmöglich und noch weniger wird man eine solche durch die Essigsäure entstehen lassen wollen, welche gerade umgekehrt die Achsencylinder aufquellen macht und beim Kochen löst (Mikr. Anat. Bd. II, p. 401).

Drittens. In frischen PACINI'schen Körperchen sieht man den Achsencylinder der eintretenden Nervenfasern im Inneren im Längsbilde und an scheinbaren Querschnitten gut begrenzt und keine Spur eines in Flüssigkeit flottirenden Fibrillenbündels.

Viertens. Wenn KUPFFER's Ansicht richtig wäre, so würde aus derselben folgen, dass auch die Achsencylinderfortsätze der centralen Nervenzellen keine »irgend kompakten« Bildungen sind, eben so wenig wie die verästelten Fortsätze dieser Zellen, die ja nichts als nackte Achsencylinder darstellen, Annahmen, die kaum Jemand wird unterstützen wollen.

Diese Thatsachen sind, wie mir scheint, mehr als hinreichend, um die Präexistenz des Achsencylinders zu beweisen und will ich nun noch einige andere auf denselben bezügliche Punkte erörtern. Meinen neueren Erfahrungen zufolge bestehen die Achsencylinder aus Fibrillen und einer Kittsubstanz, dagegen ist mir die Existenz einer Scheide derselben bis anhin noch zweifelhaft geblieben, und einen periaxialen Raum leugne ich bestimmt. Was die Fibrillen anlangt, so kann jetzt die von MAX SCHULTZE zuerst aufgestellte Hypothese, dass dieselben normale Bestandtheile des Achsencylinders darstellen, für die Wirbelthiere in Folge

der Untersuchungen von HANS SCHULTZE (Arch. f. Anat. 1878, p. 259 u. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XVI, p. 57), ENGELMANN (Ondez. Phys. Lab. Utrecht V, p. 200) u. A., als vollkommen gesichert angesehen werden. Ich fand die Fibrillen am schönsten an mit Silber behandelten Nerven nach der Einwirkung von Eisessig. An solchen Nerven treten, während dieselben kurz und breit werden, die Achsencylinder augenblicklich ganz rein von Mark in ungemeiner Länge hervor (ich erhielt solche von 1,0—1,4 mm Länge), quellen aber zugleich stark auf und werden an den durch Silber nicht gefärbten Stellen sehr blass. Nach und nach kommt auch etwas Mark heraus in Form von Tropfen verschiedener Größe. An solchen Achsencylindern, deren Breite bis zu 11 und 12 μ geht, sieht man in der Regel, trotz ihrer Blässe, eine sehr dichte feine Streifung, wie sie die Fig. 9 A a, b wiedergibt und an den scheinbaren Querschnitten (Fig. 9 A c), die man bei den Biegungen der Fasern oft zu Gesicht bekommt, eine ungemein dichte und feine Punktirung, in der Art, dass die Zwischenräume der Pünktchen und diese selbst ungefähr dieselbe Größe haben oder die ersteren um ein Unbedeutendes größer sind. An den Enden solcher Achsencylinder deutet eine feine wellenförmige oder faserige Begrenzung des Randes auf eine Zusammensetzung aus Fibrillen, dagegen habe ich dieselben niemals so zerfasert gesehen, wie sie H. SCHULTZE abbildet. Mit Hinsicht auf die Stärke der Achsencylinderfibrillen stimmen meine Erfahrungen mehr mit denen von H. SCHULTZE, als denen von ENGELMANN überein, der die Fibrillen im Allgemeinen viel breiter abbildet und deren Durchmesser zu 0,2—0,4 μ angiebt. Doch deutet seine Fig. 8 stellenweise feinere Fäserchen an, wie ich sie sah.

Außer an mit Silber und Eisessig behandelten Nerven, sah ich die Längsstreifung der Achsencylinder beim Frosche und Kaninchen auch an mit dünnem Alkohol behandelten Objekten sehr gut, ferner nach Einwirkung von konzentrierter Essigsäure hier und da mäßig bestimmt, endlich auch an frischen Nervenfasern in schwachen Andeutungen. Eine Trennung der Fibrillen von ihrer Kittsubstanz gelang bisher durch kein Mittel, dagegen scheinen dieselben nach HANS SCHULTZE'S und KUPFFER'S Versuchen durch gewisse Farbstoffe (Karmin, Säurefuchsin) gefärbt zu werden, während die Kittsubstanz farblos bleibt oder durch Silber stahlblau wird.

In Betreff der von manchen Autoren beschriebenen Scheide des Achsencylinders bin ich zweifelhaft geblieben. Das scheinbar beweisendste Präparat, das ich an mit Eisessig behandelten Silbernerve sah, ist in Fig. 9 A b abgebildet und ähnliche kamen mir auch sonst noch vor, doch lässt dasselbe immer den Einwand zu, dass die scheinbare Hülle nur aus abgehobenen Achsenfibrillen bestand. An scheinbaren

Querschnitten von Achsencylindern solcher Präparate erschien die Begrenzung derselben wohl ziemlich scharf, doch nicht so, dass der Schluss auf eine Hülle gerechtfertigt gewesen wäre. Die Einwirkung von 36 procentiger Salpetersäure, die KUHNT (Die markhaltige periphere Nervenfasern. Bonn 1876) zur Demonstration der Achsencylinderscheiden rühmt, habe ich noch nicht erprobt und will ich daher auch mit Bezug auf diese Frage kein endgültiges Urtheil abgeben. Immerhin ist so viel sicher, dass die große Mehrzahl der in der verschiedensten Weise dargestellten Achsencylinder keine Spur einer Umhüllungsmembran zeigt.

Eine wichtige, zuerst von ENGELMANN aufgeworfene Frage ist die, ob der Achsencylinder ausgetrennten, nur an einander liegenden Stücken bestehe oder in seiner ganzen Länge als eine einheitliche Bildung aufzufassen sei, die ENGELMANN bekanntlich in ersterem Sinne erledigt. Was ich zur Klärung dieser Frage beibringen kann, ist Folgendes. Sicher ist, dass in Folge verschiedener Behandlungen der Nervenfasern die Achsencylinder in einzelne Stücke zerfallen und dass dieses Zerfallen besonders häufig an den Einschnürungen erfolgt. So finde ich an Nerven, die nach der Methode von RANVIER in Chromsäure und Alkohol erhärtet und in Pikrokarmin gefärbt wurden, viele Achsencylinder an den Einschnürungsstellen getrennt und die Theilstücke durch eine größere oder geringere Lücke von einander geschieden. Dasselbe zeigt sich nach ENGELMANN auch nach Behandlung mit Höllenstein. Im ersteren Falle finde ich jedoch die Achsencylinder auch zwischen zwei Schnürringen häufig zerklüftet und zwar in der Gegend der SCHMIDT-LANTERMANN'schen Einkerbungen und kommen sogar Fälle vor, in denen jeder Einkerbung eine Trennung des Achsencylinders entspricht.

Auf der anderen Seite sieht man an frischen, in dieser oder jener Weise isolirten Achsencylindern niemals Spuren von Trennungslinien oder Trennungen und wird es so sehr wahrscheinlich, dass die an erhärteten und geschrumpften Theilen vorkommenden Spalten Kunstprodukte sind. Mächtig unterstützt wird diese Auffassung durch den Umstand, dass die Achsencylinder offenbar ihrer Entstehung nach einheitliche Bildungen und zwar Zellenausläufer sind, die von Hause aus keine Spur von einer Segmentirung zeigen und schließe ich mich daher denen an, die alle und jede Gliederungen der Achsencylinder für Kunstprodukte halten.

Die bikonische Anschwellung von RANVIER habe ich an Silbernerven des Frosches oft gesehen, eben so oft aber auch vermisst und ist dieselbe sicher keine typische Erscheinung. Treibt man an solchen Nerven die Achsencylinder durch Eisessig heraus, so findet man das Renflement biconique auch an den isolirten Achsencylindern, zum Beweis, dass dasselbe von einer Substanz herrührt, die dem Achsencylinder un-

mittelbar auflagert und möglicherweise bei den Vorgängen des Stoffwechsels in der Gegend der RANVIER'schen Einschnürung eine Rolle spielt.

Endlich erwähne ich noch die Frage, ob die Achsencylinder Kerne enthalten können, wie dies von einigen Autoren, wie von ARNDT (VIRCH. Arch. Bd. LXXVIII, Taf. VII, Fig. 46, 47, 48), ADAMKIEWICZ (Wiener Sitzungsber. Bd. XCI, Fig. III *K a*) u. A. an normalen und pathologischen Nerven beschrieben wurde. Ich habe bisher nur einmal eine hierauf bezügliche Beobachtung gemacht an einem durch Ac. aceticum glaciale aus einem Silbernerven hervorgetriebenen Achsencylinder, der zwei Kerne zu enthalten schien; doch wage ich es nicht, dieselbe bestimmt zu deuten, wenn ich auch geneigt bin, diese Kerne als obsolete Reste einer SCHWANN'schen Zelle zu betrachten. Sicher ist auf jeden Fall so viel, dass die Achsencylinder typisch keine Kerne führen.

In Betreff der chemischen Verhältnisse der Achsencylinder erlaube ich mir RUMPF gegenüber die Bemerkung, dass, wenn die junge Generation auf die Arbeiten der älteren etwas mehr Rücksicht nehmen wollte, sie sich manche Mühe und manchen Irrthum ersparen könnte. In meiner Mikr. Anat., II, 4, aus dem Jahre 1850 steht auf p. 404 klar und bestimmt: »In Wasser verändert sich der Achsencylinder nicht, auch nicht beim Kochen, in welchem Falle er leicht sich isolirt und etwas geschrumpft erscheint.«

2) Das Nervenmark.

Manche neuere Autoren bekämpfen die Ansicht, dass das Nervenmark im Tode gerinne und dann erst doppelte Kontouren annehme. Ich für mich will an dem Worte Gerinnung nicht festhalten, behaupte dagegen wie früher, dass frische Nerven einfach kontourirt sind, und dass das Mark im Tode Veränderungen erleidet, die vielleicht zweckmäßiger als von einer Scheidung seiner verschiedenen chemischen Bestandtheile herrührend angesehen werden.

Die Hornscheiden EWALD's und KÜHNE's betrachte ich als Kunstprodukte und braucht man nur einmal gesehen zu haben, wie durch Essigsäure herausgequollenes Mark in Krümeln von den Achsencyclindern sich ablöst, um sich zu überzeugen, dass das durch Alkohol und Äther aus dem Marke so leicht darstellbare Netzwerk ein Kunstprodukt ist.

Auch die SCHMIDT-LANTERMANN'schen Einkerbungen halte ich nicht für normale Bildungen, weil sie an lebenden, ganz intakten Nerven nicht vorhanden sind. Andere Autoren stützen sich auf die nämliche Thatsache, wenn sie dieselben anerkennen. Allein die Nickhaut des Frosches, die Schuppentaschen der Fische, die Lunge und Zunge

des Frosches etc. gestatten keine Beobachtung so intakter Nervenfasern, wie die Schwänze älterer lebender Froschlarven und diese zeigen an ihren dunkelrandigen Nervenfasern, selbst wenn diese sehr bedeutende Durchmesser haben, keine Einkerbungen, wie dies auch H. SCHULTZE von Salamanderlarven angiebt. Nichtsdestoweniger schreibe ich den post mortem so regelmäßig auftretenden Kerben eine etwelche Bedeutung zu und glaube, dass sie gewisse Schlüsse auf den Bau und die Art der Zersetzung des Markes gestatten.

3) Die SCHWANN'schen Scheiden und die Kerne an marklosen Nervenfasern.

Die Batrachierlarven sind sehr geeignet, uns über die Bedeutung der an Nerven vorkommenden Kerne und Zellen Aufschlüsse zu liefern und stelle ich von vorn herein folgende Sätze auf, die nach dieser Seite sich ergeben.

a) Die Nervenfasern selbst stehen nur an zwei Punkten mit Zellen in direkter Verbindung und zwar einmal mit Ganglienzellen in den großen Centralorganen und in den Ganglien aller Art und zweitens mit Nervenendzellen, wie in vielen Sinnesorganen.

b) Alle anderen Zellen, die außerdem zu den Nervelementen in Beziehung treten, haben die Bedeutung von Umhüllungsgebilden. Zu diesen gehören :

1) Die SCHWANN'schen Scheiden an den peripherischen Nerven, die aus Zellen bestehenden Scheiden der Nervenzellen in den peripherischen Ganglien, die Neurogliazellen der Centralorgane.

2) Die Zellen der äußeren Bindegewebshüllen der Nerven, wie die der HENLE'schen Scheiden und aller anderen solchen Hüllen.

Zur näheren Erläuterung dieser Sätze diene Folgendes :

Meine oben dargelegten neuen Untersuchungen über die Nerven der Batrachierlarven haben ergeben, dass dieselben ohne Vermittelung von peripheren Zellen entstehen und sich weiter entwickeln und dass, wenn gewisse Nervenenden später mit besonderen Sinneszellen (Stiftchenzellen und Haarzellen der Seitenorgane) in Verbindung getroffen werden, diese Verbindung eine sekundäre ist. Immerhin gehören solche Endzellen als integrirende Bestandtheile zu den Nervenfasern und bin ich auch nicht gesinnt, die Schlüsse, zu denen meine Erfahrungen an Batrachierlarven führen, so weit auszudehnen, um eine selbständige Entstehung aller Sinneszellen zu behaupten.

Von äußeren umhüllenden Zellen finden sich bei Batrachierlarven vor Allem die der SCHWANN'schen Scheiden, welche als sekundäre Bildungen von außen auf die primitiven Nervenfasern sich anlegen und

später bei der Bildung des Nervenmarkes und der Segmentirung der Nervenfasern eine gewisse Rolle zu spielen scheinen. Ob diese SCHWANN'schen Zellen als gut begrenzte, von einander getrennte Bildungen anzusehen sind, ist zweifelhaft, dagegen unterliegt es keiner Frage, dass je eine SCHWANN'sche Zelle mit dem von ihr umschlossenen Theile des Nervenmarkes und des Achsencylinders nicht als eine anatomische Einheit aufzufassen und etwa einer einzigen Zelle gleichzusetzen ist, wenn auch physiologische Beziehungen dieser Theile zu einander wahrscheinlich sind und dieselben somit als physiologische Einheiten sich deuten lassen.

Äußere Bindegewebshüllen fehlen im Schwanz der Batrachierlarven an den Nerven, dagegen finden sich hier, wie wir oben sahen, in gewissen Fällen zellige Tunicae adventitiae in Gestalt von Pigmentscheiden, wie bei den Blutgefäßen. Ausgebildete Batrachier besitzen dagegen in der HENLE'schen Scheide neben echtem Bindegewebe gut begrenzte, leicht isolirbare kernhaltige platte Zellen, welche jedoch nicht von allen Autoren als das erkannt wurden, was sie sind. Es gehören hierher die von KUENT besprochenen zweifelhaften Gebilde (p. 44, Fig. 46) und die neulich als neues Element beschriebenen »Nervenkörperchen« von ADAMKIEWICZ (Wien. Sitzungsber. 1885)¹, in Betreff welcher ich hervorhebe, dass die Entwicklung der Nerven der Batrachierlarven mit Bestimmtheit lehrt, dass innerhalb der SCHWANN'schen Scheiden keine anderen zelligen Elemente vorhanden sind.

Andere Nerven, als die der Batrachierlarven anlangend, so ist meiner Meinung nach eine sichere Deutung der an ihnen vorhandenen Kerne und Zellen nur an der Hand des Studiums ihrer Entwicklung möglich. Immerhin spricht, wenn an blassen Nervenfasern Kerne vorkommen, wie z. B. an den Endigungen der motorischen Nerven der Batrachier, an den sensiblen Muskelnerven derselben u. s. w., die größere Wahrscheinlichkeit dafür, dass dieselben besonderen Zellen einer eng anliegenden SCHWANN'schen Scheide angehören. Doch könnten auch HENLE'sche Scheiden in einem solchen Falle in Betracht kommen, wie die Nerven des elektrischen Organes der Zitterrochen lehren, an denen diese sehr weit auf die letzten Enden übergehen. In solchen Fällen von terminalen Ganglienzellen zu reden, wäre meiner Meinung nach nur gestattet, wenn, wie bei der Netzhaut oder dem Ganglion spirale cochleae, die bestimmtesten Thatsachen in einem solchen Sinne sprächen.

¹ Dieser Autor giebt auch sonst sehr auffallende Abbildungen. In seiner Fig. III a sind an einem kurzen Stücke eines Nervenfaserssegmentes fünf Kerne der SCHWANN'schen Scheide, zwei Kerne des Achsencylinders und ein sog. Nervenkörperchen abgebildet. Und in Fig. III c sitzt ein Kern der SCHWANN'schen Scheide an einer Einschnürungsstelle!

Als SCHWANN'sche Scheiden eigener Art betrachte ich die von mir an den REMAK'schen Fasern der Milznerven entdeckten zelligen Umhüllungen (Gewebelehre, 5. Aufl., p. 330), die immer ein Bündel von Achsenfibrillen einschließen, Bildungen, die später RANVIER bestätigt hat, freilich ohne mich zu nennen.

III. Die Entwicklung der Blut- und Lymphgefäße.

Zur Zeit, als ich meine ersten Untersuchungen über die Entwicklung der Kapillaren der Batrachierlarven anstellte, hielt man diese Röhren allgemein für Intracellularräume und war es daher leicht begreiflich, dass man dieselben durch Verschmelzung der Lumina von Zellen entstehen ließ, für welche Annahme auch bestimmte Thatsachen zu sprechen schienen. Seitdem nun aber nachgewiesen ist, dass die Wand der Haarröhrchen aus platten epithelartigen Zellen besteht und diese Kanäle Intercellularräume darstellen, ist die frühere Ansicht unhaltbar geworden und erhebt sich die Frage, wie von diesem Gesichtspunkte aus die Entwicklung der Kapillaren zu denken ist. Einen Versuch der Deutung habe ich bereits vor Jahren in meiner Gewebelehre (5. Aufl., p. 635, Fig. 449) gemacht, doch kann ich denselben nach erneuter Prüfung nicht mehr als genügend anerkennen, vielmehr scheinen mir nun die Verhältnisse wesentlich in der Weise aufgefasst werden zu müssen, wie dies ROUGET gethan hat (Arch. de Phys. V. 1873, p. 603).

Die Thatsachen, auf die es besonders ankommt, sind folgende :

4) Bei der ersten Entwicklung der Blut- und Lymphgefäß-Kapillaren des Schwanzes der Batrachierlarven werden keine Parenchymzellen zur Bildung derselben verwendet.

Ich glaubte früher gesehen zu haben, dass sternförmige Parenchymzellen der Schwanzgallerte mit den Enden der Lymphgefäße und mit Sprossen der Blutgefäße sich verbinden und zur Weiterbildung derselben dienen. Neue Untersuchungen haben mich nun aber belehrt, dass dem nicht so ist. Der Anschein solcher Verhältnisse entsteht dadurch, dass die spitzen feinen Ausläufer schon bestehender Kapillaren, die für das Blut noch unwegsam sind, in der Mitte oft einen Kern enthalten, ferner solche Kerne auch in der Mitte noch unwegsamer Anastomosen zwischen zwei Kapillaren und an den letzten Enden der Lymphgefäße sich finden. Geht man näher auf diese Verhältnisse ein, so findet man jedoch nirgends Parenchymzellen, die man mit Sicherheit als der Weiterbildung der Blutgefäße dienend bezeichnen könnte. Immerhin muss ich auch jetzt noch sagen, dass die Entscheidung häufig nicht leicht ist und dass namentlich die letzten Enden der Lymphgefäße ihrer Zartheit halber oft Schwierigkeiten bereiten.

2) Wie ich schon in meiner ersten Arbeit über diesen Gegenstand nachgewiesen habe, verbinden sich oft zwei Kapillaren durch lange, feine, kernlose Sprossen, die anfänglich keine Spur eines Lumens besitzen und erst nachträglich ein solches erhalten, indem von den schon wegsamen Kapillaren aus eine Höhlung in denselben sich entwickelt. In diesem Falle entsteht, wie ROUGET (Archiv de Physiol. V, 1873, p. 603) dies genau geschildert hat, in der Sprosse in erster Linie eine Verflüssigung, die mit Vacuolenbildung einhergeht, und wenn diese einen gewissen Grad erreicht hat, dringt die Höhlung der bereits Blut führenden Kapillare mit einem kleinen blinden Ausläufer in die Sprosse ein, der dann, indem die letztere sich verbreitert und immer weiter sich vacuolisirt, immer mehr fortschreitet und endlich das Ganze in einen Blutzellen aufnehmenden Kanal überführt.

3) Die Wand der wegsamen Kapillaren der Batrachierlarven besteht aus platten kernhaltigen Zellen, deren Begrenzungen durch Silber nachzuweisen sind (m. Gewebelehre 5. Aufl.). Die Kerne dieser Zellen zeigen bei gewissen Gattungen, wie bei Triton, sehr leicht nachzuweisende Mitosen (Fig. 22), woraus auf eine lebhaft Vermehrung dieser Zellen durch Theilung geschlossen werden darf.

Gestützt auf diese Thatsachen lässt sich die Weiterbildung der Kapillaren im Schwanz der Batrachierlarven folgendermaßen deuten. Die Hauptblutgefäße des Schwanzes, über deren Entwicklung ich keine Erfahrungen aufzuweisen habe, sind Intercellularräume und bestehen deren Wandungen aus weichen, protoplasmareichen, platten Zellen, ohne Membranen, wie ich dies schon vor Jahren angegeben (Gewebelehre 5. Aufl. p. 635) und wie dies auch ROUGET annimmt. Diese Zellen treiben, während sie sich zugleich durch indirekte Theilung vermehren, solide Sprossen an ihrer Außenfläche und in diese dringt dann von der die Kapillare begrenzenden Oberfläche der Zellen aus das Gefäßlumen ein und durch die Sprosse durch, so dass nun die primitive platte Zelle der Kapillarwand wie einen hohlen Ast erhalten hat, dessen Lumen aber nicht ein Intracellularraum ist, sondern immer noch von einer Oberfläche begrenzt wird, die der äußeren Zellenoberfläche gleich gesetzt werden muss und somit ein Intercellularraum ist. So aufgefasst reiht sich die Bildung der Kapillaren durch einfache Sprossenbildung, wie bei den Lymphgefäßen, oder durch Vereinigung von Sprossen, wie bei den Blutgefäßen und seltener bei den Lymphgefäßen, an bekannte Vorgänge an und ist Alles, was neben einem energischen Wachstume der betreffenden Theile vorauszusetzen ist, eine ungemaine Weichheit und Gestaltungsfähigkeit der betreffenden Zellen. Verwandtes, wenn auch nicht

Gleiches sehen wir bei den Pigmentzellenröhren, die die Kapillaren und Nerven der Batrachier einscheiden.

Die Kerne und Zellen der neugebildeten Kapillaren und Kapillaranastomosen sind dem Gesagten zufolge auf die Zellen und Kerne der primitiven Gefäßwand zurückzuführen und finden auch die Sprossenbildungen in der That häufig da statt, wo die schon gebildeten Gefäße ihre Kerne haben. Besteht eine Sprosse aus zwei Zellen, einer neugebildeten Sprosszelle und einer die Wand der wegsamen Kapillare begrenzenden, so sind die Vorgänge bei der Kanalisierung derselben im Wesentlichen ganz die nämlichen, wie in dem einfacheren Falle, wenn die Sprosse nur ein Auswuchs einer einzigen Zelle ist, was sich Jeder durch eine einfache Konstruktion leicht klar machen kann.

Die hier besprochene Entstehungsweise der Kapillaren kann als sekundäre Gefäßbildung der primären gegenüber gestellt werden, bei der die Gefäße als solide Zellenkomplexe sich anlegen oder wuchern, die nachträglich durch Verflüssigung ihrer centralen Theile oder durch Flüssigkeitsausscheidung zwischen ihren Zellen hohl werden. Die sekundäre Gefäßbildung ist auch in der nachembryonalen Zeit noch an vielen Orten normal oder pathologisch vorhanden, während das Vorkommen einer primären Gefäßbildung in späteren Zeiten wohl noch nicht hinreichend sicher nachgewiesen ist.

Die Gefäße der Schwanzflossen der Batrachierlarven verdienen noch aus einem anderen Grunde die Aufmerksamkeit und zwar deshalb, weil an ihnen auch das erste Auftreten der Gefäßmuskeln sich verfolgen lässt. Solche Muskeln, die meines Wissens nach Niemand beobachtet hat¹, kommen bei größeren Larven an der Arteria caudalis und ihren Hauptästen vor (Fig. 23), nicht aber, so viel ich sehe, bei den Venen und Lymphgefäßen und bestehen aus quergestellten, z. Th. spindelförmigen, z. Th. mit mehreren Ausläufern versehenen Zellen. Diese Muskel-elemente entstehen in loco dadurch, dass sich lymphoide Zellen der Schwanzgallerte an die Gefäßwände anlagern und an diesen in die Quere auswachsen. Von einer Vermehrung dieser Muskelzellen durch Theilungen und von einem Weiterrücken derselben von den Stämmen nach der Peripherie ist keine Spur zu sehen und bestätigen somit die hier zu machenden Wahrnehmungen meine Auffassungen über die Entstehung des glatten Muskelgewebes (s. die embryonalen Keimblätter und Gewebe in: Diese Zeitschrift Bd. XL. p. 205).

Allein nicht nur an den Arterien, sondern auch an den Venen fin-

¹ Auch in der trefflichen Arbeit v. MAYER (Wien. Sitzungsber., Bd. XCI, 1885) ist bestimmt ausgesprochen (p. 16), dass alle Gefäße der Larvenschwänze den Bau von Kapillaren besitzen.

den sich da und dort einzelne aufgelagerte Zellen von der Art derer, die ich schon in meiner Gewebelehre vor Jahren dargestellt habe (5. Aufl. Fig. 450 p. 636). Ich betrachte dieselben als Vorläufer einer bindegewebigen Gefäßhaut und nenne sie Adventitialzellen. Bei gewissen Larven, wie bei den Bufonen, sind diese Adventitialzellen sehr reichlich und pigmentirt und stellen z. Th. eine besondere Pigmenthaut dar (Fig. 24). Andeutungen solcher Pigmentscheiden sah ich auch in einzelnen Fällen an den Lymphgefäßen von *Rana esculenta*.

Würzburg, im September 1885.

Nachträglicher Zusatz:

Auf eine während der Korrektur dieses Aufsatzes erhaltene fleißige Arbeit von TH. BOVERI (Beitr. zur Kenntnis der Nervenfasern in: Abh. der Bair. Akad. Bd. XV, Abth. II) kann hier nicht mehr eingegangen werden, doch möchte ich schon jetzt auf das Bedenkliche einer Aufstellung dieses Autors aufmerksam machen, dass nämlich die SCHWANN'schen Scheiden an den Einschnürungsstellen nach innen sich umschlagen und das Mark von innen bekleiden, der zufolge jedes Segment dieser Scheiden eine doppelblättrige röhrenförmige Zelle darstellen würde, die in sich das Nervenmark entwickelt. — Eine solche Umbiegung der SCHWANN'schen Scheide, die BOVERI »inneres Neurilemm« nennt und mit der Achsencylinderscheide der Autoren zusammenstellt, vermag ich nicht anzunehmen. Auf jeden Fall aber ist nicht daran zu denken, das Nervenmark im Inneren der Zellen der SCHWANN'schen Scheide sich bilden zu lassen, da die markhaltigen Fasern von Gehirn und Mark gar keine solchen Scheiden besitzen.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel I und II.

Fig. 1. Ein Theil einer blassen Nervenfasern aus dem Flossensaume des 5 mm langen Schwanzes einer Larve von Triton von 12 mm Länge. *a*, Zelle der SCHWANN'schen Scheide mit Kern; *b*, Achsenfaser; *b'*, Ende einer zweiten mehr central gelegenen SCHWANN'schen Zelle. Das periphere Ende der Nervenfasern ist nicht dargestellt. Mit verdünnter Essigsäure behandelt. Vergr. Syst. VII v. LEITZ, Oc. I. Langer Tubus.

Fig. 2. Einige blasse Nervenfasern einer Larve von *Rana esculenta* mit verdünnter Essigsäure behandelt. Vergr. Syst. VII LEITZ, Oc. I. Kurzer Tubus. In dem größeren Stamme *a*, der fünf Kerne hat, scheint die äußere Begrenzung die SCHWANN'sche Scheide darzustellen, während im Inneren mehrere Achsencylinder sich finden. In den feineren Ästen sind diese Theile nicht zu unterscheiden, doch sieht es bei *bb* so aus, als ob Achsencylinder der feinen Äste den stärkeren Stamm einfach kreuzten.

Fig. 2*a*. Die Mitte der Fig. 2 stärker vergrößert.

Fig. 3. Feinste Nervenfasern und scheinbare Nervenenden aus den Schwänzen von Batrachierlarven.

A, von Triton (Länge des Schwanzes 5,0 mm), bei *a'a'* mit kernlosen Anschwellungen. Chrom-Osmium-Essigsäure.

B, von *Rana esculenta*. Ausläufer einer feinen dunkelrandigen Faser in eine blasse feinste Faser. *C* von *Hyla*. Syst. VII, Oc. I. Langer Tubus eines LEITZ.

Fig. 4. Indirekte Theilungen der Kerne markloser Nerven von Amphibienlarven. Starke Vergrößerung.

A, von den Seitennerven eines Triton, dessen Schwanz 8,5 mm maß.

B, von *Rana esculenta*. *aa*, Mitosen.

C, von einer älteren Siredonlarve an einem stärkeren Nervenstämmchen.

Fig. 5. Blasse Nerven von *Rana esculenta*, mit scheinbar von außen aufgelagerten Zellen. Starke Vergrößerung.

Fig. 6. Eine einzeln verlaufende dunkelrandige Nervenfasern aus dem Schwanz einer großen Pelobateslarve mit drei sie einschließenden Pigmentzellen. Starke Vergrößerung.

Fig. 7. Ein Stück der Flosse einer jungen *Hyla*, deren Schwanz 6,5 mm maß. Geringe Vergrößerung. Chrom-Osmium-Essigsäurepräparat. *a*, aus der Achse hervortretende blasse feine Nervenfasern; *b*, Rand der Flosse; *c*, Kerne der Nervenfasern; *d*, Anastomosen; *e*, Nervenenden im Verlauf der Nerven; *f*, ebensolche im Saume der Flosse; *g*, Kapillaren der Blut- und Lymphgefäße.

Fig. 8. Die gesammte Nervenverästelung der rechten Seite der ventralen Schwanzhälfte der Hylalarve der Fig. 7 in der Ausdehnung von 2,28 mm von der Schwanzspitze an nach vorn. Geringe Vergrößerung. *g*, Gefäße; *sp*, Schwanzspitze; *a*, Achse; *b*, Rand der Flosse.

Fig. 9. Zwei Nervenfasern einer Larve von *Rana esculenta*, in denen die Markbildung bereits begonnen hat und markhaltige und marklose Fasern an einander stoßen. Starke Vergrößerung. *s*, Segmente, die den Kern meist deutlich, doch nicht immer in der Mitte zeigen; *s'*, Segmente, deren Markscheide kaum länger ist als

der Kern; *b*, blasse Fasern, in die die markhaltigen Fasern sich fortsetzen, eine mit einem Kern; *f*, feinste blasse kernlose Endigungen, von den Einschnürungsstellen ausgehend.

Fig. 9A. Achsencylinder von Froschnerven mit fibrillärem Bau durch Eisessig aus mit Silber behandelten Nerven isolirt. Starke Vergrößerung. *A*, *B*, Längsansichten; *s*, Achsencylinderscheide? *C*, scheinbarer Querschnitt.

Fig. 10. Radiäre Fasern aus der Schwanzgallerte von *Rana esculenta* durch Silber gefärbt. Starke Vergrößerung. Die dunkelsten Theile liegen dicht an der Cutis.

Fig. 11. Eigenthümliche stabförmige Bildungen in den Epidermiszellen von Batrachierlarven. Starke Vergrößerung. *A*, von *Rana esculenta* (Schwanz); *B*, vom Schwanz von *Hyla*; *C*, vom Rumpfe von *Rana temporaria* (Seitenansicht); *C'*, die Stäbe von oben im scheinbaren Durchschnitte gesehen.

Fig. 12. Oberflächliche Zellen der Epidermis des Schwanzes einer Larve von *Rana fusca* mit drei durchschimmernden Stiftchenzellen, frisch in Wasser untersucht. Vergr. Syst. VII, Oc. I. Langer Tubus eines LEITZ.

Fig. 13. Vier ebensolche Stiftchenzellen mit den sie bedeckenden Epidermiszellen. Stärker vergrößert.

A, Zellen, die ein einfaches Stiftchen tragen.

B, Zellen, bei denen das Stiftchen aus einer Mehrzahl feiner Stäbchen besteht. Zu zwei Stiftchenzellen ließ sich ein feiner Nerv *n* verfolgen, dessen Beziehungen zu der Zelle selbst nicht zu ersehen waren.

Fig. 14. Frische Stiftchenzellen von *Rana* vom Rande des Flossensaumes. Vergrößerung wie bei Fig. 12.

A, von *Rana esculenta* mit einem einfachen Stiftchen.

B, *C*, ebendaher mit mehrfachen Stiftchen.

D, von *Rana fusca* mit einfachem Stiftchen.

Fig. 15. Zwei Stiftchenzellen (*a*, *a'*) von *Rana fusca* mit den zutretenden Nerven (*n*) nach Behandlung mit einer sehr verdünnten Chlor-Goldlösung (1 : 2000). Die Verbindung des Nerven mit *a'* war nicht so über jeden Zweifel erhaben, wie die mit *a*. *k*, kernhaltige Stellen der Nerven. Vergrößerung wie bei Fig. 12.

Fig. 16. Eine Stiftchenzelle von *Rana esculenta* nach Behandlung mit einer 10/igen Goldlösung, sammt dem zutretenden Nerven. Vergrößerung wie vorhin.

Fig. 17. Stiftchenzellen im Flächenbilde vom Schwanz der *Rana fusca*, frisch in Wasser untersucht. Syst. VII, Oc. I. Kurzer Tubus eines LEITZ.

Fig. 18. Zwei dicht beisammen stehende Stiftchenzellen vom Flossensaume der *Rana esculenta*, die eine mit zwei Stiftchen. Vergrößerung wie bei Fig. 12.

Fig. 19. In sehr diluirter Essigsäure isolirte Stiftchenzellen von *Rana esculenta*. Vergrößerung wie vorhin.

A, mit deutlich erhaltenen gequollenen Stiftchen.

B, mit anhängendem Faden, der vielleicht als Nerv gedeutet werden darf. An einer Seite dieser Zellen eine Kontour, die wie eine Art Membran sich ausnimmt.

Fig. 20. Epidermis des Flossensaumes von *Rana esculenta* mit zwei zierlichen Stiftchenzellen, zu der einen von welchen ein feiner Nerv sich verfolgen ließ. Frisch in Wasser. Vergrößerung wie bei Fig. 12.

Fig. 21. Ein Stück der Cutis einer großen Larve von *Rana esculenta* im scheinbaren Querschnitte nach Behandlung mit sehr verdünnter Essigsäure. Starke Vergrößerung. *a*, Cutis; *b*, subcutanes Zellennetz mit deutlichen Kernen (Cutiszellen, HENSEN); *c*, feiner zur Cutis tretender Nerv, an einem Ästchen mit einem Kern

dessen Ausläufer zum Theil wie bei *c'* die Cutis durchsetzen, zum Theil nur bis an dieselbe herangehen. Die Strichelchen in der Cutis bedeuten Porenkanälchen, von denen die bei *dd* und möglicherweise noch andere Nerven enthalten; *e*, stärkerer Nerv mit vier Kernen.

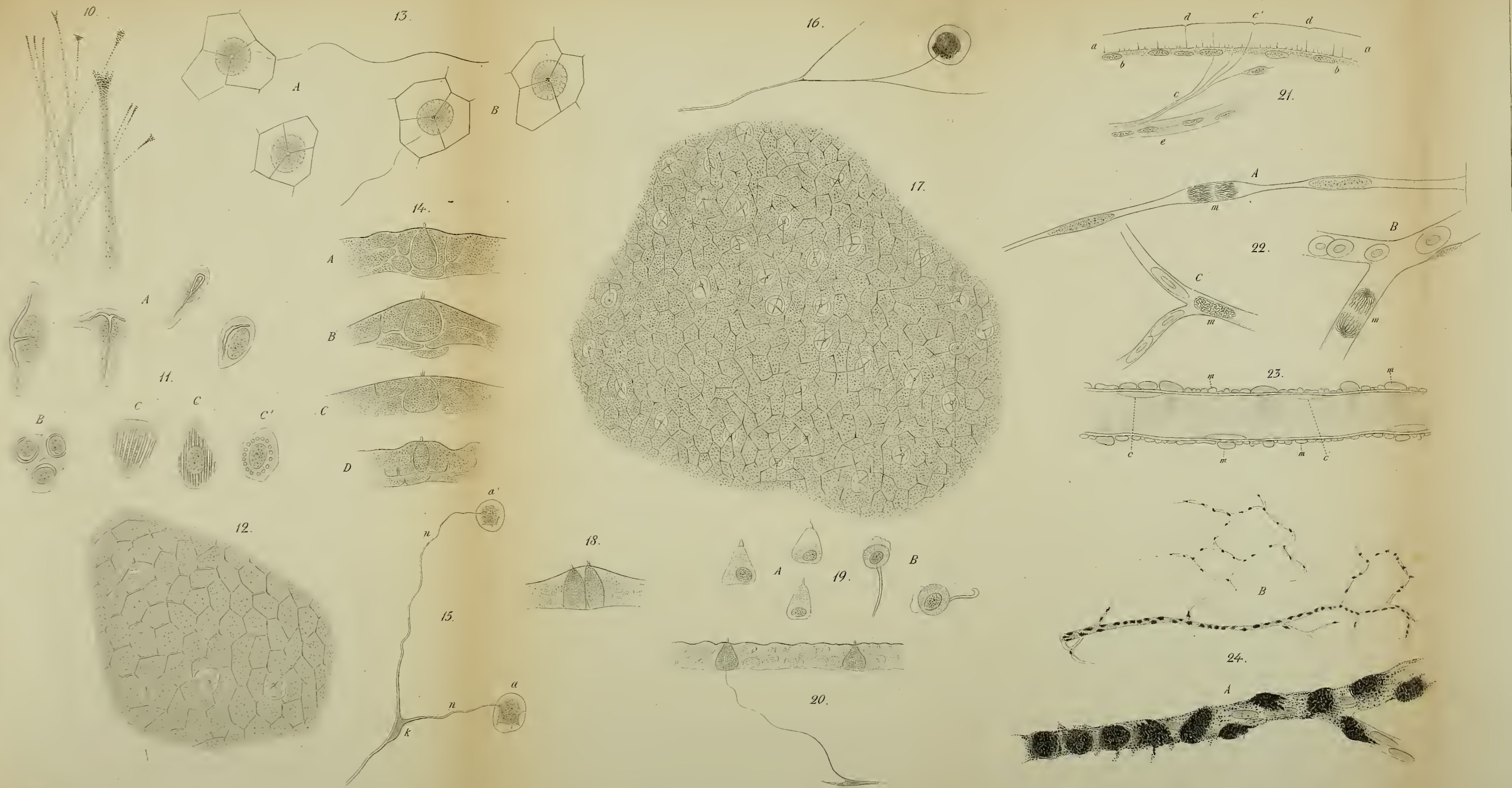
Fig. 22. Mitosen der Kapillaren von Tritonenlarven. Starke Vergrößerung.

A, eine für die Blutzellen noch nicht wegsame Sprosse einer Larve, deren Schwanz 6 mm maß, mit drei Kernen, von denen einer bei *m* in Theilung; *B*, wegsames Gefäß einer Larve, deren Schwanz 8,5 mm betrug, mit zwei Kernen und einer Mitose; *C*, wegsames Gefäß derselben Larve mit einem Kern im Knäuelstadium.

Fig. 23. Ein Arterienast der Schwanzflosse einer Larve von *Rana esculenta*. Vier Kapillarkerne *cc* und die außen aufgelagerten Muskelzellen *mm*. Starke Vergr.

Fig. 24. Kapillaren von Bufonenlarven mit pigmentirten Adventitialzellen. *A*, ein Gefäß bei starker Vergrößerung; *B*, Gefäße bei schwächerer Vergrößerung.





ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1885-1886

Band/Volume: [43](#)

Autor(en)/Author(s): Kölliker Albert von

Artikel/Article: [Histologische Studien an Batrachierlarven. 1-40](#)