

Fibrilläre Struktur und Kontraktilität.

Vortrag¹⁾,

gehalten auf dem III. Congress der Anatomischen Gesellschaft zu Berlin
am 12. Oktober 1889

von

Dr. E. Ballowitz,

Privatdocenten und Prosector an der Königlichen Universität zu Greifswald.

M. H.! Von Jahr zu Jahr mehren sich die Beobachtungen, dass alle kontraktilen Substanzen eine feinfaserige Struktur besitzen.

Die schon früh erkannte Thatsache, dass die quergestreifte Muskelfaser sich aus den Primitivfibrillen zusammensetzt, hat in jüngster Zeit durch die schönen Untersuchungen Rollett's²⁾ neue Bestätigungen erfahren.

Für die glatte Muskelfaser der Wirbelthiere, wie auch besonders der Wirbellosen, liegen bereits sehr zahlreiche Beobachtungen vor. Auch von der glatten Muskelfaser des Menschen berichtete v. Kolliker³⁾ im vorigen Jahre auf dem II. anatomischen Congress, dass dieselbe von feinsten Fibrillen gebildet wird.

In Betreff der Flimmerorgane hat Engelmann⁴⁾ schon 1868 behauptet, dass dieselben aus feinen, neben einander liegenden Fädchen bestehen, eine Behauptung, welche auch durch neuere Beobachtungen von Chun, Möbius und Anderen mehrfach bestätigt wird.

1) Ich habe mich veranlasst gesehen, dem Vortrage am Schlusse einige Bemerkungen anzufügen.

2) Rollett, Untersuchungen über den Bau der quergestreiften Muskelfasern I. Theil. Denkschriften der Kaiserl. Akad. d. Wissensch. zu Wien. Mathem.-naturw. Cl. Bd. 49, pag. 81, 1885. — Derselbe, Theil II, ebendort Bd. 51, pag. 23, 1886.

3) Verhandlungen der Anatomischen Gesellschaft auf der zweiten Versammlung in Würzburg 1888. — Anatomischer Anzeiger 1888, pag. 723.

4) Th. W. Engelmann, Ueber die Flimmerbewegung. Jenaische Zeitschrift f. Medicin u. Naturwissenschaft Bd. IV, 1868, pag. 459.

Engelmann hat auch zuerst¹⁾ im Hinblick auf die genannten Thatsachen und auf Grund seiner Untersuchungen an der glatten und doppelt schräg gestreiften Muskelfaser die These ausgesprochen, dass Contraktilität in letzter Instanz an feinfaserige Struktur gebunden sei.

Zu dem gleichen Resultate und zu der gleichen Anschauung bin ich nun gekommen durch ziemlich ausgedehnte Untersuchungen an einem Organ, welches von diesem Gesichtspunkte aus überhaupt noch nicht betrachtet wurde und dessen feinste Struktur im Allgemeinen noch sehr wenig bekannt war: ich meine die kontraktile Geissel der frei beweglichen Spermatozoen. Ich darf hierbei nicht verschweigen, dass ich diese Ueberzeugung gewann, völlig unbeeinflusst von den Mittheilungen Engelmann's, noch bevor mir die interessante Abhandlung dieses Forschers bekannt war.

Von vorneherein erschien mir das genannte Organ besonders geeignet, über diese Frage einiges Licht zu verbreiten. Die grosse Mannigfaltigkeit der Formen und auch der Bewegungserscheinungen der Spermatozoen bei den Thieren legten mir die Vermuthung nahe, ob nicht diesen so mannigfach gestalteten und sich so verschieden bewegenden Gebilden ein gemeinsames für die Bewegungserscheinungen wesentliches Strukturverhältniss zu Grunde läge.

Da sich mir im Laufe der Untersuchungen auch in dieser Hinsicht interessante Gesichtspunkte ergaben, habe ich meine Arbeiten allmählich auf die ganze Thierreiche und, ich darf wohl sagen, auf Hunderte von Thierspecies ausgedehnt, so dass ich es wagen kann, einige zusammenfassende verallgemeinernde Mittheilungen zu machen. Es möge mir daher gestattet sein, in aller Kürze in den Gründzügen über einige von mir beobachtete neue Thatsachen zu berichten; in Betreff der Einzelheiten, auch mit Bezug auf die Struktur des Spermatozoenkopfes muss ich mir erlauben, auf meine ausführlichen, im Archiv für mikroskopische Anatomie erscheinenden Arbeiten zu verweisen.

Bekanntlich setzen sich die Spermatozoen bei allen Wirbelthieren aus einem Kopf und einer sehr mannigfach gestalteten

1) Th. W. Engelmann, Ueber den faserigen Bau der kontraktilen Substanzen, mit besonderer Berücksichtigung der glatten und doppelt schräg gestreiften Muskelfasern. Archiv für die gesammte Physiologie Bd. 25, 1881 pag. 538.

Geissel zusammen. Directe Beobachtungen haben gelehrt, dass der Kopf keinen aktiven Antheil an der Bewegung der Spermatozomen hat, vielmehr die Contraktivität einzig und allein der Geissel innewohnt¹⁾.

Bei den Säugethieren wird die ganze Geissel durchzogen von einem Axenfaden, welchen Eimer²⁾ zuerst sah und v. Brunn³⁾ als constanten Bestandtheil für mehrere Säugethiere nachgewiesen hat. Der grösste Theil dieses Axenfadens ist umgeben von einem je nach der Thierart verschieden gestalteten Mantel, der in ein vorderes Verbindungs- und ein hinteres Hauptstück zerfällt. Ich behalte diese von Retzius⁴⁾ gewählten Bezeichnungen bei, da sich dieselben allgemein eingebürgert haben, obwohl sie nicht mehr ganz zutreffen und sich jetzt nur noch auf die betreffenden Abschnitte des Mantels anwenden lassen. Am hinteren Ende dieses Mantels oder dieser Hülle ragt der Axenfaden als Retzius'sches Endstück frei hervor. Auch an dem vorderen Ende der Hülle tritt bei einigen Thieren der Axenfaden frei zu Tage und bildet den von mir als „Halsstück“ bezeichneten Abschnitt. An dem freien Ende dieses vorderen Abschnittes habe ich ein ganz constant vorkommendes Endknöpfchen beschrieben, mittelst dessen sich der Axenfaden mit dem Kopfe verbindet.

An diesen beiden entblössten Stellen des Axenfadens beobachtete ich nun bei vielen Säugern eine Spaltung in Fäserchen. Am auffälligsten wird dieser Zerfall an dem sehr zarten Endstück, welches in 2—4 äusserst feine Fädchen zerfallen kann. In dem übrigen, grösseren, von dem Mantel umhüllten Theile, am Verbindungs- und Hauptstück, ist dem Axenfaden schwer beizukommen, weil der Mantel sehr resistent ist und sich nur schwer entfernen

1) Vgl. hierüber: E. Ballowitz, Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoën, zugleich ein Beitrag zur Lehre vom feineren Bau der kontraktilen Elemente. Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. 32, pag. 401.

2) Eimer, Untersuchungen über den Bau und die Bewegung der Samenfäden. Verhandlungen der physical.-medizin. Gesellschaft zu Würzburg. Neue Folge Bd. VI, 1874.

3) A. v. Brunn, Beiträge zur Kenntniss der Samenkörper und ihrer Entwicklung bei Säugethieren und Vögeln. Arch. f. mikroskop. Anatomie Bd. XXIII, 1883.

4) Retzius, Zur Kenntniss der Spermatozoën. Biologische Untersuchungen 1881.

lässt. Trotzdem ist es mir gelungen, auch auf diesen Strecken den Axenfaden zu isoliren und in feine Fädchen zu zerfällen.

Diese schon 1886 von mir mitgetheilten Beobachtungen¹⁾ sind inzwischen von Jensen²⁾ und von Niessing³⁾ bestätigt worden. Beide Beobachter haben aber nur an dem Verbindungsstück der Spermatozomen der Ratte die Fibrillen darstellen können, einem Objekt, an welchem ihre Darstellung noch relativ am leichtesten gelingt.

Es geht aus dem Mitgetheilten hervor, dass der Axenfaden bei den Säugethieren sich aus feinsten, von mir als „Elementarfibrillen“ bezeichneten Fäserchen zusammensetzt, welche parallel neben einander liegen, den Axenfaden von Anfang bis zu Ende continuirlich durchsetzen und durch sehr geringe Kittsubstanz mit einander verbunden sind.

Da die Hülle des Axenfadens je nach der Art nach Masse und Struktur sehr differirt, der Axenfaden dagegen stets in charakteristischer Beschaffenheit vorhanden ist, immer ein ganz bestimmtes Aussehen zeigt und ganz bestimmte Reaktionen liefert, muss ich den allein fibrillären Axenfaden für den wesentlichen Bestandtheil der Geissel erklären, deren Contraktionen bekanntlich in der Weise erfolgen, dass sich die ganze Geissel flimmercilienartig einbiegt.

Ganz analog ist die Spermatozomen-Geissel bei den Vögeln gebaut und habe ich hierüber schon ausführlich im Archiv für mikroskopische Anatomie⁴⁾ berichtet. Auch hier ist ein Axenfaden und eine denselben umgebende Hülle vorhanden und konnte ich nach der Ausbildung und Struktur der Hülle 4 differente Spermatozoen-Formen unterscheiden. Bei den meisten Singvögeln z. B. besitzt die Hülle die Form einer regelmässigen, im übrigen strukturlosen Spirale; bei anderen Singvögeln ist die Hülle so dünn, dass

1) E. Ballowitz, Zur Lehre von der Struktur der Spermatozoen. Anatomischer Anzeiger 1886, I. Jahrg., pag. 363.

2) O. S. Jensen, Untersuchungen über die Samenkörper der Säugethiere. Archiv für mikroskop. Anatomie Bd. XXX, pag. 379.

3) G. Niessing, Untersuchung über die Entwicklung und den feinsten Bau einiger Säugethiere. — Verhandlungen d. physikal.-medizin. Gesellschaft zu Würzburg. Neue Folge XXII, 2.

4) Bd. 32.

sie sich am ausgebildeten Spermatozoon kaum nachweisen lässt; bei anderen wiederum erinnert sie sehr an die gleiche Bildung bei den Säugethieren. Mag nun der Mantel eine Ausbildung und Struktur besitzen, welche er wolle, stets ist ein sehr charakteristischer, bestimmte Reaktionen liefernder, mit einem Endknöpfchen versehener Axenfaden vorhanden. Es gelang mir nun bei den meisten der vielen untersuchten Thiere aus dieser Classe, den Axenfaden ganz regelmässig in oft sehr zahlreiche in oben angegebener Weise angeordnete Elementarfibrillen zu zerlegen. Auch hier ist also ein fibrillärer Axenfaden der constante und wesentliche Bestandtheil der Geissel. Die Kontraktilität dieser Spermatozoen äussert sich in Einbiegungen der ganzen Geissel, bei den Singvögeln in sehr eigenthümlicher Weise.

In Betreff der Entwicklung der von mir als spiralförmig erkannten Hülle bei den Singvögeln hat bereits v. Brunn¹⁾ nachgewiesen, dass dieselbe cytoplasmatischen Ursprungs ist. Auch ich habe mich bei vielen Thieren von der cytoplasmatischen Herkunft der spiraligen Hülle überzeugt.

Den Spermatozoon mancher Vögel ähneln die Samenkörper der Reptilien sehr. Für dieselben ist eigenthümlich, dass der auch hier von mir stets vorgefundene Axenfaden recht fein ist und von einer sehr resistenten und different gestalteten Hülle umgeben wird. Hierdurch ist die Untersuchung des Baues der Geissel sehr erschwert. Es gelang mir aber auch hier, an dem Endstück der Geissel, z. B. bei *Testudo mauritanica* und *Anguis fragilis*, eine Spaltung des Axenfadens in Fädchen des öfteren darzustellen, so dass auch hier eine Zusammensetzung desselben aus Elementarfibrillen bewiesen ist.

In der Classe der Fische habe ich Vertreter der Selachier, Ganoiden und Teleostier untersucht und bei allen eine fibrilläre Struktur constatirt. So gelang es mir leicht, die sehr feine Geissel der kleinen Samenkörper des Störs in mehrere Elementarfibrillen zu zerlegen.

Bei den Teleostiern, deren Spermatozoon bekanntlich sehr klein und zart sind, wird ähnlich, wie bei den Säugethieren, der Axenfaden von einer Hülle umgeben, zu welchen bei einigen ein sehr schmaler, strukturloser Flossensaum hinzukommt. Bei mehreren

1) l. c.

Fischen ist ein sehr deutliches Endstück vorhanden. Es glückte mir nun auch bei einigen Species der Knochenfische, die Fibrillen des Axenfadens darzustellen.

Bei allen Fischen, wie bei den Reptilien, ist die Geißel lebhaft kontraktile und bewegt sich durch schlagende Einbiegungen vorwärts.

Dasselbe gilt für gewisse anure Amphibien, wo ich z. B. bei *Pelobates fuscus* den fibrillären Bau nachweisen konnte.

Ganz andere und höchst bedeutungsvolle Resultate erhielt ich dagegen bei den urodelen Amphibien, deren Samenkörper ja auch abweichend gestaltet sind und daher sehr oft Gegenstand genauer Studien wurden. Die Geißel wird auch in dieser Thiergruppe von einem Axenfaden, den v. Brunn¹⁾ hier zuerst auffand, durchzogen. Derselbe liegt etwas excentrisch in einer ihn umschliessenden Hülle. Mit dieser Hülle hängt an der einen Seite der Geißel eine sehr zarte sogenannte undulirende Membran zusammen, deren freier, krausenförmig gebogener Rand von einem bestimmt abgegrenzten Randfaden gebildet wird.

Auch die Bewegungsform dieser Spermatozoen ist eine abweichende.

Untersucht man dem frisch getödteten Thiere entnommenes Sperma in indifferenten Flüssigkeiten, so sieht man alle Spermatozoen zu einer flachen Spirale zusammengerollt, im übrigen aber völlig immobil, ohne alle schlagende Bewegung. Die Bewegung erscheint hier allein in der undulirenden Membran localisirt, welche vom Kopf- gegen das Schwanzende fortschreitende, flimmernde, seitliche Einbiegungen zeigt. Eine genaue Beobachtung lässt als eigentlichen Motor den Randfaden der Membran erscheinen. Wenigstens habe ich auf Strecken, wo der Randfaden abgelöst war, gesehen, wie die Contraktionen continuirlich auch an dem abgelösten Stück des Randfadens fortliefen.

Eine sehr sorgfältige und oft wiederholte Untersuchung der Spermatozoen von mehreren Tritonenarten, von *Salamandra* und dem *Axolotl* ergab mir nun folgende wichtige Thatsache. Der Axenfaden, den ich sehr häufig in ganzer Ausdehnung isolirt erhielt und der durchaus dem Axenfaden der übrigen Wirbelthiere gleicht, zeigte mir niemals auch nur die geringste Andeutung einer

1) l. c.

fibrillären Struktur, mochte ich auch alle Methoden in Anwendung ziehen, welche mir bei anderen Thieren stets die Elementarfibrillen zur Anschauung brachten. Auch der Mantel zeigte mir, wenn auch eine Struktur, so doch keine fibrilläre.

Dagegen war ich auf das Höchste überrascht, als ich sah — und sehr häufig machte ich diese Beobachtung — dass der so feine Randfaden sich nicht allein in 2, sondern sogar in mehrere feine Fädchen der ganzen Länge nach zerlegte, welche genau den Elementarfibrillen des Axenfadens anderer Thiere glichen¹⁾. Es

1) An dieser Stelle sehe ich mich leider genöthigt, einigen Einwendungen entgegen zu treten, welche Benda in einer Besprechung meiner Monographie über die Spermatozoonen der Vögel mir gemacht hat (Die neuesten Publikationen auf dem Gebiete der Samenlehre. Kritische Studie von C. Benda. Internationales Centralblatt für die Physiologie und Pathologie der Harn- und Sexual-Organen. Bd. I, Heft 1, pag. 28). Wenn Benda auch am Schlusse seiner Deduktionen von seinen eigenen Ausführungen sagt: „Ich kann also vorläufig meine Negation durch keinen positiven Hinweis „unterstützen, aber ich glaubte, gerade in Anbetracht der Trefflichkeit der „Beobachtungen von Ballowitz die reservirte Stellung, die ich seinen physiologischen Folgerungen gegenüber einnehme, ausführlich motiviren zu „müssen“ und obgleich ich daher, da nichts Thatsächliches angeführt wird, auch nichts zu widerlegen habe, so erfordern doch manche Unrichtigkeiten in dem Referate Benda's eine Richtigstellung. In der genannten Arbeit hatte ich durch directe Beobachtung erwiesen, dass der Kopf keinen Antheil an der Bewegung des Spermatozoons hat und dass die Contraktivität nur der Geißel innewohnt. An der letzteren hatte ich als Bestandtheile derselben bei den meisten Thieren einen Axenfaden und eine Umhüllung desselben nachgewiesen. Daraus nun, dass die Hülle nach Masse und Struktur sehr verschieden gebildet ist, ja ganz fehlen kann, während der Axenfaden stets in ganz charakteristischer Beschaffenheit vorhanden ist, hatte ich, von noch anderen Anhaltspunkten abgesehen, gefolgert, dass der Axenfaden als der wesentliche und eigentlich contraktile Theil angesehen werden müsse. Da nun der Axenfaden, wie ich nachgewiesen habe, abgesehen von einer höchst geringen Kittsubstanz, nur von den feinsten Elementarfibrillen gebildet wird, hatte ich weiter geschlossen, dass diese Elementarfibrillen das eigentlich contraktile Element sein müssen. Diese Folgerungen stützen sich, wie aus meiner Arbeit hervorgeht, auf eingehende Studien an einem sehr umfangreichen Material von über 40 genau untersuchten Vogelspecies.

Wenn nun Benda von diesen Ausführungen sagt: „B. glaubt mit „einigen allgemeinen Redewendungen die Betheiligung aller anderen Theile „bei der Bewegung ausser Betracht setzen zu können“, so kann ich diese

ist diese Beobachtung um so wichtiger, als die undulirende Mem-

Aeusserung Benda's nur dadurch erklären, dass er meine Arbeit bei seiner „Kritischen Studie“ sehr flüchtig durchgesehen haben muss. Dafür sprechen schon verschiedene Unrichtigkeiten in seinem Referat. So referirt Benda pag. 30: „Bei den Spermatozoën (der anderen Vögel mit walzenförmigem „Kopf) liegt in dem grösseren Theil, dem „Hauptstück“, der Axenfaden frei.“ Dies ist durchaus unrichtig, da ich auf pag. 443 meiner Arbeit ausdrücklich gesagt habe, dass der Axenfaden hier von einem sehr dünnen Mantel umhüllt wird. Auch aus meinen Zeichnungen geht dies hervor. Ferner ist pag. 30 gesagt, dass die Fibrillen von mir durch Essigsäure dargestellt seien, ein Reagens, welches ich gar nicht in Anwendung gezogen habe. Auch das ist ein Irrthum von Benda, dass er glaubt, dass alle von ihm citirten Autoren in dem Axenfaden eine fibrilläre Struktur nachgewiesen haben. Meines Wissens haben ausser mir bis jetzt nur erst Jensen und Niessing hierüber Mittheilung gemacht. Vor Allem aber verkennt, ja verdreht Benda die aus meiner Arbeit hervorgehende Schlussfolgerung ganz und gar. Denn ich „citire“ nicht, wie Benda mir imputiren will, „als Beleg „für die Auffassung, dass der Axenfaden allein als contractiles Organ in „Frage kommen könne, die fibrilläre Struktur, die ihn anderen contractilen „Elementen nähere“, sondern ich habe gefolgert, dass, weil der Axenfaden als Träger der Contractilität angesehen werden müsse, die ihn fast ganz ausschliesslich zusammensetzenden Fibrillen auch contractil sein müssen, soweit in derartigen Fragen eben Wahrscheinlichkeitsschlüsse berechtigt sind. Und man ist in diesen Fragen schon immer sehr weit gekommen, wenn man auf Grund von Thatsachen Wahrscheinlichkeitsschlüsse machen kann. Sehr häufig kommt man in diesen Dingen überhaupt nicht weiter.

Wie nun aber Benda hier die fibrilläre Struktur des Bindegewebes, des Knorpels u. s. w., als gegen mich beweisend anziehen kann, ist mir völlig unerfindlich. Denn wenn im Bindegewebe die aus der Intercellularsubstanz hervorgehenden Fibrillen die Funktion haben, als Stützgebilde zu dienen, warum sollen nicht ganz anders gestaltete und anders strukturirte, ganz andere physikalische und chemische Eigenschaften offenbarende Fibrillen innerhalb der contractilen Elemente selbst die specifische Energie haben können, sich zusammenzuziehen?

Auf die weiteren Einwände, warum nach Benda's „mechanischen Vorstellungen der Axenfaden als contractiles Organ am allerwenigsten in Betracht kommen kann“, kann ich hier nicht eingehen, da dieselben zu unklar gehalten sind. Benda sagt nämlich: „Offenbar müsste, um mechanisch die „sichtbaren Bewegungen der Geissel vom Axenfaden herzuleiten, nicht nur „dessen Gesamtcontractilität, sondern vielmehr eine isolirte und für manche „Bewegungsformen auch eine partielle, wellenförmig fortschreitende Contractilität der einzelnen Fibrillen supponirt werden. Hierfür wäre, abge-

bran nebst dem Randfaden höchst wahrscheinlich cytoplasma-

„sehen von dem Ausstehen jeder darauf hinweisenden Beobachtung, die feste „Verkittung der Fibrillen eine höchst unpraktische Einrichtung.“

Ich möchte hierauf nur erwidern, dass man bei dem Studium des feinsten Baues der contraktile Substanzen gar sehr bald zu der Ueberzeugung kommt, dass wir über das Wesen der Contraktivität und über die feineren mechanischen Vorgänge, welche sich bei der Contraction abspielen — leider muss man es zugestehen — auch nicht die geringste sichere Vorstellung haben. Hier kann vor der Hand nur eine genaueste und eingehendste vergleichende Untersuchung des feinsten Baues der contraktile Organe fördern, wodurch allerdings vorläufig nur noch ein physiologisches Räthsel nach dem anderen ausgegraben wird. Wie kann Benda bei diesen feinsten Strukturen da von einer praktischen und „höchst unpraktischen Einrichtung“ sprechen wollen!!

Merkwürdig unglücklich ist Benda ferner mit folgendem Einwand gewesen. Benda sagt nämlich (pag. 32): „Die Beobachtungen, die entschieden „gegen B. sprechen, beziehen sich allerdings auf eine andere Wirbelthiergruppe, deren Spermatozoën einen eigenthümlichen Bewegungsmodus zeigen, „nämlich auf die bekannten mit Flossensaum versehenen Spermatozoën der „Salamander und Verwandten. Es muss auch zugestanden werden, dass der „Nachweis noch fehlt, welche Theile der höheren Wirbelthierspermatozoën „jenem Flossensaum analog sind: dieser gilt als eine dem Zelleib der ur- „sprünglichen Samenzelle entstammende protoplasmatische Bildung.“ „An „diesen Amphibienspermatozoën, den einzigen, deren Bewegung genauer verfolgt werden konnte, lässt sich mit Sicherheit feststellen, dass gerade der „Axentheil der Geissel völlig starr ist, und dass sich die Bewegungsphänomene ausschliesslich in dem protoplasmatischen Saum abspielen.“

Wie aus meinen obigen Mittheilungen hervorgeht, ist gerade dieses Object, welches nach Benda entschieden gegen mich sprechen soll, gerade ein ganz überraschender Beleg für die Fibrillenlehre und habe ich, nach Obigem, nicht nöthig, hierauf noch näher einzugehen. Wenn übrigens Benda bei seiner „Kritischen Studie“ etwas gründlicher verfahren wäre und eine frühere in meiner Arbeit auch citirte Mittheilung von mir (Anatomischer Anzeiger I. Jahrg. 1886) nachgesehen hätte, so würde er dort pag. 372 die Bemerkung von mir gefunden haben: dass die Untersuchung der Spermatozoën der geschwänzten Amphibien, wenigstens für den Geisselfaden, zu keinem Resultate führte und dass es mir nicht gelingen wollte, einen Anhalt für das Vorhandensein einer fibrillären Struktur des in diesem Geisselfaden befindlichen Axenfadens zu finden, eine Bemerkung, die Benda bei seiner obigen Einwendung doch hätte stutzig machen müssen.

Wenn Benda ferner sagt pag. 33: „Ich stehe nicht davon ab, nach „einem Motor zu suchen, der, in der Gegend des Verbindungsstückes peripherisch einwirkend, die pendelnden, vibrirenden und rotirenden Bewegungen „der Geissel am einfachsten hervorrufen würde“, so kann ich Benda ver-

tischen Ursprunges¹⁾ ist, ähnlich dem Spiralsaum bei den Singvögeln.

sichern, dass sich von einem solchen räthselhaften Ding nicht das Geringste wahrnehmen lässt, ganz davon abgesehen, dass es ganz unklar bleibt, wie diese „peripherische Einwirkung“ gedacht werden soll. Es findet sich eben „in der Gegend des Verbindungsstückes“ wirklich nichts weiter vor, als der bestimmt strukturirte Mantel und der fibrilläre, auch in die übrigen Theile der Geissel sich erstreckende Axenfaden. Dass das Verbindungsstück selbst für das Zustandekommen der Bewegungen des Spermatozoms keine Bedeutung hat, dafür spricht einfach schon die Thatsache, dass bei vielen Thieren, deren Spermatozomen sich ebenso lebhaft bewegen, ein Verbindungsstück ganz fehlt. Das ist allerdings richtig, worauf ich früher schon hingewiesen habe, dass der Impuls der Bewegung im vorderen Theil der Geissel einsetzt und die Bewegung von vorne nach hinten hin fortschreitet. Ich habe hingegen auch bei manchen Thieren bisweilen beobachtet, dass die Sache sich umkehrt und die Bewegung von der Schwanzspitze gegen das Kopfende hin läuft. Dieser Impuls zur Bewegung wohnt indessen ebenso, wie die Bewegung selbst, allen den fibrillären Theilen der Geissel selbst inne, wie ich oben ausgeführt habe. Eine andere Frage wäre die, ob die normale Bewegung des lebensfrischen Spermatozoms von irgend einer Stelle aus regulirt wird. Im Uebrigen habe ich bestimmte Anhaltspunkte dafür, dass das Verbindungsstück, d. h. die Umhüllung des Axenfadens in dieser so benannten Gegend, bei den Säugethieren hauptsächlich zum Schutze des Axenfadens dient.

Schliesslich kann ich nicht umhin, Herrn Benda zu bitten, falls er wieder einmal eine „Kritische Studie“ an fremder Arbeit vornimmt, derartige Arbeiten zuvor doch erst sorgfältig nachzuprüfen, zum mindesten doch — genau durchzulesen; im anderen Falle könnte ich dem Autor allerhöchstens nur die Berechtigung zugestehen, seine Ausarbeitungen mit der Bezeichnung „Unkritische Studie“ zu versehen. Einwände, von denen der Einwendende selbst zugesteht, dass er sie durch keinen positiven Hinweis stützen kann, blieben besser ungesagt, wenigstens doch ungedruckt.

1) In einer jüngst erschienenen Abhandlung über die Spermatogenese bei Salamandra, welche mir erst bei meiner Anwesenheit in Berlin zu Gesicht kam, hat F. Hermann (Beiträge zur Histologie des Hodens. Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. 34, Heft 1, pag. 62) auch einige Daten über die Entstehung des Randfadens gebracht. Hermann fand in den Spermatoziden, deren Kern noch vollständig kugelförmig ist, an der Peripherie eines Nebenkörpers ein chromatisches Element doppelter Natur (pag. 63); dasselbe besteht erstens aus einem runden, durch Saffranin leuchtend roth gefärbten Körperchen und zweitens aus einem dunkelvioletten tingirten Ringe. Diese Gebilde entstehen, worauf Hermann nachdrücklichst hinweist, extranucleär, sind also wohl protoplasmatischer Herkunft, wenn die Möglichkeit ganz ausgeschlossen ist, dass sie sich zuvor vom Kerne abgelöst haben können. Aus diesem Ringe geht nach Hermann der Randfaden der undulirenden Mem-

Wenn ich nun die mitgetheilten Thatsachen zusammenfasse, so ergibt sich hieraus Folgendes:

Höchst wahrscheinlich — mehr lässt sich zur Zeit nicht sagen — sind die Axenfäden der Spermatozomen der Wirbelthiere homologe Bildungen, die vielleicht dem Zellkerne ihre Existenz verdanken. Bei den Säugern, Vögeln, Reptilien und Fischen besitzt der Axenfaden überall eine fibrilläre Struktur; nur der Axenfaden der urodelen Amphibien ist nicht fibrillär. Fibrillär dagegen ist bei letzteren der Randfaden der undulirenden Membran, welcher wahrscheinlich aus dem Zellprotoplasma sich herleitet und dann der strukturlosen Spiral-Hülle der Singvögel-Spermatozoen z. B. homolog wäre.

Wie verhält sich nun die Kontraktilität der betreffenden Gebilde zu der Struktur ihres Substrates?

bran hervor, so dass der letztere als eine protoplasmatische Bildung anzusehen ist.

Bei dieser Gelegenheit kann ich nicht umhin, auf einen auffallenden Irrthum Hermann's aufmerksam zu machen, welcher sich in seine schönen Untersuchungen eingeschlichen hat. Es betrifft derselbe eben diesen Randfaden. Hermann sagt von ihm pag. 67: „Der Ring zieht sich mehr und mehr in die Länge aus und wird spiralig um den Schwanzfaden herumgewunden, so zwar, dass die eine Seite des ausgezogenen Ringes sich dem Schwanzfaden innig anschmiegt, während die andere denselben als ein spiraliger Faden umkreist. Wir sehen also, der Ring des Nebenkörpers ist aufgegangen in jene Bildung, welche an dem reifen Samenfaden des Salamanders als Spiralfaden oder Spiralsaum längst bekannt geworden ist.“ Auch in seiner Fig. 1 auf Tafel III ist an allen Spermatozomen der Nebenfaden so gezeichnet, als ob er in regelmässigen Spiraltouren den Hauptfaden umkreise. Diese Auffassung von dem Verhältniss des Randfadens der undulirenden Membran zu dem Schwanzfaden ist durchaus irrig, da schon durch die scharfen Beobachtungen Czermak's und v. Siebold's bekannt ist, dass es sich hier um keine spiralige Umwicklung handelt, sondern dass vielmehr die sogenannte undulirende Membran mit ihrem einen Rande an einer Seite des Schwanzfadens angeheftet ist, während der andere als Randfaden frei hervortretende Rand krausenförmig eingebogen ist. Schon Pouchet hatte, wie Leydig ausführt, diese Verhältnisse richtig erkannt. Es liesse sich dieser Irrthum nur dadurch erklären, wenn man annimmt, dass Hermann nur tingirte Schnitte untersucht hat und sich bei dem Studium der Spermatogenese des Salamanders niemals ein reifes isolirtes Spermatozom dieses Thieres genauer betrachtete.

Ueber die Herkunft des Hauptfadens ist Hermann ebenso wenig, als Flemming in einer früheren Arbeit, zu einem sicheren Resultate gekommen;

Es ergibt sich hier die überraschende und wohl bedeutungsvolle Thatsache, dass dort Fibrillen vorhanden sind, wo Contraktivität besteht und dort in ganz homologen Gebilden Contraktivität fehlt, wo Elementarfibrillen fehlen.

An den Spermatozoën der Säugethiere, Vögel, Reptilien und Fische, bei denen der fibrilläre Axenfaden der constante und wesentliche Bestandtheil ist, äussert sich die Contraktivität durch schlagende Bewegung der ganzen Geissel. Dagegen ist der nicht fibrilläre homologe Axenfaden der Urodelen immobil.

In gleicher Weise ist der fibrilläre Randfaden der Spermatozoën der Urodelen kontraktile, während die homologe nicht fibrilläre Spiral-Bildung bei den Singvögeln auch nicht kontraktile ist.

Angesichts dieser Thatsachen drängt sich dem Beobachter die Ueberzeugung auf, dass dies kein zufälliges, bedeutungsloses Zusammentreffen ist, dass vielmehr hier ein ursächlicher Zusammenhang bestehen muss. Man möchte glauben, hier gewissermaassen Probe und Gegenprobe vor sich zu haben dafür, dass Contraktivität in letzter Instanz an fibrilläre Struktur, an das Vorhandensein motorischer Fibrillen gebunden ist.

Die mitgetheilten, von diesem Gesichtspunkte aus gewiss nicht unwichtigen Thatsachen, welche ich bei den Wirbelthieren auffand, forderten mich auf, auch die Spermatozoen der Wirbellosen auf diese Frage hin zu untersuchen und will ich nur gleich bemerken, dass ich auch bei diesen recht extensiven Untersuchungen nur die glänzendsten Bestätigungen dessen gefunden habe, was ich bei den Wirbelthieren festgestellt hatte.

Ueberall, wo Contraktivität vorhanden war, fand ich auch eine fibrilläre Struktur, während die Elementarfibrillen dort vermisst wurden, wo eine aktive Beweglichkeit fehlte.

Die werthvollsten Beobachtungen machte ich in der Classe der Insekten, von denen ich sehr zahlreiche Vertreter aus allen Ordnungen untersuchte. Im Allgemeinen lässt sich sagen, dass die Spermatozoen-Geissel dieser Thiere, die mir einen ganz überraschend complicirten Bau zeigte, sich aus 3 Fasern zusammensetzt, von denen sich einzelne wieder in weitere Fasern zerlegen lassen. Bei vielen Coleopteren findet unter diesen 3 Fasern

in der Weise eine interessante strukturelle und funktionelle Differenzierung statt, dass eine Faser strukturlos ist, keine feinfädige Struktur besitzt und als völlig bewegungslose immobile Stützfaser der Geissel fungirt. Die anderen beiden Fasern dagegen besitzen eine Zusammensetzung aus zahlreichen feinsten Elementarfibrillen und vereinigen sich zu einem an die Stützfaser angehefteten krausenförmig gebogenen Saum, der ein fesselndes, sehr lebhaftes Flimmerphänomen zeigt. Jede dieser beiden, den Flimmersaum zusammensetzenden fibrillären Fasern ist übrigens, das muss ich betonen, für sich allein kontraktile, wie ich an den zerlegten, noch lebenden Spermatozoen mancher Insecten des öfteren beobachtet habe.

Dass die Stützfaser dem Axenfaden der Wirbelthiere entspricht, kann man vorläufig nur vermuthen; jedenfalls ist aber der Flimmersaum zum grössten Theil cytoplasmatischen Ursprungs und ist demnach den ähnlichen Mantel-Bildungen z. B. bei den Singvögeln und Amphibien als homolog gleichzusetzen.

Bei anderen Insecten ist eine charakteristische Stützfaser nicht ausgebildet. Die eine der 3 Fasern zerlegt sich in sehr zahlreiche Elementarfibrillen. Auch die beiden anderen Fasern sind fibrillär, doch gehören hier die Fibrillen einem sehr feinen central gelegenen Faden an, welcher von einer resistenten Hülle umgeben wird. Auch die Bewegungsform ist bei diesen Insecten eine andere, als bei denen mit Stützfaser. Die Bewegungserscheinungen sind hier nicht in einem Flimmersaum partiell localisirt, sondern die Contraktivität äussert sich hier in der Weise, dass die ganze Geissel sich auf bestimmten Strecken einbiegt und diese flimmernden Einbiegungen an der meist spiralig gekrümmten Geissel vom Kopf gegen das Schwanzende hinablaufen.

Auf die vielen interessanten Einzelheiten, welche ich besonders in dieser Thierklasse auffand, kann ich an dieser Stelle nicht eingehen. Erwähnen muss ich hier noch, dass schon Olaf Jensen¹⁾ von diesen feinsten Fibrillen der Insecten-Spermatozoen etwas an einer Blatta-Art gesehen hat. Ueberhaupt möchte ich mir an diesem Orte nicht versagen, die äusserst sorgfältigen und scharfen Beobachtungen dieses leider so früh verstorbenen verdienstvollen skandinavischen Forschers im höchsten Grade anzuerkennen.

1) O. Jensen, Die Struktur der Samenfäden. Bergen 1879.

Auch bei den übrigen Arthropoden, deren Spermatozoon frei beweglich sind, fand ich die Elementarfibrillen als letzte Componenten. So habe ich dieselben regelmässig bei den Cirrhipeden, bei Balanusarten und Verruca, darstellen können, einer Thiergruppe, in welcher schon v. Kolliker¹⁾ die lebhaft bewegliche der Spermatozoon festgestellt hat.

Ueber die anderen Thierkreise muss ich hier kurz hinweggehen. Es möge genügen, zu erwähnen, dass überall dort eine fibrilläre Struktur von mir gefunden wurde, wo sich Contraktilität in lebhaft schlagender Bewegung der Geissel äusserte.

So habe ich unter den Mollusken beispielsweise bei Littorina und Patella den Axenfaden dargestellt und die Elementarfibrillen desselben isolirt. Unter den Würmern fand ich z. B. bei Lumbricus eine feinfaserige Struktur, unter den Echinodermen bei Solaster papposus, unter den Coelenteraten bei Aurelia und Cyanea.

Aus Allem geht hervor, dass wie bei den Wirbelthieren, so auch bei den Wirbellosen aller Thierkreise dort in der Geissel eine fibrilläre Struktur beobachtet wird, wo Contraktilität vorhanden ist, während sie nicht contraktilen Theilen fehlt. Auch hier sind, wie bei den Wirbelthieren, die feinsten Elementarfibrillen die letzten Componenten, welche parallel neben einander liegend, die Geissel von Anfang bis zu Ende durchsetzen und nur durch sehr spärliche Kittsubstanz — das muss ich ganz besonders betonen — mit einander verbunden werden.

Diese Befunde gewinnen im Hinblick auf die fibrilläre Struktur der Nervelemente und gewisser Sinnesepithelien noch mehr an Interesse.

Dieses, meine Herren, sind, in aller Kürze skizzirt, die That-sachen, welche ich Ihnen mittheilen und Ihrer geneigten Beurtheilung unterstellen wollte. Jedenfalls will es mir scheinen, dass diese Coincidenz einer fibrillären Struktur mit Contraktilität in homologen und nicht homologen Theilen und umgekehrt, das Zusammenfallen des Mangels einer fibrillären Struktur mit Unbeweglichkeit

1) A. Kolliker, Beiträge zur Kenntniss der Geschlechtsverhältnisse und der Samenflüssigkeit wirbelloser Thiere. Berlin 1841, pag. 16.

in der Beständigkeit und Regelmässigkeit, wie ich es hier gefunden habe, — dass dieses eigenthümliche Verhalten wohl kaum ein zufälliges sein kann. Vielmehr darf man sich der Annahme wohl nicht verschliessen, dass hier ein gesetzmässiges Verhalten vorliegt. Das zu Grunde liegende Gesetz scheint mir im Hinblick auf die fibrilläre Struktur der übrigen contraktilen Substanzen das zu sein: dass alle regelmässige in bestimmten Bahnen verlaufende Contraktion contraktiler Substanzen an das Vorhandensein regelmässiger, parallel oder annähernd parallel neben einander liegender contraktiler Fibrillen gebunden ist. Die Fibrillen, nicht die Zwischensubstanz, sind für die Contraktivität das Wesentliche, die Fibrillen müssen als die eigentlichen Träger der Contraktivität angesehen werden.

Warum nun aber diese Fibrillen contraktiv sind, welches Strukturverhältniss ihre Contraktivität bedingt, darüber fehlt uns zur Zeit noch jede Vermuthung. Nur soviel kann ich als wahrscheinlich hinstellen, dass auch die feinsten motorischen Fibrillen, die Elementarfibrillen des Axenfadens, möglicherweise noch eine feinere Struktur besitzen. Man möchte der Hoffnung nicht entsagen, dass es gelingen möge, auch hierüber einmal Aufschluss zu erlangen. — — — — —

Den vorstehenden Mittheilungen, welche am 12. Oktober 1889 auf dem III. Congress der Anatomischen Gesellschaft in Berlin vorgetragen wurden, möchte ich noch folgende Bemerkungen anfügen.

Obwohl schon von G. Wagner¹⁾ wiederholt auf die Fibrille als das eigentlich wesentliche Element der Muskelfasern hingewiesen ist und von Engelmann²⁾ der Versuch gemacht wurde,

1) G. R. Wagner, Ueber die Muskelfaser der Evertebraten. Arch. für Anatomie, Physiologie u. wissenschaftl. Medicin. Jahrg. 1863. Derselbe, Die Entwicklung der Muskelfaser. Schriften der Ges. zur Beförderung der ges. Naturw. zu Marburg. Suppl.-Heft IV, 1869. Derselbe, Ueber die quer-gestreifte Muskelfibrille. Arch. f. mikroskopische Anatomie Bd. 9, 1873 u. a. a. O.

2) Pflüger's Archiv f. d. ges. Physiologie Bd. 25, 1881.

E. Pflüger, Archiv f. Physiologie, Bd. XLVI.

die Annahme für alle kontraktilen Substanzen zu begründen, dass Contraktivität in letzter Instanz an feinfädige Struktur gebunden sei, hat diese Fibrillenlehre doch viele Gegner gefunden, welche annehmen, dass in den kontraktilen Substanzen, speciell in den Muskelementen, weniger die fibrilläre Masse, als vielmehr die protoplasmatische Zwischensubstanz für das Zustandekommen der Kontraktion von Bedeutung sei.

In der That handelt es sich in den Muskelfasern und Flimmerzellen ja nicht lediglich um die Fibrillen, die allerdings in allen diesen kontraktilen Gebilden nachgewiesen sind und in ihnen die Hauptmasse zu bilden pflegen. Es kommen vielmehr noch andere, die kontraktilen Elemente zusammensetzende Bestandtheile in Betracht, welche nicht so ohne weiteres ausser Acht gelassen werden können und bei denen es schwer hält, nachzuweisen, dass sie an den Kontraktionen der Elemente ganz unbetheiligt sind.

Zunächst ist der Zellkern zu beachten, welcher in jeder Muskelzelle und in jeder Flimmerzelle vorhanden ist und in der quergestreiften Muskelfaser ja sogar in grösserer Anzahl sich vorfindet. Wenn es auch wahrscheinlich ist, dass die Kerne hauptsächlich bei der Ernährung und Regeneration der Muskelfaser eine Rolle spielen, so können sie hier doch nicht so ohne weiteres ganz ausgeschlossen werden, weil man nicht weiss, ob sie nicht doch in irgend einer Weise zur Contraktivität der Faser in Beziehung stehen.

Vor Allem aber hat die protoplasmatische Zwischensubstanz zwischen den Fibrillen und Fibrillenbündeln zu grossen Bedenken Anlass gegeben; wird man doch stets, und auch mit Recht, sehr vorsichtig und bedenklich in physiologischen Fragen, wenn es sich um Protoplasma handelt. Ihr aber aus diesem Grunde schon an sich Contraktivität zuzuschreiben, dürfte nicht gerechtfertigt sein, da in so specifisch umgestalteten Zellen, wie die Muskelzellen es doch sind, auch die interfibrilläre Masse umgestaltet sein und ihre Contraktivität verloren haben kann¹⁾. Ueberdies ist die Frage noch nicht entschieden,

1) Wenn es richtig ist, dass das Sarcoplasma nur aus dem Hyaloplasma hervorgeht, so fallen diese Einwände von selbst und kann das Sarcoplasma dann, wie v. Kölliker (Handbuch der Gewebelehre des Menschen 1889, 1. Band, S. 15) mit Recht hervorhebt, als Träger der Contraktivität schon aus diesem Grunde nicht mehr in Frage kommen. v. Kölliker sagt hierüber: „Da das Protoplasma allein Contraktivität besitzt, wie Actinosphaerium u. a.

ob diese Zwischensubstanz nicht in nahen und ganz bestimmten Beziehungen zur nervösen Substanz des in die Muskelzelle tretenden Nerven steht. Durch die vortrefflichen Untersuchungen von Rollet ist nun nachgewiesen, dass die Zwischensubstanz, die von Rollet als Sarcoplasma bezeichnet wird, eine sehr verschiedene Vertheilung und Entwicklung zeigen kann. Bei den Säugethieren ist sie nur in sehr geringer Menge zwischen den Fibrillenbündeln nachweisbar, während sie in der quergestreiften Muskelfaser der Insecten schon mehr hervortritt. Sehr reichlich ist das Sarcoplasma, wie Rollett¹⁾ gezeigt hat, in der Muskelfaser der auch eigenthümlich funktionirenden Flossensmuskeln von Hippocampus vorhanden und hängt diese überreichliche Entwicklung vielleicht zusammen mit der Besonderheit der Bewegung. Höchst merkwürdig ist hier auch die im Verhältniss zu den Fibrillen in den einzelnen Fasern wechselnde Menge von Sarcoplasma. Derartige Befunde können stutzig machen und a priori, wenn man keine anderen Beweise hätte, gegen die Fibrillenlehre einnehmen. Ich glaube aber, dass sich durch fortgesetzte vergleichend-histologische Untersuchungen weitere Muskelarten auffinden lassen werden, welche noch mehr, als Rollett es bereits nachgewiesen hat, den Uebergang von diesen eigenthümlichen Flossensmuskeln bei Hippocampus zu den übrigen quergestreiften Muskeln mit geringer Entwicklung von Sarcoplasma vermitteln und welche vielleicht einigen Aufschluss geben über die Bedeutung des Sarcoplasmas überhaupt.

Auch in den glatten Muskelfasern ist eine, wenn auch nur sehr spärliche weiche Zwischensubstanz zwischen den Fibrillen vorhanden, deren Verhältniss zu den letzteren indessen noch nicht aufgeklärt ist, was um so schwieriger sein dürfte, als die Fibrillen

„Protisten und die Zellen mit Saftströmung unwiderleglich darthun und am „Hyaloplasma noch nirgends Bewegungserscheinungen wahrgenommen wurden, „so folgt hieraus, dass alle kontraktilen Elementartheilchen aus dem Proto- „plasma herzuleiten sind und Umgestaltungen desselben ihren Ursprung ver- „danken. Somit kann in den Muskelfasern nicht das Sarcoplasma, das aus „dem Hyaloplasma hervorgeht, als kontraktil angesehen werden, wie Carnoy, „v. Gehuchten, v. Leydig, Ramón y Cajal u. A. annehmen, sondern „nur die Fibrillen.“

1) A. Rollett, Ueber die Flossensmuskeln des Seepferdchens (*Hippocampus antiquorum*) und über Muskelstruktur im Allgemeinen. Archiv für mikroskopische Anatomie Bd. 32, 1888, pag. 233.

der glatten Muskelzellen bei Wirbelthieren sich ja nur schwer und nur bei ganz bestimmter Behandlung nachweisen lassen.

Noch ungünstiger zur Entscheidung der Frage, ob Fibrillen oder plasmatische Substanz für die Contraktivität Bedeutung haben, liegen die Verhältnisse bei den Flimmerorganen. Es bilden hier allerdings die Fibrillen auch die Hauptmasse der stärkeren Flimmerorgane und ist jedenfalls nur geringe, dieselben zusammenhaltende Zwischensubstanz vorhanden. Die Flimmerorgane stellen aber stets specifisch umgestaltete Zellorgane dar und hängen als solche immer direct mit dem Protoplasma der Zelle, der sie aufsitzen, zusammen. Wie schon Marchi¹⁾ nachgewiesen und Engelmann²⁾ durch seine schönen Untersuchungen über den feineren Bau der Flimmerzellen näher festgestellt hat, ist dieser Zusammenhang ein sehr enger und organischer innerhalb des indifferenten Protoplasmas selbst. Es gehen nämlich von den Fussstücken der Flimmerhäärchen intracelluläre feine Fortsätze in das Zellprotoplasma hinein, die sich bis in die Nähe des Kernes verfolgen lassen, ohne jedoch mit letzterem in Berührung zu treten. Mithin ist hier bei der Bewegung der Flimmerorgane noch viel weniger der Einfluss des indifferenten contraktilen Protoplasmas auszuschliessen und könnte man sich leicht denken, dass bei dieser engen Verbindung das contraktile Zellprotoplasma der Flimmerzelle selbst es wäre, welches irgendwie die Contraction der ihm aufsitzenden Flimmerorgane verursachte.

Es kommen mithin bei den namhaft gemachten contraktilen Substanzen nicht allein die Fibrillen in Betracht, sondern man hat bei Beurtheilung der Frage, an welchen Bestandtheil die Contraktivität gebunden sei, mit mehreren Faktoren zu rechnen, die sich nicht so ohne weiteres ausschalten lassen. Obwohl es nun schon seit lange bekannt ist, dass während der Contraction an der Primitivfibrille des quergestreiften Muskels ganz bestimmte Veränderungen auftreten und diese bei der Contraction auftretenden Veränderungen schon längst festgestellt und näher studirt sind, war demnach doch immer die Möglichkeit nicht ganz auszuschliessen,

1) Marchi, Beobachtungen über Wimperepithel. Archiv f. mikroskopische Anatomie Bd. II. Vgl. auch die Beobachtungen von Eberth, Gaule, Simroth und Anderen.

2) Th. W. Engelmann, Zur Anatomie und Physiologie der Flimmerzellen. Arch. f. die gesammte Physiologie 1880.

dass Zellkerne und vor allem Sarcoplasma und Zellplasma, für das Zustandekommen der Kontraktionen von grösserer Bedeutung wären, als die Fibrillen selbst.

Es erklärt sich hieraus, dass von mancher Seite den Fibrillen überhaupt jede Bedeutung für das Zustandekommen der Kontraktionen abgesprochen wird. Zu diesem Resultat kommt z. B. v. Leydig¹⁾ auf Grund seiner neuen Untersuchungen über den feineren Bau der Muskelsubstanzen. Es interessieren gerade diese Untersuchungen von v. Leydig hier besonders, weil v. Leydig zur Entscheidung der Frage auch die Struktur der Flimmerorgane und Spermatozoën heranzieht.

v. Leydig sagt an betreffender Stelle in den allgemein zusammenfassenden Schlussbemerkungen zu seinen Untersuchungen über Muskelstruktur pag. 160, § 74: „Das thatsächlich Beobachtete „führt zu der Annahme hin, dass zweierlei im Muskel zugegen „ist: eine festere Substanz von elastischer Beschaffenheit, welche „sich mit einer weichen, nahezu flüssigen Materie — dem Sitze „der Kontraktilität — verbindet. Das räumliche Nebeneinander- „sein verhält sich so, dass die elastische Substanz eine Art Gerüst- „werk liefert, von einfacher Bildung in den sogenannt glatten „Muskeln und von zusammengesetzterer Form in den quergestreiften „Muskeln. In den Räumen solchen Gerüstwerkes befindet sich die „halbflüssige kontraktile Substanz, welche für unsere sinnliche „Wahrnehmung als homogene Materie sich darstellt.“ Und auf pag. 162: „Ich komme, Alles zusammengekommen, zu der Ansicht: „nicht die „Fibrillen“ des Muskels, nicht die festeren Theile des „Flimmerhaares und der Samenfäden kann ich für die kontraktilen „Elemente halten, sondern sie alle sind in meinen Augen passiv „bewegliche, elastische Bildungen: die halbflüssige Materie ist das „aktiv bewegliche oder eigentlich kontraktile Element.“ Mit Bezug auf die Spermatozoën sagt v. Leydig dann ferner noch pag. 161: „Die morphologische Grundlage, von welcher die Bewegungsorgane „an den Flimmerhaaren und Samenelementen ausgehen, lässt sich „wohl auch wie am Muskel zerlegen in ein aktiv sich Bewegendes „und ein passiv Bewegtes.“ „An den Spermatozoën heben sich „ebenfalls in vielen Fällen Theile einer festeren dunkleren Sub- „stanz ab gegenüber einer weichen hellen Materie. Letztere ist „das sich Bewegende, erstere wird in Bewegung gesetzt.“

1) Fr. Leydig, Zelle und Gewebe. Bonn 1885.

Diese Behauptungen v. Leydig's sind, soweit sie die Spermatozoën betreffen, leicht zu widerlegen. Denn es findet sich bei diesen Gebilden niemals eine „halbfüssige“ oder „weiche, nahezu flüssige“ Masse, vielmehr wird die Spermatozoën-Geißel — denn nur diese kann hier in Betracht kommen — stets, wie ich überall gefunden habe, von „festeren“, durchaus bestimmt geformten Substanzen, die ganz bestimmt differenzirt sind und ganz bestimmte Strukturen besitzen, gebildet. Der Theil des ursprünglich indifferenten und lebhaft kontraktilen Zellprotoplasmas des Spermatoocyts, welcher in die Bildung der Geißel mit eingeht, ist am fertigen Spermatosom sehr different von dem ursprünglichen Zustande geworden, hat eine starre Form und eine ganz bestimmte Struktur erhalten und zeigt niemals mehr Formveränderungen, wie das indifferente Protoplasma. Die dem Verbindungsstück bisweilen anhaftenden Protoplasmaaballen, welche nur bei wenigen Thieren regelmässiger vorkommen, stellen nur bedeutungslose Reste des Bildungsplasmas dar und sind für das Zustandekommen der Bewegung völlig belanglos. Denn es bewegen sich die Spermatosomen ohne diese Anhänge genau ebenso, wie solche, die damit versehen sind. Das ist ja richtig, was v. Leydig von den Spermatosomen sagt, dass sich ebenfalls in vielen Fällen Theile einer dunkleren Substanz abheben gegenüber einer hellen Materie, eine Erscheinung, welche durch die Brechungsdifferenzen zwischen Axenfaden und umhüllendem Mantel wohl meistens hervorgerufen wird, wenn auch aus v. Leydig's Schilderung nicht hervorgeht, welche Substanz als dem Axenfaden und welche als dem Mantel entsprechend zu deuten wäre. Die letztere Materie ist aber, wie erwähnt, nicht „weich“ in v. Leydig's Sinne und darf in keiner Weise dem Sarcoplasma der Muskeln gleichgestellt werden.

Aus Allem geht zur Genüge hervor, dass die Frage, welcher Bestandtheil der Sitz der Kontraktilität sei, noch weit davon entfernt war, entschieden zu sein und dass bis jetzt noch keine irgend wie stringenten Beweise dafür vorlagen, dass Kontraktilität lediglich an das Vorhandensein kontraktiler Fibrillen gebunden sei.

Um so grössere Bedeutung muss ich daher dem Umstande beilegen, dass es mir gerade an den Spermatosomen gelungen ist, mehrfache Belege für die Fibrillenlehre zu liefern; denn gerade diese Gebilde dürften für die Entscheidung der angeregten Frage am geeignetsten sein.

Zunächst handelt es sich in den Spermatozoonen um völlig isolirte, frei und autonomisch sich bewegende Elemente, welche ganz unabhängig von der Umgebung und ausserhalb jedes geweblichen Zusammenhanges stehend, auch mit keinem nervösen Elemente, im Gegensatz zu den Muskelfasern, irgendwie in Beziehung treten. Diese Elemente besitzen nun in sehr prägnanter Weise die specifische Energie der Contraktivität und haben in sich die Fähigkeit, diese Contraktivität oft ausserordentlich lange, bei manchen Thieren über Jahre hinaus, zu bewahren. Man kann daher, bei dieser ganz einseitigen funktionellen Specialisirung der Bewegungsapparate der Spermatozoonen, von vorneherein annehmen, dass man auch die baulichen Verhältnisse, welche überhaupt für das Zustandekommen der Contraktion wesentlich sind, in diesen Gebilden in ganz ausgesprochener Weise vorfinden muss, falls überhaupt dafür ganz bestimmte, nachweisbare Strukturen existiren.

Ferner — und das ist von ganz besonderer Wichtigkeit — lassen sich an den Spermatozoonen alle die Faktoren durch directe Beobachtung ausschliessen, welche bei sämmtlichen übrigen contraktilen Elementen der Beantwortung der Frage nach dem Sitze der Contraktivität hinderlich im Wege stehen. So lässt sich zunächst der Kopf des Spermatozoons, der modificirte Zellkern, als an der aktiven Bewegung unbetheiligt eliminiren. Es ist schon längst durch die Beobachtungen von Anckermann, v. La Valette St. George und Anderen, denen ich weitere Thatfachen anfügen kann, bekannt, dass auch Geisseln, von denen der Kopf abgefallen ist, sich ebenso lebhaft bewegen, als völlig unversehrte. Auch lässt sich eine Formveränderung des Kopfes und eine aktive Beweglichkeit desselben während der Bewegung des Spermatozoons nicht feststellen. Beobachtungen, nach welchen das letztere stattfinden soll, wie z. B. die Beobachtungen von Grohe¹⁾, beruhen lediglich auf optischer Täuschung.

Ferner lässt sich das indifferente weiche Zellprotoplasma, welches ja bei allen anderen contraktilen Substanzen sehr in Frage kommt, an den Spermatozoonen ganz ausschliessen. Denn es ist das Cytoplasma an den ausgereiften Gebilden stets sehr different geworden, besitzt eine bestimmte feste Form und Struktur und zeigt, wie erwähnt, niemals mehr Formveränderungen. Es wird

1) Grohe, Ueber die Bewegung der Samenkörper. Virchow's Arch. Bd. XXXII, 1865.

dies modificirte Cytoplasma meist repräsentirt durch Mantelbildungen, welche den Axenfaden umgeben und habe ich bestimmte Anhaltspunkte dafür, dass diese Umhüllungen hauptsächlich zum Schutze des Axenfadens dienen. Diese Mantelbildungen sind, wie ich oben ausgeführt habe, bei den Thieren sehr different, ja sie können bei manchen Thieren so gut wie ganz fehlen, so dass auch dieser Bestandtheil für die Fragestellung in Wegfall kommen kann.

Ich habe nun, wie in dem obigen Vortrage kurz skizzirt ist, gefunden, dass alle die Theile, welche ich in dieser Weise durch directe Beobachtung und durch Ausschluss der anderen Bestandtheile als das wesentliche und eigentlich kontraktile Element der Geissel festgestellt hatte, eine Zusammensetzung aus feinsten Fibrillen besitzen, während die für die Contraktivität unwesentlichen und nicht kontraktilen Bestandtheile diese fibrilläre Struktur nicht aufweisen. Ich habe diese Beobachtung in der ganzen Thierreihe gemacht. Bei der grossen Aufgabe, die ich mir gestellt hatte, war es mir allerdings nicht möglich, alle Thiergruppen heranzuziehen und habe ich manche interessante frei bewegliche Spermatozoënform noch nicht untersuchen können. Ich glaube aber, dass sich auch hier überall dieselben Resultate ergeben werden. Allerdings muss ich für so subtile Untersuchungen bei Beurtheilung der Frage, ob ein Spermatosom eine fibrilläre Struktur besitzt oder nicht, ob es kontraktil ist oder nicht, sehr zur Vorsicht mahnen. Ich erinnere nur daran, dass es mir bei den Singvögeln zuerst nicht gelingen wollte, die fibrilläre Struktur des Axenfadens darzustellen, bis ich schliesslich bei ganz bestimmten Methoden doch fand, dass die Spermatosomen dieser Thiere eine ganz exquisit fibrilläre Zusammensetzung besitzen. Es genügt hier eben nicht eine einmalige Untersuchung nach einer Methode, sondern es müssen die Gebilde sehr oft und nach mehreren Methoden untersucht werden, wobei die zweckmässige jedesmal erst gefunden sein will. Erst wenn bei oft wiederholter Untersuchung nach allen hier in Betracht kommenden Methoden stets dasselbe negative Resultat erhalten wird, wie bei dem Axenfaden der Spermatosomen der Urodelen, kann ein fibrillärer Bau ausgeschlossen werden. Dasselbe gilt für die Beurtheilung der Contraktivität der Spermatozoën. Man macht bei manchen Thieren bisweilen die Beobachtung, dass im frisch dem lebenden Thiere entnommenen Sperma

bei mehreren Exemplaren derselben Species sich kein einziges Bewegungsphänomene zeigendes Spermatozoon auffinden lässt, während das Sperma eines anderen Exemplares, in derselben indifferenten Flüssigkeit untersucht, lebhafte Bewegung seiner Elemente zeigt. Ein interessantes Beispiel hierfür berichtet schon v. Kölliker¹⁾, welcher bei Cirrhipedien sah, dass die Spermatozoën vieler Individuen ganz ruhig lagen, während sie bei anderen Individuen sehr lebhafte schlängelnde Bewegungen zeigten. Welche Ursache dieser merkwürdigen Erscheinung zu Grunde liegt, lässt sich nicht sagen. Bei manchen anderen Arthropoden kann Aehnliches konstatirt werden.

Die Fibrillen, welche die kontraktilen Theile der Spermatozoën zusammensetzen, sind fast überall von gleicher Beschaffenheit und erscheinen als äusserst feine, nur bei stärkster Vergrösserung gerade wahrnehmbare Fädchen, welche oft elegant gebogen sind und einen gewissen nicht so ganz geringen Grad von Biegsamkeit, Elasticität und Festigkeit zu besitzen scheinen. Sie durchsetzen, wie die Fibrillen bei den Muskelfasern und Flimmerorganen, das kontraktile Gebilde continuirlich von Anfang bis zu Ende und liegen hierbei parallel neben einander. Häufig, wie bei Wirbelthieren und Arthropoden, ist eine Zusammenlagerung der Elementarfibrillen zu meist zwei Bündeln nachweisbar, wobei man an die bündelweise Anordnung der Primitivfibrillen in den quergestreiften Muskelfasern erinnert werden könnte. Alle Fibrillen sind mit einander durch Kittsubstanz verbunden, die jedoch äusserst gering ist und sich nicht wahrnehmen lässt; man kann nur dadurch auf ihre Existenz schliessen, dass sich die Fibrillen meist schwer isoliren lassen. Ihre Menge oder auch ihre Beschaffenheit scheint bei den einzelnen Thierspecies etwas verschieden zu sein, da die Fibrillen sich oft in der einen Thiergruppe leichter als bei einer anderen darstellen lassen. Jedenfalls kann diese Kittsubstanz nicht mit der plasmatischen Zwischensubstanz in den Muskelfasern und Flimmerorganen in Parallele gezogen werden, da sie häufig, wie z. B. im Axenfaden der Wirbelthier-Spermatozoën, wohl gar nicht einmal cytoplasmatischen Ursprungs ist. Mithin dürfte an die Annahme wohl kaum gedacht

1) A. Kölliker, Beiträge zur Kenntniss der Geschlechtsverhältnisse und der Samenflüssigkeit wirbelloser Thiere. Berlin 1841, pag. 16.

werden können, in dieser Kittsubstanz den Sitz der Contraktilität suchen zu wollen.

Ganz unmöglich ist es nun, bei der schweren Trennbarkeit der Elementarfibrillen, die sich nur am völlig abgestorbenen Spermatozoon darstellen lassen, die Contraktilität der einzelnen Elementarfibrille durch directe Beobachtung nachzuweisen und zu sagen, ob jede Elementarfibrille schon an sich kontraktile ist oder ob Contraktilität erst dann möglich ist, wenn sämtliche Elementarfibrillen sich zu dem respectiven kontraktilen Elemente zusammengeschlossen haben. Man könnte die erstere Annahme für nicht ganz unwahrscheinlich halten, mit Rücksicht darauf, dass die Zahl der Elementarfibrillen im Axenfaden, z. B. je nach der variablen Dicke desselben, nicht unbeträchtlich variirt. Jedenfalls geht hieraus hervor, dass Contraktilität nicht an eine ganz bestimmte Anzahl von Fibrillen gebunden ist. Auch das scheint mir für eine grössere Selbständigkeit wenigstens der Fibrillenbündel zu sprechen, dass die letzteren, wie ich bei Insecten des öfteren gesehen habe, im von einander getrennten Zustande an dem noch lebenden Spermatozoon für sich allein kontraktile sind. Ob die sehr interessante sogenannte wurmförmige Spermatozoonform von *Paludina vivipara* über diese sehr schwierige Frage Aufschluss geben kann, ob es sich hier in den lebhaft beweglichen Fädchen um einfache oder noch weiter zusammengesetzte Gebilde handelt, werden mir fortgesetzte Untersuchungen ergeben. Eine gewiss nicht abwegige Beobachtung glaube ich hier noch anziehen zu müssen, welche schon Engelmann¹⁾ an den grösseren Flimmerhaaren gewisser Infusorien machte. Engelmann beobachtete nämlich, dass das durch Spaltung zerfallene Flimmerhaar aktiv beweglich bleibt, ja dass sich sogar jede einzelne abgespaltene Fibrille für sich allein bewegt. Es kommt nicht selten vor, dass ein gespaltenes Flimmerhaar durch Vereinigung der einzelnen Fibrillen wieder zu einem Ganzen wird und als solches fortarbeitet (l. c. pag. 460). Diese Beobachtungen Engelmann's werden von Fr. Stein²⁾ bestätigt. Genannter Forscher sagt über die Spaltbarkeit der Infusorienwimper: „Sehr beachtenswerth ist, dass, wenn

1) Th. W. Engelmann, Ueber die Flimmerbewegung. *Jenaische Zeitschr. f. Medicin und Naturwissenschaft* Bd. IV, 1868, pag. 459—60.

2) Fr. Stein, *Der Organismus der Infusionsthiere*. I. Abth., pag. 71. Leipzig 1859.

„eine dicke Wimper sich in ein Faserbüschel auflöst, jede Faser „für sich noch eben so gut schwingende und wirbelnde Bewegungen „ausführt, wie die unzertheilte Wimper, ja selbst die kleinen am „Rande vorstehenden zahnförmigen Fortsätze an der dicksten „Afterwimper von *Stylonychia mytilus* zeigen schon ein selbst- „ständiges Bewegungsvermögen, indem sie sich bald an den „Wimperkörper anlegen, bald aufrichten, wodurch das Ansehen „entsteht, als sei derselbe an den Seiten von einem undulirenden „Saume eingefasst.“ Stein schliesst hieraus, dass „diese That- „sachen beweisen, dass die Wimpern in und durch sich selbst be- „weglich sein müssen; der Grund ihrer Bewegung kann unmöglich „ausserhalb der Wimpern, etwa in Muskeln, die sich ihrer Basis „inseriren, liegen, wie Ehrenberg glaubte.“

Sehr merkwürdig ist es nun, wie ich schon an anderer Stelle ausgeführt habe, dass, während die Elementarfibrillen das contraktile Organ in ganzer Ausdehnung continuirlich durchsetzen, doch jeder einzelne Abschnitt der Geissel sich, bei vielen Thieren wenigstens, automatisch für sich allein contrahiren kann. Man macht diese Beobachtung sehr oft an absterbenden Geisseln. Während das eine Ende schon völlig ruht, zeigt das andere Ende noch lebhaftere Bewegungserscheinungen oder es contrahirt sich, wenn auch langsam, so doch noch ziemlich regelmässig, irgend ein Abschnitt des mittleren Theiles der Geissel, während die Endabschnitte schon völlig bewegungslos sind. Hier kann ich wieder eine Beobachtung Stein's (l. c. pag. 71) an den Wimperorganen der Infusorien erwähnen, welcher sah, dass „die langen geissel- „förmigen Wimpern gewisser Monadinen oft ganz gerade aus- „gestreckt sind und nur in ihrem äussersten Spitzentheile eine „vibrirende, peitschende Bewegung zeigen“. Es scheint mithin, dass jeder Theil des Flimmerorganes, dass jeder Abschnitt der Fibrillen in sich das Vermögen besitzt, sich automatisch bewegen zu können. Ob diese automatische Bewegung nun immer an ganz bestimmte Bezirke gebunden ist und welche Gesetzmässigkeit dieser höchst merkwürdigen Erscheinung zu Grunde liegt, das zu entscheiden, muss weiteren Untersuchungen vorbehalten bleiben.

Aus obigen Mittheilungen geht hervor, dass bei der Zergliederung der Spermatozoon nichts anderes übrig bleibt, was für die Contraktilität verantwortlich gemacht werden kann, als die mit einander verbundenen Elementarfibrillen, die von mir in allen den

Theilen nachgewiesen sind, welche als wesentliche und kontraktile Bestandtheile der Geißel erkannt wurden. Dass dagegen in den unwesentlichen Theilen der Geißel, für welche eine aktive Kontraktilität ausgeschlossen werden musste, auch keine Andeutung eines fibrillären Baues vorhanden ist, dürfte als bedeutungsvolle Gegenprobe aufgefasst werden können.

Was nun aber die von mir mitgetheilten Thatsachen ganz besonders wichtig macht, dürfte der Umstand sein, dass die funktionellen und strukturellen Differenzen in ganz homologen Gebilden gefunden wurden, insofern, als in dem einen Falle bei einer Thiergruppe ein Theil der Geißel fibrilläre Struktur und Kontraktilität zeigte, während der ganz homologe Theil in einer anderen Ordnung weder die eine, noch die andere aufwies. Es ist dies in obigem Vortrage für die Axenfäden und die Mantelbildungen ausgeführt worden. Man könnte hieraus folgern, dass z. B. der Axenfaden der Urodelen mit Aufgabe der Kontraktilität auch das histiologische Substrat derselben, die Fibrillen, verlor, während dafür der Randfaden die spezifische Funktion der aktiven Bewegung übernahm, was dadurch ermöglicht wurde, dass sich in demselben kontraktile Fibrillen bildeten.

Durch alle diese Umstände werden die von mir berichteten Thatsachen, wenn ich Alles zusammenhalte, scheint mir, zu höchst überraschenden, ja ich möchte sagen zu stringenten Beweisen für die Fibrillenlehre.

Auch auf einen weiteren wichtigen Punkt muss ich noch besonders aufmerksam machen, auf die verschiedene Herkunft der Fibrillen. Die meisten Autoren nehmen an, und auch ich neige zu der Ansicht, dass der Axenfaden bei den Wirbelthieren aus dem Kerne hervorgeht, mithin ein Kerngebilde ist. Eine sichere Entscheidung ist zur Zeit noch nicht möglich, da gerade die Entstehung des Axenfadens zu den schwierigsten Aufgaben der an schwierigen Fragen so reichen spermatogenetischen Forschung gehört. Mithin würden auch die Fibrillen des Axenfadens mit der sie verbindenden Kittsubstanz Kerngebilde sein und hätten wir hier zum ersten Male spezifisch kontraktile Fibrillen vor uns, welche nicht aus dem Zellprotoplasma, wie die Fibrillen der Muskelfasern und Flimmerorgane, sondern vom Kerne herkommen. Aber auch aus dem Zellprotoplasma können die Elementarfibrillen hervorgehen, wie oben für die Fibrillen des Randfadens der Amphibien und

des Krausensaumes der Insecten auseinander gesetzt wurde. Dieser doppelte Ursprung ganz gleich gestalteter und gleich funktionirender Gebilde ist im höchsten Grade merkwürdig und dürfte derselbe, wie mir scheint, auch nicht unwesentlich dafür sprechen, dass Contraktilität stets an fibrilläre Struktur geknüpft ist.

Es erinnert mich diese doppelte Herkunft der Fibrillen an die mitotischen Fadenbildungen, welche intracellulär bei den Bewegungsvorgängen während der indirekten Kerntheilung auftreten und welche ja auch zum Theil dem Kern, zum Theil dem Zellprotoplasma angehören. Die bedeutenden Umlagerungen und Bewegungserscheinungen dieser Bildungen während der Theilung lassen auch hier höchst wahrscheinlich auf eine Contraktilität der Fadenbildungen schliessen. Es liegt diese Analogie um so näher und ist um so mehr gerechtfertigt, als ja die Struktur des Spermatosoms mit der letzten indirekten Kerntheilung des Spermatocyts in nahe Beziehung gebracht werden muss. Man denke z. B. an die Entstehung des Nebenkernes, von dem v. la Valette St. George und Platner berichten, dass er aus den Spindelfasern hervorgehe. Auch ich kann diese Beobachtung für Insecten bestätigen und bewahre ich Notizen und Zeichnungen aus dem Jahre 1884, aus welchen eine feinfädige Struktur des Nebenkernes und die Abstammung desselben aus den Spindelfasern hervorgeht.

Engelmann hat in seiner oben citirten Abhandlung¹⁾ auch das contraktile indifferente Zellprotoplasma in Betracht gezogen und erwähnt, dass auch das „scheinbar formlose, amöboid bewegliche Protoplasma sich unter gewissen Bedingungen vorübergehend „zu feinsten Fäserchen anordnet.“

Erinnert wird besonders an vorübergehend auftretende Fibrillenbildungen bei Myxoplasmodien, Amoeben, Rhizopoden und weissen Blutzellen und betont Engelmann, dass es sich hierbei um vorübergehende Bildungen handelt. Ich habe an anderer Stelle²⁾ schon des näheren ausgeführt, dass diesen von Engelmann citirten Beispielen sehr viele andere Beobachtungen angefügt werden können, bei denen es sich nicht nur um vorübergehende, sondern

1) Pflüger's Archiv für die gesammte Physiologie Bd. 25, 1881.

2) E. Ballowitz, Ueber Verbreitung und Bedeutung feinfaseriger Strukturen in den Geweben und Gewebselementen des thierischen Körpers. Vortrag, gehalten am 5. Novbr. 1888. Biologisches Centralblatt Bd. IX, 15. Decbr. 1889.

auch um permanente Zellstrukturen handelt. Ich habe dort die Vermuthung ausgesprochen, dass höchst wahrscheinlich alle vitalen Bewegungserscheinungen, welche in oder an der Zelle in die Erscheinung treten, soweit sie auf aktiver Zusammenziehung der Zelle und ihrer Theile beruhen und nicht moleculärer oder rein physikalischer Natur sind, stets an das Vorhandensein einer feinfädigen Struktur gebunden sind. Man muss hierbei von der Struktur des indifferenten Protoplasmas selbst ausgehen, von dem ja besonders durch die Untersuchungen Kupffer's und Flemming's bekannt ist, dass es hauptsächlich aus sehr feinen sich eng durchflechtenden Fädchen besteht. Dieser Filarmasse muss jedenfalls Contraktilität zugesprochen werden¹⁾. Durch die Untersuchungen von Rabl wird nun wahrscheinlich gemacht, dass die Anordnung dieser Fädchen keine regellose ist, sondern dass diese protoplasmatischen Fädchen ganz bestimmt orientirt sind und auch in der ruhenden, nicht in Theilung begriffenen Zelle nach einem bestimmten Punkte, dem Polkörperchen, hin centirt liegen. Es würde sich hieraus ergeben, dass auch die Unregelmässigkeit der sogenannten amöboiden Bewegung des indifferenten Protoplasmas nur eine scheinbare ist, dass vielmehr auch hier höchst wahrscheinlich eine mit der regelmässigen Anordnung der protoplasmatischen Fädchen zusammenhängende Gesetzmässigkeit besteht. Wie aus den meisten neueren Arbeiten über Karyokinese hervorgeht, ist diese fädige Centrirung des Protoplasmas eine sehr regelmässige bei der indirekten Kerntheilung, wozu hier noch die fädigen Umbildungen des Kernes selbst kommen. Ich stehe nun nicht an, auch alle diese feinfädigen, ganz bestimmt orientirten, bei der mitotischen Kerntheilung auftretenden Fächenbildungen mit dem Satze, dass Contraktilität stets an feinfädige Struktur gebunden ist, in Beziehung zu setzen und kann ich mich des Gedankens nicht erwehren, dass es gelingen kann, von diesem Gesichtspunkte aus einigen Aufschluss über die Frage zu erhalten, warum denn bei der Karyokinese überhaupt so regelmässig orientirte Fädchen auftreten und die Stoffumlagerungen und intracellulären plasmatischen Bewegungen hier mit so bestimmten Fadenbildungen verknüpft sind. Ist doch

1) Allerdings ist im kontraktile Protoplasma der embryonalen und pflanzlichen Zellen eine feinfädige Struktur noch nicht sicher nachgewiesen, es schliesst dies aber nicht aus, dass auch hier ein vielleicht besonders zartes oder besonders engmaschiges, schwer nachweisbares Fadenwerk vorhanden ist.

für diese mitotischen Fadenbildungen zum Theil schon Contraktivität nachgewiesen. Rabl¹⁾ sagt hierüber: „van Beneden und „Neyt haben eine Anzahl Thatsachen beobachtet, aus denen sie „geschlossen haben, dass man sowohl den Fibrillen der Asteren „wie den Fasern der achromatischen Spindel, ganz wie den quer- „gestreiften Muskelfasern, eine vitale Contraktivität zuschreiben „müsse und dass die nächste und unmittelbare Ursache der Thei- „lung nicht im Kern, sondern ausserhalb desselben zu suchen sei. „Nach van Beneden und Neyt habe man diese nächste Ursache „in der Contraktivität der Fibrillen des Zellprotoplasmas und der „eigenthümlichen Art ihrer Beziehung zum Centralkörperchen zu „suchen. Es ist interessant, dass auch Boveri zu der Ansicht „gelaugt ist, dass die „Archoplasmafäden“ muskulöse Fibrillen „sind und dass alle für die Muskeln geltenden Gesetze auch auf „sie Anwendung finden. Der letztere Satz dürfte indessen doch, „wenn man ihn wörtlich nehmen wollte, etwas bedenklich er- „scheinen.“ Rabl selbst nimmt an, dass nicht nur die Spindel- „fasern, sondern auch die chromatischen Fäden und vor Allem die „centrirten Protoplasmafädchen des Zelleibes Contraktivität besitzen und macht bereits den Versuch, die karyokinetischen Vorgänge auf eine Contraktion aller geformter feinfädiger Bestandtheile der Zelle zurückzuführen. Die Anschauung, welche dieser um die Kenntniss des feineren Zellenbaues so verdiente Forscher sich über die bei der indirecten Zelltheilung stattfindenden Vorgänge gebildet hat, ist folgende (l. c. pag. 26 u. 27): „Nachdem die Zelle „in allen ihren Theilen bis zu einer gewissen Grösse heran- „gewachsen ist, wird auf irgend einen inneren oder äusseren Reiz „eine Contraktion sämmtlicher geformter Bestand- „theile erfolgen. Infolge der Contraktion der Fäden des Zell- „leibes wird sich zunächst das Polkörperchen und die dasselbe „umgebende Attraktionssphäre in zwei Hälften theilen — ein Vor- „gang, der von van Beneden und Boveri an *Ascaris* direct „beobachtet worden ist. Die Fäden des Zelleibes werden sich „während und infolge der Contraktion geradestrecken und dabei „kürzer und dicker werden; sie treten nun als „Polstrahlungen“ „oder „Sternfiguren des Zelleibes“ in die Erscheinung. An das

1) C. Rabl, Ueber Zelltheilung. Anatomischer Anzeiger IV. Jahrg., Nr. 1, 10. Januar 1889, pag. 28.

„Polkörperchen treten aber auch die Spindelfasern heran, und „diese heften sich andererseits wieder an die chromatischen Fäden „an. Die Theilung des Polkörperchens wird eine Theilung der „Spindelfasern nach sich ziehen, die wahrscheinlich unter dem „Bilde einer Längsspaltung verlaufen wird, und diese selbst wird „wieder eine Längsspaltung der chromatischen Fäden im Gefolge „haben.“

„Je mehr sich die Polkörperchen von einander entfernen, „um so mehr werden auch die Spalthälften der Spindelfasern aus- „einander weichen. Diese werden aber infolge ihrer Contraction „kürzer und dicker und werden dabei einen immer mehr ge- „streckten Verlauf annehmen. Da nun die Spalthälften der Spindel- „fasern gleiche Länge haben, so werden sie, wenn ihre Verkürzung „bis zu einem gewissen Grade gediehen ist und sich gleichzeitig „die beiden Pole bis zu einer gewissen Distanz von einander ent- „fernt haben, nothwendig die chromatischen Schleifen, an die sie „sich anheften, in gleiche Entfernung von beiden Polen bringen „müssen, mit anderen Worten, es wird die chromatische Figur „aus dem Stadium des Knäuels in das Stadium des Muttersterns über- „geführt werden. Macht die Contraction noch weitere Fortschritte, „so werden endlich auch die Spalthälften der chromatischen Fäden „in der bekannten Weise auseinandergezogen und den Polen ent- „gegengeführt. Dass während dieses ganzen Processes auch die „chromatischen Elemente infolge ihrer Contraction kürzer und „dicker werden und sich dabei mehr gerade strecken, ist bekannt.“

Gegen diese Annahme Rabl's, wonach Zusammenziehungen von Faserbildungen im Zellenprotoplasma den ersten Anstoss zur Kerntheilung geben sollen, wendet indessen v. Kölliker¹⁾ ein, dass in vielen Fällen die Mitosen ganz und gar innerhalb der geschlossenen Kernmembranen ablaufen und dass bei vielkernigen Zellen während der mitotischen Theilung ihrer Kerne im Protoplasma selbst keinerlei nachweisbare Veränderungen auftreten.

Differenzirt sich nun funktionell eine Zelle und tritt in derselben nach einer Richtung hin eine Funktion besonders hervor, wie z. B. die Sekretion oder Resorption, so treten, scheint mir, die Fädchenbildungen an bestimmten Stellen des Zellleibes noch regelmässiger geordnet und meist schon parallel neben einander liegend auf, da auch, wie ich vermuthe, die intracellulären Be-

1) Handbuch der Gewebelehre des Menschen Bd. I. 1889, § 19.

wegungen des Protoplasmas schon in bestimmtere Bahnen gelenkt sind, bei der Sekretion und Resorption z. B. vielleicht zur Weiterbeförderung und Ableitung des Sekretes resp. zur Aufnahme und Fortschaffung der zu resorbirenden Massen. Ich habe hier die „Bürstenbesätze“ und „Häärchensäume“ der Epithelien bei höheren und niederen Thieren angeführt, protoplasmatische Bildungen, von denen — bei bei weitem den meisten wenigstens — eine oft lebhaft sich äussernde, jedenfalls auf Kontraktilität beruhende Formveränderung bereits nachgewiesen ist. Ich habe diese aus meist parallel neben einander liegenden feinen, kurzen, protoplasmatischen Fädchen bestehenden Bildungen als „fibrilloide“ zusammengefasst. Die näheren Beziehungen dieser fibrilloiden Bildungen zu der Filarmasse des zugehörigen Protoplasmas müssen noch festgestellt werden. Man könnte sich nun vorstellen, dass diese meist vorübergehenden Bildungen, bei noch weiter gehender Specialisirung der Zelle in bestimmter Richtung, zu permanenten Bildungen werden und möchte ich hierher z. B. das sogenannte „Stäbchenepithel“ der gewundenen Nierenkanälchen und der Speicheldrüsen rechnen. Geht die Differenzirung in bestimmter Richtung noch weiter und wird die Zelle schliesslich zu einem ganz spezifischen Bewegungsorgan, wie die Muskelzellen, oder übernimmt ein Organ einer Zelle die ganz spezifische Funktion, sich zu contrahiren, wie die Flimmerorgane und die Geissel der Spermatozoen, so treten in diesen Gebilden als Träger der Kontraktilität auch ganz bestimmt differenzierte, permanente Organe auf, die motorischen Fibrillen, welche lange, feine, bestimmt von der Umgebung abgesetzte in bei weitem den meisten Fällen parallel neben einander liegende Fäden darstellen. Je nach der Eigenart der Kontraktion der einzelnen kontraktilen Elemente zeigen wiederum diese Fibrillen Verschiedenheiten, wie ein Vergleich z. B. der Elementarfibrillen der Spermatozoen mit den Primitivfibrillen der quergestreiften Muskelfaser ergibt; die letzteren dürften als die am höchsten organisirten kontraktilen Fibrillen angesehen werden können. Die Anfänge dieser spezifisch kontraktilen Fibrillen kommen bereits im Protoplasma der einzelligen Organismen der Protozoen, besonders der Infusorien mehrfach zur Beobachtung; diese Fibrillen können selbst hier schon eine weiter vorgeschrittene Organisation aufweisen¹⁾.

1) Vgl. hierüber die übersichtliche Zusammenstellung in A. v. Kölliker's Handbuch der Gewebelehre des Menschen 1889, S. 71.

Für den causalen Zusammenhang der Contraktivität mit diesen specifisch motorischen Fibrillen in den contractilen Elementen glaube ich in obigen Mittheilungen wohl bestimmte Belege gebracht zu haben. Die zuletzt angeführten Aphorismen über das mehr indifferente Protoplasma müssen dagegen vorläufig noch, wie ich hervorhebe, Vermuthungen bleiben, da unsere vergleichende Kenntniss des feinsten Zellenbaues und des Zusammenhanges dieses Zellenbaues mit den Bewegungserscheinungen der Zelle noch eine zu lückenhafte ist, um die Verhältnisse überblicken und ein bestimmtes Urtheil fällen zu können. Indessen glaube ich, dass diese Vermuthungen Bestätigungen finden werden. Es wäre nun eine sehr lohnende und interessante Aufgabe, den Zusammenhang der feineren Strukturen des indifferenten Protoplasmas mit dessen Bewegungserscheinungen näher zu erforschen und würden sich für diese Studien wohl am meisten die niedriger stehenden Protozoën und in den höheren Organismen solche Zellen eignen, welche mit einer grösseren Selbständigkeit eine besonders lebhaft, durch das Aussenden von Fortsätzen sich äussernde Contraktivität verbinden. Allerdings sind diese Arbeiten, sowie alle Untersuchungen über den feinsten Bau der specifisch contractilen Elemente, höchst schwierige, schon aus dem Grunde, wie auch Herr Geheimrath v. Kölliker auf dem letzten Anatomen-Congress in Berlin in einer Unterredung mir gegenüber hervorhob, weil man sich hier meist an der Grenze des auch bei stärkster Vergrösserung Sichtbaren bewegt. Um so werthvoller muss aber auf diesem Gebiete jeder thatsächliche Erfolg sein, weil er uns dem „grossen Räthsel der Contraktion“¹⁾ und damit des sichtbaren Lebens vielleicht näher bringen kann.

1) L. Hermann, Handbuch der Physiologie der Bewegungsapparate pag. 250. Leipzig 1879.
