Beiträge zur Histologie der Kiemen bei Fischen und Amphibien.

Von

Prof. **Victor Faussek** in Petersburg.

Hierzu Tafel IX.

Indem ich mich mit der Erscheinung des Parasitismus der Anodontalarven auf der Haut der Fische und Amphibien beschäftigte und besonders die Veränderungen, die in der Haut durch die Gegenwart der Parasiten hervorgerufen werden, studirte, hatte ich Gelegenheit viele Schnitte, sowohl durch die Kiemen von Barschen und anderen Fischen, als auch durch die Kiemen einiger Amphibien (Axolotl und Proteus) anzufertigen. Beim Studium der Präparate stiess ich auf einige wenig bekannte und theilweise gar nicht beschriebene Eigenthümlichkeiten des Baues der Kiemen. Indem meine Arbeit über den Parasitismus der Anodonta an anderem Ort veröffentlicht wird, werden in der vorliegenden kurzen Mittheilung die bei dieser Gelegenheit gemachten Beobachtungen über die Histologie der Kiemen niedergelegt.

Die Lamellen der Kiemenblätter beim Barsch.

Die Kiemenblätter in den Kiemen des Barsches sind, wie auch bei anderen Knochenfischen, in zwei Reihen längs dem äusseren Rande des Kiemenbogens geordnet; der Form nach sind sie lanzetförmig oder gestreckt dreieckig und flach gedrückt. In jedem Blatte (Fig. 1) kann man zwei flache Seitentheile unterscheiden, mit denen die Blätter einer Reihe einander zugekehrt sind, und zwei abgerundete Kanten, eine äussere und eine innere (Fig. 1, i. r., a. r.). Mit den inneren Rändern sind die Blätter einer Reihe zu denjenigen der anderen Reihe gewendet. In der Achse jedes Blattes, aber näher zu seinem inneren Rande, erstreckt sich ein Stäbchen, welches dem Blatte als Stütze dient. Dieses Stäbchen (Fig. 1, c) besteht aus einer knorpeligen Achse, welche in eine knöcherne Hülle eingeschlossen ist. Diese Hülle reicht aber nicht bis an das freie Ende des Blattes, weswegen sich die Enden der Kiemenblätter auch viel

besser auf dem Mikrotome schneiden, als die Mitte oder Basis. Manchmal liegen in der peripheren Knochenschicht noch einzelne Knorpelzellen. Bei der Färbung in toto mit Hämalaun und nachher auf dem Objectträger mit Eosin oder Orange-G. bleiben die Knorpelzellen schwach rosa resp. gelb gefärbt mit blass durch Hämalaun gefärbten Kernen. Die intercelluläre Substanz des Knorpels färbt sich intensiv blau mit Hämalaun, die äussere Knochenschicht rosa resp. gelb.

Längs des Innenrandes des Kiemenblattes zieht sich die Kiemenblatarterie (Fig. 1, ar.), längs des äusseren die Kiemenblattvene (Fig. 1, v.); längs des äusseren Randes des Knorpelstabes, eng an ihn geschmiegt und mit ihm durch Bindegewebe verbunden, ziehen sich die eigentlichen Nährgefässe der Kiemenblätter (vergl. Riess).

An den breiten Seiten der Kiemenblätter liegen blattförmige Lamellen (Fig. 1, Lam.), welche eben die Athmungsfläche der Kiemen bilden. Sie bieten grosse Eigenthümlichkeiten in ihrem Baue dar. Diese Eigenthümlichkeiten sind unlängst von Biéatrix studirt und bei verschiedenen See-Teleosteern beschrieben worden; ich kann im Allgemeinen seine Beobachtungen auch für die Kiemen des Barsches bestätigen.

Möglicherweise sind die unten beschriebenen Eigenthümlichkeiten im Character der Blutbahnen der Fischkiemen noch vor Biéatrix von den Vettern Sarasin¹⁾ beobachtet worden; aber ihre Mittheilungen darüber sind so kurz und unklar, dass man aus denselben gar keine bestimmte Darstellung erzielen kann.

Ganz unlängst, als meine Arbeit schon beendet und die vorliegende Mittheilung schon niedergeschrieben war, erschien die vorläufige Mittheilung von Fr. Plehn über den Bau der Kiemen bei Fischen. Die von Biéatrix beschriebenen Thatsachen bestätigend, fügt die Mittheilung von Fr. Plehn's nichts neues zu denselben hinzu; doch scheint die Arbeit von Biéatrix selbst ihr unbekannt gewesen zu sein²⁾.

Die Wand jeder Falte des Kiemenblattes oder der Kiemenlamelle, wie man sie nennen könnte (Lamelle branchiale, nach Biéatrix, Falten der Kiemenblätter, nach Riess), besteht aus einem einschichtigen, flachen Epithel mit ovalen (abgeflachten) Kernen (Fig. 1, 2). Innen, zwischen beiden Epithelflächen, der

¹⁾ C. und P. Sarasin: „Directe Communication des Blutes mit dem umgebenden Medium.“ Arb. aus dem zool. Inst. in Würzburg. Bd. VIII.

²⁾ Marianne Plehn: Zum feineren Bau der Fischkiemen. Zool. Anz. 1901, No. 648.

oberen und unteren, liegt eine Zellenschicht von eigenartigem Baue: es sind kurze, cylindrische Zellen, die auf einer gewissen Entfernung eine von der anderen liegen und wie Stützen oder Pfeiler zwischen den beiden Epithelflächen liegen („cellules en pilastre“, Biéatrix); an beiden Enden werden die Zellen breiter und abgeflacht, gleichsam breite, flache Füße bildend mit denen sie sich auf die oberflächlichen Epithelzellen stützen. Ungefähr in der Mitte der Zelle liegt ein im Verhältniss zur Zelle selbst ziemlich grosser Kern, der auf Querschnitten durch die Kiemenlamelle rund oder oval, auf Tangentialschnitten, die oft unter den Querschnitten durch die Kiemenblätter vorkommen, stark in die Länge gezogen und mit Einschnürungen versehen erscheint oder ein unregelmässig gelapptes oder sogar sternförmiges Aussehen hat (Fig. 3, 4, 5). Somit stellen die Lamellen der Kiemenblätter in den Kiemen des Barsches dünne einschichtige epitheliale Hautfalten dar, die von innen durch colonnenförmige Zellen gestützt werden. Diese Zellen sind durch Zwischenräume geschieden, welche Blutbahnen darstellen. In der That liegen in den Zwischenräumen zwischen den colonnenförmigen Zellen Blutzellen. Diese Zwischenräume sind mehr oder weniger rundlich und oft so schmal, dass in denselben nicht mehr, als ein Blutkörperchen Platz findet. Durch diese engen Räume sich hindurch zwingend, stellen sich die Blutkörperchen immer mit ihrem Rande zur Oberfläche der Kiemenlamelle, wobei sie sich etwas deformiren, wie man es klar auf tangentialen Schnitten beobachten kann (Fig. 4, 5)¹⁾. Auf diesen Schnitten kann man gleichfalls die Ausbuchtungen des Kernes der colonnenförmigen Zellen sehen.

Die Zwischenräume, durch welche das Blut in den Lamellen der Kiemenblätter fliesst, haben das Aussehen eines in einer Fläche liegenden Netzes von Kanälen und entsprechen den Kapillaren; es sind Kapillare der Athmungsfläche der Kiemen. Jedoch sind es keine echten Kapillare, da sie keine eigenen Wände ausser den Stützzellen der Kiemenblätterlamellen besitzen. Weder an Querschnitten, noch an tangentialen Schnitten durch die Lamellen der Kiemenblätter kann man weder selbständige Contouren

¹⁾ Es ist übrigens möglich, dass diese Deformation der rothen Blutkörperchen durch die Contraction der Lamellen der Kiemenblätter bei der Bearbeitung hervorgerufen wird und folglich ein Kunstproduct ist.

der Kapillare noch besondere ihre Wände bildende Zellen sehen (Fig. 3, 4, 5). Die Wände dieser Kanäle werden durch die Stützzellen gebildet, die die beiden Epithelblätter trennen, es sind somit intercelluläre Räume. Somit bewegt sich das Blut in dem Blutsystem der Athmungskanäle der Kiemenblätterlamellen des Barsches nicht in besonderen Kapillargefässen mit eigenen Wänden, sondern in intercellulären Räumen des Stützgewebes der Kiemenblätterlamellen. Die Stützzellen oder Pfeilerzellen (*cellules en pilastre*) fügen sich mit ihren sohlenförmig erweiterten Enden unmittelbar aneinander, so dass in Folge dessen die Zwischenräume zwischen ihnen geschlossene, vom äusseren Epithel abgesonderte Kanäle bilden. Das durch diese kleinen Räume sich fortbewegende Blut bespült das äussere Epithel nicht direct, überall dringt es nur zwischen die pfeilerförmigen Zellen. Alles dieses ist von Biéatrix beschrieben worden und meine Beobachtungen bestätigen seine Angaben vollständig.

Gewöhnlich hebt sich bei der Bearbeitung, in Folge von ungleicher Contraction, die Epithelfläche der Kiemenlamellen von dem in denselben eingeschlossenen Gewebe ab (Fig. 2). Dann sieht man auf Schnitten im Inneren der Kiemenlamelle einen Gewebestreifen, in welchem die Zellen in einer Reihe liegen und regelmässig mit den Hohlräumen der Blutkanäle abwechseln, wobei der ganze Gewebestreifen rosenkranzförmig aussieht. Dieser Streifen besteht nämlich aus den Pfeilerzellen (*cellules en pilastre*), die mit ihren erweiterten Fusssohlen aneinander gebunden sind. Nur bei sehr günstigen Bedingungen gehen die Bestandtheile der Kiemenblätterlamellen nicht auseinander und dann sieht man auf Querschnitten auch ihren Bau, wie er auf Figur 3 zu sehen ist, d. h. wo die einzelnen zerstreuten Zellen in Form von Pfeilern beide Epithelflächen vereinen, die Zwischenräume aber zwischen diesen Zellen Blutbahnen bilden, die keine weiteren Wandungen haben.

Besonders klare Bilder erhält man, wenn bei Färbung mit Orange-G. oder Eosin die rothen Blutkörperchen sich intensiv gelb oder rosa färben. Die Blutzellen, welche die Blutbahnen füllen, unterscheiden sich sehr scharf von den Stützzellen, zwischen denen diese Bahnen liegen.

Wenn man die mit Hämalun in toto gefärbten Präparate auf dem Objectträger mit Eosin färbt, bis dass man eine intensive rosa Färbung des ganzen Präparates erhält, und nachher das Präparat einige Sekunden über Ammoniakdämpfen hält, es schnell mit absolutem Alcohole abwäscht und in Canadabalsam überführt, so gelingt es oft solche Präparate zu erhalten,

auf welchen bei durch Hämalan blau gefärbten Kernen, die intensive Eosinfarbe, die bei der Bearbeitung mit Ammoniak schwindet, sich nur im Plasma der rothen Blutkörperchen erhalten hat, die dann auch besonders scharf hervortreten (Fig. 5).

Ich muss auf einige Aehnlichkeiten hinweisen, die zwischen den Stützzellen (*cellules en pilastre*) der Kiemenlamellen und den eigenartigen Endothelzellen bestehen, welche die Wände jener Sinuse auskleiden, die in der Milz des Menschen zwischen Arterien und Venen liegen. Nach der neuesten Beschreibung Weidenreich's¹⁾ erscheint das Endothel hier in Form von langen Stabzellen, denen er die Fähigkeit sich zu contrahiren zuschreibt (die nach Biétreix wahrscheinlich auch den Stützzellen der Kiemenlamellen der Fische eigenthümlich sein soll). Eine sehr charakteristische Eigenthümlichkeit dieser Zellen ist die lappenförmig eingeschnittene Form des Kernes in der senkrecht zur Länge des Kernes liegenden Ebene (ebenso wie in den Stützzellen der Kiemen; obgleich zum Unterschiede von diesen hier die Lappen nur einseitig sind, und zur Wand des Sinus gerichtet sind).

Die Kiemenlamellen der Neunaugen²⁾.

In den Kiemensäcken der Neunaugen (*Petromyzon fluviatilis*) liegen reihenweise Kiemenblätter, die in grosser Anzahl Seitenfalten — d. h. Kiemenlamellen — tragen. Diese Lamellen haben ganz denselben Bau, wie die beim Barsche beschriebenen (Biétreix hat die Kiemen der Neunaugen nicht untersucht). Dank den grösseren histologischen Elementen ist es hier besonders deutlich zu sehen. Jede Lamelle (Fig. 7) ist jederseits mit einem dünnen, einschichtigen Epithel bedeckt, das aus stark abgeflachten Zellen besteht. Zwischen beiden Epithelschichten liegen cylindrische, säulenförmige, grösstentheils ziemlich niedrige, zuweilen aber höhere (wahrscheinlich je nach der Ausdehnung der Lamelle, d. h. je nach dem Grade der Füllung derselben mit Blut) Zellen (*cellules en pilastre*), die sich mit beiden Enden in die Epithelflächen stützen. Sie stützen dieselben und theilen sie von einander und bilden die einzigen fixen Zelemente, welche im Innern der Kiemenlamelle liegen; keine weitere bindegewebliche oder muskulöse Elemente (oder Kapillare mit eigenen Wandungen) giebt es in den Lamellen nicht. In

¹⁾ Weidenreich: Das Gefässsystem der menschlichen Milz. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 58, 1901.

²⁾ Die Arbeit von Giacomini. Sulla struttura delle branchie dei Petromyzonti, in: Ann. Fac. Med. e Mem. Accad. med. chir. Perugia, Vol. 12, 1900 — blieb mir unzugänglich. Nach dem Referate im „Zool. Jahresbericht“ v. d. zool. St. in Neapel soll G. in den Kiemen von *Petromyzon* auch kein eigentliches Capillarsystem gefunden haben.

Abhängigkeit von dem Grade der Dehnung der Stützzellen selbst steht wohl auch die rundere oder ovalere Form der Kerne derselben. Manchmal giebt es auch Stützzellen mit zwei Kernen. Die Zwischenräume zwischen den Stützzellen bilden die Bahn, in welcher das Blut circulirt. Das Bett des Blutstromes besteht auch hier aus intercellulären Räumen. Aber das Blut, welches zwischen den pfeilerförmigen Stützzellen hindurchgeht, bespült auch in diesem Falle nicht die Epithelfläche der Kiemenlamellen direct. Jede Stützzelle wird an der Stelle, wo sie sich an das äussere Epithel anlegt, breiter, gleichsam eine dünne Fusssohle bildend, mit der sie sich an das Epithel stützt. Dabei verbinden sich die benachbarten Stützzellen mit ihren breiten Enden, diesen flachen plasmatischen Fusssohlen, gegenseitig. Auf solche Weise werden die Zwischenräume zwischen den Stützzellen zu geschlossenen Kanälen, die durch die verbreiterte Basis der Zellen vom äusseren Epithel getrennt sind. Das sich in diesen Gängen bewegend Blut bespült auf seinem Wege nur die Stützzellen und ihre Basis, aber nicht das äussere Epithel direct. Dies ist auf solchen Präparaten besonders klar zu sehen, wo in Folge ungleicher Contraction bei der Conservirung das äussere Epithel sich von den Stützzellen abgehoben hat; dort sieht man, wie die dünnen, flachen Fusssohlen der Stützzellen mit einander verbunden sind, geschlossene Kanäle bildend, die von dem bedeckenden Epithel abgetheilt sind (Fig. 7, b).

Das, was ich als plasmatische Fusssohlen oder Verbreiterung der beiden Enden der Stützzellen genannt, mit welchen diese Zellen einander berühren, besteht vielleicht nicht mehr aus eigentlichem Protoplasma, da auf Präparaten, wo die Stützzellen sich von den Epithelzellen losgelöst haben, ihre Verbindungen scharf begrenzt und stärker gefärbt erscheinen, als die Zelle selbst. Doch konnte ich weder bei Neunaugen, noch beim Barsche jene von Biéatrix beschriebene, durch die Stützzellen gebildete, „membrane vitrée“ und die von ihr abgehende, in besonderen Rinnen der Stützzellen liegenden Auswüchse (*colonnettes*) constatiren. Doch habe ich nur in Canadabalsam eingeschlossene Schnitte untersucht, während Biéatrix besonderes Gewicht darauf legt, dass die genannten Theile nur bei Untersuchung des Präparates in Glycerin oder in einem anderen weniger lichtbrechenden Medium, hervortreten, nicht aber im Canadabalsam.

Was die Bedeutung dieser Stützzellen in den Lamellen der Kiemenblätter der Fische betrifft, so betrachtet sie Biéatrix als Endothelzellen: „de quelque manière que l'on doive considérer et classer les canaux du réseau branchial, la signification vraie

de ses éléments n en est pas moins celle de cellules endothéliales“ (p. 34). Er stellt sich die Sache so vor, dass bei der starken Entwicklung des Kapillarnetzes in den dünnen Zwischenräumen zwischen den beiden Epithelflächen der Kiemenlamellen von allen Zellenelementen nur die Elemente der Endothelwände der Kapillare zurückgeblieben sind, welche jedoch sich stark veränderten, sich von einander entfernten (nur mit ihren Fusssohlen in Verbindung blieben) und den Character eines reticulären Bindegewebes annahmen (p. 43). Nach Biéatrix sind in den interepithelialen Räumen der Kiemenlamellen der Selachier und Teleosteer wozu man auch die Neunaugen hinzufügen muss), durch das starke Wachsthum der Kapillare verdrängt, alle Zellenelemente verschwunden, ausser den Endothelzellen der Kapillare, die aber ein besonderes Aussehen und eine besondere Lage angenommen haben.

Ich hatte aber die Gelegenheit, meine Arbeit über den Parasitismus der Anodonta fortsetzend, mit dem Bau der Kiemen des Barsches und der Neunaugen auch den Bau der feinsten Verzweigungen der Axolotl- (Siredon) und Proteuskieme (*Proteus anguineus*) zu vergleichen; und dieser Vergleich führte mich zu einer von den Ergebnissen Biéatrix's abweichenden Ansicht.

Die Kiemenlamellen des Axolotl und des Proteus.

Der Axolotl hat jederseits am Kopfe je 3 äussere Kiemen, die aus einem centralen zum Ende zu sich verjüngenden Schafte, bestehen, der von der Unterseite mit langen in 2 Reihen angeordneten Kiemenfäden besetzt ist, so dass die ausgestreckte Kieme des Axolotl ein federartiges Aussehen hat (Clemens). Die regelmässige zweireihige Anordnung wird jedoch dadurch gestört, dass ein Theil der Kiemenfäden nicht an den Rändern des centralen Körpers sondern direkt auf der Oberfläche seiner unteren, abgeplatteten Fläche liegt. Jede Kieme entspricht einem Kiemenbogen, an dem oberen Rande desselben sie sitzt. Beim Vergleiche mit den Kiemen der Knochenfische können wir den Kiemenkörper des Axolotl einem Kiemenblatte der Knochenfische an die Reihe stellen, wobei jeder Kiemenbogen nur ein einziges stark entwickeltes, massives Blatt trägt. Die zweireihig am Körper sitzenden langen Blätter oder Fäden würden wir dann

mit den Kiemenlamellen — den Seitenfalten der Kiemenblätter des Barsches — vergleichen. Die Aehnlichkeit wird noch dadurch gesteigert, dass die zweireihig am Körper sitzenden Kiemenfäden wirklich stark abgeplattet sind, wenigstens an ihrer Basis, und so in der That lange, schmale Blätter oder Lamellen darstellen.

Die Kiemen des *Proteus*, die gleichfalls in der 3 Zahl jederseits sitzen, unterscheiden sich von denjenigen des Axolotl dadurch, dass der Kiemenkörper sich in mehrere Aeste theilt; die an der unteren Seite des Körpers sitzenden Blättchen sind kürzer, als die Kiemenfäden des Axolotl und haben demgemäss eine noch flachere Form, so dass sie das Aussehen ziemlich breiter Platten haben und folglich noch mehr an die Kiemenlamellen der Fische erinnern. Beim Axolotl zieht sich längs der Achse jedes Kiemenfadens oder Kiemenlamelle eine Bindegewebsschicht, die reich an Pigmentzellen ist (Fig. 8). Längs den schmalen Rändern der Lamelle ziehen die Arterie und Vene derselben hin; ein Capillarnetz liegt hauptsächlich zwischen dem äusseren Epithel und dem Bindegewebe, an den flachen Seiten der Lamellen, wobei die Maschen des Netzes ziemlich breit sind, so dass auf Schnitten die Lumina der Capillare, durch Bindegewebe getrennt, ziemlich weit von einander liegen und eine klar ausgeprägte Endothelschicht haben (Fig. 8). Bei *Proteus* aber nähert sich der Bau der Kiemenlamellen schon sehr dem Bau derselben bei den Fischen.

Die Bindegewebeschicht der dünnen Kiemenblättchen (Kiemenlamellen) ist hier nämlich viel schwächer entwickelt, als beim Axolotl, und die Capillare nehmen verhältnissmässig viel mehr Raum ein (Fig. 9); sie liegen schon nicht mehr zwischen Epithel und Bindegewebe, wie beim Axolotl, aber ihre Lumina nehmen fast den ganzen Querschnitt der Kiemenlamelle ein. Sie sind durch bindegewebliche Zwischenstränge getrennt, die quer durch die Lamelle von einer Epithelfläche zur anderen ziehen und vollständig an die Stützzellen der Kiemenlamellen der Fische erinnern: sie erinnern an dieselben auch durch ihre Längsstreifung, die Biéatrix bei den Fischen beschreibt, welche natürlich von der Lage der Fasern abhängt, sowie durch ihr Breitwerden direct unter dem Epithel, indem sie die Capillaren umbiegen und in die unter dem Epithel liegende bindegewebige Schicht übergehen. Doch unterscheiden sich diese Pfeilerbündel

von Bindegewebe, die die Dicke der Kiemenlamelle durchsetzen, dadurch von den Stützzellen in den Kiemenlamellen der Barsche oder der Neunaugen, dass sie 1. verschiedener Grösse sind, bald in Form ganz enger Bündel, bald in Form breiter Bänder, 2. dass sie nicht immer nur einen Kern enthalten, sondern oft auch zwei oder drei.

In den Zwischenräumen zwischen diesen pfeilerförmigen bindegeweblichen Querbalken ziehen sich bei *Proteus* wie bei den Fischen die Blutbahnen hin; doch während bei den Fischen, wie es von Biéatrix entdeckt worden war, und von mir und Plehn bestätigt, sich das Blut direct in den intercellulären Räumen bewegt, haben die Capillare bei *Proteus* ihre eigenen Wände: überall nämlich kann man lange, dünne ausgedehnte Endothelkerne in den Wänden dieser Gefässe sehen; dort wo das Gefäss zwischen zwei pfeilerförmigen Balken hindurchgeht, kann man die endothelen Kerne oft an einem der Balken gedrückt finden (Fig. 9, 10, En.). Auf solche Weise verliert das Capillarnetz, welches zwischen den pfeilerförmigen Stützzellen der Kiemenlamelle hindurchgeht, seine endothele Auskleidung nicht; und folglich entsprechen die pfeilerförmigen Balken grösser gewordenen Endothelzellen in keinem Falle. In den Kiemenlamellen der Fische verlieren die Capillargefässe ihre Endothelwände und das Blut bewegt sich direct in den intercellulären Räumen der Stützzellen, wobei diese Zellen, mit ihren erweiterten Enden zusammenstossend, gleichsam einen geschlossenen Raum bilden, und das Endothel der Capillare ersetzen. Dank der grossen Aehnlichkeit der Pfeilerzellen der Fische mit den bindegeweblichen Balken bei *Proteus* können wir dieselben nicht als veränderte Endothelzellen der Capillare ansehen, und müssen folglich einen vollständigen Schwund der Endothelzellen annehmen. Der Umstand, dass bei *Proteus* die Kerne des Endothels der Capillare so klar zu sehen sind, während sie bei der Neunauge, beim Barsche und den von Biéatrix untersuchten Fischen fehlen, kann man wohl kaum durch die bekannte Grösse der Elemente bei *Proteus* erklären. Bei der Untersuchung des Baues der Kiemenlamellen der Fische benutzte ich sowohl, wie auch Biéatrix, die stärksten Vergrösserungen, und dennoch konnten wir in den intercellulären Räumen zwischen den Stützzellen keine Spur vom eigentlichen Endothel der Capillaren finden; besonders klar tritt das auf

Tangentialschnitten hervor. Deswegen sieht auch Biéatrix die Stützzellen der Kiemenlamellen der Fische als eine Art veränderten Endothels der Capillare an. Aber bei *Proteus* existiren in den Kiemenlamellen ähnliche pfeilerförmige Gebilde, und daneben haben die Capillare ihr Endothel behalten; deswegen sind die Erklärungen Biéatrix's wohl kaum richtig und wir müssen bei den Fischen in den Kiemenlamellen einen lokalen Schwund des Endothels der Capillare und einen directen Durchgang des Blutes in den Kiemen durch die intercellulären Räume des Bindegewebes annehmen.

Den Bau der feinsten Kiemenverzweigungen beim Axolotl, *Proteus* und den Fischen vergleichend, sehen wir ein allmähliches Schwinden des Bindegewebes: beim Axolotl bildet den Inhalt der Kiemenlamelle Bindegewebe, in welchem ein Capillarnetz mit verhältnissmässig grossen Schlingen liegt. Bei *Proteus* wird das Capillarnetz dichter, das Bindegewebe liegt zwischen ihm bündelweise senkrecht zur Verbreitungsfläche desselben (oder, was dasselbe ist, senkrecht zur Epithelfläche der Kiemenlamelle) und theilt und umgiebt die Capillare. In diesen Bündeln bemerkt man eine streifige Anordnung der Bindegewebefasern, die Bündel sind von verschiedener Dicke, mit einem oder vielen Kernen. Dabei bewahren die Capillare immer ihre endothele Auskleidung. Endlich wird in den Kiemenlamellen des Barsches, des Neunauges und (nach der Beschreibung von Biéatrix) anderer Fische die bindegewebliche Grundlage der Kiemenlamelle bis zum Minimum reducirt; den bindegeweblichen Balken von *Proteus* entsprechen bei den Fischen pfeilerförmige Zellen, in den intercellulären Räumen zwischen denselben bewegt sich das Blut, die Endothelauskleidung verschwindet in diesen Zwischenräumen. Da diese pfeilerförmigen Stützzellen (cellules en pilastre) augenscheinlich den bindegeweblichen Balken bei *Proteus* entsprechen, so haben wir gewiss kein Recht sie mit Endothelzellen zu identificiren, und so müssen wir annehmen, dass in den Kiemenlamellen der Fische ein Schwinden der eigenen Wände der Capillare, ihrer endothelialen Auskleidung vor sich geht und das Blut in Bahnen, die intercelluläre Räume des Bindegewebes darstellen, sich bewegt.

Das bildet übrigens keinen grossen principiellen Unterschied; die Endothelwände der Capillare sind ihrer Entstehung

nach ja nichts anderes, als Zellen jenes allgemeinen Mesenchyms, wo die Entwicklung der Blutgefäße vor sich geht; die dem Blutstrom direct anliegenden Zellen verwandeln sich unterm Einfluss des Druckes desselben und ihres gegenseitigen Zusammenhanges zu charakteristischen flachen, unter einander verbundenen Endothelzellen. In den Kiemenlamellen der Fische beobachten wir eine maximale Reduction des Mesenchyms: in Folge der geringen Quantität von Mesenchymzellen (sie liegen nur als den Blutstrom trennende Inseln) reichen die Mesenchymelemente nicht für die Bildung des Endothels hin.

Biéatrix hat auch die Entwicklung der Kiemenlamellen bei Forellenembryonen untersucht: die Lamellen legen sich in Form von Falten des Kiemenblattepithels an, in welche Mesenchymzellen eindringen; zwischen denselben erscheint Blut mit seinen Formelementen, die Mesenchymzellen selbst aber, zwischen zwei Epithelblättern liegend, nehmen den Character von pfeilerförmigen Stützzellen an. Daraus folgt, dass die Kiemenlamellen bei den Fischen das ganze Leben hindurch den Character ihres embryonalen Baues bewahren. Bei den Amphibien entwickelt sich in den Kiemenfäden(-lamellen) Bindegewebe, ein Stroma bildend, in welchem ein Capillarnetz von normalem Baue liegt; bei den Fischen entwickelt sich ein solches Stroma nicht und das Blut circulirt in den Zwischenräumen zwischen den Mesenchymzellen.

Die physiologische Bedeutung eines solchen Baues der Kiemenlamellen bei den Fischen liegt auf der Hand: durch Vergrößerung der Epithelfläche und durch Zurückführung des Bindegewebes der Kiemenlamellen auf ein Minimum bringt sie die Möglichkeit einer Berührung des Blutstromes mit dem die Kiemen umspülenden Wasser auf ein Maximum.

Ich will noch bemerken, dass die Epitheldecke der Kiemenlamellen bei Proteus und dem Axolotl, wenigstens auf einiger Ausdehnung, ebenso wie bei den Fischen aus einer Schicht sehr niedrigen Epithels besteht.

Analogie mit Crustaceen.

Eine bedeutende Analogie mit dem beschriebenen Bau der Kiemenlamellen bei den Fischen bieten die Kiemen der Crustaceen dar. Biéatrix (p. 31) weist auf die Aehnlichkeit des Baues mit den Kiemen der Flusskrebse auf Grundlage älterer Untersuchungen Haeckels u. A. hin. In der

unlängst erschienenen Arbeit von Kimus¹⁾ über die Kiemen der Crustaceen ist der histologische Bau der Kiemen bei einigen Isopoden ausführlich beschrieben worden; die sonderbare Ähnlichkeit mit dem Baue der Kiemenlamellen der Fische springt in die Augen. Die Kiemen der Isopoden bilden dünne Lamellen die in zwei Reihen unten längs der Bauchseite liegen: es sind die Exopodite und Endopodite der Abdominalextrimitäten. Jede solche Lamelle bildet gleichsam eine Epithelfalte: eine äussere und innere Epithelfläche von Chitin bedeckt und durch einen dünnen Spaltraum getrennt. In den Zwischenräumen der Lamellen befinden sich bindegewebliche Elemente und keine selbständigen Wände besitzenden Höhlen, in denen das Blut circulirt. Einen besonders charakteristischen Zug aber liefern eigenartige Stützen oder Balken, welche beide Epithelflächen verbinden. Zum Unterschiede davon, was wir bei Fischen oder bei *Proteus* beobachten, sind diese Balken von den Epithelzellen selbst gebildet: die Zellen einer Seite oder Fläche treten in gewissen Zwischenräumen in Verbindung mit den Epithelzellen der gegenüber liegenden Seite. Solche Verbindungsbrücken können aus einer, zwei oder mehreren Zellen gebildet sein — bei verschiedenen Isopodenarten verschieden — und weisen auch bei verschiedenen Formen Eigenthümlichkeiten im Bau auf. Ihr allgemeiner Character aber erinnert sehr an die Pfeilerzellen „cellules en pilastre“ der Kiemenlamellen der Fische. In den letzteren haben wir, wie auch in den Kiemen der Isopoden, zwei epitheliale Flächen, die durch einen engen spaltförmigen Raum geschieden sind und durch Brücken oder Pfeiler verbunden werden; in den Zwischenräumen zwischen den Pfeilern, in den Räumen, die ausser den Pfeilerzellen keine weitere (endotheliale) Wände haben, circulirt das Blut. Diese Pfeilerzellen sind in den Kiemen der Fische und denjenigen der Isopoden verschiedener histologischer Herkunft; in einem Falle müssen wir, so weit bekannt, sie zu den Elementen des Mesenchyms zählen, im anderen bilden sie sich aus den Epithelzellen selbst. Ihre physiologisch-mechanische Bedeutung aber ist augenscheinlich dieselbe; der Mechanismus des Kiemenlamellenbaues ist bei Isopoden und Fischen von derselben Art. Die zahlreichen Abbildungen von Durchschnitten

¹⁾ Kimus. *Recherches sur les branchies des crustacés*: — La Cellule T. XV. 1898.

durch die Kiemen der Isopoden bei Kimus erinnern sehr an die Schnitte durch die Kiemenlamellen der Teleosteer (Barsch), der Neunaugen oder des Proteus, die ich dargestellt habe. Wir haben auch hier, wie in unzähligen anderen Fällen, eine Convergencerscheinung. Es ist bemerkenswerth, dass in den Kiemenlamellen der Wirbelthiere durch die Abwesenheit der Endothelwände und den Ersatz der Capillare durch einfache intercelluläre Räume, gleichsam eine Rückkehr zu einem einfacheren, aber zu gleicher Zeit auch vom physiologischen Standpunkte höherem Kiemenbau erreicht wird.

In den Kiemen der Isopoden bewegt sich das Blut im Allgemeinen in den Zwischenräumen zwischen den Stützzellen; aber in verschiedenen Gattungen erreichen die bindegewebigen Elemente der Kiemen und die zu- und abführenden Gefässe mit eigenen Wandungen eine grössere oder kleinere Ausbildung. „Il semble en découler“, sagt Kimus (p. 383), „que l'état non vasculaire de la lame branchiale est une disposition primitive, e'est celle des crustacés inférieurs, et que l'apparition du tissu intermédiaire, son développement et surtout sa transformation en vaisseaux sanguins constituent un progrès.“ Im Grunde haben wir auch bei den von mir untersuchten Formen (Fische, Proteus und Axolotl) in aufsteigender phylogenetischer Reihe einen Uebergang von Kiemenlamellen ohne Capillare, die nur aus Epithelblättern und Stützzellen bestehen, zu Kiemenlamellen mit Capillaren, die in der stark entwickelten Bindegewebeschart lagern¹⁾.

Einen sehr ähnlichen Bau weisen augenscheinlich auch die von Chitin bedeckten und mit Blut gefüllten Lungenlamellen (lamelles pulmonaires) in den Lungen der Araneiden auf [auf dieselben wurde ich von Herrn Tarnani aufmerksam gemacht²⁾].

Die intercellulären Räume im Epithel der Kiemenblätter beim Barsche.

Kehren wir wieder zum Baue der Kiemenblätter des Barsches zurück. Wir sprachen von ihren mit Kiemenlamellen bedeckten Seitenflächen. Was den Bau des Epithels an den Kanten der Kiemen-

¹⁾ Vergl. auch die etwas später erschienene, aber weniger ausführliche Arbeit von Stoller über die Kiemen der Onisciden.

²⁾ Siehe Mac-Leod. Recherches sur la structure et la signification de l'appareil respiratoire des arachnides. — Arch. de Biol. T. V, 1884. Berteaux. Le poumon des arachnides, La cellule. Vol. V, 1889.

blätter betrifft, so entsprechen sie in den Hauptzügen dem Bau der Hautepidermis der Teleosteer überhaupt (Fig. 6). Unter dem Epithel liegt eine ziemlich dicke mit Anilinfarben tingirbare Basalmembran (Bm.). Die Oberflächenschicht des Epithels ist von einer ununterbrochenen, oder fast ununterbrochenen Schicht becherförmiger Schleimzellen eingenommen (Schl.-Z.). Zwischen den Zellen des Epithels (Ep.) befinden sich stark entwickelte Interzellularlücken; die Zellen der tiefsten Schicht stossen mit ihren erweiterten Basaltheilen an einander und liegen der Basalmembran direct auf; die Zwischenzellen, welche zwischen den Zellen der Basalreihe und den Schleimzellen der Oberfläche lagern (im Ganzen ungefähr 6—8 Reihen), haben eine unregelmässige Form und sind in oft ziemlich lange Fortsätze ausgezogen, durch welche sie gegenseitig verbunden sind. Zwischen diesen Fortsätzen bleiben ziemlich bedeutende Interzellularräume, die auf Präparaten als Hohlräume erscheinen. In den Interzellularräumen befindet sich immer eine grössere oder geringere Zahl von Leucocyten (Wanderzellen).

Direct unter der dicken Epithelschicht jeder Kante des Kiemenblattes liegt das entsprechende Gefäss; auf Präparaten liegt das Epithel in einigen Fällen direct den Gefässwänden an, in anderen ist es von ihnen durch einen Zwischenraum getrennt. Ich glaube, dass die erste Lage der Wirklichkeit entspricht, da in dem Zwischenraume zwischen dem Epithel der Kante des Kiemenblattes und der Gefässwand man gar keine bindegewebige Elemente sieht. Unter der Basalmembran des Epithels findet man immer nur eine grössere oder geringere Anzahl von Leucocyten, ähnlich denjenigen, die in den Interzellularräumen des Epithels liegen und manchmal auf Schnitten in dem Lumen des Gefässes selbst vorkommen; manchmal bilden sich kleine Anhäufungen von Leucocyten; es gelang mir, in denselben auch Mitosen zu sehen. Dort wo die Kanten umbiegen und in die Seitenfläche des Kiemenblattes übergehen, liegt unterm Epithel, dasselbe von der Gefässwand und von dem knorpeligen Stützstabe trennend, eine dünne Bindegewebsschicht.

Im Bau des Epithels des Kiemenblattrandes haben wir ein neues Beispiel einer abweichenden Epithelform, wo in Folge der starken Entwicklung der interzellulären Räume die einzelnen Zellen weit von einander liegen, und mit proto-

plasmatischen Auswüchsen verbunden sind, so dass im Ganzen das Epithel den Character von Mesenchymgewebe annimmt. Ausser dem früher bekannten Baue des Epithels in dem sogenannten Schmelzorgan der Zahnanlage bei Wirbelthieren sind in neuerer Zeit einige neue Fälle einer solchen Aenderung des Epithelcharacters von Studnička und Koppen beschrieben worden. In dem beschriebenen Epithel des Randes der Kiemenblätter des Barsches sind die intercellulären Räume sehr gross; aber an der Oberfläche ist das Epithel mit einer Schicht becherförmiger Zellen bedeckt und hier fehlen die Intercellularräume: die Becherzellen lagern entweder direct an einander oder sind durch indifferente Epithelzellen getrennt, die Intercellularräume reichen aber nicht bis zur Epitheloberfläche. Die Erweiterung der Intercellularräume in der Epithelschicht zwischen der oberflächlichen Schicht der Schleimzellen und der Basalmembran, wobei dieselben mit lymphoider Flüssigkeit mit stellenweise vorkommenden Leucocyten erfüllt sind müssen wir wahrscheinlich als Anpassung zur besseren Ernährung der an der Oberfläche liegenden und energisch arbeitenden Schleimzellen ansehen.

Mitrophanow fand stark erweiterte Intercellularräume in dem Kamme des Schwanzes (und in den Lidern) des Tritons. Schuberg beschrieb unlängst in den Hoden der Blutegel (*Hirudo* und *Aulastomum*) ein einschichtiges Epithel, in welchem die einzelnen Zellen weit von einander liegen, durch plasmatische Brücken verbunden sind und an Bindegewebezellen erinnern. Vergl. gleichfalls bei Schuberg die Bemerkungen über die Bedeutung eines solchen Epithelbaues für die richtige Auffassung des Epithelcharacters der Hautdecke bei den Platyhelminthes (Trematoden, Cestoden).

Erklärung der Tafel IX.

- Fig. 1. Querschnitt durch ein Kiemenblatt des Barsches, nicht weit vom freien Ende. Bearb. mit Sublimat und Essigsäure; Hämalun und Eosin. i. r. = Innenrand; a. r. = Aussenrand; des Kiemenblattes; Lam. = Kiemenlamellen, unregelmässig durch den Schnitt gestreift; Ep. = äusseres Epithel; St. Z. = Stützzellen in tangentialen Durchschnitt getroffen; die kleineren Zellen zwischen ihnen sind Blutkörperchen; C. = Knorpelstab in der Axe des Kiemenblattes durchziehend; ar. = Arterie; v. = Vene des Kiemenblattes. Vergr. 187. Zeiss. Achromat. Ob. 8.0 mm. C. O. 6.
- Fig. 2. Theil eines Längsschnittes durch ein Kiemenblatt des Barsches. L. = Kiemenlamellen; Ep. = Epithel derselben, welches von den zu einem Ganzen verbundenen Stützzellen (St. Z.) der Lamellen sich abgehoben hat. Dieselbe Bearbeitung. Vergr. 250. Ob. 8.0 mm. C. O. 8.

- Fig. 3. Schnitt durch eine Kiemenlamelle (Falte des Kiemenblattes) des Barsches. Ep. = äusseres einschichtiges Epithel; st. = Stützzellen; Bl. = Blutkörperchen in intercellulären Räumen (zwischen den Stützzellen), welche die Capillare ersetzen. Dieselbe Bearbeitung. Zeiss Homog. Imm. syst. 2.0 mm. C. O. 4. Vergr. 500.
- Fig. 4 u. 5. Theile eines Tangentialschnittes durch eine Kiemenlamelle des Barsches, der die Stützzellen (St.) und die Intercellularräume zwischen ihnen, welche die Blutbahn bilden und mit Blutkörperchen gefüllt sind (Bl.), getroffen hat. Bei Ep. ist die Epithelschicht der Lamelle getroffen. Bearb. mit Sublimat. Färbung: Hämalau und Orange-G. (Fig. 4); Hämalau und Eosin (Fig. 5) (Ausziehen mit Ammoniak). — Zeiss. Imm. 2.0. C. O. 4 (Fig. 4) und C. O. 6 (Fig. 5). Vergr. 500 und 750.
- Fig. 6. Kiemenblatt des Barsches; Schnitt durch die Kante. Ep. = Epithel mit stark entwickelten Intercellularräumen, in welchen man Wanderzellen (Leucocyten, Lc) findet. — Schl. z. = oberflächliche Schicht der becherförmigen Schleimzellen; Bm. = Basalmembran, unter welcher gleichfalls Leucocyten (Lc.) vorkommen. Seib. Homog. Imm. $\frac{1}{12}$. Vergr. 580.
- Fig. 7. Schnitt durch die Kiemenlamellen eines Neunauges (*Petromyzon fluviatilis*); in b hat sich das Epithel (Ep.) von der Schicht der Stützzellen (St. Z.), die mit den basalen Theilen unter einander verbunden sind, losgelöst. Bl. = Bluträume zwischen den Stützzellen. Bei x hat der Schnitt den Rand einer Stützzelle kaum gestreift. — Sublimat und Essigsäure, Hämalau und Eosin. Vergr. a) Zeiss. Obj. 3.0 mm. C. O. 4; b) Zeiss. Imm. 2.0. C. O. 4. (333 und 500.)
- Fig. 8. Querschnitt durch einen Kiemenfaden (Kiemenlamelle) des Axolotl (*Siredon*). Ep. = Epithel; Bng. = Bindegewebe; Bl. = unter dem Epithel, in der Bindegewebeschicht liegende Capillare. Seitlich am Querschnitte sind die Arterie und Vene der Kiemenlamelle zu sehen. Sublimat und Essigsäure; Safranin und Methylengrün. Vergr. 187. Zeiss. Ob. 8.0 mm. C. O. 6.
- Fig. 9. Durchschnitt durch ein Kiemenblättchen (Kiemenlamelle) von *Proteus anguineus*. Ep. = Epithel; Bl. = Blutgefässe (Capillare) durch kleine Zwischenstränge von Bindegewebe getrennt (Bng.), welche einen den Stützzellen in den Kiemenlamellen der Fische ähnlichen Charakter annehmen. Sublimat und Essigsäure; Hämalau und Orange-G. Vergr. 187. Zeiss. Ob. 8.0 mm. C. O. 6.
- Fig. 10. Ein Theil desselben Präparates bei stärkerer Vergr. 333. (Ob. 3.0, C.O.4.) Bng = Bindegewebe, zwei Capillare trennend und den Charakter einer Stützzelle annehmend; En. = Kern einer Endothelzelle in einer Capillare. Die Capillare besitzen also eine selbständige Endothelwand.

Literatur.

1. Berteaux: Le poumon des arachnides. La cellule. Vol. V, 1889.
2. Biéatrix: Etude de quelques faits relatifs à la morphologie générale du système circulatoire à propos du réseau branchial des poissons. Paris, Masson. 1895.

3. Clemens: Die äusseren Kiemen d. Wirbelthiere. Anat. Hefte. 1. Abth. V. Bd. 1895.
4. Kimus: Recherches sur les branchies des crustacés. La cellule. T. XV. 1898.
5. Koppen: Ueber Epithelien mit netzförmig angeordneten Zellen und über die Flossenstacheln von *Spinax niger*. Zool. Jahrb. Abth. Anat. 14. Bd. 1901.
6. Mac-Leod: Recherches sur la structure et la signification de l'appareil respiratoire des arachnides. Arch. de Biologie. T. V. 1884.
7. Maurer: Die Epidermis. 1895.
8. Mitrophanow: Ueber die Intercellularlücken und Intercellularbrücken im Epithel. Zeit. wiss. Zool. 41. Bd. 1885.
9. Plehn, Marianne: Zum feineren Bau der Fischkieme. Zool. Anz. 1901, No. 48.
10. Riess: Der Bau der Kiemenblätter bei den Knochenfischen. Archiv für Naturgeschichte (Troschel's), 47. Jg. 1881.
11. Sarasin, C. u. P.: Directe Communication des Blutes mit dem umgebenden Medium. Arbeiten aus dem Zool. Zootom. Institut in Würzburg. Bd. 8.
12. Schuberg: Beiträge zur Histologie der männlich. Geschlechtsorgane v. *Hirudo* u. *Aulastomum*, nebst einigen Bemerkungen z. Epithelfrage bei den Plattwürmern. Zeit. wiss. Zool. 66. Bd. 1899.
13. Stoller, James: On the organs of respiration of the Oniscidae. Zoologica. Bd. X. Hft. 25. 1899.
14. Studnička: Ueber einige Modificationen des Epithelgewebes. Sitzungsber. d. böhmischen Gesellschaft d. Wissenschaften. Math. Naturw. Cl. Jg. 1889.
15. Weidenreich: Das Gefässsystem der menschlichen Milz. Arch. mikr. Anat. 58. Bd. 1901.

Nachtrag.

Nachträglich finde ich, dass ausser den Crustaceen, auch die Kiemen einiger Mollusken einen ganz ähnlichen Bau aufweisen, wie er für die Kiemenlamellen der Fische hier beschrieben wurde: nämlich die Kiemenlamellen der Chitoniden (*Acanthopleura echinata*), wie sie Plate beschrieben hat, zeigten eine auffallende Aehnlichkeit in ihrem Bau mit den Kiemenlamellen des Barsches, des Neunauges etc. So erinnert ein Schnitt durch die *Acanthopleura*-Kieme, wie er bei Plate, Taf. IX., Fig. 89, abgebildet ist, ausserordentlich an einen Schnitt der Kiemenlamellen des Neunauges¹⁾.

¹⁾ Plate, Anatomie und Phylogenie der Chitonen. Zoolog. Jahrbücher, Supplement-Band IV, 1897.)