(Aus dem anatomischen Institut in Zürich.)

Beiträge zur mikroskopischen Anatomie des Vogeldarmes.

Von

M. Cloetta.

Hierzu Tafel XI.

Einleitung.

Wenn man die Litteratur derjenigen Arbeiten durchmustert, die sich mit der Beschreibung epithelialer Gebilde befassen, so muss es wirklich auffallen, in welcher stark hervortretender Weise der Darmkanal stets zum Objecte solcher Arbeiten gewählt wurde. Es mag dies ja wohl mit der unendlichen Wichtigkeit des betreffenden Organs in Zusammenhang stehen, die ja eine möglichst eingehende Kenntniss der verschiedensten Details bei den verschiedensten Thieren wünschenswerth macht, um daraus allfällige Winke für Verständniss und Erkennung verschiedener Erscheinungen auch am menschlichen Darm zu ziehen, anderseits aber ist es auch die fast unerschöpfliche Vielgestaltigkeit der Bilder, die uns der Darm unter den verschiedenen Umständen zu liefern vermag, so dass fast bei jeder Untersuchung sich wieder neue Anschauungen, Modification oder Verneinung schon bestehender, ergeben. Der Grund nun, weshalb zu nachstehender Arbeit gerade der Vogeldarm gewählt wurde, beruht namentlich darauf, dass über dieses Gebiet speciell noch wenig gearbeitet wurde; wenigstens konnte ich beim Durchmustern der Litteratur keine Mittheilungen auffinden, die sich in eingehender Weise mit mikroskopischen Verhältnissen des Vogeldarms befasst hätten.

Aber nicht nur geleitet von der Absicht, eine genauere Beschreibung des Vogeldarms zu geben, ward diese Arbeit begonnen; sondern es erschien auch wünschenswerth einige besondere Theorien und Streitfragen, die sich im Lauf der letzten Zeit herangebildet hatten, an einem neuen Object wieder einge-

hend zu prüfen und je nachdem die Basis derselben entweder zu verbreitern oder zu untergraben; ich meine damit speciell die Anschauungen Bizzozero's¹⁾ über die Regeneration des Darmepithels und Mittheilungen betreffend die Becherzellen.

Gleich zu Anfang der Untersuchungen stellte sich denn eine Thatsache dar, die wohl mit zu den Hauptgründen zu rechnen ist, weshalb dieses so leicht zu beschaffende und insofern sich für mikroskopische Zwecke wohl eignende Material bis jetzt so wenig Berücksichtigung gefunden hat. Es weist nämlich der Vogeldarm gegenüber dem vieler anderer Wirbelthiere eine bedeutende Kleinheit der zelligen Elemente auf, so dass, um feinere Details hervortreten zu lassen, mit feinen Schnitten und bedeutenden Vergrößerungen operirt werden musste. Da uns aber heutzutage beiderlei Mittel zur Verfügung stehen, so ist dieser Umstand als ein die Untersuchungen allerdings erschwerender, aber keinesweg hindernder anzusehen. Gemäss des angeführten Umstandes suchte ich denn auch unter den Vögeln diejenigen herauszufinden, die eine möglichst klare Anordnung ihrer zelligen Elemente aufweisen und habe als solches sehr brauchbares Object die Haustaube gefunden.

Was nun die Herstellung des Materials anbelangt, so will ich für Diejenigen, die sich eventuell mit derselben Materie beschäftigen wollten, einige technische Andeutungen geben, um ihnen unnöthige Arbeit zu ersparen; denn da über dieses Capitel noch nichts bekannt war, brauchte es oftmals viel Zeit und Mühe für die Herstellung brauchbarer Präparate, indem sich eine Reihe von anderwärts ganz gut anschlagenden Agentien hier als unbrauchbar erwiesen.

Sehr zu empfehlen ist als Fixierungsmittel eine 3% Salpetersäurelösung²⁾, worin der Darm in toto ca. 5 Stunden liegen blieb und dann in gradatim verstärkten Alkohol übertragen wurde. Hiervon wurden dann kleinere Stücke in Boraxcarmin 24 Stunden durchgefärbt und mit salzsaurem Alkohol ausgezogen. Es liefert diese Methode sehr brauchbare Bilder, wobei namentlich hervor-

1) Bizzozero, Ueber die schlauchförmigen Drüsen des Magendarmkanals. Archiv für mikrosk. Anatomie Bd. 33, 1889.

2) Stammlösung von spec. Gew. 1,18 (enthält 32% Säurehydrat) Stöhr, Lehrbuch der Histologie.

zuheben ist, dass die zelligen Elemente sehr schön und deutlich in ihrem Contour erhalten bleiben, keinerlei Schrumpfung eintritt, und dass von diesen Objecten äusserst feine Schnitte (5μ) angelegt werden können, ohne dass das Epithel abfällt oder sonst Zerreissungen vorkommen. Ein anderer Vorthail ist noch der, dass man stets den Darm in toto zur Verfügung hat und genau controlliren kann, aus welcher Partie ein fragliches Stück entnommen worden ist. Wenn nun dieses Verfahren für das Contourstudium sehr zweckmässig war, so konnte leider bei complicirteren Färbungen von ihm kein Gebrauch gemacht werden. Besondere Schwierigkeiten bereitete in dieser Beziehung das Studium der Becherzellen, weil keine der schleimfärbenden Substanzen durch Salpetersäure fixirte Präparate, auch dann nicht, wenn die Stücke neutralisirt worden waren, angriff¹⁾.

Es wurden deshalb Fixirungen mit 10% Kochsalzsublimatlösung (warm 25—35 Min.), Müller'scher Flüssigkeit und Chromosmium-Essigsäure versucht, von welchen Präparaten dann die Schnitte ungefärbt mit Gummi oder Eiweissglycerin aufgeklebt wurden. Derartige Schnitte haben sich als der Schleimfärbung zugänglich erwiesen. Von den vielen hierfür empfohlenen Mitteln habe ich Vesuvin, Saffranin, Methylenblau und das Delafield'sche Hämatoxylin versucht. Da diese Mittel nicht gleich wirken, und die Resultate hier und da im Vergleich zu anderen Autoren verschieden ausfielen, will ich hier kurz meine Erfahrungen über ihre Wirkung auf den Vogeldarm ausführen. In Bezug auf das Saffranin, das J. Paneth²⁾ sehr rühmt, kann ich die Angaben von Hoyer³⁾ nur bestätigen, dass es ein ziemlich zuverlässiges Mittel sei; ja, hier waren die Erfolge fast ganz negativ. Hoyer hat dagegen hauptsächlich die Vorzüge des Methylenblau hervorgehoben, und kann ich ihm hierin völlig beipflichten, dagegen war

1) Anmerkung: Dadurch erklärt sich vielleicht auch die Thatsache, dass der Schleim des Magenepithels sich nicht färben lässt, indem die Unempfindlichkeit dieses Schleimes gegen Farbstoffe, die sonst überall die charakteristische Schleimreaction herbeiführen, durch den Salzsäuregehalt des Magens, wie es scheint, bedingt ist.

2) J. Paneth, Ueber Darmepithel. Archiv für mikrosk. Anatomie, Bd. 31.

3) M. Hoyer, Ueber den Nachweis des Mucins in den Geweben mittelst Färbemethode. Archiv für mikrosk. Anatomie, Bd. 36.

ich von den Versuchen mit Vesuvín keineswegs so befriedigt wie er; es lieferte undeutliche und namentlich inkonstante Färbungen. Ein Vorzug des Methylenblau, den Hoyer namentlich hervorhob, dass es nämlich eine entschiedene Empfindsamkeit gegenüber den qualitativen Verhältnissen des von den Becherzellen gelieferten Schleimes besitze, konnte ich in vollem Maass bestätigen. Diese Eigenschaft trat namentlich hervor, wenn das Methylenblau in sehr verdünnten Lösungen, ca. $\frac{1}{1000}$, einwirkte, doch thut man gut die Färbung, die nach 3—5 Stunden eintritt, unter dem Mikroskop zu überwachen, da nämlich das übrige Gewebe sich auch mitfärbt, und dadurch eine Differenzirung erschwert wird, da ein nachträgliches, energisches Entfärben des übrigen Gewebes mittelst Alkohol, wegen der bekannten Unbeständigkeit vieler Anilinfarbstoffe gegen Alkohol, die hier besonders deutlich hervortrat, nicht anging. Aus demselben Grunde konnten auch keine Dauerpräparate in Firnis eingeschlossen werden, sondern die Schnitte mussten frisch in Glycerin untersucht werden. Als ganz brillantes Mucinreagens hat sich das Deafield'sche Hämatoxylin¹⁾ erwiesen, das bei den in Chromosmium-Essigsäure gehärteten Präparaten konstant eine sehr charakteristische Färbung lieferte, wobei das Gewebe hellbraun, der Schleim dunkelviolett tingirt wurde. Die Reaction tritt bei sehr diluirten Lösungen in 24 Stunden, bei Mischung mit gleichen Theilen Wasser schon in einer halben Stunde auf. Die Hauptvorzüge dieses Mittels bestehen darin, dass eine Ueberfärbung nicht leicht eintritt und die Schnitte alkoholbeständig sind.

Von anderen Färbungen wurden die Methoden von Hermann²⁾, so wie die von Ehrlich-Biondi und Martin Heidenhain's Hämatoxylin — Eisenlackfärbung³⁾ versucht, und wird die besondere Wirkung dieser Methoden auf die verschiedenen Gewebetheile an den entsprechenden Stellen erwähnt werden.

1) Taschenbuch der mikrosk. Technik von Böhm und Oppel.

2) Archiv für mikrosk. Anatomie Bd. 34, pag. 60. Das Färbungsverfahren schlägt auch bei Chromosmium-Essigsäure-Präparaten an.

3) M. Heidenhain, Ueber Kern und Protoplasma. Festschrift zu Ehren des 50jährigen Dr.-Jubiläums von Geh.-Rath v. Kölliker; pag. 118; auch die Ehrlich-Biondi'sche Färbung wurde nach der von M. Heidenhain (p. 116) angegebenen Modification angewendet.

Allgemeines.

Ueber die makroskopischen Verhältnisse des Vogeldarms verdanken wir Gadow¹⁾ eine umfassende Beschreibung, in der sich auch einige Bemerkungen speciell über den Darm der Haus-
taube finden. Die Länge desselben, vom Pylorus bis zum Anus gemessen, schwankt je nach dem Alter des Thieres zwischen 80—120 cm, seine Wandung ist dünn. Der Darm stellt in toto einen konischen Schlauch dar, der seine grösste Ausdehnung am Pylorus, die geringste oberhalb des Anus aufweist, so dass die Querschnitte der betreffenden Partien, wie Gadow angibt, sich im Verhältniss wie ca. 3:1 bewegen. Die Duodenalschlinge ist hufeisenförmig gebogen, der absteigende Schenkel ist beträchtlich weiter wie der aufsteigende, ihre Gesamtlänge beträgt durchschnittlich 14—16 cm. Zwischen den beiden Schenkeln ist das Pankreas eingelagert, dessen Ausführungsgänge in dieselben einmünden. Der Lebergang tritt ca. 8 mm vom Pylorus entfernt in den absteigenden Schenkel ein. Irgend welche Anhaltspunkte für eine makroskopische Eintheilung des Darms bestehen in dessen anatomischer Configuration nicht; er stellt ein vollständig glattes Rohr dar. Dass, wie Gadow bemerkt, die Darmmitte bisweilen unregelmässig erweitert sei, ist mir, obwohl ich auch eine ziemliche Anzahl Tauben secirte, nicht aufgefallen. Die Blindsäcke, die ja bei vielen Vögeln eine ausserordentliche Ausdehnung besitzen, sind hier äusserst mangelhaft entwickelt oder vielmehr zurückgebildet und stellen eine, ca. 5 cm oberhalb des Anus befindliche leichte, beidseitige Anschwellung dar. Beim Aufschneiden zeigt sich der Darm meist nur mässig gefüllt, der Inhalt ist in den oberen Partien dünnflüssig, gelb oder hellbraun und geht in den unteren Abschnitten in einen grünen Farbenton über, den man schon durch die Darmwand erkennen kann, und der eigentlich das einzige Merkmal bildet, wonach sich annähernd eine Trennung in Dünndarm und Dickdarm machen lässt; zugleich werden die Massen auch bedeutend consistenter.

Bei Betrachtung der Schleimhaut ergibt sich dieselbe als überall mit Zotten besetzt, die im Duodenum so dicht stehen,

1) Dr. Gadow, „Die Vögel“ in Bronn's Classen und Ordnungen des Thierreichs.

dass die Mucosa, wie Gadow sagt, einen sammtartigen Eindruck macht. Im Dünndarm sind die einzelnen Zotten deutlicher zu unterscheiden, am weitesten stehen sie im Enddarm auseinander und sind derart angeordnet, dass sie beim Auseinanderklappen des Darmes scharfe Zickzack-Längsfalten bilden.

Durchschnitte durch den Darm ergeben, dass auch hier die bei allen Vertebraten bestehende Zusammensetzung aus Schleimhaut, Muskelhaut und Serosa vorhanden ist, doch zeigen die beiden ersteren Besonderheiten, die eine eingehendere Beschreibung nothwendig machen.

Die Schleimhaut ist in ihrer ganzen Ausdehnung vom Pylorus bis zum Anus mit Zotten besetzt. Dieselben zeigen in ihren verschiedenen Dimensionen erhebliche Schwankungen je nach ihrem Sitz, so dass man wenigstens annähernd bei Betrachtung eines Präparates hiernach entscheiden kann, aus welchem Darmabschnitt dasselbe genommen ist. Bei oberflächlicher Betrachtung glaubt man an den Zotten des Dünndarms die grösste Länge zu constatiren, doch wird man sich durch Messungen bald überzeugen können, dass dies nur eine Täuschung ist, hervorgebracht durch das wechselnde Verhältniss der Länge- zur Breitendimension¹⁾. Die grösste Ausdehnung besitzen entschieden die Zotten des Duodenums, die eine Länge von 1,0—1,25 mm aufweisen, bei einem Querdurchmesser von ca. 0,16 mm, welche Zahl ungefähr der Mitte der Zotten entspricht, während die Basis etwas höhere, bis 0,22 mm, die Spitze entsprechend kleinere, 0,12 mm, Werthe aufweist. Es zeigen also die Zotten des Duodenums meist eine etwas konische Gestalt, was im Dünndarm weniger der Fall ist, während im Enddarm oft das umgekehrte Verhältniss eintritt. Gegen den Dünndarm zu nehmen die Zotten sowohl in Menge ab, indem sie weniger dicht beisammen stehen, als auch die Dimensionen der einzelnen, und schwankt dort ihre Länge zwischen 1,0—0,7 mm, ebenso ist auch ihr Durchmesser verringert und zwar, wie schon bemerkt, in erheblicherem Maasse als die Länge; er beträgt zwischen 0,125—0,100 mm. Im Enddarm dagegen sehen wir eine sehr bedeutende Beschränkung im Längenwachsthum bestehen, während der Durchmesser fast gar keine

1) Sämmtliche Messungen beziehen sich auf in Salpetersäure fixirte Präparate, die in Glycerin aufbewahrt wurden.

Aenderung erleidet, wodurch die Zotten des Dickdarms als die voluminösesten imponiren. Ihre durchschnittliche Länge schwankt zwischen 0,28—0,37 mm, die Dicke zeigt verschiedene Werthe, je nachdem die Messung an der Basis (0,13 mm) oder an der Kuppe (0,187 mm) vorgenommen wird. Diese Aenderungen des Durchmessers können, abgesehen von verschiedenen Contractionszuständen, durch die verschiedenen Componenten der Zotten bedingt sein, und scheint es deshalb angezeigt, die Beziehungen derselben zu einander genauer ins Auge zu fassen. Im Duodenum zeigt auch das Epithel die stärkste Ausbildung (0,048 mm) und steht zum Zottenstroma durchschnittlich in einem Verhältniss wie 12:10—7. Die Epithelien des Dünndarms sind wiederum etwas kürzer, 0,039 mm, und ist hier die Beziehung zum Zottenstroma eine stets schwankende, indem man Stellen sieht, wo dasselbe beinahe die Stärke einer Epithellage erreicht, während es anderwärts kaum $\frac{1}{3}$ derselben beträgt. Der Enddarm zeigt eher eine leichte Vergrösserung der Epithelien (0,04), während das Stroma bis das Doppelte betragen kann. Eine Verschiedenheit im Durchmesser der Epithelien nach den verschiedenen Darmabschnitten scheint kaum zu bestehen. Es haben diese Zahlen natürlich nur einen relativen Werth, da man den Contractionszustand der Zotten nicht so genau bestimmen kann; die verschiedenen Fixirungsmethoden scheinen keinen wesentlichen Einfluss auf das Epithel zu haben, wenigstens geben Sublimat und Salpetersäure-Lösung annähernd gleiche Resultate.

Bei Betrachtung der Tunica propria fällt die geringe Entwicklung des Bindegewebes auf, das meist nur in geringer Menge zwischen die sehr dicht liegenden Lieberkühn'schen Drüsen eingeschoben ist und nur an denjenigen Stellen, wo grössere Gefässe liegen, in bemerkenswerther Menge vorliegt. Nach aussen von den Lieberkühn'schen Drüsen liegt eine längsverlaufende Muskelschicht, die wir als Muscularis mucosae ansprechen müssen (Fig. 1). Dieselbe zeigt eine ganz ausserordentliche Stärke und ist von der Ringfaserschicht des Muscularis muc. durch eine so geringe Lage von submucösem Gewebe getrennt, dass man fast versucht wäre, sie als selbständige Muskelhaut anzusehen und in Anbetracht der schwach entwickelten (s. u.) äusseren Längsschicht von einer inneren Längs- und äusseren Ringmuskelschicht zu sprechen. Ihre Dicke zeigt eine gewisse Schwankung in den

verschiedenen Darmabschnitten. Im Duodenum beträgt ihr Durchmesser ca. 0,048 mm, der dann im oberen Theil des Dünndarms etwas Weniges abnimmt und auf ca. 0,04 mm sinkt, um dann im Anfang des Enddarmes sich wieder etwas zu verbreitern und so, langsam zunehmend, seine grösste Ziffer mit 0,1 mm oberhalb des Anus erreicht.

Eine ausgebildete Submucosa, die die Schleimhaut von den Muskelhäuten trennte, besteht nirgends; die Muscularis mucosae liegt vielmehr den äusseren Muskelhäuten ziemlich unvermittelt auf, nur durch einige schmale Bindegewebszüge getrennt. Entsprechend dieser geringen Entwicklung finden sich auch nirgends, nicht einmal im Duodenum, Drüsen in ihr eingelagert.

Die Muscularis zerfällt in eine äussere Längs- und innere Ringschicht, die den Darm in seiner ganzen Länge begleiten, hinsichtlich ihrer Dimensionen aber ebenfalls Schwankungen zeigen in den verschiedenen Abschnitten. Im Ganzen ist die Ringmuskulatur die viel kräftigere, die ihre grösste Ausdehnung im Beginn des Duodenum zeigt, wo sie eine Dicke von ca. 0,37 mm aufweist, während die Längsfasern einen dagegen ganz verschwindenden Durchmesser besitzen. Die innere Schicht nimmt dann schon im Verlauf der Duodenalschlinge merklich ab, noch bedeutender im Dünndarm, in dessen oberstem Theil sie noch einen Durchmesser von ca. 0,14 mm zeigt, während die Längsmuskulatur sich nicht wenig geändert hat (0,037). Im ganzen Verlauf zeigt sich ungefähr dasselbe Verhalten: eine stete Abnahme der inneren und ein Gleichbleiben oder eher Zunehmen der äusseren Schicht, so dass im untersten Theil des Dünndarms die beiden Muskellagen nahezu einen gleichen Durchmesser von 0,05 mm besitzen. Im Enddarm nimmt dann, namentlich in dessen unterem Abschnitt, die Ringmuskelschicht wieder zu und erreicht ca. 2 cm oberhalb des Anus eine Ausdehnung von 0,125 mm, während an der äusseren Schicht kein wesentlicher Wechsel zu verzeichnen wäre.

Feinerer Bau der Zotten.

a) Epithel.

Die Zotten sind auf ihrer ganzen Oberfläche mit Epithel bekleidet, das aus einer einfachen Schicht ziemlich schmalen,

langer Zellen von hexagonaler Begrenzung und prismatischem Bau besteht. Das Protoplasma zeigt reichliche Körner, die, wenn man überhaupt von einer Anordnung sprechen kann, der Richtung der Zellaxe nach gereiht liegen. Durchaus ungleich ist die Tinktionsfähigkeit des Protoplasma in den verschiedenen Abschnitten der Zelle und kann man folgendes Verhalten bemerken (Fig. 2): Der peripher vom Kern gegen das Darmlumen gelegene Theil ist in seinen äusseren zwei Drittel intensiv dunkel gefärbt, dann folgt eine hellere Zone gegen den Kern hin, und zwar ist die Trennungslinie zwischen den beiden Farben eine ziemlich scharfe, in leicht concaven Bogen gegen den Kern hin verlaufende. Im centralen (basalen) Abschnitt beginnt ungefähr in derselben Distanz vom Kern wieder eine dunklere Zone, aber nicht so deutlich ausgesprochen wie die äussere, die gegen die Basis hin leicht abblasst; auch sie zeigt eine leichte concave Begrenzung gegen den Kern, so dass derselbe eigentlich wie in einem hellen Hof eingeschlossen erscheint. Diese Differenzirung ist namentlich deutlich bei dem Verfahren nach Ehrlich-Biondi, aber auch die Eisenlackpräparate lassen sie ganz gut hervortreten. Nach aussen sind die Epithelzellen durch einen wohlausgebildeten Cuticularsaum abgeschlossen, der lange Stäbchen trägt.

In dem Zelltheil zwischen Kern und Cuticularsaum hat Nicolas¹⁾ bei Triton, Frosch und Fledermaus Gebilde gesehen, die er als „boules“ bezeichnet und die durch verschiedene Farbenreactionen ausgezeichnet waren. Es war mir unmöglich bei der Taube dasselbe zu constatiren, was vielleicht auf Ungunst der Objecte beruht. Dagegen sind die sog. Einschlüsse da, ähnlich den von Heidenhain²⁾ beschriebenen, bald über, bald unterhalb des Kern, von verschiedener, oft diejenige des Kern erreichender Grösse; meist sind dieselben rundlich. In den Ehrlich-Biondi-Präparaten sind sie intensiv dunkelroth gefärbt, und da bekanntlich zu Grunde gehende Zellen und Reste solcher sich stark tingiren, so ist wohl die Ansicht Heidenhain's, dass es sich um Reste abgestorbener Zellen handle, die richtige.

1) Intern. Monatsschrift für Anatomie und Physiologie, Bd. VIII, Heft 1.

2) Archiv für die gesammte Physiologie des Menschen und der Thiere, von W. Pflüger, 43. Bd., Supplementheft.

Die meisten Einschlüsse finden sich in den Epithelzellen der Zottenkuppe, doch sind sie auch in denjenigen der Seiten vorhanden.

Ein eigenthümliches Bild ist mir beim Suchen nach intercellularen Einschlüssen aufgestossen (Fig. 3). Ein feiner Faden verläuft vom Zottenstroma gegen das Epithel, dort eingedrungen theilt es sich und scheint mit kugeligen, intensiv gefärbten Knöpfchen zu enden. Das Bild hat mit den von Pfitzner¹⁾ abgebildeten Nervenendigungen im Epithel von Froschlarven eine gewisse Aehnlichkeit. Ich bin aber weit entfernt, dies als wirkliche Nervenendigungen aufzufassen, denn es fehlt ein nachweisbarer Zusammenhang des Fadens mit einer zweifellosen Nervenfasern. Auch die Endigung in färbbare Kügelchen ist eine Erscheinung, die an Nervenendigungen nicht bekannt ist.

Der Kern der Epithelzellen ist oval, nicht immer genau in der Mitte der Zelle gelegen, sondern meist etwas in die Peripherie verlagert; besonders bei den schmalen langgestreckten Epithelzellen des Dünndarms liegen die Kerne in ganz ungleicher Höhe, so dass dadurch an dickeren Schnitten ein mehrschichtiges Cylinderepithel vorgetäuscht werden kann. Mitosen fehlen.

„Besitzen die Epithelzellen eine selbständige Membran?“ Mit dieser Frage beginnt Heidenhain²⁾ ein Kapitel, in dessen Verlauf er versucht, den Beweis gegen die Existenz eines solchen zu führen. Kölliker³⁾ hat eine solche angegeben, H. Arnstein⁴⁾ und Schäfer⁵⁾ haben sich dagegen ausgesprochen. Die Gründe, welche Heidenhain gegen die Existenz einer Membran ins Feld führt, sind folgende:

1) Man sieht Protoplasmabrücken, welche benachbarte Zellen mit einander verbinden. Sind diese Brücken ohne Weiteres mit wahren Intercellularbrücken, wie wir sie bei geschichtetem Pflaster-

1) W. Pfitzner, Nervenendigungen im Epithel; Morpholog. Jahrbuch 7.

2) l. c.

3) Kölliker, Handbuch der Gewebelehre des Menschen. Leipzig, 5. Aufl., 1867.

4) H. Arnstein, Virchow's Archiv, Bd. 39.

5) Schäfer, on the part played by amoeboid cells in the process of intestinal absorption. Physiolog. Laboratory, university college, London. Collected papers V. 1885.

epithel kennen, zu indentificiren? Vergleichen wir beide miteinander. Der Unterschied ist ein in die Augen springender, wenn wir die Abbildung Heidenhain's (Tafel I, Fig. IV) heranziehen. Bei einer Vergrösserung, wie sie in dieser Figur vorliegt, dürften wahre Intercellularbrücken überhaupt gar nicht sichtbar sein. Es dürfte überhaupt fraglich sein, ob die in der Mitte angegebenen Körper alle Stücken von Epithelzellen entsprechen, ob nicht dabei Bindegewebszellen des Zottenstroma sich befinden. Im Uebrigen ist hier der Vergleich mit wahren Intercellularbrücken schon dadurch völlig ausgeschlossen, dass Heidenhain selbst angibt, dass die dazwischen befindlichen Lücken der Hauptsache nach durch Leukocyten ausgefüllt gewesen sind. Heidenhain ist, indem er auf diese Genese hinweist, gewiss auch der Meinung, dass von ächten Intercellularbrücken hier nicht die Rede sein könne; denn darüber besteht ja doch kein Zweifel, dass diese nicht durch eindringende Leukocyten gebildet werden. Die von Heidenhain abgebildeten Protoplasmabrücken sind also keine wirklichen Intercellularbrücken. Dass aber diese Druckbilder gegen das Vorhandensein einer Zellmembran sprechen, ist nur unter der Voraussetzung verständlich, dass ein directer Zusammenhang der Zellsubstanz zweier benachbarter Zellen bestehe. Für diesen Zusammenhang soll die Figur IV sprechen, die ich als volles Beweismittel aus den oben angeführten Gründen nicht anerkennen kann, gegen den Zusammenhang sprechen die vielen mikroskopischen Bilder, die, nach den besten Conservierungsmethoden erhalten, bei erwachsenen Zellen stets eine deutliche, oft scharfe Grenze zwischen den benachbarten Zellen zeigen. Ich möchte in dieser Beziehung auf viele Figuren Heidenhain's selbst verweisen, woselbst die Schärfe der Zellenbegrenzung nichts zu wünschen übrig lässt. Heidenhain spricht noch von feinsten Protoplasmabrücken, die in grosser Zahl auch die oberen Enden der Zellen zu verbinden scheinen, gibt aber leider keine Abbildung davon, vielleicht waren sie ähnlich den feinen Brücken, welche Nicolas (l. c. Tafel II Fig. 13) abbildet, und die mit wirklichen Intercellularbrücken übereinzustimmen scheinen. Auch wir haben an feinen Flächenschnitten durch das Epithel der Zottenspitze der Taube etwas Aehnliches gefunden, unsere Deutung ist aber eine ganz andere. Figur 4a zeigt ein Paar solcher Zellenquerschnitte und

erscheint als ein Beleg für die Meinung derjenigen, welche diesen Zellen eine Membran absprechen. Die Ränder der Querschnitte sind mit unregelmässigen Zacken besetzt, die auf den ersten Blick mit Intercellularbrücken verwechselt werden könnten. Eine genauere Betrachtung ergibt jedoch deutliche Unterschiede. Die Zacken sind kurz, knollig und frei, oft mit leichter Verdickung. Ein Uebertreten der Zacken bis zur nächsten Zelle findet überhaupt nicht statt, wir haben hier keine Brücken vor uns, sondern nur Fortsätze. Trotz aller Aufmerksamkeit bei Anwendung bester Systeme (Seibert homogene Immersion 2 mm) ist es uns nicht gelungen, eine deutliche Verbindung auch nur ähnlich den so leicht constatirbaren wahren Intercellularbrücken geschichteten Pflasterepithels wahrzunehmen¹⁾. Was bedeuten aber jene Zacken? Es sind Protoplasmapartikelchen, welche sich — wohl durch Einwirkung der Reagentien (in unserem Falle Platinchlorid-Osmium-Essigsäure) — von der Zellmembran etwas zurückgezogen haben, also Kunstproducte im Feinen, wie es etwa Knorpelzellen im Groben zeigen; der oft sternförmige Umriss des Knorpelzellenprotoplasma wird ja bekanntlich durch eine ungleichmässige Retraction desselben von der Innenwand der Knorpelkapsel hervorgerufen. Wir sprechen von einer Zellenmembran; eine solche ist auch deutlich vorhanden, eine leichte Drehung an der Mikrometerschraube bringt sie scharf in Erscheinung; Figur 4b ist dieselbe Stelle wie Figur 4a, nur bei etwas anderer Einstellung gezeichnet. Dass die Membran nicht bei jeder Einstellung sichtbar ist, erklärt sich wohl, wenn man berücksichtigt, dass hier nicht die ganzen Epithelzellen, sondern nur sehr feine ($5\ \mu$) Querschnittscheiben derselben vorliegen. Der Membranring, der hier unter dem Präparat liegt, wird, so scheint es, etwas überragt vom Protoplasma, dessen zackige Umrandung hier etwas deutlicher sichtbar ist. Figur 4c soll zeigen, wie ich mir dies vorstelle. Einstellung auf die Querschnittsfläche des Protoplasma wird das Bild der Figur 4a, Einstellung auf den Querschnitt der Membran wird das Bild Figur 4b ergeben.

1) Dass zu dicke Schnitte oder Schrägschnitte durch die Epithelzellen Verbindungen vortäuschen können, ist leicht zu begreifen; solche scheinbaren Brücken werden durch Bilder, wie Figur 4a auf das zurückgeführt, was sie sind, Täuschungen.

Diese Form des Objectes ist eine Zufälligkeit, und das macht es verständlich, dass man bei vielen anderen Querschnittsbildern bei jeder Einstellung die Membran sieht. Ich möchte die Frage aufwerfen, ob nicht die verschiedenen Angaben über Intercellularbrücken an einfachem Cylinderepithel, wie die von Nicolas, von Ogneff¹⁾ u. a. nicht auf ähnlichen Präparaten füssen? Gesetzt aber, es seien wirklich wahre Intercellularbrücken vorhanden, so liesse sich diese Thatsache nicht als Argument gegen die Zellenmembran anwenden, sobald wir die Ansicht Manile Ide's²⁾ acceptiren, nach welcher die Intercellularbrücken aus den Membranen der Epithelzellen hervorgehen. Auch nach Ranvier's³⁾ Untersuchungen schliesst die Existenz einer Zellmembran das Vorhandensein von Intercellularbrücken nicht aus. Die Protoplasmabrücken, welcher Art sie auch sein mögen, sind keine vollwichtigen Beweise gegen die Zellmembran.

2) Wenn bei Erhärtung der Schleimhaut die Körper der Zotte schrumpfen, ziehen sich die unteren Enden der Zellen in lange dünne Protoplasmafortsätze aus. Auch diese sollen nach Heidenhain der Anwesenheit einer das Protoplasma einhüllenden Membran widersprechen. Es ist zweifellos, dass die unteren Enden der Zellen oft umgebogen sind und von der nächst abwärtsgelegenen Zelle gedeckt werden. Man muss in dieser Form den Effect der vom Drüsengrund herauf erfolgenden Verschiebung der Zellen erblicken. Aber es ist wohl ebenso sicher, dass diese kleinen „schuppenförmigen“ Fortsätze von den oben genannten langen Fortsätzen gestaltlich sehr verschieden sind; wir erblicken in Letzteren ein Kunstproduct und stimmen darin mit Heidenhain⁴⁾ selbst überein. Die langen Fortsätze dürften bei dem Streit um die Zellmembran wenig brauchbar sein.

Diesen, wie es mir scheint, wenig schwerwiegenden Argumenten gegen die Existenz einer Zellmembran stehen, abgesehen von meiner obigen Schilderung, eine Reihe direkter Beobachtungen gegenüber: Die Epithelzellen der Zotten werden auf Zusatz von Wasser rund, eine deutliche Membran hebt sich vom Proto-

1) O g n e f f, Biologisches Centralblatt 1892.

2) M a n i l e I d e, la muqueuse des cellules du corps muqueux de Malpighi. La cellule. Tome 4. 1888, citirt nach Nicolas l. c.

3) R a n v i e r, Journal de Micrographie 1891., pag. 171.

4) l. c. pag. 21.

plasma der Zelle¹⁾. Heidenhain hat diese Membran als eine Folge der Einwirkung des Wassers auf die Albuminate der Zelle, als Traube'sche Niederschlagsmembran erklärt. Wenn dem so ist, dürfte wohl zu erwarten sein, dass ähnliche Membranen auch bei andern Zellen z. B. Drüsenzellen auftreten. Davon ist nichts bekannt, selbst Heidenhain²⁾, der die Zellen von Eiweiss- und anderen Drüsen unter Zusatz der verschiedensten Reagentien untersucht hat, erwähnt keiner derartigen Erscheinung. Andererseits ist die Zellmembran nicht nur auf Zusatz von Wasser oder sehr verdünnten Salzlösungen, sondern auch bei Einwirkung anderer Reagentien, die schwerlich Traube'sche Niederschlagsmembranen hervorrufen, nachzuweisen. An Sublimatpräparaten sieht man oft deutlich, dass die zwischen zwei Epithelzellen herablaufende Grenzlinie aus zwei Streifen zusammengesetzt ist (Fig. 2). Besonders instructiv erscheinen Präparate, an denen sich das Protoplasma der Zellen etwas contrahirt hat, dort hat sich die leicht geschlängelte Membran abgehoben und ist unschwer als ein selbständiges Gebilde zu demonstrieren.

Als weiteres Beweismittel für die Membran könnten wir die Becherzellen heranziehen, denen selbst Heidenhain, wenigstens an den Seitenflächen eine Membran zuerkennt. Da aber die Frage, ob die Becherzellen aus gewöhnlichen Epithelzellen hervorgegangen sind, — das ist ja die jetzt herrschende Meinung, — noch nicht völlig entschieden ist, möge auf dieses Hilfsmittel verzichtet werden. Ich bin also der Meinung, dass die Zottenepithelzellen eine Membran besitzen, und erachte diese Meinung durch die vorstehende Erörterung hinreichend begründet.

Die Epithelzellen enden stets glatt abgeschlossen gegen den Zottenkörper hin, ein Zusammenhang zwischen ihnen und dem Zottenstroma, wie er früher vielfach beschrieben und abgebildet wurde, besteht nicht.

Vielfach schon sind bei Abbildungen von Epithelzellen unter den normal tingirten Zellen intensiver gefärbte abgebildet worden. Auch in den schon mehrfach erwähnten Arbeiten von

1) K ö l l i k e r, Handbuch der Gewebelehre 5. Aufl. 1867, pag. 409 und 412.

2) H e i d e n h a i n, H e r m a n n, Handbuch der Physiologie, Bd. V, pag. 18.

Heidenhain und Nicolas finden sich solche. Bei Heidenhain sind die Zellen in ihrer ganzen Ausdehnung dunkler gefärbt, auch Kern und Kernkörperchen treten intensiver hervor; die Zellen stehen im Niveau der anderen, scheinen aber doch etwas schmaler zu sein und zeigen einen Cuticularsaum. Bei Nicolas finden sich ähnliche Abbildungen, auch lassen diese Zellen stellenweise deutliche Beziehungen zu Becherzellen erkennen. Auch bei der Taube trifft man zahlreiche dieser dunklen Zellen an; auch hier sind sie schmaler, intensiv gefärbt, die oben erwähnte Differenzierung des Protoplasma ist verschwunden, und der Kern hat sich bei den Ehrlich-Biondi-Präparaten tief grün-blau gefärbt. Derartige Zellen finden sich überall an den Zotten, an den Seitenflächen sowohl wie an der Spitze, auch in den Lieberkühn'schen Krypten kommen sie vor. Die Umstände, unter denen sie entstehen können, sind verschieden. Als die erste Ursache müssen Faltungen des Epithels, hervorgerufen durch Contraction der Zotte, bezeichnet werden (vergleiche auch die Figur 9 Spee's¹⁾), in anderen Fällen sind es die vergrößerten Becherzellen, welche ihre Nachbarn zu solchen dunklen Zellen umgestalten; in den Lieberkühn'schen Drüsen sind die dort häufigen Mitosen als fernere Ursache leicht zu erkennen (Fig. 5), in wieder anderen Fällen, und das betrifft die Spitze der Zotten, ist es offenbar der von beiden Seiten her wirkende Wachstumsdruck der von den Krypten heraufrückenden Epithelzellen. Dieser Letztere wirkt am besten auf alte Zellen, auf Becherzellen, die ihr Secret abgegeben haben, man sieht oft deutlich, dass solche dunkeln Zellen an ihrem freien Ende noch einen Rest von Schleim enthalten. Auch Nicolas²⁾ bildet solche Zellen ab. So verschieden auch die ursächlichen Momente sind, der Effect ist stets der Gleiche, die Compression. Ich betrachte also die dunkeln Epithelzellen als comprimirt Elemente. Die Frage, welche von diesen Zellen unter die absterbenden Elemente zu zählen sind, habe ich nicht näher untersucht; ich möchte aber glauben, dass gerade die an der Zottenspitze vorkommenden dahin gehören. Es ist überhaupt auffällig, wie oft die Zottenspitzen

1) Graf Spee, Beobachtungen über den Bewegungsapparat und die Bewegungen der Darmzotten sowie deren Bedeutung für den Chylusstrom. Habilitationsschrift für Kiel 1885.

2) Nicolas, l. c. Figur 20.

Läsionen des Epithels aufweisen. Wenn wir annehmen, dass dort die ältesten, am wenigsten widerstandsfähigen Zellen liegen, — die Berechtigung hierzu wird weiter unten erörtert, — so finden wir vielleicht damit die Erklärung für die eigenthümlichen Bilder Grünhagens¹⁾. Was Grünhagen für präformirte Oeffnungen hält, „durch welche das Saftnetz der bindegewebigen Zottenpapille direkt ohne Vermittlung des Zottenepithels mit dem Darmchymus in Verkehr treten könnte“, ist ein Kunstproduct, bedingt durch die dort befindlichen altersschwachen Zellen.

b) Stroma (Zottenkörper).

Das Zottenstroma setzt sich zusammen aus Muskelfasern und aus Bindegewebe mit vielen zelligen Elementen, welches der Träger der Blut- und Lymphgefäße der Zotte ist. Ich vermag darüber verhältnissmässig nur wenig mitzutheilen. Die Muskelfasern sind in den Zotten der Taube ziemlich zahlreich vorhanden, nehmen ihren Ursprung in der kräftigen Muscularis mucosae, von wo aus zwischen den Lieberkühn'schen Drüsen Bündel hinaufsteigen, die sich theils zu dickeren Stämmen verbinden, theils sich in einzelnen Fasern spalten, oder auch untereinander Bündel austauschen. Mall²⁾ gibt an, dass beim Hunde die Zottenmuskeln nicht von der Muscularis mucosae ausgehen, sondern ohne Zusammenhang mit letzterer höher oben in der Tunica propria liegen. Ich muss dem für die Taube auf das Bestimmteste widersprechen; man sieht deutlich, wie sich Faserzüge von der Muscularis mucosae abzweigen und senkrecht zwischen den Krypten in die Zotten aufsteigen (Fig. 1). Von der Basis der Zotte ziehen dann die Muskelstränge in gerader Richtung nach aufwärts. In Bezug auf ihre Vertheilung erwähnt Mall beim Hunde 2 Lagen, eine äussere schwächere und eine innere stärkere; ein ähnliches Verhalten scheint bei der Taube vorzuliegen, indem um den centralen Chylusraum meist 2—4 dickere Muskelstränge liegen, während mehr nach aussen zahlreichere, aber dünnere Stränge

1) Grünhagen, Archiv für mikrosk. Anat. Bd. 29 pag. 145, Fig. 9.

2) Mall, Die Blut- und Lymphwege im Dünndarm des Hundes. Abhandl. d. mathem.-physikal. Klasse der Kgl. sächs. Gesellschaft der Wissenschaften Bd. XIX, Nr. III, 1887 pag. 179.

vorhanden sind. Die Anordnung ist natürlich variabel nach der Höhe der Zotten, indem auf Zottenquerschnitten sich das ziemlich einleuchtende Verhältniss bestätigt, dass unten die Bündel sparsamer und dicker, oben zahlreicher und dünner sind. Auf ihrem Weg geben die Bündel zahlreiche Fasern ab, aber nicht in der Weise, dass diese unter rechtem Winkel nach aussen absteigen, so dass quere Verbindungen beständen, sondern mehr in schräger Richtung nach oben. Nach der Zottenspitze zu werden die Muskelzüge immer schmaler und kann man sie bis fast unter die Zottenkuppe verfolgen, allwo nur noch einzelne Fasern bestehen, deren Endverhalten, d. h. ob mehr bogenförmig und schlingenbildend, wie dies Spee¹⁾ beschrieben, oder ob mehr gerade und frei endigend, mir unmöglich war zu erkennen.

Das zwischen den einzelnen Muskelfasern befindliche Bindegewebe ist an den schmalen Zotten nur in geringem Grade vorhanden. Besser ausgebildet ist es an den breiten Zotten des Enddarmes.

Der äussere Contour der Zotte wird durch die sog. Basalmembran oder, wie Heidenhain sie nennt, „die subepitheliale Grenzschiebt“, gebildet und verstehen wir mit ihm darunter diejenige Zone, die nach innen von den Blutgefässen, nach aussen vom Epithel begrenzt ist. Schon mehrmals ist die Provenienz dieser Schicht diskutirt worden, ob es sich um eine selbständige Membran handle, oder ob sie, wie Heidenhain annimmt, als ein Bestandtheil des Zottenkörpers zu betrachten sei. Das dichter angeordnete Bindegewebe des Randes hebt sich hier und da etwas distincter vom Zottenkörper ab, wodurch eine wirkliche Membran vorgetäuscht wird; aber man sieht so vielfach innige Verbindungen mit dem unterliegenden Bindegewebe, dass die Meinung Heidenhain's auch für die Taube geltend erklärt werden muss.

Was die Zellen des Zottenstroma's anbelangt, so hat Heidenhain²⁾ folgende Arten aufgestellt:

- 1) die gewöhnlichen Wanderzellen,
- 2) die sogenannten sesshaften Zellen, specifisch nicht verschieden von den Wanderzellen, sondern nur einen anderen

1) l. c. pag. 159.

2) Heidenhain, l. c. pag. 37—44.

functionellen Zustand darstellend. Beide sichtbar bei Hämatoxylin- und Alaunkarmin-Färbung.

Bei Anwendung der Ehrlich-Biondi'schen Methode unterscheidet er

3) noch 4 weitere Arten:

- a) Zellen mit kleinem, fast farblosen Protoplasmaleibe,
- b) mit grösserem, hell rosa gefärbtem Protoplasma,
- c) mit farblosem Protoplasma, in welches intensiv dunkel roth gefärbte Körnchen dichter oder zerstreuter eingelagert sind;
- d) Zellen, deren Kern kleiner, intensiv dunkel blaugrün gefärbt, deren spärlicheres oder reichlicheres Protoplasma intensiv dunkelroth tingirt ist.

Bei unseren Untersuchungen ergeben sich hierzu folgende Befunde:

An Schnitten von mit Boraxkarmin durchgefärbten Stücken sieht man in dem Stroma eine ziemliche Menge von Zellen eingelagert, deren Protoplasma gar nicht, deren Kerne dunkelroth gefärbt sind und die nichts anderes als die gewöhnlichen Leukocyten darstellen, die, wie Heidenhain und Hoyer¹⁾ schon hervorgehoben, das Gros der zelligen Elemente in der Zotte bilden. Namentlich hübsch präsentiren sich die Kerne an Präparaten in Chrom-Osmium-Essigsäure gehärtet und nach Hermann tingirt, wobei man folgende zwei Arten unterscheiden kann:

- 1) Kleine Zellen mit chromatinreichem polymorphem Kern.
- 2) Etwas grössere Zellen mit bläschenförmigem Kern und einem oder mehreren Kernkörperchen, die wohl den von Heidenhain als sesshaften beschriebenen an die Seite zu stellen wären. Was die Färbung nach Ehrlich-Biondi anbelangt, so muss ich bemerken, dass meine Erwartungen hierüber nicht ganz gerechtfertigt wurden, indem hierbei keineswegs sehr klare und hübsche Bilder geschaffen wurden, trotzdem ich die Färbung an Präparaten in Sublimat gehärtet, mit oder ohne Zusatz von Kochsalz, und mit verschieden langer Einwirkungsdauer versuchte. Der Kern der Leukocyten erscheint diffus blau, das Protoplasma röthlich gefärbt. Zellen, deren Protoplasma gefärbte

1) Hoyer, Beitrag zur Kenntniss der Lymphdrüsen, Archiv für mikrosk. Anat., Bd. 34.

Körnchen einschliesst, habe ich trotz aller darauf hingewendeten Aufmerksamkeit nicht finden können.

Die Lieberkühn'schen Krypten.

Was die Drüsen des Taubendarmes anbelangt, so existirt in demselben nur eine Art, die Lieberkühn'schen Drüsen, während die Brunner'schen Drüsen im Duodenum, wie übrigens bekanntlich bei allen Vögeln, fehlen. Die Lieberkühn'schen Krypten finden sich in der ganzen Länge des Darms, stellen einfache Blindsäcke dar, ohne gabelige Spaltung. Was die Länge der Drüsen nach den verschiedenen Darmabschnitten betrifft, so ergeben sich ziemlich geringe Differenzen, sodass keine so deutlichen Merkmale bestehen für das Erkennen des Darmstückes wie an den Zotten. Die bedeutendste Länge besitzen sie im Duodenum, ca. 0,20 mm, im Dünndarm nehmen sie etwas ab, noch mehr im Beginn des Enddarmes, während sie im untern Theil des Enddarmes wieder zu erheblicherer Länge (ca. 0,19) ausgebildet sind. Was das Lumen der Krypten anbelangt, so bestehen ebenfalls keine wesentlichen Differenzen.

Die Drüsen sind in sämtlichen Darmpartien von einem einfachen Cylinderepithel ausgekleidet, dessen Zellen nur minime Wechsel in Bezug auf ihre Dimensionen aufweisen und finden sich dementsprechend im Duodenum Werthe von 0,024, im Dünndarm 0,02, im Enddarm wieder ähnlich wie im Duodenum. Es resultirt aus diesen Zahlen im Vergleich mit den Epithelien der Zotte (s. o.), dass die Drüsenepithelien bedeutend kleiner sind, eine Thatsache, die ja übrigens schon bei einer Reihe anderer Thiere constatirt wurde.

Das Protoplasma der Epithelien zeigt ebenfalls eine feinkörnige Zusammensetzung, tingirt sich gleichfalls rosa bei der Ehrlich-Biondi-Färbung, aber doch nicht so entschieden, wie das Zottenepithel. Auch hier ist deutlich der gegen das Lumen gekehrte Theil etwas intensiver gefärbt, nur ist die betreffende Zone etwas schmaler als beim Zottenepithel; und ebenso zeigt das centrale Ende oftmals eine etwas stärkere Imbibition, so dass ich in dieser Beziehung Paneth¹⁾ nicht ganz beistimmen kann,

1) Paneth, Ueber Darmepithel. Archiv für mikrosk. Anat. Bd. 31, pag. 174.

wenn er den Drüsenepithelien jeden Tinctionsunterschied abspricht.

Vom Zottenepithel senkt sich der Cuticularsaum auch in die Krypten hinab, doch zeigt sich dabei eine zunehmend schwächere Entwicklung, so dass man den auf der Zotte kräftig entwickelten Saum im Fundus der Drüsen fast aus dem Gesicht verliert. Paneth hat bei seinen Untersuchungen an der Maus diese Erscheinung ebenfalls betont, ja, er stellt sogar die Anwesenheit eines wirklichen Cuticularsaumes in den Krypten gänzlich in Abrede, indem er sagt, dass er sich nur noch „als homogene Linie fortsetze, an der nicht einmal mehr eine Querstreifung zu erkennen sei.“ Dieser Angabe kann ich mit Bezug auf meine Untersuchungen nicht ganz beipflichten; denn wenn auch ein deutliches Schwächerwerden vorhanden ist, so scheint dies doch mehr in einer Verkleinerung der Stäbchen zu liegen. Es ist allerdings richtig, ich habe den Saum nicht allorts in den Krypten nachweisen können, aber an einzelnen Orten besteht er in solcher Deutlichkeit, dass man an seiner Existenz nicht zweifeln kann. Zu einem ähnlichen Resultat kommt Heidenhain, wenn er auch den Cuticularsaum der Krypten nicht als völlig identisch annimmt mit dem der Zotten. In Bezug auf die Kerne der Kryptenepithelien ist zu bemerken, dass sie mehr in dem basalen Theil der Zelle liegen, und da dort die Zelle breiter ist, — eine nothwendige Folge ihrer Anpassung an die Umgebung (vergleiche das umgekehrte Verhalten der Zottenepithelien) —, so hängt wohl auch damit ihre mehr rundliche Form zusammen. In der Grösse scheinen zwischen ihnen und denjenigen der Zottenepithelien keine merklichen Unterschiede zu bestehen, dagegen färben sie sich etwas intensiver. Intercellulare Einschlüsse habe ich in den Drüsenepithelien nur sehr wenig gesehen, auch die Leukocyten, die zwischen dem Zottenepithel sich oft so zahlreich finden, sind hier spärlicher.

In Uebereinstimmung mit den Berichten Bizzozeros¹⁾ kommen bei der Taube Kerntheilungsfiguren auch nur in den Krypten vor; und zwar in der ganzen Krypte zerstreut liegend, vom Grunde bis zum Hals, in reicher Anzahl, — man kann auf einem Schnitt bis 6 und mehr Mitosen sehen (Fig. 1). Zu ihrem

1) Bizzozero, Archiv für mikrosk. Anatomie, Bd. 33.

Nachweis reicht jede reine Kernfärbung bei passender Fixirung aus¹⁾. Die Mitosen liegen stets in dem dem Lumen zugekehrten Theil der Zellen, ihre Theilungsebene steht senkrecht zum Kryptenlumen. Differenzen in ihrer Zahl oder in sonstigem Verhalten nach den verschiedenen Darmabschnitten sind mir nicht aufgefallen. Was die Bedeutung dieser Kerntheilungen betrifft, so dürfte als feststehend anzunehmen sein, dass sie nichts mit der Secretion zu thun haben. Schon Heidenhain hat nachgewiesen, dass weder Hungern noch gute Ernährung bei Hunden an der Häufigkeit dieser Kerntheilungsfiguren etwas ändert, und auch wir sind bei der Taube zu demselben Resultat gekommen; ebenso haben sich Pilocarpin-Injectionen als gänzlich einflusslos erwiesen. Die Kerntheilungen dienen also nur der Erneuerung und fragt es sich hierbei nur wessen? Nehmen wir an, die Mitosen dienen nur zum Ersatz der zu Grunde gehenden Kryptenzellen, so bleiben uns zur Erklärung des entsprechenden Vorganges auf den Zotten nur zwei Wege übrig: Entweder die Zottenepithelien gehen überhaupt nicht zu Grunde. — eine Annahme, die wohl von keinem der neueren Forscher gebilligt würde, — oder für die zu Grunde gehenden Zellen muss ein anderer Ersatzmodus bestehen. Mit dieser letzteren Annahme fänden wir uns in Einklang mit Frentzel²⁾, welcher bei Untersuchungen über die Epithelregeneration des Mitteldarmes bei Insekten zu dem Schlusse kommt, dass die eigentlichen Epithelzellen, gleichviel ob sie dem Darm-schlauch oder auch dessen Ausstülpungen angehören, sich durch Amitose, die specifischen Drüsenzellen der Krypten dagegen durch Mitose fortpflanzen; es ist auffällig, dass diese Angaben so vielfach citirt werden, auffällig, weil eine eingehendere Prüfung die Berechtigung solcher Angaben in sehr zweifelhaftem Lichte erscheinen lässt. Ich vermag wenigstens, Bildern, wie Bd. 26 Taf. VIII Fig. 26a u. Taf. I Fig. 24a, absolut keine Beweiskraft für amitotische Vorgänge zuzuerkennen. Wo diese jungen Zellen überhaupt herkommen, ist gar nicht gesagt; die Thatsache, dass die Kerne

1) Anmerkung: Auch bei Huhn, Meise, Amsel und Sperling besteht das gleiche Verhalten.

2) Frentzel, Ueber den Darmkanal der Crustaceen nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration. Archiv für mikrosk. Anat. Bd. 25 und „Einiges über den Mitteldarm der Insekten, sowie über Epithelregeneration“. Ebenda Bd. 26.

dieser Zellen nur den vierten Theil, bei anderen nur den neunten Theil der Grösse der Kerne der alten Zellen besitzen, spricht wenig für die Identität der jungen Zellen und der ausgewachsenen Epithelzellen. Im Uebrigen spricht die Mehrzahl unserer jetzigen Erfahrungen einer lebensfähigen Zellproduction auf amitotischem Wege durchaus nicht das Wort. All diese Unklarheit fällt weg, sobald wir annehmen, dass die Mitosen auch zum Ersatz des Zottenepithels dienen. Hiermit stossen wir aber bei Heidenhain und Paneth¹⁾ auf Widerstand, indem Beide das Zottenepithel als nicht identisch mit dem Kryptenepithel annehmen. Heidenhain hebt zum Beleg hierfür im Einzelnen folgende Befunde hervor:

1. bestehen bedeutende Tinctiionsunterschiede,
2. finden sich nirgends auf den Zotten den sog. Körnchenzellen entsprechende Gebilde, Zellen, die zuerst Paneth im Fundus der Drüsen bei vielen Thieren gesehen und deren Vorkommen auch von Heidenhain und Nicolas bestätigt wurde,
3. Unterschiede im Cuticularsaum.

Dass durch diese Differenzen, die von uns im Vorausgehenden ebenfalls z. T. bemerkt wurden, zu einer völligen Trennung der beiden Zellarten der Grund gelegt sein soll, können wir um so weniger acceptiren, als die Annahme²⁾, dass die Zellen der Krypten die Jungen, jene der Zotten die Alten darstellen, um vieles plausibler erscheint und diese Differenzen einfach als Altersdifferenzen zu erklären wären. Es wäre mit dieser Annahme auch eine vollkommen logische Erweiterung der Bizzozero'schen Theorie gegeben.

Lymphknötchen.

Umschriebene Ansammlungen von Lymphkörperchen fehlen auch im Darm der Taube nicht. Allerdings sind diese Knötchen nicht sehr zahlreich und vielfach solitär. Wirkliche Plaques scheinen zu fehlen. Wie wir wissen³⁾ entstehen die Lymphknöt-

1) s. v. l. c.

2) Vergleiche Stöhr, „Ueber das Darmepithel“. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Wiesbaden 1892.

3) Stöhr, Ueber die Lymphknötchen des Darmes. Archiv für mikrosk. Anat., Bd. 38. 1889.

chen des Darmes in der Tunica propria und in den angrenzenden Theilen der Submucosa — ihr weiteres Wachsthum vollzieht sich aber vorzugsweise in dem in der Submucosa gelegenen Theil, der damit zum Hauptkörper des Knötchens wird. Das fertige Knötchen der Säuger ist also mit seinem grössten Theile in der Submucosa gelegen. Das oben erwähnte Fehlen einer eigentlichen Submucosa im Vogeldarm bedingt eine ganz andere Form der Knötchen. Sie liegen fast ausschliesslich in der Tunica propria¹⁾ und sind von einer Höhe, die der einer Zotte nicht viel nachgibt, man könnte solche Knötchen geradezu mit Leukocyten gefüllte Zotten nennen, eine Auffassung, die mit unseren diesbezüglichen entwicklungsgeschichtlichen Erfahrungen wohl übereinstimmt. Dass die Tendenz einer Ausbreitung nach unten auch hier besteht, geht daraus hervor, dass der basale, hauptsächlich vom Keimcentrum gebildete, Theil des Knötchens die Muscularis mucosae durchbrochen und noch eine deutliche Delle in der Ringmuskulatur verursacht hat (Fig. 1). Auf Querschnitten habe ich meist nur ein Knötchen getroffen; es lag in der Nähe des Mesenterialansatzes, aber ein solches Knötchen enthielt, wie aus der Betrachtung der Serie hervorgeht, mehrere von einander getrennte Keimcentra; ein Längsschnitt könnte also wohl das Bild einer Reihe neben einander gelegener Knötchen, eine Art von Plaque, ergeben. Wirkliche Längsschnitte durch solche Knötchen besitze ich nicht. Zusammensetzung, Epithelbekleidung u. s. w. der Lymphknötchen zeigt die bekannten Verhältnisse.

Aber auch in Bezug auf Nerven und Blutgefässe ist das Fehlen der Submucosa von Einfluss. Es ist unmöglich hier zwei getrennte Plexus zu constatiren; die an ihren bläschenförmigen Kernen leicht erkennbaren Ganglienzellen liegen z. Th. zwischen Ringmuskelschichte und muscularis mucosae; sie entsprechen demnach Elementen des Meissner'schen Plexus, zum andern Theil finden wir Ganglienzellengruppen sowohl zwischen Längs- und Ringmuskelschichte, als auch in Letzterer selbst.

Bekanntlich lösen sich im Allgemeinen die Blutgefässe des Darmes, nachdem sie die Muskularis durchsetzt haben, gewöhn-

1) Beim Hahn lagen die Knötchen nur in der Tunica propria und waren nach unten von der undurchbrochenen muscularis mucosae begrenzt.

lich in zwei der Fläche nach ausgebreitete Netze auf diesseits und jenseits der *muscularis mucosae*. Bei der Taube muss sich hierfür eine dem anatomischen Verhalten der Schichten entsprechende Aenderung ergeben. Die grösseren Gefässe durchsetzen quer die Ringmuskelschicht, zu deren Ernährung sie vorher ein reichliches arterielles Flächennetz abgegeben haben; da nun eine Ausbreitung in der *Submucosa* nicht möglich ist, so finden wir in der *Tunica propria* noch relativ grosse Gefässe, die regelmässig in den Septen zwischen dem Fundus der Lieberkühnschen Krypten liegen, von wo dann die Zottengefässe an den Seiten der Drüsen, vereint mit den Muskelbündeln in die Höhe steigen.

Becherzellen.

Es ist nicht meine Absicht, den sich so vielfach wiederholenden Beschreibungen über Form und Structur der Becherzellen eine weitere hinzuzufügen, — ich habe in dieser Hinsicht nichts wesentlich Neues zu berichten — ich möchte vielmehr die Aufmerksamkeit auf einen bisher fast völlig vernachlässigten Punkt lenken, nämlich auf die Topographie der Becherzellenstadien.

Zum Nachweis jeder Becherzelle, sowohl der in den ersten Stadien der Schleimbildung begriffenen, wie der bis auf einen kleinsten Rest ihres Secretes entledigten, bedarf es der Anwendung eines schleimfärbenden Reagens. Die eleganteste Färbung habe ich mit Delafield'schem Hämatoxylin erzielt, das, auf mit Flemming's Gemisch fixirten Präparaten applicirt, den Vorzug hat, dass es ausschliesslich den Schleim — sonst nichts — intensiv färbt und so auch kleinste Spuren von Schleim leicht entdecken lässt. Dabei ist die Färbung dauerhaft, die zum Theil schon vor einem Jahr angefertigten Präparate haben sich bis jetzt nicht im Mindesten verändert.

Beginnen wir mit der Schilderung der Topographie der Becherzellenstadien im Enddarm, weil dieselbe hier am Klarsten vorliegt.

Becherzellen in den Krypten. Es sind hier sehr feine Längsschnitte nöthig, die genau die Mitte des Drüsenlumen getroffen haben. Die dicht gedrängten Epithelzellen, ihre radiär

zum Lumen gerichtete Stellung, bringen es mit sich, dass vielfach Tangential- und Schrägschnitte selbst bei den besten Präparaten mit unterlaufen, die bei der Beobachtung sorgfältig ausgeschaltet werden müssen, will man nicht zu falschen Schlüssen gelangen. Die meisten Becherzellen, die in der nächsten Nähe des Kryptengrundes stehen, sind schlanke, die Dicke gewöhnlicher Epithelzellen nicht übertreffende Gebilde, bei denen der schleimige Abschnitt, der häufig nicht sehr intensiv gefärbt ist, zwei Drittel bis drei Viertel der ganzen Zellenlänge einnimmt (Figur 6 a). Weiter gegen die Kryptenmündung zu ist der schleimige Abschnitt etwas mehr ausgebaucht (b) und intensiver gefärbt, doch findet man auch vereinzelte Becherzellen, die von derselben schlanken Gestalt sind, wie die oben beschriebenen tieferen Zellen. Im Kryptengrunde selbst sind neben den schlanken Becherzellen einige, die durch die Ausbuchtung ihres Lumenabschnittes sich auszeichnen (b'). In der Mehrzahl der Fälle sind die Becherzellen nicht dicht nebeneinander gelegen, sondern durch 1—4 gewöhnliche Epithelzellen getrennt.

Becherzellen auf den Zotten. An der Grenze zwischen Krypten- und Zottenepithel ist ein auffallender Wechsel der Gestalt der Becherzellen zu constatiren. Die Becherzellen des Zottenepithels sind wieder viel schlanker geworden, das Längenverhältniss zwischen schleimigem und protoplasmatischem Abschnitt hat sich zu Gunsten des letzteren derart verschoben, dass entweder beide gleich lang oder der protoplasmatische Abschnitt sogar etwas länger ist (Fig. 7 c). Dieser Gestaltswechsel lässt sich ungezwungen auf mechanische Einflüsse zurückführen; das gesamte Epithel unterliegt von dem Augenblicke an, da es das Lumen der Krypte überschritten hat, nicht mehr dem dort herrschenden Drucke. Dort bildet es die innere Auskleidung einer Röhre, deren Inhalt auf die Zellen einen Druck ausübte; hier auf der Zotte stellt es die Ueberkleidung eines Kegels dar, der Druck hat mit einem Male aufgehört, die Streckung der Epithelien ist das Resultat dieses Nachlassens¹⁾. Es ist leicht einzusehen, wie unter solchen Umständen die Zelle b (Fig. 7) sich zur

1) Anmerkung: Als zweiter Faktor kommt selbstverständlich der durch die in den Krypten immer neuwachsenden Zellen ausgeübte Wachsthumdruck von unten her in Betracht.

Form c umgestalten kann; die Umgestaltung trifft hauptsächlich den anpassungsfähigen, protoplasmatischen Abschnitt, er ist bedeutend länger geworden, der in b runde Kern hat in c eine oblonge, parallel der Zellen-Längsaxe gerichtete Gestalt angenommen. Allmähliche Uebergänge führen zu Formen, die etwa in der Mitte der Zottenhöhe sich finden. Der schleimige Abschnitt, intensiv gefärbt, hat sich auf Kosten des protoplasmatischen Theiles stark ausgedehnt, er nimmt gut drei Viertel der Zellenlänge ein (Fig. 8 d). Von da ab ist eine allmähliche Abnahme des schleimigen Abschnittes zu constatiren, dieser Theil verliert gleichzeitig an Breite (Fig. 8 e); an der Zottenspitze selbst erkennt man die Becherzellen nur mehr mit Mühe, sie sind zu ganz schmalen strichförmigen Gebilden geworden, an deren freiem Ende noch ein kleiner, tief dunkelblauer Zapfen sitzt, der letzte Rest von Schleim (Fig. 8 f). Nicht selten ist die Epitheloberfläche über solchen leeren Becherzellen zu einem kleinen Grübchen eingezogen. Auch auf den Zotten sind die Becherzellen nicht nebeneinander gelegen, sondern durch mehrere (zwischen 1—6) gewöhnliche Epithelzellen getrennt.

Bezüglich der Stellung der Becherzellen im Epithel der Duodenalschlinge und des anschliessenden Dünndarms kann ich mich kürzer fassen, da die Verhältnisse im Wesentlichen die gleichen sind wie im Enddarm. Auch in den Lieberkühn'schen Krypten dieser Darmabschnitte finden sich Becherzellen, aber ihr Vorkommen ist ein sehr wechselndes, neben Krypten, die gar keine Becherzellen enthalten, finden sich — an ein und demselben Querschnitt der Darmwand — Krypten mit einzelnen und Krypten mit vielen Becherzellen, welche letztere sich wie diejenigen der Enddarm-Krypten verhalten.

An der Zottenoberfläche liegen die Becherzellen in mehr unregelmässigen Distanzen, indem die Zahl der dazwischen eingeschalteten gewöhnlichen Epithelzellen von 2—12 und mehr schwankt. Aber auch hier ergibt sich, dass die verschiedenen Stadien nicht regellos nebeneinanderliegen, sondern die jüngeren Stadien entfernter, die älteren Stadien näher der Zottenspitze liegen. Es kommen Varianten vor und zwar in der Weise, dass an der einen Zotte die im Maximum ihrer Secretfüllung befindlichen Becherzellen der Spitze, an der anderen Zotte der Basis näher gerückt stehen, das gegenseitige Lageverhältniss der ein-

zelen Stadien wird dadurch nicht alterirt. Der Grund dieser Differenz liegt vermuthlich in den Zahlen der Mitosen, die bald schnelleren, bald langsameren Nachschub aus den Krypten zur Folge haben. Dagegen kommt es nicht vor, dass frühe Becherzellenstadien an der Spitze und ältere an der Basis derselben Zotte gelegen wären. Die Constatirung dieser Thatsache ist nicht so leicht wie im Enddarm; die Schwierigkeit steigert sich mit zunehmender Länge der Zotte und damit zunehmender Seltenheit eines genauen Längsschnittes; man muss sich eben hüten, Schrägschnitte von Zotten für Spitzen zu halten und Tangential-schnitte von Becherzellen für Anfangs- oder Endstadien der Secretion anzusprechen. Das sind indessen Gefahren, die nur bei der ersten oberflächlichen Betrachtung bestehen; der nur einigermaassen darin Geübte wird solche Verwechslungen zu meiden wissen.

Es ergibt sich aus vorstehender Beschreibung, dass die Becherzellenstadien nicht regellos durcheinander, sondern in gesetzmässiger Reihenfolge liegen. Ich werde kaum auf Widerspruch stossen, wenn ich die zu Seiten des Kryptengrundes befindlichen schlanken Becherzellen als jüngste, die strichförmigen Becherzellen (Fig. 8 f.) der Zottenspitze als älteste Form erkläre. Beide, Anfangs- und Endstadien, sind durch zahlreiche Uebergänge mit einander verbunden. Wir dürfen also sagen, dass die Becherzelle, indem sie reift, aus der Krypte, dem Orte ihrer Geburt, in die Höhe rückt bis zur Zottenspitze, woselbst sie untergeht. Und damit findet die Annahme Bizzozero's, dass die Elemente des Darmepithels aus den Lieberkühnschen Krypten stammen, eine Unterstützung. Aber es bestehen doch einige Punkte, die in scheinbarem Widerspruch stehen. Es ist Regel, dass die jungen Becherzellenstadien tiefer (d. h. der *muscularis mucosae* näher) stehen als die älteren. Ich habe keinen Fall gefunden, in dem zwischen prallgefüllten Becherzellen eine völlig entleerte gelegen war, wohl aber, wo noch eine prallgefüllte Becherzelle mitten in einer Gruppe halb geleerter Zellen sich befand; derartige Fälle erklären sich ungewiss aus der Thatsache, dass ja die Neubildung der Epithelzellen nicht nur im Grunde der Krypten, sondern in ihrer ganzen Länge bis zum Halse herauf vor sich geht (vergl. pag. 107). Es ist also leicht verständlich, dass einzelne höher gelegene

Zellen etwas jünger sein können — sie müssen von Mitosen im Drüsenhals stammen, — als andere tiefer gelegene; die Differenz wird aber nur eine geringe, entsprechend der geringen Entfernung des Kryptengrundes vom Kryptenhalse, sein. Ein anderer Punkt bietet grössere Schwierigkeiten: Wie erklären sich die grösseren Becherzellen (Fig. 6b) im Kryptengrunde selbst? Sind dieselben auf günstigere mechanische Umstände zurückzuführen? Ich glaube kaum. Meiner Meinung nach sind sie durch die Verschiebungen zu erklären, welche durch die mitotischen Prozesse herbeigeführt werden. Wenn sich eine Epithelzelle theilt, werden durch die zwei jungen Zellen die Nachbarn zur Seite gedrängt; im Allgemeinen wird diese Verschiebung nach aufwärts in der Richtung gegen das Kryptenlumen erfolgen. Und dass die Verschiebung wirklich in dieser Richtung stattfindet, dafür spricht, abgesehen von den oben angezogenen Beweisgründen, die neuerdings von Bizzozero¹⁾ betonte Form der Epithelzellen; sie sind mit ihrer Convexität nach aufwärts gegen das Kryptenlumen gekehrt. Aber es ist durchaus nicht ausgeschlossen, dass zeitweise auch — natürlich nur kleine — Verschiebungen in umgekehrter Richtung erfolgen. Sieht man doch auch Epithelzellen in gerade umgekehrter Stellung die Convexität abwärts kehrend! Dass solche Verschiebungen durch Mitosen verursacht werden, dafür diene als Beleg Figur 5. Es könnte also sein, dass eine kleine Anzahl von Zellen abwärts gegen den Kryptengrund gedrängt wird und dort auch bleibt. Denn die in der Nachbarschaft auftretenden Mitosen werden sie geradezu an dieser Stelle festhalten können. Es ist also leicht möglich, dass dort im Grunde ältere Zellen liegen und die verhältnissmässig grossen Becherzellen daselbst sprechen dafür. Diese Auffassung scheint mir auch für die Erklärung der von Paneth und nach ihm von Nicolas beschriebenen Körnchenzellen verwendet werden zu können. Wir haben oben gesehen, dass an der Spitze der Zotten, wo Zellen zu Grunde gehen müssen, häufig Körner in den Zellen gefunden werden. Sollten die körnerhaltigen Paneth'schen Zellen nicht auch alte, zu Grunde gehende Zellen sein? Ich stehe mit dieser Auffassung freilich nicht in Einklang

1) Bizzozero, Archiv für mikrosk. Anat., Bd. 40. Eine eingehende Berücksichtigung dieser Arbeit war mir nicht mehr möglich.

mit der kürzlich von Bizzozero gegebenen Deutung, nach welcher die Paneth'schen Zellen nur die jugendlichen Formen von Schleimzellen sind. Aber ich glaube, dass die bedeutende Grösse der Paneth'schen Zellen dieser Auffassung wenig günstig ist. Beträgt doch ihr Querdurchmesser nahezu das Doppelte einer Becherzelle, die wir sonst für eine jugendliche zu halten allen Grund haben ¹⁾. Ich bin nicht in der Lage meine Auffassung weiter begründen zu können, denn bei der Taube habe ich im Kryptengrunde keine Zellen gefunden, die vollkommen mit den von Paneth beschriebenen Formen übereingestimmt hätten. Vor allem misslang der deutliche Nachweis von Körnchen ²⁾.

Ein weiterer Punkt möge hier noch kurz berührt werden. Bei einer jungen Taube habe ich in der ganzen Länge der Zotten prallgefüllte Becherzellen gefunden, ein direkter Widerspruch mit dem bisher Geschilderten ist damit nicht gegeben, denn es bestand ja keine Regellosigkeit in der Reihenfolge der Stadien.

Die topographische Untersuchung der Becherzellenstadien führt also zu dem Ergebniss, dass im ganzen Darm, von Pylorus bis zur Mündung des Enddarmes, die Becherzellenstadien in gesetzmässiger Reihenfolge liegen, und zwar in der Weise, dass die älteren Stadien stets höher (den Zottenspitzen näher) gelegen sind, als die jüngeren Stadien. Die Consequenzen sind einschneidende und bedingen zum Theil eine Aenderung unserer bisherigen Auffassung.

Zuerst liegt in dieser Beobachtung eine weitere Bestätigung der Ansicht Bizzozero's, dass die Regeneration der Darmepithelien durch Heraufrücken der Elemente aus den Lieberkühn'schen Krypten erfolgt.

Zweitens sind wir erst jetzt in der sicheren Lage, die ersten Secretionsstadien der Becherzellen von Endstadien zu unterscheiden. Es ist zweifellos, dass viele bisher gelieferten Beschreibungen des Secretionscyclus auf Irrthümern beruhen, weil

1) Vgl. Bizzozero's Frgm. 1 der Tafel 19.

2) Ich habe aber dort Zellen gesehen, die sich durch helles Aussehen, durch ihre verhältnissmässig bedeutende Grösse von den Nachbarzellen auszeichnen.

die Zusammenstellung der Reihenfolge eine willkürliche war. Man wird jetzt mit mehr Aussicht auf Erfolg an die Untersuchung der ersten Schleimbildung herantreten können, die um so wünschenswerther ist, als einige der bisherigen Angaben sehr auffallend sind ¹⁾).

Drittens — und das ist das wichtigste Resultat — wird unsere bisherige Anschauung, dass die Becherzellen öfter Schleim bilden und ausstossen können — einstweilen für die Taube — haltlos; denn wenn eine Becherzelle mehrmals Secret bilden könnte, müssten wir auch an der Zottenspitze junge Stadien finden.

Damit ist durchaus nicht ausgeschlossen, dass die Becherzellen gleich von Anfang an in den Krypten schon secerniren, dass kaum gebildeter Schleim alsbald ausgestossen wird. Aber die Schleimbildung geht rascher vor sich als die Schleimabstossung; so kommt es, dass der Grad der Füllung einer Becherzelle stetig zunimmt bis zu einem gewissen Punkte. Von da ab überwiegt die Schleimausstossung, bis zur Zottenspitze ist dann die Becherzelle bis auf unbedeutende Reste leer und geht dann wahrscheinlich zu Grunde. Für diese Annahmen bietet der oft schon in den Kryptenlumina befindliche Schleim den Beweis.

Ob die Becherzellen wirklich spezifische, von den gewöhnlichen Epithelzellen verschiedene Elemente sind — wie Bizzozero meint — darüber wage ich kein Urtheil; die so überaus wechselnde Anzahl der Becherzellen scheint mir einer solchen Auffassung wenig günstig.

Fassen wir die in Vorstehendem eingehend geschilderten Resultate meiner Untersuchung zusammen, so ergibt sich Folgendes:

1) Die Darmwand der Taube, des Huhns, der Amsel, der Meisen und des Sperlings besitzt eine mächtige *muscularis mucosae*, entbehrt einer *Submucosa*. Die bei andern Thieren daselbst gelegenen Organe sind in Nachbarschichten gedrängt, die Lymphknötchen und ein Theil der Blutgefässe sind in die *Tunica pro-*

1) Vergl. Lukjanow, Grundzüge einer allg. Pathologie der Zelle. Leipzig 1891. Steinhaus, Ueber Becherzellen im Dünndarm-epithel der *Salamandra maculosa*. Arch. von Dubois-Reymond, 1888

pria, ein anderer Theil der Blutgefäße und die Nervengeflechte theilweise in die Ringmuskelschicht gelagert.

2) Die reifen Epithelzellen der Darmoberfläche besitzen eine Membran; wahre Intercellularbrücken fehlen.

3) Mitosen der Epithelzellen kommen auch bei Vögeln nur in den Lieberkühn'schen Krypten und zwar in deren ganzer Länge vor.

4) In der ganzen Länge des Darmes sind die Becherzellen gesetzmässig nach dem Grad ihrer Secretfüllung vertheilt, die jüngsten Stadien liegen in der Tiefe, die älteren in der Höhe (den Zottenspitzen näher). Daraus ergibt sich, dass die Becherzellen nur einmal secerniren.

5) Aus den beiden letztgenannten Resultaten (3 und 4) ergibt sich eine neue Bestätigung der Lehre Bizzozero's, dass die Neubildung der Epithelzellen nur von den Lieberkühn'schen Krypten aus stattfindet und dass die auf der Höhe der Zotten befindlichen Zellen aus den Krypten heraufgewanderte Elemente sind.

Angelangt am Schlusse der Arbeit, bleibt mir noch die angenehme Pflicht, Herrn Prof. Dr. Stöhr für das Interesse, das er dieser Arbeit gegenüber gezeigt, sowie für die vielen Opfer an Mühe und Zeit, die er deren Ausführung dargebracht, meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Seiner Hand verdanke ich die beistehenden Abbildungen.

Erklärung der Figuren auf Tafel XI.

Sämmtliche Figuren stammen von der Taube und sind mit einem Zeichenprisma entworfen. Alle Abbildungen sind naturgetreu, keine Schemata (mit Ausnahme der Figur 4c).

Fig. 1. Stück eines Querschnittes durch den Dünndarm. Flemm. Flüssigkeit. Saffranin. Seibert Objectiv 00 Comp. Oc. 12.

Fig. 2. Zottenepithel des Dünndarms. Sublimat. Ehrlich-Biondi-Flüssigk. Homogene Immers. 2 mm Comp. Oc. 6.

- Fig. 3. Zottenepithel des Dünndarms. Flemm. Flüssigk. Hermann's Färbung. Homogene Immers. Comp. Oc. 4.
- Fig. 4. Querschnitt von Epithelzellen einer Dünndarmzotte. Hermann's Flüssigk. Homogene Immers. Oc. 8.
- Fig. 5—9. Stammen von Präparaten, die in Flemming's Flüssigkeit fixirt und mit Delafield's Hämatoxylin gefärbt worden waren.
- Fig. 5. Längsschnitt einer Lieberkühn'schen Krypte aus dem Enddarm. Seibert Apochromat 8 mm Comp. Oc. 18.
- Fig. 6. Desgleichen.
- Fig. 7. Längsschnitt einer Kryptenmündung, aus dem Enddarm. Vergr. wie 5.
- Fig. 8. Stück eines Längsschnittes durch eine Zottenspitze des Enddarmes. Vergr. wie 5.
- Fig. 9. Senkrechter Schnitt durch die Schleimhaut des Enddarmes.
- Fig. 10. Senkrechter Schnitt durch die Schleimhaut des Dünndarms. Hermann's Flüssigk. Delafield's Hämatoxylin. Seibert Apochromat 8 mm Comp. Oc. 6.
-

Beiträge zur Lehre von der Fortpflanzung und Vererbung.

Von

M. Nussbaum.

In der Abhandlung, Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich (Archiv für mikroskopische Anatomie 1880), begründete ich eine Reihe von Vorstellungen, die sich aus der Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsorgane und dem Vorgang der Conjugation und Befruchtung ergaben.

Dem weiteren Ausbau meiner Theorie habe ich mit einer Reihe jüngerer Arbeitsgenossen seit jener Zeit den grössten Theil meiner wissenschaftlichen Bestrebungen gewidmet. Auch von anderer Seite ist in den folgenden Jahren ein Theil der in jenen Arbeiten ausgesprochenen Gedanken durch neue Entdeckungen bestätigt worden und hat sich vielseitig Anhänger erworben. Ein anderer Theil aber wird auch heute noch von einer nicht