

Untersuchungen über den Bau der Zelle.

IV. Zum histologischen Wert der Zelle.

Von

Prof. Dr. **Emil Rohde**

(Breslau).

Mit Tafel I—VII und 102 Figuren im Text.

Inhalt.

	Seite
I. Spezieller Teil.	4
1. Das Trophospongium HOLMGRENS und das Wachstum der Zellen resp. die Neubildung von Zellsubstanz	4
A. HOLMGRENS Befunde	4
B. Eigne Beobachtungen	11
a. Altes.	11
b. Neues.	28
C. Parallele zwischen Ganglienzelle und Geschlechtszelle.	41
2. Zerfall und Neuentstehung von Zellen	47
3. Unvollkommene Trennung der Zellen im tierischen und pflanzlichen Körper	67
A. Die Zellen stehen durch Fortsätze in Verbindung	68
a. Gleiche Gewebszellen verbinden sich	68
Bindegewebszellen, Knorpelzellen, Knochenzellen	68
Neurogliazellen	70
Epithelzellen	70
Muskelzellen	73
Ganglienzellen	73
b. Verschiedenartige Gewebszellen verbinden sich	74
Epithelzellen und Bindegewebszellen	74
Epithelzellen und Muskelzellen	74
Eizellen und Follikelzellen	75
Ganglienzellen und Epithelzellen	75
Ganglienzellen und Muskelzellen	75

	Seite
B. Die Zellen verschmelzen mit ihren Körpern auf größere Strecken und erscheinen als einheitliche mehrkernige Protoplasmamasse	76
a. Gleiche Gewebszellen verschmelzen	76
Epithelzellen	76
Follikelzellen	76
Bindegewebszellen	77
Muskelzellen	78
b. Verschiedenartige Gewebszellen verschmelzen.	78
Ganglienzellen und Neurogliazellen	78
Eizellen und Nährzellen resp. Wachstumszellen	78
Samenzellen und Nährzellen.	78
Muskelzellen und Subcuticula	79
C. Verschiedene Zellen beteiligen sich am Aufbau einer Zelle	80
Eizelle und Spermatozoon	80
Eizelle und Wachstumszellen	81
Ganglienzelle und Neurogliazellen	83
D. Aus einer Zelle gehen durch fortgesetzte Kernteilungen vielkernige Protoplasmamassen hervor.	84
a. Die aus der Kernteilung hervorgehenden Kerne erscheinen gleich	84
Actinosphaerium	84
Cöloblasten (<i>Caulerpa</i>)	84
Muskelprimitivbündel	84
Insektenei	84
Embryosack der Phanerogamen	84
Fragmentierung (Riesenzellen des Knochenmarks, Muskelzellen von Insekten, Ganglienzellen)	84
b. Die aus der Kernteilung hervorgehenden Kerne sind der Form, Struktur und Qualität nach ungleich.	85
Chromatophore der Cephalopoden	85
VERSONSche Zelle der Insekten	86
E. In Syncytien, welche durch Verschmelzung qualitativ gleicher Zellen entstanden sind, differenzieren sich qualitativ verschiedene Kerne resp. Zellen	88
a. Insektenovarien	88
b. Spinalganglien	88
c. Glatte Muskelfaser: Die glatte Muskelfaser hat nicht den Wert einer Zelle	88

	Seite
Vergleichend-histologischer Exkurs über das glatte Muskelgewebe	89
F. Die Gewebe entwickeln sich von vornherein syncytial. Hypodermis und Muskulatur der Echinorhynchen	97
G. In einer einheitlichen Grundmasse tritt eine ver- schiedenartige gewebliche Differenzierung ein . . .	98
Oesophagus der Nematoden	98
4. Intercellular- und Cuticularsubstanzen	99
A. Knorpelgewebe, fibrilläres Bindegewebe	99
B. Cuticula der Nematoden	100
5. Fremdkörper in der Zelle	102
A. Gefäße in den Ganglienzellen	102
B. Muskelzellen durchsetzen Epithelzellen	102
C. Tracheen in den verschiedensten Gewebszellen der In- sekten	103
6. Selbständigkeit des Kerns	103
II. Zusammenfassung und Allgemeines	111
1. Unzulänglichkeit der heutigen Zellenlehre	111
2. Selbständigkeit des Kerns	126
3. Die Zellen setzen sich aus Chondren (Granula) zusammen, welche die eigentlichen Elementarorganismen im Tier- und Pflanzenreich darstellen	129
4. Verhältnis von Zellkern und Zelleib der Metazoen und In- fusorien zum Zentralkörper (BÜTSCHLI) der Bakterien und die Bedeutung der Chromidien resp. Chromidialnetze (R. HERRWIG) der Rhizopoden resp. Monothalamien für den Be- griff Protoplasma	136
5. Bau der Chondren	143
6. Genese der Zelle	145
Schlußbemerkung	146
Tafelerklärung	146

I. Spezieller Teil.

1. Das Trophospongium Holmgrens und das Wachstum der Zellen resp. die Neubildung von Zellsubstanz.

A. Holmgrens Befunde.

HOLMGREN hat in einer Reihe von Aufsätzen über Saftkanälchen, die in Zellen, besonders den Nervenzellen, vorkommen, berichtet und dieselben Trophospongien genannt. Über das Wesen und die Bedeutung derselben hat er sich sehr verschieden geäußert.

Anfangs hielt er sie für Kanäle, die mit gleichgebauten extracellulären Bildungen im Zusammenhang ständen. In seiner ersten Mitteilung¹ nennt er sie »endocellulär lokalisierte Netze von Saftkanälchen«, die besonders bei den Spinalganglienzellen des Kaninchens gut zu sehen wären.

In einem zweiten Aufsätze² unterscheidet er bei den Saftkanälchen, auch diesmal wieder von den Spinalganglienzellen des Kaninchens, zwei verschiedene Modifikationen, nämlich »teils ein vergleichsweise dichteres Netzwerk von feinen parallelwandigen Kanälchen, teils ein mehr lockeres Netz aus teilweise breitem, spaltenähnlichen Röhren« und betont auch hier wieder den Zusammenhang dieser Kanälchen mit extracellulären Spalten.

In einem dritten Aufsätze³, der sich nicht nur auf die Spinalganglienzellen des Kaninchens, sondern auch auf diejenigen des Hundes, der Katze und verschiedener Vogelarten bezieht, konstatierte er, daß die Kanälchen in der Tat eigne durch Erythrosin stark und etwas glänzend rot gefärbte Wände besitzen, die mit extracellulären Bildungen zusammenhängen. »Von peri- oder extracellulären Röhren«, sagt er, »dringen in die Spinalganglienzellen . . . mehr oder weniger zahlreiche Kanälchen hinein, die sich innerhalb der Zellen oft in charakteristischer Weise fingerförmig teilen und sich dabei mitunter mit ihren Verzweigungen vielfach herumdrehen, nicht selten in spiralartigen Touren. Hierdurch entstehen glomerulus-ähnliche Röhren-

¹ E. HOLMGREN, Zur Kenntnis der Spinalganglienzellen von *Lophius piscatorius*. Anat. Hefte. Bd. XII, Heft 1. 1899.

² E. HOLMGREN, Zur Kenntnis der Spinalganglienzellen des Kaninchens und des Frosches. Anat. Anz. Bd. XVI. 1899.

³ E. HOLMGREN, Weitere Mitteilungen über den Bau der Nervenzellen. Ibid. Bd. XVI. 1899.

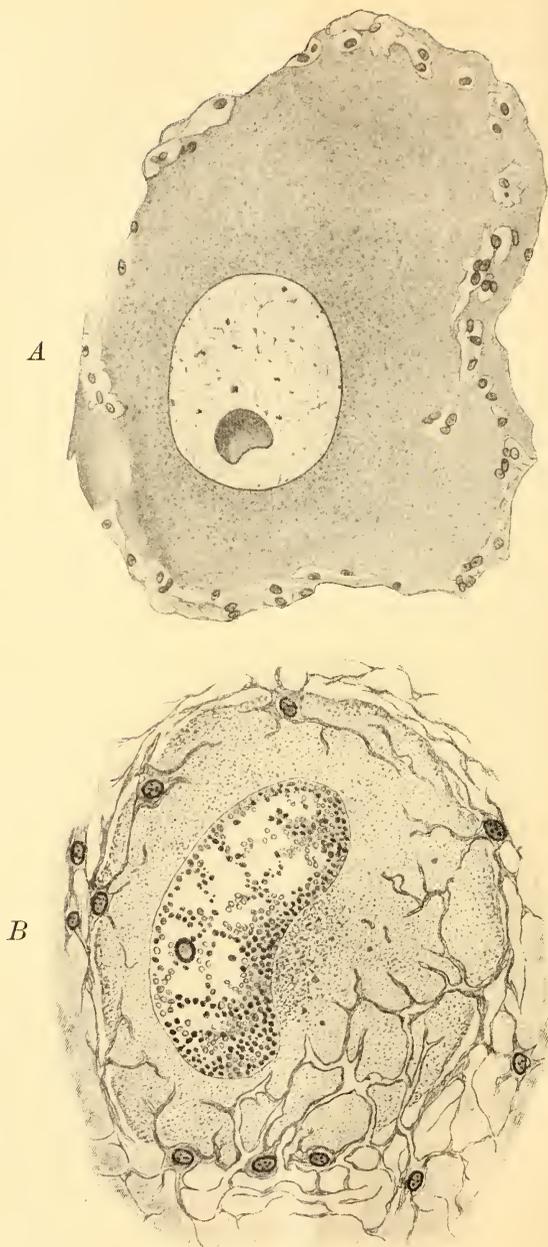
ansammlungen, die in einer Zelle mehr oder weniger zahlreich vorhanden sein können.« . . . »Oft können bei den Vögeln die Kanälchen so stark dilatiert werden, daß das Protoplasma nur als insel- oder fadenförmiger Haufen zwischen den Röhrenchen zurückbleibt.« Er erklärt hier die Saftkanälchen, die er auch in den sympathischen und zentralen Nervenzellen der Vögel wiederfand, für lymphatische Wege.

In einem vierten Aufsätze¹, in welchem HOLMGREN auch die Wirbellosen, besonders die Crustaceen berücksichtigt, vertritt er die Auffassung, daß es sich bei den Saftkanälchen um Fortsätze der die Ganglienzelle umhüllenden Kapsel handelt (vgl. Textfig. 1A), er betont besonders als Ergebnis, daß es nicht Blutgefäße tragende (wie er früher mit FRITSCH angenommen hatte), sondern in der Regel lymphatische Bahnen führende Kapselfortsätze sind, die in die Nervenzellen hineindringen und sich dort verzweigen und er stellt die generelle Hypothese auf, »daß sämtliche Kanälchen der Ganglienzellen, diese mögen von Mammalien, Vögeln, Amphibien, Fischen oder Crustaceen stammen, derselben Natur sind« und daß sie nicht im Ganglienzellkörper entstanden sind, sondern von außen her in die Zelle hineindringen.

In einer fünften großen Abhandlung² verzeichnet HOLMGREN einerseits die Beobachtung, daß bei sehr jungen Tieren das Kanälchennetz bedeutend einfacher als bei älteren Tieren gebaut ist, andererseits modifiziert er seine Auffassung dahin, daß die Saftkanälchen innerhalb der in die Nervenzellen hineindringenden Kapselfortsätze entstehen, indem er gleichzeitig hervorhebt, daß die Kapselfortsätze oft Kerne führen. Er faßt seine Ergebnisse hier folgendermaßen zusammen: »Von verschiedenen Punkten der die (spinale) Nervenzelle umgebenden Kapsel treten Fortsätze in die Zelle hinein, um hier nach Teilung und gegenseitiger Verbindung ein äußerst dichtes Netz zu bilden. In den Maschen dieses Netzwerkes sind die Neurofibrillen eingelagert.« . . . Sehr oft, aber nicht immer, läßt das Netz der extracellulären Kapselfortsätze eine periphere Zone des Zellkörpers frei, ebenso in der Regel eine mehr oder weniger schmale Zone dicht um den Kern herum. In den Maschen des genannten Netzes tritt nun die Tigroidsubstanz auf, und es scheinen ausnahmslos die Zonen der Zellen, welche der Kapselfortsätze entbehren, auch ohne Tigroidsubstanz

¹E. HOLMGREN, Noch weitere Mitteilungen über den Bau der Nervenzellen verschiedener Tiere. *Anat. Anz.* Bd. XVII. 1900.

²E. HOLMGREN, Studien in der feineren Anatomie der Nervenzellen. *Anat. Hefte.* Bd. XV. 1900.



Textfig. 1 A und B.

Fig. 1 A. *Lophius piscatorius*. Riesige Ganglienzelle der Medulla oblongata. Aus HOLMGREN, Noch weitere Mitteilungen über den Bau der Nervenzellen verschiedener Tiere. Anat. Anz. Bd. XVII. 1900.
Fig. 1 B. Ganglienzelle von *Helix*. Aus HOLMGREN, Weitere Mitteilungen über die »Saftkanälchen« der Nervenzellen. Anat. Anz. Bd. XVIII. 1900.

zu sein. So ist dies der Fall mit der sogenannten ‚ektoplasmatischen Zone‘, die gewiß nicht immer vorhanden ist, so auch mit dem größeren Teile der Zone des Zellkörpers dicht am Kerne« . . . »Das dichte Netz der Kapselfortsätze hüllt hier und da dilatierte Spalträume ein, die mit extracellulären lymphatischen Spalträumen direkt kommunizieren. In protrahierten Aktivitätszuständen wird fast das ganze Fortsatznetz zu einem Kanälchennetz umgestaltet.«

In einem sechsten Aufsatze¹ legt er Untersuchungen über die Schlundganglienzellen von *Helix* nieder und betont, daß er in diesen ein sehr günstiges und beweisendes Objekt für seine Auffassung von der Entstehungsweise der Kanälchen gefunden habe. Er läßt sich über seine Befunde in folgender Weise aus: »Die Nervenzellen von *Helix* werden . . . mit einem reichlicheren oder ärmeren Kanälchennetz versehen, das sich innerhalb des Fortsatznetzwerkes ausbildet, welches andern Zellen genetisch und morphologisch zugehört.« — »Die oft sehr großen Nervenzellen sind in einem locker gebauten Gewebe eingebettet, das von reichlich verzweigten, vergleichsweise kleinkernigen Zellen erzeugt wird. An den verschiedensten Stellen der Nervenzellenperipherie dringen in den Zellkörper auf das deutlichste Verzweigungen der genannten interstitiellen Zellen mehr oder weniger tief hinein. Hier verzweigen sie sich noch weiter in immer feineren Ramifikationen, die sich miteinander in mannigfaltiger Weise direkt verbinden.« — »Nicht selten sind es nicht nur ähnliche Fortsätze, die in die Nervenzellen eindringen. Auch größere oder kleinere kernführende Stränge des interstitiellen Gewebes können tief in die Zelle hineinragen. Die Kanälchen entstehen deshalb innerhalb dieser beiden Modifikationen der intracellulären Fortsätze eines und desselben interstitiellen Gewebes; und die ‚Kapselfortsätze‘ der fraglichen Nervenzellen entsprechen entweder direkten Ausläufern verzweigter interstitieller Zellen oder ganzen, selbst kernführenden Strängen des interstitiellen Gewebes« (vgl. Textfig. 1 B).

Auch in den Neuriten konnte HOLMGREN solche Kapselfortsätze und Saftkanälchen beobachten.

Bei noch weiterer Fortsetzung² seiner Studien überzeugte sich HOLMGREN, daß bei den Wirbeltieren die Verhältnisse ganz ähnlich liegen, wie bei *Helix*, d. h. daß es auch hier multipolar gebaute

¹ E. HOLMGREN, Weitere Mitteilungen über die »Saftkanälchen« der Nervenzellen. Anat. Anz. Bd. XVIII. 1900.

² E. HOLMGREN, Beiträge zur Morphologie der Zelle. I. Nervenzellen. Anat. Hefte. Bd. XVIII. 1901.

Zellen sind, die ihre Fortsätze ins Innere der Nerven wenden. Er sagt hierüber: »Ich kann nichts andres sehen, als daß meine oben referierten Befunde an den höheren und höchsten Vertebraten in prinzipieller Hinsicht ganz dasselbe zeigen, als diejenigen an den *Helix*-Ganglien. Soweit ich nämlich es aus meinen vorgelegten Befunden beurteilen kann, werden die spinalen Nervenzellen der Vertebraten von Ausläufern zunächst befindlicher, multipolar gestalteter Zellen auf das reichlichste durchbohrt. Diese extracellulär verlaufenden Fortsätze verzweigen sich vielfach und gehen miteinander mehr oder weniger zahlreiche Verbindungen ein, wodurch der Nervenzellkörper ein »Spongioplasma« bekommt, das jedoch genetisch ihm nicht zugehört. Innerhalb des Netzes dieser Fortsätze, innerhalb dieses »Spongioplasma« können Saftkanälchen zustande kommen, die direkt mit ähnlichen Kanälchen oder Hohlräumen innerhalb der Matrixzellen dieses Netzes eventuell kommunizieren.

Da HOLMGREN ferner beobachtet hatte, daß die Tigroidsubstanz der Nervenzellen in einem bestimmten Zusammenhang mit den Saftkanälchen stand, so bezeichnet er das Netz als Trophospongium der Nervenzellen, um dadurch hervorzuheben, daß in diesem Netze mit seinen Kanälchen wesentlich Wege der Stoffwechselprozesse der Nervenzellen zu suchen sind.

Von der bisher geschilderten Auffassung, nach der »die Saftkanälchen eine wahre zirkulatorische Einrichtung, ein Drainagesystem der Nervenzellen darstellen sollen«, wandte sich HOLMGREEN später aber ganz ab, in seinen letzten Arbeiten deutet er seine Befunde in wesentlich anderer Weise. So sagt er¹: »Wie sollen wir nun denken, daß die ‚Saftkanälchen‘ aus den Netzteilen der ‚Trophospongien‘ hervorgehen? Wir müssen wohl zunächst eine lokale Veränderung des Aggregatzustandes annehmen, eine Umwandlung der Netzteile selbst von einem vergleichsweise mehr festen zu einem flüssigen Zustande, ähnlich wie die Sekretgranula aus Körnchen in Tröpfchen übergehen.« — »In der Tat findet man nämlich bei einem genaueren Studium der fraglichen strukturellen Verhältnisse, daß, ehe die Netzteile der ‚Trophospongien‘ verflüssigt werden, sie zuerst anschwellen, dicker werden und in der Mitte oder — wie nicht selten — mehr in der Kante derselben weniger tingierbar, bis sie endlich an den so veränderten Stellen nicht mehr färbbar sind, sondern ein spalten-

¹ E. HOLMGREN, Weiteres über das Trophospongium der Nervenzellen und der Drüsenzellen des Salamander-Pankreas. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LX. 1902.

oder kanälchenartiges Aussehen angenommen haben.« — »Von dieser Auffassung ausgehend, wird es uns vielleicht nicht schwierig, zu verstehen, warum man bei stärkerer Kanälchenbildung oft — obwohl gewiß nicht immer — keine eigentlichen Wände an den ‚Saftkanälchen‘ finden kann; denn es liegt wohl in solchen Fällen nicht allzu fern anzunehmen, daß die ganzen Netzteile verflüssigt worden sind. Daß dieselben verflüssigten Netzteile bei einer nachstehenden Phase der physikalisch-chemischen Prozesse als kompakte Netzteile wiederkehren sollten, scheint mir undenkbar; man muß vielmehr, wie ich meine, annehmen, daß sie in diesen Prozessen ganz aufgehen. . . .«

»Ich vermeine, daß wir eben in diesen, die verschiedenen Teile der ‚Trophospongien‘ eventuell vernichtenden, flüssigmachenden Umsetzungen eine genügende Erklärung finden können, warum man eine fast unendlich große Variation in der Verbreitung der ‚Trophospongien‘ innerhalb der Nervenzellen findet. Mitunter tritt nämlich das ‚Trophospongium‘ nur an einer beschränkten Stelle der Peripherie der Nervenzelle auf, ein andres Mal innerhalb des ganzen Zellkörpers, aber mit sehr wenigen Netzteilen, ein andres Mal endlich mit sehr reichlichen Verzweigungen im Endoplasma usw. — Die ‚Trophospongien‘ stellen ja in der Tat Verzweigungen der intracapsulären Zellen dar, und wir können wohl oft pseudopodienartigen Zell sprossungen eine mehr oder weniger ausgesprochene Mobilität zuerkennen. Ich meine deshalb, daß die ‚Trophospongien‘ keine in ihrer allgemeinen Konfiguration und Ausbreitung innerhalb idealer Nervenzellen fixen Bildungen seien, sondern in dieser Hinsicht vielmehr einem stetigen Wechsel unterworfen sind, der von den intracellulären physikalisch-chemischen Prozeduren abhängt. Sie können — wie ich denke — unter Verflüssigung ihrer Netzteile diese letzteren für das Leben der Nervenzellen, denen sie angehören, opfern, um im nächsten Augenblick die verflüssigten Teile durch neue Sprossungen zu ersetzen.« Leben ist ja Bewegung!

Nach HOLMGREN stellen also die Saftkanälchen »den morphologischen Ausdruck gewisser Phasen der stofflichen Einwirkungen der Nervenzelle und der zugehörigen intracapsulären Zellen aufeinander« dar, und den Trophospongien wird von ihm »eine pseudopodienartige Mobilität zuerkannt, deren Intensität von den momentanen binnenzelligen chemischen Prozessen abhängt«. Er sagt unter anderm: »Man könnte auf die Saftkanälchen zeigen und sagen: Hier finden die oder die vitalen, fermentativen Prozesse statt, aus denen als Produkte körnige oder flüssige Zelleinschlüsse entstehen.« HOLMGREN

betont schließlich, daß bei einer solchen Auffassung der Name »Saftkanälchen« nicht mehr zutrefte.

Den Trophospongien der Nervenzellen ganz ähnlich aussehende Netze konstatierte HOLMGREN¹ noch bei den verschiedensten Zellen, so den Pankreas- und Parotiszellen, den Epithelzellen des Darmes und Magens sowie des Nebenhodens, des Uterus, der Thyreoidea, ferner bei den Leberzellen, den Nebennieren, den Deciduazellen usw. Für viele dieser Zellen konnte HOLMGREN ebenfalls nachweisen, daß ihre intracellulären Netze die Ausläufer benachbarter multipolar gestalteter Zellen darstellen².

¹ E. HOLMGREN, Einige Worte über das »Trophospongium« verschiedener Zellarten. *Anat. Anz.* 1902. — Über die »Trophospongien« der Darmepithelzellen usw. *Ibid.* 1902. — Über die »Saftkanälchen« der Leberzellen und der Epithelzellen der Nebenniere. *Ibid.* 1902. — Über die »Trophospongien« der Nebenhodenzellen und der Lebergangzellen von *Helix pomatia*. *Ibid.* 1902.

² Auch von anderer Seite sind die HOLMGRENSchen Kanälchen in den Nervenzellen beobachtet worden. Besonders STUDNÍČKA (Über das Vorkommen von Kanälchen und Alveolen im Körper der Ganglienzellen und in dem Achsencylinder einiger Nervenfasern der Wirbeltiere. *Anat. Anz.* 1899. — Beiträge zur Kenntnis der Ganglienzellen. *Sitzungsber. der k. böhm. Ges. der Wiss. Prag* 1900) hat sie gleichfalls genauer studiert, anfangs aber im Gegensatz zu HOLMGREN geglaubt, daß es sich hier stets um eine Verschmelzung von Vacuolen, d. h. also um eine Bildung der Nervenzellen selbst und nicht um eine Einwucherung außerhalb der Nervenzellen liegender Zellen handelt. Später hat er aber zugegeben, daß die intracellulären Kanälchen feste, besonders färbare Wandung besitzen.

NELIS (*Bull. de l'Acad. R. de Belgique* 1899) hat homogene, nicht tingierbare, oft kanalartig gewundene Bänder bei den Nervenzellen gefunden, die HOLMGREN auch auf seine Saftkanälchen bezieht.

Ebenso sah PUGNAT (*Bibliographie anatom.* 1901) die Saftkanälchen und sagt über dieselben: »Nous estimons donc que les canalicules de HOLMGREN prennent naissance à la suite de la pénétration, dans le protoplasme, des dernières ramifications de fins capillaires lymphatiques qui s'arboriseraient au sein du corps cellulaire.«

Auch BOCHENEK (*Contribution à l'étude du système nerveux des Gastropodes* 1901. — *L'anat. fine de la cellule nerveux de Helix pom.* *Compt. rend. de l'assoc. des anatom.* Lyon 1901) hat einschlägige Beobachtungen über die Nervenzellen von *Helix* veröffentlicht. Er schreibt: »Les plus grandes cellules du système nerveux de *Helix* sont pourvues d'un système de canaux, pénétrant de la surface dans le corps cellulaire« (p. 102). »Dans ces canaux se trouvent des prolongements et même des cellules de neuroglie.«

KÖLLIKER faßt die Kanäle HOLMGRENS ebenfalls als Saftkanälchen auf.

HOLMGREN seinerseits identifiziert sein Saftkanälchensystem auch mit dem Apparato reticolare intorno GOLGI's, der ebenfalls besonders für die Nervenzellen, daneben aber auch für andre Zellen (Epithelzellen, Knorpelzellen und Muskelzellen) beschrieben worden ist.

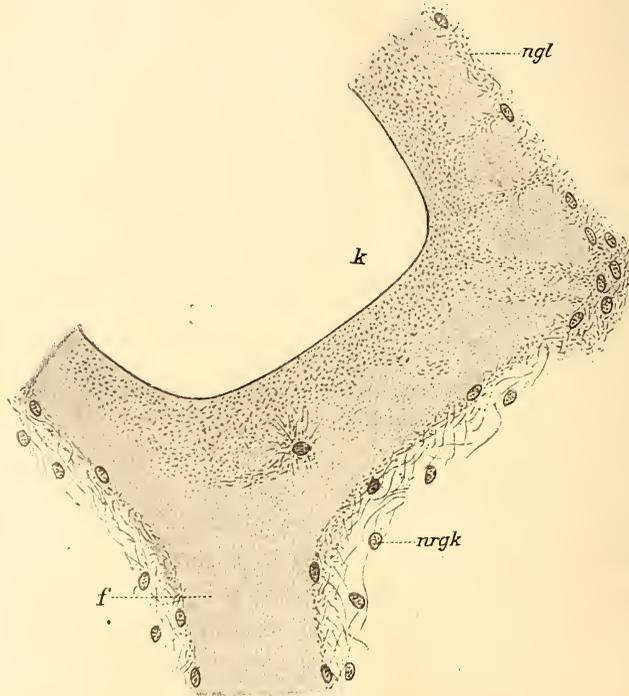
Vgl. die ausführliche Inhaltsangabe, die HOLMGREN von seinen einschlägigen Arbeiten selbst in MERKEL-BONNET, *Ergebnisse* usw. 1901 gibt.

B. Eigne Beobachtungen.

Ich habe schon vor vielen Jahren, lange vor HOLMGREN, die fraglichen Saftkanälchen, die ich als intracelluläre Neuroglia bezeichnet habe, für die Nervenzellen der verschiedensten Tierklassen beschrieben, u. a. auch für *Helix*, ein Objekt, das HOLMGREN, wie wir gesehen haben, als besonders instruktiv für die Saftkanälchen bezeichnet. Einen noch tieferen Einblick in die Natur der Saftkanälchen bzw. des Trophospogiums HOLMGRENS gewinnt man durch das Studium der Meeresgastropoden. Die Beschreibung, die ich vor Jahren von der intracellulären Neuroglia der Gastropoden gab, stimmt ziemlich genau mit den Angaben HOLMGRENS über seine Saftkanälchen überein. Ich gebe meine Schilderung der einschlägigen Verhältnisse sowie überhaupt des engen Zusammenhanges von Ganglienzelle und Neuroglia etwas ausführlicher im Wortlaut wieder, da diese meine Befunde für unser Thema von großer Bedeutung sind und ich auf dieselben später noch öfter Bezug nehmen werde. Ich schrieb im Jahre 1893¹: »Besonders instruktiv in der zu behandelnden Frage sind die **Gastropoden**, deren Ganglienzellen zum Teil ganz ungeheure Dimensionen erreichen. Hier besteht die Neuroglia, ähnlich wie bei Chätopoden und Hirudineen, aus Fibrillen, welche sich sehr verschieden untereinander verflechten, und aus eingestreuten Kernen, in deren Umgebung sehr oft noch der Leib der ursprünglichen Neurogliazelle durch besonders enges Gefüge der Fibrillen angedeutet wird. Die Ganglienzellen enthalten ein aus sehr dicht geflochtenen Fibrillen zusammengesetztes Spongioplasma und ein von diesem umschlossenes, auf Schnitten nur schwer zwischen den Fibrillen zur Beobachtung kommendes Hyaloplasma. Das Spongioplasma erscheint bei sehr vielen Ganglienzellen in doppelter Form, teils als grobfibrilläres, teils als feinfibrilläres. Letzteres bildet dann stets den Fortsatz, breitet sich häufig aber auch, besonders bei den großen Zellen, vom Grunde des Fortsatzes ausgehend über die ganze Peripherie der Ganglienzelle aus. In diesem Falle kommen in letzterer zwei verschieden aussehende Zonen zur Unterscheidung, eine innere dunkle grobfibrilläre und eine äußere helle feinfibrilläre (vgl. Textfig. 2). Oft erscheinen beide Zonen scharf voneinander abgesetzt, in andern Fällen sieht man sie an den Grenzen ganz allmählich ineinander übergehen. Der Zusammenhang der Neuroglia mit der Ganglienzelle ist ein äußerst mannigfacher. Er wechselt nicht nur nach den Gattungen, sondern auch bei den einzelnen Zellen einer Art. Die

¹ Ganglienzelle und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLII.

verschiedenen Modifikationen wird uns eine Schilderung der Ganglienzellen von *Aplysia*, *Helix*, *Pleurobranchus*, *Tethys* und *Doris* vor Augen führen. Bei *Aplysia* gehören die größten Zellen zum weitaus überwiegenden Teil dem eben beschriebenen Typus an, bei welchem das Spongionplasma in einen zentralen grobfibrillären und in einen peripheren feinfibrillären Abschnitt zerfällt. In der Umgebung dieser Zellen tritt eine sehr enge Verflechtung der Neurogliafibrillen, welche



Textfig. 2.

Aplysia. Ganglienzelle. *nrgk*, Neurogliakern; *ngl*, Neuroglia; *k*, Kern der Ganglienzelle; *f*, Fortsatz der Ganglienzelle. Aus ROHDE, Ganglienzelle und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLII.

in der Stärke genau den groben Fibrillen des zentralen Spongionplasma gleichkommen, und meist eine starke Vermehrung der Kerne ein. Von der die Ganglienzelle dicht umhüllenden Neuroglia strahlen nun allenthalben dünnere oder stärkere Partien radiär ins Innere der Zelle ein (vgl. Textfig. 2). Sie heben sich in der hellen feinfibrillären Randzone scharf ab, geben in ihrem Verlaufe links und rechts Seitenzweige ab und gehen schließlich ganz allmählich in das zentrale gleich grobfibrilläre Spongionplasma über. Diese bäumchenförmig sich verästelnden Neurogliaeinwucherungen zeigen anfangs ein etwas helleres Aussehen als das zentrale Zellprotoplasma, auch dann, wenn

sie, was sehr häufig der Fall ist, mit den groben Fibrillen des letzteren im Gefüge vollständig übereinstimmen. Dieser Gegensatz wird durch das Hyaloplasma bedingt, welches, obgleich es sich verhältnismäßig nur schwach färbt, doch der zentralen Ganglienzellpartie gegenüber der Neuroglia einen dunkleren Ton verleiht. Neben den Neurogliabäumchen und in gleicher Weise wie diese treten häufig vereinzelt Neurogliafibrillen in die Ganglienzelle ein und in das zentrale Spongionoplasma über. Stets gilt hier wie bei allen übrigen Gattungen die Regel, daß die Neuroglia sich nur mit dem grobfibrillären Spongionoplasma verbindet. Mit den Bäumchen dringen auch die Neurogliakerne ins Innere der Ganglienzelle oft tief hinein (vgl. Textfig. 2). Ganz ähnlich wie bei *Aplysia* vollzieht sich der Konnex von Neuroglia und Ganglienzelle bei *Helix* (vgl. Textfig. 4 auf Seite 30). Die der Ganglienzelle direkt anliegende Neuroglia zeigt hier nicht ein engmaschiges Gefüge, sondern Züge mehr oder weniger parallel verlaufender Fibrillen. Solche Fibrillenpartien treten tief in die Ganglienzelle hinein und bekommen oft durch die Entsendung von Seitenästen wieder ein baumförmiges Aussehen. Diese Bäumchen finden sich aber nicht nur in den feinfibrillären Randpartien der Zelle, sondern auch an Stellen, welche nur aus grobfibrillärem Spongionoplasma bestehen (vgl. Textfig. 4 auf S. 30 und Fig. 1 auf Taf. I). Häufiger als in Gestalt von Bäumchen dringt das Neurogliagewebe, namentlich an dem meist sehr breiten, feinfibrillären Fortsatzgrunde der Ganglienzelle, als Einzelfibrillen ein, welche sich nach innen zu immer enger verflechten, bis sie im Gefüge dem zentralen grobfibrillären Spongionoplasma vollständig gleichen und von diesem dann nicht mehr zu trennen sind. Wie bei *Aplysia* zeigen sich auch bei *Helix* in den Ganglienzellen, oft tief im Innern, Neurogliakerne. Bisweilen unterscheiden sich die den Neurogliakern umhüllenden grobfibrillären Partien des Ganglienzelleibes in nichts von dem übrigen Zellprotoplasma, manchmal zeichnen sie sich vor letzterem nur durch etwas lockeres Gefüge des Spongionoplasma und wenig helleren Ton aus, in vielen Fällen steht die kernhaltige »intracelluläre« Neurogliapartie in der eben geschilderten Weise durch radiär die helle Randzone durchsetzende Fibrillen mit der die Ganglienzelle umschließenden »intercellulären« Neuroglia in deutlicher Kommunikation, in andern Fällen ist sie aber mit letzterer außer jeden Zusammenhangs, wovon ich mich sehr häufig an Schnittserien durch die Ganglienzellen überzeugt habe¹.

¹ Viele Ganglienzellen der Gastropoden sind so groß, daß ich 50—60 mäßig dünne Schnitte durch eine Ganglienzelle legen konnte.

Wie dieses Verhältnis zu deuten ist, darauf will ich erst am Schlusse näher eingehen. Die größte Mannigfaltigkeit bezüglich der Verbindung von Neuroglia und Ganglienzelle zeigt *Pleurobranchus*. Sehr stark ist unter den Ganglienzellen der Typus vertreten, wie ich ihn eben für *Helix* beschrieben habe. Während aber bei *Helix* die Neurogliakerne enthaltenden Ganglienzellen verhältnismäßig nur spärlich sind und die Zahl der in einer Ganglienzelle auftretenden Neurogliakerne nur eine geringe, von mir nie über zehn hinaus beobachtete ist, kommt bei *Pleurobranchus* kaum eine Ganglienzelle ohne innere Neurogliakerne vor und sind die letzteren meist sehr zahlreich (vgl. Textfig. 21 auf S. 44). Auch bei dieser Gattung dokumentiert sich die Umgebung der intracellulären Neurogliakerne oft nach keiner Richtung hin mehr als ursprüngliche Neuroglia, häufig wird die Neuroglia natur dieser Zellpartie wieder nur noch durch weitmaschigeren Bau des Spongionplasmas und durch helleres Aussehen angedeutet, viel zahlreicher als bei *Helix* sind die Fälle, in denen die kernhaltige, intracelluläre Neuroglia vollständig von der intercellulären abgeschlossen ist, meist stehen sie aber beide auch hier auf die für *Helix* angegebene Art in gegenseitigem Konnex. Die intracellulären Neuroglia-Kerne und -Fibrillen sind auch bei *Pleurobranchus* namentlich häufig am feinfibrillären Fortsatzgrunde. Neben diesem im wesentlichen die beschriebene *Helix*-Zelle wiederholenden Typus kommt noch ein zweiter vor. Ihn zeigen besonders die größeren Ganglienzellen. Bei denselben (vgl. unten S. 35 die Textfig. 7) tritt eine sehr starke Wucherung der die Ganglienzelle einhüllenden Neuroglia ein, die Kerne derselben vermehren sich, während gleichzeitig ihre Fibrillen ein dem Spongionplasma der Ganglienzelle fast gleich enges Gefüge annehmen. Diese kernhaltigen enggeflochtenen Neuroglia-Partien, welche sich von dem grobfibrillären Spongionplasma der Ganglienzellen meist nur durch helleren Ton unterscheiden, dringen nun überall in das Innere der Ganglienzelle buchtörmig vor. Am Rande der hellen Buchten findet wieder ein so allmählicher Übergang der Neuroglia in das grobfibrilläre Spongionplasma der Ganglienzelle statt, daß man dieselben nur als etwas aufgelockerte und des Hyaloplasmas verlustig gegangene Teile der Ganglienzelle ansehen könnte, wenn nicht die allenthalben auftretenden kleinen Kerne ihre Neuroglia natur erkennen ließen. Die Buchten trifft man besonders am Grunde des Fortsatzes, oft sogar ausschließlich hier, während der übrige Teil der Ganglienzelle durchaus glattrandig ist. Der Fortsatzgrund erscheint dann vollständig zerklüftet und der Fortsatz selbst entspringt mit vielen Wurzeln

aus der Zelle. Die Ganglienzellen erinnern ungemein an die von FRITSCH eingehend beschriebene elektrische *Malapterurus*-Zelle und geben eine Erklärung für die bisher einzig dastehende Ursprungsweise des Fortsatzes derselben, worauf ich später ausführlicher zurückkommen werde.« . . . »Bei *Doris* treffen wir abermals zweierlei Modifikationen des Zusammenhangs von Neuroglia und Ganglienzelle, welche durch das Fehlen oder Vorhandensein eines feinfibrillären Randsaumes bedingt werden; die kleineren Ganglienzellen entbehren desselben, die großen haben ihn sehr ausgebildet. Auch bei jenen (vgl. Textfig. 6 auf S. 34) kommen zwar zwei Zonen zur Unterscheidung, eine helle äußere und eine dunkle innere, beide zeigen aber die Fibrillen in gleicher Stärke, das helle Aussehen der Randpartien wird lediglich hervorgerufen durch lockeres Gefüge und durch den Mangel des Hyaloplasma. Beide Zonen gehen an den Grenzen ganz allmählich ineinander über, so daß man wieder auf den ersten Blick den hellen peripheren Zellabschnitt für nur aufgelockertes Spongionplasma halten könnte. Dem widerspricht aber vor allem das Vorkommen von Neurogliakernen in der hellen Zone und zweitens das Aussehen der letzteren, insofern sie vollständig mit der intercellulären Neuroglia, namentlich mit den um die Kerne gelegenen Teilen derselben, übereinstimmt. Wir haben es also in der Randpartie nur mit einer Neurogliabildung zu tun. Außen verflechten sich die Fibrillen der hellen Randzone häufig wieder zu einer Art Scheide, welche aber nur selten die Ganglienzelle in ihrer ganzen Peripherie umhüllt, sondern meist kleinere oder größere Lücken aufweist, durch welche die Fibrillen der Randzone mit denjenigen der intercellulären Neuroglia in Zusammenhang treten. In letztere gehen auch von der Außenseite der erwähnten Scheide allenthalben Fibrillen ab. Der Konnex der intracellulären und der intercellulären Neuroglia ist also ein doppelter, teils ein indirekter durch Vermittelung der Scheide, teils ein direkter durch die überall in der letzteren vorhandenen Lücken. Genau dasselbe Verhältnis von Ganglienzelle und Neuroglia werden wir bei einem Wirbeltiere, bei *Lophius piscatorius*, wiederfinden. Ganz anders sind die großen Ganglienzellen mit wandständigem feinfibrillären Spongionplasma bei *Doris* gebaut. Während bei den kleinen Zellen die intercelluläre Neuroglia verhältnismäßig nur wenig Kerne enthält und ein ziemlich weites Gefüge hat, das sich auch in der Nähe der Ganglienzellen, abgesehen von den streckenweise auftretenden Scheidenbildungen, nicht ändert, sammeln sich in der Umgebung der großen Zellen (vgl. Textfig. 5 auf S. 32), wie wir es schon öfter gesehen

haben, massenhaft die Neurogliakerne an, während gleichzeitig die Neurogliafibrillen ein sehr enges Gefüge, namentlich um die Kerne herum, annehmen. Von dieser die Ganglienzelle dicht umschließenden kernreichen Neuroglia treten an vielen Stellen mächtige von Kernen begleitete Züge in die Zelle ein und durch die feinfibrilläre Randzone hindurch in das zentrale grobfibrilläre Spongionplasma über; an andern Punkten sind es kleine Neurogliapartien, welche in die Zelle ziehen und sich oft schon, bevor sie die innere Grenze der feinfibrillären Zone erreicht haben, in die einzelnen Fibrillen auflösen, welche dann gesondert dem zentralen grobfibrillären Spongionplasma zustreben; oft dringt die Neuroglia gleich am Rande der Zelle in der Gestalt solcher Einzelfibrillen in der für *Helix* geschilderten Weise ein. Der Zusammentritt der Neuroglia mit dem zentralen grobfibrillären Spongionplasma vollzieht sich meist in der ganzen Peripherie der Zelle; auf Schnitten sieht man die feinfibrilläre Randzone allenthalben von größeren oder kleineren, teils kernhaltigen, teils kernlosen Neuroglia-paketen oder Einzelfibrillen durchsetzt. Im Gegensatz zu dem zweiten Typus von *Pleurobranchus* sehen aber diese großen Zellen von *Doris* durch die eintretenden Neurogliapartien an den Rändern meist nicht ausgebuchtet aus, sondern die Konturen der Ganglienzelle sind vollständig glatt und die eingedrungenen Neurogliastücke erscheinen, ähnlich wie bei *Aplysia* und *Helix* die Bäumchen, durchaus als integrierende Bestandteile der Zelle.«

Einen gleich engen Zusammenhang zwischen dem Spongionplasma der Ganglienzellen und der einhüllenden Neuroglia hatte ich schon vorher für die Chätopoden und Hirudineen beobachtet, nur mit dem Unterschiede, daß die Neuroglia hier nicht in großen Paketen und baumförmig in die Ganglienzellen eindringt und Neurogliakerne innerhalb der Ganglienzellen fast ganz fehlen. Ich ließ mich damals für die Chätopoden¹ folgendermaßen darüber aus: »Am Rande der Zellen werden die dicht gefügten Körnchen und Fibrillen des Mitoms vielfach durchsetzt von stärkeren, dunkler gefärbten Fibrillen, welche nicht gekörnt erscheinen, sondern feste Form zeigen. Sie gehen einerseits allmählich nach innen in die gekörnten Fibrillen über, anderseits dringen sie nach außen in die Subcuticularfaserhülle ein, in welcher sie meist aber nur auf kurze Strecken zu verfolgen sind, da sie durch ihre dunkle Färbung und ihre Stärke die größte Ähnlichkeit mit den die Hülle bildenden Fasern haben. Durch diese

¹ Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Chätopoden. Zoologische Beiträge. II. 1. 1887.

allenthalben austretenden Fasern erscheint der Zusammenhang zwischen Zelle und Hülle als ein so inniger, daß es oft schwer fällt, am Rande zu unterscheiden, wo die Zelle aufhört und die Hülle beginnt.« — »In manchen Fällen haben die Fibrillen des Mitoms, gleich den peripher austretenden, überall im Zelleibe sehr feste Formen und keine Spur von körnigem Aussehen . . .« und für die Hirudineen¹: »Aber nicht nur die Umhüllung gibt das Stützgewebe (Neuroglia) für die Ganglienzellen ab, sondern seine Fäserchen dringen auch in das Innere derselben ein, indem sie schief oder quer den Rand durchsetzen und unterschiedslos in ihre Fibrillen übergehen.« — »Man kann mit demselben Rechte die die Randzone der Ganglienzellen durchziehenden Fasern als aus dem Stützgewebe eindringende Fäserchen wie als austretende Fibrillen der Ganglienzellen bezeichnen. Es findet hier eine solche Vermischung von Ganglienzellen und Stützgewebe statt, daß es unmöglich wird zu entscheiden, wo die Stützelemente aufhören und die Ganglienzellfibrillen anfangen.« — »Dieser Übergang des Stützgewebes in die Fibrillen der Ganglienzellen ist nur dann zu verstehen, wenn man annimmt, daß, wie in den Nerven, Kommissuren und Ganglien die Centralfäserchen, so auch in den Ganglienzellen das Spongionplasma nicht das eigentliche Nervöse ist, sondern nur ein Stützgerüst darstellt.«

Auch bei den Crustaceen, die, wie wir wissen, auch HOLMGREN untersuchte und gleichfalls für sehr dankbare Objekte bezüglich der Saftkanälchen (Trophospongium) erklärte, fand ich diesen engen Konnex von Ganglienzellspongionplasma und Neuroglia und vor allem sehr viel intracelluläre Neurogliakerne. Ich untersuchte eine sehr große Zahl von Crustaceengattungen und schrieb²: »Bei den Crustaceen, von denen ich besonders die Gattungen *Astacus*, *Homarus*, *Palinurus*, *Scyllarus*, *Penaeus*, *Palaemon*, *Squilla* untersuchte, hat die Neuroglia eine ganz ähnliche Struktur wie bei den Gastropoden. Ihre Fibrillen zeigen auch hier ein wechselndes Gefüge, sehr eng wird dasselbe meist wieder in der Umgebung der Ganglienzellen besonders in der Nähe der Kerne. Die Ganglienzellen der Crustaceen besitzen im Gegensatz zu denen der Mollusken in der Regel lediglich grobfibrilläres Spongionplasma; zwar geht auch hier dieses

¹ Histologische Untersuchungen über das Centralnervensystem der Hirudineen. Zoolog. Beiträge. III. 1 und Sitzungsberichte der Kgl. Preuß. Akad. d. Wiss. zu Berlin 1891.

² E. ROHDE, Ganglienzelle und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. 1893. Bd. XLII. S. 432.

im Fortsatz stets in feinfibrilläres über, in der Regel aber erst in weiter Entfernung vom Ganglienzellkörper. Dennoch ist der Fortsatz, welcher oft mit breiter Basis tief im Innern der Ganglienzellen entspringt, meist schon von Anfang an durch helleres Aussehen gegenüber dem Zellkörper gekennzeichnet. Die Fibrillen der der Ganglienzelle dicht anliegenden Neuroglia, welche in der Stärke wieder genau denen des Ganglienzellspongioplasma gleichkommen, gehen in letzteres in der ganzen Peripherie der Zelle in ebenderselben Weise wie bei Chätopoden und Hirudineen ganz allmählich über, so daß es häufig kaum möglich wird, die äußere Grenze der Ganglienzelle anzugeben. Der Ganglienzelleib unterscheidet sich wieder nur durch einen etwas dunkleren, durch das Hyaloplasma hervorgerufenen, auf Schnitten oft aber kaum bemerkbaren Farbenton von dem einschließenden Neurogliagewebe. Bei *Palinurus* (vgl. Textfig. 9 auf S. 37) dringen bisweilen von Neurogliafibrillen umgebene Kerne in die Ganglienzelle ein, es entstehen dadurch ähnliche Buchten, wie sie bei dem zweiten Typus von *Pleurobranchus* und bei *Tethys* vorkommen, wenn auch nie in der Ausdehnung wie hier. Namentlich häufig traf ich bei *Penaeus* Neurogliakerne innerhalb der Ganglienzelle, nicht selten tief im Innern, manchmal wieder an Stellen, die keine Veränderung des Zelleibes, weder was das Gefüge des Spongioplasma noch den Farbenton anbetraf, erkennen ließen. Bei den übrigen Gattungen beschränkte sich der Konnex von Neuroglia und Ganglienzelle auf die Peripherie der letzteren, inneren Neurogliakernen begegnete ich hier nicht. Wir vermissen also bei den Crustaceen die Mannigfaltigkeit, welche uns die Ganglienzellen der Gastropoden gezeigt haben. Im normalen Zustande liegt die Neuroglia, wie bemerkt, dem Zellkörper dicht an. Bei der Konservierung heben sich aber beide leicht voneinander ab. In dem freien Raume erhalten sich dann häufig bald dünnere, bald dickere Verbindungsfäden, von denen es in der Regel schwer zu entscheiden ist, ob sie der Neuroglia oder dem Spongioplasma angehören. . . «

Ganz ähnliche Befunde veröffentlichte NANSSEN fast gleichzeitig mit mir¹, indem er schreibt: »Bevor ich das Protoplasma der Ganglienzelle verlasse, will ich doch auf ein, wie ich glaube, sehr interessantes Verhältnis in ihrer Struktur aufmerksam machen. In

¹ NANSSEN, The Structure and Combination of the Histological Elements of the Central Nervous System. Bergen 1887.

Die Nervenlemente, ihre Struktur und Verbindung im Centralnervensystem. Anat. Anz. 1888.

den Ganglienzellen des Hummers habe ich nämlich ein Netzwerk von spongioplasmatischen Fasern gefunden, und diese Fasern haben sogar das Aussehen, als ob sie von den Neurogliascheiden ausgehen könnten, da sie mit diesen so innig verbunden sind, daß es ganz unmöglich ist zu sagen, wo die einen aufhören und die andern beginnen. Ein solches Netzwerk ist in den großen Ganglienzellen sehr oft stark hervortretend, besonders treten hier oft sehr dicke und ins Auge fallende Fasern in den peripheren Partien des Protoplasmas auf. Wenn diese Fasern und dieses oft sehr komplizierte Netzwerk wirklich ein Gebilde der Neurogliascheiden sein sollten, so haben wir also hier ein fremdes Gewebe oder Substanz, die in das Protoplasma der Ganglienzellen eingedrungen sein würde. Diese Annahme finde ich aber noch so gewagt, daß ich vorläufig dabei stehen bleibe, daß diese Fasern von dem Spongioplasma des Protoplasmas der Ganglienzellen gebildet sein können, und daß sie nur mit den Scheiden verwachsen sind; diese Verwachsung ist aber eine so innige, daß der Übergang oft absolut nicht zu sehen ist.«

Der erste, welcher überhaupt auf die engen Beziehungen zwischen Ganglienzelle und einhüllendem Gewebe aufmerksam gemacht hat, war wieder unser Altmeister der Histologie, LEYDIG, der schon im Jahre 1885 in seinem großen Werke »Zelle und Gewebe« in bezug auf die Spinalganglienzellen der Säugetiere sagte: »Es gibt aber Kontinuitätsverhältnisse zwischen den Nervenzellen und dem epithelialen Belag der neurilemmatischen Scheide im Bereich der peripherischen Ganglienzellen, welche bisher kaum gewürdigt worden sind und doch zu einer andern Auffassung der grauen Substanz hindringen können.« — »Löst sich der Ganglienkörper nur etwas von der Kapselwand ab, so tritt eine Erscheinung auf, die in der oberschwebenden Frage von großer Bedeutung ist. In den Hohlraum nämlich, der zwischen dem Ganglienkörper und der Wand entsteht, spannen sich Fäden hin, durch welche sich das Protoplasma der Matrixzellen, genauer deren Spongioplasma, mit dem Schwammwerke der Ganglienzelle verbindet. Dieser Zusammenhang ist bei achtsamem Zusehen mit Sicherheit wahrzunehmen. In diesem Verhalten der Matrixzellen zu den Ganglienkörpern erkennen wir eine wichtige Übereinstimmung mit den Zellen des Netzwerks der grauen Substanz in ihrer Beziehung zu den Ganglienkugeln. Hier im Gehirn und Rückenmark sind die Zellen nicht mehr flächig, nach Art eines Epithels, gelagert und voneinander abgesetzt, vielmehr nach allen Richtungen völlig verschmolzen, so daß ihr Spongioplasma ein

ununterbrochen zusammenhängendes Netz erzeugt. Und dort, wo sie in ihr System von größeren Hohlräumen die Ganglienkugeln aufnehmen, steht das Netzwerk abermals in ununterbrochenem Zusammenhange mit dem Balkenwerk des Ganglienkörpers.«

Unter den Wirbeltieren habe ich besonders bei *Lophius* Anklänge an die bei den Wirbellosen vorkommenden oben beschriebenen Verhältnisse getroffen. Ich schrieb hierüber: »Bei **Wirbeltieren** sind besonders die von FRITSCH¹ beschriebenen großen Ganglienzellen am dorsalen Teil der Medulla oblongata von *Lophius piscatorius* und die durch BILHARZ² und FRITSCH³ bekannt gewordenen elektrischen Riesenganglienzellen von *Malapterurus electricus* für unser Thema interessant. Bei der *Lophius*-Zelle⁴ wuchert die Neuroglia, welche auch hier aus meist eng verflochtenen Fibrillen von der Stärke derjenigen des Ganglienzellspongionplasma und aus eingestreuten Kernen besteht (vgl. Textfig. 8 auf S. 36) meist allenthalben ins Innere der Ganglienzelle hinein und breitet sich peripher weit aus, es entstehen dadurch wieder mehr oder weniger breite Buchten, welche durch dünnere oder dickere Züge des Zellprotoplasma voneinander getrennt werden. Diese Protoplasmascheidewände reduzieren sich oft auf ein Minimum, so daß dann fast die ganze Randzone der Ganglienzelle von Neuroglia gebildet wird und sich durch helleres Aussehen gegen das innere Zellprotoplasma abhebt. Die Zellen werden infolgedessen den Zellen des ersten Typus von *Doris* sehr ähnlich. Nach außen von der hellen Neuroglia-randzone erhält sich meist noch ein schmaler Randsaum des Zellprotoplasma. In diesem verdichtet sich oft das Spongionplasma unter gleichzeitigem Verluste des Hyaloplasma derartig, daß aus dem Randsaume eine fast homogen aussehende Scheide entsteht. Dadurch wird die Übereinstimmung mit den eben erwähnten Zellen von *Doris* (vgl. Textfig. 6, S. 34) noch größer, zumal auch bei *Lophius* der Randsaum resp. die Scheide sich nur selten kontinuierlich über den ganzen Umkreis der Zelle ausdehnt, sondern allenthalben Lücken zeigt, an denen die intracelluläre Neuroglia direkt mit der

¹ Über einige bemerkenswerte Elemente des Centralnervensystems von *Lophius pisc.* Arch. f. mikr. Anat. XXVII. 1886.

² Das elektrische Organ des Zitterwelses. Leipzig 1857.

³ Die elektrischen Fische. I. *Malapterurus electr.* Leipzig 1887.

⁴ FRITSCH nennt auch die *Lophius*-Zellen Riesenganglienzellen. Mit Bezug auf die übrigen Ganglienzellen des Tieres verdienen sie wohl diesen Ausdruck, gegenüber den Ganglienzellen vieler Wirbellosen, besonders der Gastropoden und unter den Hirudineen von *Pontobdella*, kann man sie kaum als mittelgroß bezeichnen.

intercellulären zusammentritt. Gleich der letzteren enthält auch die erstere eine große Anzahl verhältnismäßig sehr kleiner, in der Größe sehr schwankender Kerne. An den inneren Flächen der Buchten findet wie bei den Wirbellosen der allmähliche Übergang der intracellulären Neuroglia in das Spongionplasma der Ganglienzelle statt. Die Blut- und Lymphgefäße, welche die intercelluläre Neuroglia durchsetzen, dringen oft auch, namentlich am Grunde des Fortsatzes, in die intracelluläre ein. Die intracellulären Gefäße sind bereits von FRITSCH gesehen worden, die Haupteigentümlichkeit dieser *Lophius*-Zellen, d. h. die intracelluläre Neuroglia hat er nicht erkannt. Übrigens enthalten nicht alle Zellen Gefäße, sondern nur der kleinere Teil, besonders die größten. Dagegen fehlen Zellen ohne intracelluläre Neuroglia so gut wie ganz, bei einigen wenigen treten allerdings nur Spuren derselben auf¹.

Über die Bedeutung dieses eigenartigen Zusammenhanges von Ganglienzelle und Neuroglia ließ ich mich im Jahre 1893² folgendermaßen aus: »Es entsteht die Frage: ,Wie sind die geschilderten eigentümlichen Strukturverhältnisse zu deuten?« Zunächst könnte man an einen pathologischen Prozeß denken. Gegen eine solche Annahme spricht in erster Linie der Umstand, daß der für die einzelne Art geschilderte Bau bei sämtlichen untersuchten Exemplaren wiederkehrte; unverständlich wäre es ferner, warum z. B. bei *Lophius* und *Malapterurus* stets gerade nur die beschriebenen Ganglienzellen und nicht alle übrigen so tiefgehende pathologische Veränderungen zeigten; schließlich würden sich manche der mitgeteilten Beobachtungen, so besonders die tief im Innern der Ganglienzellen liegenden, rings von Zellprotoplasma umschlossenen Neurogliakerne (nicht Zellen!) sowie der unterschiedslose Übergang der in die Ganglienzelle eingedrungenen Neurogliafibrillen (bzw. Bäumchen usw.) in das Spongionplasma der Zelle auf pathologischem Wege wohl kaum deuten lassen. Wir haben es also offenbar mit normalen Vorgängen zu tun. Ich glaube, daß uns das Verständnis für dieselben durch die Beobachtungen

¹ FRITSCH nennt das die Ganglienzellen umschließende kernhaltige Fibrillennetzwerk nicht Neuroglia, sondern ein schwammiges Gewebe von bindegewebigen Charakter. Nicht nur, daß ich dieses Zellgewebe sehr häufig sich direkt in Neuroglia nach unten zu fortsetzen sah, wird auch jeder Zweifel an der Neuroglia-natur desselben gelöst durch das allerdings nur vereinzelt Vorkommen von vollständig gleichgebauten und gleichgroßen Ganglienzellen um den Centralkanal herum, ja ventralwärts von demselben, bei denen das umgebende Gewebe sich ohne weiteres als Neuroglia erkennen läßt.

² E. ROHDE, Ganglienzelle und Neuroglia. I. c. S. 457.

GOETTES¹ über die Entstehung der Zellen der Spinalganglien der Unke eröffnet werden wird. GOETTE sagt: »Ich will zuerst die histologischen Veränderungen des Spinalganglions betrachten, welche in gleicher Weise bei allen übrigen Ganglien vorkommen. Man kann sagen, daß sie anfangs mit der Entwicklung der grauen Rückenmarkssubstanz übereinstimmen: während die Dottersubstanz vermittels der Umbildungskugeln in reifes Protoplasma verwandelt wird, verschmelzen die Leiber der früheren Embryonalzellen zu einer Grundsubstanz, in welcher um die Mehrzahl der Kerne ein neuer Zelleib sich absondert, ein Teil derselben aber frei eingelagert bleibt. Die neuen Zelleiber sind oft etwas dunkler als die Grundsubstanz und ihre Masse erscheint in der Richtung des Nervenstammes an einer Seite des Kernes angehäuft und bisweilen annähernd kegelförmig ausgezogen, während die übrige Peripherie des Kerns von einer dünneren Schicht umgeben ist. Außerdem habe ich an den Spinalganglien deutlich gesehen, daß die neuen Zelleiber früher protoplasmatisch umgewandelt waren als die Grundsubstanz, welche neben den Umbildungskugeln noch Dotterplättchen enthielt; und da sie, je jünger das Ganglion ist, gegen die Grundsubstanz um so mehr zurücktreten, oft kaum andeutungsweise vorhanden sind, während dieses Verhältnis später sich gerade umkehrt, so möchte ich annehmen, daß diese neu angelegten Zellen nicht gleich eine fixe Grenze besitzen, sondern aus der umgebenden Grundsubstanz fortwährend neues Protoplasma sich ihnen anfügt. Die Kerne dieser neuen Zellen bleiben kugelig und erscheinen sehr bald größer als die länglichen freien Kerne der Grundsubstanz; meist sind sie mit einem oder mehreren Kernkörperchen versehen. Sind einmal die Umbildungskugeln verschwunden, so entwickeln sich in derselben Fasern, welche kontinuierlich in diejenigen des austretenden Nerven übergehen; der Rest der Grundsubstanz verwandelt sich dann in eine bindegewebsartige Zwischensubstanz.« Nach GOETTE stellt also die Neuroglia das Bildungsgewebe der Ganglienzellen vor. In diesem Sinne lassen sich auch unsre Beobachtungen deuten, d. h. als Erscheinungen einer eigentümlichen Art von Regeneration, durch welche die Ganglienzelle im ausgebildeten Tiere ununterbrochen ihr Protoplasma auf Kosten der Neuroglia erneut und zwar derart, daß sie zuerst ihr Spongionplasma aus den Neurogliafibrillen und sekundär zwischen denselben das Hyaloplasma neu erzeugt. Die sehr verschiedenen

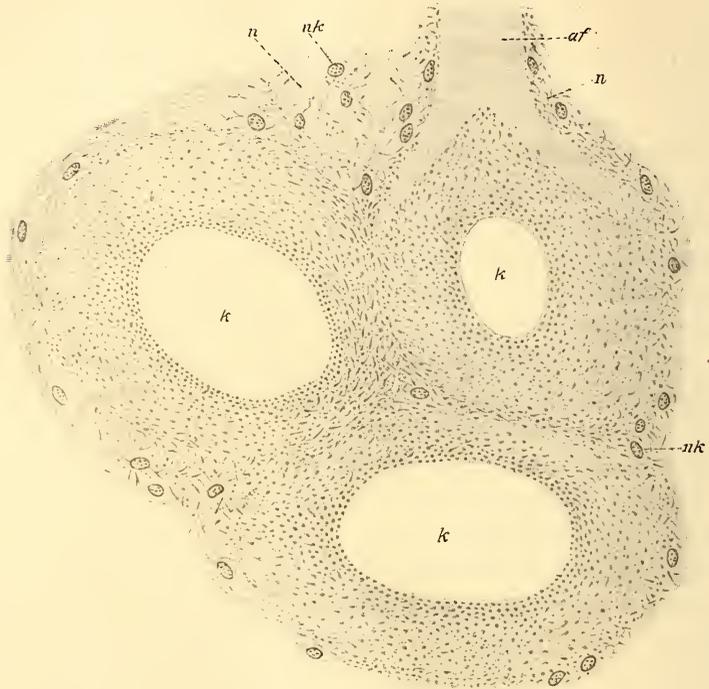
¹ Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.

Strukturverhältnisse, die oft bei den Ganglienzellen einer Art auftreten, hätten wir dann als verschiedene Phasen dieser Regeneration zu deuten. Da ferner das Spongionplasma der Ganglienzelle bei allen Tierklassen, wenn nicht im Innern, so doch stets an der Peripherie der Zelle im direkten Übergang in die Neuroglia sich befindet, wie dargelegt worden ist, so wäre zu schließen, daß sämtliche Ganglienzellen während ihres Lebens ihr Spongionplasma (bzw. Hyaloplasma) von der Neuroglia aus erneuerten. Die tiefen Neurogliabuchten, wie wir sie bei *Pleurobranchus*, *Tethys*, *Lophius* und *Malapterurus* getroffen haben, deuteten dann, da durch dieselben die regenerierende Oberfläche der Ganglienzelle bedeutend vergrößert wird, auf einen besonders lebhaften Stoffwechsel und erhöhte Tätigkeit der Zelle hin. Im vollsten Einklang hiermit stände es, daß die Buchten den Höhepunkt ihrer Ausbildung bei den beiden *Malapterurus*-Zellen erreichen, welche allein das elektrische Organ versorgen, während bei den übrigen mit elektrischen Organen versehenen Tieren (*Torpedo*, *Gymnotus*) die Zahl der elektrischen Zellen eine sehr große ist. Durch Regeneration würden auch die innerhalb der Ganglienzelle auftretenden allseitig von Zellsubstanz umgebenen Neurogliakerne respektiv Neurogliafibrillenpartien ihre Erklärung finden: es tritt eine allmähliche Ablösung der intracellulären Neuroglia von der intercellulären und schließlich ein derartiges Aufgehen der ersteren in Gangliensubstanz ein, daß nur noch die Kerne den Neurogliaursprung des betreffenden Zellabschnittes andeuten.◀

Ich vertrat damals noch die Ansicht, daß der Inhalt des grobfibrillären Spongionplasmas nur Hyaloplasma wäre. Ich überzeugte mich aber bald, bei weiterer Ausdehnung meiner Studien, daß das feinfibrilläre Spongionplasma, welches bei manchen Ganglienzellen ausschließlich die Randzone bildet, nicht auf diese beschränkt ist, sondern auch die Räume zwischen dem grobfibrillären Spongionplasma erfüllt und samt dem Hyaloplasma die Grundsubstanz der Ganglienzelle ausmacht, welche von dem grobfibrillären Spongionplasma durchsetzt wird. Ich schrieb bereits im Jahre 1895¹ darüber: »Ehe ich aber zu den Nerven übergehe, muß ich noch einmal kurz der Ganglienzellen gedenken. Ich glaube nämlich im letzten Jahre in der Erkenntnis der Struktur derselben um einen Schritt weiter gekommen zu sein. Das feinfibrilläre Spongionplasma tritt nämlich nicht nur im Achsenzylinderfortsatz und am Rande der Ganglienzellen auf, wie

¹ E. ROHDE, Ganglienzelle, Achsenzylinder, Punktsubstanz und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLV.

ich es früher dargestellt habe, sondern es erfüllt bei wahrscheinlich allen Ganglienzellen den ganzen Zelleib bis zum Kern, es bildet samt dem eingeschlossenen Hyaloplasma, das an dasselbe gebunden zu sein scheint, das eigentliche Grundelement des Zelleibes, welches aber stets von dem grobfibrillären Spongioplasma, der direkten Fortsetzung der Neuroglia, durchsetzt wird, so daß es da, wo letzteres dichter geflochten ist, häufig nur schwer zur Unterscheidung kommt



Textfig. 3.

Ganglienzellen von *Aplysia*. *af*, Fortsatz der Ganglienzelle; *n*, Neuroglia; *nk*, Neurogliakern; *k*, Kern der Ganglienzelle. Aus ROHDE, Ganglienzelle, Achsenzylinder, Punktsubstanz und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. 1895. Bd. XLV.

und erst an den Stellen wieder deutlich zutage tritt, wo das Gefüge des grobfibrillären Spongioplasma weiter wird oder dieses ganz fehlt, so stets im Achsenzylinderfortsatz und oft am Rande der Ganglienzellen (vgl. Textfig. 3 und Textfig. 2 auf S. 12). Grob- und feinfibrilläres Spongioplasma stellen aber nicht zwei histologisch verschiedene Elemente dar, sondern man sieht sie in manchen Ganglienzellen ganz allmählich ineinander übergehen, wie ich schon in meiner letzten Abhandlung betont habe.«

HOLMGREN und ich stimmen also insofern miteinander überein, als wir beide eine Grundsubstanz der Ganglienzellen und ein grobes, spongioplasmatisches Netzwerk in derselben, ferner einen direkten Zusammenhang des letzteren mit den die Ganglienzellen umhüllenden Zellen annehmen, welche letztere von HOLMGREN einfach als interstitielle Zellen bezeichnet werden, in Wirklichkeit aber Neurogliazellen sind; wir unterscheiden uns beide aber darin, daß HOLMGREN das grobe Spongioplasma erst sekundär in die Ganglienzelle einwuchern läßt, während es nach meiner Auffassung im engsten Zusammenhang mit der Entwicklung der Ganglienzelle und in direkter Verbindung mit dem feinen Fibrillenwerk der Grundsubstanz der Ganglienzelle steht.

HOLMGREN betont ferner die große Mannigfaltigkeit in der Ausbildung seiner Trophospongien, welche keine fixen Bildungen, sondern einem stetigen Wechsel unterworfen seien. Zu derselben Erkenntnis war ich bereits im Jahre 1895 über die dem Trophospongium HOLMGRENS entsprechende intracelluläre Neuroglia der Ganglienzellen gekommen und habe dies damals auch direkt durch sehr zeitraubende und mühselige Untersuchungen nachweisen können. Ich ließ mich hierüber folgendermaßen aus¹: »Da nach meinen neueren Untersuchungen die Zwischenmasse der groben aus der Neuroglia sich bildenden Fibrillen nicht reines Hyaloplasma, sondern ein feinfibrilläres das Hyaloplasma enthaltendes Spongioplasma ist, in welches die groben Fibrillen allmählich übergehen, so muß also die alte Auffassung dahin abgeändert werden, daß aus der Neuroglia zuerst die groben Fibrillen entstehen und diese sekundär in feinere zerfallen, welche erst das ebenfalls sich neubildende Hyaloplasma zwischen sich schließen². Ist meine Hypothese von der Regeneration der Ganglienzellen von der Neuroglia aus richtig, dann kann eine Ganglienzelle nicht immer die gleiche Struktur besitzen. Dies hat mir auch die Untersuchung bestimmter für diesen Zweck besonders günstiger Ganglienzellen vollauf bestätigt. Für die Entscheidung dieser Frage sind die intracellulären Neurogliakerne der Ganglienzellen sehr wertvoll, insofern einerseits ihre Anzahl ungefähr den

¹ Ganglienzelle, Achsencylinder, Punktsubstanz und Neuroglia. I. c. S. 404.

² Möglicherweise bildet das Hyaloplasma nur eine leitende Rindenschicht um je eine feine Neurogliafibrille als Achse.

Maßstab für die Menge der intracellulären Neuroglia abgibt, anderseits sie in dem Falle, wo die intracelluläre Neuroglia bereits vollständig in Ganglienzellsubstanz übergegangen ist, noch deutlich die Stelle, an der die Neurogliawucherung stattgefunden hat, andeuten. Bei *Helix* kommen im Fußganglion an gewissen Stellen einige sehr große Ganglienzellen vor, welche namentlich stark von Neuroglia-gewebe durchsetzt werden und sich bei einiger Übung auf gleich gerichteten Serien leicht wiederfinden lassen¹. Ich habe zu diesem Zweck von zehn Exemplaren von *Helix* die Fußganglien in genau derselben Weise behandelt, d. h. gleichzeitig gehärtet (in 10% Sublimat), gefärbt usw. und in den entsprechenden Ganglienzellen verschiedener Tiere ganz unglaubliche Variationen der intracellulären Neuroglia konstatieren können. Eine Ganglienzelle, welche in dem einen Falle 35 Neurogliakerne enthielt, wies in einem andern nur 21, in einem dritten kaum 6—7 auf; die gleichen Ganglienzellen zeigten in verschiedenen Tieren an derselben Stelle das eine Mal 8—9 Neurogliakerne dicht nebeneinander, eingebettet in eine mächtig entwickelte bäumchenförmig sich ausbreitende Neuroglia, das andre Mal keine Spur weder von Neurogliakernen noch Fibrillen. Als ein noch dankbareres Objekt erwies sich *Penaeus*. Ich erwähnte bereits in meiner Abhandlung: »Ganglienzelle und Neuroglia«, daß bei dieser Crustacee in den Ganglienzellen die Neurogliakerne besonders zahlreich auftreten. Namentlich fallen bei *Penaeus* zwei ventral links und rechts von der Mittellinie gelegene kolossale Ganglienzellen durch die Menge der intracellulären Neurogliakerne (bis 140) auf. Ich habe diese Ganglienzellen auf lückenlosen Querschnittserien von mehreren Tieren und aus den verschiedensten Ganglien untersucht, die korrespondierenden Ganglienzellen miteinander verglichen und nicht nur bedeutende diesbezügliche Unterschiede zwischen den gleichgangligen Zellen verschiedener Exemplare, sondern auch zwischen den verschiedengangligen Zellen desselben Tieres gefunden. Entsprechende Ganglienzellen verschiedener Exemplare differierten um 20—30 Neurogliakerne untereinander, auch hier waren die einzelnen Partien des Zelleibes in jedem Tiere anders gebaut. Diese Beobachtungen scheinen doch stark zu gunsten der von mir vertretenen Annahme zu sprechen, daß in den Ganglienzellen eine Neubildung des Spongioplasmas von der Neuroglia aus erfolgt. Wir

¹ Ich habe diese Zellen auch wiederholt frisch auf Zupfpräparaten nach Methylenblaubehandlung zu Gesicht bekommen und sehr schön hier ebenfalls die intracelluläre Neuroglia samt ihren Kernen beobachten können.

müssen dann annehmen, daß die Neurogliakerne, nachdem die intracelluläre Neuroglia vollständig in Ganglienzellsubstanz aufgegangen ist, d. h. nachdem sie das Gefüge des grobfibrillären Ganglienzell-spongioplasmas angenommen und gleichzeitig die hyaloplasmahaltige feinfibrilläre Zwischensubstanz sich entwickelt hat, ebenfalls in der Ganglienzellsubstanz sich auflösen.«

HOLMGREN gibt drittens ebenso wie STUDNIČKA¹ an, daß die Saftkanälchen resp. Trophospongien auch in den Neuriten auftreten. Auch dies ist nur eine Bestätigung früherer Angaben von mir. Auch ich fand besonders wieder bei den Gastropoden die Nervenfasern oft ähnlich stark von der Neuroglia durchsetzt wie die Ganglienzellen selbst und schloß hieraus, daß auch die Nervenfasern ebenso wie die Punktsubstanz sich von der Neuroglia aus regenerierten. Ich² schrieb im Jahre 1895: »Da die Neuroglia bei den Wirbellosen am Aufbau der Punktsubstanz und der Achsenzylinderfortsätze gleichen Anteil nimmt als bei den Ganglienzellen, so darf wohl, was von diesen gilt, auch auf jene übertragen werden; es wäre dann zu folgern, daß auch in der Punktsubstanz wie in den Achsenzylinderfortsätzen eine Neubildung des feinfibrillären Spongioplasma von dem direkt aus der Neuroglia hervorgehenden grobfibrillären Spongioplasma aus eintritt, welches letzteres in der Punktsubstanz allenthalben das feinfibrilläre Spongioplasma durchsetzt, in den Achsenzylinderfortsätzen aber die Scheiden bildet, welche gleich den Neurogliahüllen der Ganglienzellen entweder am Rande oder durch einstrahlende meist bäumchenförmige Fortsätze in das feinfibrilläre Achsenzylinderspongioplasma übergehen. Die Neuroglia-bäumchen sind dann in den Ganglienzellen wie in den Achsenzylindern und in der Punktsubstanz als Wachstumsherde zu betrachten, von denen eine besonders intensive Neubildung des Spongioplasmas ausgeht.

Von den Nervenfasern der Wirbeltiere ist es ebenfalls schon bekannt, daß sie vorübergehend stellenweise zerstört und neu gebildet werden und zwar von den Zellen der SCHWANNschen Scheide aus, welche das Äquivalent der Neurogliazellen der Wirbellosen darstellt.

HOLMGREN faßt die Ganglienzellen und alle andern Zellen, welche durch Trophospongien ausgezeichnet sind, als Zellen erster Ordnung, d. h. als solche von höherer physiologischer Dignität auf und stellt sie den der Tropho-

¹ l. c.

² l. c.

spongien entbehrenden Zellen als solchen zweiter Ordnung gegenüber.

Auch ich zuerst schon im Jahre 1895 aus meinen oben mitgeteilten Befunden den Schluß, daß die Ganglienzellen keine Einheiten im Sinne der als Zellen bezeichneten Bildungen darstellen. Dies werden wir auch im vollsten Maße durch die bei dem Untergang und der Neubildung der Ganglienzellen zutage tretenden Erscheinungen bestätigt finden. Wir werden hier sehen, daß es sich bei dem groben, spongioplasmatischen Netzwerk im Innern der Ganglienzellen in der Tat nicht um eine sekundäre Erscheinung, d. h. um eine Einstrahlung von Zellen, wie HOLMGREN es auffaßt, sondern um eine primäre Bildung in dem oben bezeichneten Sinne handelt.

Ehe ich aber hierauf eingehe, werde ich meine früheren Angaben durch eine Anzahl Photographien zu erhärten suchen, die ich jetzt, teilweise an der Hand neuer Zeichnungen, ausführlich besprechen will.

Photographie 1, Taf. IV und Fig. 1, Taf. I stellen zwei in kurzer Entfernung auseinander liegende Schnitte durch eine Ganglienzelle von *Helix* dar. Wie die Photographie zeigt, ist die Zelle tadellos konserviert und ebenso wie die benachbarten Zellen, die auf der Photographie zum Teil gleichfalls noch zu sehen sind, von der Neuroglia dicht umschlossen. Die Fasern der kernhaltigen Neuroglia treten teils einzeln, teils paketweise in die Ganglienzelle ein und gehen, im letzteren Falle unter baumförmiger Verästelung (vgl. in der Photographie 1 besonders den unteren Rand der Zelle), in das grobe Spongioplasma der Ganglienzelle über, welches letzteres auf dem Schnitt meist als grobe Körnelung, stellenweise aber auch als ein Flechtwerk gleich grober kurzer Fäserchen erscheint. Es unterliegt keinem Zweifel, daß wir hier eine Zelle derselben Art vor uns haben, wie sie HOLMGREN in seiner von mir als Textfig. 1 B (S. 6) wiedergegebenen Figur abgebildet und beschrieben hat, und daß die in meiner Fig. 1, Taf. I und in der Photographie 1, Taf. IV so deutlich hervortretenden baumförmig sich verzweigenden intracellulären Neurogliafortsätze (*i.nglb*, *i.nglf*) dem Trophospongium der HOLMGRENSCHEN Zelle entsprechen. Wie ich aber nochmals im Gegensatz zu HOLMGREN betone, stimmen die in die Ganglienzelle eintretenden Neurogliafasern sowohl in der Stärke wie im Aussehen mit dem groben

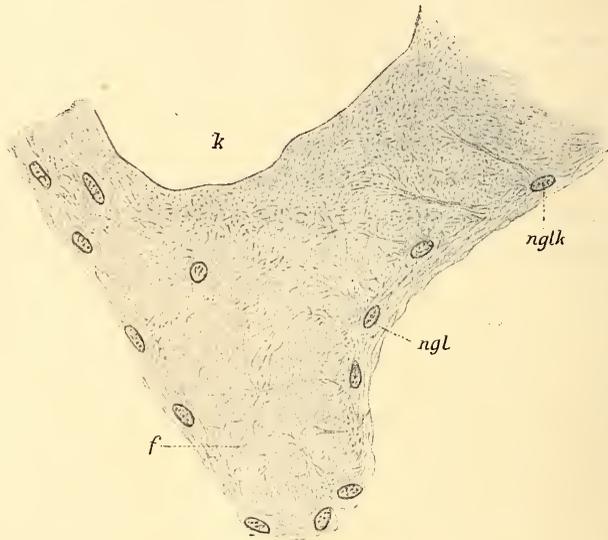
Spongioplasma der Ganglienzelle vollkommen überein und setzen sich unterschiedslos in das letztere fort.

Photographie 2, Taf. IV und Fig. 2, Taf. I sind zwei benachbarte Schnitte durch eine Ganglienzelle von *Aplysia*. Wie wir bereits wissen und uns besonders die Textfig. 2 (S. 12) und 3 (S. 24) deutlich zeigen, besitzt die Ganglienzelle der Gastropoden zweierlei Spongioplasma, nämlich erstens ein feinfibrilläres, das das Hyaloplasma enthält und den Ganglienzelleib gleichmäßig erfüllt, also eine Art Grundsubstanz desselben darstellt und allein den Fortsatz bildet, und zweitens ein grobfibrilläres Spongioplasma, das mit den Neurogliafasern in Zusammenhang tritt. Dieses letztere erfüllt entweder durchweg den Ganglienzelleib und oft so dicht, daß das feinfibrilläre Spongioplasma zwischen ihm kaum zur Unterscheidung kommt, oder es ist auf bestimmte, meist zentrale Partien der Ganglienzelle beschränkt, in welchem Falle dann das feinfibrilläre Spongioplasma als helle Randzone der Ganglienzelle zur deutlichen Unterscheidung kommt, wie dies die Textfig. 2 (S. 12) lehrt. Die Ganglienzelle der Photogr. 2, Taf. IV, resp. der Fig. 2, Taf. I zeigt das feinfibrilläre Spongioplasma (*f.gr*) an dem oberen Ende deutlich, d. h. an dem Pole, an welchem der Fortsatz abgeht. Dieses feinfibrilläre heller erscheinende Spongioplasma wird nun allenthalben von Neurogliafaserzügen (*i.nglf*) senkrecht durchsetzt, welche innen sich allmählich in die einzelnen Fasern auflösen und in das grobe Spongioplasma übergehen.

Die Photographie 3 und 4, Taf. IV sind Schnitten durch eine Ganglienzelle von *Helix* entnommen und werden durch die Textfig. 4 (S. 30) erläutert, welche aus einem benachbarten Schnitt den entsprechenden Teil derselben Ganglienzelle darstellt. Der Fortsatzpol der Ganglienzelle liegt unten und besteht, wie die Regel ist, überwiegend aus feinfibrillärem Spongioplasma. In der Photographie 3 wird dasselbe aber wieder von einem Büschel Neurogliafasern (*i.Nglb*) durchzogen, welches von einer kernhaltigen Stelle der Neuroglia ausgeht und sich im Innern der Ganglienzelle allmählich in die einzelnen Fasern auflöst. Diese gehen dann ganz allmählich in das grobe Spongioplasma über, das den größten Teil der Ganglienzelle erfüllt. Auch in der Photographie 4 treten ganz ähnlich wie in der Textfig. 4 an verschiedenen Stellen von der außen die Ganglienzelle einhüllenden Neuroglia teils kürzere, teils längere Faserzüge (*i.Nglb*) in das Innere der Ganglienzelle ein und setzen sich unterschiedslos in das grobe Spongioplasma derselben fort.

Noch deutlicher tritt dies in der Photographie 5 hervor, welche

einen dritten Schnitt derselben Ganglienzelle von *Helix*, aber bei noch viel stärkerer Vergrößerung als die Photographie 3 und 4 darstellt. Die Neuroglia liegt dieser Zelle, ebenso der ihr links unten benachbarten, dicht an und ist stark von Kernen erfüllt. Beide Ganglienzellen zeigen sich tadellos konserviert. In der größeren Ganglienzelle sehen wir ganz unten bei X die Neuroglia buchtartig tief in den Ganglienzellenleib eindringen; sowohl an dieser Stelle als auch an andern Punkten der Peripherie der Zelle treten die Neurogliafasern meist isoliert in die Ganglienzelle ein (*i.nglf*) und können bis zu dem zentralen,



Textfig. 4.

Helix. Ganglienzelle. Ursprung des Fortsatzes. *f*, Fortsatz der Ganglienzelle; *ngl*, Neuroglia; *nglk*, Neurogliakern; *k*, Kern der Ganglienzelle. Aus ROHDE, Ganglienzelle und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLII.

den Kern umgebenden gleich grobfasrigen Spongioplasma verfolgt werden, in welch letzterem sie sich unterschiedslos verlieren. Der Schnitt ist ferner insofern instruktiv, als tief im Innern der Ganglienzelle deutlich ein großer Neurogliakern (*i.Nrglk*) von genau demselben Bau wie die extracellulären Neurogliakerne auftritt und zwar mitten in dem typischen grobfasrigen Spongioplasma der Ganglienzelle.

Photographie 6, Taf. IV gibt einen Teil einer Ganglienzelle von *Aplysia* wieder und ist darum bemerkenswert, weil sie unten besonders schön die baumförmige Verästelung der in die Ganglienzelle eintretenden Neuroglia an zwei Stellen (*i.nrglb*) zeigt und oben in ihrer schmalen hellen, d. h. aus feinfibrillärem

Spongioplasma gebildeten Randzone sehr deutlich von groben Neurogliafasern durchsetzt wird, die von der extracellulären Neuroglia (*ngl*) ab- und in das grobfasrige innere Spongioplasma (*spp*) der Ganglienzelle übergehen.

Ähnliche intracelluläre Neurogliabäumchen, die sich in der hellen feinfibrillären Randzone der Ganglienzelle scharf abheben und im zentralen groben Spongioplasma der Ganglienzelle auflösen, zeigen die beiden Fig. 3 und 4 auf Taf. I, welche gleichfalls Ganglienzellen von *Aplysia* entstammen. In der Fig. 4 erblicken wir ferner im Innern der Ganglienzellen an der Übergangsstelle des einen Neurogliabäumchens in das zentrale grobe Spongioplasma zwei Neurogliakerne.

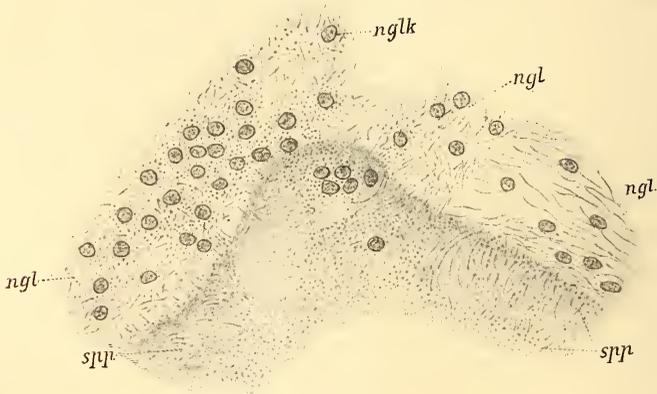
Die Photographien 7, 8, 9 sind Schnitte durch eine vorzüglich erhaltene große Ganglienzelle von *Doris*. In der Photographie 7 können wir deutlich den links oben von der Ganglienzelle abtretenden Fortsatz (*f*) auf eine lange Strecke verfolgen, er besteht aus demselben feinfibrillären Spongioplasma (*fg^r*), welches den größten Teil der linken Seite der Ganglienzelle ausmacht und hebt sich gleich der letzteren durch hellen Ton von dem grobfasrigen zentralen, den Kern umhüllenden Spongioplasma (*spp*) ab. In der Photographie 8 und 9 sehen wir links oben nur noch den Stumpf des Ganglienzellfortsatzes. Bei der Ganglienzelle Photographie 7 ist in der rechten oberen Ecke die Neuroglia buchtartig in die Ganglienzelle eingedrungen und wird von außen nur noch durch einen schmalen Saum von Ganglienzellprotoplasma begrenzt, was noch deutlicher die Fig. 5 auf Taf. I veranschaulicht, welche denselben Teil der Ganglienzelle aus einem benachbarten Schnitt wiedergibt. Die Neurogliabucht enthält sowohl in der Photographie 7, Taf. IV, wie in der Fig. 5, Taf. I mehrere Neurogliakerne (*i.nglk*) von genau demselben Bau, wie ihn die zahlreichen Kerne der extracellulären Neuroglia (*ngl*) zeigen, und entsendet verschiedene Fortsätze nach innen, welche das helle feinfibrilläre Ganglienzellprotoplasma durchsetzen und in dem zentralen groben Spongioplasma sich verlieren. Besonders deutlich und lang ist der eine etwa von der Mitte der Bucht abgehende Neurogliafaserstrang (*i.nglf*). Ebenso sehen wir fast an der ganzen linken Seite der Ganglienzelle (Photographie 7) unterhalb des Ganglienzellfortsatzes (*f*) allenthalben die Fasern der Neuroglia meist isoliert in die feinfibrilläre helle Randzone der Ganglienzelle eintreten und hier weiter ziehen, bis sie sich mit dem groben Spongioplasma vereinigt haben.

In der Photographie 8 liegen links oben am Fortsatzgrund eine Anzahl Neurogliakerne (*i.nglk*) im Innern der Ganglienzelle; rechts

neben diesen treten wieder Züge von Neurogliafasern im Bogen in das Innere der Ganglienzelle.

In der Photographie 9, welche bei sehr starker Vergrößerung aufgenommen worden ist, sind die intracellulären Neurogliakerne (*i.nglk*) am Grunde des Fortsatzes (in der linken oberen Ecke der Ganglienzelle) noch deutlicher. Hier erkennen wir, daß sie nicht nur dieselbe Größe, sondern auch denselben Bau und die gleiche Färbbarkeit wie die Kerne der die Ganglienzelle außen umhüllenden Neuroglia zeigen. Zweifelsohne sind sie diesen gleichwertige Bildungen. Ebenso scharf gelangen hier die rechts oben von diesen intracellulären Neurogliakernen bogenförmig tief ins Innere der Ganglienzelle ziehenden Neurogliafaserzüge (*i.nglf*) zur Beobachtung. Links oben in der Ganglienzelle, dicht unter dem Fortsatzgrunde, dringt ebenfalls die Neuroglia, einen Einschnitt bildend, tief in die Ganglienzelle ein.

Die Textfig. 5 entstammt derselben Ganglienzelle, welcher die



Textfig. 5.

Davis. Ganglienzelle. Ursprung des Fortsatzes. *ngl*, Neuroglia; *nglk*, Neurogliakern; *spp*, grobes Spongionplasma der Ganglienzelle. Aus *ROHDE*, Ganglienzelle und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLII.

Photographien 7—9 angehören, und zeigt einerseits (gleich Photographie 8 und 9) deutlich eine Anzahl intracellulärer Neurogliakerne, andererseits wie die Neurogliafasern an der ganzen Peripherie der Ganglienzelle meist einzeln in die helle Randzone ein- und in das zentrale grobe Spongionplasma übertreten, ganz ähnlich wie wir es besonders bei der Photographie 7 kennen gelernt haben.

Gleich eng wie bei den Gastropoden ist der Zusammenhang

zwischen dem Spongionplasma der Ganglienzelle und der diese einhüllenden Neuroglia bei den Crustaceen, wie schon oben bemerkt, nur daß hier der Übergang der Neuroglia in das Spongionplasma der Ganglienzelle meist an der Oberfläche der Ganglienzelle erfolgt. Photographie 10 stellt einen Schnitt durch eine Ganglienzelle von *Palinurus* dar. Wir sehen fast allenthalben, besonders aber an der linken Seite der Ganglienzelle, das Spongionplasma der letzteren so allmählich in die Neurogliafasern übergehen, daß es überhaupt unmöglich ist zu sagen, wo die Ganglienzelle aufhört und die Neuroglia beginnt. Auf der rechten Seite hat sich der Ganglienzelleib etwas von der Neurogliahülle abgehoben. Der freie Raum zwischen beiden wird allenthalben von Fasern durchzogen, welche ebensowohl als austretende spongionplasmatische Fasern der Ganglienzelle wie als eintretende Neurogliafasern aufgefaßt werden können und Zeugnis ablegen von dem engen Konnex, der zwischen beiden Elementen besteht.

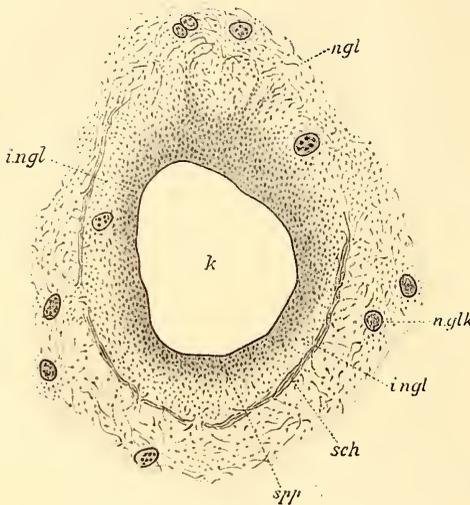
Eine sehr eigenartige Form der Wechselbeziehungen zwischen Ganglienzelle und Neuroglia zeigen die Ganglienzellen der Photographien 11—14, insofern hier die intracelluläre Neuroglia größere oder kleinere zusammenhängende Partien des Ganglienzellinnern ausmacht. Sie stellen Ganglienzellen von Meeresgastropoden dar.

Photographie 11 ist ein Schnitt durch eine Ganglienzelle von *Doris*. Die stark entwickelte intracelluläre Neuroglia (*i.ngl*), welche durch helleres Aussehen im Ganglienzelleib hervorsticht, stimmt in ihrem Faserwerk so mit dem groben Spongionplasma der Ganglienzelle überein und geht in das letztere allenthalben so allmählich über, daß man die intracelluläre Neuroglia als etwas aufgelockerte Partien des spongionplasmatischen Ganglienzellgerüsts ansprechen könnte, wenn sie nicht erstens an den verschiedensten Stellen am Grunde des Fortsatzes, besonders in großer Ausdehnung an der linken Seite desselben, in die extracelluläre Neuroglia überginge, und zweitens nicht typische Neurogliakerne (*i.nglk*) enthielte.

Die in der Photographie 11 zutage tretenden Strukturen werden durch die Textfig. 6 (S. 34) noch weiter erläutert, welche eine andre sehr ähnlich gebaute Ganglienzelle von *Doris* wiedergibt, die sich nur insofern von der Ganglienzelle der Photographie 11 unterscheidet, als die intracelluläre Neuroglia (*i.ngl*) nicht nur auf den Fortsatzgrund, wie bei der letzteren, beschränkt ist, sondern sich über den ganzen Umkreis der Zelle ausbreitet. Die helle intracelluläre Neurogliazone

unterscheidet sich von dem zentralen den Kern umgebenden Ganglienzellprotoplasma eigentlich nur durch das Fehlen der Zwischensubstanz, welche dem ersteren das dunkle Aussehen verleiht, und ferner durch das Auftreten von typischen Neurogliakernen.

Sehr ähnlich liegen die Verhältnisse in den Photographien 12—14 und in der Textfig. 7 (S. 35), welche Schnitte durch eine große Gan-



Textfig. 6.

Doris. Ganglienzelle. *spp*, Ganglienzellprotoplasma; *ingl*, intracelluläre Neuroglia; *ngl*, Neuroglia; *nglk*, Neurogliakern; *sch*, faserige Scheide der Ganglienzelle. Aus *ROHDE*, Ganglienzellkern und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. 1896. Bd. XLVII.

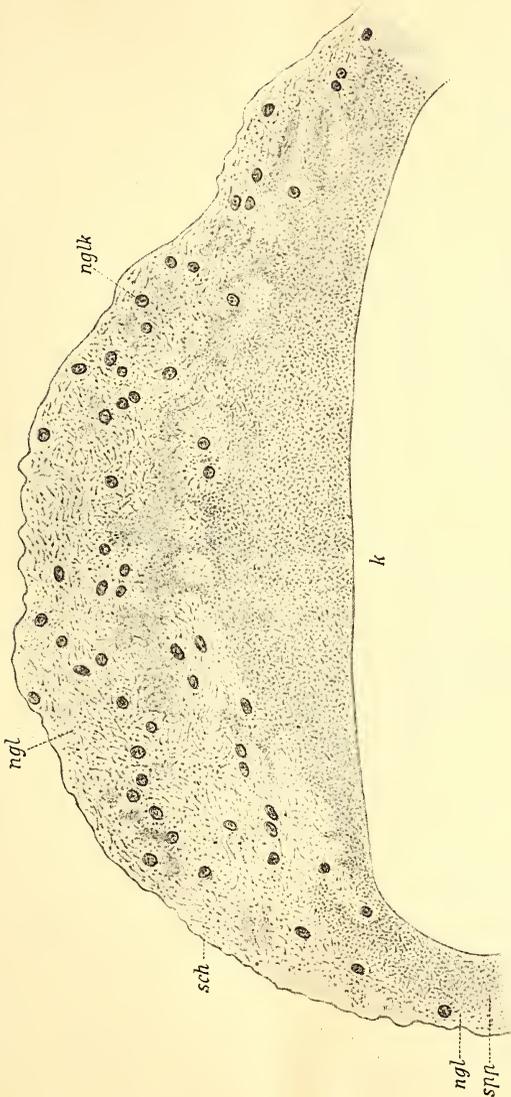
glienzelle von *Pleurobranchus* darstellen. In der Photographie 12 sehen wir bei schwacher Vergrößerung die ganze Ganglienzelle (*gx*), welche sich durch ihren bedeutenden Umfang gegenüber den benachbarten Ganglienzellen auszeichnet. Während diese große Ganglienzelle in ihrem weitaus größten Teil, ebenso wie die kleineren Ganglienzellen, durchweg ein ganz normales Aussehen zeigen, gewinnt sie an ihrem oberen Pol (*f*), der den Fortsatzgrund darstellt, eine sehr eigenartige Struktur.

Wir sehen hier ihr Protoplasma total durch allenthalben eingedrungene Neuroglia zerklüftet, welche besonders durch ihre zahlreichen Kerne hervortritt. Photographie 13 und 14 zeigen uns den Fortsatzgrund bei starker Vergrößerung, Photographie 14 gleichzeitig noch einen Teil des Fortsatzes. Derselbe wird durch die intracelluläre Neuroglia derartig durchsetzt, daß es den Eindruck macht, als entspränge er mit mehreren Wurzeln in der Ganglienzelle.

Die Photographien 12—14 werden noch verständlicher gemacht durch die Textfig. 7, welche den Fortsatzgrund derselben Ganglienzelle aus einem benachbarten Schnitt darstellt. Wir sehen ganz ähnlich wie in der Textfig. 6 resp. der Photographie 11 die intracelluläre Neuroglia nur durch ihr helleres durch das Fehlen der Zwischensubstanz bedingtes Aussehen und durch ihren Kernreichtum

gegenüber dem von ihr zerklüfteten Ganglienzellprotoplasma ausgezeichnet, welches letzteres sich wieder ganz allmählich in jene auflöst.

Der Ganglienzellfortsatz dieser *Pleurobranchus*-Zelle gewinnt dadurch eine gewisse Ähnlichkeit mit der bekannten von FRITSCH zu-



Textfig. 7.

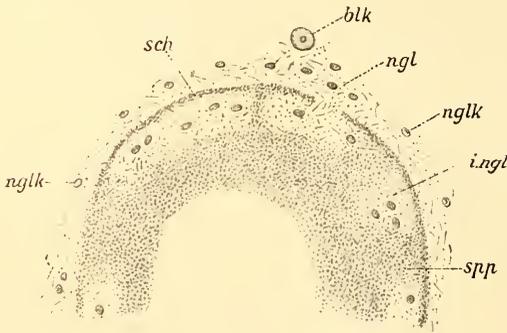
Pleurobranchus. Ganglienzelle. Ursprung des Fortsatzes. *k*, Kern der Ganglienzelle; *ngl*, Neuroglia; *nglk*, Neurogliakern; *sch*, grobes Spongoplasma der Ganglienzelle; *sch*, Scheide der Ganglienzelle. Aus RONDÉ, Ganglienzelle und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIII.

erst beschriebenen *Malapterurus*- und *Lophius*-Zelle (vgl. oben), von denen FRITSCH folgendes sagt, bezüglich *Malapterurus*: »Hier bildet sich in dem bezeichneten Abstand von dem Zellleib durch Verschmelzung der benachbarten Fortsätze eine Art von durchlöcherter Platte, die

ich die Fußplatte des elektrischen Nerven nenne; denn von ihr entspringt mit breiter Basis der Achsenzylinder dieses Nerven.« . . »Natürlich ist hier in Wirklichkeit ein eigentlicher Hohlraum nicht vorhanden, sondern die Maschen zwischen den Fortsätzen sind ausgefüllt durch lockeres Gewebe, in welchem Blutkapillaren den vorwiegenden Bestandteil bilden« und betreffs *Lophius*: »Der von der Platte abgehende breite Stumpf dieses Fortsatzes ist gewöhnlich mehrfach durchlöchert, und somit stellt die Bildung den Übergang dar zu der Ursprungsweise des Achsenzylinders an der *Malapterurus*-Zelle, wo er von einer durchlöcherten Platte entspringt, die in einem gewissen Abstand vom Zellkörper durch die Verschmelzung eines korbartigen Geflechtes von Protoplasmafortsätzen gebildet wird.«

Auch bei der eben beschriebenen *Pleurobranchus*-Zelle (Photographie 12—14) entspringt der Ganglienzellfortsatz von einer durchlöcherten Platte, d. h. er geht aus der Verschmelzung der die Neurogliabuchten begrenzenden Teile des Ganglienzellprotoplasmas hervor.

Die Ganglienzellen des Lobus electricus von *Lophius* habe ich früher schon eingehend beschrieben (vgl. oben). Heut bringe ich von



Textfig. 8.

Lophius. Ganglienzelle. Randpartie. *blk*, Blutkörperchen; *ngl*, Neuroglia; *nglk*, Neurogliakern; *spp*, grobes Spongoplasma der Ganglienzelle; *sch*, scheidenartige Bildung der Ganglienzelle. Aus ROHDE, Ganglienzelle und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLII.

ihnen vier Photographien (15—18) aus Schnitten. In der Photographie 15 sehen wir die Randzone der Ganglienzelle allenthalben von bald größeren, bald kleineren Neurogliabuchten (*i.ngl*) durchsetzt, deren feinere Details wieder durch die Textfig. 8 und die oben gegebene ausführliche Beschreibung (S. 20, 21) veranschaulicht werden. Sehr oft enthalten diese Neurogliabuchten Ge-

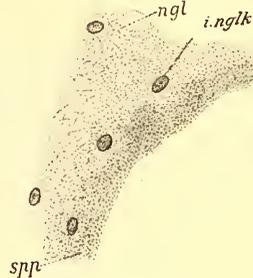
fäße. Besonders deutlich treten diese (*blg*) auf den Photographien 16 und 17 in den großen Neurogliabuchten am Grunde des Fortsatzes hervor. Die Photographie 18 bringt bei schwächerer Vergrößerung fünf *Lophius*-Zellen, welche alle am Rande von der Neuroglia mehr oder weniger angefressen erscheinen. Ich komme auf diese *Lophius*-Zellen unten noch einmal zurück.

Auch die Crustaceen-Ganglienzellen sind oft durch solche Neurogliabuchten ausgezeichnet, wie dies Photographie 19 beweist, die eine vorzüglich konservierte Ganglienzelle von *Palinurus* darstellt, in welche die Neuroglia an verschiedenen Stellen mehr oder weniger tief eindringt, teilweise von Kernen (*i.nglk*) begleitet. Dasselbe zeigt auch die Textfig. 9.

Wie wir bereits oben gesehen haben, habe ich in meinen früheren Arbeiten darauf aufmerksam gemacht, daß die Nervenfortsätze der Ganglienzellen ebenfalls von der Neuroglia durchsetzt werden. Photographie 20 bringt eine *Pleurobranchus*-Zelle (*gx*) im Schnitt, welche ein sehr schönes Beispiel hierfür ist. Wir bemerken, daß die Neuroglia, welche die Nervenfasern (*f*) in gleicher Weise wie die Ganglienzelle (*gx*) dicht umschließt, mit ihren Fasern und Kernen auch in die erstere allenthalben vordringt und deren feinfibrilläre Grundsubstanz (vgl. oben) nach allen Richtungen durchsetzt. Der Nervenfortsatz und die zugehörige Ganglienzelle sind ebenso wie die benachbarten Zellen tadellos konserviert, so daß die Annahme, es liege hier ein Kunstprodukt vor, ganz ausgeschlossen ist.

Zeigte uns die Photographie 20 einen längs getroffenen Ganglienzellfortsatz von *Pleurobranchus*, so finden wir in der Photographie 21 eine dicke Nervenfasern (*f*) von *Pleurobranchaea* quer getroffen, die in ebenso instruktiver Weise die Einstrahlung der Neuroglia zeigt. Der Nervenfasern liegt unten eine große Neurogliazelle (*ngx*) mit großem Kern (*nglk*) dicht an, von welcher eine Anzahl bald dickerer bald dünnerer Fortsätze in die Nervenfasern eintreten und sich hier genau so baumförmig verzweigen, wie ich dies für die verschiedensten Ganglienzellen beschrieben habe. Die Fortsätze der Neurogliazelle lösen sich in der Nervenfasern in immer feinere Fasern auf, welche in das feine Spongionplasma, das für die Nervenfasern typisch ist, allmählich übergehen. Das gleiche demonstriert die Textfig. 10 auf S. 38 (vgl. auch Photographie 22 *f*).

Für unsre Aufgabe besonders interessant ist es aber, daß dasselbe Verhältnis wie zwischen Ganglienzelle resp. Ganglienzellfortsatz und Neuroglia auch zwischen der Punktsubstanz (sowohl der Nerven als der Ganglien bzw. der Kommissuren) und der Neuroglia besteht,

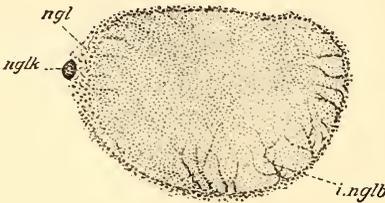


Textfig. 9.

Palinurus. Ganglienzelle. Randpartie. *ngl*, Neuroglia; *spp*, großes Spongionplasma der Ganglienzelle. Aus ROHDE, Ganglienzelle und Neuroglia. Archiv für mikr. Anat. Bd. XLII.

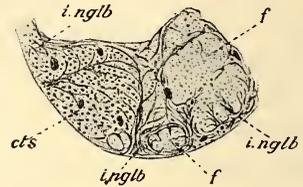
wie dies die Textfig. 11 für die Gastropoden zeigt, die durch das oben S. 27 Gesagte erklärt wird.

Das gleiche gilt aber auch für andre Wirbellose. So wird mir heute erst die Bedeutung der von mir früher¹ als Kommissurenzellen und Medianzellen beschriebenen Zellen der Hirudineen vollkommen klar, es handelt sich bei diesen um Neurogliazellen, wie wir sie bei den Ganglienzellen kennen gelernt haben. Wir sehen in der Textfig. 12 im Innern der Punktsubstanz des Ganglions basal in der Mediallinie eine Zelle derselben Art (*mdx*), wie sie in der Ganglienzellschicht



Textfig. 10.

Fig. 10. *Pleurobranchaea*. Fortsatz einer Ganglienzelle im Querschnitt. *ngl*, Neuroglia; *nglk*, Neuroglia-kern; *i.nglb*, baumförmig sich verästelnde Fortsätze der Neuroglia.



Textfig. 11.

Fig. 11. *Aplysia*. Teil eines aus Punktsubstanz und Achsenzylinderfortsätzen bestehenden Nerven im Querschnitt. *f*, (Achsenzylinder-) Fortsatz einer Ganglienzelle; *i.nglb*, Neuroglia (-Bäumchen); *cts*, Punktsubstanz.

Aus ROHDE, Ganglienzelle, Achsenzylinder, Punktsubstanz und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. 1895. Bd. XLV.

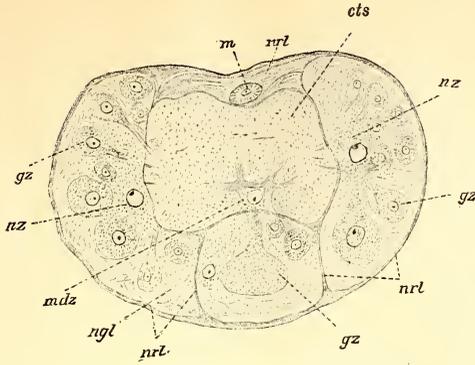
als Neurogliazellen (*nx*) die Ganglienzellen umfassen. Die Zelle (*mdx*) geht mit ihren Fortsätzen ganz allmählich in die Punktsubstanz (*cts*) über, ebenso wie auch die Neuroglia der Ganglienzellschicht sich kontinuierlich in das Protoplasma der Ganglienzellen (*gx*) fortsetzt. Diese »Medianzellen« (*mdx*) finden sich meist zu mehreren, wenn auch stets nur in beschränkter und offenbar bestimmter Zahl in der Punktsubstanz der Ganglien (*mdx* in der Textfig. 14), ebenso wie auch in der die Punktsubstanz einhüllenden Ganglienzellschicht, die ihnen entsprechenden Neurogliazellen (*nx*) nur in geringer Menge, aber scheinbar auch in gewisser Gesetzmäßigkeit auftreten (vgl. Textfig. 13)².

Im gleichen Sinne sind die riesigen Kommissurenzellen zu deuten, welche bei den Hirudineen in der Einzahl je in einer Kommissur in deren Zentrum vorkommen (*cmx* in der Textfig. 15). Auch sie gehen mit ihren vielfach verzweigten Fortsätzen ganz allmählich in die

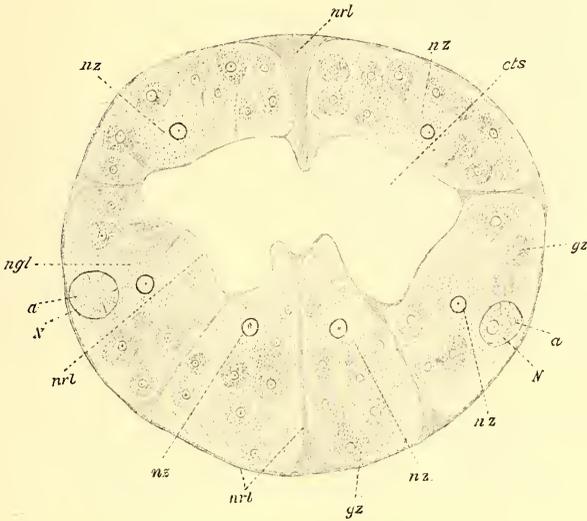
¹ E. ROHDE, Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Hirudineen. Zool. Beitr. III. Bd.

² Vgl. Ausführlicheres in meiner eben zitierten Abhandlung.

Textfig. 12.



Textfig. 13.



Textfig. 14.

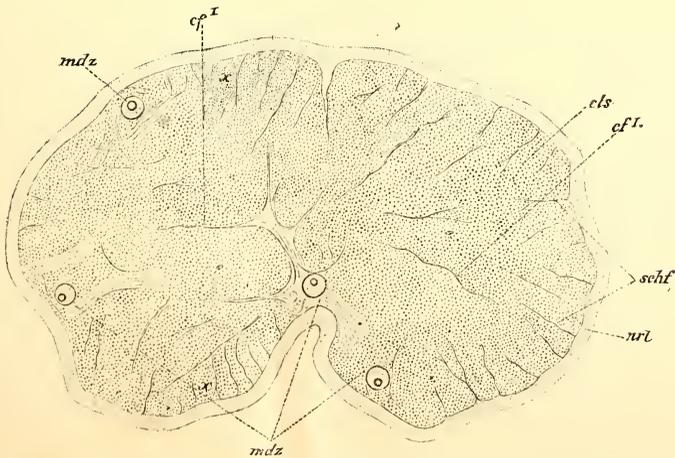
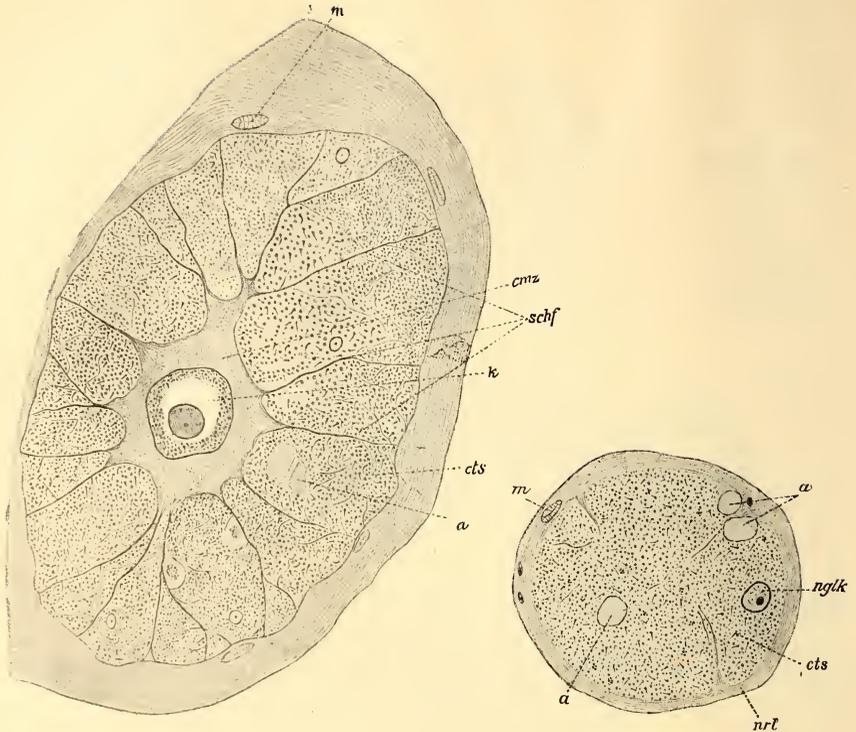


Fig. 12—16. Hirudineen. Ganglien. Commissuren. Nerven quer. — Fig. 12, 13, 14. *Aulostomum*. Ganglion. Aus Rohde, Histologische Untersuch. über das Nervensyst. der Hirudineen. Zoolog. Beitr. Bd. III. 1892.



Textfig. 15.

Textfig. 16.

Fig. 15. *Aulastomum*. Bauchmark. Kommissur. — Fig. 16. *Aulastomum*. Nerv. *cts*, Zentralsubstanz (Punktsubstanz); *cmz*, Kommissurenzelle; *k*, Kern der Kommissurenzelle; *nglk*, Kern einer Neurogliazelle (Fig. 16); *mdz*, Medianzellen; *nz*, Neurogliazellen; *gz*, Ganglienzelle. Aus Rohde, Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Hirudineen. Zool. Beitr. Bd. III. 1892.

Punktsubstanz der Kommissuren über, wie die Neurogliazellen in die Ganglienzellen. Besonders deutlich tritt dies bei *Pontobdella* hervor.

Ebenso trifft man in der Punktsubstanz der Nerven oft große Kerne (*nglk* in Textfig. 16), welche in ihrem Bau denjenigen der Neurogliazellen der Ganglienzellenschicht resp. den Medianzellen der Punktsubstanz des Bauchmarks gleichkommen und wohl ebenfalls auf Neurogliazellen derselben Art zurückzuführen sind, von denen sich aber nur die Kerne erhalten haben, ähnlich wie wir ja auch oft in den Ganglienzellen nur noch die Neurogliakerne als letzte Reste der Neurogliazellen gefunden haben.

Es spielen sich also offenbar in ganzen Organen resp. Organen dieselben Vorgänge ab wie in der einzelnen Ganglienzelle.

C. Parallele zwischen Ganglienzelle und Geschlechtszelle.

Wir haben im vorhergehenden gesehen, daß am Aufbau der Ganglienzelle sich zwei verschiedene Arten von Zellen beteiligen. Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei den Geschlechtszellen. Sowohl die Eizellen als die Samenzellen treten in sehr vielen Fällen mit einer zweiten Art von Zellen zusammen, die hier oft dieselbe Rolle spielen wie bei den Ganglienzellen die Neurogliazellen. Diese Hilfszellen, die bei der Ausbildung der Geschlechtszellen in Tätigkeit treten, werden von den meisten Autoren als Nährzellen aufgefaßt und bezeichnet, von andern aber teilweise in ähnlichem Sinne gedeutet wie von mir die Neurogliazellen und Wachstumzellen genannt, so z. B. von SCHNEIDER, der in der Verschmelzung der Wachstumzellen mit den Geschlechtszellen eine Vermehrung der »Quantität des speicherfähigen Chondroms der letzteren« erblickt.

Was die Art der Verbindung von Geschlechtszellen und Nährzellen resp. Wachstumzellen betrifft, so dokumentiert sich hier eine ganz auffällige Übereinstimmung mit der Ganglienzelle und Neurogliazelle.

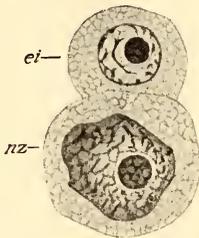
Wir haben oben gesehen, daß die Verbindung von Ganglienzelle und Neurogliazelle meist derartig eng ist, daß die Grenzen beider nicht auseinander zu halten sind, daß man in vielen Fällen nicht sagen kann, wo die Ganglienzelle anfängt und die Neurogliazelle aufhört. Genau derselbe innige Konnex besteht in vielen Fällen zwischen Geschlechtszelle und Nährzellen.

Ferner kehren alle die Modifikationen, welche die Geschlechtszellen in ihrer Vereinigung mit den Nährzellen resp. Wachstumzellen zeigen, auch bei Ganglienzelle und bei Neuroglia wieder. So schreiben z. B. KORSCHOLT und HEIDER¹ über die verschiedene Form der mit dem Ei in Zusammenhang befindlichen Hilfszellen folgendes: »Die dem Ei beigegebenen Zellen können zweierlei Natur sein, was sich bis zu einem gewissen Grade schon aus ihrem Lageverhältnis zu ihm erkennen läßt. Entweder sind sie nur einseitig und weniger regelmäßig dem Ei angelagert, oder sie umgeben dasselbe von allen Seiten und gewöhnlich in recht regelmäßiger Anordnung. Im ersteren Falle handelt es sich um Nährzellen des Eies, im letzteren um die Ausbildung eines Follikels. Diese beiden Formen der Eibildung lassen

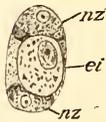
¹ KORSCHOLT u. HEIDER, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Wirbellosen. Allgem. Teil. 1902.

allerdings insofern gewisse Übergänge erkennen, als auch den Follikelzellen die Ernährung des Eies obliegt und sie bei den primitivsten Formen der Follikelbildung keine allzu regelmäßige Lagerung zeigen.« Ebenso zeigen die mit der Samenzelle in Verbindung tretenden Nährzellen die größte Mannigfaltigkeit, sowohl was die Zahl, als die Form und die Lagerung betrifft.

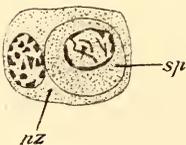
Was zunächst den ersten der beiden von KORSCHULT und HEIDER unterschiedenen Fälle anbelangt, so tritt mit den Geschlechtszellen entweder nur eine Hilfszelle, die bald größer bald kleiner als die erstere ist (vgl. die Textfig. 17 und 19) zusammen, oder es stehen zwei oder mehr Hilfszellen mit je einer Geschlechtszelle in Konnex (vgl. Textfig. 18), in einem dritten Falle dagegen ist nur eine einzige Nährzelle vorhanden und die Zahl der mit dieser verbundenen Geschlechts-



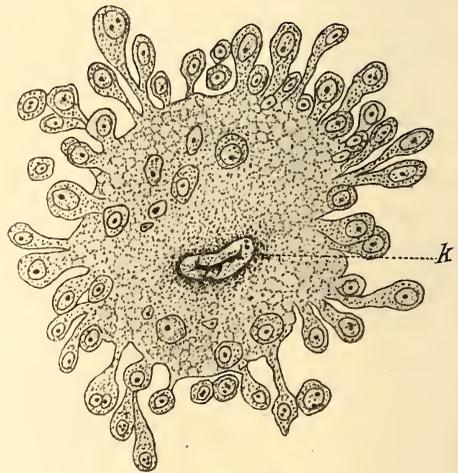
Textfig. 17.



Textfig. 18.



Textfig. 19.



Textfig. 20.

Fig. 17—20. Geschlechtszellen mit Nährzellen (aus KORSCHULT und HEIDER, Vergleichende Entwicklungsgeschichte). — Fig. 17. Oocyt mit Nährzelle aus der Leibeshöhle von *Ophryotrocha puerilis*. *ei*, Oocyt; *nz*, Nährzelle. — Fig. 18. Oocyt (jung) mit Nährzellen (*nz*) von *Myzostoma* (nach WHEELER). — Fig. 19. Junge Spermatozyste von *Hydrophilus piccus* (nach DE BRUYNE). *sp*, Spermatozonie; *nz*, Nährzelle. — Fig. 20. VERSCHEN'SCHE ZELLE mit Spermatozonien von *Bombyx mori* (nach TOYAMA). *k*, Kern der VERSCHEN'SCHEN ZELLE.

zellen ist eine sehr große, z. B. bei der VERSCHEN'SCHEN ZELLE, die sehr viele Spermatozonien ernährt (vgl. Textfig. 20). Alle diese Variationen treffen wir auch bei der Ganglienzelle und Neurogliazelle. Fig. 15, Taf. I zeigt uns aus einem Ganglion von *Pleurobranchaea*, d. h. eines Gastropoden, eine Ganglienzelle, welche von einer sehr

großen Neurogliazelle umfaßt wird, in manchen Fällen sind es einige wenige, meist aber eine Menge sehr verschieden großer und verschieden gebauter Neurogliazellen, welche die Ganglienzellen umhüllen (vgl. Fig. 16, 17 auf Taf. I und Photographie 22). Schließlich begegnen wir auch Fällen, in denen, ähnlich wie wir dies von der VERNON-Schen Zelle bezüglich der Spermatogonien wissen, eine einzige sehr große Neurogliazelle eine ganze Anzahl von Ganglienzellen umschließt. Dies gilt z. B. von den Hirudineen. Hier kommen, wie ich dies früher¹ ausgeführt habe (vgl. auch oben S. 38), in dem Ganglion stets nur eine sehr geringe Zahl von Neurogliazellen (*nx* in der Textfig. 13 auf S. 39) vor, welche aber sehr groß sind und sich je mit sehr vielen Ganglienzellen (*gx*) in Verbindung setzen, deren Protoplasmaleib sie ähnlich eng umschließen², wie die VERNON-Sche Zelle die Spermatogonien. Auch hier geht die Neurogliazelle kontinuierlich in das Protoplasma der Ganglienzellen über, genau wie wir dies von der VERNON-Schen und den Spermatogonien wissen.

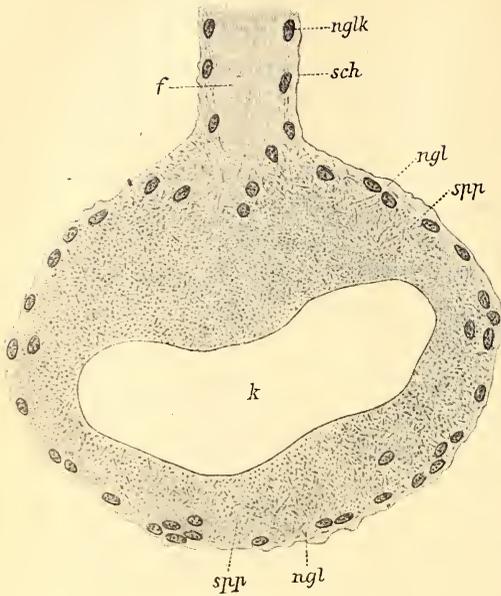
In dem zweiten Falle, den KORSCHOLT unterscheidet, umschließen die Nährzellen resp. Wachstumzellen die Eizelle follikelartig. In ganz derselben Form treten oft auch die Neurogliazellen auf, sowohl bei den Wirbellosen (Textfig. 21) als besonders bei den Wirbeltieren. Hier wird die Übereinstimmung zwischen Ganglienzelle und Neurogliazelle einerseits und Eizelle und Nährzelle resp. Wachstumzelle andererseits namentlich frappant.

Von den Eiern wird angegeben, daß die Follikelzellen oft ohne scharfe Grenze in sie übergehen, ferner, daß die Follikelzellen nicht selten in das Innere des Eies eintreten, oft bis dicht an den Kern desselben, so besonders als Testazellen bei den Ascidien (Textfig. 22), aber auch bei andern Tieren (Textfig. 23), schließlich, daß die Follikelzellen nach außen und nach innen, in letzterem Falle als Chorion eine Haut absondern.

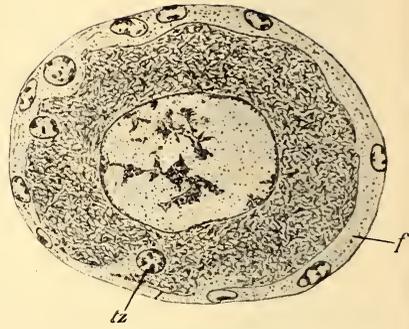
Alles dies gilt auch für die Ganglienzellen, besonders der Wirbeltiere. Ich habe in den Fig. 7—12, Taf. I, sechs Ganglienzellen sowie das zugehörige von den Neurogliazellen gebildete Follikel-epithel aus dem Spinalganglion eines jungen Hundes abgebildet. In Fig. 7 sehen wir die Follikelzellen, welche nicht getrennt voneinander sind, sondern als einheitliches vielkerniges Syncytium erscheinen (genau wie in dem Ei der Textfig. 22), mit ihrem Protoplasma so allmählich in das

¹ E. ROHDE, Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Hirudineen. Zool. Beitr. Bd. III.

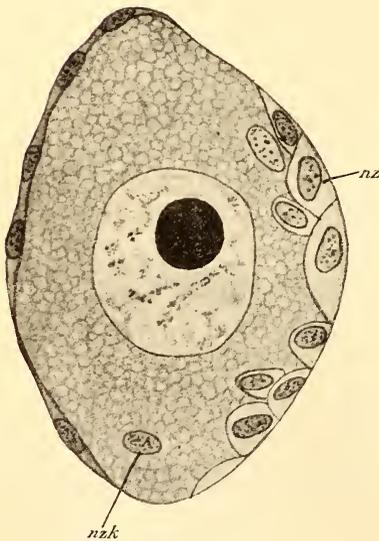
² Vgl. Ausführlicheres in meiner eben zitierten Arbeit.



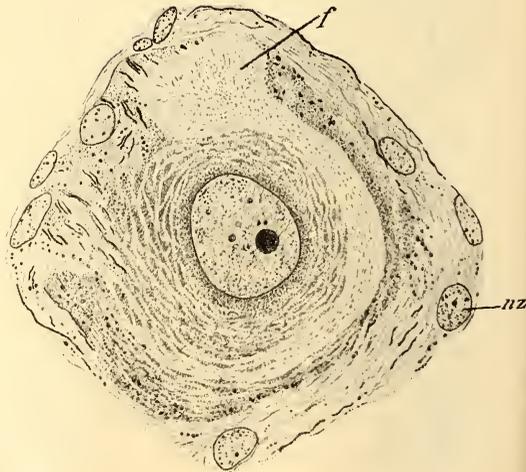
Textfig. 21.



Textfig. 22.



Textfig. 23.



Textfig. 24.

Fig. 21—24. Syncytiale Entstehung von Ganglienzelle und Eizelle. — Fig. 21. *Pleurobranchus*. Ganglienzelle. Aus ROHDE, Ganglienzelle und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIII. *f*, Fortsatz der Ganglienzelle; *k*, Kern der Ganglienzelle; *ngl*, Neuroglia; *nglk*, Neuroglialkern; *spp*, grobes Spongioplasma der Ganglienzelle; *sch*, Scheide der Ganglienzelle. — Fig. 22. Junges Ei von *Distaplia occidentalis*. *f*, Follikelepithel. *tz*, Testazelle (nach BANCROFT). — Fig. 23. Eierstocksei von *Helix pomatia*. *nz*, Nährzelle; *nzk*, Nährzellkern (nach P. OBST). — Fig. 24. Ganglienzelle von *Astacus fluviatilis*. Aus SCHNEIDER, Vergleichende Histologie. *f*, Fortsatz der Ganglienzelle; *nz*, Neurogliazelle.

Cytoplasma der Ganglienzelle übergehen, daß eine Grenze zwischen beiden zu ziehen absolut unmöglich ist. Die Follikelzellen haben nach außen eine Membran abgesondert, so daß Ganglienzelle und Follikelzellen als eine einheitliche Bildung erscheinen, ähnlich wie Eizelle und Follikelzellen in der Textfig. 22. In der Fig. 8 (Taf. I) sehen wir das Syncytium des Follikels im weitaus größten Teil der Peripherie der Ganglienzelle ebenfalls noch unterschiedslos in das Protoplasma der letzteren sich fortsetzen, auf eine kurze Strecke (links unten) hat sich aber zwischen Follikelzelle und Ganglienzelle eine Grenzhaut gebildet, entsprechend dem Chorion des Eies. In Fig. 9 ist die Grenzhaut noch weiter entwickelt und in Fig. 10 fast vollständig geschlossen, das Ganglienzellprotoplasma ist in der letzteren fast durchweg vom Follikelepithel gesondert. Dasselbe gilt von der Ganglienzelle in Fig. 11. Die Neurogliazellen hatten in der Fig. 10 teilweise, in der Fig. 11 vollständig ihre follikelartige Anordnung verloren und bildeten um die Ganglienzelle herum nur noch ein regelloses Syncytium, ähnlich dem ersten von KORSCHULT und HEIDER für die Geschlechtszellen unterschiedenem Falle.

Die Fig. 7—11 (Taf. I) stellen zweifelsohne verschiedene physiologische Zustände der Ganglienzelle dar, aus denen deutlich hervorgeht, daß die Neurogliazellen nicht bloß eine Stützsubstanz im Nervensystem abgeben, sondern mit der Ganglienzelle in viel engerer Beziehung stehen. Dafür spricht auch die Tatsache, daß die Neurogliakerne des Follikelepithels wieder oft direkt im Protoplasma der Ganglienzelle liegen, wie dies besonders die Fig. 9, Taf. I, zeigt. Die Fig. 7—11 stellen ältere schollenhaltige Ganglienzellen dar. Fig. 12 ist dagegen eine noch junge Spinalganglienzelle des Hundes. Auch hier erscheinen die Neurogliazellen follikelartig, im engsten Konnex mit dem Ganglienzelleib und nach außen von einer allerdings nur zarten Membran umhüllt. Ein gleiches gilt von der Fig. 14, Taf. I, welche eine Spinalganglienzelle der jungen Katze wiedergibt. Auch im Sympathicus liegen die Neurogliakerne oft direkt im Ganglienzellkörper, wie dies Fig. 13 vom Pferde demonstriert.

Ganz ähnlich follikelartig wie bei den Wirbeltieren treten auch bei den Wirbellosen die Neurogliazellen öfter auf, so z. B. in der Textfig. 21, die einem Ganglion von *Pleurobranchus* entnommen ist. Auch hier erscheinen Ganglienzelle und Neurogliazellen infolge der dicken Außenmembran des Follikelepithels als einheitliches Ganzes, auch hier treten die Neurogliazellen resp. Neurogliakerne tief in den Ganglienzelleib hinein. Eine Andeutung von follikelartiger Lagerung

der Neurogliazellen treffen wir auch in der Textfig. 24, die eine Crustaceen-Ganglienzelle darstellt, dem Lehrbuch von SCHNEIDER¹ entnommen und, wie ich aus meinen eignen diesbezüglichen Untersuchungen weiß, sehr naturgetreu ist. In sehr vielen Fällen erscheinen aber die Neurogliazellen bei den Crustaceen nicht follikelartig angeordnet, sondern als ganz regelloses Syncytium, das sich zwischen den Ganglienzellen ausbreitet und mit diesen im engsten organischen Zusammenhang steht, wie dies die Photographie 19 und die Textfig. 9 (S. 37) lehren (vgl. oben).

Fig. 6, Taf. I, ist eine Ganglienzelle von *Helix* nach Osmiumsäure und Pikrokarminebehandlung. Auch hier treffen wir die Neurogliakerne (*nglk*) teilweise tief im Innern der Ganglienzelle, ganz ähnlich wie in den Eizellen (vgl. Textfig. 22—23).

Bezüglich der Eizellen ist beobachtet worden, daß die in ihrem Innern liegenden Kerne der Nährzellen sich noch teilen können. Dies scheint mir doch sehr gegen die von einigen Autoren vertretene Auffassung, daß hier einfach eine Phagozytose vorliege, und stark zu gunsten der Ansicht zu sprechen, daß die Eizelle in diesem Falle sich aus zwei verschiedenen Zellarten aufbaut, ähnlich wie ich es auch von den Ganglienzellen annehme.

Das beweisen auch besonders die Befunde SCHNEIDERS¹ bei *Synapta*. Hier (vgl. Textfig. 57—60, S. 82) entsteht das Ei, das SCHNEIDER als Mutterei bezeichnet, deutlich aus einer Verschmelzung eines »Ureis« mit »Wachstumzellen«, wobei die Wachstumzellen derartig in dem Urei aufgehen, daß in dem Mutterei auch nicht eine Spur seiner syncytialen Entstehung mehr zu erkennen ist. Eine ähnliche Auffassung ist auch für die Eier anderer Tiere geäußert worden. So entsteht nach DOFLEIN² bei Tubularien das Ei durch Vereinigung einer Anzahl von Keimzellen ebenfalls in der Form eines Syncytiums. Auch LABBÉ³ betrachtet das Ei als ein durch Vereinigung mehrerer Oocyten entstandenes Plasmodium. Schließlich haben auch die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen EISIGS⁴ über die Capitelliden dasselbe ergeben, nach denen die Eier ganz ähnlich entstehen, wie die Spinalganglienzellen nach GOETTE (vgl. oben S. 22 das Zitat und unten

¹ SCHNEIDER, Vergleichende Histologie der Tiere.

² DOFLEIN, Die Eibildung bei *Tubularia*. Diese Zeitschr. LXII. Bd. 1896.

³ LABBÉ, La formation de l'œuf dans les genres *Myriothele* et *Tubularia*. Arch. de Zool. Exp. et Gén. 1899.

⁴ EISIG, Fauna und Flora von Neapel. XVI.

S. 81—83). Auf alle diese Verhältnisse komme ich später noch ausführlicher zurück.

Zum Schluß will ich hier noch darauf hinweisen, daß sowohl Ganglienzellen und Neurogliazellen als Geschlechtszellen und Hilfszellen genetisch eng zusammengehören. Jene entstehen, wie wir von den Wirbeltieren wissen, beide aus dem Epithel des Zentralkanals. Von den Geschlechtszellen und ihren Hilfszellen wird aber in der Neuzeit übereinstimmend betont, daß sie Schwesterzellen darstellen.

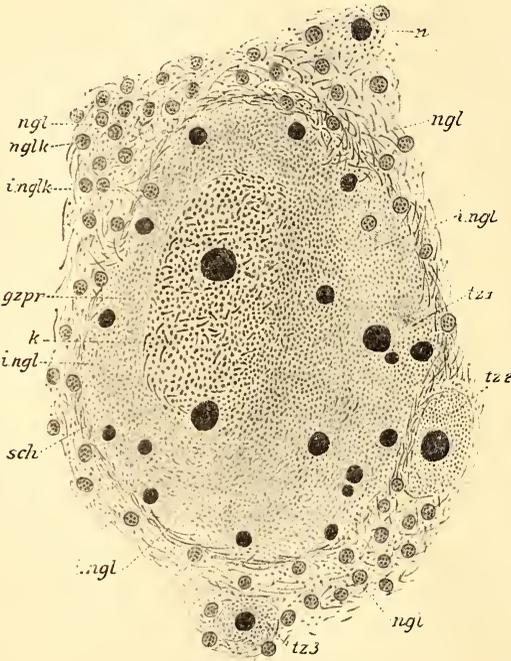
2. Zerfall und Neuentstehung von Zellen.

Ich habe früher¹ schon kurz über eigenartige Vorgänge berichtet, durch welche gewissermaßen eine Verjüngung von Ganglienzellen eintritt, bei der ebenfalls die Neuroglia eine große Rolle spielt. Ich will heute an der Hand ausführlicher Zeichnungen und entsprechender Photographien eingehend über dieselben berichten, da sie geeignet sind ein Licht auf den oben geschilderten merkwürdigen Zusammenhang der Ganglienzellen mit der Neuroglia, wie überhaupt auf das Wesen der Zelle zu werfen.

Besonders in den Ganglien der Gastropoden trifft man sehr regelmäßig neben den kleinen und mittelgroßen Ganglienzellen solche von ganz kolossaler Dimension, welche die Durchschnittsgröße der Ganglienzellen um ein vielfaches übertreffen. Photographie 23 zeigt uns links eine solche Kolossalzelle (gx), welche im Umfange etwa dem Gesamtumfange aller übrigen auf dem Schnitt enthaltenen Ganglienzellen gleichkommt und einen enormen Kern (k) besitzt, der weitaus den größten Teil der Zelle ausmacht. Andererseits begegnet man oft sehr kleinen Ganglienzellen, welche durch die starke Färbbarkeit ihrer Kerne gegenüber den andern Ganglienzellen sich scharf abheben und entweder vereinzelt auftreten oder, was das Häufigere ist, zu vielen in einem Paket zusammenliegen und in ihrer Gesamtheit etwa dem Umfange einer der eben erwähnten Riesenzellen gleichkommen. Photographie 23 zeigt uns den ersteren Fall, d. h. zwei isoliert neben der Riesenzelle vorkommende dunkelkernige kleine Zellen (tx); Photographie 24 dagegen den zweiten Fall, d. h. einen Haufen von solchen (tz), rings umgeben von normalen Ganglienzellen. Ich konnte mir diese dunkelkernigen kleinen Zellen lange nicht erklären, bis ich erkannte, daß sie durch einen eigenartigen Teilungsprozeß aus den Riesenzellen hervorgehen und zwar in doppelter Weise.

¹ E. ROHDE, Ganglienzellkern und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. 1896.

Den einen Fall habe ich in früheren Arbeiten schon berührt und auch im ersten Teil dieser Zelluntersuchungen bereits kurz berücksichtigt. Trotzdem will ich ihn noch einmal schildern, weil er nach verschiedenen Richtungen für die Aufgabe, die ich mir in dieser Abhandlung gestellt habe, von Wichtigkeit ist und später noch wiederholt verwertet werden soll. Wie die Photographien der letzten Tafel des ersten Teils dieser Zelluntersuchungen und die entsprechende Textfig. 25, welche aus mehreren aufeinanderfolgenden Schnitten



Textfig. 25.

Doris. Ganglienzelle. *gzpr*, Ganglienzellprotoplasma; *k*, Kern der Ganglienzelle; *i ngl*, intracelluläre Neuroglia; *ngl*, Neuroglia; *nglk*, Neurogliakern; *sch*, Scheidenbildung der Ganglienzelle; *n*, freier Nucleolus in der Neuroglia; *tz1—tz3*, Tochterzellen. Aus ROHDE, Ganglienzellkern und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVII. 1896.

kombiniert ist, veranschaulichen, treten bei *Doris* aus dem Kern der Riesenganglienzelle nucleolusartige intensiv sich färbende Kugeln von verschiedener Größe und homogenem Aussehen erst in den Zelleib über und schließlich aus diesem heraus, während gleichzeitig um sie ein Teil des Protoplasmas der Riesenzelle zur Abschnürung kommt, so daß die Nucleolen zum Mittelpunkt einer jungen Zelle, d. h. zum Kern einer Tochterzelle werden. Es spielen sich also hier sehr ähnliche Vorgänge wie bei der Sporenbildung von *Thalassicola* ab¹. Die Textfigur 25 zeigt uns

bei *tz2* und *tz3* zwei solcher Tochterzellen, *tz2*, welche der Riesenzelle näher liegt, ist die jüngere Knospe. Bei *tz1* (oberhalb von *tz2*) sehen wir die den ganz wandständigen Nucleolus einhüllende helle Randpartie der Riesenzelle sich schon etwas buckelförmig nach außen

¹ Vgl. R. HERTWIG, Der Organismus der Radiolarien. Jena 1879, ferner BRANDT, Neue Radiolarienstudien. Mitt. Ver. Schlesw.-Holst. Ärzte 1890.

wölben. Offenbar liegt hier das Anfangsstadium einer Knospenbildung vor. Wie ich schon oben ausgeführt habe (vgl. Textfig. 6 auf S. 34 und Photogr. 11), ist in gewissen Zellen von *Doris* die intracelluläre Neuroglia sehr entwickelt, sie bildet oft eine zusammenhängende mehr oder weniger breite Randzone, welche sich durch helleres Aussehen von dem zentralen Ganglienzellprotoplasma abhebt. Dies gilt auch von der eben berücksichtigten Ganglienzelle Textfigur 25 (vgl. auch die zugehörigen Photographien auf der letzten Tafel des ersten Teils dieser Zelluntersuchungen, auf denen die helle Randzone stellenweise ebenfalls deutlich hervortritt). Teile dieser Randzone sind es nun, welche sich als Tochterzellen abspalten. Der Zelleib der letzteren besteht also anfangs nur aus einem neurogliaartigen Gewebe.

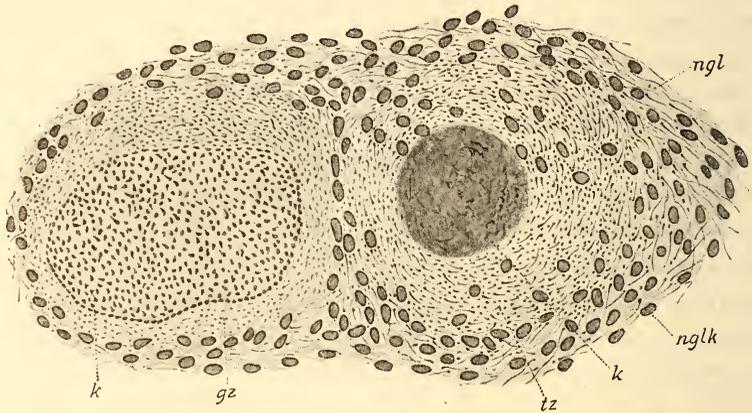
In manchen Fällen wandern die Nucleolen auch selbständig aus der Riesenzelle, d. h. ohne daß sich ein Teil des Protoplasmas der letzteren mit ablöst, und treten dann in der Neuroglia als freie Kerne auf, wie z. B. bei *n* in der Textfig. 25.

Ähnlich wie bei dieser *Doris*-Zelle sehen wir auch in der als Photographie 23 wiedergegebenen Pleurobranchuszelle oben links und rechts von der Riesenzelle zwei kleine Zellen (*tx*) liegen, die sich sowohl durch die dunkle Färbung ihrer Kerne wie durch das helle Aussehen ihres Zelleibes von den die rechte Seite der Photographie einnehmenden kleinen Ganglienzellen scharf unterscheiden. Wahrscheinlich haben wir es hier auch mit jungen Tochterzellen zu tun. Die Textfigur 26 (S. 50) gibt die rechte dieser beiden dunkelkernigen Zellen (*tx*) der Photographie 23 nebst der (unten) benachbarten Ganglienzelle aus einem folgenden Schnitt wieder. Wir sehen den Zelleib der dunkelkernigen Zelle (*tx*) aus einem Gewebe zusammengesetzt, das in seiner Struktur der die Ganglienzelle (*gx*) einhüllenden Neuroglia sehr nahe kommt und gleich dieser von kleinen Kernen durchsetzt wird. Die letzteren stoßen teilweise direkt an den dunkeln Kern, was auch die Photographie 23, unter der Lupe betrachtet, deutlich erkennen läßt.

In dem eben für *Doris* beschriebenen Falle (Textfig. 25, S. 48) bleibt die Riesenganglienzelle, welche die dunkelkernigen kleinen Tochterzellen aus sich hervorgehen läßt, unverändert erhalten, wenigstens soweit ich es verfolgt habe. In andern Fällen geht sie aber bei der Erzeugung von Tochterzellen vollständig zugrunde. In meiner diesbezüglichen ersten Mitteilung schrieb ich hierüber¹:

¹ E. ROHDE, Ganglienzellkern und Neuroglia. I. c.

»Eine zweite ebenfalls sehr eigentümliche Art der Zellvermehrung beobachtete ich bei einer Anzahl großer, teilweise wieder Riesen-dimensionen aufweisender Ganglienzellen von *Pleurobranchus*. Auch bei ihnen treten durchaus homogene und äußerst stark sich tingierende Kügelchen vom Kern in den Zelleib über und werden zu Kernen von Tochterzellen, die Art und Weise aber, wie sowohl die Tochterkerne als die Tochterzellen entstehen, ist eine wesentlich andre als beim ersten Modus. Während nämlich bei diesem der große Mutterkern unverändert blieb, gewinnt er hier ein gänzlich andres Aussehen, insofern nämlich sein Chromatingerüst sehr eng wird und



Textfig. 26.

Zwei Ganglienzellen von *Pleurobranchus*. *gz*, fertige Ganglienzelle; *k*, Kern derselben; *tz*, in Entwicklung begriffene Ganglienzelle; *k'*, Kern derselben (Tochterzelle einer Riesenganglienzelle); *ngl*, Neuroglia; *nglk*, Neurogliakern. Aus ROHDE, Ganglienzellkern und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. 1896.

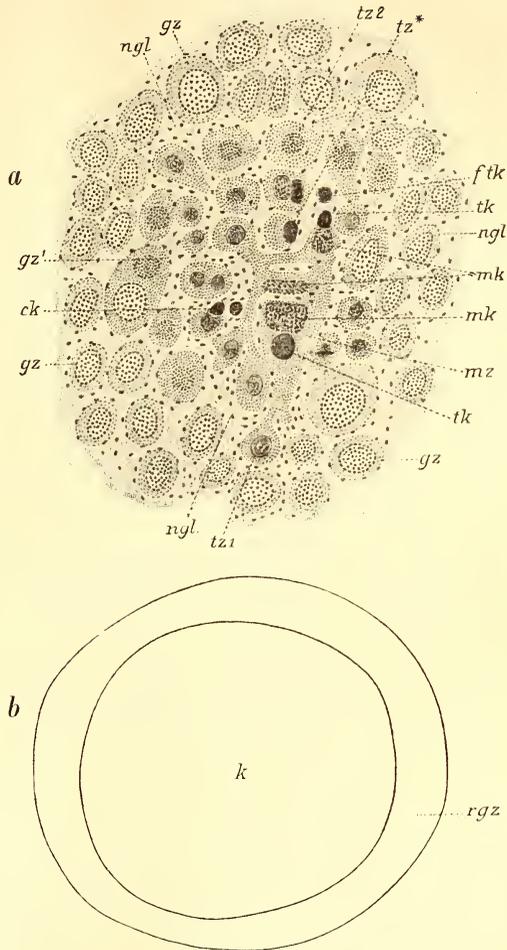
Bd. XLVII.

gleichzeitig ein sehr starkes Tinktionsvermögen gewinnt, so daß die betreffenden Zellen dem Beobachter sofort in die Augen fallen. Von dem derartig modifizierten Kern schnüren sich nun seitlich knospenartig die beschriebenen kugligen homogenen Tochterkerne ab, während gleichzeitig als zweites wesentliches Charakteristikum dieser Zellteilung die Neuroglia allenthalben in den Zelleib eindringt und um die Tochterkerne herum bald größere, bald kleinere Stücke als junge Tochterzellen abschnürt. Je älter die Tochterzellen werden, desto deutlicher tritt ein Kerngerüst hervor, das sich immer mehr lockert und gleichzeitig an Intensität der Färbung abnimmt, bis es schließlich dasselbe Aussehen wie in den ruhenden Kernen der fertigen Ganglienzellen zeigt. Öfter schnüren sich von dem homogenen Kern der Tochterzellen nach ihrer Ablösung vom Mutterleibe Enkelknospen

ab, welche noch stärker färbbar als die Tochterkerne sind. Je mehr Tochterkerne sich vom Mutterkern ablösen, desto kleiner wird der letztere, welcher übrigens manchmal durch Fragmentierung in größere Teilstücke von gleichem Aussehen wie der Mutterkern zerfällt, die dann jedes für sich homogene kuglige Tochterkerne entwickeln. Während also bei dem ersten, besonders an den Ganglienzellen von *Doris* erläuterten, Zellvermehrungsmodus der große Mutterkern, soweit ich es verfolgen konnte, erhalten bleibt, geht er bei diesem zweiten vollständig in der Erzeugung von Tochterknospen auf. Häufig tritt eine derartige Wucherung der intracellulären Neuroglia ein, daß diese einen großen Teil des Mutterzelleibes zerstört und weite Strecken des Mutterkernes direkt umhüllt.«

Die Photographien 25 und 26, sowie die Textfigur 27 *a* geben eine solche zerfallende Riesenganglienzelle wieder, letztere in einer Kombination aus zwei Schnitten. Der Mutterkern (*mk*) der Riesenzelle, der viel dunkler

als die Kerne der an der äußeren Peripherie des Bildes liegenden kleinen Ganglienzellen erscheint, aber noch deutlich ein Kerngerüst



Textfig. 27 *a* und *b*.

Fig. 27 *a*. *Pleurobranchus*. Zerfall einer Riesenganglienzelle und Neubildung von Ganglienzellen. — Fig. 27 *b*. *Pleurobranchus*. Umrisse einer Riesenganglienzelle bei derselben Vergrößerung. *k*, Kern derselben. Vgl. Photographie 23. Aus ROHDE, Ganglienzellkern und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVII. 1896. *gz*, kleine, die zerfallende Riesenganglienzelle rings umgebende normale Ganglienzellen; *mk*, zerfallender Kern der Riesenganglienzelle; *mz*, Zelleib der Riesenganglienzelle; *ngl*, Neuroglia; *tk*, Tochterkerne; *ftk*, frei in der Neuroglia liegender Tochterkern; *tz1*, *tz2*, *tz**, Tochterzellen.

unterscheiden läßt, ist in der Textfig. 27 *a* in drei Stücke (*mk*) zerfallen, von dem unteren wie von dem oberen löst sich je ein homogener tiefschwarzer Nucleolus (*tk*) ab, der dem oberen Sternstück noch kappenartig aufsitzt, während er sich von dem unteren Kernstück schon abgelöst hat. Der den dreiteiligen Mutterkern umhüllende Protoplasmaleib der Riesenzelle ist stark von der Neuroglia zerklüftet, die durch ihren Kernreichtum überall hervorsteht. Ein Teil der Tochterzellen (*tx1*) steht mit der Mutterzelle, besonders auf ihrer linken Seite, noch durch einen Stiel in Verbindung, der größte Teil der Tochterzellen hat sich aber schon abgeschnürt und umgibt kranzförmig in größerer oder geringerer Entfernung den Mutterzellkörper. Alle diese Tochterzellen unterscheiden sich sowohl durch die Färbbarkeit als auch das Gefüge ihres Kerns wie ihres Zelleibes von den ganz peripher im Bilde gelegenen fertigen Ganglienzellen (*gx*), je weiter sie von der Mutterzelle entfernt sind, desto ähnlicher werden sie im allgemeinen den letzteren. Auf die Veränderungen, die der Kern dieser heranwachsenden Tochterzellen durchmacht, komme ich gleich noch ausführlicher zurück. Manche der Tochterzellen enthalten deutlich zwei Kerne und zwar auf verschiedenen Stadien der Entwicklung, wie ihr sehr verschiedenes Aussehen beweist. In der Ganglienzelle (*gx¹*) (links im Bilde) ist der eine große Kern schon genau so gebaut, wie die Kerne der nach außen gelegenen fertigen Ganglienzellen, der kleine Kern zeigt dagegen noch ganz das typische Aussehen der heranwachsenden Tochterzellen. Dicht rechts daneben liegt eine kleinere Tochterzelle mit ebenfalls zwei Kernen, die aber beide den gleichen die Tochterzellen auszeichnenden Bau haben. Direkt unter dieser zweikernigen Tochterzelle liegt eine noch kleinere Tochterzelle, deren dunklem Kern ein noch dunkleres fast homogenes nucleolusartiges Stück (*ck*), ähnlich wie wir sie oben schon kennen gelernt haben, direkt ansitzt, offenbar im Begriff sich ganz loszulösen. Rechts dicht daneben liegt ein freier Nucleolus direkt in der Neuroglia, der sich zweifelsohne in ähnlicher Weise von einem Tochterkern losgetrennt hat. Ein zweiter solcher freier Nucleolus findet sich in der Neuroglia bei *ftk* oberhalb der zerfallenden Riesenzelle. Solche direkt der Neuroglia eingelagerte von der Mutterzelle resp. dem Mutterkern losgelöste Nucleolen haben wir schon bei der oben beschriebenen Riesenzelle von *Doris* kennen gelernt (vgl. *n* in der Textfig. 25, S. 48). Links neben dem zuletzt erwähnten Nucleolus (*ftk*) finden sich zwei Tochterzellen, die ebenfalls durch ihre Kerne interessant sind. Die eine enthält neben einem typisch

gebauten Tochterkern einen zweiten, der ähnlich schwarz wie die Nucleolen aussieht, aber im Gegensatz zu diesen schon deutlich ein Kerngerüst unterscheiden läßt. In der Tochterzelle darunter liegt der gleichfalls sehr dunkle Kern ganz peripher, so daß er einseitig direkt von der Neuroglia umgeben wird. Auch im Innern der großen Riesenzelle stößt der in Stücke zerfallene große Mutterkern *mk* an verschiedenen Stellen unmittelbar an die intracelluläre Neuroglia.

Nach dieser ausführlichen Beschreibung der Textfig. 27 werden uns jetzt auch die entsprechenden Photographien 25 und 26 verständlich werden. In diesen Photographien ist das Protoplasma der Riesenzellen (*mz*) derartig von der Neuroglia zerfressen worden, daß sich nur schwache Reste desselben in der Umgebung des Kernes, besonders auf der rechten unteren Seite, erhalten haben. Die Stücke des zerfallenen Mutterkernes (*mk*) sind deutlich zu unterscheiden, ebenso die beiden großen dunklen nucleolusartigen Bildungen (*tk*), die am unteren Teile der Riesenzelle auftreten. Denselben Schnitt kombiniert mit dem folgenden stellt die Fig. 1 der Taf. II, dar. Aufmerksam sei auch in dieser Figur auf die vielen kleinen dunklen intracellulären Neurogliakerne (*nglk*) gemacht, die zum Teil, wie schon oben betont, direkt an die Zerfallstücke (*mk*) des Kernes der Riesenzelle stoßen.

In der Photographie 25 stechen ebenso wie in der eben beschriebenen Textfig. 27 *a* die von der Riesenzelle losgelösten Tochterzellen (*tz*) besonders durch die dunkle Färbung ihres Kernes hervor und unterscheiden sich dadurch scharf von den sie außen rings umschließenden fertigen Ganglienzellen (*gz*), die in der Photographie zum Teil nicht scharf eingestellt waren. Einen benachbarten Schnitt derselben Zelle, aber bei stärkerer Vergrößerung, gibt die Photographie 26 wieder. Auch hier unterscheiden wir deutlich den noch mit deutlicher Struktur versehenen zerfallenen Mutterkern (*mk*) der Riesenzelle und die nucleolenartigen Stücke (*tk*), sowie die dunkelkernigen Tochterzellen (*tz*), welche sich auf verschiedenen Stufen der Abschnürung befinden, teilweise schon in ziemlich weiter Entfernung von der Riesenzelle liegen und sich wesentlich unterscheiden von den beiden großen Ganglienzellen (*gz*¹), die am linken Rande der Photographie noch sichtbar werden und sich vorzüglich konserviert zeigen.

Geht der Zerfall der Riesenzelle in der angegebenen Weise dann noch weiter, so bleibt schließlich von ihr nur noch ein Haufen von kleinen dunkelkernigen Zellen (*tz*) übrig, wie ihn die Photographie 24

zeigt. Ich habe öfter Ansammlungen von derartigen kleinen Zellen gefunden, ohne daß ich einen Rest der Mutterzelle gleichzeitig noch nachweisen konnte. Zweifelsohne sind sie aber alle in der gleichen Weise entstanden.

Ich will auf diese dunkelkernigen Zellen noch etwas näher eingehen, da sie allgemein sehr interessant sind. Fig. 2 und 3 auf Taf. II stellen eine Anzahl derselben aus einem Schnitte dar. In der Fig. 2 sehen wir links oben zwei große Zellen (*a* und *b*), deren Kerne sehr dunkel und noch fast homogen sind, stark durchsetzt von den kleinen Neurogliakernen (*nglk*), von denen einige bis dicht an den homogenen großen Kern herantreten, und links unten zwei kleinere gleich dunkelkernige Ganglienzellen (*c* und *d*) dicht nebeneinander liegen und teilweise noch in engem Zusammenhang. Sie sind wahrscheinlich aus einer Zelle durch Teilung hervorgegangen. Ein weiter zurückliegendes Stadium dieser Zweiteilung stellt offenbar die doppelkernige Zelle dar, die wir in der Textfig. 27 dicht oberhalb von *tz** getroffen haben. Das Anfangsstadium wird wohl durch die Zelle *e* der Fig. 2, Taf. II, repräsentiert, von deren dunklem fast homogenen Kern sich eine noch dunklere Knospe, eine Enkelknospe (vgl. oben) abschnürt, ähnlich wie wir es bei verschiedenen Tochterzellen der Riesenzelle der Textfig. 27 getroffen haben. Solche Enkelknospen, resp. Enkelzellen, welche sich aber schon von der Tochterzelle ganz losgelöst haben, stellen offenbar die kleinen Zellen *f* und *g* in der Fig. 2, Taf. II, dar. Neben diesen Zellen mit mehr oder weniger homogenem Kern treffen wir in der Fig. 2, Taf. II, eine Anzahl Ganglienzellen, deren Kerne eine deutliche Granulierung und zwar in sehr verschiedenem Maße zeigen. Bei *k* (rechts unten) sehen wir in der kleinen Zelle, welche mit der hellkernigen, fertigen Ganglienzelle *gz* noch zusammenzuhängen scheint und jedenfalls von dieser auch eine Knospe darstellt, den Kern zwar noch sehr dunkel, aber schon deutlich gekörnt. In den beiden darüber gelegenen großen Zellen *m* und *n* sind die Kerne schon heller und ihre Granula lockerer gefügt, in beiden in verschiedenem Grade. Über diesen befindet sich schließlich ein Kern *l*, der bezüglich der Färbung und des Gefüges der Granula die Mitte hält zwischen dem Kern der Zelle *k* und den beiden Zellen *m* und *n*. Der Protoplasmabelag um diesen Kern *l* erscheint nur sehr undeutlich, und ist in seiner Struktur und Färbung kaum von der Neuroglia zu unterscheiden.

Wir haben also bei den eben geschilderten aus einer Riesenzelle hervorgehenden kleinen Zellen gesehen, daß sie in den ersten Stadien

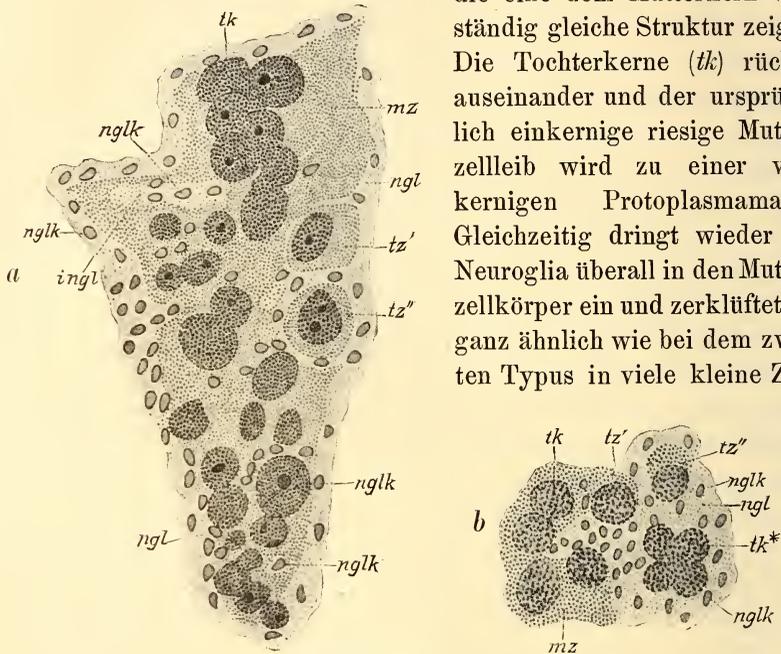
fast homogene und sehr dunkle Kerne enthalten; je älter sie werden, desto heller und gleichzeitig deutlich körniger werden ihre Kerne, bis dieselben schließlich das helle Aussehen und das weite Gefüge erreichen, das die Kerne der fertigen Ganglienzellen charakterisiert, von denen in Fig. 2, Taf. II, eine rechts unten (*g_x*) abgebildet ist. Diese allmähliche Entwicklung der Kerne soll durch die Fig. 4 *A—E* (Taf. II) erläutert werden. Je größer die hier gezeichneten Kerne sind, d. h. je älter sie sind, desto heller und lockerer gekörnt erscheinen sie. Wir erkennen deutlich, daß das dunkle Aussehen der jüngeren Kerne (*B*) nicht nur durch stärkere Färbbarkeit der Körnchen, d. h. der Nucleinkörper, sondern auch der Zwischensubstanz bedingt wird, und wir dürfen annehmen, daß auch in den jüngsten Kernen (*A*), welche scheinbar homogen sind, die Nucleinkörper schon vorhanden und lediglich darum nicht zu erkennen sind, weil sie einerseits sehr dicht gelagert sind, andererseits der Zwischensubstanz in der Färbung und dem Lichtbrechungsvermögen nahe kommen.

In Fig. 3, Taf. II, sind die dunkelkernigen kleinen Zellen, welche neben den beiden großen fertigen hellkernigen Ganglienzellen auftreten, durchschnittlich viel kleiner wie in der Fig. 2, sie enthalten teilweise mehrere (zwei bis drei) Kerne, die mehr oder weniger dicht beieinander liegen, zum Teil noch direkt zusammenhängen und offenbar durch Teilung aus je einem Tochterkern hervorgegangen sind, also wieder Enkelknospen vorstellen. Auch ist der Ganglienzelleib um die kleinen dunklen Kerne in mehreren Fällen noch sehr schwach entwickelt. Die Zellen der Fig. 3 befinden sich offenbar auf einem jüngeren Entwicklungsstadium als in der Fig. 2. Auffallend ist, daß zwei kleine Kerne in der Fig. 3 (bei *r*) verhältnismäßig schon sehr hell und locker gekörnt sind.

Außer den beiden eben beschriebenen einerseits durch die Textfig. 25 (S. 48), andererseits die Textfig. 27 (S. 51) und die Fig. 1—3, Taf. II, erläuterten Formen der Ganglienzellvermehrung tritt sehr häufig noch eine dritte auf und zwar in sehr verschiedenen Modifikationen. Über diese habe ich auch schon früher kurz berichtet und zwar an der Hand der beiden Textfig. 28 *a* und 28 *b*. In bezug auf diese schrieb ich damals: »Hatten wir es bei dem ersten Zellvermehrungstypus mit einer endogenen Kernvermehrung, beim zweiten mit einer Kernvermehrung durch Knospung zu tun, so handelt es sich bei einem dritten Modus, den ich bei *Pleurobranchus*, *Doris*, *Helix* und *Limax* in ziemlich übereinstimmender Weise, aber auch wieder nur bei

sehr großen Ganglienzellen beobachtete, um eine direkte Kernteilung, um eine Fragmentierung. Der Kern wird dabei genau in der für den zweiten Typus angegebenen Weise verändert, d. h. er gewinnt wieder ein sehr dichtes ungemein stark sich färbendes Kerngerüst. Es kommt aber nicht zur Knospung von homogenen Kügelchen, sondern der Kern zerfällt in eine große Anzahl Tochterkerne,

die eine dem Mutterkern vollständig gleiche Struktur zeigen. Die Tochterkerne (*tk*) rücken auseinander und der ursprünglich einkernige riesige Mutterzelleib wird zu einer vielkernigen Protoplasmamasse. Gleichzeitig dringt wieder die Neuroglia überall in den Mutterzellkörper ein und zerklüftet ihn ganz ähnlich wie bei dem zweiten Typus in viele kleine Zell-



Textfig. 28 a und b.

Limax, Durch Segmentierung des Kerns eingeleiteter Zerfall einer Riesenganglienzelle und Neubildung von Ganglienzellen. *mz*, Zelleib der zerfallenden Ganglienzelle (Mutterzelle); *ngl*, Neuroglia; *nglk*, Neurogliakern; *ingl*, intracelluläre Neuroglia; *tk*, *tk**, Tochterkern; *tz'*, *tz''*, Tochterzellen. Aus Rohde, Ganglienzellkern und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. Bd XLVII. 1896.

territorien in der Umgebung der Tochterkerne. Wiederholt beobachtete ich derartige multinucleare Protoplasmamassen mit allen Stadien der sich peripher ablösenden Tochterzellen (*tz'* und *tz''*), bei *Limax* öfter als äußerste, d. h. dicht unter dem bindegewebigen Neurilemm gelegene Partie der Ganglienzellschicht. Die abgeschnürten Tochterzellen dokumentieren sich meist durch die Struktur und die dunkle Färbung ihres Kernes als Sprößlinge der vielkernigen Protoplasmamasse, je weiter sie von letzterer entfernt sind, desto ähnlicher wird ihr Kern demjenigen der ausgebildeten (>ruhenden<) Ganglienzellen. In vielen Fällen beginnt, ähnlich wie

ich es schon für den zweiten Typus kurz angegeben habe, die in den multinuclearen Riesenganglienzellkörper vorgedrungene Neuroglia (*ngl*), welche durch das massenhafte Auftreten von (Neuroglia-)Kernen gekennzeichnet wird, stark zu wuchern und das Ganglienzellprotoplasma mehr oder weniger zu vernichten, so daß oft die Tochterkerne direkt von ihr umgeben werden. Kommt es jetzt zur Spaltung des Mutterkörpers in Tochterzellen, dann zeigen die letzteren (*tx'* und *tx''* Fig. 28 *b*) häufig das Ganglienzellprotoplasma nur einseitig am Kern erhalten und grenzen auf der andern Seite des letzteren unmittelbar an die intracelluläre Neuroglia. Später ergänzen sie den Zelleib. Denn während man in der nächsten Umgebung des vielkernigen Mutterkörpers öfter noch ziemlich unvollkommene Tochterzellen trifft, d. h. solche, deren Kern zum großen Teil von der Neuroglia umhüllt wird, breitet sich bei den weiter entfernt liegenden Tochterzellen das typische Ganglienzellprotoplasma immer weiter um den Kern aus, bis es schließlich diesen rings umschließt. Auch beim zweiten Typus umhüllt das sich mit den kugligen homogenen Tochterkernen ablösende Mutterzellprotoplasma nicht immer allseitig die ersteren, sondern sitzt ihnen bisweilen haubenartig einseitig an, so daß auch hier der Tochterkern zum Teil direkt mit der Neuroglia in Zusammenhang tritt. Schließlich finden sich beim zweiten Typus mitten unter diesen mit mehr oder weniger entwickeltem Zelleib versehenen Tochterkernen auch solche, welche eines nervösen Protoplasmabesatzes ganz entbehren und allseitig von der intracellulären Neuroglia umhüllt werden. Besonders gilt dies von den oben erwähnten von den Tochterkernen sich abschnürenden Enkelkernknospen. Ebenso traf ich beim dritten Typus größere Tochterkerne, welche rings von intracellulärer Neuroglia umgeben waren und sich in Enkelkerne zerschnürten (*tk** Fig. 28 *b*).^c

Ich will heute diesen für unsre vorliegende Aufgabe ebenfalls sehr instruktiven Zellvermehrungsmodus durch eine Anzahl ausführlicher Zeichnungen und Photographien eingehend besprechen.

Fig. 5, Taf. II, stellt die Randpartie eines Ganglions von *Limax* dar. Zu äußerst im Bilde unten sehen wir eine vielkernige Protoplasmamasse (*mx*) liegen, welche durch die dunkle Färbung sowohl des Zelleibes wie der Kerne gegenüber den nach innen zu befindlichen Ganglienzellen (*gx*) scharf absticht. Nach den Erfahrungen, die wir oben gemacht haben, dürfen wir annehmen, daß hier große Zellen vorliegen, deren Kerne in Stücke zerfallen sind. Von diesen vielkernigen Protoplasmamassen sehen wir nun ganz ähnlich, wie dies uns die Textfig. 28 *a* zeigt, sich nach innen Zellen abschnüren,

besonders deutlich bei tx und tx' , die mit schmalerer oder breiterer Basis noch mit dem vielkernigen Mutterzellboden zusammenhängen, in dem einen Falle (tx') mit zwei Wurzeln, und teilweise noch fast dieselbe dunkle Färbung des Zelleibes und Kernes aufweisen, wie die Mutterzellen (mx) selbst. Dicht über der vielkernigen dunklen Protoplasmamasse (mx) sehen wir ferner kleine Zellen liegen, welche zwar schon außer jeden Zusammenhanges mit der ersteren stehen, aber durch dunkleres Aussehen und dichteres Gefüge der Nucleinkörper sich von den im Ganglion zu innerst (in der Figur zu oberst) gelegenen fertigen Ganglienzellen (gx) auszeichnen. Das Protoplasma der vielkernigen Mutterzelle ist wieder durch die stark wuchernde intracelluläre Neuroglia (ngl) stark zerklüftet, an einer Stelle (oberhalb von ngl^1) derartig, daß sich nur noch einige dünne Streifen desselben zwischen der Neuroglia erhalten haben.

Fig. 6, Taf. II, und Photographie 27 stellen je einen Schnitt durch ein andres Ganglion von *Limax* dar. Während auf der rechten Seite des Bildes die Ganglienzellen ausnahmslos den typischen Bau der Gastropodenganglienzelle zeigen, wird die ganze linke Seite von einer vielkernigen Protoplasmamasse eingenommen, die durch die dunkle Färbung sowohl des Zelleibes, wie der Zellkerne von den Ganglienzellen der rechten Seite stark abweicht, wieder durch die wuchernde intracelluläre Neuroglia stark zerklüftet ist und infolgedessen ein sehr bizarres Aussehen aufweist. Wir unterscheiden hier eine obere und eine untere Hälfte, von denen die gleich zu besprechende Fig. 7, Taf. II, wahrscheinlich macht, daß sie je einer Riesenzelle entsprechen. In der oberen (linken) Hälfte sehen wir bei *a* (Fig. 6, Taf. II) eine kleine Ganglienzelle liegen, welche im Zelleibe schon ganz den Ganglienzellen der rechten Seite entspricht, in der dunkeln Färbung und der Struktur des Kernes aber noch stark an die zerfallenen Kerne der Riesenzellen erinnert. Hierzu kommt, daß der Kern der Ganglienzelle nicht zentral liegt, wie dies bei den fertigen Ganglienzellen der rechten Seite die Regel ist, sondern ganz exzentrisch, so daß er einseitig noch direkt an die Neuroglia stößt, eine Erscheinung, der wir schon wiederholt begegnet sind (vgl. auch Textfig. 28*a* und 28*b*). Wir haben es also in dieser Ganglienzelle offenbar wieder mit einer frei gewordenen Tochterzelle der vielkernigen Riesenzelle der linken Seite zu tun, wie wir sie auch oben (Textfig. 27, S. 51) oft getroffen haben. Dasselbe gilt in Fig. 6 (Taf. II) von der weiter unten gelegenen Ganglienzelle *b*. Links von dieser sehen wir eins von den oben (vgl. Textfig. 28*b* bei tk^*) schon

beschriebenen freien Kernstücken (*c*), d. h. einen Tochterkern der Riesenzelle, welcher sich scheinbar ohne jede Beteiligung des Zelleibes der letzteren losgelöst hat und direkt in der Neuroglia liegt. Links unten in der oberen Riesenzelle bei *d* und rechts oben in der unteren Riesenzelle bei *g*, d. h. also in beiden Fällen dicht an der Punktsubstanz (*ps*) des Ganglions, begegnen wir ganz kleinen ebenfalls dunkelkernigen Zellen, die zweifelsohne auch nur Tochterzellen der Riesenzelle darstellen. Denn wir sehen etwas nach rechts unten von *g* bei *e* eine Anzahl ganz gleich kleiner und gleich aussehender Zellen, die noch ganz dicht dem Zelleibe der Riesenzelle anliegen oder direkt mit ihm noch verbunden sind. In der rechten unteren Ecke der unteren Riesenzelle bei *f* beobachten wir deutlich, wie sich von einem Kern der Riesenzelle ein kleinerer Teil ohne jeden Protoplasma-belag abschnürt, und dicht daneben zwei gleichgebaute Kernstücke, die offenbar in gleicher Weise entstanden sind und als freie Kerne in der Neuroglia erscheinen.

Ganz ähnliche Bildungen treten auf der entsprechenden Photographie 27 zutage, welche einen benachbarten Schnitt desselben Ganglions darstellt und zwar bei schwacher Vergrößerung. Auch hier zeigen die Ganglienzellen (*gz*) der rechten Seite durchaus das normale Aussehen und sind offenbar gut konserviert. Die eigenartige Struktur der zerfallenen Riesenzellen (*mz*) der linken Seite, auf welche im wesentlichen die eben gegebene Beschreibung paßt, kann also nicht Kunstprodukt sein, zumal die Riesenzelle der oberen Seite des Schnittes sich direkt an die normalen Ganglienzellen der rechten Seite anschließt.

Die Fig. 7 (Taf. II) und die Photographie 28, welche wiederum zusammengehören, entstammen auch einem Ganglion von *Limax*. Fig. 7 zeigt uns zwei gesonderte riesige Protoplasmanmassen ebenfalls mit einer Anzahl Kerne von sehr verschiedener Struktur: Die großen wieder durch dunkle Färbung und verschwommene Struktur ausgezeichnet, wie dies für die zerfallenden Kerne der Riesenzellen charakteristisch ist, die kleinen in ihrem Bau denen der normalen Ganglienzellen nahe kommend. Ohne Zweifel liegen auch hier wieder zwei riesige Ganglienzellen vor, die im Begriff sind zu zerfallen und Tochterzellen zu bilden. In der unteren Protoplasmanmasse sehen wir links bei *gz* eine scheinbar ganz freie Ganglienzelle von fast normalem Aussehen; wahrscheinlich haben wir es hier mit einer solchen Tochterzelle zu tun. Die zugehörige Photographie 28 zeigt neben den beiden Riesenzellen (*mz*) noch einen Teil des Ganglions,

in dem die kleinen Zellen (*gz*) wieder ein ganz normales Aussehen haben, so daß wir auch hier die eigenartige Struktur der Riesenzellen als präformiert, schon im Leben vorhanden, ansehen müssen.

Genau dieselben Verhältnisse wie bei den Süßwasserschnecken kehren auch bei den Meeresgastropoden wieder. Fig. 8, Taf. II, und die drei Photographien 29—31, welche drei aufeinanderfolgenden Schnitten entnommen sind, stellen den peripheren Abschnitt eines Ganglion von *Pleurobranchus* dar. In der Figur 8 erblicken wir wieder Protoplasmamassen (*mx*), die durch ihre zerrissene Form und das dunkle Aussehen ihrer großen Kerne (*mk*) scharf kontrastieren gegen die normalen Zellen, von denen einige auf dem Bilde wiedergegeben sind, so bei *gz*. Auch hier ist es wieder die Neuroglia (*ngl*), die mit ihrem Faserwerk und ihrer Unmasse von kleinen Kernen das nervöse Protoplasma zerstört und bis zu dessen großen Kernen vordringt, denen sie oft wieder auf weite Strecken direkt anliegt. Auch hier begegnen wir kleinen Zellen, so bei *tz*, die ganz den Eindruck der oben beschriebenen Tochterzellen machen, so daß es kaum einem Zweifel unterliegt, daß es sich auch diesmal wieder um einen Zerfall von Riesenzellen in dem oben ausgeführten Sinne handelt. Genau dieselben Verhältnisse kehren auf den Photographien 29—31 wieder. Auch bei diesen sei darauf hingewiesen, daß in allen dreien neben den zerklüfteten Riesenzellen (*mx*) und oft ihnen direkt benachbart ganz normal aussehende Ganglienzellen (*gz*) auftreten, so daß es auch hier ganz ausgeschlossen ist, den von der Neuroglia wie zerfressen aussehenden Zelleib der Riesenzelle als Kunstprodukt zu erklären. Auch hier liegen physiologische Zustände von Zellen vor.

Vergleichen wir die beiden zuletzt beschriebenen d. h. einerseits durch die Fig. 1—3, Taf. II, resp. die Photographien 24—26, andererseits durch die Textfig. 28*a* und *b* und die Fig. 5—8, Taf. II, resp. die Photographien 27—31 erläuterten Modi der Verjüngung von Riesenzellen mit den Regenerationserscheinungen, die wir bei vielen erwachsenen Ganglienzellen besonders an deren Fortsatzgrund beobachtet haben (vgl. besonders die Textfig. 7, S. 35 resp. die Photographien 12—14), so konstatieren wir eine unverkennbare Ähnlichkeit zwischen beiden Befunden: In beiden Fällen ist es die Neuroglia, welche den Ganglienzelleib zuerst zerstört und dann wieder neu aufbaut, nur mit dem Unterschiede, daß in dem einen Falle der Zellkern vollständig intakt bleibt und es sich nur um eine lokale Zerstörung resp. Neubildung von Ganglienzellsubstanz handelt, im andern Falle aber ein durch Knospung oder Fragmentierung des Kerns eingeleiteter Zerfall der

ganzen Zelle und eine Neubildung von Tochterzellen vorliegt. Unwillkürlich werden wir durch diese Befunde an die Osteogenese erinnert. Hier wie dort handelt es sich um ein Gewebe, welches, das eine Mal als osteogene Substanz, das andre Mal als Neuroglia, erst zerstört und dann neugebildet, aber mit dem Gegensatz, daß bei dem Knochen eine Vernichtung resp. Neuentstehung eines ganzen Organs, im Nervensystem aber einer einzelnen Zelle vorliegt. Dieser Vergleich wirft ein bedeutsames Licht auf das Wesen der Zelle überhaupt, ich werde daher im allgemeinen Teil noch einmal spezieller auf ihn zurückkommen.

Ein sehr interessanter Fall des Unterganges von Riesenzellen liegt in der Fig. 9, Taf. II, vor, die sich ebenfalls auf ein Ganglion von *Pleurobranchus* bezieht. Hier handelt es sich weniger um eine Fragmentierung des Mutterkernes, sondern es schnüren sich von diesem verhältnismäßig nur sehr kleine Kernstücke ab, es liegt also wieder mehr ein Knospungsprozeß vor. Der Mutterkern (*mk*) als solcher bleibt lange erhalten. Die sich loslösenden Knospen sind sehr verschiedener Natur: teils sind es ganz kleine Kügelchen (*nc*), welche kaum die Größe der Neurogliakerne erreichen, denen gegenüber sie durch ihre dunklere Färbung und ihr mehr homogenes Aussehen abstechen, teils sind es Kernknospen, welche an die Kernknospen des oben als zweiter Typus beschriebenen Kernzerfalls erinnern, wie wir sie z. B. in der Textfig. 27 (S. 51) kennen gelernt haben, d. h. es sind größere, äußerst stark sich färbende kugelförmige Stücke von nucleolusartigem Habitus, teils entstehen Knospen, welche noch größer sind (*tk*), den gleichen Bau wie der Mutterkern haben und an die Kernstücke erinnern, die wir beim dritten Typus durch Fragmentierung entstehen sahen (vgl. Fig. 5—8, Taf. II und Textfig. 28). Um diese letzteren Knospenbildungen schnürt sich wieder in der Regel ein Stück des Mutterzelleibes als Tochterzelle ab, und es wiederholen sich dabei ziemlich genau die Vorgänge, die ich oben ausführlich geschildert habe, d. h. wir treffen erstens diese Tochterzellen (*tx*) auf verschiedenen Stadien der Abschnürung und sehen sie zweitens, je weiter sie sich von der Mutterzelle entfernen, den normalen Ganglienzellen immer ähnlicher in ihrem Bau werden, wie dies die Fig. 9, Taf. II, besonders links oben zeigt. Von dem Riesenzelleib (*mz*) selbst haben sich wieder nur am oberen und unteren Ende des langgestreckten Kerns ein paar Reste oder besser Fetzen erhalten, der größte Teil desselben ist von der Neuroglia (*ngl*) bis zum Kern hin

vernichtet, wclch letzterer von der ersteren auf weite Strecken, besonders auf der linken Seite, direkt umhüllt wird.

Die für die Fig. 9 beschriebenen Strukturen wiederholen sich auf den beiden Photographien 33 und 34, welche dieselbe Riesenzelle von *Pleurobranchus* aus benachbarten Schnitten wiedergeben. Auch bei ihnen fällt der Mutterkern (*mk*) als dunkles, dünnes, langes Band sofort in die Augen. Am oberen Ende desselben sehen wir, namentlich in der Photographie 33, Tochterzellen auf verschiedenen Stadien ihrer Entwicklung (*tk* und *tz*), am unteren Ende des Mutterkerns dagegen sowohl in der Photographie 33 als 34 die ganz kleinen, nucleolusartigen dunklen Kernknospen und die letzten Reste des Protoplasmaleibes (*mz*) der Riesenzelle. In seiner Mitte, besonders auf der linken Seite, stößt der Riesenkern (*mk*) direkt an die Neuroglia.

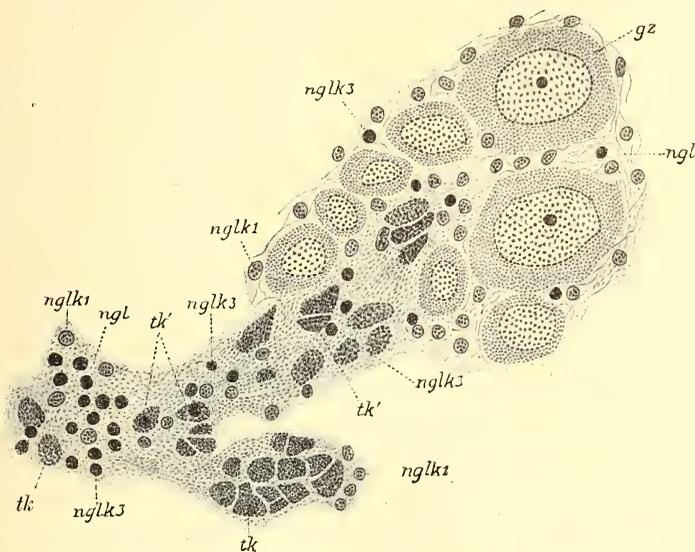
Was aus den kleinsten dunklen Knospen (*nc* in Fig. 9, Taf. II) wird, die besonders am unteren Ende des Kerns der Riesenzelle sich abschnüren und ein nucleolusartiges Aussehen haben, kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen. Auf keinen Fall glaube ich, daß sie sämtlich zugrunde gehen. Man sieht sie massenhaft in die Neuroglia als freie Kerne übertreten und sich den etwa gleich großen aber bedeutend helleren Neurogliakernen beimischen.

Ganz ähnliche nucleolusartige Stücke habe ich schon früher¹ als Abschnürungsprodukte der Kerne von zerfallenden Ganglienzellen bei *Helix* beschrieben. Die Textfig. 29 zeigt zwei solcher Zellen, eine obere und eine untere, deren Kerne in Stücke (*tk* und *tk'*) zerbrochen sind und durch ihr dunkles Aussehen scharf hervortreten. Von diesen Kernstücken (*tk'*) lösen sich knospenartig kleine Nucleolen (*nglk3*) ab, die in die Neuroglia übertreten und hier als eine besondere Art von Neurogliakernen (*nglk3*) erscheinen, die etwas kleiner als die typischen Neurogliakerne (*nglk1*) sind und von diesen sich besonders wieder durch ihr homogenes Aussehen und ihre intensive Färbbarkeit unterscheiden. Dasselbe erkennen wir auf der entsprechenden Photographie 32. Auch hier treffen wir die kleinen dunklen nucleolusartigen Kernknospen wieder, die in die Neuroglia übertreten, und ferner neben den Riesenzellen mit ihren in Stücke zerfallenen tief dunklen Kernen *tk* eine größere Anzahl ganz normal gebauter Ganglienzellen (*gz*), ein Beweis, daß es sich auch hier um sehr gut konservierte Ganglien handelt. Ich habe schon in meiner ersten diesbezüglichen Mitteilung² die Ansicht ver-

¹ l. c.

² l. c.

treten, daß diese aus zerfallenen Ganglienzellen entstehenden nucleolusartigen dunklen Kernknospen *nglk3* nicht dem Untergang geweiht sind, sondern an anderer Stelle im Ganglion von Bedeutung werden. Ich ließ mich in der eben zitierten Abhandlung teilweise bezugnehmend auf die Textfig. 29 folgendermaßen darüber aus: »Bei den bisher mitgeteilten, am Kern sich abspielenden Teilungsvorgängen hatten wir es stets mit der Entstehung von Tochterzellen zu tun. Es lösen sich aber häufig vom Kern auch Stücke ab, die eine wesentlich andre



Textfig. 29.

Helix. Zerfallende Ganglienzelle. Teilung des Kerns durch Fragmentierung. Ablösung von kleinen nucleolusartigen Kernteilen *nglk3* von den Kernstücken *tk'* und Übertritt der nucleolusartigen Kernteile in die Neuroglia *ngl*, in der sie als freie Kerne (*nglk3*) erhalten bleiben. *gz*, kleine normale, die zerfallende Ganglienzelle rings umschließende Ganglienzellen; *nglk1*, typische Neurogliakerne. Aus RONDÉ, Ganglienzellkern und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVII. 1896.

Bedeutung zu haben scheinen und auf einen engen genetischen Zusammenhang von Ganglienzellkern und Neurogliakern hinweisen, wie namentlich bei *Helix* zu verfolgen ist. Hier sind die Neurogliakerne sehr verschieden gestaltet. Die meisten sind groß, oval, mit dünner, kaum nachweisbarer Membran versehen, feingranuliert und von hellem Aussehen (*nglk1*); andre, welche ebenfalls in großer Menge vorkommen, sind etwas kleiner, mehr oder weniger spindelförmig langgestreckt und durch dickere Membran, sowie besonders durch bedeutenderes Tinktionsvermögen ausgezeichnet; schließlich finden sich als kleinste und seltenste Kernform Gebilde, welche durchaus das gleiche Aussehen wie die oben geschilderten, durch endogene

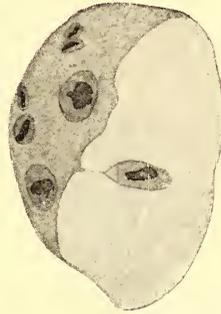
Kernvermehrung oder durch Knospung entstandenen Tochterkerne des ersten und zweiten Typus zeigen, d. h. es sind äußerst stark sich färbende, vollständig homogene Kügelchen von nucleolusartigem Aussehen (*nglk 3*), nur durch ihre minimale Größe unterscheiden sie sich von jenen. Diese letzte Kernart, so selten sie sonst ist, tritt dagegen als vorwiegendes Kernelement in der Neuroglia an der Stelle auf, wo große Ganglienzellen in der oben als dritter Modus beschriebenen Weise durch Fragmentierung in eine große Anzahl Tochterzellen zerfallen. Hier konnte ich sehr deutlich beobachten, wie von den letzteren die kleinen nucleolusartigen Kügelchen (*nglk 3*) sich knospentartig, genau wie ich es für den zweiten Typus angegeben habe, ablösen. Ferner finden sich bei *Helix* und *Limnaea* mittelgroße Ganglienzellen, welche durch eigenartige Kernfortsätze ausgezeichnet sind, auf die ich weiter unten noch ausführlich zurückkomme. Einige Mal sah ich nun diese Kernfortsätze bis an die Oberfläche der Ganglienzelle treten und an ihrem peripheren Ende gleichzeitig die stärker gefärbten spindelförmigen Neurogliakerne der zweiten Art; bei *Limnaea* gehen bisweilen die Kernfortsätze über den Zelleib weit hinaus und zerfallen in Stücke von fast genau dem Aussehen wie diese zweite Neurogliakernform. Es scheint mir daher nicht zweifelhaft, daß wir es auch bei diesen Beobachtungen mit einer Bildung von Neurogliakernen vom Ganglienzellkern aus zu tun haben. Da nun das Neurogliaewebe, wie ich in dieser Arbeit und namentlich in den früheren einschlägigen Aufsätzen gezeigt habe, beim Aufbau des Ganglienzellkörpers eine große Rolle spielt und die intracelluläre Neuroglia in der Regel sehr zahlreiche (Neuroglia-)Kerne aufweist, so ist die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, daß es sich in allen den zuletzt mitgeteilten Fällen um eine Abschnürung von überschüssiger Kernsubstanz handelt, welche nicht zu Zentren von Tochterzellen wird, sondern als Neurogliakern eine Zeitlang erhalten bleibt, um erst später in bestimmten Ganglienzellen bei der Umwandlung von Neurogliaewebe in nervöses Protoplasma in Tätigkeit zu treten. Jedenfalls beweisen auch diese Befunde, wie eng Ganglienzellen und Neuroglia zusammengehören.«

Die hier am Schluß vertretene Anschauung halte ich auch heute noch aufrecht (vgl. unten).

Eine ganz ähnliche durch Fragmentierung des Kerns eingeleitete Auflösung und Neubildung von Zellen, wie wir sie eben bei den Ganglienzellen kennen gelernt haben, kehrt auch bei gewissen Muskelzellen wieder. So entstehen bei den Insekten in manchen Fällen die

imaginalen Muskelzellen aus den larvalen in der Weise, daß der larvale Muskelkern erst in mehrere Stücke zerfällt, und diese Tochterkerne dann mit einem Teil des Mutterzelleibes sich als Tochterzellen, d. h. als imaginale Muskelzellen abschnüren, wie dies die Textfig. 30 und 31 demonstrieren, die aus einer Abhandlung von KARAWAIEFF stammen. Gleich wie bei den Ganglienzellen nimmt auch bei diesen Muskelzellen der Mutterkern oft eine eigenartige Struktur und dunklere Färbung an (vgl. Textfig. 31, die eine unverkennbare Ähnlichkeit mit manchen zerfallenen Riesenzellen hat, wie ich sie oben beschrieben habe).

Ebenso erinnern, wenn auch entfernter, gewisse bei der Spermatogenese auftretende Strukturen an die Bilder, die wir eben bei der Ganglienzellentstehung kennen gelernt haben. Hier (vgl. Textfig. 32 und 33) sind es die Basalzellen der Mollusken und Fußzellen, bzw. SERTOLISCHEN Zellen der Wirbeltiere, welche sich bis zu einem gewissen Grade mit den ebenfalls häufig basal in den Ganglien auftreten den vielkernigen Mutterzellen (vgl. besonders Fig. 5 auf der Taf. II) vergleichen lassen. Auch die Basalzellen bzw. Fußzellen heben sich sowohl durch die Größe als die Struktur ihres Kerns wie des Zellleibes von den Samenzellen ab, mit denen sie in Verbindung sind, ganz ähnlich wie die Mutterzellen von den Tochterzellen bei der Ganglienzellentstehung; ferner stehen die Fußzellen des Hodens oft miteinander in engem Zusammenhang, so daß sie eine vielkernige epithelartige einheitliche Protoplasmamasse darstellen und in gleichem Bilde wie die Mutterzellen unter den Ganglienzellen erscheinen (vgl. Fig. 5, Taf. II). Zwar nimmt man heute ziemlich allgemein an, daß die Samenzellen erst sekundär mit den Fußzellen bzw. Basalzellen in Verbindung treten und von letzteren aus sich ernähren. Doch halte ich es für wahrscheinlich, daß bei fortgesetzten diesbezüglichen Studien sich herausstellen wird, daß auch hier der Zusammenhang zwischen Nährzelle und Samenzelle ein primärer ist.



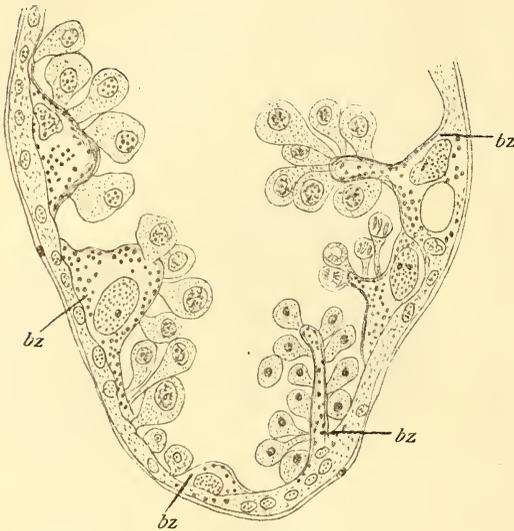
Textfig. 30.



Textfig. 31.

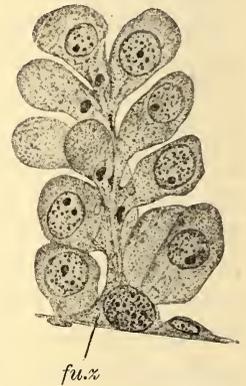
Fig. 30. Querschnitt einer larvalen Muskelfaser einer jungen Larve von *Formica ruginodis*. — Fig. 31. Querschnitt einer Muskelfaser einer *Lasius*-Larve. Fig. 30 u. 31 aus KARAWAIEFF, Die nachembryonale Entwicklung von *Lasius flavus*. Diese Zeitschrift. Bd. LXIV.

Interessant nach dieser Richtung sind die einschlägigen Untersuchungen PETERS¹ über die Knochenfische. Bei diesen treten die Samenzellen nicht erst später, wie man bisher annahm, mit den Fußzellen bzw. SERTOLISchen Zellen, welche ebenfalls wie die zerfallenen Riesenzellen unter den Ganglienzellen durch dunkleren Zelleib und dunklen besonders strukturierten Kern ausgezeichnet sind, in Verbindung, sondern bleiben von Anfang an mit letzteren im Zusammenhang und



Textfig. 32.

Fig. 32. Schnitt eines Acinus der Keimdrüse von *Helix pomatia* (nach BOLLES LEE). bz, Basalzellen mit anhängenden Spermatogonien, Spermatocyten und Spermatiden. Aus KORSCHULT und HEIDER, Vergleichende Entwicklungsgeschichte.



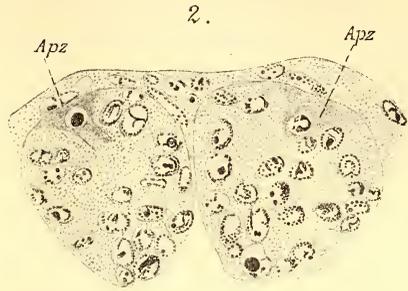
Textfig. 33.

Fig. 33. *Helix pomatia*. Samenzellen an Fußzelle fu.z ansitzend. Aus SCHNEIDER, Vergleichende Histologie.

werden von ihnen rings umschlossen. PETER schreibt diesbezüglich: »Es ist bewiesen, daß die Samenelemente in jedem Stadium ihrer Entwicklung mit den Nährzellen in Verbindung stehen und nicht erst während des Herunterwanderns in die Füße (bei Amnioten) diese Verbindung eingehen.« Auch PETER betont, daß die SERTOLISchen Zellen stets als mehrkernige Syncytien erscheinen. Vielleicht sind auch die Basal-, bzw. Fußzellen und Samenzellen Teile eines einheitlichen Syncytiums, wie wir es bei der Ganglienzellentstehung kennen gelernt haben, zumal auch sonst ja oft die Nährzellen und Spermato gonien genetisch eng zusammengehören, z. B. bei der VERNONschen

¹ PETER, Die Bedeutung der Nährzellen im Hoden. Arch. f. mikr. Anat. 1899.

Zelle der Lepidopteren, welche ebenfalls basal liegt und oft wie eine große Epithelzelle aussieht (*Apz* der Textfig. 34), und bei den Cytophoren, z. B. der Anneliden. Zwar betont PETER, daß die Spermatogonien der Knochenfische scharf begrenzt erscheinen. Aber auch bei der Spermatogenese der Lepidopteren setzen sich zuletzt die Spermatogonien scharf von dem Protoplasma der VERSONSchen Zelle ab, gehen aber anfangs kontinuierlich in dasselbe über (vgl. unten), ebenso wie ja auch die aus den mehrkernigen Syncytien entstehenden Ganglienzellen schließlich ganz selbständig erscheinen. Von den Fußzellen der Wirbeltiere wird schließlich betont, daß ihre Kerne sich stets nur amitotisch teilen, was auch bei den großen Mutterkernen der Ganglienzellen stets der Fall ist.



Textfig. 34.

Zwei Hodenfächer einer 7 mm langen Raupe (*Bombyx mori*) sagittal durchschnitten. Aus GRÜNBERG, Untersuchungen über die Keim- und Nährzellen in den Hoden und Ovarien der Lepidopteren. Diese Zeitschr. 1903. Bd. LXXIV.

3. Unvollkommene Trennung der Zellen im tierischen und pflanzlichen Körper.

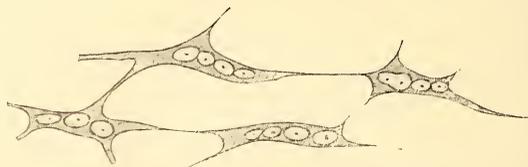
Ich hätte der Überschrift dieses Kapitels vielleicht kurz den Namen Syncytien geben können, ich habe es aber unterlassen, weil viele der zu beschreibenden Erscheinungen diesen Namen kaum verdienen, insofern es überhaupt nicht zur Sonderung von Zellen kommt, sondern es sich in diesen Fällen nur um mehrkernige Protoplasma-massen handelt. Bei den meisten der zu schildernden Befunde liegen wahrscheinlich nicht zu Ende geführte Teilungen, nicht aber sekundäre Verschmelzungen von ursprünglich vollständig getrennten Zellen vor. Bezüglich der Unterabteilungen, die ich unterscheidet, bemerke ich, daß manche nicht absolut scharf auseinander zu halten, sondern durch viele Zwischenstufen miteinander verbunden sind. Andererseits werden wir sehen, daß die verschiedenen Modifikationen, welche die einzelnen Gewebe zeigen, in verschiedenen Abteilungen ihren Platz finden. Ich werde in folgendem nicht alle bekannt gewordenen einschlägigen Befunde berücksichtigen, sondern nur einige wenige für die einzelnen Kategorien besonders instruktive Beispiele herausgreifen.

A. Die Zellen stehen durch Fortsätze in Verbindung.

Von den im folgenden zu beschreibenden Verbindungen der Zellen ist diejenige durch Fortsätze die lockerste. Sie findet sich fast bei allen Geweben vertreten und zwar sowohl zwischen den Zellen des gleichen Gewebes als zwischen verschiedenartigen Gewebszellen.

a) Gleiche Gewebszellen verbinden sich.

Seit langem bekannt sind die Verbindungen der Bindegewebszellen, besonders des Gallertgewebes¹. Sie sind bereits von SCHWANN entdeckt und dann von VIRCHOW, KÖLLIKER, REMAK, LEUCKART, GEGENBAUR, M. SCHULTZE u. a. ausführlich beschrieben worden und zwar sowohl für die Wirbeltiere (besonders beim embryonalen Gewebe, so im Nabelstrang und Froschlarvenschwanz) wie für die Wirbellosen (in der Haut von *Carinaria* und *Pterotrachea*, sowie bei *Acalephen* und *Ctenophoren*). Es handelt sich hier meist um sehr zahlreiche oft sehr lange und dünne Fortsätze, durch welche die einzelnen Zellen miteinander in Verbindung bleiben. Fig. 35



Textfig. 35.

Aus dem Nabelstrang eines 15,7 mm langen Schafembryo. Aus KÖLLIKER: Gewebelehre. I. 1889.

stellt mehrere derartig vereinigte Zellen aus dem Nabelstrang dar, bei denen die Vielkernigkeit bemerkenswert ist. Fig. 36 gibt einen Schnitt durch einen Embryo vom Hühnchen wieder und zeigt das zellige Bindegewebe in typischer Form.

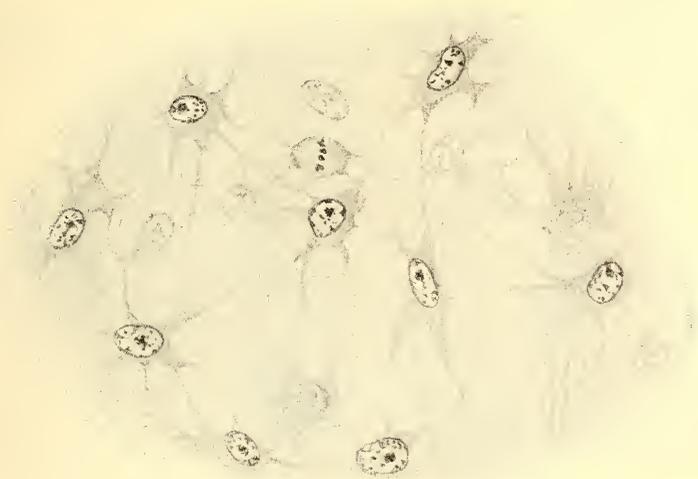
Ein sehr bekanntes Demonstrationsobjekt für die Verbindung von Bindegewebszellen ist die Cornea der Wirbeltiere, auf welche diesbezüglich zuerst His aufmerksam gemacht hat.

In der neuesten Zeit war es besonders SCHUBERG², der sehr ein-

¹ SCHUBERG (Untersuchungen über Zellverbindungen. Diese Zeitschrift Bd. LXXIV) gibt eine sehr dankenswerthe Übersicht über die hierher gehörige Literatur, infolgedessen ich speziellere Angabe hier unterlasse.

² AUGUST SCHUBERG, Untersuchungen über Zellverbindungen. I. Teil. Diese Zeitschr. Bd. LXXIV. 1903.

gehende Untersuchungen über die Verbindung der Bindegewebszellen in der Haut des Axolotl angestellt und sehr sorgfältige Zeichnungen veröffentlicht hat. Er faßt seine Resultate in folgende Sätze zusammen: »1) Die Bindegewebszellen in der Innenlage des Coriums vom Rumpfe bilden ein regelmäßiges Netz- und Maschenwerk, das dem Verlaufe der einander überkreuzenden Bindegewebsbündel entspricht und mit den bekannten für die Cornea der Wirbeltiere beschriebenen



Textfig. 36.

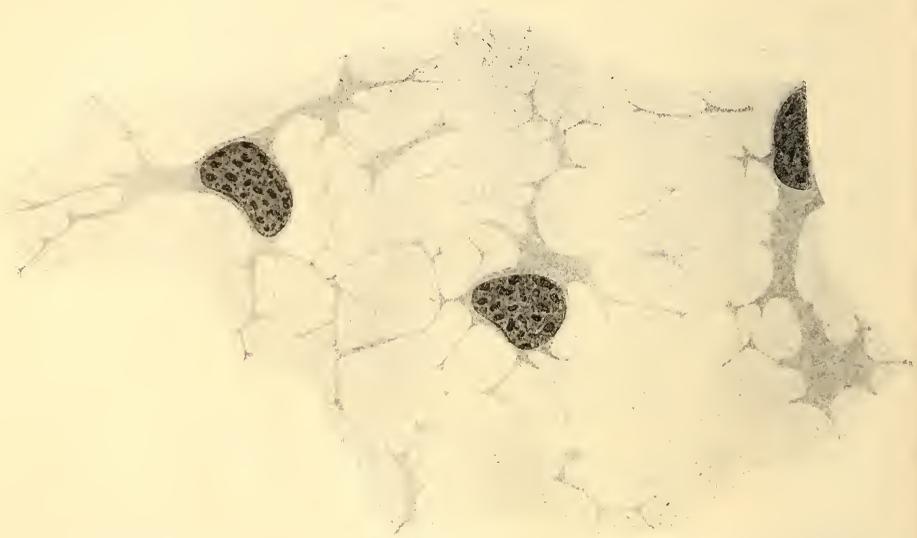
Embryonales Bindegewebe aus der subcutanen Schicht der Haut eines $3\frac{1}{2}$ Tage alten Hühnerembryo.
Aus SZYMONOWICZ, Lehrbuch der Histologie. 1901.

Bildern übereinstimmt. An diesem Maschenwerk nehmen auch die Fortsätze der an der Grenze von Unterhautbindegewebe und Corium gelegenen Zellen, insbesondere auch diejenigen der von mir sog. »subcutanen Zellennester« Teil. Die in der mittleren Coriumlage enthaltenen Bindegewebszellen bilden ein unregelmäßiges Netzwerk, dessen eigentlich verbindende Teile meist nur durch die feinsten Zellausläufer dargestellt werden. Mit diesem Netzwerk in Verbindung steht dasjenige, welches die der Außenlage des Coriums innen anliegenden Bindegewebszellen untereinander bilden, deren verbindende Fortsätze meistens eine bedeutend größere Breite besitzen. Das Netz der Bindegewebszellen im Corium der Flossensäume stimmt im wesentlichen mit demjenigen der Innenlage des Coriums vom Rumpfe überein. 2) Die Pigmentzellen, sowohl die mit schwarzen, wie die mit farblosen oder gemischten Granula, bilden Netze, die insbesondere

dicht unter der Außenlage des Coriums am Rumpfe und unter dem Corium der Schwanzflosse gut zu beobachten sind.*

In Fig. 37 habe ich eine seiner einschlägigen Zeichnungen kopiert. Wir sehen hier zwei Zellen an ihrer Peripherie in eine große Anzahl von Fortsätzen aufgelöst, die sich vielfach verästeln und mit ihren Endausläufern in Verbindung stehen, im wesentlichen also dasselbe Bild, wie es das embryonale Bindegewebe in der Haut des Hühnchens zeigt.

In gleicher Weise wie die Bindegewebszellen stehen auch die Knorpelzellen bei den Cephalopoden durch viele feine und teilweise



Textfig. 37.

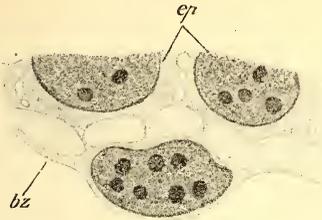
Netzförmig verbundene Bindegewebszellen der mittleren Lage des Coriums eines Axolotl von 137 mm Länge. Aus SCHUBERG, Untersuchungen über Zellverbindungen. Diese Zeitschr. Bd. LXXIV.

sehr lange Fortsätze miteinander in Konnex, worauf BERGMANN für *Loligo* und QUECKETT für *Sepia officinalis* zuerst hingewiesen haben, und ebenso bekanntermaßen die Knochenzellen bei Wirbeltieren, jedenfalls in der Jugend. Auch die Elfenbeinzellen hängen durch verzweigte Zahnbeinfasern zusammen.

Sehr ähnliche Verbindungen wie die Bindegewebszellen zeigen auch häufig die Neurogliazellen untereinander, sowohl bei Wirbellosen als auch bei Wirbeltieren. Auch hier handelt es sich in vielen Fällen um ein vielfach verzweigtes Fortsatzsystem, durch welches die Zellen in Kommunikation stehen (vgl. Fig. 15 und 16 auf Taf. I

und die Photographie 22). Für die Wirbellosen habe ich dies schon vor Jahren vielfach illustriert und beschrieben¹.

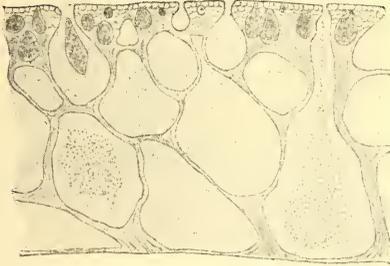
Ein sehr ausgeprägter Zusammenhang der Zellen findet sich ferner im Epithel. Das bekannteste Beispiel sind die früher als Riff- oder Stachelzellen bezeichneten Zellen aus den tiefen Lagen des geschichteten Plattenepithels der Haut der Wirbeltiere, von denen



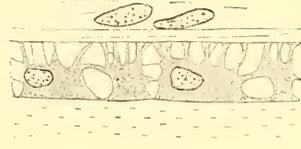
Textfig. 38.



Textfig. 39.



Textfig. 40.



Textfig. 41.

Fig. 38. Verbindung der untersten Schicht der Epidermiszellen *ep* mit einer Bindegewebszelle *bz*. Axolotl, 137 mm lang. Aus SCHUBERG, Untersuchungen über Zellverbindungen. Diese Zeitschr. Bd. LXXIV. 1903.

Fig. 39. Untere Zellschicht vom Kiemenblattepithel einer Salamanderlarve bei Flächenbetrachtung. Nach FLEMMING. Aus O. HERTWIG, Zelle und Gewebe. II. 1898.

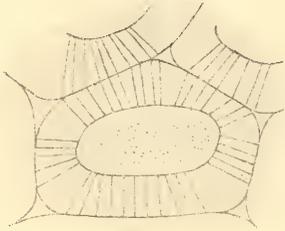
Fig. 40. *Ophidium barbatum*. Querschnitt durch die Epidermis. — Fig. 41. *Loligo vulgaris*. Das den Schnabel ausscheidende Epithel im Querschnitt. Fig. 40, 41 aus STUĐNÍČKA, Über einige Modifikationen des Epithelgewebes. Sitzungsber. d. königl. böhm. Ges. d. Wiss. Math.-naturw. Klasse. 1899.

wir heute dank der Arbeiten von HEITZMANN, RANVIER und namentlich FLEMMING wissen, daß die als Stacheln gedeuteten Fortsätze nichts anderes als Intracellularbrücken darstellen in dem Sinne, wie wir sie für die Bindegewebszellen kennen gelernt haben. In neuester Zeit sind sie besonders wieder von SCHUBERG² für den Axolotl ausführlich beschrieben und abgebildet worden. Die Textfig. 38 zeigt uns bei *ep* zwei mehrfach miteinander anastomosierende Epithelzellen

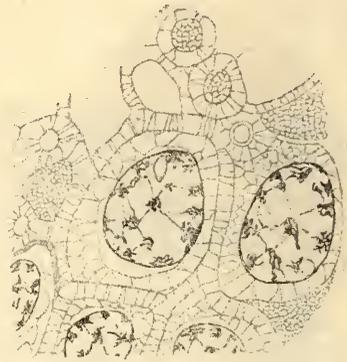
¹ Vgl. bes. ROHDE, Untersuchungen über das Nervensystem der Chätopoden. Zool. Beitr. II. Bd.

² l. c.

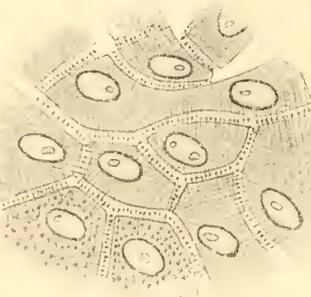
aus der tiefsten Lage der Epidermis. Noch instruktiver ist die Textfig. 39, welche einer FLEMMINGSchen Arbeit entnommen ist. Sehr interessant ist ferner die Textfig. 40, welche einen Schnitt durch die Epidermis eines Teleostier (*Ophidium barbatum*) darstellt und das



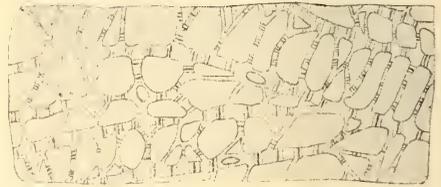
Textfig. 42.



Textfig. 43.



Textfig. 44.



Textfig. 45.

Fig. 42. Zellen aus dem Endosperm von *Chamaerops excelsa* aus der Peripherie des Endosperms. Nach A. MEYER. Aus O. HERTWIG, Die Zelle und die Gewebe. II.

Fig. 43. *Myxine glutinosa*. Hornzahn. Aus der Mitte des Pokalzellenkegels. Schnitt. Aus STUDNÍČKA, Über einige Modifikationen des Epithelgewebes. Sitzungsber. d. königl. böhm. Ges. d. Wiss. Math.-naturw. Klasse. 1899.

Fig. 44. Feiner Schnitt aus der mittleren Partie der Keimschicht der menschlichen Haut. Zellfibrillen und Intercellularbrücken mit knopfartigen Verdickungen. Aus REINKE, Zellstudien. Arch. f. mikr. Anat. 1894.

Fig. 45. Muskulatur eines Darmdrüsen Schlauches von *Porcellio scaber*. Nach WEBER. Aus O. HERTWIG, Zelle und Gewebe. II.

die einzelnen Zellen des mehrschichtigen Epithels verbindende Fortsatzsystem sehr entwickelt und mannigfaltig zeigt.

Diese Intercellularbrücken finden sich aber nicht nur bei den geschichteten Epithelien, sondern auch bei einfachen Epithelien und zwar sowohl bei dem Zylinder- als Plattenepithel, wie dies die Fig. 41 beweist. Sie stellt das Epithel dar, das bei den Cephalopoden die festen Lamellen der Kiefer ausscheidet und ist einer Arbeit

von STUDNÍČKA¹ entnommen. Ebenso sollen die Zylinderzellen des Magens und Darmkanals durch viele Querfädchen verbunden sein (COHN, GARTEN, CARTIER). Auch NILS HOLMGREN² gibt Verbindungen zwischen Epithelzellen an und zwar für Insekten.

In vielen Fällen sind die einzelnen Epithelzellen verbindenden Protoplasmafäden die direkte Fortsetzung des Mitoms, so daß dann das Mitom der ganzen Zelllage als einheitliches Netzwerk erscheint (vgl. die Textfig. 42, 43, 44).

Ebenso sind zwischen den Muskelzellen netzartige Verbindungen oder Anastomosen beobachtet worden. So werden solche von FREY, LEUCKART, WEBER für die Darmmuskeln der Insekten und von LEYDIG für die Hirudineen und Crustaceen angegeben (vgl. die Textfig. 45). NILS-HOLMGREN³ beschreibt sie gleichfalls für Insekten.

Ich habe sie namentlich deutlich und ausgebildet bei den großen Muskelzellen der Nematoden, besonders bei *Ascaris* beobachtet. In der Textfig. 53 auf Seite 79 sehen wir von der am meisten links gelegenen Muskelzelle das Sarkoplasma seitlich austreten und beutelartig (*sp*¹) anschwellen. In gleicher Weise werden sehr oft die Zwischenräume der Muskelzellen von Sarkoplasmazügen durchquert, welche aus der einen Muskelzelle zwischen den Muskelsäulchen (*ms*) aus- und in die benachbarte Muskelzelle übertreten, so daß also zwischen den Muskelzellen ein sehr ausgebildetes Anastomosenwerk besteht. Ich werde über diese Verhältnisse anderwärts noch ausführlicher berichten und einschlägige Abbildungen bringen (vgl. auch unten den vergleichend histologischen Exkurs über die glatte Muskulatur).

SCHMIDT⁴ gibt für die gleichfalls nematoid gebauten⁵ Muskelzellen von *Branchiobdella* auch an, daß das Sarkoplasma nicht nur an einer, sondern an verschiedenen Stellen aus der Muskelzelle hervorquillt. Möglicherweise liegen hier ebenfalls zum Teil Anastomosen zwischen benachbarten Muskelzellen vor.

¹ STUDNÍČKA, Über Modifikationen des Epithelgewebes. Sitzungsber. der königl. böhm. Ges. d. Wiss. Math.-naturw. Klasse. 1899.

² NILS HOLMGREN, Anat. Anz. XX. Bd. 1902.

³ NILS HOLMGREN, l. c.

⁴ SCHMIDT, Die Muskulatur von *Branchiobdella parasita*. Diese Zeitschr. Bd. LXXV. 1903.

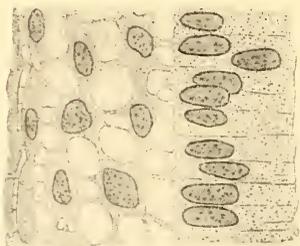
⁵ Vgl. hierüber Näheres auch in meiner Abhandlung: Die Muskulatur der Chätopoden. Zool. Beitr. I. Bd. 1885.

Auch für die glatten Muskelfasern der Wirbeltiere sind von verschiedenen Seiten Intercellularbrücken angegeben worden¹. Sie werden in der neuesten Zeit in Abrede gestellt, wie ich aber glaube mit Unrecht (vgl. Ausführlicheres unten).

Hierher gehören schließlich auch die Ganglienzellen, von denen ich trotz der augenblicklich herrschenden gegenteiligen Auffassung nach wie vor die Ansicht vertrete, daß sie durch ihre Fortsätze miteinander in direkter Verbindung stehen, ineinander übergehen, worüber ich mich früher schon ausführlich geäußert habe².

b. Verschiedenartige Gewebszellen verbinden sich.

Sehr verbreitet scheint der Zusammenhang zwischen Epithel und dem darunter befindlichen Bindegewebe zu sein. So beobachtete STUDNÍČKA³ einen solchen bei der Entwicklung der Zähne im Schmelzorgan von *Tropidonotus* zwischen dem Epithel und der Zahnpulpa, welche bekanntlich eine bindegewebige Umwandlung der Epithellage darstellt (vgl. Textfig. 46). Allerdings finden sich hier erst die Anfänge dieses Differenzierungsprozesses.



Textfig. 46.

Tropidonotus natrix. Aus dem Schmelzorgan des Eizahns. Aus STUDNÍČKA, Über einige Modifikationen des Epithelgewebes. Sitzungsber. d. königl. böhm. Ges. d. Wiss. Math.-naturw. Klasse. 1899.

Doch auch mit echten Bindegewebszellen verbinden sich häufig die Epithellagen. SCHUBERG legt in seiner schon oft zitierten Arbeit eine große Anzahl diesbezüglicher Beobach-

tungen nieder und faßt seine Resultate folgendermaßen zusammen: »Die Epidermiszellen des Rumpfes können, durch die Außenlage des Coriums hindurch, mit dem Netz der unter dieser sich ausbreitenden Bindegewebszellen in Verbindung stehen. Sobald die äußere Coriumlage eine gewisse Dicke überschreitet, sind solche Verbindungen wahrnehmbar. In den Flossensäumen sind Verbindungen zwischen den nach innen zugespitzten basalen Epidermiszellen und dem Netz der in und unter dem Corium gelegenen Bindegewebszellen regelmäßig

¹ Vgl. Ausführlicheres bei HEIDENHAIN: MERKEL-BONNET, Ergebnisse usw. 1901.

² ROHDE, Die Ganglienzelle. Diese Zeitschr. 1898.

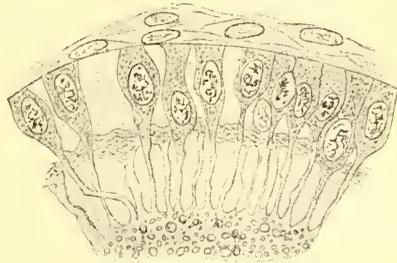
³ STUDNÍČKA, Modifikationen des Epithelgewebes. Sitzungsber. d. königl. böhm. Ges. d. Wiss. Math.-naturw. Klasse. 1899.

und sehr zahlreich vorhanden.« Die Textfig. 38 (S. 71) ist dieser Abhandlung SCHUBERGS entnommen und zeigt zwei Epithelzellen (*ep*) der untersten Epidermislage vom Axolotl, welche nicht nur untereinander, sondern ebenso auch mit der darunter befindlichen Bindegewebszelle (*bx*) durch eine Anzahl Fortsätze in Konnex stehen.

Auch mit Muskelzellen vereinigen sich die Epithelzellen. So sah HEIDENHAIN¹ in der Haut von *Triton* Intercellularbrücken zwischen den ektodermalen Epithelzellen und glatten Muskelfasern. Übereinstimmend mit HEIDENHAIN konstatierte auch NILS HOLMGREN² bei Insekten einen Zusammenhang zwischen Epithel und Muskulatur, ebenso wie er bei demselben Objekt auch die Epithelzellen und Muskelzellen je untereinander verbunden sah, was ich oben schon betont habe.

Bekannt ist ferner, daß Eizellen und Follikelzellen sehr oft durch Fortsätze in Kommunikation stehen, wie dies z. B. die Textfig. 47 illustriert, die sich auf den Kanincheneierstock bezieht.

Schließlich sind hier die Beziehungen anzureihen, welche die Ganglienzellen einerseits zu den Epithel- bzw. Sinneszellen, bzw. zu den Muskelzellen haben. Bezüglich der ersteren halte ich nach meinen Erfahrungen die heute vielfach verlassene Auffassung aufrecht, daß eine direkte und zwar primäre Verbindung zwischen Ganglienzelle und Epithelzelle vorliegt (vgl. oben S. 73/74). Dasselbe gilt für den Zusammenhang von Ganglienzelle und Muskelzelle. Für die Nematoden wenigstens habe ich dies über allen



Textfig. 47.

Stück eines Durchschnitte durch einen Eifollikel vom Kanincheneierstock. Nach RETZIUS. Aus O. HERTWIG, Zelle und Gewebe. II.

Zweifel deutlich nachweisen können. Hier schicken nicht die Ganglienzellen wie sonst allgemein Fortsätze zu den Muskelzellen, sondern die letzteren solche zu den Ganglienzellen, bzw. deren Fortsätzen, das sind die Nervenfasern, und zwar in der Weise, daß die Muskelfortsätze direkt in die Nervenfasern oft mit breiter Fläche übergehen, wie dies in den vielen Zeichnungen und Photographien, die ich hierüber in meiner einschlägigen Arbeit³ gegeben habe, aufs deutlichste hervorgeht.

¹ HEIDENHAIN, Anat. Anz. Bd. VIII. 1893.

² NILS HOLMGREN, l. c.

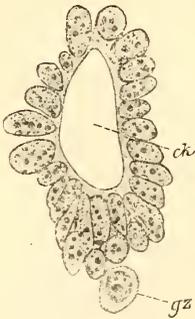
³ ROHDE, Muskel und Nerv. I. *Ascaris*. Zool. Beitr. III. Bd. 1891.

Ähnlich liegen die Verhältnisse bei *Amphioxus*, worauf ich ebenfalls früher schon aufmerksam gemacht habe¹.

B. Die Zellen verschmelzen mit ihren Körpern auf größere Strecken und erscheinen als einheitliche mehrkernige Protoplasmamasse.

a. Gleiche Gewebszellen verschmelzen.

In dieser Form erscheinen viele Epithelien, besonders in embryonalen Entwicklungsstadien. Sehr oft wird hier in den einschlägigen Arbeiten betont, daß Zellgrenzen in der Epithellage nicht zu unterscheiden sind. Textfig. 48 stellt z. B. einen Schnitt durch das Zentralkanalepithel des Rückenmarks einer Froschlarve dar. Das



Textfig. 48.

Froschlarve. Rückenmark.
ck, Zentralkanal. Aus ROHDE,
Untersuchungen über den
Bau der Zelle. I. Teil. Diese
Zeitschr. Bd. LXXV. 1903.

Epithel erscheint durchaus als einheitliche Protoplasmamasse, in welche zahlreiche Kerne, stellenweise dicht gedrängt, eingelagert sind. Von einer Abgrenzung von Zellen ist nichts zu entdecken. Ähnliche Verhältnisse kehren aber auch bei den Epithelien erwachsener Tiere, sowohl bei Wirbellosen als Wirbeltieren sehr häufig wieder. Von bekannteren Objekten erwähne ich z. B. das Epithel der Tubuli contorti der Niere. Dasselbe gilt auch von den Epithellagen vieler Wirbellosen, namentlich dem Hautepithel, z. B. der Nematoden. Bei diesen stellt die unter der dicken Cuticula befindliche Matrixschicht, die Subcuticula, eine zusammenhängende körnigfasrige Protoplasmalage dar mit ganz regellos, bald dichter, bald spärlicher, eingestreuten Kernen, in

deren Umgebung Zellen nicht zur Unterscheidung kommen, wie dies die Figuren 53—55 auf S. 79—80 zeigen. Ganz ähnlich verhalten sich die leistenförmigen Verdickungen dieser Subcuticula, die als Seiten- und Medianlinien tief in das Körperinnere eindringen².

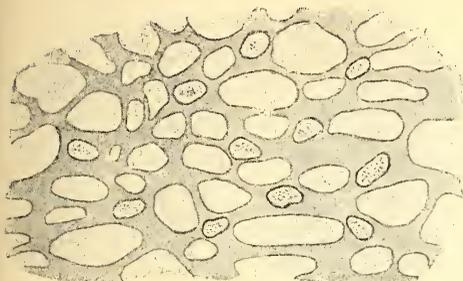
Ein sehr eigenartiges Differenzierungsprodukt dieser Subcuticula und ebenfalls eine durchaus einheitliche mehrkernige Protoplasmamasse stellt ferner der Ösophagus der Nematoden dar, auf den ich weiter unten noch ausführlicher zurückkomme.

Auch die Follikelbildungen, welche in der Umgebung der Ganglienzellen, wie der Eizellen oft zustande kommen (vgl. oben

¹ ROHDE, Muskel und Nerv. II. *Mermis* und *Amphioxus*. Zool. Beitr. III. Bd.

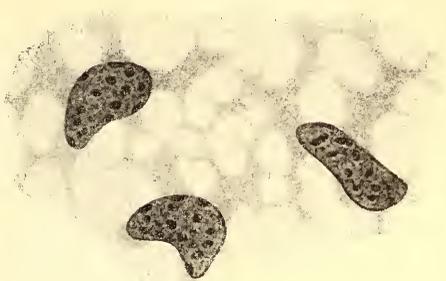
² Vgl. diesbezüglich auch ROHDE, Beiträge zur Kenntnis der Anatomie der Nematoden. Zoolog. Beiträge. I. Bd. 1. Heft. 1883.

S. 43 ff.), erscheinen in der Regel nicht als Lagen getrennter Zellen, sondern vielmehr in der Form ganz einheitlicher kernhaltiger Protoplasmalagen, wie dies z. B. die Textfig. 21, 22, 24 auf S. 44 und die Fig. 7—10 auf Taf. I zeigen.



Textfig. 49.

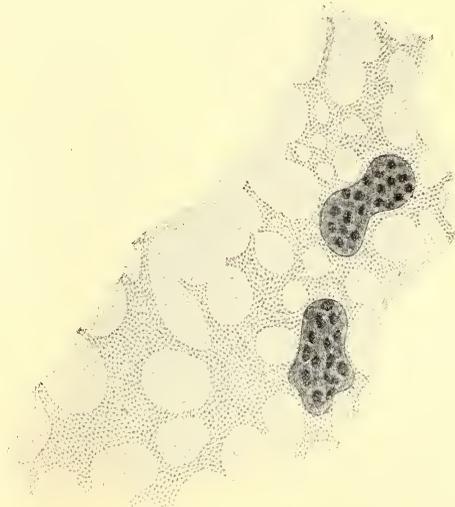
Fig. 49. Netz von Bindegewebszellen mit großen spärlichen Kernen aus einem Follikel einer PEYER'schen Drüse des Kaninchens. Aus KÖLLIKER, Gewebelehre.



Textfig. 50.

Fig. 50. Netz der Bindegewebszellen, welche der Außenlage des Coriums nach innen zu anliegen. Aus einem Tangentialschnitt durch die Haut des Bauches eines Axolotl von 137 mm Länge. Aus SCHUBERG Untersuchungen über Zellverbindungen. Diese Zeitschr. Bd. LXXIV.

Wir sahen oben, daß die Bindegewebszellen oft durch lange und dünne Fortsätze verbunden sind. In andern Fällen sind diese Zell Anastomosen so kurz und dick, daß eigentliche Zellkörper kaum mehr zur Unterscheidung kommen, sondern die Bindegewebslagen wieder nur den Eindruck einer vielkernigen einheitlichen, nur vielfach durchlöchernten Protoplasmamasse machen, so in den Fig. 49—51, von denen die eine dem Lehrbuch von KÖLLIKER entnommen ist, während die beiden andern aus der schon

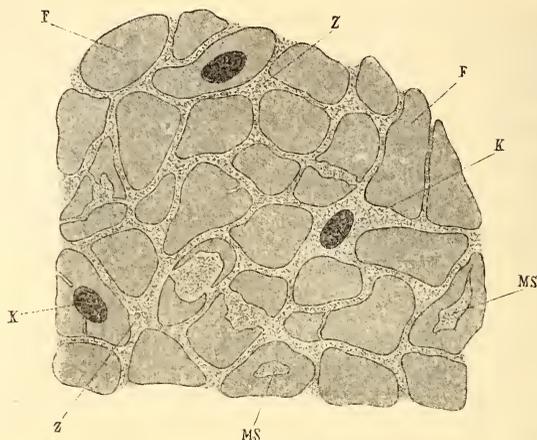


Textfig. 51.

Netzförmig verbundene farblose Pigmentzellen aus der äußeren Partie der mittleren Coriumlage. Flächenansicht. Aus einem Tangentialschnitt durch die Haut. Axolotl, 137 mm lang. Aus SCHUBERG, Untersuchungen über Zellverbindungen. Diese Zeitschr. Bd. LXXIV.

öfter erwähnten Abhandlung SCHUBERGS stammen und echte Bindegewebszellen resp. Pigmentzellen aus den Kiemen vom Axolotl wiedergeben.

Auch die Muskelzellen verschmelzen oft vollständig miteinander, infolgedessen das Sarkoplasma der ganzen Muskellage als zusammenhängende Protoplasmalage erscheint, so bei den Mollusken (vgl. Textfig. 52), Chätopoden, Nematoden und Echinorhynchen (vgl. Ausführliches unten S. 88 ff.).



Textfig. 52.

Anodonta. Schließmuskel, quer. *F*, kontraktile Substanz; *K*, Kern; *MS*, Marksubstanz; *Z*, zwischen den Muskelfasern liegende Substanz. Aus WACKWITZ, Beiträge zur Histologie der Molluskenmuskulatur usw. Zool. Beitr. III. Bd.

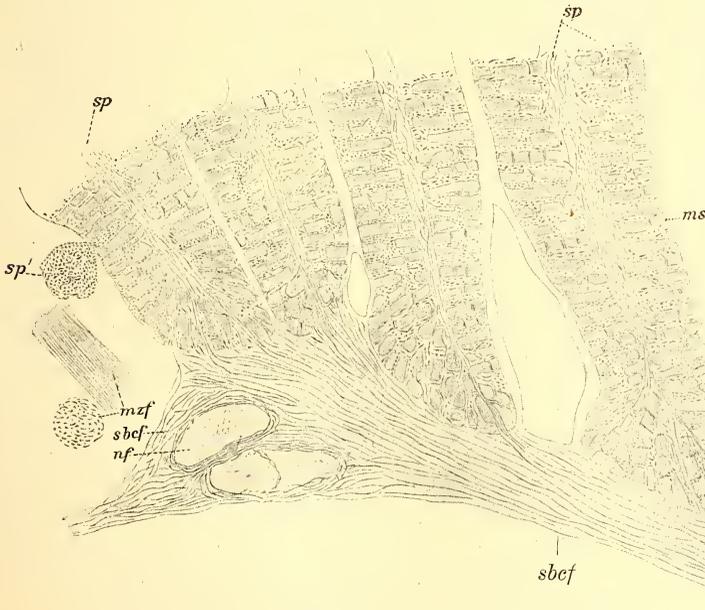
b. Verschiedenartige Gewebszellen verschmelzen.

Hier ist zunächst der engen oben (S. 41 ff.) eingehend geschilderten Beziehungen der Ganglienzellen und Eizellen zu ihren Hüll- bzw. Hilfszellen, d. h. einerseits zu den Neuroglia-, andererseits zu den Nährzellen oder Wachstumzellen zu gedenken, sei es, daß die letzteren follikelartig angeordnet sind, sei es, daß sie ganz regellos die Ganglien- bzw. Eizellen umhüllen. In beiden Fällen verschmelzen die Hüllzellen oder besser Hüllsyncytien (vgl. oben) in breiter Fläche mit den Ganglienzellen bzw. Eizellen (vgl. Textg. 21, 22, 24 auf S. 44 und die Fig. 7, 8, 12 auf Taf. I). Wie eng dieser Zusammenhang ist, geht aus der oben schon betonten Tatsache hervor, daß die Hüllzellen bzw. Hüllsyncytien mit ihren Kernen oft mehr oder weniger tief in den Ganglienzell- bzw. Eizellkörper eindringen (vgl. Ausführlicheres unten S. 81—83).

Drittens sind anzureihen die Samenzellen und ihre Nährzellen, deren ich oben auch schon gedacht habe. Beide Arten von Zellen verschmelzen an ihrer Oberfläche oft so vollständig miteinander, daß sie ebenfalls als ein Syncytium erscheinen, welches verschiedene

Arten von Kernen enthält, wie dies besonders deutlich bei der Versonschen Zelle in ihren Beziehungen zu den Spermatogonien hervortritt (vgl. Textfig. 20 auf S. 42). In fast allen einschlägigen Arbeiten wird übereinstimmend betont, daß die Versonsche Zelle oft kontinuierlich in das Protoplasma der Spermatogonien übergeht, so daß eine Grenze zwischen beiden nicht zu ziehen ist.

Ein gleich enger Konnex besteht schließlich häufig zwischen den Muskelzellen und dem anliegenden Gewebe. Besonders ausgebildet ist derselbe bei den Nematoden zwischen der Muskulatur und der Subcuticula. Bei *Ascaris* treten die Fasern der Subcuticula an der Basis der Muskelzellen allenthalben in die letzteren über (vgl. Textfig. 53), in ganz ähnlicher Weise, wie die Neurogliafasern in die



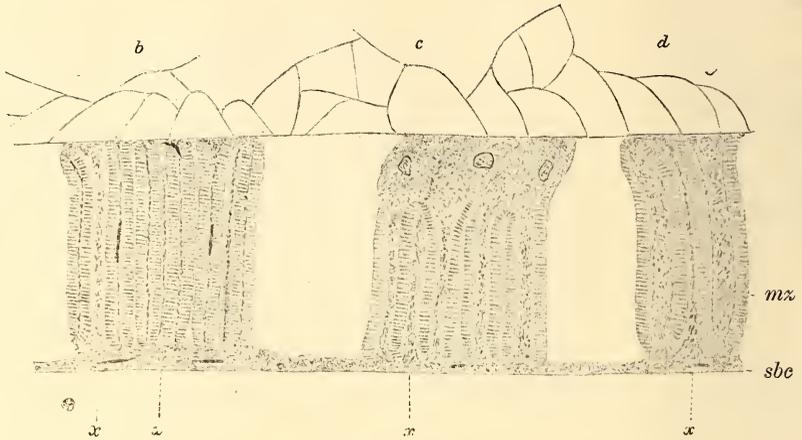
Textfig. 53.

Ascaris megalcephala. Querschnitt durch den basalen Abschnitt der Längsmuskulatur und die benachbarte Subcuticula. *ms*, Muskelsäulchen; *sbcf*, Subcuticularfasern. Aus ROHDE, Muskel und Nerv. I. *Ascaris*. Zool. Beitr. III.

Ganglienzellen. Auf diesen engen Konnex von Muskelzelle und Subcuticula habe ich vor Jahren zuerst aufmerksam gemacht¹. Er ist seitdem von verschiedenen Seiten bestätigt worden. Noch deutlicher als bei *Ascaris* ist der Zusammenhang zwischen Muskulatur und

¹ ROHDE, Muskel und Nerv. I. *Ascaris*. Zool. Beitr. III. Bd. Heft 2. 1892. Vgl. hier auch die vielen hierauf bezüglichen Photographien.

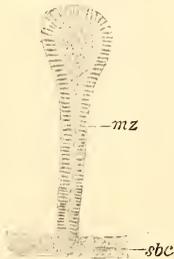
Subcuticula bei den niederen Nematoden, besonders bei *Gordius*. Hier fehlt die kontraktile Substanz an der Basis der Muskelzelle oft ganz, diese erscheint dann nach der Subcuticula zu ganz offen, d. h. sie geht in letztere in breiter Fläche über, wie dies die Textfig. 54 und 55 demonstrieren¹.



Textfig. 54.

Gordius tolosanus. Hautmuskelschlauch, quer. Aus ROHDE, Muskel und Nerv. III. *Gordius*. Zoolog. Beitr. Bd. III.

In genau derselben Weise wie in die Muskelzellen treten die Subcuticularfasern von *Ascaris* auch in das große Seitengefäß ein, so daß der ganze Hautmuskelschlauch von *Ascaris* ein großes Syncytium repräsentiert. Dies wird von ZUR STRASSEN² auch für *Bradynema rigidum* bestätigt. In der Textfig. 56, welche einen Querschnitt durch das Vorderende von *Bradynema* darstellt, erscheint der ganze Nematod als eine einheitliche vielkernige Protoplasmamasse.



Textfig. 55.

Gordius (Preslii?). Muskelzelle (*mz*) und Subcuticula (*sbc*) quer. Aus ROHDE, Muskel u. Nerv. III. *Gordius*. Zool. Beitr. Bd. III.

C. Verschiedene Zellen beteiligen sich am Aufbau einer Zelle.

Unter dieser Rubrik ist zunächst die befruchtete Eizelle zu nennen, welche ein Produkt der reifen Eizelle und des Spermatozoons ist.

Aber auch schon vor der Befruchtung beteiligen sich oft

¹ Vgl. ROHDE, Muskel u. Nerv. III. *Gordius*. Zool. Beitr. III. Bd. H. 3. 1892.

² O. ZUR STRASSEN, *Bradynema rigidum*. Diese Zeitschr. 1892.

verschiedene Zellen an dem Aufbau der Eizelle. Dies gilt für die vielen Fälle, in denen, wie oben (S. 41 ff.) schon des weiteren ausgeführt worden ist, die Eizelle sich mit Wachstumszellen vereinigt. Ein solcher Fall tritt besonders deutlich z. B. bei *Synapta* nach C. SCHNEIDER¹ ein. Hier ist (vgl. Textfig. 57—60) die junge Eizelle, welche SCHNEIDER als Urei bezeichnet, rings umgeben von einer Anzahl Zellen, welche wieder als ein vielkerniges Syncytium erscheinen und von SCHNEIDER als Wachstumszellen bezeichnet werden. Diese verschmelzen später (vgl. Textfig. 58) derartig mit dem Urei, daß das Mutterei (Textfig. 59), wie SCHNEIDER das fertige Ei nennt, nur als eine einzige Zelle erscheint.

Solche Verhältnisse sind aber im Tierreich sehr verbreitet. Denn wie wir oben gesehen haben, treten sehr oft die Follikelzellen tief in das Innere der Eizelle und vereinigen sich derartig eng mit dem Protoplasmakörper der letzteren, daß oft nur noch ihre kleinen Kerne zu unterscheiden sind, welche allenthalben im Ei neben dem großen eigentlichen Eikern, oft dicht neben diesem, auftreten. Das gilt z. B. von den Testazellen der Ascidien (vgl. Textfig. 22, S. 44). Diese werden von einigen als Abkömmlinge der Eizelle resp. die Testakerne als Teilprodukte des Eikerns aufgefaßt, in den neueren Arbeiten wird aber allgemein die Ansicht vertreten, daß die Testazellen nur umgewandelte Follikelzellen darstellen. Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei dem Ei der Mollusken, wie die Textfig. 23 (S. 44) beweist.

Von manchen Autoren wird der Sachverhalt so gedeutet, als wenn es sich nur um eine Phagocytose von Follikelzellen bzw. Nährzellen seitens der Eizelle handelt. Da aber die Beobachtung vorliegt, daß die im Innern des Eikörpers auftretenden, von den Nährzellen übrigbleibenden Kerne sich noch teilen können, so halte ich es für zweifellos, daß hier eine Verschmelzung verschiedener Zellarten, nicht aber lediglich eine Phagocytose vorliegt, wie ich schon oben ausgeführt habe. KORSCHOLT und HEIDER² betonen, daß die Bedeutung der Testazellen ganz dunkel ist. Bei der von mir vertretenen Auffassung finden sie leicht ihre Erklärung.

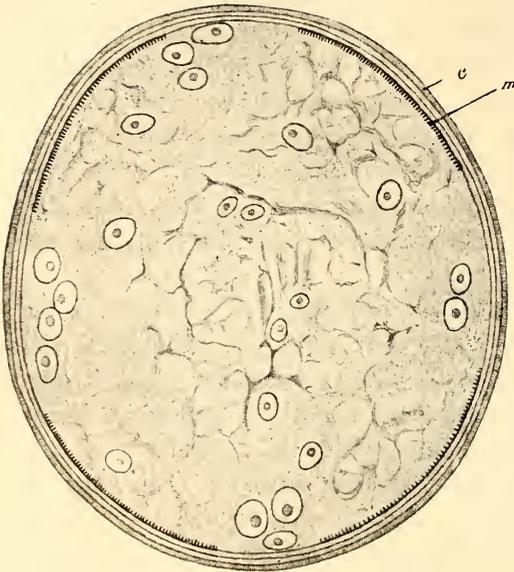
Eine gleiche Ansicht, wie ich bezüglich der intracellulären kleinen Kerne des Eies, vertritt auch EISIG auf Grund seiner histogenetischen Untersuchungen an den Eiern der Capitelliden. Er sagt diesbezüglich³:

¹ SCHNEIDER, Vergleichende Histologie.

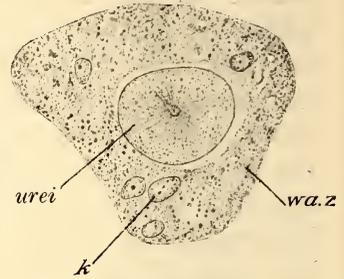
² KORSCHOLT u. HEIDER, Vergleichende Entwicklungsgeschichte. Allgem. Teil. 1902.

³ Fauna und Flora von Neapel. XVI.

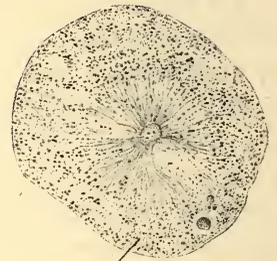
» Wir haben gesehen, wie bei den Capitelliden die Eibildung derart von statten geht, daß sich die Kerne einzelner Zellterritorien des



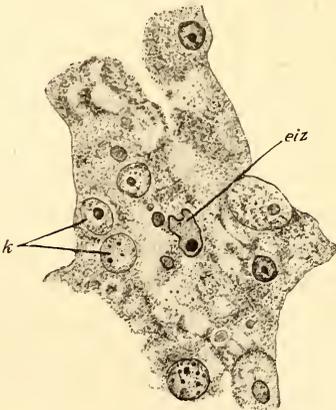
Textfig. 56.



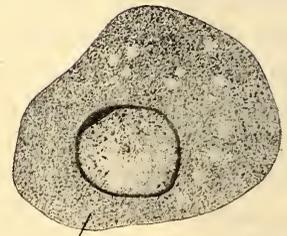
Textfig. 57.



Textfig. 58.



Textfig. 60.



Textfig. 59.

Fig. 56. *Bradynema rigidum*. Vorderende, quer. c, Cuticula; m, Muskulatur. Aus O. ZUR STRASSEN, *Bradynema rigidum*. Diese Zeitschr. Bd. LIV.

Fig. 57, 58, 59. *Synapta digitota*. Entwicklung der Eizellen. urei, Urei; wa.z, Wachstumszellen; k, Kern der Wachstumszellen. Fig. 57, Urei noch selbständig, Fig. 58, in Verschmelzung, Fig. 59, Mutterei.

Fig. 60. *Tubularia mesembryanthemum*. Wachstum der Eizellen. eiz, Eizelle in Verschmelzung mit Wachstumszellen (k, Kerne derselben) begriffen. Fig. 57—60 aus SCHNEIDER, *Vergl. Histologie*.

Genitalplattensyncytiums bedeutend vergrößern (zu Keimbläschen umbilden), und daß die zugehörigen Zellterritorien so lange, bis die

Bildung einer Dotterhaut erfolgt, durch unmittelbare Einverleibung angrenzender, steril gebliebener Syncytiumpartien wachsen. Dieser (temporäre) Wachstumsmodus wurde aus der Tatsache erschlossen, daß junge Eier kurz vor, oder kurz nach der Dotterhautentstehung innerhalb ihrer bereits wohl individualisierten Zellsubstanz noch mehr oder weniger deutliche Kerne erkennen ließen, welche durchaus mit denjenigen des angrenzenden Syncytiums übereinstimmten.«

Zu einer ähnlichen Auffassung bekennen sich ferner DOFLEIN¹ und LABBÉ¹ für die Eier der Tubularien. Ich habe dies schon oben betont, und werde in dem allgemeinen Teil noch einmal darauf zurückkommen.

Zugunsten dieser Erklärung der bei der Entstehung der Eizellen auftretenden Hilfszellen, d. h. für eine Deutung der letzteren als Wachstumzellen sprechen auch die Verhältnisse bei den Ganglienzellen. Hier sind es die Neurogliazellen, die in manchen Fällen ebenfalls äußerst zahlreich in die Ganglienzellen eintreten und in dem Protoplasma der letzteren derartig aufgehen, daß nur noch ihre Kerne übrig bleiben. Nach meinen oben ausführlich mitgeteilten Befunden erscheint es zweifellos, daß die Neurogliazellen die Ganglienzelle mit aufbauen helfen in dem Sinne, daß man die Ganglienzelle als ein Produkt von mehreren qualitativ verschiedenen Zellen auffassen muß. Vollauf bestätigt wird diese Auffassung durch die histogenetischen Untersuchungen GOETTES über die Spinalganglien der Unke (vgl. Ausführlicheres oben S. 22), welcher hier fast genau dieselben Verhältnisse konstatieren konnte, wie sie EISIG bei der Entwicklung der Eier der Capitelliden fand (vgl. auch oben S. 46).

Gedacht sei auch der Auffassung KRONTHALS² über die Entstehung der Ganglienzellen. Auch er sah im Innern der Ganglienzellen die Neurogliazellen resp. Kerne, deutet dieselben aber als Leukocyten und glaubt, daß alle Ganglienzellen aus verschmelzenden Leukocyten hervorgehen. »Die Nervenzellen«, sagt er, »gehen dauernd unter und entstehen durch Verschmelzung von Leukocyten dauernd neu.«

FRAGNITO³ läßt ebenfalls die Ganglienzelle aus mehreren Zellen entstehen.

¹ l. c.

² KRONTHAL, Von der Nervenzelle usw. Jena 1902.

³ FRAGNITO, Centralblatt f. Nervenheilkunde u. Psychologie. 1899.

D. Aus einer Zelle gehen durch fortgesetzte Kernteilungen vielkernige Protoplasmamassen hervor.

- a. Die aus der Kernteilung hervorgehenden Kerne erscheinen gleich.

Hierfür finden sich schon bei den Protozoen Beispiele. So ist bekanntlich das junge Actinosphärium noch einkernig, wird aber durch vielfache Teilungen des ursprünglichen Kerns zu einer vielkernigen Protoplasmamasse.

Auch bei den niederen Pflanzen treffen wir Vertreter dieser Gruppe. Hierher gehören die Cöloblasten, die zwar äußerlich schon eine komplizierte Gliederung zeigen, in Wurzeln, Stamm und Blatt gesondert sind (z. B. *Caulerpa*), in ihrem Innern aber noch keine Trennung in Zellen erkennen lassen, sondern eine ganz einheitliche Protoplasmamasse darstellen, die viele Hunderte von Kernen enthält.

Von den Geweben der höheren Tiere sind die Muskelprimitivbündel der Wirbeltiere hier zu nennen. Sie gehen nach der heute herrschenden Anschauung (vgl. Näheres unten) je aus einer einzigen Zelle hervor, deren Kern im weiteren Verlauf der Entwicklung in eine Unzahl kleiner Kerne (die Muskelkörperchen) zerfällt.

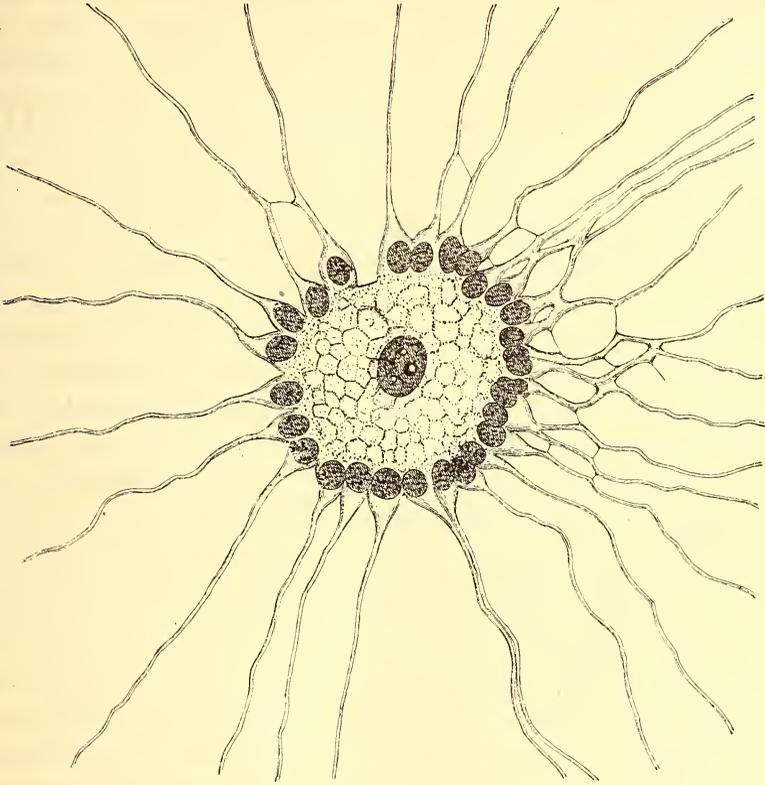
Ähnlich liegen die Verhältnisse bei manchen Eiern, so denen der Insekten, deren Furchungskern in eine große Zahl von Kernen zerfällt, die im Innern des Eies liegen bleiben und erst später an die Oberfläche steigen, um die Furchung des Eies zu veranlassen. Vorübergehend stellt also auch das Ei der Insekten nur ein mehrkerniges Syncytium dar.

Dasselbe gilt von dem Embryosack der Phanerogamen, dessen protoplasmatischer Wandbelag anfangs auch viele Hunderte von Kernen enthält, die alle aus einem Mutterkern hervorgegangen sind. Erst später erfolgt die Differenzierung von Zelleibern.

Ebenso entstehen auch bei der Fragmentierung der Kerne oft dadurch, daß die Zellteilung eine Zeitlang ausbleibt, in gleicher Weise wie bei den eben geschilderten von Karyokinese begleiteten Teilungsvorgängen vielkernige Protoplasmamassen. Das bekannteste Beispiel hierfür sind die Riesenzellen unter den Lymphzellen. Dasselbe gilt von den oben beschriebenen Riesenganglienzellen der Gastropoden, z. B. *Limax* (vgl. Textfig. 28 S. 56). Hierher sind schließlich auch die untergehenden resp. sich verzüglenden larvalen Muskelzellen der Insekten zu stellen, die KARAWAIEFF beschrieben hat (vgl. oben S. 64/65 und Textfig. 30 u. 31).

b. Die Kerne sind ungleich.

Ganz analoge Verhältnisse wie im Insektenei spielen sich bei der Entwicklung der Chromatophore der Cephalopoden nach CHUN¹ ab. Die Chromatophore (Textfig. 61) stellt eine Zelle dar



Textfig. 61.

Junge Chromatophore mit großem Zentralkern und vielen peripheren kleineren Kernen. Aus CHUN, Über die Natur und die Entwicklung der Chromatophoren bei den Cephalopoden. Verhandl. d. Deutsch. Zoolog. Gesellsch. 1902.

und besteht aus einem großen Zentralkern und vielen kleinen Kernen, welche peripher am Grunde der kontraktile Radiärfasern liegen, die Teile der Chromatophorenzelle sind. Alle diese Kerne, sowohl der große zentrale als die vielen peripheren, gehen aus einem einzigen Kerne hervor. Die aus diesem entstandenen jungen Kerne bleiben genau wie bei der Furchung des Insekteneies eine Zeitlang

¹ CHUN, Über die Natur und die Entwicklung der Chromatophoren bei den Cephalopoden. Verhandl. d. Deutsch. Zoolog. Gesellsch. 1902.

im Inneren der Zelle dicht beieinander liegen, rücken dann aber, wie CHUN betont, wie mit einem Schlage auseinander, um sich an der Peripherie der Chromatophore kranzförmig anzuordnen. Nur ein Kern »bleibt im Zentrum der Chromatophore zurück. Er zeichnet sich durch ein bis drei große stark lichtbrechende Kernkörper aus, während diejenigen der peripher gelegenen fein granulierten Kerne sich kaum von den sonstigen Granulationen unterscheiden. Auf späteren Stadien tritt der Unterschied zwischen dem homogenen, meist kugelig gestalteten Zentralkern mit seinen auffällig großen Kernkörperchen . . . und den peripheren, gewöhnlich ovalen und feingranulierten, kleineren Kernen immer deutlicher hervor.« CHUN resumiert seine Resultate am Ende seiner Arbeit folgendermaßen: »Das wichtigste Ergebnis . . . ist die an der Hand der Entwicklungsgeschichte gewonnene Auffassung von dem morphologischen Wert der Chromatophore. Sie wird nicht durch ein sekundäres Zusammentreten ursprünglich getrennter zelliger Elemente gebildet, sondern repräsentiert eine einzige kompliziert gestaltete und mit zahlreichen Kernen ausgestattete Zelle. Nur ein größerer, abweichend gestalteter Kern bleibt im Zentrum der Chromatophore liegen, während die übrigen peripher auseinander rückend die Zentren für die kontraktile Ausläufer abgeben. Die Ähnlichkeit mit dem Bau der Protozoen ist eine so sinnfällige, daß der Vergleich sich ohne weiteres aufdrängt. Wüßten wir nicht, daß bei mehrzelligen Tieren Zellen vorkommen, welche vielseitige Leistungen ausüben und diese auch durch ihren äußeren Bau dokumentieren — es sei nur an die Nesselzellen der Cölenteraten erinnert — so möchten wir mit Recht befremdet sein, daß selbst noch bei den hochstehenden Cephalopoden radiär angeordnete Muskelfasern mit einem zentralen Pigmentkörper im Rahmen einer einzigen durch die verschiedene Beschaffenheit ihrer Kerne charakterisierten Zelle auftreten.«

Den Protozoen gegenüber zeigt die Chromatophore insofern einen erheblichen Fortschritt in ihrem Bau, als sie zwei qualitativ ganz verschiedene Kernarten enthält.

Der CHUNSchen Chromatophore möchte ich die VERSONSche Zelle an die Seite stellen (vgl. Textfig. 20, S. 42). Von dem Kern derselben schnüren sich nach ihrem Entdecker VERSON¹ kleine Kerne ab, die längere Zeit in dem Protoplasma der VERSONSchen Zelle liegen bleiben, später aber zu Zentren der sich von der VERSONSchen

¹ VERSON, Zur Spermatogenese. Zoolog. Anz. XII. Bd. 1889. — Zur Spermatogenese bei der Seidenraupe. Diese Zeitschr. LVIII. Bd. 1894.

Zelle abschnürenden Spermatogonien werden. Diese Auffassung wird auch von CHOLODKOWSKY¹ geteilt. Nach den Untersuchungen von TOYAMA², TICHOMIROW³, v. LA VALETTE⁴ und GRÜNBERG⁵ stellt die VERSONSche Zelle nicht die Mutterzelle der Spermatogonien, sondern eine Nährzelle und nach v. LA VALETTE nichts anderes als eine umgewandelte Spermatogonie dar. Die VERSONSche Zelle und die Spermatogonien wären demnach Geschwisterzellen. Auch KORSCHOLT und HEIDER⁶ nehmen an, daß erst später eine Vereinigung von VERSONScher Zelle und Spermatogonien erfolgt, d. h. daß letztere sich erst sekundär an die VERSONSche Zelle anlegen, ähnlich wie die Samenzellen der Mollusken an die Basalzellen. Nach den Abbildungen und der Beschreibung von TOYAMA, v. LA VALETTE und GRÜNBERG glaube ich, daß wir es bei der Entstehung von VERSONScher Zelle und Spermatogonien mit einem Syncytium ähnlicher Art, wie bei der Chromatophore CHUNS zu tun haben, d. h. mit einer mehrkernigen Protoplasmamasse, deren Kerne möglicherweise aus einem einzigen hervorgegangen, jedenfalls ursprünglich alle gleich sind, später sich aber nach verschiedenen Richtungen differenzieren, d. h. einerseits in den Kern der VERSONSchen Zelle, entsprechend dem Zentralkern der CHUNSchen Chromatophore, andererseits in die Spermatogonienzellen, welche den peripher am Grunde der kontraktiven Radiärfasern gelegenen Kernen der CHUNSchen Chromatophore analog sind, nur mit dem Unterschied, daß diese kleinen Kerne der VERSONSchen Zelle zu Zentren sich ablösender Zellen, d. h. der Spermatogonien werden. Denn erstens sehen wir in der auch von KORSCHOLT in sein Lehrbuch aufgenommenen einschlägigen Abbildung von TOYAMA (Textfig. 20, S. 42) im Innern der VERSONSchen Zelle nicht nur ausgebildete Spermatogonien, sondern auch, ganz ähnlich wie es VERSON und CHOLODKOWSKY beschrieben haben, freie Kerne von demselben Bau wie die Kerne der Spermatogonien, zweitens geben GRÜNBERG und

¹ CHOLODKOWSKY, Zur Frage über die Anfangsstadien der Spermatogenese bei den Insekten. Zool. Anz. XVII. Bd. 1894.

² TOYAMA, On the Spermatogenesis of the Silk Worm. Bull. Imp. Univ. Coll. of Agricult. II Vol. 1894.

³ TICHOMIROW, Zur Anatomie des Insektenhodens usw. Zool. Anz. XXI. Bd. 1898.

⁴ LA VALETTE ST. GEORGE, bes. Zur Samen- und Eibildung beim Seidenspinner. Arch. f. mikr. Anat. L. Bd. 1897.

⁵ GRÜNBERG, Untersuchungen über die Keim- und Nährzellen in den Hoden und Ovarien der Lepidopteren. Diese Zeitschr. LXXIV. Bd. 1903.

⁶ KORSCHOLT u. HEIDER, Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Wirbellosen. Allgem. Teil. II. Aufl. 1902.

v. LA VALETTE übereinstimmend an, daß das Plasma der Versonschen Zelle oft unterschiedslos in den Zelleib der Spermatogonien übergeht, was auch aus den verschiedensten Figuren der GRÜNBERG'schen Arbeit deutlich hervorgeht; drittens betont GRÜNBERG, daß anfangs der Kern der Versonschen Zelle genau so wie die Spermatogonienkerne gebaut ist, so daß die Versonsche Zelle als solche überhaupt kaum zu unterscheiden ist, wie dies auch CHUN von den Kernen der Chromatophore betont (vgl. auch oben S. 65 die Befunde PETERS bez. der Fußzellen der Wirbeltiere).

E. In Syncytien, die durch Verschmelzung qualitativ gleicher Zellen entstanden sind, differenzieren sich qualitativ verschiedene Kerne bew. Zellen.

Einschlägige Verhältnisse werden von GRÜNBERG¹ von den sich entwickelnden Geschlechtsorganen der Lepidopteren gemeldet. Hier verschmelzen im Eierstock die Keimzellen (Oogonien), welche, wie GRÜNBERG betont, noch ein völlig gleichwertiges Zellmaterial darstellen und anfangs mehr oder weniger deutlich gesondert erscheinen, später zu einer einheitlichen Protoplasmamasse, deren Kerne sich teils zu Keimbläschen, teils zu Nährzellkernen (teils zu Follikelzellkernen)² differenzieren.

Es spielen sich also im Insektenovarium insofern ganz ähnliche Vorgänge ab, wie wir sie eben bei der Spermatogenese kennen gelernt haben, als in beiden Fällen eine verschiedene Differenzierung der ursprünglich gleichen Kerne einer einheitlichen Protoplasmamasse eintritt.

Gleiche Beobachtungen wie bei den Geschlechtszellen, besonders den Eiern, der Insekten liegen von GOETTE bezüglich der Spinalganglien der Wirbeltiere vor. Hier differenzieren sich Ganglienzellen und Neurogliazellen ebenfalls in einer einheitlichen Protoplasmamasse, die durch Zusammenfließen von untereinander gleichwertigen Embryonalzellen entstanden ist (vgl. Ausführliches oben S. 22).

Zu einer gleichen Auffassung bin ich in den letzten Jahren betreffs der Histogenese der glatten Muskelfasern gekommen:

¹ l. c.

² KORSCHULT nimmt wohl mit Recht an, daß bei den Insekten auch die Follikelzellen denselben Ursprung haben wie die Eizellen. Auch PAULCKE führt alle Zellelemente des Ovariums (von *Apis mellifica*) auf die indifferenten Zellen der Keimzone zurück.

Vergleichend-histologischer Exkurs über das glatte Muskelgewebe.

Bezüglich der glatten Muskelfasern wird sowohl für die Wirbeltiere wie für die Wirbellosen heute allgemein die Ansicht vertreten, daß sie je einer Zelle entsprechen, d. h. durch Auswachsen einer einzigen Embryonalzelle entstehen. Ich selbst habe vor Jahren¹ die gleiche Auffassung auf Grund sehr eingehender Untersuchungen besonders der Chätopoden verfochten. Seit dieser Zeit habe ich tieferen Einblick in den Bau der glatten Muskulatur bei den verschiedensten Tierklassen gewonnen und halte es heute für sehr wahrscheinlich, daß meine frühere Deutung der Befunde nicht das Richtige getroffen hat.

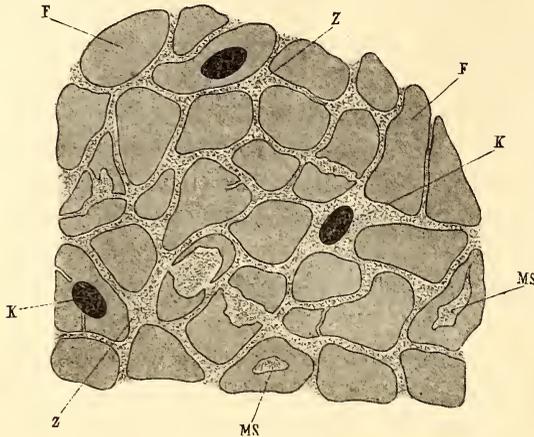
Ich erwähnte oben schon, daß in vielen Fällen die Muskelfasern, wie ich im folgenden meist die glatten Muskelzellen nennen will, mit ihrem Sarkoplasma in einen so innigen Konnex untereinander stehen, daß das Sarkoplasma der ganzen Muskellage als eine einheitliche Protoplasmamasse erscheint. Dies trifft zunächst für viele Muskelfasern der Mollusken zu. So hat WACKWITZ² für den Schließmuskel von *Anodonta* (vgl. Textfig. 62 S. 90) und den Spindelmuskel von *Helix* nachgewiesen, daß die Muskelfasern in eine Zwischenmasse eingelagert sind, welche genau dieselbe Struktur, wie das zentrale Sarkoplasma der Muskelfaser zeigt und mit dieser in kontinuierlichem Zusammenhang steht, ferner daß in dieser Zwischensubstanz oft Kerne von genau derselben Größe, Form, Struktur und Färbbarkeit auftreten, wie sie die im Inneren der Muskelfaser vorkommenden Kerne aufweisen, kurz, daß die ganze Muskellage eine einheitliche kernhaltige Sarkoplasma-lage darstellt, um deren Kerne an vielen Stellen Muskelzylinder d. h. die Muskelfasern zur Differenzierung kommen, doch so, daß das von diesen umschlossene Sarkoplasma in offener Kommunikation mit der ganzen Protoplasmamasse bleibt, ganz ähnlich wie ja auch bei den Syncytien der Insektenovarien und der Spinalganglien um die Kerne als Zentren Zellen (Spermatogonien und Ganglienzellen) zur Differenzierung kommen.

Genau dieselben Verhältnisse kehren bei manchen Chätopoden wieder, am deutlichsten bei *Phreoryctes* (vgl. Textfig. 63). Auch hier erfüllt das Sarkoplasma nicht nur den Innenraum der Muskelfasern, sondern auch die Zwischenräume, mit andern Worten: intra- und

¹ ROHDE, Die Muskulatur der Chätopoden. Zool. Beitr. I. Bd. 1885.

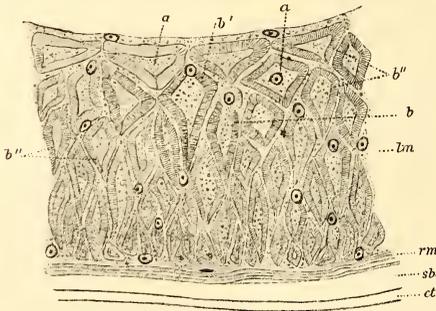
² WACKWITZ, Beiträge zur Histologie der Molluskenmuskulatur usw. Zool. Beitr. III. Bd. 1891.

extracelluläres Sarkoplasma bilden eine einheitliche Masse, auch hier kommen die Kerne dieses Sarkoplasmas bald im Innern der Muskelfasern, bald zwischen diesen ganz regellos zerstreut vor.



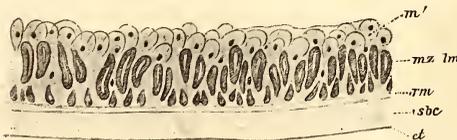
Textfig. 62.

Anodonta. Schließmuskel quer. F, kontraktile Substanz; K, Kern; M.S, Marksubstanz der Muskelfasern; Z, Zwischensubstanz der Muskelfasern. Aus WACKRITZ, Beiträge zur Histologie der Molluskenmuskulatur. Zool. Beitr. III. Bd.



Textfig. 63.

Phreoryctes Menkeanus. Hautmuskelschlauch, quer.



Textfig. 64.

Tubificex. Hautmuskelschlauch quer.

Aus ROHDE, Die Muskulatur der Chätopoden. Zool. Beitr. Bd. I

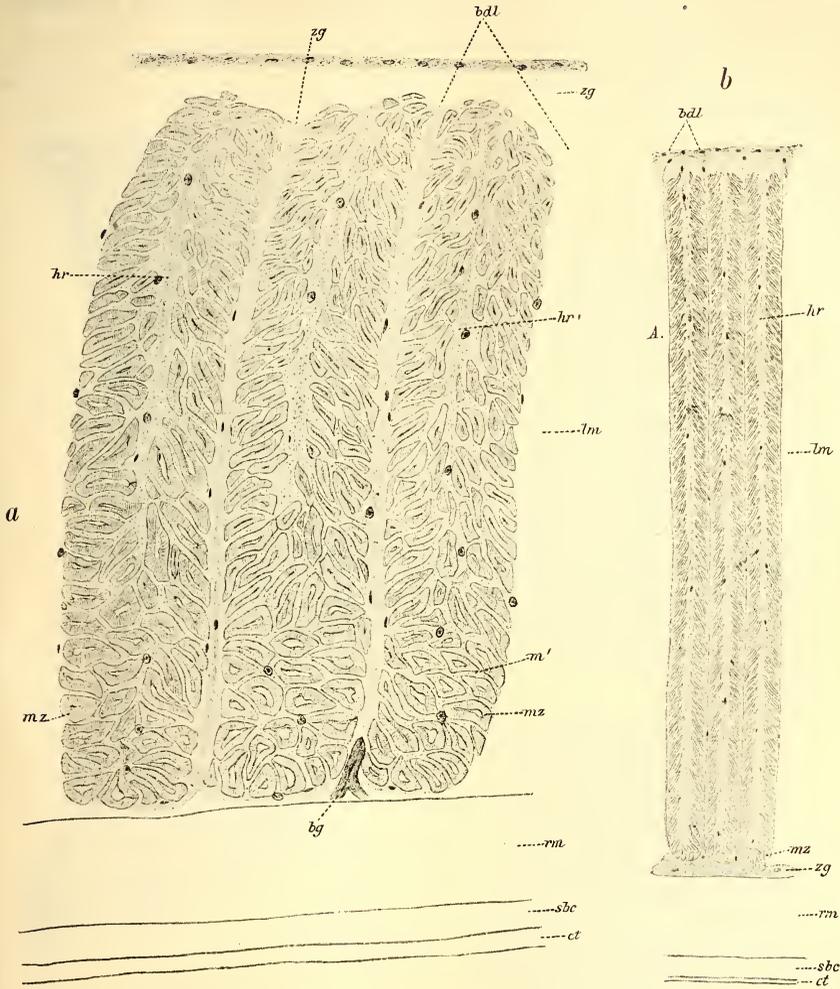
Noch mehr sprechen die Befunde bei den übrigen Chätopoden gegen die Zellnatur der Muskelfasern. Hier liegen die Muskelfasern ebenfalls eingebettet in eine kernhaltige Protoplasmamasse, welche oft besonders an der Innenseite der Muskellage (*m'*) zur mächtigen Entwicklung kommt (vgl. Textfig. 64) und von mir schon früher¹ stets als Bildungssubstanz der Muskelfasern aufgefaßt und bezeichnet worden ist. Die Muskelfasern der Chätopoden sind meist vollständig geschlossene Zylinder, die in ihrem Innern in weit-

aus der Mehrzahl der Fälle ganz substanzleer und kernlos erscheinen (vgl. Textfig. 64, 65). Nur in einigen ganz vereinzelt Fällen tritt auch im Innern der Muskelfasern ein Kern auf. Mit Rücksicht auf

diesen Befund, den ich aber schon in meiner ersten diesbezüglichen Arbeit¹

¹ ROHDE, Die Muskulatur der Chätopoden. I. c.

als sehr selten betonte, glaubte ich damals, daß die Muskelfasern je den Wert einer Zelle haben.

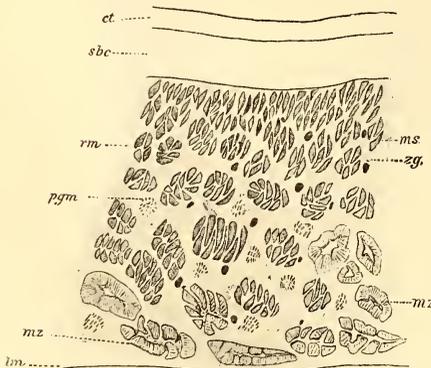


Textfig. 65 a und b.

Fig. 65 a. *Lumbricus agricola*. Hautmuskelschlauch, quer. — Fig. 65 b. *Lumbricus maximus*. Hautmuskelschlauch, quer. Aus ROHDE, Die Muskulatur der Chätopoden. Zool. Beitr. Bd. I.

Gegen diese Auffassung ist folgendes einzuwenden. Erstens habe ich bei einer sehr großen Anzahl von Chätopoden (*Lumbriculus*, *Rhynchelmis*, *Tubifex*, *Lumbricus agricola*, *Lumbricus maximus*, *Lumbricus rubellus*, *Criodrilus*, *Serpula*, *Protula*, *Spirographis*, *Sabella*, *Arenicola*, *Terebella*, *Nereis*, *Ammochares* u. a.) auch nicht ein einziges Mal im Innern der Muskelfasern einen Kern entdecken können,

obwohl ich auf diesen Punkt ganz besonders meine Aufmerksamkeit lenkte, während dagegen in dem die Muskelfasern einhüllenden Protoplasma die Kerne stets außerordentlich deutlich und in großer Menge sich fanden, ferner war das Innere der Muskelfasern in der Regel ganz substanzfrei, d. h. ohne jede Spur eines Sarkoplasmas. Bei derjenigen Art aber (*Lumbricus olidus*), deren Muskelfasern zentrale Kerne und zentrales Sarkoplasma besonders deutlich zeigten, stand der Inhalt dieser Muskelfasern wieder in direkter Kommunikation mit der Zwischensubstanz, und hatten die Kerne der letzteren den gleichen Bau wie die im Innern der Muskelfasern befindlichen, genau wie bei *Phreoryetes* und dem Schließmuskel von *Anodonta* resp. dem Spindelmuskel von *Helix*. Zweitens besitzen

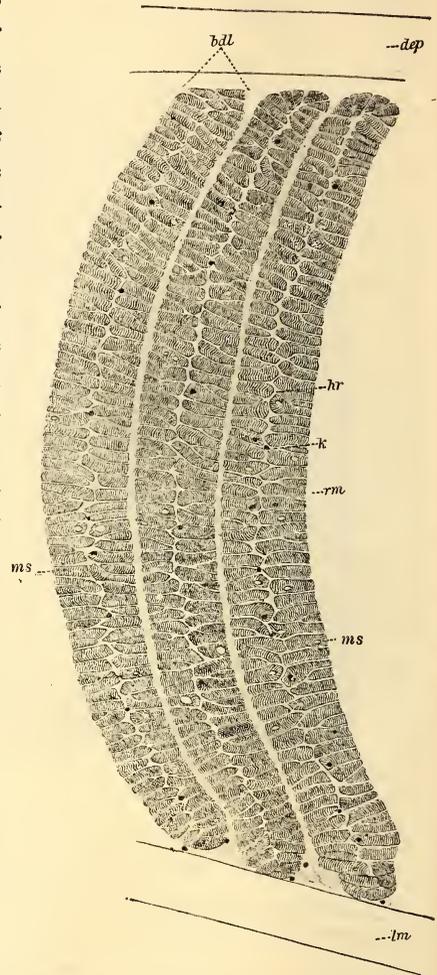


Textfig. 66.

Fig. 66. *Lumbricus agricola*. Hautmuskelschlauch, längs. *ct*, Cuticula; *mz*, Muskelfaser; *lm*, Längsmuskulatur; *rm*, Ringmuskulatur; *sbc*, Subcuticula; *ms*, Muskelsäulchen.

Fig. 67. *Lumbricus agricola*. Längsschnitt durch die Muskelmagenwand. *lm*, Längsmuskulatur, *rm*, Ringmuskulatur; *ms*, Muskelsäulchen; *bdl*, Muskelkästchen.

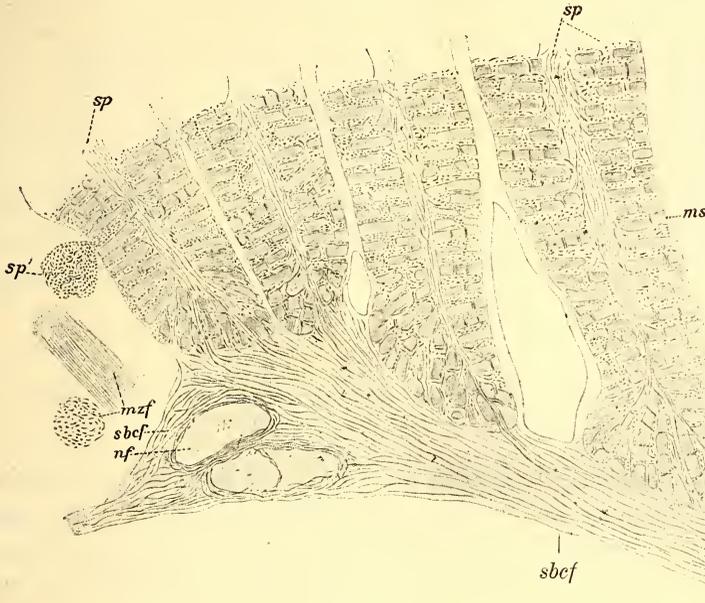
Fig. 66 u. 67 aus ROHDE, Die Muskulatur der Chätopoden. Zool. Beitr. Bd. I.



Textfig. 67.

die Muskelfasern eine ganz auffallende Neigung der Länge nach in Stücke d. h. in »Muskelsäulchen« zu zerfallen (vgl. Textfig. 66). Drittens trifft man diese Muskelsäulchen häufig, so besonders in der

Ringmuskulatur (vgl. Textfig. 66) von *Lumbricus*, als vollständig selbständige Elemente und ganz regellos nebeneinander gelagert. Früher¹ glaubte ich, daß die Muskelfasern das Primäre wären und erst sekundär in die Muskelsäulchen zerfielen. Viel wahrscheinlicher ist es, daß die Muskelsäulchen primär in dem kernhaltigen syncytialen Sarkoplasma der Muskellage entstehen und erst sekundär zu höheren



Textfig. 68.

Ascaris megalocephala. Querschnitt durch den basalen Abschnitt der Längsmuskulatur und die benachbarte Subcuticula. *ms*, Muskelsäulchen; *sbcf*, Subcuticularfasern.

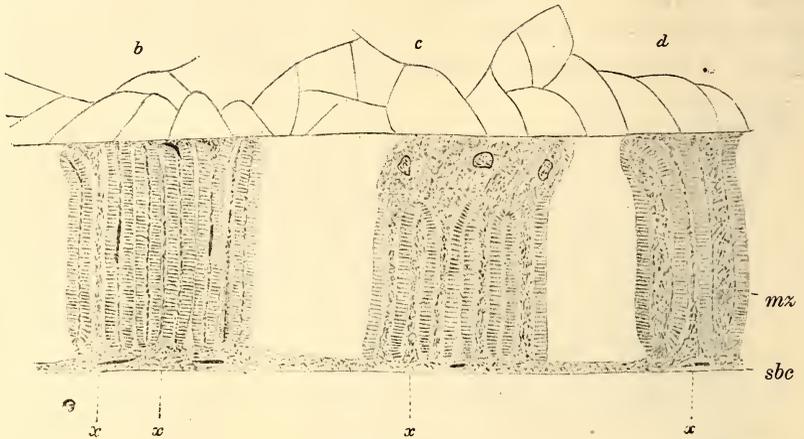
Aus ROHDE, Muskel und Nerv. I. Zool. Beitr. Bd. III.

Einheiten, d. h. zu den Muskelfasern zusammentreten. So würde sich am einfachsten die befremdliche Tatsache erklären, daß die Muskelfaser in der Regel im Inneren ganz substanzleer und ihre Rinde aus kleinen Stücken zusammengesetzt erscheint, letzteres oft in dem Maße, daß die Muskelfaser kaum mehr den Eindruck einer einheitlichen Bildung macht (vgl. Textfig. 66).

Eine starke Stütze findet diese meine Auffassung schließlich in dem Bau der Nematodenmuskelzelle. Nicht nur, daß hier die Muskelzellen durch ein sehr entwickeltes System von Intercellularbrücken miteinander in Kommunikation stehen (vgl. oben S. 73), treten sie auch, wie ich besonders deutlich für die großen Muskelzellen von

¹ ROHDE, I. c.

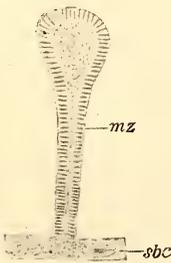
Ascaris und *Eustrongylus* nachweisen konnte, mit der Subcuticula, welche nach ZUR STRASSEN¹ eine mesodermale Bildung sein soll, in engsten Konnex, indem sie sowohl an ihrer Basis allenthalben in



Textfig. 69.

Gordius tolosanus. Hautmuskelschlauch, quer. *ct*, Cuticula; *mz*, Muskelzelle; *sbc*, Subcuticula.
Aus ROHDE, Muskel und Nerv. III. Zool. Beitr. Bd. III.

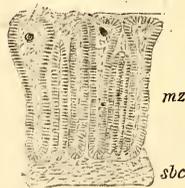
dieselbe übergehen (vgl. Textfig. 68), als auch ihre der Innervation dienenden Fortsätze mit der Medianlinie, die eine Bildung der Subcuticula ist, verschmelzen. Besonders ausgebildet ist dieser Zusammenhang von Muskulatur und Subcuticula bei den niederen Nematoden, namentlich bei *Gordius*. Hier steht (vgl. Textfig. 69, 70), das zentrale Sarkoplasma der Muskelzellen oft in breiter Fläche mit der Subcuticula in Zusammenhang, andererseits bildet es häufig am innern Rand der Muskellage (vgl. bes. unterhalb von *c*) eine einheitliche mehrkernige Protoplasmamasse. Bisweilen trifft man auch zwischen den



Textfig. 70.

Fig. 70. *Gordius* (*Preslii*?). Muskelzelle (*mz*) und Subcuticula (*sbc*), quer. — Fig. 71. *Meremis*, quer. Hautmuskelschlauch. *mz*, Muskelzelle; *sbc*, Subcuticula. Fig. 70 u. 71 aus ROHDE, Muskel und Nerv. II u. III. Zool. Beitr.

III. Bd.



Textfig. 71.

Muskelfasern streifenartige Fortsätze der Subcuticula (*x*), welche bis zu der an der Innenseite der Muskelzellen sich ausbreitenden Sarkoplasmanasse

¹ O. ZUR STRASSEN, *Bradynema rigidum*. Diese Zeitschr. 1892.

ziehen, so daß also auch hier ganz ähnlich wie z. B. beim Schließmuskel von *Anodonta* (vgl. Textfig. 62, S. 90) die Muskelfasern rings von dem Bildungsgewebe umschlossen werden. Es besteht nur der Unterschied zwischen *Anodonta* und den Nematoden, daß bei letzteren eine verschiedene Differenzierung der Kerne des mehrkernigen Syncytiums eintritt, insofern die zu den Muskelfasern gehörigen Kerne zu besonderer Größe heranwachsen, ganz ähnlich wie bei den Insektenovarien nach GRÜNBERG und in den Spinalganglien nach GOETTE eine sehr verschiedene Ausbildung der ursprünglich gleichen Kerne erfolgt (vgl. oben S. 88). In der frühesten Jugend erscheinen die Muskelfasern der Nematoden, was ich bei *Ascaris* besonders deutlich verfolgen konnte, wie kleine oft mehrkernige Knospen der Subcuticula, die dieser innen ansitzen und später allmählich zu Muskelzellen heranwachsen, worüber ich an anderer Stelle noch ausführlich berichten werde.

In dem Darm von *Lumbricus* (vgl. Textfig. 67, S. 92) haben die Muskelemente *ms*¹ keinen innern Hohlraum. Sie entsprechen hier offenbar je einem Muskelsäulchen *ms*, wie sie in der Ringmuskulatur der Haut von *Lumbricus* isoliert vorkommen (vgl. Textfig. 66, S. 92) und in der Längsmuskulatur der Haut sich zu den Muskelfasern zusammensetzen.

Im Darm (vgl. Textfig. 67) wie in der Längsmuskulatur (vgl. Textfig. 65 *a* und *b*) der Haut wiederholen die Muskelsäulchen (Darm) resp. Muskelfasern (Längsmuskulatur der Haut) in ihrer Anordnung die Form der Muskelzelle der Nematoden (vgl. Textfig. 68, 69, 71), d. h. sie legen sich ebenfalls zu rinnen- oder kahnförmigen höheren Einheiten zusammen, welche VEJDOVSKÝ »Muskelkästchen« genannt hat. Es besteht nur der Unterschied, daß in der Nematodenzelle (vgl. Textfig. 68—71) das Sarkoplasma stark überwiegt und die kontraktile Substanz *ms* zurücktritt, offenbar im Zusammenhang mit der geringen Beweglichkeit der Tiere, während bei *Lumbricus* in der Längsmuskulatur der Haut (Textfig. 65) und noch mehr in der Darmmuskulatur (Textfig. 67) das Sarkoplasma stark schwindet und besonders in der letzteren sich oft nur noch in den Kernen erhält. Dagegen steht die Darmmuskulatur von *Lumbricus* insofern der *Ascaris*-Muskulatur wieder näher, als hier wie dort es solide Muskelsäulchen (*ms*) sind, welche die Rinde der »Muskelzelle« (*Ascaris*) resp. Muskelkästchen (*Lumbricus*) aufbauen, während in der Längsmuskulatur von *Lumbricus* dies Muskelfasern tun, die selbst wieder sekundär durch Zusammentritt von Muskelsäulchen entstanden sind.

¹ Vgl. ROHDE, l. c.

Betont sei, daß die »Muskelzellen« von *Ascaris* (Textfig. 68) voneinander nicht schärfer getrennt sind, wie die die Form der *Ascaris*-Zelle wiederholenden Muskelkästchen des Darmes (Textfig. 67) und der Längsmuskulatur (Textfig. 65 *a* und *b*) von *Lumbricus*, man könnte letztere ebensogut auf den ersten Blick für Muskelzellen ansprechen, welche sich nur durch ihre Vielkernigkeit und die starke Entwicklung der kontraktilen Substanz resp. durch das starke Zurücktreten des Sarkoplasmas von den einkernigen Muskelzellen von *Ascaris* unterscheiden.

Die Muskelkästchen von *Lumbricus*, besonders des Darmkanals, erinnern anderseits stark an die Muskelprimitivbündel der Wirbeltiere. Den COHNHEIM'Schen Feldern der letzteren entsprechen in den Darmmuskelkästchen von *Lumbricus* (Textfig. 67) die Muskelsäulchen (*ms*), den Muskelkörperchen dagegen die vielen gleich kleinen, die Muskelkästchen allenthalben durchsetzenden Kerne (*k*). Dasselbe gilt von den Muskelkästchen der Längsmuskulatur (Textfig. 65), nur daß hier statt der Muskelsäulchen höhere Einheiten derselben, d. h. die Muskelfasern (*mx*) auftreten. Beide Muskelkästchen von *Lumbricus*, sowohl die des Darmes als der Längsmuskulatur, entstehen syncytial und haben nicht den Wert einer Zelle.

Möglicherweise wird ein gleiches später noch einmal von dem Muskelprimitivbündel der Wirbeltiere nachgewiesen werden. Die Ansichten über den Wert des letzteren haben im Laufe der Jahre sehr gewechselt und widersprechen sich heute noch stark. Anfangs glaubte man, daß sie ähnlich syncytial entstehen, wie ich es für die glatte Muskulatur annehme (WAGNER¹), dann bürgerte sich die heute noch herrschende Ansicht ein, daß die Muskelprimitivbündel aus einer Zelle hervorgehen, die vielfache Kernteilungen durchmacht; neuerdings ist auch dies wieder in Abrede gestellt worden und zwar sowohl von den Muskelprimitivbündeln der Wirbeltiere wie der Arthropoden², welche syncytial durch Verschmelzung einer Anzahl indifferenten Zellen entstehen sollen. Auch O. HERTWIG³ scheint anzunehmen, daß die Muskelprimitivbündel syncytial sich bilden.

Wir haben oben (S. 73) gesehen, daß die großen Muskelzellen der Nematoden (*Ascaris*) vielfach durch Intercellularbrücken miteinander in Kommunikation stehen. Solche Intercellularbrücken sind in der

¹ WAGNER, Die Entwicklung der Muskelfasern. Schriften der Gesellsch. zur Beförd. der ges. Naturw. zu Marburg 1869.

² SCHNEIDER, Vergleichende Histologie u. KARAWAIEFF, l. c.

³ HERTWIG, Die Zelle und die Gewebe. II. S. 38.

Neuzeit von vielen Autoren auch für die Muskelfasern der Wirbeltiere beschrieben, von anderer Seite aber bestritten worden¹. Die Befunde bei den Nematodenmuskelzellen scheinen mir stark für die Inter-cellularbrücken der glatten Muskelfasern der Wirbeltiere zu sprechen. Wahrscheinlich liegt auch bei diesen eine syncytiale Entstehung in dem oben geschilderten Sinne vor.

A. SCHNEIDER² hat also in seiner Gruppe der Holomyarier einen offenbar sehr verbreiteten Bildungsmodus der Muskulatur zuerst erkannt. Auch die Gebr. HERTWIG³ scheinen für ihre epitheliale Muskulatur eine syncytiale Verschmelzung der die Muskelfibrillen liefernden Epithelzellen anzunehmen. Wenigstens lassen einige ihrer diesbezüglichen Figuren dies schließen, wenn auch im Text nichts davon erwähnt wird. Betont sei aber, daß diesbezüglich kein Unterschied zwischen epithelialer und mesenchymatöser Muskulatur vorliegt. Denn auch bei letzterer entstehen die Muskelfasern oft genau wie bei der epithelialen (im HERTWIG'schen Sinne) syncytial, wie uns das der Schließmuskel von *Anodonta* und der Spindelmuskel von *Helix* gelehrt haben.

F. Die Gewebe entwickeln sich von vornherein syncytial.

Über einschlägige Verhältnisse berichtet KAISER in seiner sehr sorgfältigen Arbeit über die Echinorhynchen⁴. Hier enthält der Embryo einen zentralen Kernhaufen, richtiger ein zentrales kernhaltiges Syncytium, von welchem sich zweimal peripher je ein ebenfalls syncytial gebauter Protoplasmamantel ablöst, welcher das erstmal die Hypodermis, das zweitemal die Muskulatur aus sich hervorgehen läßt. In letzterem Falle ist der zur Abschnürung kommende Protoplasmamantel ganz kernlos, erst später wandern am hinteren Ende von dem zentralen Syncytium aus Kerne in ihn hinein, wie überhaupt nach KAISER die Kerne in den Syncytien eine ungemeine Beweglichkeit zeigen. Sowohl in dem Hypodermis- wie in dem Muskelsyncytium kommen zwar Zellen später zur Differenzierung, aber nur vorübergehend, sie verschmelzen bald abermals zu einem Syncytium.

¹ Vgl. bes. HEIDENHAIN in MERKEL u. BONNET, *Ergebn. l. c.*

² A. SCHNEIDER, *Monographie der Nematoden*. 1866.

³ O. u. R. HERTWIG, *Die Cölomtheorie*. *Jen. Zeitschr. f. Naturw.* 1882.

⁴ KAISER, *Die Acanthocephalen und ihre Entwicklung*. *Bibliotheca zoologica* 1893.

G. In einer einheitlichen Grundmasse tritt eine verschiedenartige gewebliche Differenzierung ein.

Ich habe oben schon der unter der dicken Cuticula befindlichen Subcuticula der Nematoden gedacht. Sie (vgl. auf S. 93/94 Textfig. 68 bis 71 *sbc*) stellt eine einheitliche Protoplasmamasse dar, welche in regelloser Anordnung kleine Kerne bald zahlreicher, bald ganz spärlich enthält und sich aus einer körnig erscheinenden Grundsubstanz und aus Fasern zusammensetzt. Diese letzteren, welche ich in meinen früheren einschlägigen Arbeiten¹ stets »Subcuticularfasern« genannt habe, dringen bei *Ascaris* in die verschiedensten Gewebe ein, so besonders deutlich in die großen Muskelzellen an deren Basis (vgl. oben S. 79), so daß der ganze Hautmuskelschlauch ein einheitliches Syncytium darstellt.

Eine sehr interessante Differenzierung dieser Subcuticula stellt das Gewebe des Oesophagus dar, welcher eine Einstülpung der äußeren Haut ist. Das Oesophagusgewebe besteht (vgl. Fig. 31, Taf. III) gleich der Subcuticula aus einer mehr oder weniger körnig erscheinenden Grundsubstanz, welche nach innen, d. h. nach dem Lumen des Oesophagus zu, eine dicke Cuticularmembran (*ct*) absondert, entsprechend der Cuticula der äußeren Haut. Das Eigenartige des Oesophagus ist aber, daß diese Grundsubstanz von einer solchen Menge radiär angeordneter Muskelfibrillen (*mf*) durchzogen wird, daß man geneigt wäre, den ganzen Oesophagus als ein Muskelgewebe und die körnige Grundsubstanz desselben als ein Sarkoplasma anzusprechen, wenn man nicht einerseits wüßte, daß diese körnige Zwischen- resp. Grundsubstanz der Muskelfibrillen aus der Subcuticula hervorgeht, andererseits dieselbe Grundsubstanz von einem ebenfalls sehr entwickelten und sehr vielseitigen System von meist sehr dicken Stützfaseren (*stf*), welche den Subcuticularfasern der Haut entsprechen, überall durchzogen wird. C. SCHNEIDER² sagt sehr richtig hierüber: »Besondere Muskelkerne lassen sich dagegen nicht nachweisen. Sowohl die Stützfaseren wie auch die Muskelfibrillenbündel sind begleitet von einem undeutlich fädig strukturierten Gewebe, das am reichsten in der Umgebung der erwähnten Kerne und der Kantenfaseren entwickelt ist. Es bildet gewissermaßen die Grundlage des

¹ ROHDE, Beiträge zur Kenntnis der Anat. der Nematoden. Zool. Beitr. I. Bd. — Muskel und Nerv. Ibid. III. Bd.

² SCHNEIDER, Vergleichende Histologie.

ganzen Ösophagealgewebes und die erwähnten Myo- und Stützfibrillen erscheinen als Differenzierungen desselben.«

Eine einheitliche Protoplasmamasse liefert also gleichzeitig erstens eine dicke Cuticula, zweitens sehr starke Stützfasern und drittens Muskelfibrillen, welche nach manchen Autoren sogar quergestreift sein sollen. Es kehren also im Grunde genommen dieselben Verhältnisse hier wieder wie bei den durch Muskelfibrillen ausgezeichneten Infusorien, z. B. *Stentor*, *Vorticella*, nur daß bei letzteren ein einziger Kern vorliegt¹.

4. Intercellular- und Cuticularsubstanzen.

Die Intercellular- und Cuticularsubstanzen gewinnen durch folgende Befunde resp. Überlegungen für unsre Aufgabe einen gewissen Wert.

Die Intercellular- resp. Grundsubstanz des Knorpels stellt eine Bildung der Knorpelzellen dar, sie entsteht aus den Knorpelkapseln, welche miteinander zu einer gleichartigen Masse verschmelzen. Eine Varietät dieses Knorpels ist der elastische Knorpel. Die elastischen Fasern, welche diesen auszeichnen, gehen nicht aus Zellen hervor, sondern sind eine Umwandlung der Grundsubstanz. Diese Grundsubstanz besteht also aus lebendigem, bildungsfähigem Protoplasma. Da in dieser Grundsubstanz Zellgrenzen sich nicht erkennen lassen, so stellt also das Knorpelgewebe ebenfalls nur ein vielkerniges Syncytium dar.

Dasselbe gilt für das fibrilläre Bindegewebe. Auch für dieses wird von den meisten Autoren die Ansicht vertreten, daß die Bindegewebsfibrillen außerhalb der Zellen entstehen und Umwandlungsprodukte der Grundsubstanz sind. Nach FLEMMING bildet sich an der Peripherie der Bindegewebszellen eine fibrilläre helle Schicht, welche sich ablöst, zur Grundsubstanz wird und als solche neue Fibrillen produzieren kann. Von den elastischen Fasern des fibrillären Bindegewebes bekennt man sich gleichfalls ziemlich übereinstimmend

¹ Nach HAMANN (Nemathelminthen. Jena 1895) und WANDOLLEK (Arch. f. Naturgesch. 1892) sollen die Subcuticula und der Oesophagus der Nematoden aus verschmelzenden Ectodermzellen, nach O. ZUR STRASSEN (l. c.) aus Mesodermzellen hervorgehen. Wir hätten dann hier abermals ein Beispiel dafür, daß ursprünglich indifferente, mehr oder weniger scharf gesonderte Zellen zu einem Syncytium sich vereinigen, in dem erst die weitere gewebliche Differenzierung erfolgt.

zu der Auffassung, daß sie nicht aus den Zellen hervorgehen, sondern Umbildungen der Grundsubstanz sind. Schon HEITZMANN¹ hat die Ansicht ausgesprochen, daß die Grundsubstanz des Bindegewebes lebende Substanz enthält. Auch STRICKER² beobachtete, daß in der Grundsubstanz der Cornea bald Netze, bald fibrilläre Strukturen auftraten und wieder schwanden. Sehr richtig läßt sich O. HERTWIG in seinem Lehrbuche³ über die Intercellularsubstanzen aus, indem er schreibt: »Die Gewebe mit Intercellularsubstanzen sind daher nicht in einzelne Zellen, wie ein Stück Pflanzengewebe, zerlegbar. In der kontinuierlichen Grundsubstanz, welche aus sehr verschiedenen chemischen Stoffen (Mucin, Chondrin, Glutin, Ossein, Elastin, Tunicin, Chitin usw.) bestehen kann, welche ferner bald homogen, bald faserig aussieht, sind kleine Höhlen vorhanden, in welchen die Protoplasmakörper eingeschlossen sind. Da der die Höhle umgebende Bezirk der Intercellularsubstanz am meisten unter dem Einfluß des in ihr gelegenen Protoplasmakörpers stehen wird, nannte ihn VIRCHOW ein Zellenterritorium. Dasselbe ist aber in der Natur, wie gesagt, von den Nachbarterritorien nicht abgegrenzt.«

Ähnlich liegen die Verhältnisse bei gewissen Cuticularbildungen, so besonders bei der mächtigen Cuticula der Nematoden. Dieselbe besitzt (Textfig. 72) eine äußerst komplizierte Struktur, insofern sie sich aus sehr vielen sehr verschieden gebauten Schichten zusammensetzt. Diesen Bau hat die Cuticula schon nach der letzten Häutung, d. h. wenn die Tiere verhältnismäßig noch sehr klein sind. Bei dem späteren Wachstum, währenddessen sich die Cuticula um ein Mehrfaches verdickt, nehmen alle diese Schichten in genau demselben Verhältnis zum Körperwachstum zu. A. SCHNEIDER⁴ bemerkt daher richtig in seiner großen Monographie der Nematoden: »Wir können die Cuticularschicht (der Nematoden) nicht, wie es wohl bei den Arthropoden möglich ist, als ein von der subcutanen (chitinogenen) Matrix abgelöstes Gebilde, Sekret, betrachten, sondern sämtliche Schichten der Haut stehen noch in einem lebendigen Zusammenhang.«

Die zugehörige Matrixschicht ist das schon oben beschriebene Subcuticulgewebe, welches ein mächtiges, kernhaltiges, den ganzen

¹ HEITZMANN, *Microsc. Morphology of the animal body* New York 1883.

² STRICKER, *Mitteilungen über Zellen und Grundsubstanzen*. Österr. Jahrb. 1880.

³ O. HERTWIG, *Die Zelle und die Gewebe*. I. Buch. 1893.

⁴ A. SCHNEIDER, *Monographie der Nematoden*. Berlin 1866.

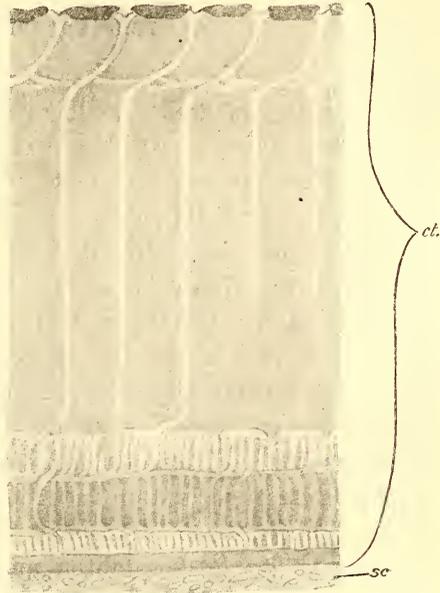
Körper der Nematoden überziehendes Syncytium darstellt (vgl. Textfigur 68—71 auf S. 93/94).

Interessant ist die Beobachtung TOLDTS¹ über das Wachstum der Cuticula. Er konnte nachweisen, »daß die ganze Cuticula (vgl. Textfig. 72 *ct*) von einem System untereinander in Zusammenhang stehender Bahnen durchzogen wird, die aus der Subcuticula kommen, alle Schichten der Cuticula durchsetzen und Ausläufer an die Oberfläche derselben senden«. Er glaubt, daß es sich bei diesen Bahnen um gallertige Fäden handelt, denen eine saftführende Funktion zukommt, weshalb er sie auch Saftbahnen nennt. Er sagt am Ende seiner Abhandlung: »Da diese Gallertfäden offenbar die Funktion haben, für die Erhaltung und das Wachstum der Cuticula zu sorgen, muß diese als eine belebte Substanz betrachtet werden.

Ich habe oben bemerkt, daß die Subcuticula ein sehr ausgebildetes Fasergewebe enthält, das ich als Subcuticularfasern bezeichnet habe. Diese Subcuticularfasern entsprechen den Gallertfäden TOLDTS. Von denselben habe ich, wie dies auch TOLDT hervorhebt, schon vor Jahren beobachtet, daß sie in die Cuticula eindringen.

Ich betonte oben (S. 80), daß der ganze Hautmuskelschlauch der Nematoden ein einziges großes Syncytium darstellt (vgl. Textfigur 56 auf S. 79). Dieser Satz hat also auch für die Cuticula seine Gültigkeit.

STRASSEN² vertritt die Ansicht, daß die Cuticula der Nematoden ganz oder zum größten Teil durch Chitinisierung von Ektodermzellen



Textfig. 72.

Ascaris megalocephala. Schnitt durch die Cuticula. *ct* Cuticula; *sc*, Subcuticula. Aus TOLDT, Über den feineren Bau der Cuticula von *Ascaris megalocephala*.

Arbeiten aus Wien. Bd. XI.

¹ C. TOLDT, Über den feineren Bau der Cuticula von *Ascaris megalocephala* usw. Arbeiten aus Wien. Bd. XI. 1899.

² l. c.

entstanden und die Subcuticula mesodermal sei. Das letztere gebe ich ohne weiteres als möglich zu. Dabei ist aber nicht ausgeschlossen, daß das Subcuticulargewebe auch die Matrix der Cuticula sein könnte, ebenso wie die Knorpelzellen, Osteoblasten und Odontoblasten die Grundsubstanz des Knorpels, Knochens und Zahnbeins erzeugen.

5. Fremdkörper in der Zelle.

Für unser Thema sind auch die in vielen Zellen auftretenden Fremdkörper von großer Bedeutung.

Am bekanntesten ist das Vorkommen von Blutgefäßen in den Zellen. FRITSCH¹ war der erste, der auf solche in den Ganglienzellen und zwar bei *Lophius* aufmerksam machte. Ich² konnte sie später bezüglich der Wirbeltiere für die Ganglienzellen von *Lophius* und unter den Wirbellosen für die Ganglienzellen der Crustaceen speziell *Penaeus* bestätigen und veröffentlichte eine diesbezügliche Figur. Ich gebe heute drei Photographien (vgl. Phot. 15—17) von diesen *Lophius*-Ganglienzellen, in denen die Blutgefäße außerordentlich deutlich zutage treten. Auch HOLMGREN fand diese Gefäße in den Ganglienzellen von *Lophius* und hielt sie anfangs gleich FRITSCH und mir für Blutgefäße, später änderte er aber seine Ansicht und erklärte sie für Lymphbahnen (vgl. oben). Dem kann ich nicht beistimmen. Ich habe in den letzten Jahren auch Gefäße in den Ganglienzellen der Spinalganglien des Frosches und des Lobus electricus von *Torpedo* gefunden und in diesen Gefäßen bei beiden Tieren wiederholt unzweifelhafte rote Blutkörperchen getroffen. Vom Frosch habe ich eine derartige gefäßhaltige Spinalganglienzelle im II. Teil dieser Zelluntersuchungen und zwar als Fig. 23, Taf. XVII abgebildet, in der das Blutgefäß (*blg*) allerdings leer erscheint. In andern Ganglienzellen sah ich aber auf Schnitten oft ein rotes Blutkörperchen im Innern des Blutgefäßes, dieses ganz ausfüllend. Fig. 18, Taf. I stellt einen Schnitt durch eine Ganglienzelle von *Torpedo* dar. Hier enthält das Blutgefäß deutlich ein rotes Blutkörperchen.

Interessant nach dieser Richtung ist ferner die Beobachtung von NILS-HOLMGREN³, daß bei den Insekten die Epithelzellen oft in ihrer ganzen Höhe von Muskelfibrillen durchsetzt werden, ohne daß

¹ FRITSCH, Über einige bemerkenswerte Elemente des Centralnervensystems von *Lophius piscatorius*. Arch. f. mikr. Anat. 1886.

² ROHDE, l. c.

³ NILS HOLMGREN, Anat. Anz. 1902.

etwa, wie HOLMGREN betont, ein Übergang beider Zellelemente stattfindet.

Hierher gehört auch die allgemein bekannte Tatsache, daß bei den Insekten die Tracheen die verschiedensten Zellen durchsetzen.

6. Selbständigkeit des Kerns.

Ich will im folgenden auf eine Anzahl von Befunden aufmerksam machen, welche darauf hindeuten, daß dem Kern eine noch größere Selbständigkeit zukommt, als man bisher geneigt war ihm zuzuschreiben, daß derselbe nicht nur in den Zellen, sondern noch mehr in den großen Syncytien, als welche die meisten Gewebe, ja ganze Organe, erscheinen, auf weite Strecken ganz selbständige Wanderungen unternehmen und für sich allein, d. h. ohne Beihilfe eines protoplasmatischen Belages funktionieren und von Bedeutung werden kann.

Sehr instruktiv nach dieser Richtung sind die sogenannten chromophilen Ganglienzellen der Wirbeltiere. Ich habe sie besonders genau beim jungen (6 Wochen alten) Hunde studiert und über sie schon früher¹ berichtet. Heut will ich dieselben an der Hand der Fig. 1—9, Taf. III, welche äußerst genau wiedergegebene Schnitte von ihnen nach Behandlung mit der HEIDENHAINschen Eisenhämatoxylinmethode (resp. Jodgrünfuchsin Fig. 9) darstellen, ausführlich besprechen.

Die chromophilen Ganglienzellen fallen in den Ganglien schon durch den dunklen, d. h. sehr stark tingierbaren Zelleib gegenüber den normalen Ganglienzellen auf, unterscheiden sich von den letzteren besonders aber durch die Struktur ihres Kernes. Während in den normalen Ganglienzellen der Kern eine sehr verschieden grobe, ganz unregelmäßige, größtenteils auf die Nucleinkörper zu beziehende, Granulierung und eine sehr deutliche Membran zeigt (vgl. Fig. 11, 12, Taf. III), besitzen die chromophilen Ganglienzellen (Fig. 1—9, Taf. III) entweder einen äußerst feinen und ganz gleichmäßig granulierten membranlosen Kern, in dem einige wenige äußerst stark chromatische Klumpen von nucleolusartigem Aussehen auftreten, welche oft die Größe des Hauptnucleolus der normalen Ganglienzellen haben, bisweilen aber nebennucleolusartig klein sind², oder der Kern der chromophilen Zellen erscheint durchweg als tiefdunkle Masse. Die chromophilen Ganglienzellen kommen bald nur in der Einzahl mitten unter normalen

¹ ROHDE, Die Ganglienzelle. Diese Zeitschr. 1898.

² Vgl. den I. Teil dieser Zelluntersuchungen. Ibid. 1903.

Ganglienzellen (Fig. 5, 6, 8, 9, Taf. III) bald zu vielen dicht nebeneinander (Fig. 1—4, Taf. III) vor. In letzterem Falle verschmelzen sie oft miteinander. So erkläre ich mir wenigstens die mächtigen oft sehr eigenartig gestalteten vielkernigen Protoplasmamassen, als welche die chromophilen Ganglienzellen oft auftreten.

In diesen bald als Einzelzellen bald als Syncytien erscheinenden chromophilen Ganglienzellen wandern nun die oben beschriebenen Kerne, und zwar der Peripherie zu, um schließlich die Ganglienzelle ganz zu verlassen. Man trifft sie auf allen Stadien dieses Austritts. Sehr häufig sieht man nicht den ganzen Kern, sondern nur die stark chromatischen nucleolusartigen Stücke wandern, die nicht selten nur sehr klein (*x* u. *g* in Fig. 1 u. 3, Taf. III) sind, aber trotzdem durch ihre intensive Färbung im Protoplasmakörper der Syncytien scharf hervortreten. Bisweilen haben die den Zelleib durchziehenden chromatischen Stücke eine ganz regellose Form, auch in diesem Falle sind sie bald größer, bald kleiner (vgl. Fig. 1—4 auf Taf. III).

Alle diese wandernden chromatischen Kernstücke, sei es daß sie nucleolusartig abgerundet, sei es daß sie vielgestaltig sind, haben zweifelsohne außer der eigentlichen chromatischen Substanz, welche ihnen die dunkle Färbung verleiht, noch eine Plastingrundsubstanz, an welche die Bewegung gebunden ist¹.

Die vielen Details, die die wandernden Kerne, resp. Kernteile zeigen, werden am besten durch die möglichst naturgetreu wiedergegebenen Zeichnungen (Fig. 1—9, Taf. III) erläutert.

Interessant ist nun das weitere Schicksal dieser wandernden Kernstücke. Während der Zelleib der chromophilen Ganglienzellen wahrscheinlich ganz zugrunde geht, glaube ich, daß die ausgewanderten Kernstücke entweder vollständig oder zum größten Teil erhalten bleiben und im Nervensystem noch eine Rolle zu spielen bestimmt sind. Betrachten wir die die chromophilen Zellen resp. Syncytien einhüllende Neuroglia, so begegnen wir in derselben sehr verschiedenen, teilweise sehr eigenartigen Bildungen. Was zunächst die Kerne der Neuroglia anbelangt, so erscheinen diese (*a* in Fig. 2—4) auf den Schnitten als meist große, kugelige oder ovale Gebilde mit vielen kleinen locker gefügten Nucleinkörnchen, unter denen oft eins oder mehrere durch bedeutendere Größe nucleolusartig hervorragen. Neben diesen typischen Neurogliakernen finden sich noch andre (*e* in Fig. 2—4) von gleicher Größe und Gestalt, welche bald mit

¹ Vgl. den I. Teil dieser Zelluntersuchungen. I. c.

vielen dunklen meist größeren chromatischen Stücken angefüllt, ja oft vollgepfropft von diesen (*c*¹), bald gleichmäßig tief dunkel (*d*) erscheinen. Zwischen diesen Modifikationen kann man alle nur denkbaren Zwischenstufen konstatieren. Zweitens begegnet man Gebilden (*b* in Fig. 3), die wie Leucocyten aussehen, eine helle Grundsubstanz und große chromatische Stücke in derselben unterscheiden lassen. Drittens sieht man in der Neuroglia, meist in nächster Nähe der chromophilen Zellen resp. Syncytien, große dunkelschwarz gefärbte Stücke (*e*' in Fig. 4), welche in der Form wie im sonstigen Aussehen mit den wandernden chromatischen Kernstücken der chromophilen Zellen übereinstimmen und wohl auf solche auch zurückzuführen sind. Viertens trifft man, ebenfalls den chromophilen Zellen dicht anliegend oder in der nächsten Nachbarschaft derselben, kleine Körnchen oder Körnchenhaufen (*e* in Fig. 4), welche dieselbe starke Färbbarkeit wie die wandernden chromatischen Kernstücke der chromophilen Zellen haben und wahrscheinlich auch aus diesen durch Zerfall hervorgegangen sind.

Ich habe lange nicht gewußt, wie ich alle diese Befunde untereinander in Einklang bringen sollte. Denn daß sie zusammengehören, erschien mir stets zweifellos. Was die als Nr. 2 angeführten Bildungen (*b* in Fig. 3) anbetrifft, so würde man sie auf den ersten Blick einfach für Leucocyten erklären, welche die extracellulär zerfallenden chromatischen Kernstücke der chromophilen Zellen in sich aufgenommen, d. h. gefressen haben. Diese vermeintlichen Leucocyten enthalten aber keinen Kern. Sie zeigen einen solchen auch dann nicht, wenn sie nur mit wenigen chromatischen Ballen erfüllt sind. Da andererseits von ihnen bis zu den typischen Neurogliakernen, welche, wie wir wissen, ebenfalls oft mit chromatischen Ballen erfüllt sind, sowohl in der Größe wie in der Form und ihrem sonstigen Verhalten alle Übergänge vorkommen, so glaube ich, daß es sich bei ihnen nur um eine besondere Form der Neurogliakerne handelt. Wenn die leucocytenartigen Neurogliakerne (wie bei *b*) amöboide Fortsätze zeigen, so kann uns das nicht wunderbar vorkommen, da solche bei Kernen auch sonst (z. B. in den Insektenovarien von KORSCHULT) sehr oft beobachtet worden sind.

Ich kann mir nach alledem meine Beobachtungen nicht anders erklären als durch die Annahme, daß die Neurogliakerne nicht nur die amöboide Beweglichkeit, sondern auch die Fähigkeit zu fressen mit den Leucocyten teilen, d. h. im vorliegenden Falle, daß die Neurogliakerne die

zerfallenen chromatischen Kernstücke der chromophilen Zellen in sich aufnehmen, um sie an anderer Stelle wieder abzugeben.

Dafür sprechen durchaus auch die Beobachtungen bei den normalen Ganglienzellen. In der die normale Ganglienzelle einhüllenden Neuroglia besitzen die Neurogliakerne ebenfalls sehr verschiedene Struktur (vgl. Fig. 7—10 auf Taf. I und Fig. 12 auf Taf. III). Die meisten sind auch hier feinkörnig und von hellem Aussehen. Daneben begegnet man aber gar nicht selten andern, die genau dasselbe dunkle Aussehen zeigen, d. h. vollgepfropft mit dunklen chromatischen Ballen sind oder durchweg tief dunkel und fast homogen erscheinen (Fig. 9, Taf. I und Fig. 12, Taf. III), wie ich es eben von gewissen Neurogliakernen (*c* in Fig. 3 und 4, Taf. III) in der Umgebung der chromophilen Kerne beschrieben habe. Diese stark chromatischen Neurogliakerne trifft man nun oft ohne jeden Protoplasmabesatz direkt dem Protoplasma der Ganglienzelle eingelagert (Fig. 9, Taf. I, Fig. 12, Taf. III), bisweilen tief im Innern derselben.

Besonders interessant ist aber der Befund, daß diese stark chromatischen Neurogliakerne im Innern der Ganglienzellen feinkörnig zerfallen (Fig. 11, Taf. III)¹.

Noch näheren Aufschluß gibt die Untersuchung von sehr jugendlichen Tieren oder Entwicklungsstadien, so besonders der Spinalganglienzellen von Froschlarven. Hier (Fig. 13—18, Taf. III) kommen in der Neuroglia dieselben beiden Arten von Kernen vor, die wir eben für den Hund kennen gelernt haben, d. h. teils helle feinkörnige, teils dunkle mit vielen stark chromatischen Stücken erfüllte. Diese letzteren sind aber ungleich zahlreicher als beim Hunde und, was

¹ Sollte sich diese Auffassung, daß ein Teil der ausgewanderten Kernsubstanz der chromophilen Ganglienzellen von den großen Neurogliakernen gefressen und passiv von diesen andern Ganglienzellen wieder zugeführt wird, bestätigen, so lägen hier ähnliche Verhältnisse vor, wie sie SACHAROFF bei der Entstehung der eosinophilen Granulationen der Leucocyten beobachtet hat. Diese eosinophilen Granulationen stammen nach SACHAROFF (Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLV) aus Erythrocytenkernen, welche aus den Erythrocyten herausfallen, von den Leucocyten gefressen und so in deren Protoplasma aufgenommen werden. In gleicher Weise bleibt auch nach WEIDENREICH (Anat. Anz. Nr. 20) das Eisen des Blutes dadurch dem tierischen Körper erhalten, daß die eisenhaltigen roten Blutkörperchen von Leucocyten gefressen werden.

In neueren Arbeiten wird ferner angegeben, daß das Myelin im Blut entsteht, und Neurogliazellen es sind, welche das Myelin den Ganglienzellfortsätzen zuführen. Bei meinen Beobachtungen handelt es sich aber stets, wie betont, um Neurogliakerne, nicht um Neurogliazellen.

die Hauptsache ist, sie werden viel häufiger innerhalb der Ganglienzelle und in deutlicher körniger Auflösung getroffen. Die Fig. 13 bis 18, Taf. III zeigen die in die Ganglienzellen eingewanderten und hier zerfallenden Neurogliakerne in verschiedenen Stadien.

Genau dieselben Verhältnisse beobachtete ich bei einer nur wenige Tage alten Katze (Fig. 19—30 Taf. III). Auch hier waren die Neurogliakerne (*nglk* u. *x*?) teils hell, teils dunkel und die letzteren oft tief im Innern der Ganglienzelle und im Zerfall begriffen.

In den Ganglienzellen der Katze traf ich ferner öfter peripher einzeln oder zu mehreren, im letzteren Falle meist dicht nebeneinander, tief dunkel sich färbende, bald mehr homogene, bald deutlich körnig aussehende Klümpchen von verschiedener Form und Größe (*x* in Fig. 20—22, 25—28, Taf. III), die ich mir lange nicht deuten konnte. Heute möchte ich annehmen, daß sie alle mit solchen zerfallenden stark chromatischen Neurogliakernen in Zusammenhang stehen.

Betonen will ich noch einmal, daß alle die zuletzt beschriebenen intracellulären Neurogliakerne der Ganglienzellen beim Hund wie beim Frosch und der Katze in der Regel auch nicht eine Spur eines der Neuroglia zukommenden protoplasmatischen Zellbelages erkennen ließen.

Anfangs glaubte ich, daß bei den chromophilen Ganglienzellen des Hundes eine Verjüngung der Ganglienzelle eintrete in dem Sinne, wie ich es oben (S. 11—41 u. 47 ff.) für viele Wirbellose geschildert habe, bei denen die Kerne der zerfallenden Ganglienzellen zum Mittelpunkt von Tochterzellen werden, die sich von den zerfallenden Ganglienzellen ablösen. Man stößt auch bei den chromophilen Zellen bisweilen auf Befunde, welche eine solche Auffassung nahe legen, z. B. bei *f* in Fig. 4, Taf. III. Doch bin ich dessen nicht mehr ganz sicher. Dagegen wäre es nicht undenkbar, daß die austretenden Kernstücke der chromophilen Zellen als Neurogliakerne selbständig weiter leben, in andre Ganglienzellen einwandern und hier sich auflösen. Jedenfalls würde diese Ansicht eine Stütze bei vielen Wirbellosen finden, bei denen solche Verhältnisse in der Tat vorzukommen scheinen. So lösen sich bei *Helix* (vgl. Textfig. 29 auf S. 63 und Photogr. 32) von den großen Kernen der zerfallenden Ganglienzellen, wie ich oben ausführlich geschildert habe, kleine intensiv färbbare homogene nucleolusartige Kügelchen (*nglk3*) ab, welche in die Neuroglia übertreten, in derselben als integrierende Bestandteile erscheinen und später wahrscheinlich anderwärts in Ganglienzellen eintreten, um hier sich aufzulösen. Auch bei den zerfallenden Riesenganglienzellen von

Pleurobranchus schützen sich von deren Kernen entweder, wie dies aus der Fig. 9, Taf. II, ersichtlich ist, eine Unmenge kleinster dunkler Kügelchen (*nc*) ab, welche sich in der Neuroglia ausbreiten, oder es kommt zur Entstehung von großen ebenfalls nucleolusartigen dunklen homogenen Kugeln. Desgleichen werden auch bei den Riesenganglienzellen von *Doris* (vgl. oben) nicht alle Nucleolen, welche in den großen Kernen entstehen und dann aus der Zelle wandern, zum Mittelpunkt einer jungen Tochterzelle, sondern manche von ihnen verlassen die Mutterzelle, ohne daß sich ein Teil der letzteren um sie mit abschnürt, und treten in die Neuroglia über, in der sie als freie Kerne (*n* in der Textfig. 25 S. 48) erscheinen. Ich glaube, daß in allen diesen Fällen die ausgetretenen nucleolusartigen Bildungen erhalten bleiben und noch für das Nervensystem von Bedeutung werden, da ich sie bisweilen z. B. bei *Doris* (vgl. *n* in der Textfig. 25) in weiter Entfernung von der großen Mutterzelle traf, ohne daß sie irgend eine Veränderung zeigten. Vielleicht wird es sich noch herausstellen, daß auch sonst bei dem als Chromatolyse bezeichneten Vorgange die Kerne nicht vollständig zugrunde gehen, sondern, wenn auch vielleicht nur teilweise, dem Tierkörper für weitere Zwecke erhalten bleiben.

Entsprechende Beobachtungen wie bei den Ganglienzellkernen habe ich ferner auch bei den Neurogliakernen gewisser Meerestropoden gemacht, so besonders bei *Pleurobranchaea*. Die Neuroglia erscheint hier (Fig. 15—17, Taf. I) wie fast allgemein als mächtiges Syncytium, dem die Ganglienzellen eingebettet liegen, und enthält eine große Anzahl von Kernen (*nglk*, *nglk'*, *nglk''*), welche nicht nur in der Größe, sondern auch in der Struktur die denkbar größte Mannigfaltigkeit aufweisen. Um die größten derselben (*nglk* in Fig. 15, 16, 17), welche ein deutlich granuliertes Aussehen zeigen, ist oft ein mächtiger Zelleib zu unterscheiden, welcher nach außen bald durch dünne Fortsätze, bald in breiter Fläche in das Neurogliasyncytium übergeht. Neben diesen großen Kernen treten in der Neuroglia eine Unmasse kleinster homogen erscheinender, durch intensive Färbung ausgezeichneter Kerne (*nglk''*) auf, welche sich entweder von den großen Neurogliakernen selbst oder von etwas kleineren (*nglk'*), diesen aber gleichgebauten Kernen abschnüren und in die Ganglienzellen oft tief hineinziehen. Man gewinnt hier ganz den Eindruck, als ob diese Neurogliakerne (*nglk''*) ganz selbständig in dem Neurogliasyncytium wandern, in die Ganglienzelle übertreten und sich hier weiter bewegen.

Besonders aber dann, wenn die Neuroglia durchweg faserig differenziert ist, was z. B. für die Mehrzahl der Gastropoden gilt (vgl. z. B. die Textfig. 2, 3, 6), ist eine wesentliche Beteiligung dieses Fasersystems an der Fortbewegung der vielen oft sehr großen Kerne doppelt unwahrscheinlich.

Sehr lehrreich diesbezüglich sind besonders die schon oben (S. 97) berücksichtigten Untersuchungen KAISERS¹ über die Echinorhynchen, deren Gewebe sowohl embryonal wie im ausgebildeten Tiere größtenteils ausgesprochene Syncytien sind. In diesen Syncytien treten die Kerne auf weite Strecken sehr selbständige Wanderungen an. Namentlich interessant ist die Entwicklung der Muskulatur. Von dem zentralen Syncytium, welches der Embryo enthält, schnürt sich peripher ein Protoplasmamantel ab, welcher anfangs vollständig frei von Kernen ist. Erst später wandern aus dem zentralen Syncytium von hinten her in diesen Muskelmantel Kerne ein und verteilen sich in demselben. Im Grunde genommen spielen sich also hier ganz ähnliche Vorgänge ab wie bei vielen Insekten-eiern. Auch diese enthalten lange Zeit einen zentralen Haufen von Kernen, welche durch Teilung aus dem Furchungskern hervorgegangen sind und erst später zur Peripherie des Eies aufsteigen.

Noch viele andre Momente sprechen für eine sehr bedeutende Selbständigkeit des Kernes in dem ausgeführten Sinne. Doch werde ich auf diese erst im allgemeinen Teil näher eingehen, um mich nicht unnötig zu wiederholen.

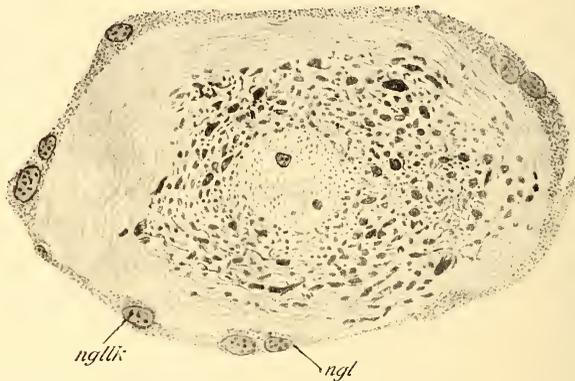
Ich betonte oben, daß bei jungen Säugetieren, besonders bei der Katze, an der Peripherie der Spinalganglienzellen häufig sehr stark chromatische Stücke verschiedener Größe und Form auftreten, von denen ich es für wahrscheinlich halte, daß sie auf zerfallene stark chromatische Neurogliakerne zurückzuführen sind. Eine Zeitlang glaubte ich, daß sie mit der Bildung der Schollen im Zusammenhang stünden. Eine ähnliche Auffassung hat auch KRONTHAL² ausgesprochen. Er nimmt an (vgl. oben), daß die Ganglienzellen aus verschmelzenden Leucocyten und die Schollen der Ganglienzellen aus den Kernen der Leucocyten entstehen, d. h. nur Kernsubstanz repräsentieren. Auch FRAGNITO³ hält die Ganglienzellen für ein Syncytium verschmolzener Zellen und die Schollen für Kernsubstanz, deren Quelle die zerfallenden Kerne der verschmolzenen Zellen

¹ KAISER, Bibl. zoolog. I. c.

² KRONTHAL, I. c.

³ FRAGNITO, I. c.

darstellen. Ich selbst meinte früher, daß die Schollen auf ausgewanderte Nebennucleolen zurückzuführen seien¹. KRONTHAL ist ferner der Ansicht, daß die Schollen eine nur bei den Ganglienzellen vorkommende Bildung seien. Beide Ansichten sind nicht richtig. Daß zunächst die Schollen nichts mit der Kernsubstanz zu tun haben, ist schon durch Pikrokarminebehandlung nachzuweisen. Dabei färben sich die Nucleinkörper ausgesprochen rot, die Schollen dagegen in der Regel ebenso deutlich gelb, d. h. sie nehmen dieselbe Farbe an, wie die Dotterkugeln des Eies². Ich möchte daher auch glauben, daß sie den letzteren an die Seite zu stellen sind. Junge Ganglienzellen wie Eizellen sind ganz frei von Schollen, bzw. Dotterkugeln, ganz gleichmäßig fein granuliert und zeigen sowohl bei Pikrokarmine- als bei Jodgrünfuchsinbehandlung eine auffallend gleiche Färbung³. Den



Textfig. 73.

Spinalganglienzelle eines jungen Hundes. Aus ROHDE, Untersuchungen über den Bau der Zelle. III. Diese Zeitschr. 1903.

Schollen resp. Dotterkugeln gleichwertige Bildungen treten ferner noch bei vielen andern Zellen auf, aber auch hier nur in der ausgewachsenen Zelle, nie in der jungen, so z. B. bei den Drüsenzellen von *Saturnia* (vgl. Fig. 32 auf Taf. III), bei denen die Schollen auch in der Form und im Bau eine große Übereinstimmung mit den Schollen der Ganglienzellen (vgl. Textfig. 73) zeigen³. Gebilde derselben Art enthalten auch die großen Leucocyten (Granula), schließlich auch viele Muskelzellen, z. B. von *Ascaris*. Ich will heute nur auf diese große Übereinstimmung, welche erwachsene Zellen der

¹ ROHDE, Die Ganglienzelle. I. c.

² Vgl. den I. Teil dieser Zelluntersuchungen (I. c.) bes. Fig. 9 auf Taf. XXXVII.

³ Vgl. den I. Teil dieser Zelluntersuchungen.

verschiedenen Gewebe diesbezüglich untereinander zeigen, hingewiesen haben, und werde erst in einer späteren Arbeit auf diese Verhältnisse näher eingehen.

II. Zusammenfassung und Allgemeines.

1. Unzulänglichkeit der heutigen Zellenlehre.

Wir haben im speziellen Teil eine Reihe von Befunden kennen gelernt, welche die Unhaltbarkeit der heute herrschenden Zellenlehre erweisen.

a) Zunächst haben wir gesehen, daß fast alle Zellen des tierischen Körpers miteinander im Zusammenhang stehen, wie dies auch für viele pflanzliche Zellen nachgewiesen worden ist.

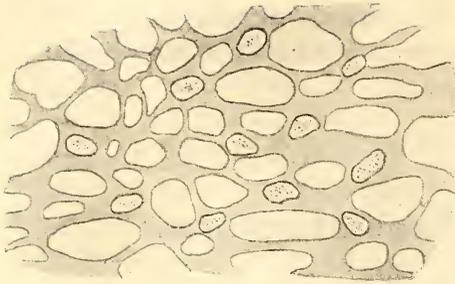
Bald ist der Konnex ein loserer nur durch Fortsätze bedingter, in welchem Falle Zellbildungen noch deutlicher zur Beobachtung kommen, bald ein so inniger, daß Zellen überhaupt nicht mehr zu unterscheiden sind, sondern man in diesem Falle nur noch von vielkernigen Protoplasamassen sprechen kann, und zwar vereinigen sich in dieser Weise sowohl Zellen derselben Art (Bindegewebszellen, Epithelzellen, Neurogliazellen, Muskelzellen, Ganglienzellen) als auch Zellen verschiedener Gewebe (Epithelzellen mit Bindegewebszellen, Epithelzellen mit Muskelzellen, Eizellen und Follikelzellen, Ganglien- und Neurogliazellen, Ganglienzellen und Epithelzellen, Ganglienzellen und Muskelzellen usw.).

An Stelle der Zellen begegnen wir fast überall im tierischen Körper Syncytien (vgl. Textfig. 74—79, S. 112).

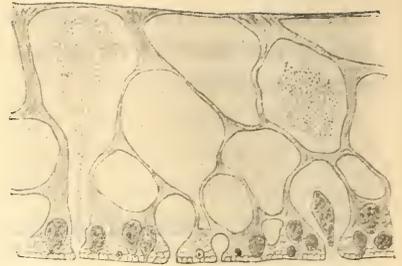
Selbst wenn Zellen zur deutlichen Unterscheidung kommen, setzen sich doch oft die Protoplasmastrukturen der einen Zelle derartig in der benachbarten Zelle, sowohl im Tier- als im Pflanzenkörper, fort, daß das Mitom der ganzen Zellenlage ein einheitliches Netzwerk darstellt, welches nur durch die Zellenmembranen, resp. die Zellhautbildner (vgl. unten) in Territorien gegliedert erscheint (vgl. Textfig. 80—82, S. 113).

Aber nicht nur die einzelnen Gewebe erscheinen als Syncytien, sondern selbst ganze Organsysteme, z. B. der Hautmuskelschlauch der Nematoden (vgl. Textfig. 83, S. 114).

Daß schließlich die ganzen Körper niederer Tiere und Pflanzen



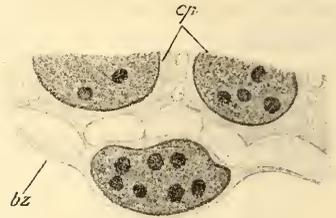
Textfig. 74.



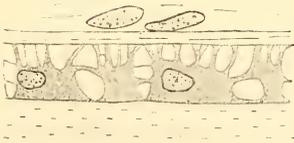
Textfig. 77.



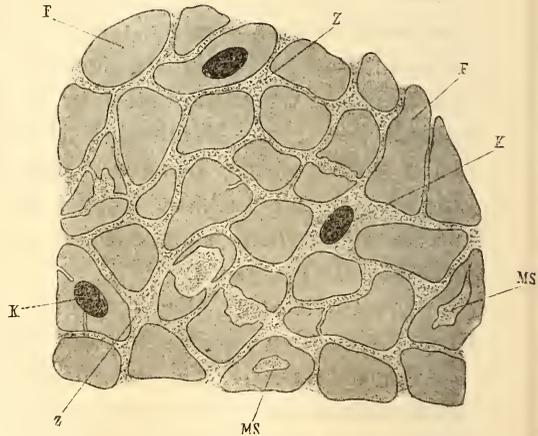
Textfig. 75.



Textfig. 78.



Textfig. 76.



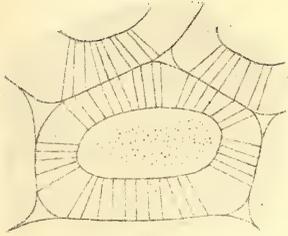
Textfig. 79.

- Fig. 74—79. Syncytien. Fig. 74. Netz von Bindegewebszellen mit großen spärlichen Kernen aus einem Follikel einer PEYERSchen Drüse des Kaninchens. Aus KÖLLIKER, Gewebelehre.
- Fig. 75. Netzförmig verbundene Bindegewebszellen der mittleren Lage des Coriums eines *Axolotl* von 137 mm Länge. Aus SCHUBERG, Untersuch. über Zellverbindungen. Diese Zeitschr. Bd. LXXIV. 1903.
- Fig. 76. *Loligo vulgaris*. Das den Schnabel ausscheidende Epithel im Querschnitt.
- Fig. 77. *Ophidium barbatum*. Querschnitt durch die Epidermis. Fig. 76 u. 77 aus ΣΤΟΥΝΙΩΝ, Über einige Modifikat. des Epithelgew. Sitzungsber. d. königl. böhm. Ges. d. Wiss. Math.-naturw. Kl. 1899.
- Fig. 78. Verbindung der untersten Schicht der Epidermiszellen *ep* mit einer Bindegewebszelle *bz*. *Axolotl*, 137 mm lang. Aus SCHUBERG, Untersuch. über Zellverbindungen. Diese Zeitschr. Bd. LXXIV. 1903.
- Fig. 79. *Anodonta*. Schließmuskel, quer. *F*, kontraktile Substanz; *K*, Kern; *MS*, Marksubstanz; *Z*, zwischen den Muskelfasern liegende Substanz. Aus WACKWITZ, Beitr. zur Histol. der Molluskenmuskulatur usw. Zool. Beitr. III. Bd.

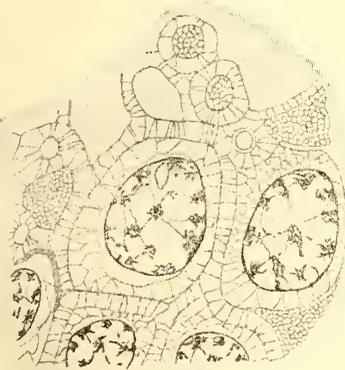
häufig nur eine einzige mehrkernige Protoplasmamasse darstellen (z. B. *Actinosphaerium*, *Caulerpa*), ist allgemein bekannt.

b) Auch embryonal kommen Syncytien vor und spielen oft bei der Histogenese eine große Rolle.

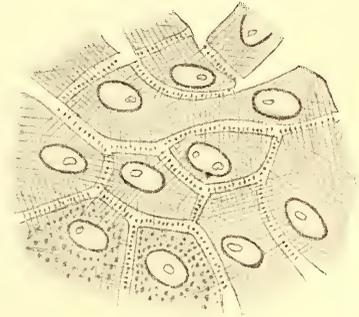
So stellt zunächst, wie wir wissen, das Insektenei anfangs ein vielkerniges Syncytium dar, in dem erst später Differenzierungen im Sinne der Zellen eintreten. Dasselbe gilt von dem Dottersyncytium (H. VIRCHOW) resp. den Merocyten (RÜCKERT) meroblastischer Eier. Gleiche Verhältnisse kehren bei den Pflanzen in dem protoplasmatischen Wandbelag des Embryosackes der Phanerogamen wieder. Andererseits ist von verschiedener Seite beobachtet worden, daß auch die Furchungskugeln noch untereinander im organischen Zusammenhang bleiben¹.



Textfig. 80.



Textfig. 81.



Textfig. 82.

Fig. 80—82 Einheitlichkeit des Mitoms aller Zellen eines Gewebes. Fig. 80. Zellen aus dem Endosperm von *Chamaerops excelsa* aus der Peripherie des Endosperms. Nach A. MEYER. Aus O. HERTWIG, Die Zelle und die Gewebe. II.

Fig. 81. *Myxine glutinosa*. Hornzahn. Aus der Mitte des Pokalzellenkegels. Schnitt aus STUDNÍČKA, Über einige Modifikationen des Epithelgewebes. Sitzungsber. d. königl. böhm. Ges. d. Wiss. Math.-naturw. Klasse. 1899.

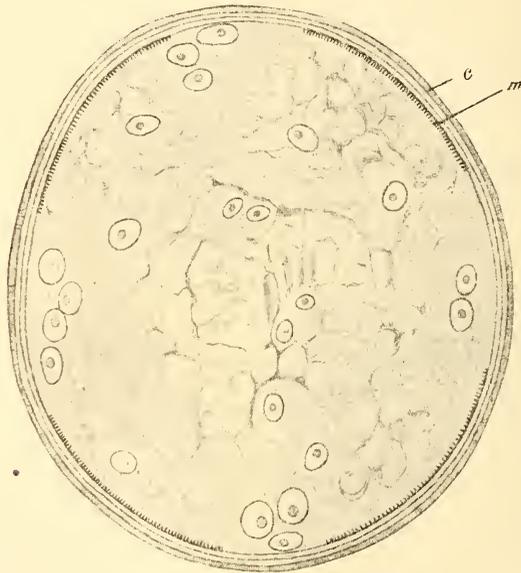
Fig. 82. Feiner Schnitt aus der mittleren Partie der Keimschicht der menschlichen Haut. Zellfibrillen und Intercellularbrücken mit knopfartigen Verdickungen. Aus REINKE, Zellstudien. Arch. f. mikr. Anat. 1894.

Besonders instruktiv nach dieser Richtung ist die Entwicklung der Echinorhynchen, insofern es hier bei der Entstehung der Gewebe überhaupt nicht zu einer Zellbildung kommt, sondern der ganze

¹ Vgl. bes. SEDGWICK, The Developm. of the Cape Species of *Peripatus*. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXVI u. HAMMAR, Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLV u. XLVI.

mächtige Hautmuskelschlauch sich von vornherein syncytial anlegt. Der Embryo der Echinorhynchen enthält nämlich in seinem Innern eine vielkernige Protoplasmamasse, von der sich peripher zuerst ein durchaus einheitlicher vielkerniger Protoplasmamantel ablöst, aus dem die Hypodermis hervorgeht, worauf ein zweiter gleich syncytialer Plasmamantel zur Absehnürung kommt, der die Muskulatur liefert.

c) Besonders lehrreich ist der bei der Genese der verschiedensten Gewebe wiederkehrende Befund, daß anfangs zwar mehr oder weniger deutlich gesonderte Zellen



Textfig. 83.

Bradynema rigidum. Vorderende, quer. c, Cuticula; m, Muskulatur. Aus O. ZUR STRASSEN, *Bradynema rigidum*. Diese Zeitschr. Bd. LIV.

aufzutreten, daß diese aber noch nicht differenziert sind; erst nachdem dieselben zu einem Syncytium verschmolzen sind, erfolgt die verschiedenartige gewebliche Ausbildung.

Solche Angaben liegen z. B. von GRÜNBERG für die Entwicklung der Ovarien der Lepidopteren vor. GRÜNBERG betont, daß die hier anfangs vorhandenen Keimzellen noch ein völliges gleichwertiges Zellmaterial darstellen, und erst in dem Syncytium, zu welchem diese Keimzellen verschmelzen, die Differenzierung von Keimbläschen, Nährzellkernen (und Follikelzellkernen)¹ eintritt. Die Eier, Nährzellen

¹ Vgl. oben S. 88 die Anm. 2.

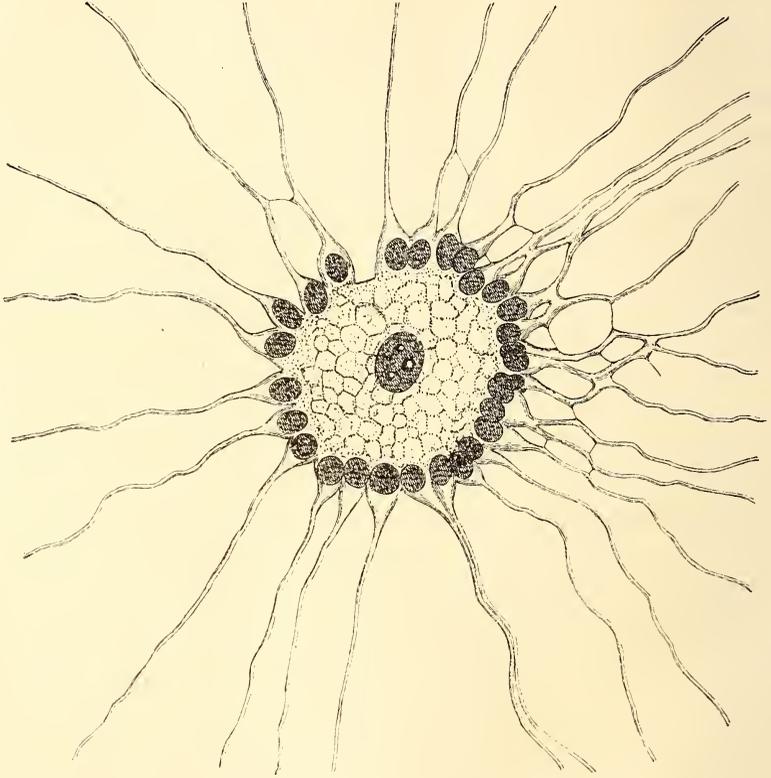
und Follikelzellen gehen also durchaus nicht je aus einer Keimzelle resp. Embryonalzelle hervor.

Genau dieselben Verhältnisse beobachtete GOETTE bei der Entstehung der Spinalganglien der Unke. Auch hier verschmelzen die Leiber der früheren Embryonalzellen zu einer einheitlichen, vielkernigen Grundsubstanz, in welcher eine Differenzierung der ursprünglich gleichen Kerne eintritt, insofern die Mehrzahl derselben größer und kugelig wird und den Ausgangspunkt für die Ganglienzellen bildet, während der Rest der Grundsubstanz, welcher nicht zur Entstehung von Ganglienzellen verwertet wird, kleine längliche Kerne enthält und sich zur Neuroglia (von GOETTE als Bindegewebe bezeichnet) umbildet. Die Spinalganglienzelle der Unke ist demnach nach GOETTE ebenfalls nicht das Äquivalent einer Embryonalzelle, sondern das Differenzierungsprodukt eines Syncytiums (vgl. oben S. 22). Auch im Rückenmark entstehen die Ganglienzellen und Neurogliazellen aus dem Syncytium des Zentralkanalepithels (vgl. oben S. 76 und Textfig. 48).

Eine gleiche Auffassung trifft wahrscheinlich auch das Richtige für die Histogenese der glatten Muskulatur. Heute wird allgemein die Ansicht vertreten, daß die glatte Muskelfaser der Wirbellosen wie der Wirbeltiere je das Äquivalent einer Zelle ist. Ich selbst habe diese Ansicht vor 20 Jahren sehr entschieden für die Chätopoden verfochten, bin aber im Laufe der letzten Jahre von dieser Auffassung durchaus zurückgekommen und glaube heute, daß die glatte Muskelfaser, wie ich oben (vgl. S. 89 ff.) ausführlich zu begründen versucht habe, genau wie die Spinalganglienzellen nach GOETTE und die Zellelemente des Insektenovariums nach GRÜNBERG syncytial entstehen. Die Intercellularbrücken, welche für die glatten Muskelfasern der Wirbeltiere von vielen Autoren angegeben werden (von andern aber gelegnet werden, wie ich glaube mit Unrecht, da sie bei den Wirbellosen, besonders deutlich und entwickelt bei den großen Muskelzellen der Nematoden, zweifelsohne existieren vgl. oben), deuten noch auf diese syncytiale Entstehung der glatten Muskelfasern hin. Wahrscheinlich werden spätere Untersuchungen dasselbe auch für die quergestreifte Muskelfaser (Primitivbündel) der Wirbeltiere und Arthropoden lehren (vgl. oben S. 96).

d) Bei der (unter Nr. c) gegebenen Deutung der glatten Muskulatur wird auch das ganz eigenartig gebaute Oesophagusgewebe von *Ascaris* verständlich. Der Oesophagus besteht nämlich aus einer

durchaus einheitlichen Grundsubstanz, welche gleichzeitig erstens eine dicke Cuticula, zweitens mächtige Stützfasern verschiedener Systeme und drittens sehr entwickelte Muskelfibrillen, die sogar quer gestreift sein sollen, erzeugt (vgl. Fig. 31, Taf. III). Wir haben hier also eine Protoplasmamasse vor uns, welche an gewisse Infusorien erinnert, z. B.



Textfig. 84.

Junge Chromatophore mit großem Centalkern und vielen peripheren kleineren Kernen. Aus CHUN Über die Natur und Entwicklung der Chromatophoren bei den Cephalopoden. Verhandl. d. Deutsch. Zoolog. Gesellsch. 1902.

an *Vorticella*, *Stentor*, deren Protoplasma sich ebenfalls nach der verschiedensten Richtung hin differenziert, unter anderm auch Muskelfibrillen erzeugt, nur daß hier ein einziger Kern vorliegt.

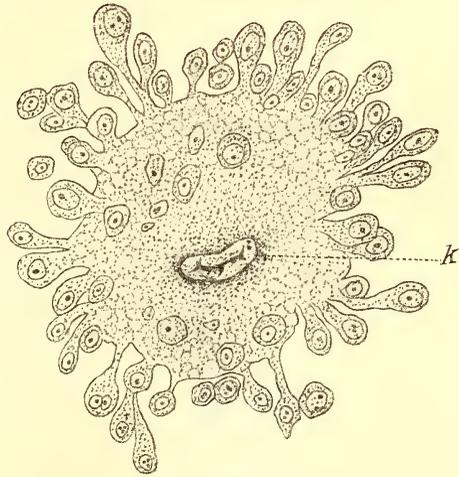
e) Gewissermaßen ein Bindeglied zwischen den durch kontraktile Substanz ausgezeichneten Protozoen und den Syncytien der Ovarien und der Spinalganglien stellen die Chromatophoren der Cephalo-

poden nach CHUN dar, insofern hier (vgl. Textfig. 84) aus einer einzigen Zelle durch fortgesetzte Kernteilung ein mehrkerniges Syncytium entsteht, dessen Kerne anfangs ebenfalls qualitativ gleich sind, später sich aber in einen großen Zentralkern und viele periphere kleine Kerne sondern, welche letztere die Zentren für die von der Zelle peripher abtretenden Radiärmuskelfasern abgeben, die integrierende Teile der Chromatophorenzellen bleiben.

Ähnlich liegen nach meiner Auffassung die Verhältnisse bei der VERSONSchen Zelle des Insektenhodens (vgl. Textfig. 85 und oben S. 86—88).

f) Noch beweisender für die Hinfälligkeit des heutigen Zellbegriffs ist die Tatsache, daß viele der als Zellen angesehenen Bildungen Produkte von mehreren, meist sogar von ganz verschiedenartigen Zellen sind.

Dies gilt zunächst von vielen Eizellen. So gibt DOFFLEIN für die Tubularien an, daß das Ei durch Vereinigung einer Anzahl von Keimzellen syncytial entstehe, und zwar derart, daß nur der eine Kern des Syncytiums zur kräftigen Ausbildung gelangt und zum Keimbläschen wird, während die andern zugrunde gehen. Dasselbe nimmt auch LABBÉ für die Tubularien an, er sieht



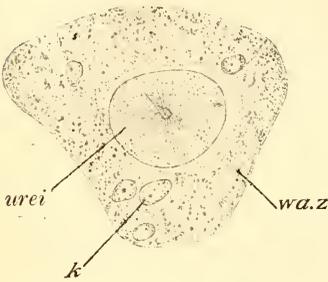
Textfig. 85.

VERSONSche Zelle mit Spermatogonien von *Bombyx mori* (nach TOYAMA). k, Kern der VERSONSchen Zelle.

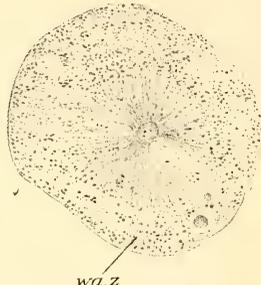
das Ei als ein durch Verschmelzung mehrerer Oocyten entstandenes Plasmodium an, in dem die nicht zu Keimbläschen werdenden Zellen später verschwinden. C. SCHNEIDER, welcher ein Gleiches bei *Synapta* beobachtete (vgl. Textfig. 86—89), trennt die am Aufbau des Eies beteiligten Zellen einerseits in Urei und andererseits in Wachstumszellen und bezeichnet das durch die Verschmelzung dieser beiden Zellarten entstandene definitive Ei als Mutterei. Auch in dem *Synapta*-Ei gehen die Kerne der Wachstumszellen vollständig verloren,

und das Mutterei zeigt auch nicht mehr die geringste Spur seiner syncytialen Entstehung.

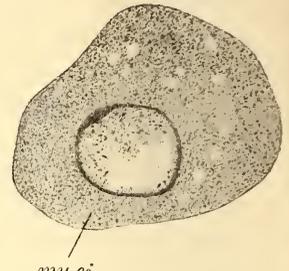
In andern Fällen bleiben von den Wachstumszellen die Kerne noch lange erhalten, so bei den Ascidien (vgl. Textfig. 90), deren Wachstumszellen meist als Testazellen bezeichnet werden, ebenso bei



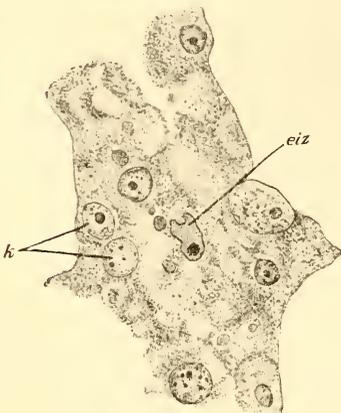
Textfig. 86.



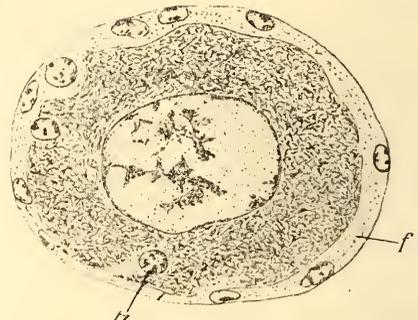
Textfig. 87.



Textfig. 88.



Textfig. 89.

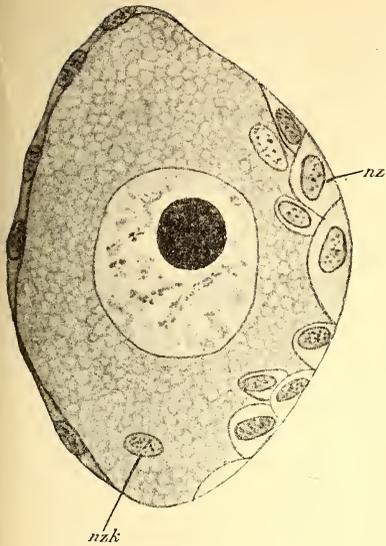


Textfig. 90.

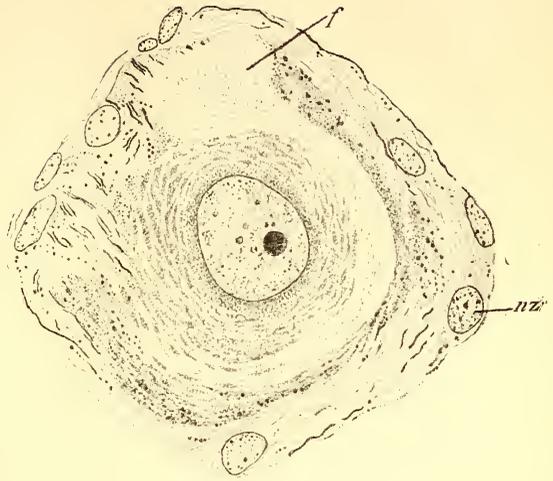
Fig. 86, 87, 88. *Synapta diligata*. Entwicklung der Eizellen. *urei*, Urei; *wa.z*, Wachstumszellen; *k*, Kern der Wachstumszellen. Fig. 86, Urei noch deutlich, Fig. 87, in Verschmelzung, Fig. 88, Mutterei. Fig. 89. *Tubularia mesembryanthemum*. Wachstum der Eizellen. *eiz*, Eizelle in Verschmelzung mit Wachstumszellen (*k*, Kern derselben) begriffen. Fig. 86–89 aus SCHNEIDER, Vergl. Histologie
Fig. 90. Junges Ei von *Distaplia occidentalis*. *f*, Follikel epithel; *tz*, Testazelle (nach BANCROFT.)

Helix (vgl. Textfig. 91) u. a. Diese Kerne finden sich oft tief im Innern der Eizelle, nicht selten dicht beim Kern, und zeigen bisweilen noch karyokinetische Teilungen, der beste Beweis, daß es sich bei dieser Vereinigung von Ei- und Wachstumzelle nicht lediglich um eine Phagocytose der letzteren von seiten der ersteren handelt, wie von manchen Seiten geglaubt wird.

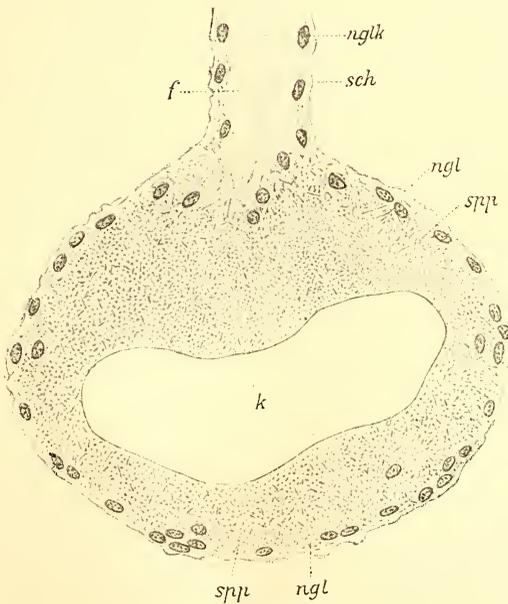
Genau wie bei den eben beschriebenen Eizellen liegen die



Textfig. 91.



Textfig. 92.



Textfig. 93.

Fig. 91. Eierstocksei von *Helix pomatia*. *nz*, Nährzelle; *nzk*, Nährzellkern (nach P. Onst).

Fig. 92. Ganglienzelle von *Astacus fluviatilis*. Aus C. SCHNEIDER, Vergleichende Histologie. *f*, Fortsatz der Ganglienzelle; *nz*, Neurogliazelle.

Fig. 93. *Pleurobranchus*. Ganglienzelle. Aus RÖHDE, Ganglienzelle und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLII. *f*, Fortsatz der Ganglienzelle; *k*, Kern der Ganglienzelle; *ngl*, Neuroglia; *nnglk*, Neuroglia-kern; *spp*, grobes Spongionplasma der Ganglienzelle; *sch*, Scheide der Ganglienzelle.

Verhältnisse bei den Ganglienzellen. Auch an ihrem Aufbau beteiligen sich zwei ganz verschiedene Zellarten (vgl. Fig. 1—14, Taf. I). Den Wachstumszellen der Eier entsprechen hier die Neurogliazellen. Die Übereinstimmung zwischen den Eiern und Wachstumszellen einerseits und den Ganglienzellen und Neurogliazellen andererseits ist diesbezüglich eine ganz auffallende, besonders gilt dies von den Fällen, in denen die Wachstumszellen bzw. Neurogliazellen um die Eier (vgl. Textfig. 90, 91), bzw. Ganglienzellen (vgl. Fig. 7—14, Taf. I und Textfig. 92, 93) follikelartig angeordnet sind. Alle Modifikationen, die in dem einen Falle auftreten, finden sich im andern Falle wieder, wie ich oben ausführlich dargelegt habe. Auch hier treten die Neurogliakerne sehr häufig tief im Innern der Ganglienzelle (Fig. 6, Taf. I und Textfig. 93) auf, nicht selten in großer Menge. Meist erscheinen sie als freie Kerne im Ganglienzellprotoplasma, bisweilen zeigt sich in ihrer Umgebung noch ein Rest des Neurogliagewebes.

Diese engen Beziehungen von Ganglienzelle und Neuroglia sind bereits von mir vor mehreren Jahren ausführlich beschrieben und in der Neuzeit im wesentlichen von HOLMGREN bestätigt, aber anders gedeutet worden. Auch er sah den Ganglienzelleib durchsetzt von »Ausläufern zunächst befindlicher multipolar gestalteter Zellen«, welche sich vielfach verzweigten und im Ganglienzellkörper ein eigenartiges Spongioplasma bildeten, das er Trophospongium nennt, genau wie ich es von den Neurogliazellen beschrieben hatte (vgl. z. B. Fig. 1, Taf. I, bzw. Photogr. 1 und die Textfig. 2, S. 12 und 4, S. 30, bzw. die Photogr. 3—9); auch er beobachtete, daß diese Trophospongien einem beständigen Wechsel unterworfen sind, was ich ebenfalls früher für die intracelluläre Neuroglia der Ganglienzelle nachgewiesen hatte. Während ich aber die engen Beziehungen zwischen Ganglienzelle und Neuroglia für primäre halte, die mit der Entstehung der Ganglienzelle in der oben (vgl. S. 11—41 u. S. 47 ff.) ausführlich angegebene Weise im Zusammenhang stehen, glaubt HOLMGREN, daß seine Trophospongien genetisch den Ganglienzellen nicht zugehören, sondern daß es sich um eine sekundäre Bildung der Ganglienzellen handelt, die mit der Ernährung derselben in Beziehung steht, »daß die Nervenzellen«, wie er schreibt, »mit einer trophischen Organisation ausgestattet wären, die ursprünglich von andern multipolar gestalteten Zellen herrührte«, und daß die Saftkanälchen, wie er zuerst die Trophospongien nannte, »den morphologischen Ausdruck gewisser Phasen der stofflichen Einwirkung der Nervenzellen und der zugehörigen intrakapsulären Zellen aufeinander ausmachen« (vgl. Ausführlicheres oben).

Wir werden gleich sehen, daß die bei der Regeneration und der Neubildung der Ganglienzellen sich abspielenden Vorgänge durchaus für die von mir vertretene Auffassung der Neuroglia sprechen.

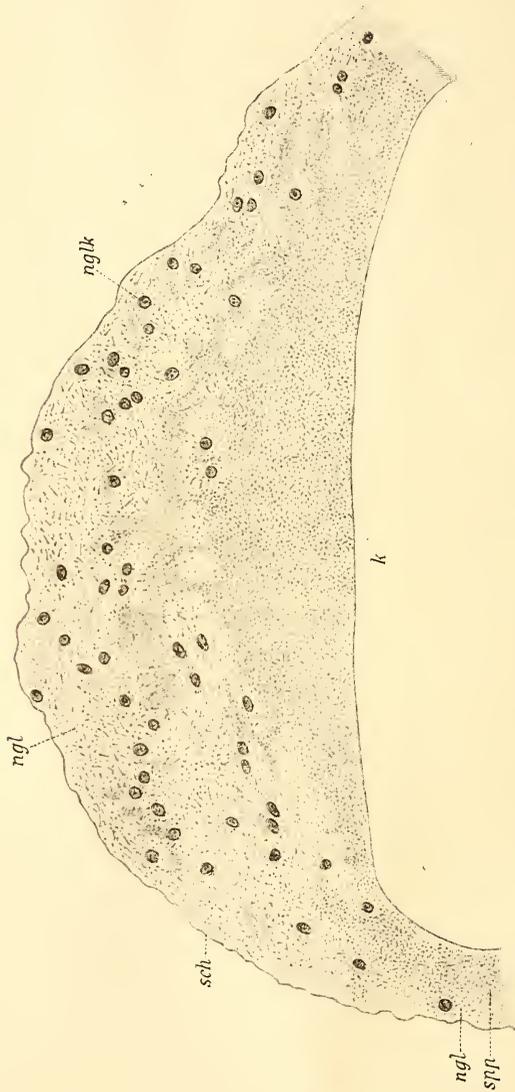
Mag dem da sein, wie da wolle, fest steht jedenfalls auch nach HOLMGREN, daß an dem Aufbau der Ganglienzellen und an dem in denselben sich abspielenden Lebensvorgängen zwei ganz verschiedene Zellarten beteiligt sind, ein Befund, der sich mit dem herkömmlichen Zellbegriff absolut nicht vereinigen läßt.

Ich habe schon in meinen früheren Arbeiten betont, daß die Ganglienzellen in Anbetracht ihrer engen Beziehungen zu der Neuroglia nicht mehr als Zellen in dem landläufigen Sinne, jedenfalls nicht als morphologische, sondern höchstens noch als physiologische Einheiten aufgefaßt werden könnten. Ebenso hat BÜTSCHLI mit Bezug auf den engen Konnex, welchen NANSSEN (vgl. S. 18/19) für die Crustaceen zwischen Ganglienzelle und Neuroglia beschrieben hatte, bereits die Ansicht ausgesprochen, daß unter diesen Umständen die Ganglienzellen nicht mehr als Zellen angesprochen werden könnten. Die Verbindung zwischen Ganglienzelle und Neuroglia ist aber nach meinen oben geschilderten Befunden in sehr vielen Fällen noch ungleich inniger und ausgebildeter, als NANSSEN sie bei den Crustaceen gefunden hat.

Was aber für unsern Zweck besonders von Bedeutung wird, ist die Tatsache, daß HOLMGREN gleich entwickelte Trophospongien, wie er sie entsprechend meiner intracellulären Neuroglia bei den Ganglienzellen traf, bei den verschiedensten andern Zellen (bei den Drüsenzellen von Pankreas und Parotis, bei den Epithelzellen des Darmes, Magens, Nebenhodens, bei den Leberzellen, Oocyten u. a.) wiedergefunden hat. Auch HOLMGREN hat sich der Erkenntnis nicht verschließen können, daß die Trophospongien eine Einrichtung darstellen, welche sich nicht mehr mit unserm Zellbegriff vereinigen läßt. Er faßte daher alle die durch Trophospongien ausgezeichneten Körperzellen als Zellen I. Ordnung, d. h. als Zellen »von einer höheren physiologischen und damit auch höheren morphologischen Dignität« zusammen und stellt sie den der Trophospongien entbehrenden Zellen als Zellen II. und niedriger Ordnung gegenüber.

g) Von großer Tragweite für die Beurteilung des Wertes der Zelle ist ferner auch die Tatsache, daß sich in derselben oft Vorgänge derselben Art abspielen, wie sie in andern Organen vorkommen.

Dies gilt besonders von den Prozessen, welche sich bei der Regeneration erwachsener Ganglienzellen und dem Zerfall von Riesenganglienzellen, resp. bei der durch Fragmentierung des Kernes ein-



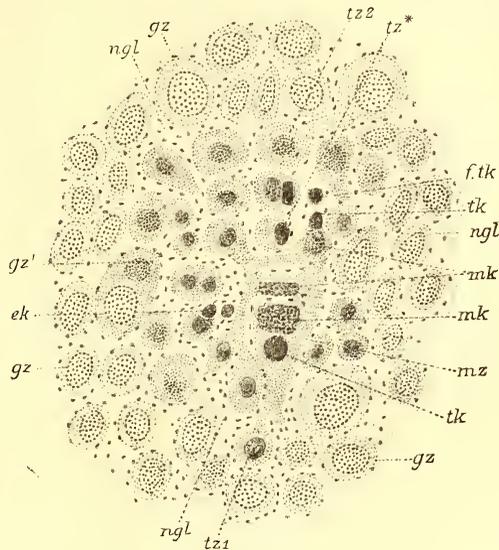
Textfig. 94.

Pleurobranchus. Ganglienzelle. Ursprung des Fortsatzes. *k*, Kern der Ganglienzelle; *ngl*, Neuroglia; *nglk*, Neurogliekern; *sfn*, grobes Spongtoplasma der Ganglienzelle; *sch*, Scheide der Ganglienzelle. Aus ROMOS, Ganglienzelle und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIII.

geleiteten Neubildung von jungen Ganglienzellen abspielen, die ich oben (S. 11—41 u. 47 ff.) an der Hand ausführlicher Zeichnungen und entsprechender Photographien eingehend geschildert und schon vor Jahren in mehreren Arbeiten kurz beschrieben habe. Dieselben zeigen

eine ganz auffallende Übereinstimmung mit der Osteogenese. Bei der letzteren ist es das osteogene Gewebe, welches zuerst den Knochen (resp. Knorpel) zerstört und dann aus sich neu entstehen läßt. Bei der Regeneration, bzw. bei der Neubildung der Ganglienzellen ist es die Neuroglia, welche dieselbe Rolle spielt. Auch sie vernichtet zuerst das Ganglienzellprotoplasma und baut es dann neu auf. Dabei bleibt die Ganglienzelle entweder (Regeneration, vgl. Textfig. 94, bzw. die Photogr. 12—14) samt ihrem Kern erhalten und es wird nur ein kleiner Teil von ihr vernichtet, bzw. neugebildet, oder die Ganglienzelle geht als solche zugrunde (vgl. Textfigur 95, 96 und die Fig. 1 bis 9, Taf. II, bzw. die Photogr. 24—34), dann zerstört die Neuroglia fast den ganzen alten Ganglienzelleib und erzeugt um die durch Teilung (Fragmentierung) des alten Mutterkernes hervorgegangenen Tochterkerne neue Ganglienzelleiber.

Diese Form der Neuentstehung der Ganglienzellsubstanz erinnert an die enchondrale Verknöcherung. Auch der perichondralen gleichlaufende Vorgänge spielen sich in der Ganglienzelle ab und zwar embryonal, stellen also auch hier das Primäre dar, wie auch in der Knochengenese die perichondrale Ossifikation das Frühere (phylogenetisch, wie ontogenetisch) ist. Denn nach GOETTES Untersuchungen an den Spinalganglien der Unke besitzen die neuangelegten Ganglienzellen nicht gleich eine fixe Grenze, sondern aus der umgebenden Grundsubstanz, die später zur Neuroglia wird, fügt sich ihnen fortwährend neues Protoplasma an (vgl. oben S. 22). Auch im ausgebildeten Tiere regenerieren nach meinen Untersuchungen die



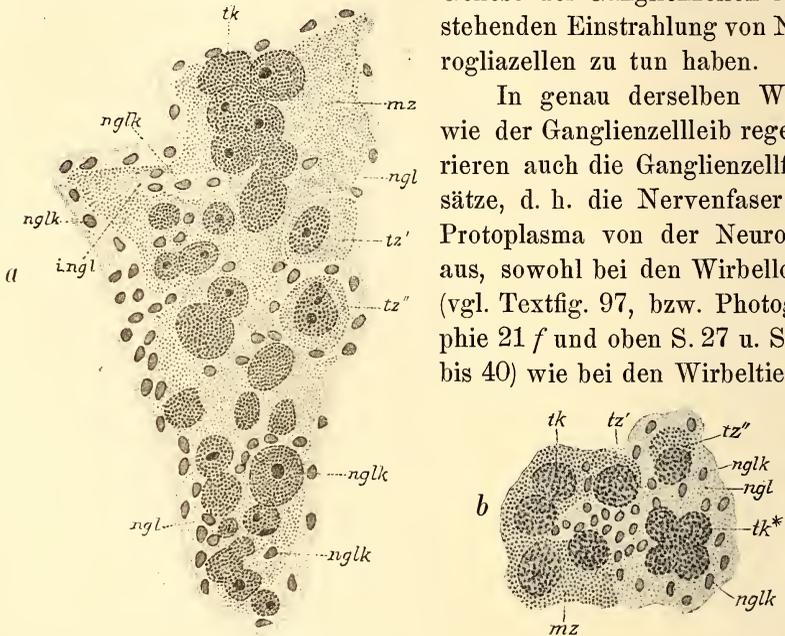
Textfig. 95.

Pleurobranchus. Zerfall einer Riesenganglienzelle und Neubildung von Ganglienzellen. Aus RONDE, Ganglienzellkern und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVII. 1896. *gz*, kleine, die zerfallende Riesenganglienzelle rings umgebende normale Ganglienzellen; *m-k*, zerfallender Kern der Riesenganglienzelle; *m-z*, Zelleib der Riesenganglienzelle; *n-gl*, Neuroglia; *tk*, Tochterkerne; *f-tk*, frei in der Neuroglia liegender Tochterkerne; *tz1*, *tz2*, *tz**, Tochterzellen.

Ganglienzellen oft noch an ihrer ganzen Peripherie in gleicher Weise ihr Protoplasma aus der umhüllenden Neuroglia.

Diese bei der Regeneration, resp. der Neubildung der Ganglienzellen sich abspielenden Vorgänge beweisen aufs deutlichste, daß wir es bei den engen Beziehungen zwischen der ausgebildeten Ganglienzelle und der Neuroglia im Sinne der Trophospongien HOLMGRENS mit einer primären Erscheinung und nicht mit einer sekundären der Genese der Ganglienzellen fernstehenden Einstrahlung von Neurogliazellen zu tun haben.

In genau derselben Weise wie der Ganglienzelleib regenerieren auch die Ganglienzellfortsätze, d. h. die Nervenfasern ihr Protoplasma von der Neuroglia aus, sowohl bei den Wirbellosen (vgl. Textfig. 97, bzw. Photographie 21 f und oben S. 27 u. S. 37 bis 40) wie bei den Wirbeltieren.



Textfig. 96 a und b.

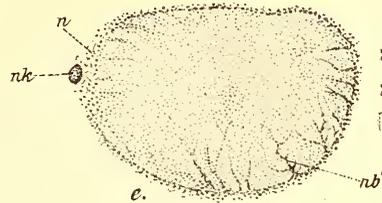
Limax. Durch Segmentierung des Kerns eingeleiteter Zerfall einer Riesenganglienzelle und Neubildung von Ganglienzellen. *mz*, Zelleib der zerfallenden Ganglienzelle (Mutterzelle); *ngl*, Neuroglia; *nglk*, Neuroglialkern; *i.ngl*, intracelluläre Neuroglia; *tk*, *tk**, Tochterkern; *tz'*, *tz''*, Tochterzellen. Aus ROHDE, Ganglienzellkern und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVII. 1896.

Für die letzteren hat zuerst MAYER¹ nachgewiesen, daß im normalen Nerven eine De- und Regeneration von Nervenfasern vorkommt, welche, wie fast alle Autoren berichten, stets besonders durch eine sehr starke Vermehrung der SCHWANNschen Zellen, resp. Kerne, die den Neurogliazellen, bzw. Neuroglialkernen entsprechen, charakterisiert wird. Die SCHWANNschen Zellen, resp. Neurogliazellen sind es auch

¹ S. MAYER, Über Vorgänge der Degeneration und Regeneration im unversehrten peripheren Nervensystem. Zeitschr. f. Heilkunde. 1881. Bd. II.

hier, welche, wie v. BÜNGNER¹ berichtet, die Markscheide und den alten Achsenzylinder vernichten, sich an deren Stelle setzen und schließlich den neuen Achsenzylinder aus sich hervorgehen lassen. Degeneration und Regeneration sind, genau wie ich es für die Ganglienzellen der Wirbellosen beschrieben habe, auch im Achsenzylinder der Wirbeltiere nach v. BÜNGNER weder zeitlich noch räumlich zu trennen, letztere schließt sich unmittelbar an erstere an und verläuft zum großen Teil ganz gleichzeitig mit ihr.

Bei der Osteogenese werden die indifferenten Bindegewebszellen, welche als osteogene Substanz in den verkalkten Knorpel eindringen, erst zu Knorpelmarkzellen, später teils zu Knochenmarkzellen, teils zu Osteoblasten, von denen die Entstehung des Knochengewebes ausgeht. O. HERTWIG² deutet die so verschiedene Tätigkeit derselben Zellen durch einen Funktionswechsel der Zellen. Dies trifft wahrscheinlich auch für die bei der Regeneration, resp. Neubildung von Ganglienzellen tätige Neuroglia das Richtige (vgl. unten S. 143).



Textfig. 97.

Pleurobranchaea. Fortsatz einer Ganglienzelle im Querschnitt. *n*, Neuroglia; *nk*, Neuroglia-kern; *nb*, baumförmig sich verästelnde Fortsätze der Neuroglia. Aus ROHDE, Ganglienzelle, Achsenzylinder usw. Arch. f. mikr. Anat. 1895. Bd. XLV.

Bedeutsam ist ferner, daß dieselben Vorgänge, die sich in der Ganglienzelle, resp. deren Fortsatz abspielen, sich auch in der Punktsubstanz der Nerven und des Bauchmarks, resp. Ganglien, d. h. also in ganzen Geweben oder Organen wiederholen. Hier sind es die von mir in meinen früheren Arbeiten als Kommissurenzellen und Medianzellen beschriebenen Zellen, welche Neurogliazellen der gleichen Art und Bedeutung darstellen, wie wir sie eben bei den Ganglienzellen kennen gelernt haben, und mit ihren Fortsätzen in der Punktsubstanz in derselben Weise sich auflösen wie in der Ganglienzelle und oft wieder in ferner Übereinstimmung mit den Ganglienzellen nur in ihren Kernen erhalten bleiben. Die mir früher in ihrer Bedeutung unklar gebliebenen Kommissurenzellen, Medianzellen, bzw. freien Kerne der Punktsubstanz des Bauchmarks und der Nerven finden so ihre natürlichste Erklärung (vgl. oben S. 37—40).

¹ v. BÜNGNER, Über die Degenerations- u. Regenerationsvorgänge in Nerven nach Verletzungen. Beiträge zur pathol. Anat. u. zur allgemeinen Pathologie. Herausgeg. von ZIEGLER. Bd. X. 1891.

² O. HERTWIG, Die Zelle und die Gewebe.

2. Selbständigkeit des Kernes.

Bekannt ist, daß die Kerne der Zellen oft Wanderungen ausführen. Besonders deutlich treten solche bei den Befruchtungsvorgängen zutage. So wandern die Wanderkerne der Infusorien aufeinander zu, resp. auf der die beiden in Copulation befindlichen Infusorien verbindenden Protoplasmabrücke beieinander vorüber, desgleichen zieht bei den Metazoen der Samenkern dem Eikern entgegen. Auch in vegetativen Zellen steuert der Kern stets den Punkten des größten Stoffwechsels zu usw.

Daß diese Bewegung nicht lediglich passiv durch Protoplasmastromung hervorgerufen wird, sondern eine aktive von dem Kern selbst ausgehende ist, dafür spricht einerseits die eben berührte Beobachtung, daß die Wanderkerne der Infusorien in entgegengesetzter Richtung beieinander vorüberziehen, und ein gleiches in vegetativen Zellen der Pflanzen auch Kern und Chlorophyllkörner, auf deren Bewegungsfähigkeit ich unten noch zurückkomme, tun, andererseits die von KORSCHULT bei den Ovarien der Insekten beobachtete Tatsache, daß die Kerne der Eier und der sogenannten Doppelzellen nach Art der Amöben pseudopodienartige Fortsätze von oft großer Zahl und Länge entsenden. Auch der Eikern der Wirbeltiere zeigt oft eine Unmenge von amöboiden Fortsätzen, wie ich dies für *Cobitis* im I. Teil dieser Zelluntersuchungen¹ beschrieben und abgebildet habe, und FICK² es schon vorher nachgewiesen hatte.

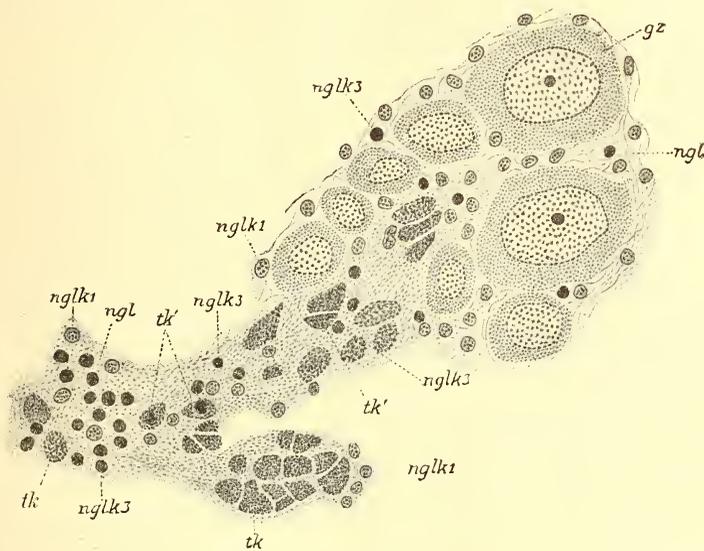
Zweifelsohne selbständige Bewegungen führen schließlich die Kerne der oben eingehend geschilderten chromophilen Ganglienzellen der Wirbeltiere (vgl. Fig. 1—8, Taf. III) aus. Der Zelleib stirbt ab und verändert vollständig seine Struktur. Die ursprünglich zentralen Zellkerne dagegen resp. ihre Teilstücke wandern nach der Peripherie der Zelle und verlassen diese schließlich ganz, während sie gleichzeitig ihre ursprüngliche Gestalt verlieren und die mannigfachste Form annehmen, welche offenbar durch ihre Bewegung bedingt ist. Da, wie bemerkt, der Zelleib zugrunde geht, so können auch die Wanderungen der Kerne nicht durch Protoplasmastromungen der chromophilen Zellen hervorgerufen werden.

Ganz besondere Selbständigkeit der Bewegung gewinnen die

¹ l. c.

² FICK, Mitteilungen über die Eireifung bei Amphibien. Verh. Anat. Ges. Tübingen. Ergänzungsheft zu Bd. XVI d. Anat. Anz.

Kerne aber in den Syncytien, welchen wir im tierischen Körper in der Mehrzahl der Fälle statt der Zellen begegnen. Namentlich lehrreich diesbezüglich ist die Beobachtung von KAISER¹, daß bei der Entwicklung der Echinorhynchen (vgl. oben S. 97) von dem zentralen kernhaltigen Syncytium des Embryos sich bei der Entstehung der Muskulatur peripher ein Plasmamantel ablöst, welcher anfangs ganz kernlos ist und erst nach einiger Zeit seine Kerne von dem zentralen Syncytium dadurch erhält, daß diese am hinteren Ende in den Protoplasmamantel eintreten und hier sich zerstreuen, ähnlich wie in



Textfig. 98.

Helix. Zerfallende [Ganglienzelle. Teilung des Kerns durch Fragmentierung. Ablösung von kleinen nucleolusartigen Kernteilen *nglk3'* von den Kernstücken *tk'* und Übertritt der nucleolusartigen Kernteile in die Neuroglia *ngl*, in der sie als freie Kerne (*nglk3*) erhalten bleiben. *gz*, kleine normale, die zerfallende Ganglienzelle rings umschließende Ganglienzellen; *nglk1*, typische Neurogliakerne. Aus ROHDE, Ganglienzellkern und Neuroglia. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLVII. 1896.

dem ebenfalls anfangs als mehrkerniges Syncytium erscheinenden Insekten die zentralen Kerne erst später sich allmählich im Protoplasmaleib der Eizelle verteilen, um dann die Furchung hervorzurufen.

Im Zusammenhange mit dieser selbständigen Bewegungsfähigkeit der Kerne steht auch ihr Vermögen gewisse Stoffe aufzunehmen, zu transportieren und an bestimmten Stellen des Körpers, an denen sie gebraucht werden, abzuladen. Wenigstens sprechen viele Befunde für eine solche Auffassung.

¹ l. c.

Namentlich instruktiv nach dieser Richtung sind die in der Neuroglia auftretenden Kerne, so zunächst bei den Gastropoden. Hier besitzen die Neurogliakerne oft (vgl. Fig. 15—17, Taf. I) sehr verschiedene Form, Größe und Struktur. Die kleinsten Kerne (*nglk''*) gehen aus den größeren (*nglk* und *nglk'*) durch Abschnürung hervor, wandern in der Neuroglia umher und schließlich in die Ganglienzellen ein, um hier sich aufzulösen.

Wie von den großen Neurogliakernen, so trennen sich auch von den Kernen der zerfallenden Riesenganglienzellen (vgl. oben S. 11—41 und 47 ff. und Textfig. 98, S. 127 bzw. Phot. 32) kleine nucleolusartige Teile *nglk3'* ab, die in die Neuroglia übertreten, hier als vollständig selbständige Kerne *nglk3* erscheinen und wahrscheinlich zuletzt ebenfalls in andere Ganglienzellen eintreten.

Auch bei den Wirbeltieren dringen die Neurogliakerne in die Ganglienzellen ein und lösen sich in dem Protoplasma ebenfalls körnig auf (vgl. bes. Fig. 12—29, Taf. III). Besonders interessant sind hier die beim Untergange der sog. chromophilen Ganglienzellen zutage tretenden, oben (S. 103 ff.) ausführlich geschilderten Befunde, insofern sie es wahrscheinlich machen, daß die Neurogliakerne auch die Fähigkeit haben zerfallende Gewebsteile, im vorliegenden Falle Kernstücke, in sich aufzunehmen, um sie bei ihren Wanderungen andernorts wieder zu verwerten (vgl. Fig. 1—4, Taf. III).

Die Neurogliakerne zeigen also in ihrem Verhalten eine große Übereinstimmung mit den Leukocyten. Betont sei, daß es sich bei den von mir beobachteten Fällen nicht etwa um sehr protoplasmaarme Leukocyten, sondern um wirkliche Neurogliakerne handelt, die auch von anderer Seite als solche erkannt worden sind, so z. B. von VALENZA¹, der lange die intracellulären Neurogliakerne der Wirbeltiere geleugnet, später sich aber folgendermaßen über sie ausgelassen hat: »J'ai eu l'occasion d'étudier l'écorce cérébrale d'un *Delphinus Delphis*, adulte et normal, de la Station zoologique de Naples, et j'ai pu constater, surtout dans les cellules pyramidales, la présence de noyaux de la neuroglie groupés et accolés à ces cellules, et on pouvait les observer même dans le cytoplasma nerveux de ces dernières. Quelle en est leur valeur? Peut-être ne sont-ils pas étrangers à l'évolution ultérieure de la cellule nerveuse et à la formation de jeunes cellules nouvelles.«

Das Auffallende dieses Befundes resp. meiner Auffassung wird etwas gemildert, wenn man berücksichtigt, welch große Selbständigkeit die Kerne bei den Befruchtungs- und Teilungsvorgängen im Tier- und Pflanzenreich zeigen.

¹ Compt. rend. 1896.

Wahrscheinlich kommen im Tierreich gleich selbständig sich bewegende und wirkende Kerne, wie es die von mir beschriebenen Kerne der großen Neurogliasynectien sind, viel häufiger vor, als allgemein angenommen wird. Bekannt ist, daß junge Leucocyten selbst bei starker Vergrößerung einen Protoplasmaleib nicht erkennen lassen. Vielleicht sind auch die im zentralen Nervensystem der Wirbeltiere vorkommenden freien Kerne der Autoren bezüglich der Selbständigkeit den von mir beobachteten an die Seite zu stellen.

3. Die Zellen setzen sich aus Chondren (Granula) zusammen, welche die eigentlichen Elementarorganismen des tierischen und pflanzlichen Körpers darstellen.

Wir haben also gesehen:

1) daß der tierische (wie der pflanzliche) Körper sich zum weit-aus größten Teil nicht aus gesonderten Zellen, sondern aus Synectien aufbaut, welche sehr häufig nur als mehrkernige durchaus einheitliche Protoplasmamassen erscheinen;

2) daß auch embryonal die Synectien eine große Rolle spielen, daß ganze Gewebe von vornherein schon als Synectien angelegt werden, daß in andern Fällen zwar mehr oder weniger deutlich zellähnliche Bildungen embryonal zur Sonderung kommen, daß diese Embryonalzellen aber ein ganz gleichwertiges Zellmaterial darstellen, und die gewebliche Differenzierung erst erfolgt, nachdem die Embryonalzellen zu Synectien verschmolzen sind;

3) daß eine Zelle, wie die Chromatophore der Cephalopoden nach CHUN, viele der Form wie der Qualität nach ganz verschiedene Kerne enthalten kann, welche alle durch Teilung aus einem einzigen Kerne hervorgehen;

4) daß viele der als Zellen aufgefaßten Bildungen Produkte von mehreren oft ganz verschiedenartigen Zellen darstellen;

5) daß in der einzelnen Zelle sich häufig Prozesse genau derselben Art wie in ganzen Organen abspielen;

6) daß die Zellen oft Fremdkörper enthalten, alles Befunde, welche sich mit der heute allgemein vertretenen Auffassung von dem Wesen der Zelle nicht vereinigen lassen, welche vor allem beweisen, daß die Zellen keine Elementarorganismen darstellen, dagegen durchaus im Einklang mit der von ALTMANN begründeten Granulalehre stehen, nach welcher die Zelle ein Synectium von Granula ist, welche die eigentlichen Elementarorganismen des

tierischen Körpers darstellen. Je tiefer ich in den Bau der Zelle ein-
dringe, desto mehr überzeuge ich mich von der Richtigkeit dieser
Theorie, wie überhaupt sich von Jahr zu Jahr die Zahl der Anhänger
derselben mehrt¹.

Auf die Granulalehre werde ich aber erst in einer späteren Ab-
handlung näher eingehen, heute will ich nur einige Punkte, die für
den vorliegenden Fall von besonderem Interesse sind, anführen.

BÜTSCHLI hat, wie schon oben erwähnt und gleich weiter aus-
geführt werden wird, zuerst den Gedanken ausgesprochen, daß der
Kern das Primäre der Zelle ist. Der wesentliche Bestandteil des
Kerns ist das Nuclein, das geformt als Nucleinkörper auftritt. Diese
Nucleinkörper sind es, an welche die experimentell nachgewiesene
hohe Bedeutung des Kerns für die Zelle sowohl während der Teilung
als auch außerhalb derselben gebunden ist. ALTMANN vertritt die-
selbe Auffassung bezüglich der Priorität des Kerns wie BÜTSCHLI
und glaubt, daß der Kern besonders reines Protoplasma enthalte.
Am primitivsten dürfen wir die Nucleinkörper wohl in der Eizelle
annehmen. Von diesen Nucleinkörpern der Eizelle habe ich im I. Teil
dieser Zelluntersuchungen nachgewiesen, daß sie eine sehr große
Selbständigkeit und in ihrem Verhalten eine ganz auffallende Übereinstimmung mit den Spaltpilzen zeigen, auf welche ALTMANN seine
Granula phylogenetisch zurückführt. ALTMANN faßt diese Spaltpilze
und seine Zellgranula unter dem gemeinsamen Namen »Bioblasten« zu-
sammen und trennt die Spaltpilze als Autoblasten von den Zellgranula
als Cytoblasten, welche letztere er wieder in Karyoblasten und So-
matoblasten sondert. Die Karyoblasten ALTMANNs, d. h. die Nuclein-
körper, welche ich im folgenden oft als Nucleochondren bezeichnen
werde, erscheinen häufig kettenartig hintereinander geordnet (Text-
fig. 99 *c, d*), genau wie in vielen Fällen die Autoblasten ALTMANNs
(die Nematogene COHNS [Textfig. 100]). Besonders deutlich tritt diese
Kettenform bei der Entstehung der Nucleinkörper aus den Nucleolen
zur Ausbildung (vgl. Textfig. 99 *a, b*). In andern Fällen entstehen bei
der Abschnürung der Nucleinkörper von den Nucleolen Bildungen,
welche wie Basiden mit Sporen aussehen, worauf schon CARNOY auf-
merksam gemacht hat (vgl. Textfig. 99 *e*).

Bemerkenswert ist schließlich, daß die Ketten sowohl der

¹ Besonders auffällig ist die große Übereinstimmung, welche junge Zellen
der verschiedensten Art in Form, Anordnung, Färbbarkeit usw. der Granula
zeigen, so daß z. B. junge Ei- und Ganglienzellen einen zum Verwechseln
gleichen Zelleib aufweisen.

Nucleinkörper wie der Autoplasten oft in gewissen Abständen von größeren Gliedern unterbrochen werden (vgl. Textfig. 99 *f, g* und 100 *b*).

Besonders deutlich tritt die Selbständigkeit der Nucleinkörper bei niederen Tieren hervor. So wandern bei den Foraminiferen (*Polystomella*), wenn die reproduktive Periode beginnt, die Nucleinkörper aus dem bläschenförmigen Kern, der seine Membran verliert, in den Zelleib über und zerstreuen sich hier allenthalben als selb-

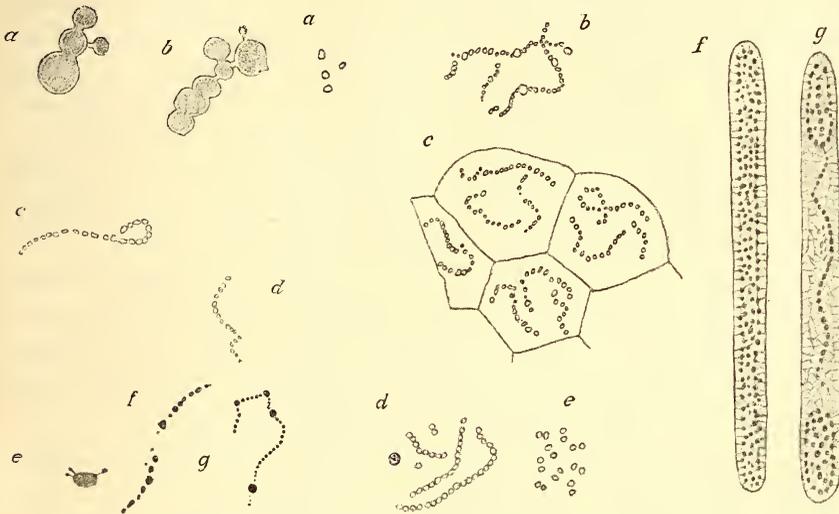
Textfig. 99 *a—g*.Textfig. 100 *a—g*.

Fig. 99. Kettenartige Anordnung der Nucleinkörper und Entstehung derselben aus den Nucleolen durch Sprossung. Froschei. *f, g*, einige Glieder der Kette ragen durch besondere Größe hervor. *a—f* aus RONDE, Untersuch. über den Bau der Zelle. I. Diese Zeitschr. 1903. *g* aus CARNOY et LEBRUN, La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. La Cellule 1897/98.

Fig. 100. Bakterien. *a, b, c*, *Leuconostoc mesenterioides*. *a*, Zellen ohne Gallerthülle; *b*, rosenkranzartige Fäden der *Zoogloea*, einige Glieder des Rosenkranzes ragen durch besondere Größe hervor; *c*, Teil einer erwachsenen *Zoogloea*, *d*, *Streptococcus*; *e*, *Micrococcus*. *a—e* aus STRASBURGER, Lehrbuch der Botanik. *f, g*, *Bacillus bütschlii* aus SCHAUDINN, Beitr. zur Kenntnis der Bakterien und verwandt. Organ. Arch. für Parasitenkunde. I. 1902.

ständige Elemente, wobei sie oft ihre Gestalt verändern. Erst später vereinigen sich je eine Anzahl derselben wieder zu einem größeren Körper, welcher dann den Kern der jungen Foraminiferen repräsentiert. Ähnliche Verhältnisse liegen nach SCHAUDINN bei den Coccidien vor. Dasselbe gilt ferner für die Radiolarien (*Thalassicola*), nur daß hier je ein Nucleinkörper zum Zentrum der Schwärmospore wird. Genau dieselben Vorgänge wiederholen sich auch in gewissen Fällen bei den Gewebszellen höherer Tiere, so bei den Riesenganglienzellen von *Doris*. Hier wandern, wie ich oben (vgl. Textfig. 25 S. 48) und schon früher in mehreren Arbeiten geschildert habe, die im Kern

massenhaft auftretenden Nucleolen, welche eine bestimmte Form der Nucleinkörper darstellen, genau wie bei *Thalassicola* aus dem Kern in den Zelleib der Ganglienzelle und leiten dann die Entstehung von Tochterzellen ein.

Namentlich interessant und beweisend für die große Selbständigkeit der Nucleochondren (Nucleinkörper) ist die Entdeckung R. HERTWIGS¹, daß bei *Actinosphaerium* auch außerhalb der Teilungsperiode Nucleinkörper (Chromidien) aus dem Kern in den Zelleib übertreten, dauernd hier bleiben, »wie kleine Amöben aussehen und sich bei Karminbehandlung ganz wie das Chromatin des Kerns färben«. Bei Exemplaren, welche zu Encystierungsversuchen in Hungerkulturen gehalten wurden, konnte HERTWIG sogar beobachten, »daß schließlich alle Kerne aufgelöst wurden und die Kernsubstanz nur noch durch die ‚Chromidien‘ vertreten wurde«. Ich komme auf diese hoch interessanten Befunde im nächsten Abschnitt noch einmal zurück.

Der Kern der Zelle stellt also nur eine höhere Einheit dar, zu welcher die Nucleinkörper bei den Metazoen dauernd zusammen-treten (vgl. unten), er stellt ein Organ der Zelle dar, das in dieser eine große Selbständigkeit besitzt und gleichzeitig von Einfluß auf die in der Zelle sich abspielenden Lebensvorgänge ist.

In der Zelle kommen aber neben dem Kern noch eine ganze Anzahl von Gebilden vor, welche gleiche Selbständigkeit wie der Kern besitzen und von diesem ganz oder fast unabhängig sind.

Am bekanntesten und im Tier- wie im Pflanzenreich am verbreitetsten sind die Centrosomen oder Centrochondren. Sie zeigen in ihrer Größe und Gestalt große Ähnlichkeit mit einem Nucleochondren und sind einem solchen wohl auch morphologisch, jedenfalls phylogenetisch, gleichzustellen. Sie teilen sich vollständig selbständig, unbeeinflußt vom Kern, und pflanzen sich direkt von Zelle zu Zelle fort.

Gleich selbständige Chondren wie diese Centrochondren (Centrosomen) gibt es aber in den Zellen noch viele. So sind ihnen in der Pflanzenzelle an die Seite zu stellen die Trophoplasten, d. h. die Stärkebildner (Leucoplasten), Chlorophyllkörner (Chloroplasten), Farbstoffkörner (Chromoplasten), welche ebenfalls ganz unabhängig vom Zellkern sich teilen, von Zelle zu Zelle sich vererben und selbständig funktionieren. Auch die Vacuolen werden von manchen Botanikern als besondere Zellorgane betrachtet, die sich selbständig von Zelle auf Zelle übertragen. Hierher gehören ferner die erst in der Neuzeit

¹ Vgl. bes. R. HERTWIG, Die Protozoen und die Zelltheorie. Archiv für Protistenkunde. I. Bd. 1902.

bekannter gewordenen Mitochondrien, die ich im III. Teil dieser Zelluntersuchungen¹ für die Ganglienzellen spezieller beschrieben habe. Dieselben zeigen eine ganz unverkennbare Übereinstimmung mit den Nucleochondren, insofern sie gleich diesen oft kettenartig sich anordnen und aus höheren Einheiten, den Sphären oder Idiozomen (Mitochondrienkörper MEVES) durch Sprossung hervorgehen, ähnlich wie die Nucleochondren aus den Nucleolen hervorsprossen. BENDA², der auf die Mitochondrien zuerst aufmerksam gemacht hat, betont gleichfalls, daß dieselben oft streptokokkenartig angeordnet sind (vgl. Ausführlicheres im III. Teil dieser Zelluntersuchungen¹). Auch die Mitochondrien vererben sich selbständig³.

Zweifelsohne enthält außer den eben angeführten Chondren der tierische wie pflanzliche Körper noch eine ganze Anzahl in ihren Funktionen sehr selbständiger, vom Kern kaum abhängiger Chondren. Dies gilt zunächst wahrscheinlich von vielen Intercellular- und Cuticularsubstanzen.

Wir wissen, daß in der Intercellularsubstanz des fibrillären Bindegewebes und des Knorpels ganz unabhängig von den Bindegewebszellen bzw. Knorpelzellen die Bindegewebs- und elastischen Fasern entstehen (vgl. oben S. 99 ff.). Es müssen also auch hier ganz selbständig tätige Chondren vorkommen⁴.

Ferner habe ich oben an verschiedenen Stellen betont, daß die dicke und sehr kompliziert gebaute Cuticula der Nematoden nach der letzten Häutung der Tiere sich noch um ein Vielfaches verdickt und vergrößert, wobei alle ihre Strukturen gleichen Schritt mit dem Wachstum der Cuticula halten. Nach ZUR STRASSEN⁵ ist die Cuticula ein Verschmelzungsprodukt von Ectodermzellen, deren Kerne vollständig verloren gehen. Wir müssen also auch in diesem Falle auf sehr selbständige Chondren schließen. Stellt die dicke Cuticula der Nematoden aber ein Differenzierungsprodukt des verhältnismäßig minimal dünnen Subcuticularsynectiums dar, so könnte doch bei der

¹ Diese Zeitschr. 1904.

² BENDA, Neuere Mitteilungen über die Histogenese der Säugetierspermatozoen. Verh. d. physiol. Ges. zu Berlin. 1896/97.

³ Wenigstens kann man die für die Samenzellen vorliegenden Befunde so deuten, insofern von den Autoren angegeben wird, daß die Mitochondrien hier in einen Teil des Spermatozoons übergehen. Vgl. den III. Teil dieser Zelluntersuchungen.

⁴ Für die elastischen Fasern des Knorpels ist nachgewiesen worden, daß sie aus Körnchen, die sich längs reihen, entstehen.

⁵ O. ZUR STRASSEN, l. c.

sehr geringen Zahl und Größe der Subcuticularkerne kaum eine wesentliche Beeinflussung der Chondren der Cuticula von diesen Kernen aus angenommen werden.

Interessant nach dieser Richtung hin sind ferner auch die roten kernlosen Blutkörperchen der Säugetiere. Mag man sie auffassen, wie man wolle, fest steht doch jedenfalls, daß sie dem gleich roten und hämoglobinhaltigen Zelleib der kernhaltigen Blutkörperchen der niederen Wirbeltiere gleich zu setzen sind und wie dieser funktionieren. Eine Zusammensetzung der roten Blutkörperchen aus Chondren ist aber nachgewiesen worden, die Chondren der roten kernlosen Blutkörperchen der Säugetiere müssen also gleichfalls durchaus selbständig wirkende Bildungen darstellen.

Auch das Protoplasma der Infusorien zeigt nach vielen Richtungen große Unabhängigkeit von dem Kern (VERWORN), enthält also mit andern Worten auch viele vom Kern gar nicht oder wenig beeinflusste Chondren.

Bei der Bewegung der Flimmern sollen ebenfalls Chondren eine große Rolle spielen, wenigstens ist in sehr vielen Fällen am Grunde der Flimmern je ein Körperchen von dem Aussehen der Centrosomen nachgewiesen worden, welches von den meisten Autoren auch den Centrosomen gleichgestellt und direkt als Centrosoma der Flimmern bezeichnet wird.

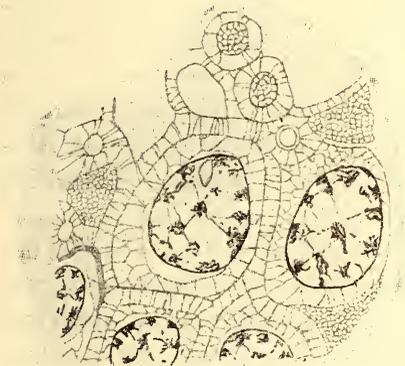
Daß diese am Grunde der Flimmern auftretenden Chondren aber nicht ausschließlich mit der Bewegung etwas zu tun haben, ist durch die neuesten Untersuchungen von NILS-HOLMGREN¹ nachgewiesen worden, nach denen Chondren entsprechend den Flimmercentrosomen der Autoren auch am Grunde von Flimmern vorkommen, die sich nicht bewegen, so bei den Flimmern, durch deren Verklebung der Stäbchensaum des Mitteldarmepithels der *Chironomus*-Larven und des Darmkanals von *Ascaris* (desgleichen des Körperepithels und Mitteldarmes von *Chaetoderma*) entsteht. Da diese Chondren im *Ascaris*-Darm sogar sehr groß sind, so können sie, wie dies auch NILS HOLMGREN betont, nicht bloß Centren für die Bewegung der Flimmern sein.

Wahrscheinlich spielen diese Chondren bei der Entstehung der Flimmern bzw. des Stäbchensaums eine Rolle und stehen den sog. Zellhautbildnern sehr nahe. Bekannt ist, daß die Zellplatte der pflanzlichen Zellen, aus welcher später die Cellulosemembran der Pflanzenzelle hervorgeht, ebenfalls durch Verschmelzung von Chondren

¹ NILS HOLMGREN, Anat. Anz. 1902, 1903.

entsteht. Chondren gleicher Art sind auch in vielen Fällen bei der Bildung der Zellhaut der Tiere beobachtet worden.

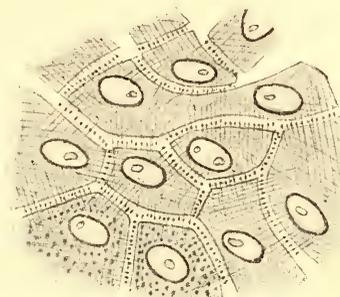
Diese Zellhautbildner sind für unser Thema von großem Interesse. Wir wissen, daß selbst in den Fällen, in welchen Zellen zur schärferen Sonderung kommen, im tierischen wie pflanzlichen Körper sehr häufig die Protoplasmastrukturen der benachbarten Zellen, namentlich deutlich beim Vorkommen von Intercellularbrücken, direkt ineinander sich fortsetzen, so daß das Mitom der ganzen Zelllage, bzw. des ganzen Gewebes als ein durchaus einheitliches Netzwerk erscheint (vgl. Textfig. 101 u. 102, ferner Textfig. 42, S. 72). Die Zergliederung der einheit-



Textfig. 101.

Fig 101—102. Einheitlichkeit des Mitoms aller Zellen eines Gewebes. Fig. 101. *Myxine glutinosa*. Hornzahn. Aus der Mitte des Pokalzellenkegels. Schnitt. Aus STODNICKA, Über einige Modifikationen des Epithelgewebes. Sitzungsber. d. königl. böhm. Ges. d. Wiss. Math.-naturw. Klasse. 1899.

Fig. 102. Feiner Schnitt aus der mittleren Partie der Keimschicht der menschlichen Haut. Zellfibrillen und Intercellularbrücken mit knopfartigen Verdickungen. Aus REINKE, Zellstudien. Arch. f. mikr. Anat. 1894.



Textfig. 102.

lichen Protoplasmamasse in einzelne Zellterritorien erscheint dann wieder als ein Werk von Chondren, d. h. der Zellhautbildner.

Wir müssen also sagen, der tierische und pflanzliche Körper wird nicht von Zellen gebildet, sondern Tier und Pflanze bilden Zelle, ein Satz, der für die Pflanzen schon von DE BARY ausgesprochen worden ist¹.

¹ Eine ähnliche Auffassung wie DE BARY hat auch SACHS für die Pflanzenzelle vertreten. Daß aber die Energiedentheorie in der schroffen Form, wie sie von SACHS verfochten worden ist, sich nicht halten läßt, hat R. HERTWIG in sehr klarer und überzeugender Weise nachgewiesen (die Protozoen und die Zelltheorie, I. c.). FROMMANN hat sich über diese Frage folgendermaßen ausgelassen (die Zelle, Realencyklop. d. gesamten Heilkunde 1890): »Nach dem Mitgeteilten kann nicht . . . der Körper als ein bloßes Konglomerat von Zellen angesehen werden, die durch ihre Membranen völlig voneinander abgeschlossen

4. Verhältnis von Zellkern und Zelleib der Metazoen (und Infusorien) zum Zentralkörper (Bütschli) der Bakterien und die Bedeutung der Chromidien bzw. Chromidialnetze (R. Hertwig) der Rhizopoden und Monothalamien für den Begriff Protoplasma.

BÜTSCHLI¹ war es, der zuerst konstatierte, daß Bakterien und Oscillatorien eine dem Zellkern der höheren Tiere sehr ähnliche Bildung, d. h. einen Zentralkörper besitzen, welcher bei Verdauung durch Magensaft nicht aufgelöst wird und den Nucleinkörpern färbereich gleichkommende Körnchen einschließt. Derselbe wird gewöhnlich von einer ganz dünnen Protoplasmaschicht überzogen, bisweilen findet sich diese nur an beiden Enden des Organismus, in manchen Fällen fehlt sie vollständig und die ganze Bakterie besteht nur aus dem Zentralkörper. BÜTSCHLI deutete seinen Zentralkörper als Zellkern und vertrat daher die Ansicht, daß die Bakterien in vielen Fällen nur den Wert eines Zellkerns haben.

Dieser Auffassung, daß der Kern der ursprüngliche Teil der Zelle sei, tritt besonders R. HERTWIG² ganz entschieden entgegen, und zwar auf Grund folgender interessanter Entdeckung. HERTWIG fand einerseits bei gewissen Rhizopoden, nämlich bei der *Heliozoe Actinosphaerium*, neben dem Kern allenthalben im Zelleib kleinste Körperchen, welche die typische Karminfärbung des Kernchromatins zeigten, auf Nucleinkörper, die aus dem Kern in den Zelleib übertreten, zurückzuführen sind und von ihm »Chromidien« genannt werden, andererseits sah er bei Monothalamien ganz ähnlich wie die Chromidien reagierende und gleich diesen als Abkömmlinge des Kerns zu betrachtende Elemente netzartig sich im Protoplasma ausbreiten, und in ihren Existenzbedingungen ziemlich unabhängig voneinander sind, es bestehen vielmehr in den Geweben und Organen so zahlreiche Verbindungen zwischen gleichartigen und ungleichartigen Zellen, daß es vollkommen gerechtfertigt ist, den ganzen Körper als eine einheitliche Masse lebender Substanz, als ein Synplasma aufzufassen. Damit sind weder Verschiedenheiten in der Beschaffenheit der Netzfäden und der Maschensubstanz innerhalb der Zelle, in der Membran, wie in Interzellularen und Grundsubstanzen bei Zellen der gleichen und verschiedenen Art ausgeschlossen, noch trotz ihrer Verbindungen eine gewisse Selbständigkeit und Unabhängigkeit der einzelnen Zellindividuen bezüglich der in ihnen ablaufenden Lebensvorgänge, der Ernährung, des Wachstums, der Teilung wie der Art und Weise, wie sie auf innere und äußere Reize reagieren.«

¹ O. BÜTSCHLI, Über den Bau der Bakterien und verwandter Organismen. Leipzig 1890.

² Vgl. bes. R. HERTWIG, Die Protozoen und die Zelltheorie, I. c.

weshalb er sie »Chromidialnetz« bezeichnet. Da R. HERTWIG drittens in beiden Fällen verfolgen konnte, daß vorübergehend der Kern ganz fehlte und die Chromidien bzw. das Chromidialnetz dann allein den ganzen Kernapparat vertrat, so glaubte er, daß auch im Zentralkörper der Bakterien und Oscillatorien nicht ein eigentlicher Kern, sondern ein von Chromidien erfüllter Protoplasmakörper vorliege. Er schreibt: »Unter diesen Umständen scheint mir folgende Umdeutung der Beobachtungen BÜTSCHLIS am meisten Berechtigung zu haben. Die Bakterien und Cyanophyceen sind Organismen, bei denen ein Kern als histologisch definierbares Zellorgan noch fehlt, bei denen aber das Protoplasma von einem Chromidialnetz durchzogen wird. Ist das Chromidialnetz gleichmäßig, durch die ganze Zelle hindurch entwickelt, so zeigen die Organismen keine rein protoplasmatische Rindenschicht, wie ja auch bei encystierten Arcellen das Protoplasma nirgends über die Chromidialschicht hinausragt; ist das Chromidialnetz dagegen retrahiert, so kommen in verschiedener Ausdehnung rein protoplasmatische Partien zum Vorschein.«

SCHAUDINN¹ verdanken wir schließlich die wichtige Beobachtung, daß bei *Bacillus Bütschlii* zur Zeit der Sporenbildung vorher ganz selbständig auftretende Nucleinkörper zu einer einheitlichen Bildung sich vereinigen, welche in dem Organismus ganz den Eindruck eines Zellkerns macht (vgl. Textfig. 100 *f, g*). Er sagt¹: »Ich habe die Vorstellung, daß die Kernsubstanzen, welche schon bei höheren Mikroorganismen (vielleicht auch bei andern Bakterien im Zentralkörper BÜTSCHLIS) in einem morphologisch differenzierten Gebilde, dem Zellkern, eine bestimmte Gruppierung und Organisation angenommen haben, bei unserm *Bacillus* während des größten Teiles seines Lebens diffus durch das Plasma verteilt sind; nur bei der Sporenbildung kommt es zur Ausbildung eines den echten Zellkernen der höheren Organismen vergleichbaren Gebildes; ich meine die erste Anlage der Spore, die morphologisch einem einfachen Zellkern, wie wir ihn von vielen Protozoen kennen, außerordentlich ähnlich ist. Also nur für eine kurze Lebensperiode kommt es zur morphologischen Sonderung von Kernsubstanz (in Form eines Zellkerns) und Protoplasma.« Am Schlusse eines zweiten Aufsatzes² faßt er seine Ansicht über das Verhältnis von Kern und Zelleib folgendermaßen zusammen: »Solange

¹ SCHAUDINN, Beiträge zur Kenntnis der Bakterien und verwandter Organismen. I. *Bacillus Bütschlii* n. sp. Arch. f. Protistenk. I. Bd. 1902.

² SCHAUDINN, Beiträge zur Kenntnis der Bakterien und verwandter Organismen. II. *Bacillus sporonema* n. sp. Ibid. II. Bd. 1903.

keine morphologische Sonderung des Kerns und Protoplasma möglich ist, scheint es mir überflüssig darüber zu streiten, ob die Bakterienzelle einen plasmalosen Zellkern oder ein kernloses Protoplasma darstellt, da für mich Kernsubstanz und Protoplasma unzertrennliche Gebilde sind.«

Mein Standpunkt in der vorliegenden Frage ist folgender:

Zunächst müssen meiner Ansicht nach die Begriffe Protoplasma und achromatische Substanz schärfer voneinander getrennt werden, als wie es bisher seitens der meisten Autoren geschehen ist. Das Protoplasma des Zelleibes der Metazoen besteht nach meiner Auffassung aus achromatischer Substanz und Cytochondren, welche innig miteinander verbunden sind. Die letzteren sind es, welche dem Protoplasma des Zelleibes der Metazoen seine Färbbarkeit verleihen. Ein solches Protoplasma kommt unter den Protozoen nur noch bei den Infusorien vor. Die niedriger stehenden Protozoen haben zwar einen Zelleib, dieser enthält aber noch kein Protoplasma im Sinne des Metazoenprotoplasmas, sondern entweder nur achromatische Substanz, welche genau der achromatischen Substanz des Kerns entspricht (Bakterien) oder achromatische Substanz plus Chromidien (Actinosphärien, Monothalamien). Die Cytochondren des Zelleibes der Metazoen und Infusorien sind Derivate und Differenzierungsprodukte der Nucleinkörper des Kerns, und die von HERTWIG beschriebenen Chromidien bzw. Chromidialnetze stellen die Übergangsform zwischen Nucleochondren und Cytochondren dar.

Die niedrigsten Formen der Bakterien bestehen nur aus dem Zentralkörper im Sinne BÜTSCHLIS, welcher sich genau wie der Zellkern der Metazoen aus achromatischer Substanz und Nucleinkörpern zusammensetzt. Die Differenzierung des Zelleibes und Zellkernes im Sinne der Metazoen kann in doppelter Weise erfolgen: Entweder konzentrieren sich die Nucleinkörper des Zentralkörpers auf einen zentralen Punkt zu einer einheitlichen Bildung, die zum Zellkern wird, während die restierende, diesen rings umgebende nucleinfreie achromatische Substanz zum Zelleib wird — diese Auffassung wird durch die Befunde SCHAUDINNS bei *Bacillus Bütschlii* gestützt und offenbar auch von R. HERTWIG geteilt — oder der ganze Zentralkörper BÜTSCHLIS bleibt als Kern erhalten und der Zelleib entsteht dadurch, daß die achromatische Substanz über den Zentralkörper heraustritt und ihn allenthalben umfließt, eine Auffassung, die besonders von ALTMANN vertreten wird.

Die weitere (phylogenetische) Differenzierung dieses nur aus achromatischer Substanz zusammengesetzten Zelleibes haben wir uns

dann so vorzustellen, daß die Nucleochondren des Kerns in den Zelleib übertreten, das sind die Chromidien HERTWIGS, dann netzartig sich im Zelleibe ausbreiten, das sind die Chromidialnetze HERTWIGS und schließlich sich unter Veränderung ihrer Funktion und Färbbarkeit zu den Cytochondren des Zelleibes differenzieren, wie sie im Protoplasma der Infusorien und höheren Tiere in engster Vereinigung mit der achromatischen Substanz vorkommen¹.

Meine Auffassung, daß der Zelleib der niederen Protozoen noch kein Protoplasma im Sinne der Metazoen, sondern nur achromatische Substanz enthält, gründet sich auf die Beobachtung R. HERTWIGS, daß das Protoplasma der niederen Protozoen sich im Gegensatz zu demjenigen der Infusorien und Metazoen auffallend schnell entfärbt. R. HERTWIG bezeichnet die (achromatische) Substanz des Zelleibes der niederen Protozoen auch stets als Protoplasma, betont aber bereits, daß dieses Protoplasma der Protozoen etwas anderes sei als das Protoplasma der höheren Tiere. Da er nicht auf dem Standpunkt der Granulalehre steht, nennt er die stark färbbare Substanz, welche dem Zelleib der Infusorien und Metazoen gegenüber demjenigen der niederen Protozoen eigentümlich ist, kurz »Chromatin«. HERTWIG läßt sich in seiner diesbezüglichen hochinteressanten Abhandlung folgendermaßen über seinen Standpunkt aus: »Ich habe bei meinen Auseinandersetzungen bisher die Worte Kern und Protoplasma gebraucht, als ob die durch sie ausgedrückten Begriffe in bezug auf die Funktionen der Zelle bei Protozoen und Metazoen ganz gleichwertig und daher auch überall vollkommen vergleichbar seien. Dies ist aber in keiner Weise bewiesen. Für diejenigen Protozoen, bei denen noch ein Drittes, das Chromidialnetz, vorhanden ist, ist diese Auffassung sogar nicht einmal wahrscheinlich. Ich habe die Chromidien und das Chromidialnetz im allgemeinen dem Kern zugerechnet. Damit ist aber keineswegs gesagt, daß sich bei Heliozoen und Monothalamien Kern + Chromidialapparat zum Protoplasma genau so verhält, wie der Kern zum Protoplasma bei tierischen Zellen oder auch bei

¹ SCHAUDINN läßt die Möglichkeit offen, daß das Nuclein, welches sich bei der Sporenbildung (von *Bacillus Bütschlii*) zum Zellkern vereinigt, während der vegetativen Periode gelöst im Protoplasma vorkomme und sich erst später zu den Körnchen niederschlage, die anfangs das Körnerband und dann den Zellkern bilden. Ich möchte an der Auffassung festhalten, daß die in den Knotenpunkten der Alveolen des Zelleibes während der vegetativen Periode auftretenden Körnchen, welche zweifelsohne an die stark färbbaren Körper des Centrankörpers BÜTSCHLIS und an die Chromidien R. HERTWIGS erinnern, zum größten Teil auf Nucleinkörper zu beziehen sind (vgl. Textfig. 100 f, g).

Protozoen, z. B. den Infusorien, denen der Chromidialapparat fehlt. Es wäre sehr gut denkbar, daß Qualitäten, welche sonst dem Protoplasma zukommen, im Chromidialapparat enthalten sind. Solche Erwägungen werden wachgerufen, wenn man berücksichtigt, welchen bedeutenden Anteil an der Masse der Zelle Kern und Chromidialapparat bei Heliozoen und Monothalamien haben und welche geringe Quantität für das Protoplasma übrig bleibt. Dazu kommt ein merkwürdiges Färbungsverhalten des letzteren. Während das Protoplasma der Infusorien in seiner Färbbarkeit mit dem Protoplasma der tierischen Zelle übereinstimmt, indem es Farbstoffe, wenn auch mit geringerer Intensität als der Kern, so doch immer noch ziemlich beträchtlich festhielt, ist es ganz auffallend, mit welcher Schnelligkeit das Protoplasma einer Monothalamie, die Rindenschicht einer einkernigen Heliozoe und die die Chromidien enthaltende Plasmamasse eines *Actinosphaerium* die Farbe abgeben und wasserklar werden. Beide Beobachtungen zusammengenommen machen es wahrscheinlich, daß Substanzen von intensiverem Färbungsvermögen, welche sonst im Protoplasma enthalten sind, von ihm abgespalten und dem Chromidialnetz einverleibt sind.«

Während ich diesen lehrreichen Ausführungen vollkommen zustimme, kann ich mich dagegen nicht zu der von HERTWIG vertretenen Meinung bekennen, daß das Chromatin des Zelleibes identisch demjenigen des Zellkerns und das Chromatin des letzteren aus dem Zelleib stammt. HERTWIG schreibt bezugnehmend auf seine Untersuchungen an mit Strychnin behandelten Seeigelleiern: »Und so kann wohl kein Zweifel darüber bestehen, daß das Chromatin aus dem Protoplasma stammt, und nur darüber könnte man verschiedener Meinung sein, ob das Chromatin als solches vom Protoplasma geliefert wird, oder ob der Kern es aus anderweitigen Materialien erzeugt, welche ihm vom Protoplasma zugeführt werden. Da spricht denn die Gesamtheit der oben mitgetheilten Erfahrungen sehr zugunsten der Ansicht, daß das Chromatin im Zelleib entsteht und an den Kern nur abgeführt wird.«

Nach meinen ausführlichen im I. Teil dieser Zelluntersuchungen niedergelegten Untersuchungen über den Zellkern sind die für denselben charakteristischen Nucleochondren (Nucleinkörper) wesentlich verschieden von den im Protoplasma des Zelleibes auftretenden Cytochondren, vor allem den letzteren gegenüber durch Phosphorgehalt ausgezeichnet.

Meine Auffassung, daß die Nucleochondren das Primäre, die

Cytochondren dagegen in den Zelleib übergetretene Derivate der Nucleochondren darstellen und die Chromidien R. HERTWIGS nur die Übergangsformen zwischen beiden Chondrenarten sind, deckt sich dagegen vollständig mit der Idioblastentheorie O. HERTWIGS, sie bildet bis zu einem gewissen Grade den morphologischen Ausdruck der HERTWIGSchen Theorie. O. HERTWIG faßt am Ende seines Lehrbuches (Zelle und Gewebe I. Teil) seine diesbezüglichen Anschauungen folgendermaßen zusammen: »Die Überlieferung eines Charakters und seine Entwicklung sind, wie DE VRIES mit Recht hervorhebt, verschiedene Vermögen. Die Überlieferung ist die Funktion des Kernes, die Entwicklung ist Aufgabe des Protoplasmas. Im Kerne sind alle Arten von Idioblasten des betreffenden Individuums vertreten; — daher ist er das Vererbungsorgan kat-exochen; — das übrige Protoplasma enthält in jeder Zelle im wesentlichen nur die Idioblasten, welche in ihr zur Tätigkeit gelangen sollen und in einer entsprechenden Weise außerordentlich vermehrt sein können. Wir haben daher zwei Arten der Vermehrung der Idioblasten zu unterscheiden, eine auf die Gesamtheit sich erstreckende, die zur Kernteilung und zur gleichmäßigen Verteilung auf die beiden Tochterzellen führt, und eine gewissermaßen funktionelle Vermehrung, welche nur die in Aktion tretenden Idioblasten betrifft, auch mit stofflichen Veränderungen derselben verbunden sein wird und sich besonders außerhalb des Kerns im Protoplasma abspielt. Auf diesem Wege werden wir auch dazu geführt, eine Zusammensetzung des Protoplasmas aus kleineren Elementarheiten anzunehmen, wie sie in der letzten Zeit mehrere Forscher, von andern Voraussetzungen ausgehend, gelehrt haben, ALTMANN in seiner Theorie der Bioblasten und WIESNER in seinem kürzlich erschienenen Buch: »Die Elementarstruktur und das Wachstum der lebenden Substanzen«. Wie der Kern, ist auch das Protoplasma aus zahlreichen, kleinen, durch ihre chemische Zusammensetzung unterschiedenen Stoffteilchen aufgebaut, welche das Vermögen besitzen, Stoff zu assimilieren, zu wachsen und sich durch Selbstteilung zu vermehren. (Omne granulum e granulo, wie sich ALTMANN ausdrückt.) Stoff zum Wachstum ist ihnen in der Flüssigkeit geboten, von welcher Kern und Protoplasma reichlich durchtränkt sind und in welcher sich plastische Stoffe der verschiedensten Art (Eiweißstoffe, Fette, Kohlehydrate, Salze) gelöst vorfinden. Zum Unterschied von den Idioblasten des Kerns wollen wir die Elementarheiten des Protoplasma als Plasome bezeichnen, einen Namen, den WIESNER für sie vorgeschlagen hat. Wie von den Idioblasten des

Kerns die Plasome (gleichsam aktiv gewordene Idioblasten) nach der Theorie der »intracellularen Pangenesis« abstammen würden, so könnten die Plasome wieder den Ausgangspunkt für die organischen Plasmaproducte bilden, indem sie je nach ihrer spezifischen Natur diese oder jene andern Stoffe an sich binden; es könnten z. B. gewisse Arten von Plasomen durch Verbindung mit Kohlehydraten die Cellulosehaut oder durch Verbindung mit Stärke die Amylumkörner erzeugen; sie könnten demnach als Zellhautbilder bezeichnet werden. So lassen sich die verschiedensten Vorgänge im Zellenleben von einem einheitlichen Gesichtspunkt aus als Lebensprozesse kleinster, organisierter, sich selbständig vermehrender, verschiedenartiger Stoffteilchen erfassen, die im Kern, im Protoplasma und im organisierten Plasmaproduct in verschiedenen Phasen ihrer Lebenstätigkeit vertreten sind. WIESNER hat seine hiermit übereinstimmende Auffassung in den Sätzen zusammengefaßt: »Es ist eine durch den Entwicklungsgang der neuen Forschung uns förmlich aufgenötigte Annahme, daß das Protoplasma noch andre teilungsfähige, organisierte Individualitäten birgt, ja daß es ganz und gar aus solchen lebenden Teilungskörpern bestehe«. Durch ihre Teilung, »wird das Wachstum vermittelt« und, »an sie sind alle Vorgänge des Lebens innerhalb des Organismus geknüpft«. Sie sind also als die wahren Elementarorgane des Lebens zu betrachten.«

In gleichem Sinne hat sich auch WHITMAN¹ schon ausgesprochen: »So spiele sich beim Ei die Zellteilung vom Anfang bis zum Ende ab, ohne in irgend einem wesentlichen Punkte, möge sie in regelmäßiger oder in unregelmäßiger Weise verlaufen sein, die Form der Keimscheibe zu modifizieren. Das Geheimnis der Organisation, des Wachstums, der Entwicklung beruhe nicht in der Zellbildung, sondern in noch elementareren Elementen der lebenden Substanz (Idiosoms). In ihnen habe jedes Wachstum (Assimilation, Reproduktion und Regeneration) seinen Sitz. Sie setzen jede lebende Substanz zusammen, seien die Träger der Erbllichkeit und die wahren Bildner der Organismen. Ihre Aktion sei nicht durch Zellgrenzen beschränkt.« (Vgl. oben S. 135 den DE BARYSchen Satz.)

Anknüpfend an diese Theorie O. HERTWIGS möchte ich mir noch ein paar Bemerkungen über den Funktionswechsel (vgl. S. 125), den manche Zellen zeigen, erlauben. Bei der Osteogenese dringen indifferente Bindegewebszellen als osteogenes Gewebe in den verkalkten Knorpel

¹ Zitiert nach O. HERTWIG, Zelle und Gewebe. II. S. 88.

ein, vernichten diesen, werden dann zu Knorpelmarkzellen und schließlich teils zu Knochenmarkzellen teils zu Osteoblasten, welche das Knochengewebe erzeugen. Genau dieselben Vorgänge spielen sich bei der Regeneration resp. Neubildung vieler Ganglienzellen ab. Hier vertritt die Stelle der osteogenen Substanz die Neuroglia, welche genau wie die osteogene Substanz beim Knochen zuerst den Ganglienzelleib zerstört und dann von neuem aus sich aufbaut (vgl. Ausführlicheres oben und die Textfig. 94, S. 122). Nach der von mir vertretenen Chondrentheorie kann man den Funktionswechsel, den beide Zellarten zeigen, dahin spezialisieren, daß ein Wechsel der in Tätigkeit tretenden Chondren erfolgt.

5. Bau der Chondren.

Ich vertrete also mit ALTMANN den Standpunkt, daß die Chondren die Elementarorganismen des Tier- und Pflanzenkörpers darstellen. Diese Elementarorganismen sind aber offenbar selbst schon wieder kompliziert gebaut, wie sich bei den größeren derselben verfolgen läßt, so besonders bei den Nucleolen, welche in vielen Fällen nur vergrößerte Nucleinkörper darstellen (vgl. den I. Teil dieser Zelluntersuchungen) und bei den Chlorophyllkörnern, die ebenfalls zu den Chondren gehören und auch von ALTMANN als Granula aufgefaßt werden.

Die Nucleolen bestehen aus einer schwer färbbaren Grundsubstanz und einer zweiten dieser eingelagerten stark chromatischen Substanz. Auch R. HERTWIG unterscheidet in den Nucleolen eine Grundsubstanz, welche das Chromatin beherbergt. Während R. HERTWIG aber glaubt, daß die Grundsubstanz der Nucleolen eine für die Nucleolen charakteristische, von ihm Nucleolarsubstanz genannte, Masse darstellt, habe ich im I. Teil dieser Zelluntersuchungen die Ansicht vertreten, daß die Grundsubstanz der Nucleolen identisch der achromatischen Substanz ist¹.

In gleicher Weise lassen auch die Chlorophyllkörner ein Grundsubstrat unterscheiden, welches von dem grünen Farbstoff, dem Chlorophyll, durchtränkt wird.

Stellen wir uns auf den phylogenetischen Standpunkt ALTMANNs,

¹ R. HERTWIG vertritt die Auffassung, daß achromatische Substanz und Centrosoma ein und dasselbe Ding seien. Dem kann ich nicht ganz beistimmen. Zweifelsohne enthalten die Centrochondren (Centrosomen) wie alle Chondren auch achromatische Substanz. Dieser ist aber auch hier noch eine zweite stärker chromatische Substanz eingebettet.

so müssen wir annehmen, daß die Nucleochondren Autoplasten sind, die im Zellkern der höheren Tiere zu einer höheren Einheit zusammengetreten sind. Ist die Grundsubstanz der Nucleochondren aber achromatische Substanz, wie ich bestimmt glaube, so ließe sich die die Nucleochondren verbindende achromatische Substanz des Zellkerns vielleicht genetisch erklären. Ich habe oben schon der Tatsache gedacht, daß die Kerne oft amöboide Fortsätze entsenden und auf weite Strecken wandern. Diese Bewegungsfähigkeit der Kerne ist zweifelsohne an die achromatische Substanz gebunden (vgl. den I. Teil dieser Zelluntersuchungen). Gleich den ganzen Kernen kommt auch den einzelnen Chondren amöboide Beweglichkeit zu und zwar sowohl den Nucleochondren als Cytochondren. Bekannt ist, daß die Nucleolen, welche nur eine besondere Form der Nucleochondren darstellen, wandern können. Ich habe dies deutlich bei den großen Ganglienzellen von *Doris* verfolgen können (vgl. oben S. 47 ff. und die Textfig. 25, S. 48). Dasselbe gilt von den Nucleochondren allgemein. Besonders deutlich treten die selbständigen Wanderungen der Nucleinkörper bei den niederen Tieren, den Foraminiferen, Radiolarien, Coccidien zutage, wie wir oben (vgl. S. 130/131) schon gesehen haben. Ein gleiches kehrt aber auch bei den Metazoen wieder. So beschreibt u. a. GIGLIO-TOS¹ Körnchen, welche aus dem Kern in den Zelleib der Blutkörperchen übertreten und von ihm Plastiden genannt werden. Offenbar stellen diese Plastiden, deren wichtigste Funktion die Bildung des Hämoglobins ist, nur Nucleochondren vor. Ebenso müssen wir auch für die Cytochondren freie Bewegungsfähigkeit annehmen. Schon CRATO² schreibt seinen Physoden, die meinen Cytochondren entsprechen, selbständiges Bewegungsvermögen zu. Sehr bemerkenswert diesbezüglich ist die Angabe R. HERTWIGS, daß seine Chromidien, die aus dem Kern in den Zelleib übergetretene Nucleochondren darstellen, oft wie kleine Amöben aussehen (vgl. oben S. 131). Desgleichen betont SCHAUDINN, daß die bei *Polystomella* in den Zelleib wandernden Chromatinkörper in der Gestalt häufig wechseln und amöboide Stränge bilden. Ebenso ist bekannt, daß die Chlorophyllkörner, welche, wie wir wissen, ebenfalls nur eine bestimmte Art von Chondren sind, aktiv ihre Form verändern können. Ich zweifle

¹ GIGLIO-TOS, Sulle cellule del sangue della *Lampreda*. Mem. R. Accad. Sc. Torino. S. II. T. XLVI. 1895/96.

² CRATO, Beiträge zur Anat. u. Physiol. des Elementarorganismus. COHNS Beiträge zur Biologie der Pflanzen. 1896. Vgl. Ausführl. über CRATOS Theorie im I. Teil dieser Zelluntersuchungen.

nicht, daß alle diese Bewegungserscheinungen der Chondren durch die achromatische (Plastin)¹ Grundsubstanz hervorgerufen werden. Ist dies aber der Fall, so könnte man sich sehr gut das achromatische Gerüst des Zentralkörpers (BÜTSCHLI) der Bakterien durch amöboide, von der Grundsubstanz der Chondren gebildete Fortsätze, die sich netzartig vereinigen, entstanden denken.

6. Genese der Zelle.

Auf Grund der im Vorstehenden besprochenen Befunde und Theorien könnte man sich folgende Genese der Zelle zurechtlegen. Autoblasten im Sinne ALTMANN'S, welche bereits aus amöboid beweglicher achromatischer Grundsubstanz und aus einer zweiten stärker chromatischen Substanz bestehen, legen sich als Nucleinkörper oder Nucleochondren zu einer höheren Einheit im Sinne des Zentralkörpers BÜTSCHLI'S zusammen und erzeugen durch amöboide Fortsätze ihrer Grundsubstanz ein achromatisches Netzwerk. Dieser Zentralkörper sondert sich entweder durch Konzentrierung der Nucleinkörper auf einen zentralen Punkt in einen Zellkern und in eine periphere von Nucleinkörpern freie, nur aus achromatischer Substanz bestehende periphere Zone entsprechend dem Zelleibe — oder der Zentralkörper bleibt als Zellkern erhalten und der Zelleib entsteht durch Überfließen der (amöboiden) achromatischen Substanz über den Rand des Zentralkörpers. In den anfangs nur aus achromatischer Substanz zusammengesetzten Zelleib wandern sekundär Nucleochondren ein, d. s. die Chromidien HERTWIG'S; die Chromidien ordnen sich zu einem den Zelleib allenthalben durchziehenden Netzwerk im Sinne des Chromidialnetzes HERTWIG'S an und differenzieren sich allmählich zu den Cytochondren, welche eine andre Funktion und Färbbarkeit als die Nucleochondren annehmen und in ihrer engen Verbindung mit der achromatischen Substanz das bilden, was wir bei den Infusorien und Metazoen als Protoplasma des Zelleibes bezeichnen. Bei stärkerem Wachstum des Zelleibes kann gleichzeitig eine Teilung des ursprünglich einheitlichen Kerns eintreten, es entsteht ein mehrkerniges Syncytium², welches einerseits, je höher wir aufwärts in der Tierreihe

¹ Vgl. den I. Teil dieser Zelluntersuchungen.

² Entsprechend dem oben vertretenen Satze, daß der Metazoenkörper Zellen bildet, aber nicht von Zellen gebildet wird, nehme ich mit SEDGWICK (Quart. Journ. 1886, 1895) und YVES DELAGE (Rev. scientif. 1896) an, daß die Urform der Metazoen ein mehrkerniges Syncytium im Sinne von *Actinosphaerium*

steigen, desto kompliziertere Protoplasmprodukte (von den Cytochondren aus im Sinne O. HERTWIGS) erzeugt, andererseits aus gewissen physiologischen Gründen durch Membranen, deren Entstehung von bestimmten Cytochondren, d. h. den Zellhautbildnern ausgeht, in kleine Territorien im Sinne der Zellen zergliedert werden kann¹. In gewissen Fällen können sich auch kernhaltige Stücke der Syncytien, teils ohne Membran (Blutkörperchen), teils mit Membran (Eier), ganz abschnüren, als vollständig selbständige Einheiten wie die Protozoen weiter existieren und dabei wieder mehrkernig werden (Riesenzellen des Knochenmarks)².

Schlußbemerkung.

Ich bin noch mit mehreren Untersuchungen beschäftigt, die mir über verschiedene Punkte, welche für die Beurteilung des Wesens der Zelle von wesentlicher Bedeutung sind, Aufklärung geben sollen. Nach Abschluß derselben werde ich meine Auffassung von dem histologischen Wert der Zelle in einer größeren Abhandlung niederlegen und hierbei erst die einschlägige Literatur, die ich diesmal nur gelegentlich berücksichtigt habe, ausführlich zusammenstellen und besprechen.

Breslau, im August 1904.

darstellt und nicht durch Verschmelzung einer Anzahl vorher selbständiger Einheiten (Zellen) entsteht.

¹ Beachtenswert ist die Tatsache, daß bei Thallophyten in den vielkernigen Zellen die Zellteilung oft vollständig unabhängig von der Kernteilung erfolgt.

² SCHLATER, welcher sehr warm für die Granulalehre ALTMANN'S eintritt, schreibt (Der gegenwärtige Stand der Zellenlehre, Biol. Centralbl., 1899, Bd. XIX): »Vielleicht wird es sich noch herausstellen, daß auch die Sexualelemente, die Eier und Spermatozoen, aus denen sich der ganze zusammengesetzte vielzellige Organismus entwickelt, ihrerseits in den Sexualorganen ontogenetisch aus einem Körnchen, aus einem Bioblasten, entstanden sind. Überall Zellen suchend und nur Zellen anerkennend, schenken wir fast gar keine Aufmerksamkeit jener Masse von Körnern, welche öfters in verschiedenen Geweben außerhalb der Zellgrenzen zerstreut sind, und sehen für gewöhnlich derartige Bildungen für tote Detritusmassen, für Zerfallsprodukte pathologischen Charakters an, oder aber sprechen von denselben überhaupt nicht, wie es in der normalen Biologie geschieht.« In dem letzten Satze liegt viel Wahres.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung.

<i>blg</i> Blutgefäß;	<i>i.nglk</i> intracelluläre Neurogliakerne;
<i>cts</i> Punktsubstanz (Zentralsubstanz) der Ganglien;	<i>k</i> Kerne der Ganglienzellen;
<i>f</i> Fortsatz der Ganglienzelle;	<i>mk, mx</i> Kern und Zelleib der zerfallenden Ganglienzellen (Mutterzellen);
<i>f.gr</i> feinfibrilläre Grundsubstanz der Ganglienzelle;	<i>ngl</i> Neuroglia;
<i>gx</i> Ganglienzelle;	<i>nglk</i> Neurogliakern;
<i>i.ngl</i> intracelluläre d. h. innerhalb der Ganglienzelle befindliche Neuroglia;	<i>nx</i> Neurogliazelle;
<i>i.nglb</i> intracelluläre Neurogliabäumenchen;	<i>spp</i> grobes Spongionplasma der Ganglienzellen;
<i>i.nglf.</i> intracelluläre Neurogliafasern;	<i>tk</i> Tochterkern;
	<i>tz</i> Tochterzelle.

Tafel I.

Synceytiale Vereinigung von Ganglienzelle und Neuroglia.

Fig. 1. *Helix*. Ganglienzelle. Schnitt. Sublimat.

Fig. 2, 3, 4. *Aplysia*. Ganglienzelle. Schnitt. Sublimat. Fig. 3 und 4 aus Randpartien.

Fig. 5. *Doris*. Ganglienzelle. Schnitt. Randpartie. Sublimat.

Fig. 6. *Helix*. Ganglienzelle. Schnitt. Osmiums. Pikrokarm.

Fig. 7—12. Junger Hund. Spinalganglienzelle. Schnitt. Sublimat.

Fig. 13. Pferd. Sympathikuszelle.

Fig. 14. Junge Katze. Spinalganglienzelle.

Fig. 15—17. *Pleurobranchaea*. Ganglienzellen von Neurogliazellen eingehüllt.

Fig. 18. *Torpedo*. Ganglienzelle.

Tafel II.

Untergang und Neubildung von Ganglienzellen.

Fig. 1—5. *Pleurobranchus*. Ganglion. Schnitt. Sublimat.

Fig. 1. Untergehende Ganglienzelle.

Fig. 2, 3. Teile des Ganglions.

Fig. 4. *A—E*. Kerne sich entwickelnder Ganglienzellen.

Fig. 5. Randpartie des Ganglions.

Fig. 6, 7. *Limax*. Ganglion. Schnitt. Sublimat.

Fig. 7. Teil eines Ganglions.

Fig. 8, 9. *Pleurobranchus*. Ganglion. Schnitt. Sublimat.

Fig. 8. Randpartie eines Ganglions.

Fig. 9. Teil eines Ganglions.

Tafel III.

Selbständigkeit des Kerns.

Fig. 1—12. Junger Hund. Spinalganglion. Schnitt. Fig. 1—8, 11, 12. HEIDENHAINsche Eisenhämatoxylinbeizmethode. Fig. 9, 10. Jodgrünfuchsin. Sublimat. Fig. 5, 6 u. 11 nur teilweise ausgeführt.

Fig. 1—9. Chromophile Ganglienzellen.

Fig. 7. Kleines Stück einer solchen.

Fig. 10—12. Normale Ganglienzellen.

Fig. 13—18. Froschlarve. Spinalganglienzellen. Schnitt. HEIDENHAINS
Eisenhämatoxylin. Sublimat.

Fig. 19—30. Junge Katze. Spinalganglienzellen. Schnitt. Sublimat.

Fig. 19—24. HEIDENHAINS Eisenhämatoxylin.

Fig. 25—30. Jodgrünfuchsin.

Fig. 31. *Ascaris*. Oesophagus quer. Sublimat. Karmin.

Fig. 32. *Saturnia Pernyi*. Raupe. Spinnndrüse. Schnitt. Sublimat. Jod-
grünfuchsin.

Tafel IV—VII.

Photogr. 1. *Helix*. Ganglienzelle. Sublimat. Schnitt. Vgl. Taf. I, Fig. 1.

Photogr. 2. *Aplysia*. Ganglienzelle. Sublimat. Schnitt. Vgl. Taf. I, Fig. 2.

Photogr. 3—5. *Helix*. Ganglienzelle. Sublimat. Schnitt. Vgl. Textfig. 4
auf S. 30.

Photogr. 6. *Aplysia*. Ganglienzelle. Randpartie. Sublimat. Schnitt. Vgl.
Fig. 3 auf Taf. I.

Photogr. 7—9. *Doris*. Ganglienzelle. Sublimat. Schnitt. Zu Fig. 7 vgl.
Fig. 5 auf Taf. I; zu Fig. 8 und 9 vgl. Textfig. 5 auf S. 32.

Photogr. 10. *Palinurus*. Ganglienzelle. Schnitt. Sublimat.

Photogr. 11. *Doris*. Ganglienzelle. Schnitt. Sublimat. Vgl. Textfig. 6
auf S. 34.

Photogr. 12—14. *Pleurobranchus*. Ganglienzelle. Schnitt. Sublimat. Pho-
togr. 12 schwach, Photogr. 13, 14 stärker vergr. Vgl. Textfig. 7 auf S. 35.

Photogr. 15—18. *Lophius*. Ganglienzellen. Schnitt. Sublimat. Photogr. 18
schwach, Photogr. 15—17 stärker vergr. Vgl. Textfig. 8 auf S. 36.

Photogr. 19. *Palinurus*. Ganglienzelle. Schnitt. Sublimat. Vgl. Textfig. 9
auf S. 37.

Photogr. 20. *Pleurobranchus*. Ganglienzelle. Schnitt. Sublimat.

Photogr. 21, 22. *Pleurobranchaea*. Ganglion. Schnitt. Sublimat. Zu *f* von
Photogr. 21 vgl. Textfig. 10 auf S. 38.

Photogr. 23. *Pleurobranchus*. Ganglion. Schnitt. Sublimat. Zu *tz* und *gz*
vgl. Textfig. 26 auf S. 50.

Photogr. 24. *Pleurobranchus*. Ganglion. Schnitt. Sublimat.

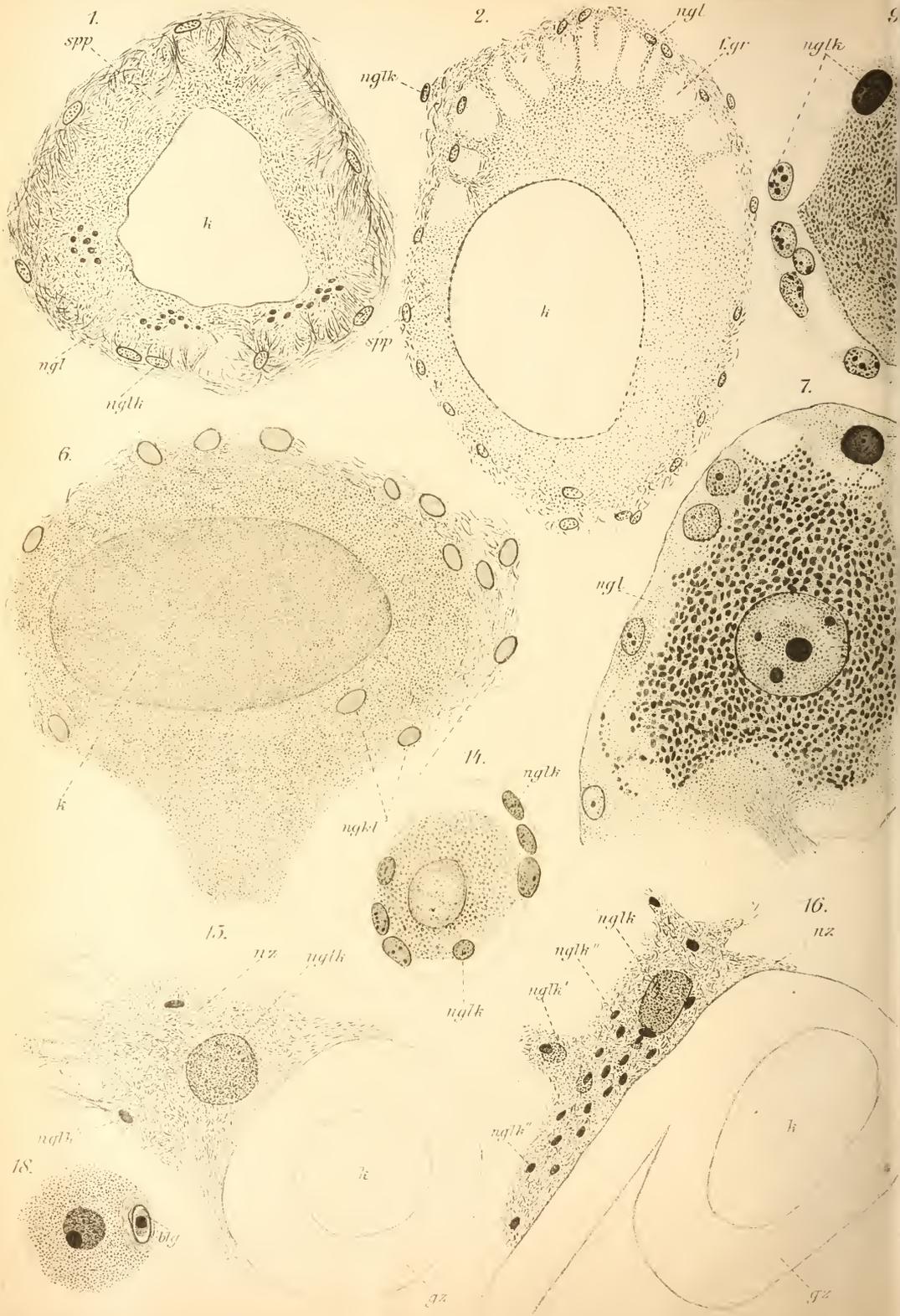
Photogr. 25, 26. *Pleurobranchus*. Ganglion. Schnitt. Sublimat. Zerfall
einer Riesenganglienzelle und Entstehung von Tochterzellen. Vgl. Fig. 1—4 auf
Taf. II und Textfig. 27 auf S. 51.

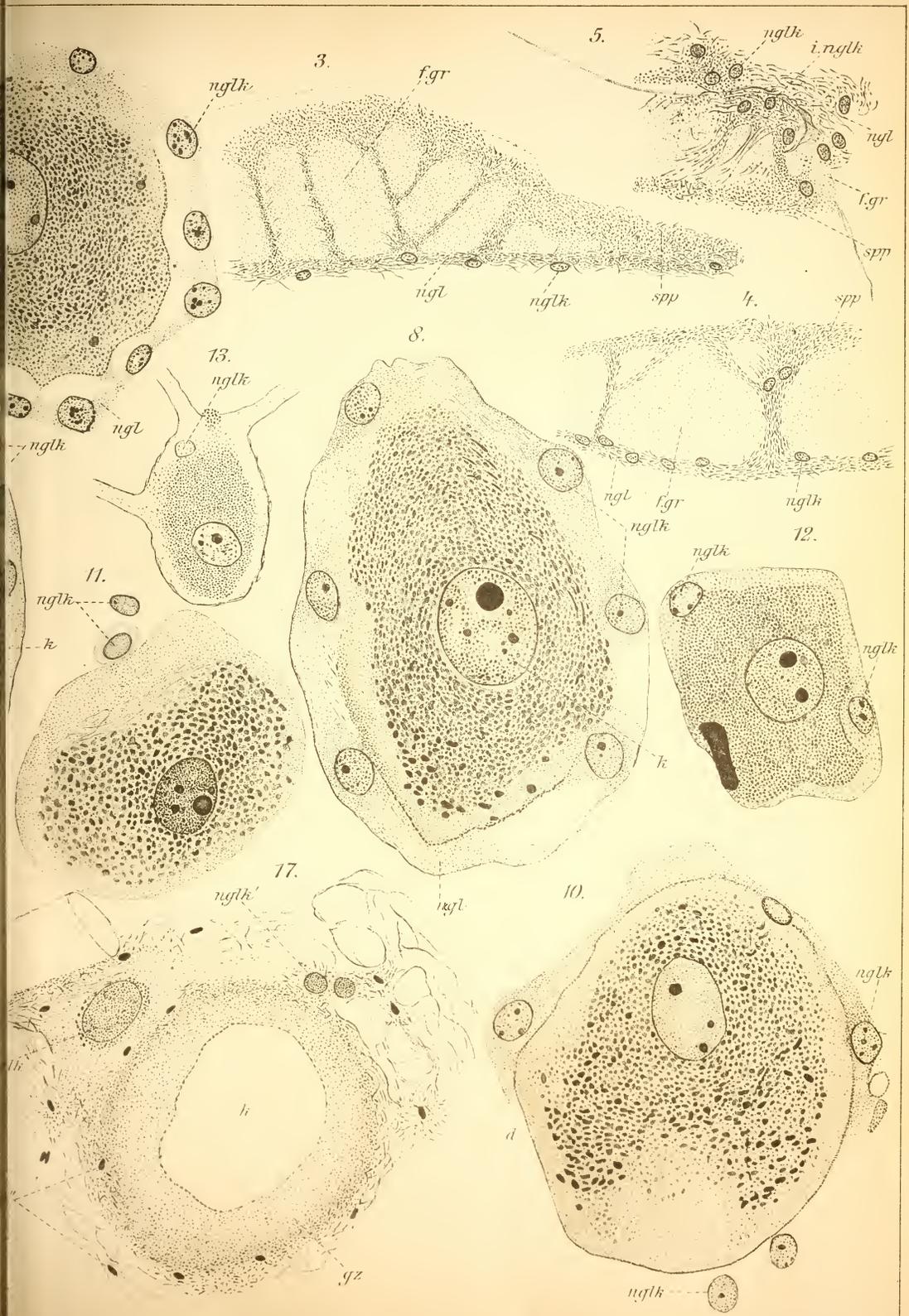
Photogr. 27, 28. *Limax*. Ganglion. Schnitt. Sublimat. Vgl. zu Photogr. 27
Fig. 6 auf Taf. II und zu Photogr. 28 Fig. 7 auf Taf. II.

Photogr. 29—31. *Pleurobranchus*. Ganglion. Randpartie. Schnitt. Subli-
mat. Vgl. Fig. 8 auf Taf. II.

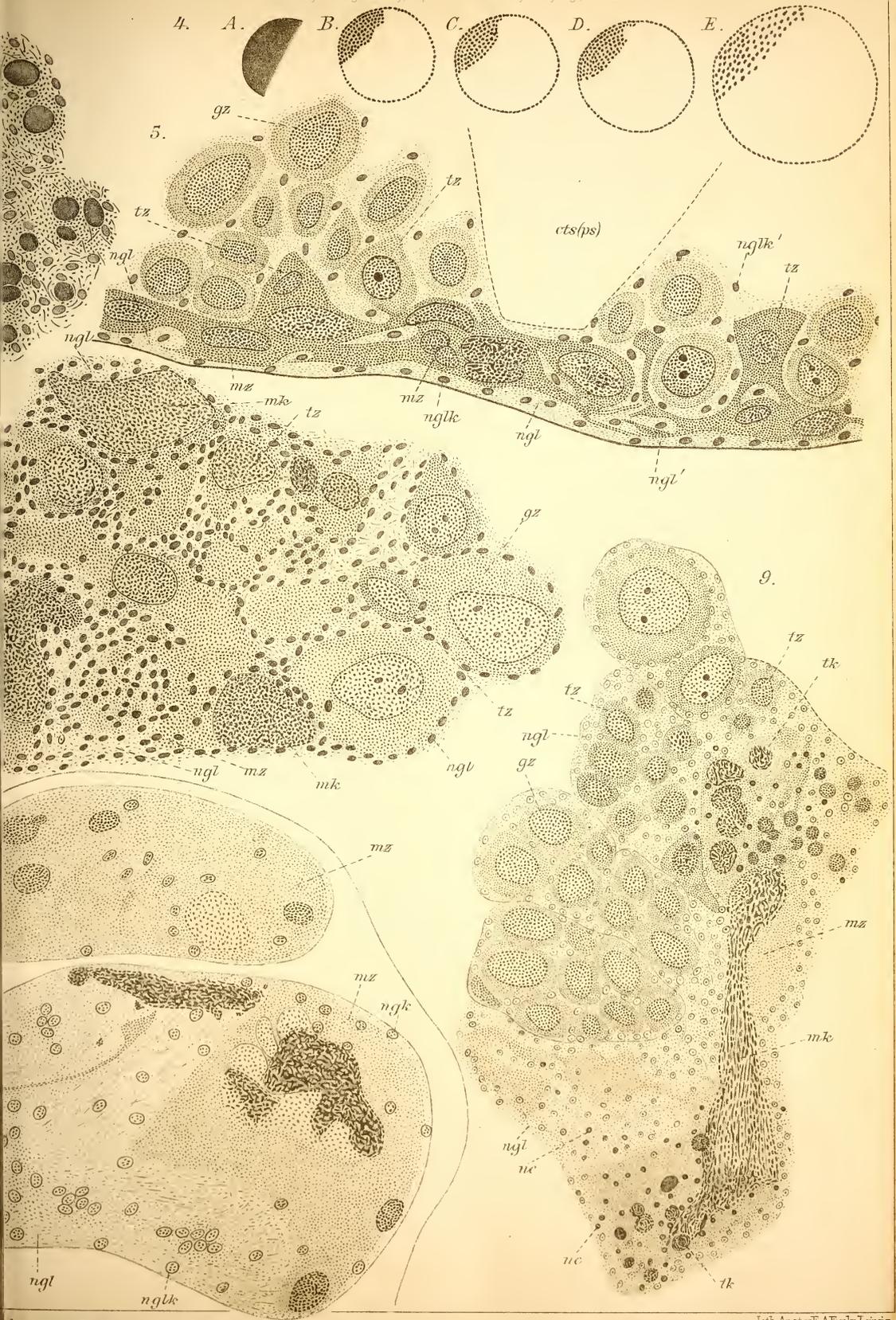
Photogr. 32. *Helix*. Ganglion. Schnitt. Sublimat. Zerfall von Ganglien-
zellen und Absehnürung von nucleolenartigen Kernstücken vgl. Textfig. 29
auf S. 63.

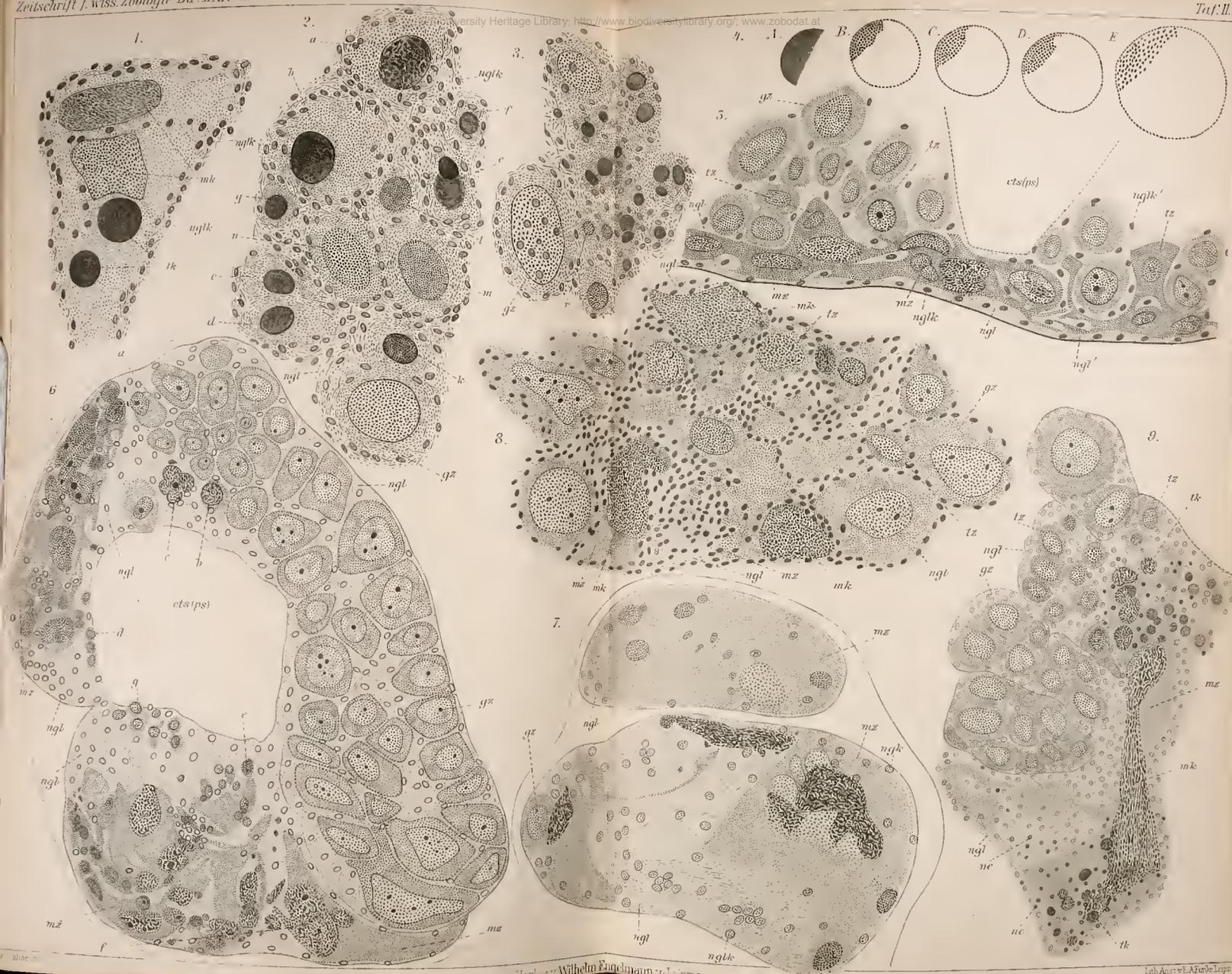
Photogr. 33, 34. *Pleurobranchus*. Ganglion. Schnitt. Sublimat. Vgl.
Fig. 9 auf Taf. II.

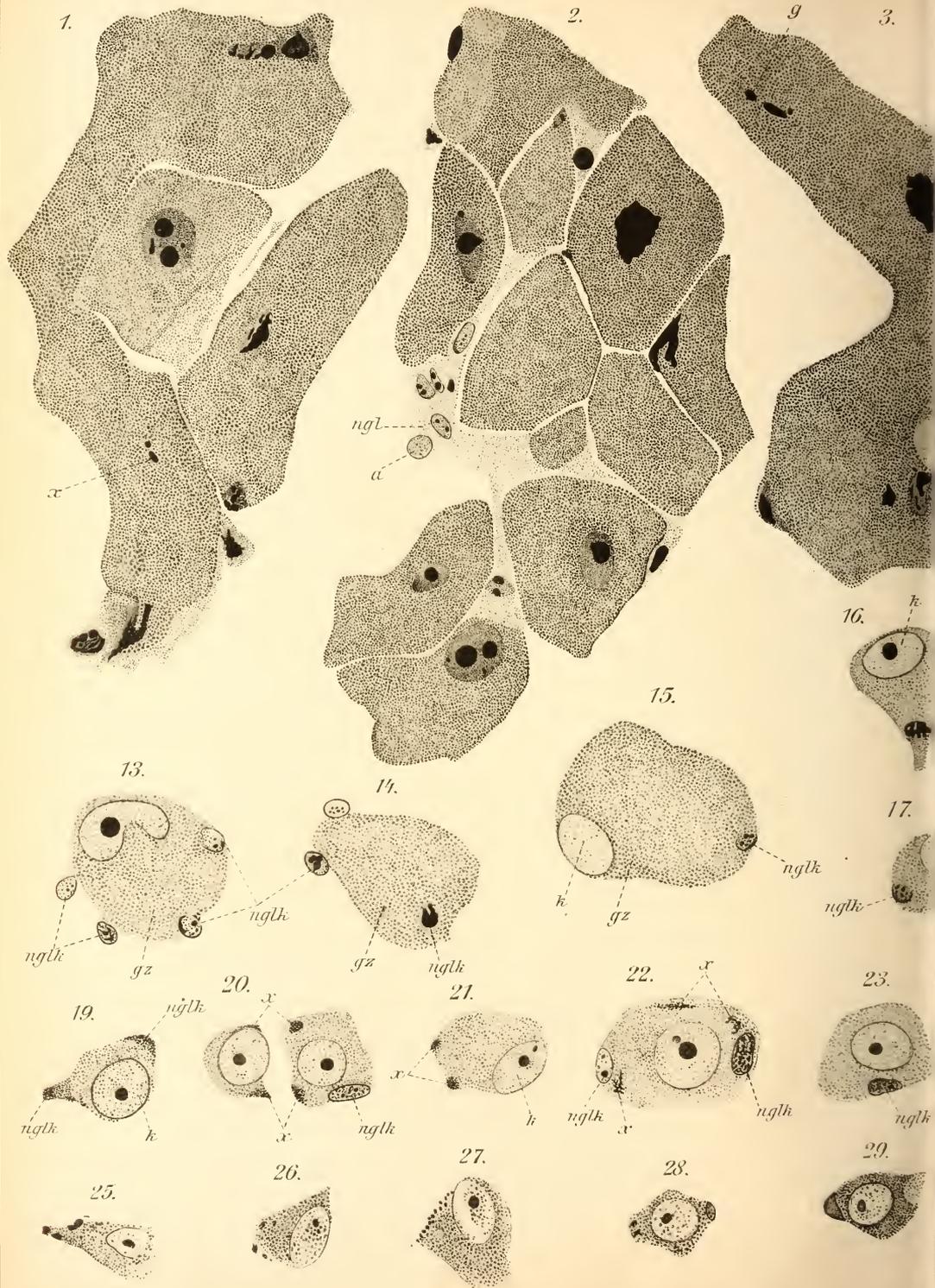


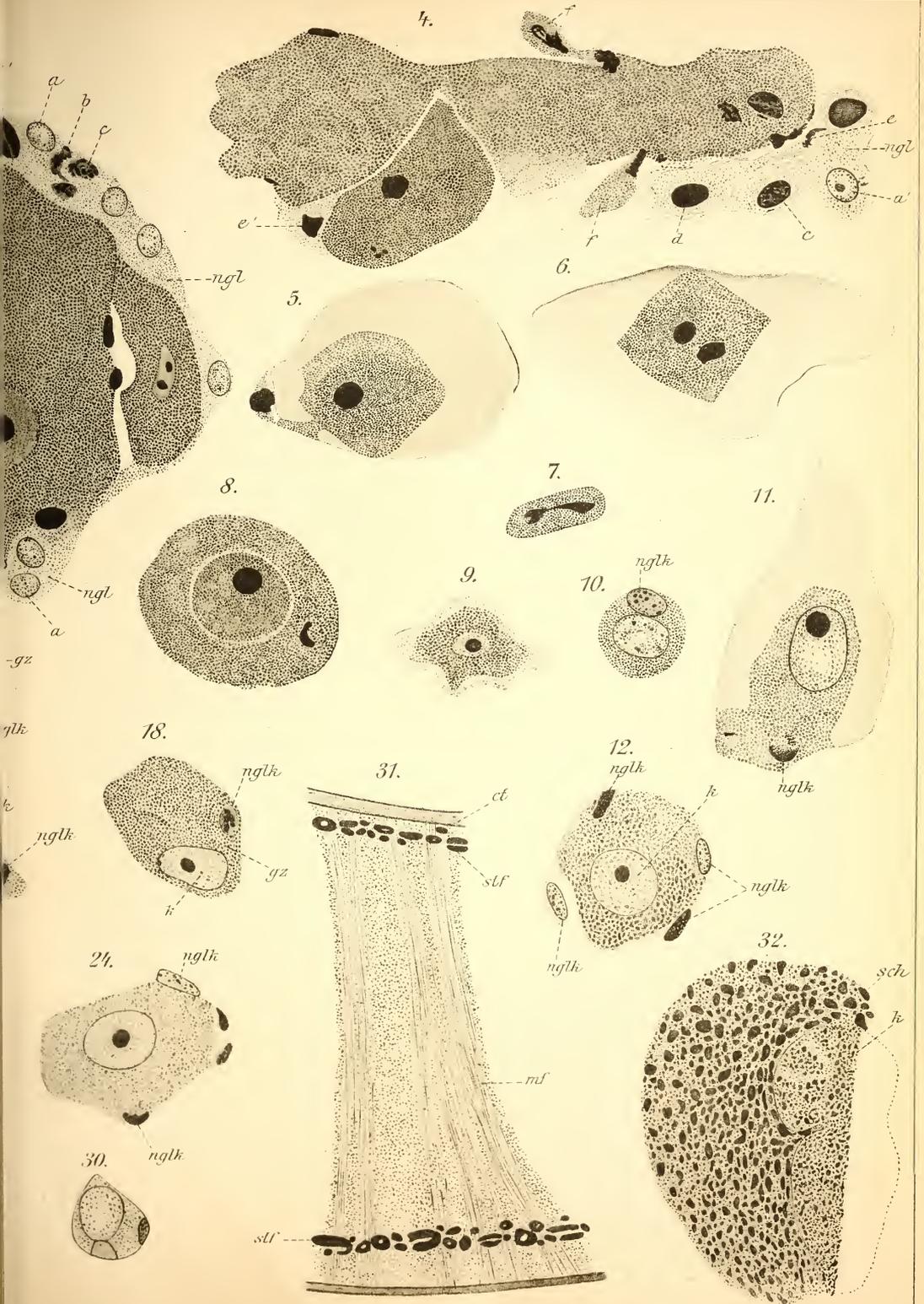












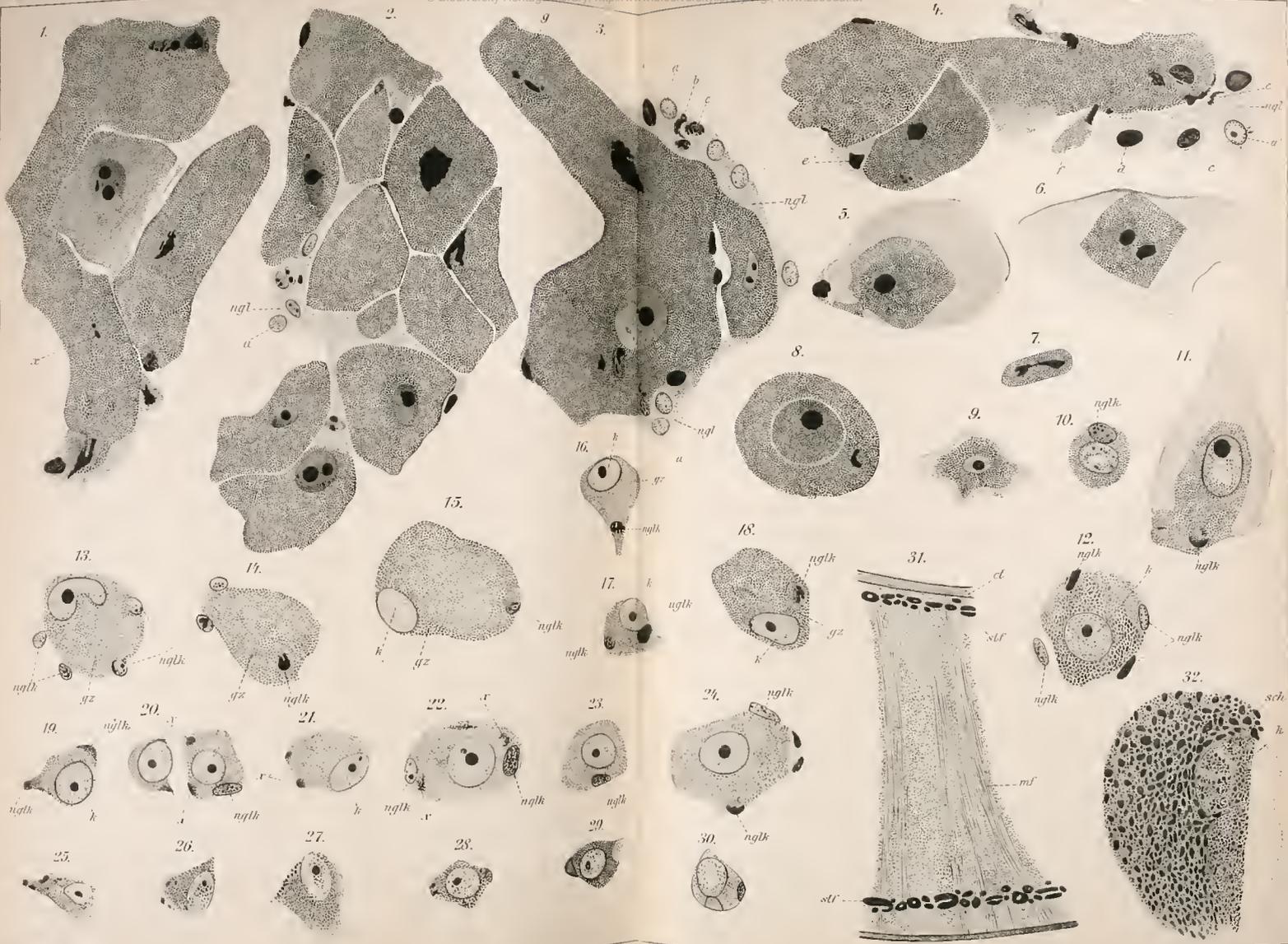


Fig. 1.

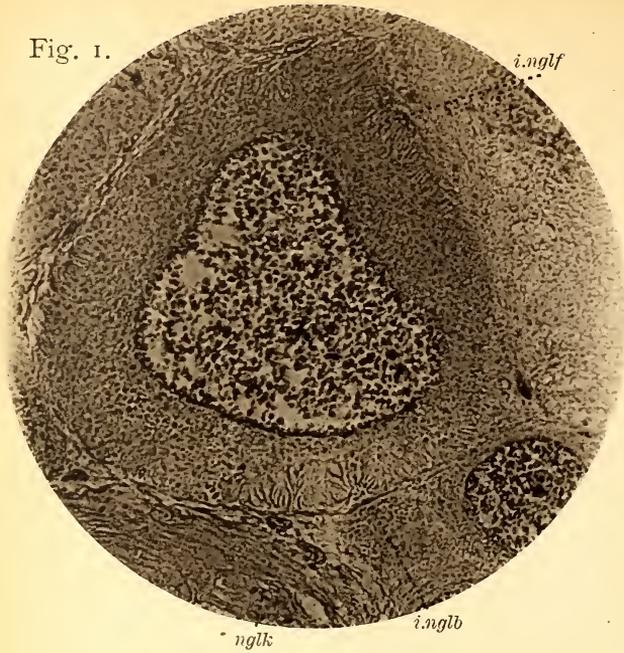


Fig. 2.

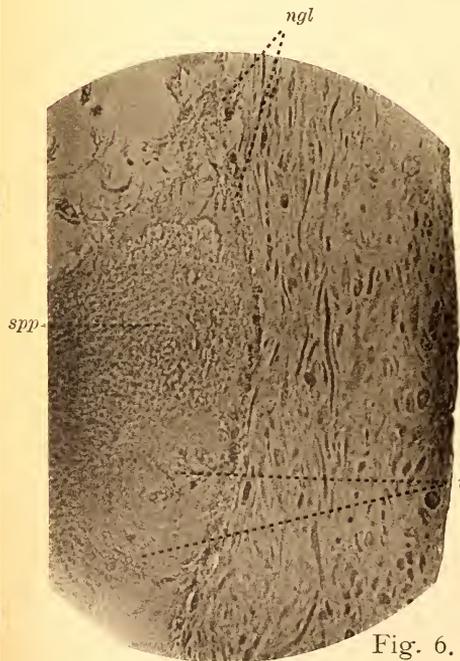


Fig. 6.



Fig. 7.

Fig. 5.

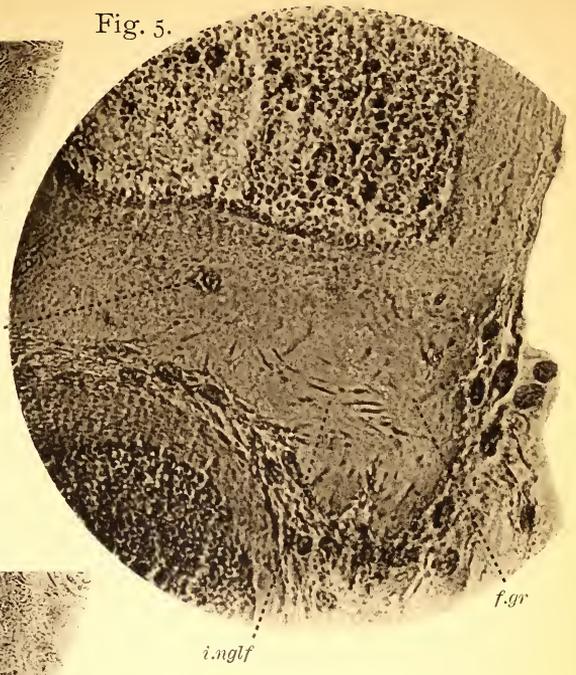


Fig. 3.

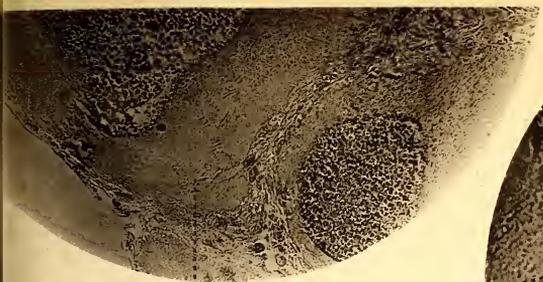
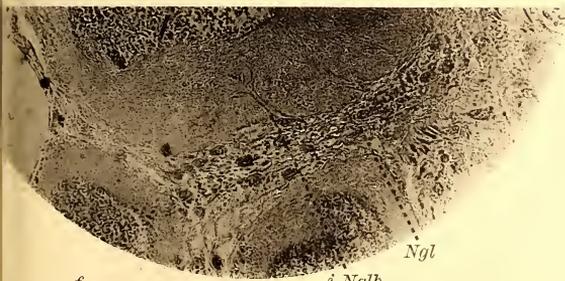


Fig. 4.



i.nglf

f.gr

i.nglf



nglk

i.nglk

Fig. 9.

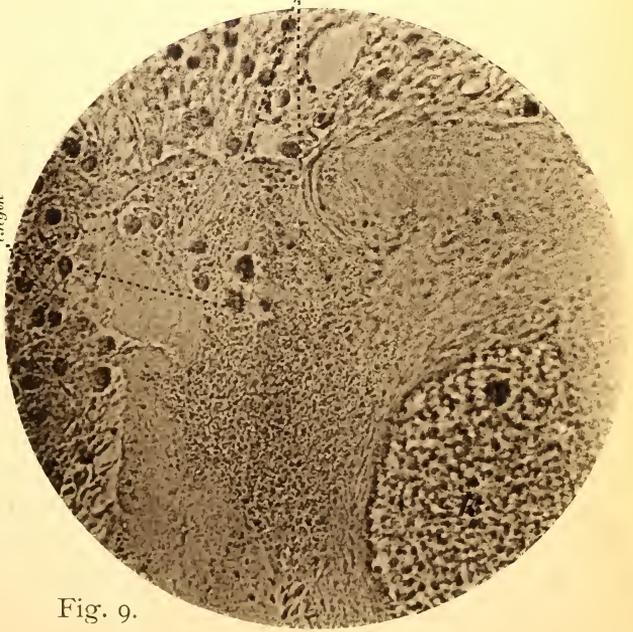


Fig. 8.

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

Fig. 1.

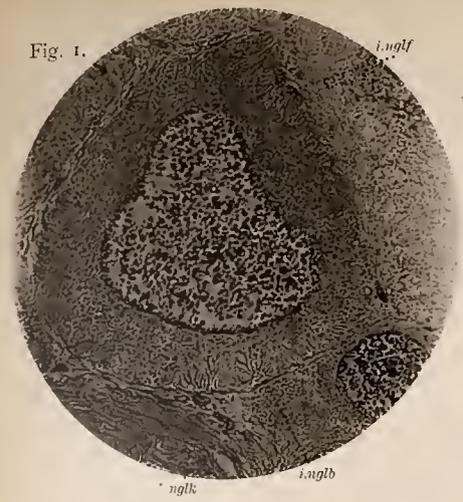


Fig. 2.



Fig. 5.

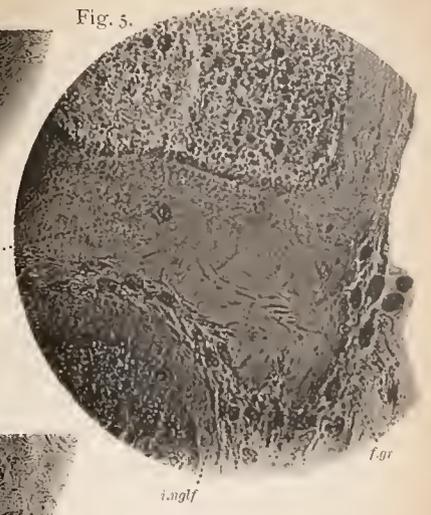


Fig. 3.



Fig. 4.



Fig. 6.



Fig. 7.



Fig. 8.

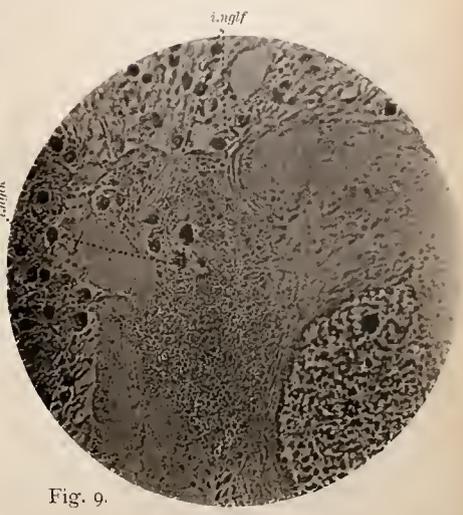


Fig. 9.

Fig. 10.

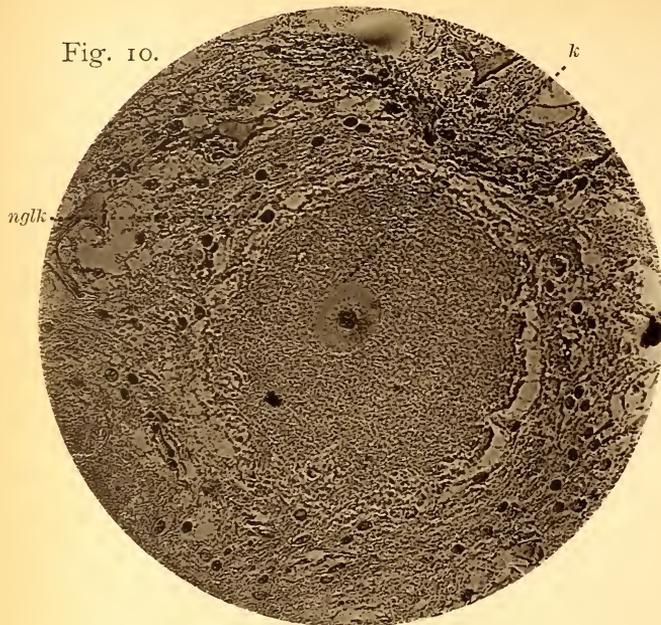


Fig. 11. *i.ngl*

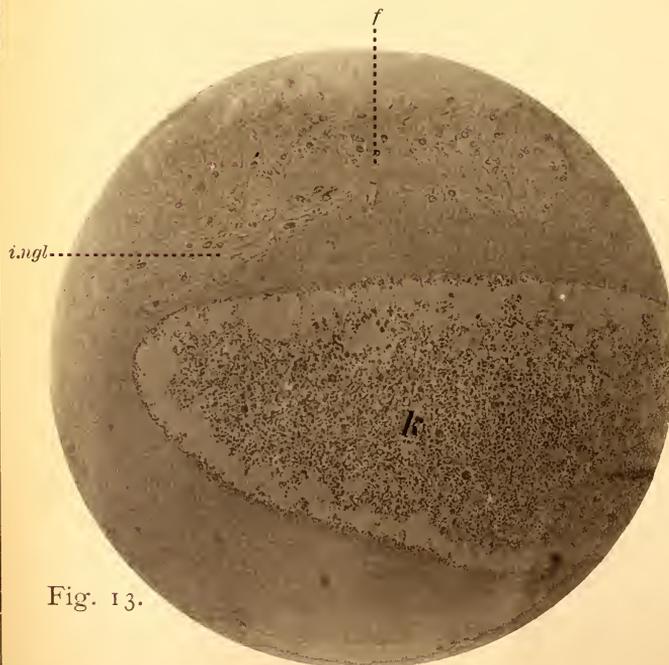


Fig. 13.



Fig. 14.

Fig. 12.

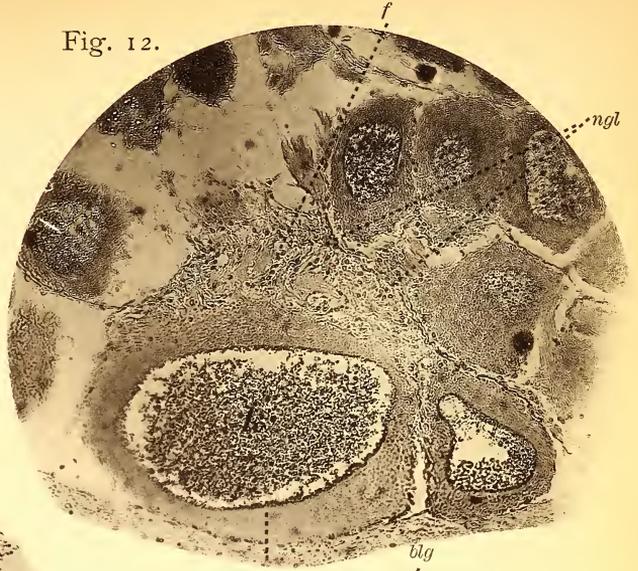


Fig. 15.

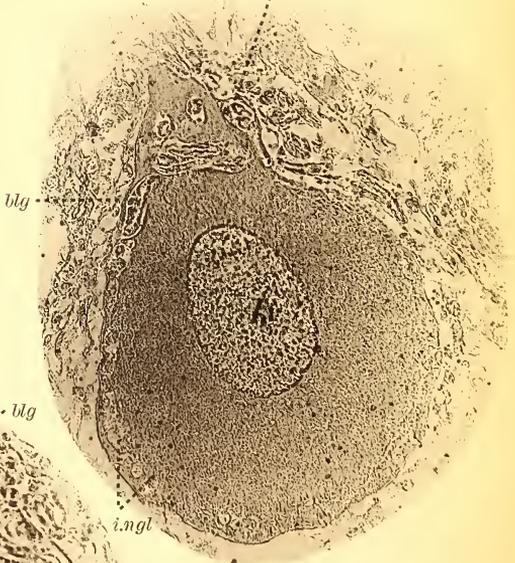
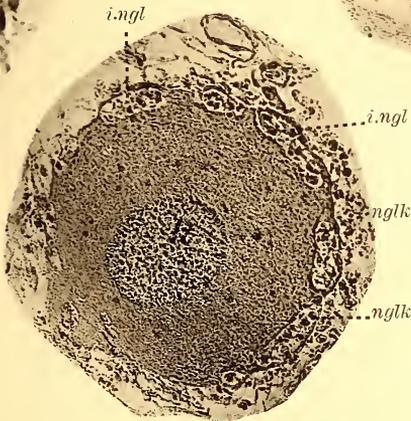


Fig. 17.

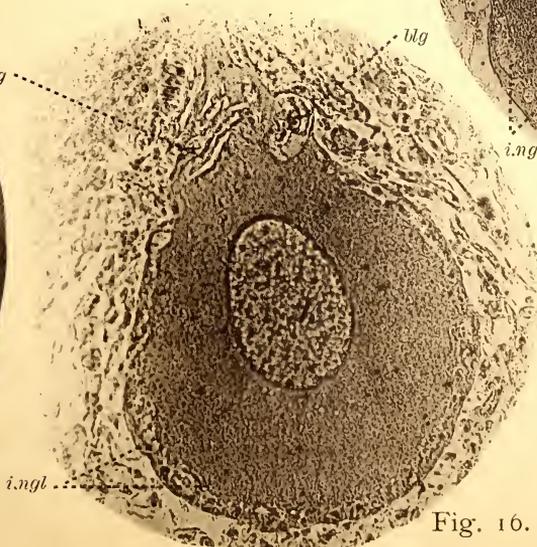


Fig. 16.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org, www.zoo.dal.ac

Fig. 10.

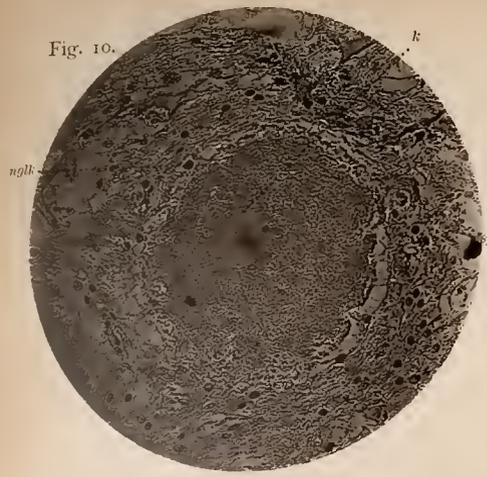


Fig. 11.

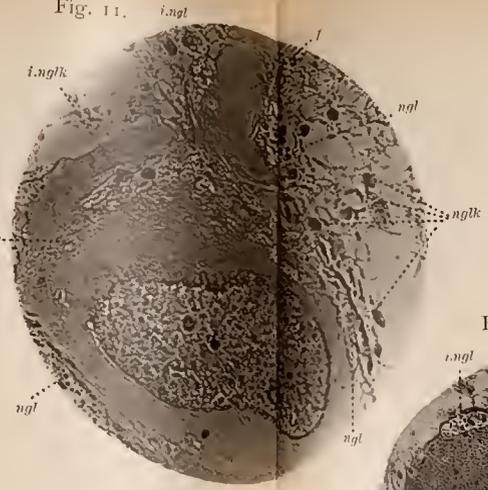


Fig. 12.



Fig. 15.

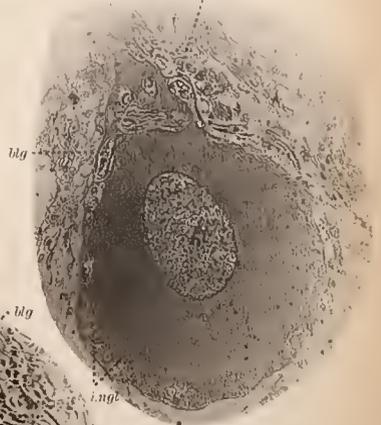


Fig. 17.



Fig. 13.

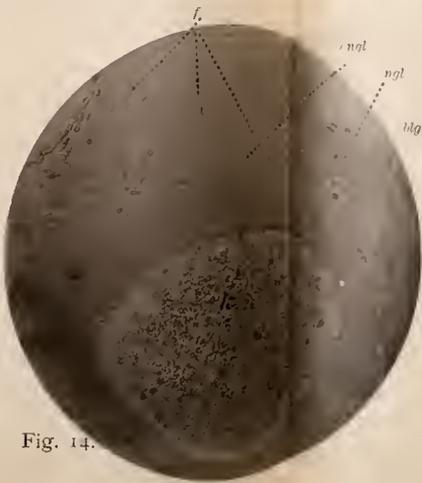


Fig. 14.

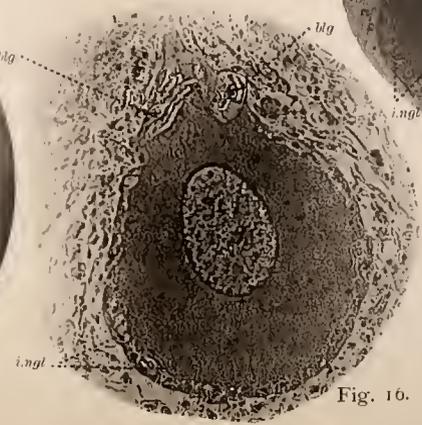


Fig. 16.

Fig. 18.

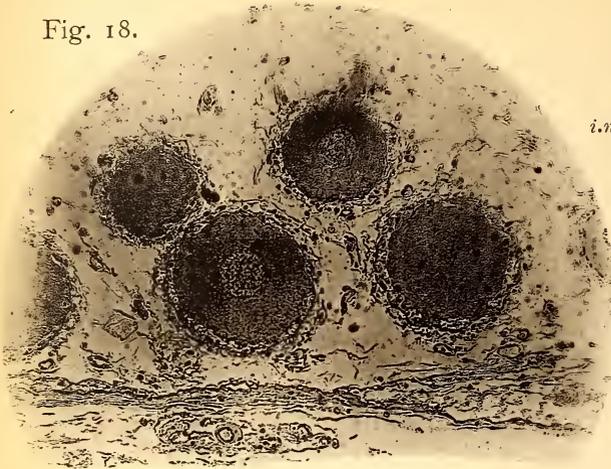


Fig. 19.

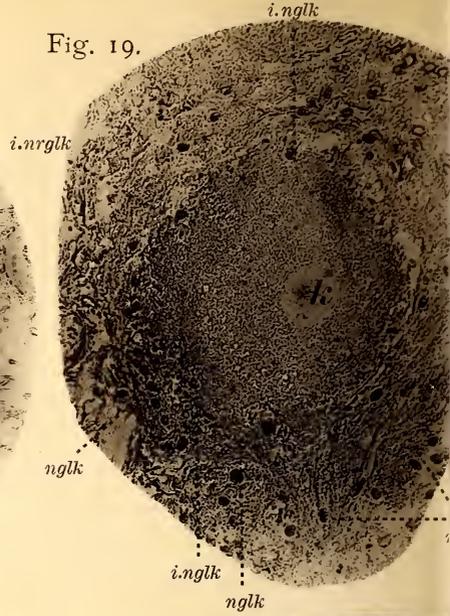


Fig. 22.

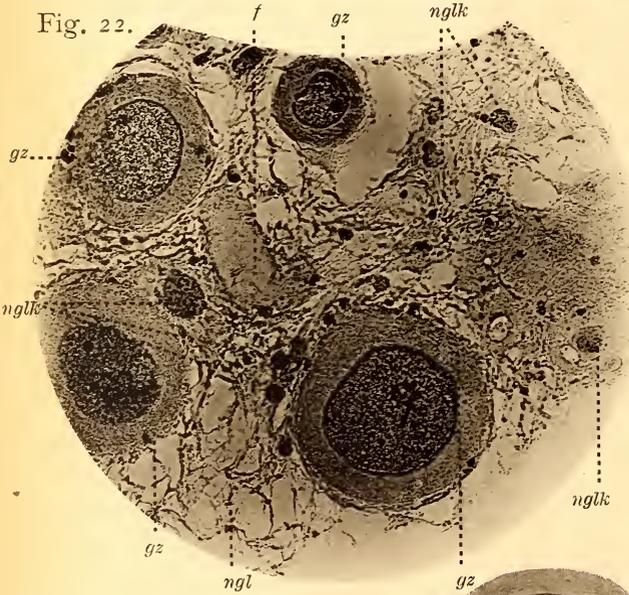


Fig. 25.



Fig. 23.



Fig. 20.

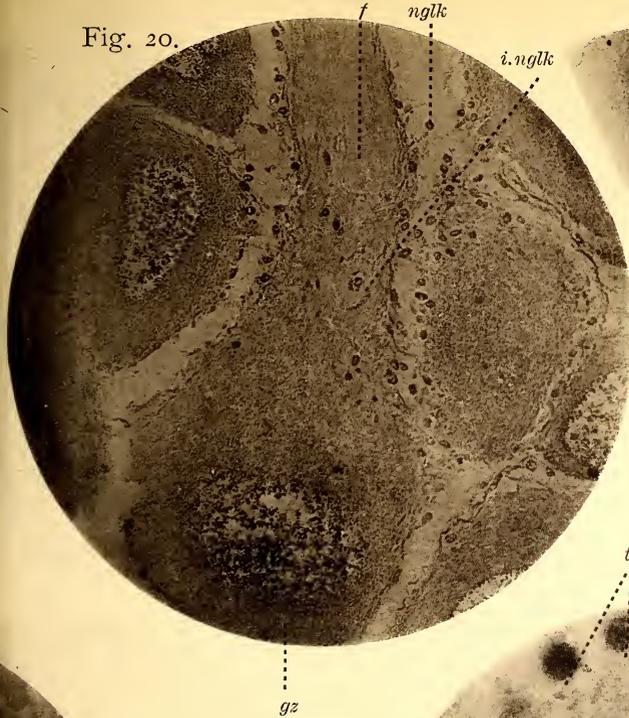


Fig. 21.

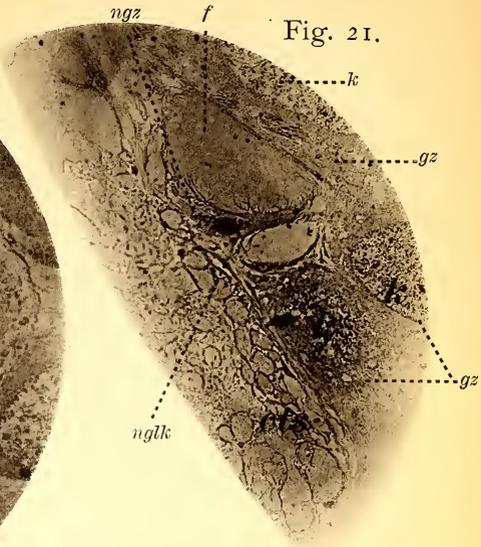


Fig. 26.

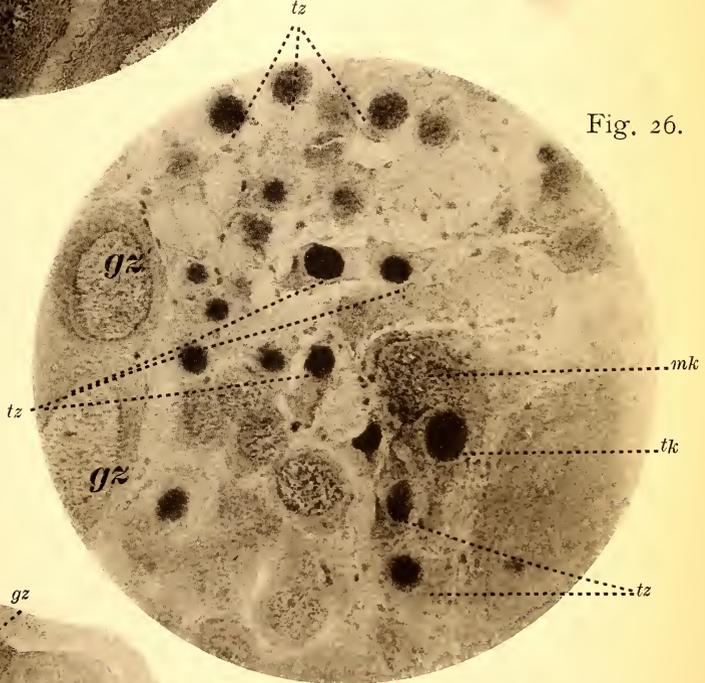


Fig. 24.

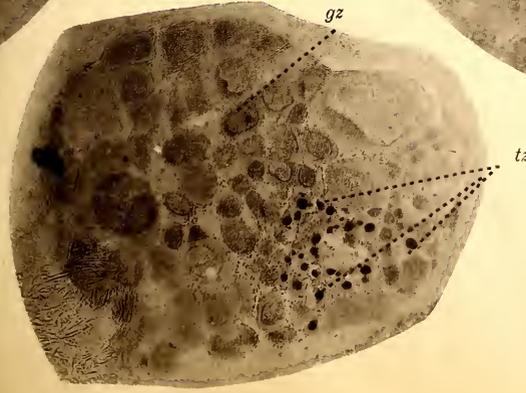


Fig. 18.



Fig. 19.

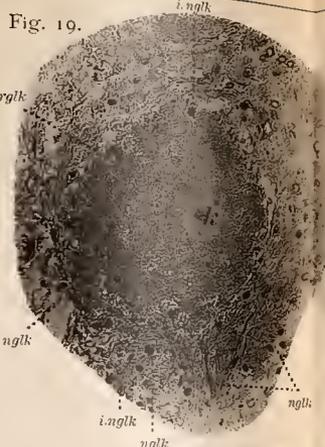


Fig. 20.

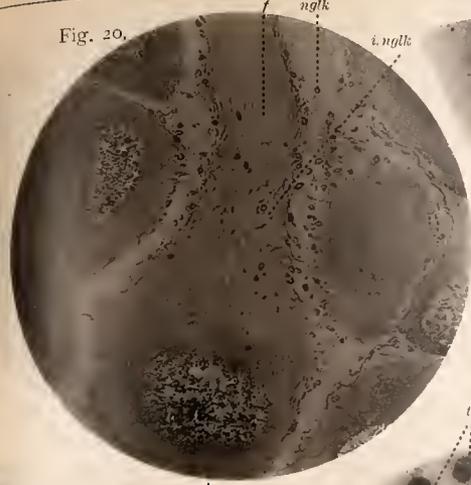


Fig. 21.

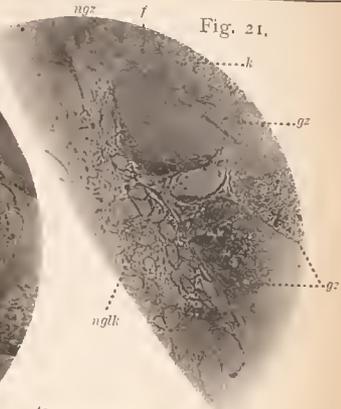


Fig. 22.

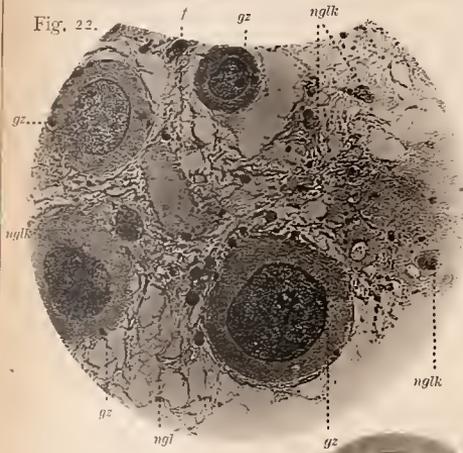


Fig. 25.



Fig. 26.



Fig. 23.



Fig. 24.



Fig. 27.

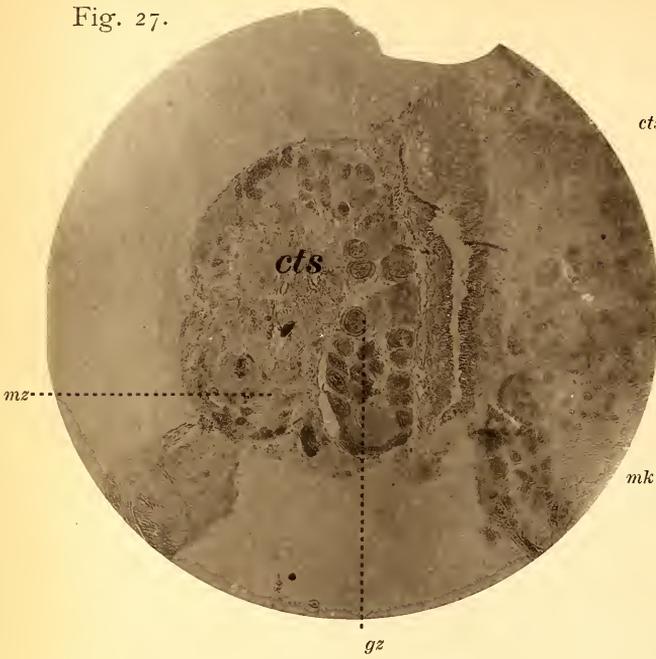


Fig. 28.

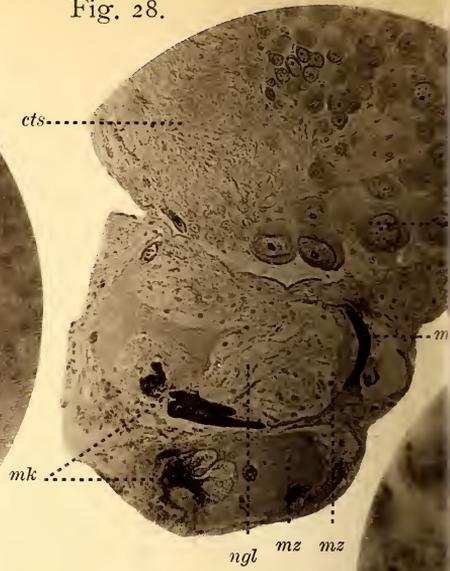


Fig. 33.

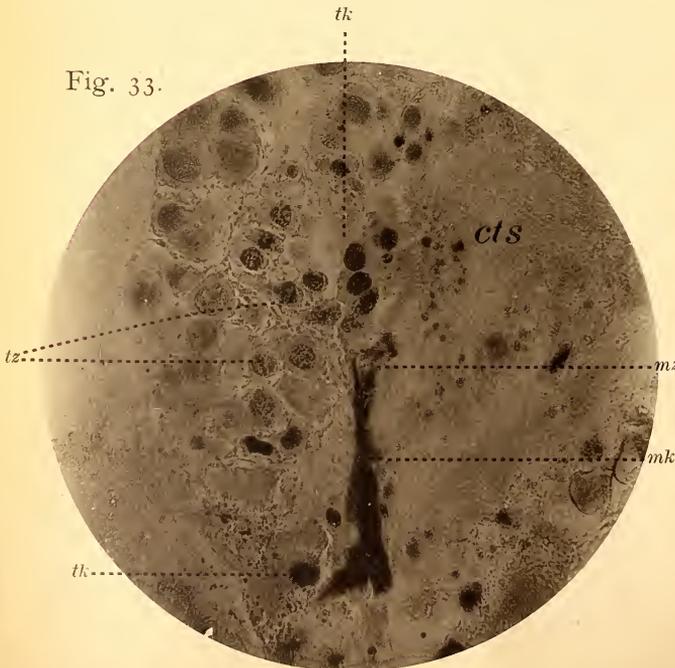


Fig. 34.



Fig. 29.

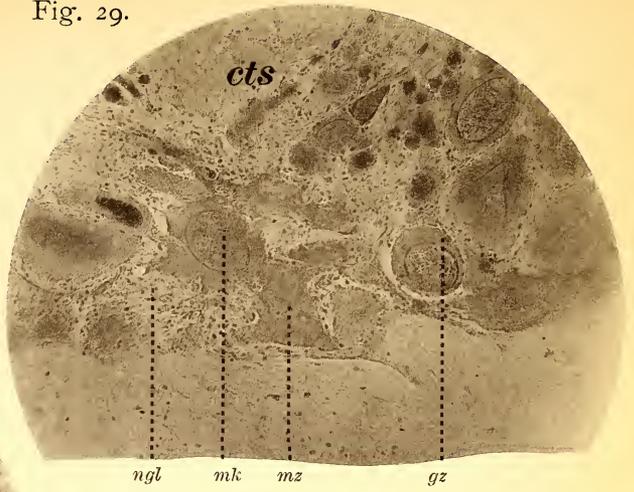


Fig. 32.



Fig. 30.

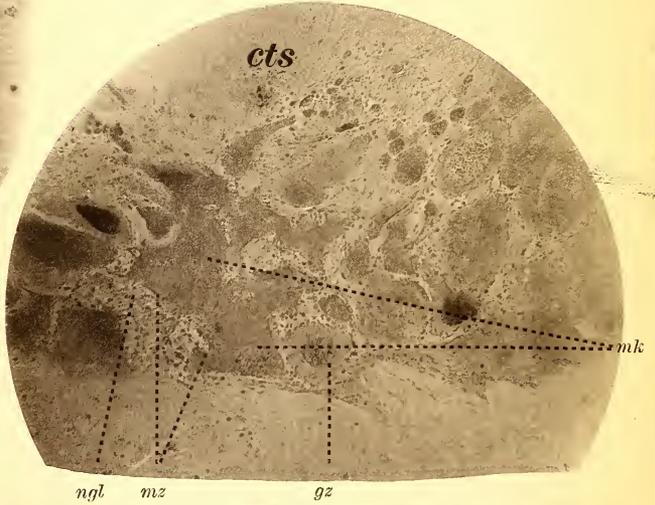


Fig. 31.

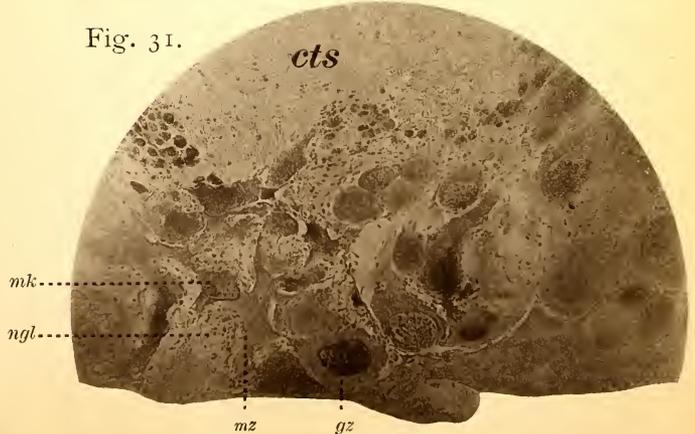


Fig. 27.

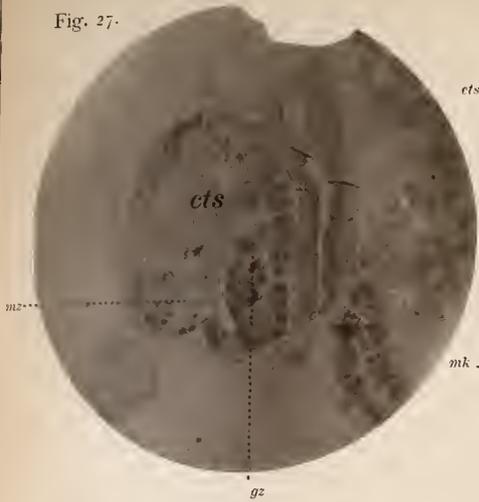


Fig. 28.



Fig. 32.

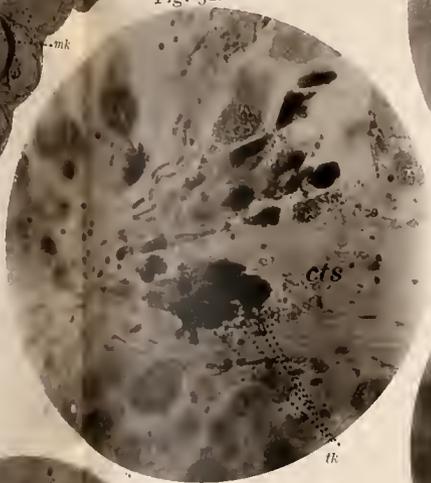


Fig. 29.



Fig. 30.

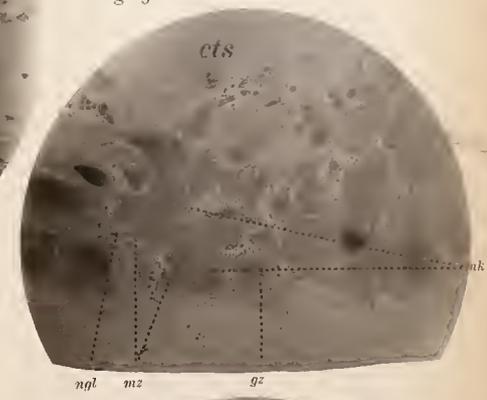


Fig. 33.

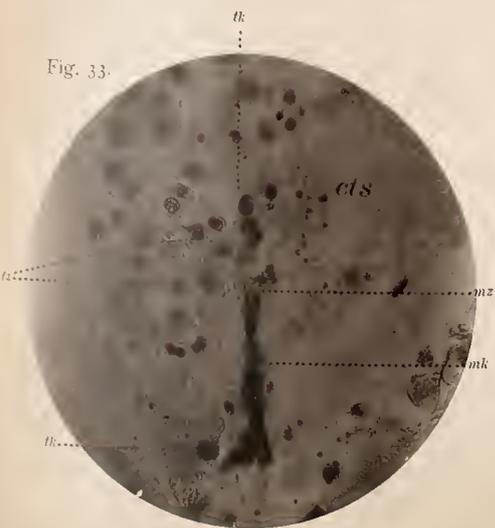


Fig. 34.



Fig. 31.

