

Aus dem anatomischen Institut in Upsala.

## Zur Kenntnis der Teleostierthymus.

Von

J. Aug. Hammar, Upsala.

Hierzu Tafel I—III und 10 Textfiguren.

### Inhalt.

1. Material und Methoden.
2. Bau des ausgebildeten, nicht involvierten Organs.
3. Zur Kritik der myoiden Zellen.
4. Die Histogenese.
5. Die Altersinvolution.
6. Einiges über die accidentelle Involution.

### 1. Material und Methoden.

Da ich die Abschnitte über den Bau, die Histogenese und die Altersinvolution jede für sich mit einer Literaturübersicht einleite, kann ich hier sogleich zu einer Darlegung des benutzten Materials übergehen.

Mit Rücksicht auf die accidentelle Involution wurden in der Regel nur frisch eingefangene Tiere der Beschreibung des normalen Baues zugrunde gelegt. Die Fische wurden meistens sowohl gemessen als gewogen; eine ausführliche Aufzählung der benutzten Stadien scheint mir allerdings nicht nötig, sondern ich beschränke mich darauf, eine mehr summarische Übersicht meines Materials zu geben. Untersucht wurden Reihen von:

- Anguilla vulgaris* Turt (14 Grössen von 70—670 mm)
- Centronotus gunnellus* L. (11 Grössen von 30—210 mm)
- Cyprinus carassius* L. (23 Grössen von 9,4—190 mm)
- Esox lucius* L. (17 Grössen von 65—660 mm)
- Gasterosteus aculeatus* L. (4 Grössen von 12,9—34,5 mm)
- Gobius niger* L. (18 Grössen von 12—142 mm)
- Labrus rupestris* L. (37 Grössen von 9—160 mm)
- Phoxinus phoxinus* L. (6 Grössen von 8—49 mm)

*Salmo salar* L. Stadien von 49 Tagen bis 105 Tagen mit 48stündigem Intervall, ausserdem einige ältere Individuen im ersten bis dritten Lebensjahre (Altersbestimmung von Dr. J. Arwidsson)

*Siphonostoma typhle* L. (50 Grössen von Larven von 9 mm Länge bis Individuen von 375 mm)

*Zoarces viviparus* L. (25 Grössen von 40 mm bis 300 mm).

Ausserdem mehr vereinzelte Exemplare von:

*Aspius alburnus* L.

*Cottus gobio* L.

*Cottus scorpius* L.

*Gobio fluviatilis* Flem.

*Leuciscus rutilus* L.

*Lota vulgaris* Jen.

*Osmerus eperlanus* L.

*Perca fluviatilis* L.

*Pleuronectes flesus* L.

Die allermeisten der Meerfische wurden im Sommer 1906 bei einem Aufenthalt an der zoologischen Station Kristineberg eingesammelt. Eine komplettierende Sendung konservierter Fische habe ich später von der Station empfangen. Für das liebenswürdige Entgegenkommen, das mir hierbei vom Direktor der Station Herrn Professor Hj. Théel und vom Vorsteher Herrn Dr. Hj. Östergren bewiesen worden ist, bin ich den verehrten Herren zu grossem Dank verpflichtet.

Herr Dr. J. Arwidsson hat mit der grössten Liebenswürdigkeit sowohl die Beschaffung der Lachseier wie anderen Materials besorgt, wofür auch ihm mein aufrichtigster Dank gebührt. Auch einige jüngere Kollegen und Schüler haben mir bei der Materialbeschaffung eine sehr dankenswerte Hilfe geleistet.

Die Fixierung des Materials geschah vorzugsweise in Kaliumbichromat-Eisessig (Tellyesniczky'scher Flüssigkeit) und Flemmingschem Gemisch, die sich betreffs anderen Thymusmaterials am vorteilhaftesten erwiesen hatten und auch hier gut bewährten. In einzelnen Fällen kam auch Fixierung mit Formol, bezw. Formolspiritus zur Anwendung. Aus Gründen — Hervorrufung von verzerrten Zellenformen und Verklebungen — die anderorts (Hammar 1907, pag. 88) schon angeführt worden

sind, habe ich die Verwendung von Sublimatmischungen auch hier vermieden.

Nach dem Paraffineinbetten wurden von den meisten Thymi komplette Schnittreihen von 3—12  $\mu$  Dicke angefertigt; von anderen wiederum nur Gruppen von Schnitten an verschiedenen Stellen des Organs herausgegriffen.

Unter den angewandten Färbungen verdienen als besonders brauchbar hervorgehoben zu werden, neben Hämatoxylin-Eosinfärbung, Bendas Krystallviolett, die Mallorysche Färbung mit Saurefuchsin-Orange-Anilinblau, — welche ausser der Bindegewebisdifferenzierung manche schöne Differenzierung auch im Innern des Parenchyms bewirkt — und, nach Flemming-Fixierung, Safranin allein oder mit nachfolgender Lichtgrünbehandlung, endlich Flemmings Dreifarbenverfahren. Beim Einschluss wurde in der letzten Zeit das von Gilson angegebene Euparal nicht ohne Vorteil benutzt.

Um eine richtige Vorstellung von der Form und den relativen Gewichtsverhältnissen des Organs zu gewinnen, wurden in recht grossem Maßstabe Plattenmodelle des ganzen Organs angefertigt. Die Zahl der betreffenden Modelle beträgt zwischen 250—300.

Über Berechnungen, die zwecks der Beantwortung spezieller Fragen angestellt wurden, wird unten näher berichtet.

## 2. Bau des erwachsenen, nicht involvierten Organes.

Bekanntlich war es Stannius, welcher zuerst die Aufmerksamkeit auf das Vorkommen einer Thymus bei den Knochenfischen lenkte. Er beschrieb sie 1850 beim Dorsch als „ein längliches, bisweilen fast hufeisenförmig gekrümmtes, oder wenigstens ein Kreissegment bildendes Organ“ in der Gegend der häutigen Kommissur, welche den Kiemendeckel mit dem Schultergürtel verbindet. Die Drüse fand er in einer bindegewebigen Hülle eingeschlossen, ihr Parenchym von graurötlicher Farbe mit einer durch oberflächlich vorragende rundliche Acini bedingten höckerigen Oberfläche. Durch ihre ganze Länge erstreckt sich eine einfache, ziemlich weite Höhle, die eine zähe, klebrige, durch reichlich eingesprengte Pigmentzellen etwas bräunlich gefärbte Flüssigkeit enthielt. In dieser „Flüssigkeit“, die sich wohl als das bei nicht ganz frischem Material leicht zerfliessende Parenchym, vor allem die Rinde erkennen lässt, fand er kleine, runde Zellenkerne in ungeheurer Menge, spärlicher zwei- bis sechsmal so grosse runde, blasse Zellen mit mehrfachen Kernen, ausserdem Pigmentzellen und Fettkugeln. Konzentrische Hassallsche Körperchen konnte er nicht antreffen.

Mit kleinen Variationen in der Lage und dem Aussehen liess sich das Organ wiederfinden auch bei *Lota vulgaris*, *Pleuronectes platessa* und *flesus* und *Rhombus maximus*, bei *Lophius piscatorius*, wo es von enormer Grösse war, und bei *Zoarces viviparus*, wo er es sehr klein, blass und weisslich fand; bei anderen, z. B. den Cyprinoiden, suchte er es vergebens.

Leydig (1853) bezeichnet, in Anlehnung an Befunde am Stör und unter Hinweis auf vorhandene Ähnlichkeiten in der Lage und im Bau, die bei gewissen Teleostiern (*Zeus faber*) vor dem Schultergürtel vorkommenden *Folliculi branchialis* als ein Äquivalent der Thymus. Hassallsche Körperchen schienen ihm bei den Fischen zu fehlen.

Afanassiew (1877) tritt der Leydigschen Auffassung bei. Es scheint ihm, dass die fraglichen follikulären Gebilde als Thymus in ihrer einfachsten Form angesehen werden können. Eine zusammenhängende Darstellung des Baues der Fischthymus gibt der Autor nicht, und wo er mehr vorübergehende Bemerkungen über sie fallen lässt, ist es meistens nicht ersichtlich, ob sie auf die Teleostier- oder die Selachierthymus zielen; nicht selten scheint das letztere der Fall zu sein.

Er beschreibt eine Zusammensetzung der Fischthymus aus Follikeln, die selten zusammenfliessen, da interfollikuläres Bindegewebe in grösserer Menge vorhanden ist. Die Follikel bestehen aus Retikulum und in dessen Maschen eingelagerten Lymphelementen.

Maurer (1886) betont anlässlich der Darstellung der Thymusentwicklung der Teleostier, dass eine Abschnürung des Organs vom Mutterboden, d. h. dem Kiemenhöhlenepithel, niemals stattfindet. Da er aber andererseits von einer die Thymus überkleidenden oder ihr fest anliegenden, resp. mit ihr verwachsenen Schleimhaut, und von Versuchen, diese Schleimhaut abzupräparieren, spricht, so bekommt man aus seiner Darstellung keine einheitliche Vorstellung von den fraglichen Strukturverhältnissen.

Auf jüngeren Stufen fand er das Organ als ein spindeliges Gebilde dorsal von den Kiemenpalten. Bei älteren Individuen war seine Lage eine je nach der Spezies etwas wechselnde. Bei Forelle, Hecht und *Leuciscus* lag es dicht hinter der Ansatzstelle der Kiemenbogen an die Basis cranii. Bei *Cyprinus carpio* und *Rhodeus amarus* erstreckte sie sich als ein solider, mächtiger Zapfen nach oben und lagerte dabei nicht mehr hinter dem Gehörorgan, sondern lateral von ihm. Bei *Zoarces viviparus* und *Gasterosteus aculeatus* hatte die Thymus eine im ganzen kubische Gestalt und lag hinter der Gehörkapsel. Besonders gross war sie bei *Cottus gobio* (2,5 cm Länge); sie hatte hier die grösste Höhe hinter dem Gehörbläschen, erstreckte sich aber mit einer niedrigeren Verlängerung lateralwärts von ihr bis zum ersten Kiemenbogen.

Die Struktur des erwachsenen Organs wird von Maurer unter Zugrundelegung der Thymus einer Forelle von 18—20 cm Körperlänge geschildert. Der bindegewebige Überzug der tiefen Thymusfläche besteht aus Fasern, die durch fünf bis sechs zwischengelagerte Reihen lymphoider Zellen auseinander gedrängt sind; er wird als Bildungsherd von Lymphzellen aufgefasst. Von dieser „Kapsel“ treten Blutgefässe zur Thymus hinzu; die Wandung der Gefässe ist ebenfalls von lymphoiden Zellen dicht durchsetzt.

Die eigentliche Thymus beginnt mit einer Membran, „welche direkt in die Membrana propria übergeht, die das Kiemenschleimhautepithel gegen das subkutane Bindegewebe abgrenzt“. Auf die Membran folgt eine breite Zone von grossen blassen Epithelzellen mit einzelnen zwischenlagernden lymphoiden Zellen. Nach dem Innern der Thymus zu werden die Epithelien durch bindegewebige Teile mehr auseinandergedrängt. Sie liegen dann teils einzeln, teils in Gruppen zusammen. Die einzelnen sind meist sehr gross, ihr Kern ist kugelig und kaum gefärbt, ihr Plasmaleib konzentrisch gestreift. Die in Gruppen zusammenlagernden bilden teils unregelmässige Zellenkomplexe, teils — aber zum geringsten Teil — formieren sie konzentrische Körper.

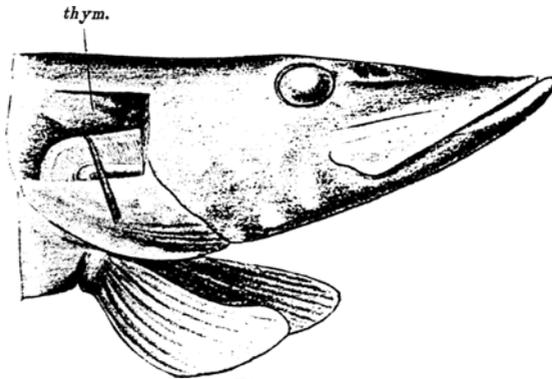
Danach folgt eine Zone aus wirklichen Lymphfollikeln von ganz verschiedener Grösse und unregelmässiger, meist rundlicher Gestalt. Die Follikel grenzen endlich an eine überziehende Schicht Epithelzellen, zwischen denen lymphoide Zellen eingestreut liegen, so dass die Epithelien in den tieferen Lagen vielfach auseinandergedrängt sind.

In einer vorläufigen Mitteilung gibt Schaffer (1893) einige Ergebnisse seiner Untersuchungen über die Fischthymus, welche, was die Teleostier angeht, Scomber, Scorpaena und Lophius piscatorius betrafen. Von letztgenannter Spezies stand ihm eine geschlossene Thymusserie, Individuen von  $8\frac{1}{2}$ —112 cm Körperlänge entnommen, zur Verfügung. Seine Schilderung scheint sich nur auf Lophius zu beziehen. Es heisst (p. 340): „Die Thymus liegt abgerückt von ihrer ursprünglichen Bildungsstätte leicht auffindbar auf der dorsalen Fläche des Schultergürtels mit ihrem distalen, nach aussen und vorne gerichteten Ende auf dem Os clavicolare in der Spitze eines Dreiecks, dessen vorderer Schenkel von einem drehrunden, vom Radiocarpalgelenk zum Hinterhauptsende ziehenden Muskel (Hebemuskel des Schultergürtels,) dessen hinterer Schenkel von einem säbelförmig nach hinten gekrümmten Knochenfortsatz der Clavicula gebildet wird. Der erwähnte Muskel trennt sie von den Kiemen, während sie medianwärts vom Os scapulare begrenzt wird“.

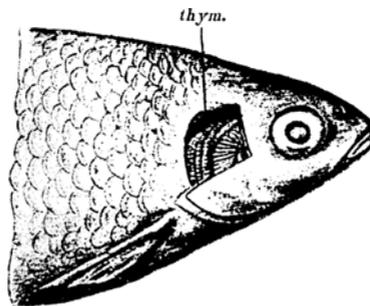
Der histologische Bau des Organs zeigte eine innige Verbindung von epithelialen und lymphoiden Zellen. Er fand das hellere, an lymphoiden Zellen ärmere Gewebe vielfach unter der umhüllenden Bindegewebskapsel gelegen. „Es fehlt demnach der Gegensatz zwischen Mark und Rinde; das lymphoide Gewebe ist vielmehr als unregelmässiges Strangsystem zwischen den Inseln des epitheloiden Gewebes verteilt. Von der bindegewebigen Kapsel abzweigend, durchziehen ausserdem noch stärkere trabekelartige Stützbalken das Innere, in welchem oft wandungslose Räume eingegraben erscheinen.“ Konzentrische Körperchen fehlten, dagegen wurden teils grosse Becherzellen, die ihren Schleim in „eigentümliche kavernöse Räume“ ergossen, teils „Sarkolyten“ in den verschiedensten Stadien des Zerfalls angetroffen.

Auch Prymak (1902) betont den unmittelbaren Zusammenhang der Thymusanlage mit dem Epithel der dorsalen Kiemenhöhlenwand, fügt aber hinzu: „Die Schleimhaut besteht hier bloss aus einer einzigen Schicht von abgeplatteten oder kubischen Epithelzellen, die direkt in die lockere Rindensubstanz der Thymus übergehen“.

Es ist streng genommen nicht recht möglich, die fragliche Periode der Lebensgeschichte des Organs scharf abzugrenzen. Gegen die eigentliche Entwicklungsperiode bietet das Hervortreten einer deutlichen Markschicht allerdings einen einigermaßen festen Anhaltspunkt, indem erst mit der Ausbildung des Markes der allgemeine Strukturtypus des Organs zustande gekommen



Figur 1.



Figur 2.

Oberflächenbilder der Thymus (thym.).

Fig. 1 von *Esox lucius*; halbe natürliche Grösse.

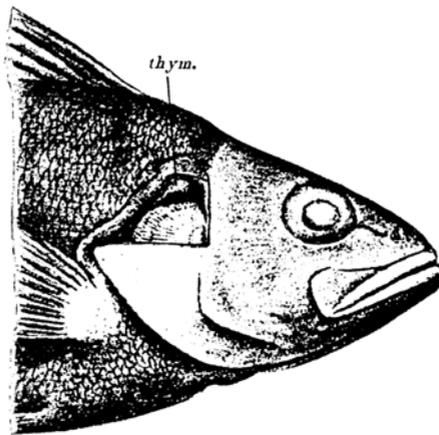
Fig. 2 von *Leuciscus rutilus*; natürliche Grösse.

ist. Die Periode bis zum Abschluss dieser Markbildung soll den Gegenstand des nächstfolgenden Abschnittes dieses Aufsatzes bilden.

Schwieriger ist die Abgrenzung gegen die Periode der Altersinvolution. Dieser Involutionsprozess tritt so allmählich ein, und seine ersten strukturellen Zeichen sind so wenig augenfällig, dass es oft schwer fällt, auf Grundlage des mikroskopischen Bildes allein eine Entscheidung darüber zu treffen, ob die Alters-

involution schon begonnen hat oder nicht. Die Gewichtsverhältnisse geben diesbezüglich einen wertvollen Aufschluss, wovon unten in Abschnitt 5 näher gehandelt wird; der Zeitpunkt der beginnenden Involution gibt sich u. a. durch den Abfall der Gewichtskurve zu erkennen.

Es ist also der Zeitraum von der Entstehung des Markes bis zu der durch die Altersinvolution bewirkten Rarefizierung des Parenchyms, den ich hier zunächst zu besprechen habe.



Figur 3.



Figur 4.

Oberflächenbilder der Thymus (thym.).

Fig. 3 von *Perca fluviatilis*; natürliche Grösse.

Fig. 4 von *Siphonostoma typhle*; doppelte natürliche Grösse.

#### Die allgemeinen Formverhältnisse.

Die Thymus der Knochenfische erscheint gewöhnlich am frisch getöteten Tier als ein weisslicher länglicher, meistens ein wenig prominenter Fleck am hintersten Teil der Innenwand der Kiemenhöhle dicht an der Übergangsfalte zum Kiemendeckel (Textfigur 1—4). Bei gewissen Arten, wie z. B. *Anguilla vulgaris* und

*Labrus rupestris*, ist das Organ ohne weiteres sichtbar, bei anderen, wie z. B. *Zoarces*, tritt es erst ganz deutlich hervor, wenn man Tellyesniczkysche Flüssigkeit mit einer Pipette auftrüfelt und ein paar Minuten einwirken lässt.

Was nun die Teleostierthymus vor allem charakterisiert, ist der im mikroskopischen Durchschnitte meistens gleich hervortretende Umstand, dass das Organ einen integrierenden Teil des Oberflächenepithels der Kiemenhöhle ausmacht und lediglich eine strukturelle Modifikation dieses Epithels darstellt. Dieses Verhältnis dauert bei den meisten untersuchten Spezies das ganze Leben hindurch fort; bei einzelnen Spezies wird es durch eine verhältnismässig spät einsetzende unvollständige oder vollständige Abtrennung von der Oberfläche modifiziert.

Da die bisherigen Angaben über die Formen- und Lagerungsverhältnisse des Organs bei den Teleostiern ziemlich dürftig sind, lasse ich hier zunächst eine an der Hand von Schnittreihen und Plattenmodellen gemachte Schilderung der untersuchten Arten folgen.

Bei *Anguilla vulgaris* (Taf. I, Fig. 1) tritt die Thymus schon am frischen Material als ein niedriger länglicher Wulst von weisslicher Farbe hervor. Sie liegt dem oberen Rande des Kiemendeckels gegenüber an der inneren Wand der Kiemenhöhle; vorn schmal, nimmt sie nach hinten allmählich ein wenig an Breite zu. Ihr vorderes Ende beginnt oberhalb des kaudalen Randes des ersten echten Kiemenbogens; das hintere Ende erreicht nicht ganz den verwachsenen hinteren Rand des Kiemendeckels. Die Thymus liegt ganz und gar ventro-kaudalwärts vom Gehörorgan ohne mit ihm in Berührung zu kommen. Im Querschnitt zeigt sie in ihrer grössten Länge eine dreiseitige Form mit einer freien lateralen Fläche, einer medialen und einer oberen, die beiden letzteren dem Bindegewebe zugewendet. Die obere Seite des Organs ist gewölbt und ragt etwas höher hinauf als die das Dach der Kiemenhöhle bildende Übergangsfalte zum Kiemendeckel. Etwa in seiner hinteren Hälfte wird das Organ durch eine in die mediale Fläche tief einschneidende gefässführende Bindegewebsleiste unvollständig in zwei längliche Lappen geteilt. Diese Leiste bildet eine Art Hilus, von wo aus die meisten, obwohl durchaus nicht alle Gefässe in das Organ eindringen und sich ebenda verbreiten.

Die Thymus von *Aspius alburnus* bildet eine vorn schmalere, hinten breitere plattenförmige Verdickung des Kiemenhöhlenepithels, die sich von der Gegend oberhalb des ersten echten Kiemenbogens bis zum hinteren Rand des Kiemendeckels erstreckt. Oberhalb des zweiten Kiemenbogens erfährt diese Platte etwa an ihrer Mitte eine zapfenförmige Verdickung in die Tiefe. Dieser Thymuszapfen, der bei grösseren Tieren länger ist als bei

kleinen, fügt sich in eine zwischen dem äusseren Bogengang und dem Vestibulum befindliche Nische ein. Durch einen an seiner latero-kaudalen Fläche schräg vorbeiziehenden Muskel wird seine Basis an der genannten Seite rinnenförmig ausgehöhlt.

Bei *Centronotus gunnellus* (Taf. I, Fig. 2) treten uns in sofern Ausnahmeverhältnisse entgegen, als die Längsachse des fast spindeligen Organs hier vertikal steht. Dabei nimmt es auf einer kurzen Strecke nicht nur einen dorsalen Streifen, sondern die ganze obere Hälfte der medialen Wand der Kiemenhöhle ein. Seine Lage ist fast ausschliesslich hinter der Kiemenbogenregion, nur sein vorderster Teil schiebt sich eine kurze Strecke oberhalb des letzten Bogens nach vorn.

Die Thymus von *Cottus gobio* bildet hauptsächlich eine leistenförmige Verdickung dicht an der Übergangsfalte im Gebiete hinten und oben vom letzten Kiemenbogen. Die Leiste ist in ihrer vorderen Hälfte, wo sie von dem Hebemuskel des Kiemendeckels überdeckt wird, niedrig; am hinteren Rande dieses Muskels erhebt sie sich plötzlich, fast kielförmig in das Bindegewebe dringend.

Bei *Cottus scorpius* (Taf. I, Fig. 3A und 3B) erstreckt sich die Thymus unter sonst ähnlicher Lage wie bei *C. gobio* oberhalb der Basis der zwei letzten Kiemenbogen. Die Verdickung des Epithels ist hier gleichmässiger, so dass sie in der Entstehung eines fast spindeligen Organs, dessen breiteste Stelle allerdings etwas hinter der Mitte liegt, resultiert.

Bei *Cyprinus carassius* (Taf. I, Fig. 4, A—C) erstreckt sich die Thymus oberhalb des ganzen Kiemengebiets von der ersten bis hinter die vierte Kiemenspalte. Sie besteht aus einer dreiseitigen Platte, die vorn schmal, hinten breiter ist und von deren Mitte im Niveau des dritten Kiemenbogens eine Verdickung in die Tiefe dringt. Diese verdickte Partie zeigt bei Individuen verschiedener Grösse verschiedene Formenverhältnisse, auch bietet das ganze Organ bei verschiedenen Altern verschiedene Beziehungen zu dem Oberflächenepithel dar.

Die Form ist bei ganz kleinen Individuen (bis zu einer Totallänge von 14 mm) (Fig. 4A) am Querschnitte eine rundliche bis eine aufgerichtet ovale; das Organ liegt mit seiner tiefen oberen Fläche dem Labyrinthknorpel schon dicht an. Von 15 mm Körperlänge an ist die Gestalt noch mehr verlängert, zapfenförmig. Dieser Zapfen liegt nun in einer Vertiefung zwischen dem äusseren Bogengang und dem Vorhof. Indem letztere im Laufe der Entwicklung immer tiefer und geräumiger wird, verändert sich auch die Form des Thymuszapfens, so dass er schon bei Tieren von 23 mm Körperlänge (Fig. 4B) eine kurze Kolbenform angenommen hat und etwa von 63 mm ab eine keulenähnliche Gestalt zeigt. Das Organ besteht somit in diesen etwas späteren Altersstadien aus einer oberflächlich ausgebreiteten Platte und der von ihrer Mitte in die Tiefe dringenden zapfen-, kolben- bis keulenförmigen Verlängerung; derselbe rundliche Kiemenmuskel wie bei *Aspius* zieht an der latero-kaudalen Fläche ihrer Basis vorbei und bedingt hier einen recht tiefen rinnenförmigen Eindruck.

Die Thymusplatte ist relativ lange lediglich eine Verdickung des Oberflächenepithels. Etwa von der Körperlänge von 20 mm ab (Fig. 4 B und C) beginnt sich aber eine dünne Bindegewebsschicht parallel der Oberfläche einzuschieben, wodurch die Randschicht der Thymus als ein Oberflächenepithel vom übrigen Organ abgetrennt wird. Diese Abtrennung erfolgt ganz allmählich, geht bald (und, nach meiner Erfahrung zu urteilen, am gewöhnlichsten) hauptsächlich von der medianen Seite, bald hauptsächlich von der lateralen Seite aus. Stets wird aber der kraniale Abschnitt der Thymusplatte früher als der kaudale von der Oberfläche abgetrennt. Ich habe die Abtrennung des kranialen Teils schon bei einer Körpergröße von 23 mm vollführt gefunden. Kaudal kann der Zusammenhang weit länger bestehen bleiben. In der Lösungsperiode scheint die Verbindung mit dem Oberflächenepithel durch kurze Parenchymstränge oder Parenchymbrücken, zwischen denen gefässführende Bindegewebszüge verlaufen, vermittelt zu werden. Die vollständige Lösung erfolgt bei individuell wechselnder Zeit: einerseits habe ich sie schon bei einem Tier von 28 mm gefunden, andererseits habe ich eine kaudale Verbindung mit dem Oberflächenepithel noch bei einem von 42 mm erhalten gesehen.

Jedenfalls muss es betont werden, dass diese Abtrennung des Organs von der Oberfläche erst zu einem Zeitpunkt vor sich geht, wo die histologische Differenzierung des Parenchyms in Randschicht, Rinde und Mark schon lange vollzogen ist. Der Vorgang ist demnach ein sekundärer, welcher mit der Histogenese des Organs nichts zu schaffen hat. Letztere vollzieht sich bei *Cyprinus* wie bei den übrigen untersuchten Teleostiern in einer mit dem Oberflächenepithel zusammengehörigen Gewebsmasse.

Sehr häufig, wenngleich nicht ganz konstant, habe ich bei kleinen Individuen eine recht unscheinbare, aber ziemlich zirkumskripte Lymphozyteninfiltration des Oberflächenepithels am vordersten Ende der Kiemenhöhle angetroffen. Sie sitzt an der medialen Wand, hat keinen Zusammenhang mit der eigentlichen Thymus und zeigt keine Teilung in Rinde und Mark; myoide Zellen oder dergl. sind auch nicht in ihr wahrzunehmen. Ob hier ein rudimentäres Thymussegment vorliegt, dürfte nur durch Verfolgung des Entwicklungsverlaufes sicher zu entscheiden sein, scheint aber nicht ganz ausgeschlossen.

Bei *Esox lucius* (Textfig. I, Taf. 1, Fig. 5A und B) hat die Thymus ebenfalls eine dreiseitige Form von der Oberfläche gesehen. Ihr schmales Vorderende beginnt oberhalb des ersten Kiemenbogens, wo eine blindschlauchähnliche Ausbuchtung der Kiemenhöhle ihr entlang zieht. Sein Hinterende deckt der hintere Rand des Kiemendeckels. Der Durchschnitt ist linsenförmig, am vorderen Ende allerdings mit der Andeutung einer zapfenförmigen Verlängerung in die Tiefe.

Die Thymus von *Gasterosteus aculeatus* (Taf. I, Fig. 6) erstreckt sich vom Ansatz des zweitletzten Kiemenbogens fast bis zum hinteren Rande des Kiemendeckels. Sie liegt grösstenteils hinter der Labyrinthregion in der Nähe des Vorderendes der Niere. Bei dem jüngsten der untersuchten Individuen (12,9 mm) stellt das Organ noch eine linsenförmige Verdickung des Oberflächenepithels dar. In den übrigen der untersuchten Stadien zeigt

sie die Form eines abgeplatteten Ovoids mit schmalerem vorderen und breiterem hinteren Ende. In den älteren Stadien ist ihre Gestalt etwas mehr langgezogen und gleichbreit als in den jüngeren. Etwa den mittleren zwei Vierteln ihrer latero-ventralen Fläche entlang steht sie mit dem Epithel der Übergangsfalte zum Kiemendeckel in ziemlich schmaler Verbindung. Dieselbe hat die Gestalt eines längsverlaufenden Streifens, sieht aber am Querschnitt wie ein schmaler Stiel aus. Die absolute Ausdehnung des Verbindungsstreifens ist grösser in den grösseren der untersuchten Individuen als in den kleineren, und es kann deshalb fraglich erscheinen, ob diese Stielung zur wirklichen Abschnürung führt. An ihrer medio-dorsalen Fläche erhält die Thymus zwei ziemlich tiefe rinnenförmige Eindrücke; sie werden durch zwei dorso-ventral verlaufende Muskeln hervorgerufen, von denen der vordere in das Vorderende des Organs einschneidende dem nächstletzten Kiemerbogen angehört, der hintere rückwärts vom letzten Bogen zum Schultergürtel zieht.

Das einzige von mir untersuchte Exemplar von *Gobio gobio* maß 54 mm in der Länge. Die Thymus zeigt hier eine recht eingehende Ähnlichkeit mit den auf den mittleren Altersstufen von *Cyprinus carassius* gefundenen Verhältnissen. Eine längliche Thymusplatte zieht auch hier oberhalb des ganzen Thymusgebietes, und von ihr geht im Bereiche der zweiten Kiemenspalte eine kolbenförmige Verlängerung aus, die auch hier in die Vertiefung zwischen Vestibulum und äusserem Bogengang eingelagert ist. Derselbe Muskel zieht an der lateralen und kaudalen Fläche des Organs vorbei. Nur ist eine Andeutung zu einer stattfindenden Abschnürung von der Oberfläche nicht anzutreffen, sondern das Organ stellt sich als ein integrierender Teil des Kiemenhöhlenepithels dar.

Die allgemeine Form der Thymus von *Gobius niger* ist, von der Oberfläche gesehen, dreiseitig mit vorderer Spitze. Im Querdurchschnitte ist die Form linsenähnlich; indem bald nur die äussere Fläche stark gewölbt ist, bald auch die innere eine konvexe Kontur zeigt, weist das Querschnittsbild im einzelnen nicht unerhebliche Variationen von einer plankonvexen bis zu einer bikonvexen Form auf. Am vorderen Ende greift das Organ nicht selten auf die Übergangsfalte und sogar auf die Basis des Kiemendeckels über. Das Vorderende liegt oberhalb der Basis des letzten Kiemerbogens und steckt bei etwas älteren Individuen nicht selten in einer blindsackartigen Verlängerung der Kiemenhöhle. Nach hinten erreicht das Organ den hinteren Rand des Kiemendeckels nicht ganz. Die Niere beginnt hier etwa in derselben Querschnittebene, wo die Thymus aufhört.

Bei *Labrus rupestris* (Taf. I, Fig. 7) hat die Thymus fast dieselbe dreiseitige allgemeine Gestalt mit linsenförmigem Querschnitte wie bei *Gobius*. Das zugespitzte Vorderende liegt aber oberhalb des dorsalen Ansatzes des zweiten Kiemerbogens. Rückwärts reicht das Organ nicht unbedeutend über das Vorderende der Niere hinaus. An der Basis sämtlicher echter Kiemerbogen kommen nicht selten selbständige Lymphozyteninfiltrationen kleineren Umfangs vor, ohne dass sichere Anhaltspunkte für ihre Beurteilung als der Thymus angehörig vorliegen.

*Leuciscus rutilus* (Textfig. 2) zeigt Thymusverhältnisse, welche mit denen des *Cyprinus carassius* grosse Analogien zeigen: eine längliche,

vorn sich verschmälernde Thymusplatte, die sich oberhalb des ganzen Kiemenbogengebietes erstreckt, und von welcher ein je nach der Grösse des untersuchten Tieres kürzerer oder längerer Thymuszapfen in der Gegend des zweiten Bogens abgeht. Dieser Zapfen hat fast dieselben Lagebeziehungen zu der Umgebung, vor allem zum Labyrinth, wie bei *Cyprinus*. Eine Abschnürung von der Oberfläche scheint allerdings nicht vorzukommen; wenigstens fehlen noch beim Individuum von 150 mm Anzeichen eines solchen Prozesses ganz und gar.

Die Thymus von *Lota vulgaris* zeigt etwa dieselbe dreiseitige Form wie die von *Esox*; nur ist sie etwas mehr in die Länge gezogen; der hinterste Teil ist hier der dickste. Ihr vorderes Ende liegt oberhalb des Ansatzes des zweiten Kiemenbogens, das hintere in der Gegend des hinteren Kiemendeckelrandes.

Bei den (relativ grossen) Exemplaren von *Osmerus eperlanus*, die ich untersucht habe, habe ich die Thymus nur schwach ausgebildet und gegen das umgebende Epithel recht unscharf abgegrenzt gefunden. Sie bildet eine schwach linsenförmige Verdickung des Oberflächenepithels an der medialen Wand der Kiemenhöhle oberhalb der Kiemenbogen, von wo aus sie auf die Übergangsfalte zum Kiemendeckel übergreift.

Bei *Perca fluviatilis* (Textfig. 3) hat die Thymus die Gestalt einer länglich ovalen, linsenförmigen Platte, die oberhalb des ganzen Kiemengebietes liegt und gleichwie bei *Esox lucius* und *Gobius niger* mit dem Vorderende längs einer taschenförmigen Verlängerung der Kiemenhöhle einher zieht.

Dieselben Verhältnisse wie bei *Leuciscus rutilus* findet man auch bei *Phoxinus aphyia*. Je nach der Grösse des Tieres hat die Verlängerung in die Tiefe Zapfen- oder Kolbenform. Anzeichen einer stattfindenden Abschnürung sind in der untersuchten Reihe auch hier nicht zu finden.

Von *Pleuronectes flesus* habe ich die Thymus nicht rekonstruiert, da die mir zur Verfügung stehenden Exemplare nicht ganz unbeschädigt waren. Nach den vorhandenen Schnitten zu urteilen, handelt es sich um ein Organ, das dem unten beschriebenen von *Zoarces viviparus* recht sehr ähnelt. Mit der ein wenig eingeschnürten Basis von der Oberfläche ausgehend, ragt es als ein plumper Zapfen in die Tiefe. Seine vordere Grenze liegt oberhalb des zweitletzten Kiemenbogens.

Die plattenförmige Thymus des *Salmo salar* bietet insofern eigenartige Verhältnisse dar, als sie allein in meinem ganzen Untersuchungsmaterial eine Art Segmentierung zeigt. Das Organ erstreckt sich oberhalb des ganzen Kiemenbogengebietes vom ersten bis hinter den letzten Bogen. Es beschränkt sich aber die Thymuswandlung des Epithels nicht auf das Gebiet oberhalb der Bogen, sondern sie greift an jeder Kiemenspalte weiter ventralwärts auf die mediale Wand der fast sagittal gestellten Spalte über, in der Form einer wulstförmigen Verdickung. Es besteht also das Organ aus fünf schräg verlaufenden Wülsten, von denen der erste vor- und oberhalb des ersten Bogens, der letzte hinter dem letzten liegt. Diese Wülste nehmen von vorn nach hinten an Mächtigkeit zu, sodass die grösste Masse des Organs nach oben und hinten vom letzten Kiemenbogen liegt; sie sind in

der Regel derart miteinander verschmolzen, dass sie eine einheitliche Platte bilden, aus welcher sie reliefartig hervortreten. Nur der erste hat eine grössere Selbständigkeit und tritt bisweilen fast ganz getrennt hervor.

Die hier beschriebene Anordnung scheint während der eigentlichen Entwicklungsperiode am deutlichsten zu sein, ist aber noch im 2. Lebensjahre wiederzufinden.

Bei *Siphonostoma typhle* (Textfig. 4, Taf. I, Fig. 9) hat die Thymus die Totalgestalt einer bald ovalen, bald länglichen bikonvexen Linse, deren etwas schmäleres und dickeres Vorderende sich oberhalb des Ansatzes der zwei letzten Kiemenbögen erstreckt, während das breitere und dünnere Hinterende den verwachsenen Hinterrand des Kiemendeckels fast erreicht. Das Organ liegt bei etwas grösseren Tieren in seiner grössten Ausdehnung nicht ganz an der Übergangsfalte zum Kiemendeckel, sondern etwas mehr ventralwärts gleich oberhalb der Mitte der medianen Wand der Kiemenhöhle.

Die Thymus von *Zoarces viviparus* (Taf. I, Fig. 10) besteht aus einer oberflächlichen, fast gleichseitig dreieckigen Platte mit einer Spitze nach vorn. Von dieser Platte ist nur eine schmale Kantpartie dünn, während von ihrem zentralen grösseren Abschnitt ein rundlicher, ziemlich plumper Zapfen in die Tiefe zieht. Das Organ findet sich an der medialen Wand der Kiemenhöhle, dicht an der Umschlagsfalte zu dem Kiemendeckel; mit etwa der Hälfte seiner Masse liegt es rückwärts vom letzten Kiemenbogen, dessen vorderen Rand es nach vorn nicht überragt. Kaudoventral vom Gehörorgan gelegen, kommt die Thymus mit diesem nicht in Berührung. Eine Abtrennung von dem Oberflächenepithel scheint auch bei älteren Individuen nicht vorzukommen.

Wenn man diese recht wechselnden Thymusformen überblickt, so scheint es mir, dass sie sich alle doch auf eine gemeinsame Grundform zurückführen lassen, nämlich die bei *Esox*, *Gobius*, *Labrus*, *Lota*, *Perca* und *Siphonostoma* mehr oder weniger ausgeprägt vorkommende Linsenform, deren Umkreis, offenbar in Anpassung an die vorhandenen Raumverhältnisse vorn mehr spitz ausläuft, hinten sich verbreitert und also im Grossen und Ganzen dreiseitig ist. Auf diese dreiseitige Linsenform lassen sich offenbar sowohl die in der Länge stark ausgedehnten Formen bei *Anguilla* und *Cottus scorpius*, wie die in der Längsrichtung des Tieres wenig ausgedehnte, in vertikaler Richtung aber stark ausgezogene Form des *Centronotus* zurückführen. Auch die platte ovoide Form des *Gasterosteus*organs ist offenbar durch Abschnüren aus einer solchen vorn schmälere, hinten breiteren Plakode hervorgegangen. Sogar die Thymusdrüsen von *Aspius*, *Cyprinus*, *Gobio*, *Leuciscus* und *Phoxinus*, die durch das Vorkommen einer zapfen- bis keulenförmigen Verlängerung in die Tiefe einen Typus für sich bilden, an den

einigermassen auch *Pleuronectes* und *Zoarces* sich anfügen lassen, sind offenbar durch ein sekundäres Einwuchern eines Teils der Plakode in die Tiefe entstanden.

Die Lage ist insofern eine fixe, als die Thymus an der medialen Wand der Kiemenhöhle und ihr hinterer Rand unfern des hinteren Randes des Kiemendeckels sich finden. In der Regel liegt sie dicht an der Übergangsfalte zum Kiemendeckel, nicht selten greift sie auf diese Falte und sogar auf den nächstgelegenen Bezirk des Kiemendeckelepithels über; dies kommt bei verschiedenen Arten vor, scheint aber meistens nicht konstant, sondern durch individuelle Variationen bedingt zu sein. Nur bei *Siphonostoma* kann die Lage in der grössten Ausdehnung des Organs eine mehr ventrale, von der fraglichen Falte abgerücktere sein; dies ist aber ein sekundäres, durch Wachstumsverschiebungen bedingtes Verhältnis, während der Entwicklung ist die Lage wie bei den sonstigen untersuchten Spezies.

Nach vorn reicht das Organ verschieden weit, in der Tat findet man alle Gradationen von solchen Thymi, die das ganze epibranchiale Gebiet einnehmen, bis zu solchen, die wie bei *Centronotus* fast ausschliesslich hinter dem letzten Bogen liegen. Dass dies nicht, wie Maurer zu meinen scheint, auf einer in der Ontogenese stattgefundenen Reduktion des vorderen Teils des Organs zu beruhen braucht, ergibt sich aus den Verhältnissen bei der Entwicklung der *Siphonostomathymus*. Bei diesem Tier wird das Organ nämlich von Anfang an lediglich im Bereiche der zwei letzten Kiemenbogen angelegt.

Unter allen untersuchten Arten ist es, wie schon hervorgehoben, nur *Salmo salar*, dessen Thymus eine dem Kiemenbogen entsprechende Segmentierung aufweist, gleichwie die Lachsthymus allein auf das Gebiet der Kiemenspalten hinübergreift.

Als eine sekundäre Modifikation ist offenbar die Abtrennung vom Oberflächenepithel aufzufassen, die ziemlich lange nach erfolgter Histogenese bei *Cyprinus carassius* eintritt. Sie ist von nicht unbedeutendem Interesse, da sie zu den bei den Vertebraten sonst gewöhnlichen Verhältnissen einen Übergang bildet. Bei den übrigen Vertebraten geschieht ja die Abtrennung des für die Thymus bestimmten epithelialen Materials schon zu einem weit früheren Zeitpunkt und zwar in der Regel, ehe die Histogenese noch begonnen hat. Dass eine solche Abtrennung nicht bei allen Thymi

derselben Formengruppe, zu der *Cyprinus carassius* gehört, vorkommt, lässt sich aus den Verhältnissen bei *Aspius alburnus* und *Leuciscus rutilus* entnehmen, wo noch nach dem Anfange der Altersinvolution die Verbindung mit der Oberfläche in der ganzen Ausdehnung des Organs besteht. Es lässt sich vorläufig nicht sicher entscheiden, ob die eingehende gewebliche Trennung durch zwischenwucherndes Bindegewebe, welche bei *Gasterosteus aculeatus* zu finden ist, in einer völligen Isolierung ihren Abschluss findet.

Ganz ohne Analogien auch bei den übrigen Spezies ist diese Abtrennung durch eindringendes Bindegewebe nicht. Auch bei letzteren lassen sich im gegenseitigen Verhalten von Thymus- und Bindegewebe Momente nachweisen, die sich als Andeutungen eines Abtrennungsprozesses deuten lassen.

#### Subthymisches und intrathymisches Bindegewebe.

Manchmal tritt die Grenze zwischen Epithel und Bindegewebe schon am kerngefärbten Präparate deutlich hervor. Wo eine Infiltration des Bindegewebes durch Lymphocyten in grösserem Maßstabe stattgefunden hat, was nicht selten der Fall ist, kann die fragliche Grenze fast verwischt werden. Hebt sich dann die oberflächliche Schicht der Thymus — die Randschicht — wie das auch nicht selten vorkommt, mit deutlich epithelialeem Aussehen von der unterliegenden kleinzelligen Rinde scharf ab, so wird leicht eine subepitheliale Lage des Organs vorgetäuscht. Die Verwendung geeigneter Färbungen — *Hansens* oder *Mallorys* Bindegewebsfärbungen — gibt aber auch unter solchen Verhältnissen raschen Aufschluss.

Es zeigt sich dann, dass das Organ auf lange Strecken ohne jedwede scharfe Grenze unter allmählicher Verdünnung seiner Randpartien in das umgebende Epithel übergeht. Da letzteres gewöhnlich auch mehr oder weniger mit Lymphocyten durchsetzt ist, fehlt es unter solchen Umständen häufig an jeder scharfen Organgrenze dem umgebenden Epithel gegenüber<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Eine lymphoide Infiltration des die Thymus umgebenden Epithels ist in sehr wechselndem Maße zu finden. Bei gewissen Spezies wie bei *Cyprinus carassius* ist sie regelmässig und sehr ausgeprägt vorhanden, so dass eine scharfe Begrenzung des Organs nicht festzustellen ist. Sie greift dann auf das Kiemengebiet oftmals in seiner ganzen Ausdehnung über. Man könnte an solchen Objekten versucht sein, an die von *Beard* (1894) einmal ausgesprochene

Auf anderen Strecken aber schiebt sich das Bindegewebe unter keilförmiger Verjüngung in die Randpartie hinein, wodurch hier die Trennung in Oberflächenepithel und eigentliches Thymusparenchym markiert wird. Die gegebenen Bilder liefern hierfür Beispiele in Fig. 5A u. B, Taf. I. Es finden sich demnach hier dieselben Verhältnisse wieder, die bei *Cyprinus* als erste einleitende Stadien des Abtrennungsprozesses dienen. Ein tieferes Eindringen der peripheren Bindegewebskeile findet aber nicht statt, es bleibt zeitlebens bei diesen ersten Vorbereitungen einer Abtrennung.

Meistens zeigt sich das subthymische Bindegewebe an der Grenze gegen das Organ deutlich verdichtet zu einer Art Basalmembran. Nicht selten zeigt diese eine mehr oder weniger deutliche Fibrillierung, und auch wo eine solche nicht zu erkennen ist, kann man Stellen finden, wo die sonst anscheinend homogene Membran durch durchtretende Zellen, meistens Lymphozyten, in feine Lamellen zerlegt oder sogar in Fibrillen zersplittert ist und dadurch ihre nicht homogene Beschaffenheit zur Anschauung bringt.

Dem anliegenden Thymusparenchym gegenüber verhält sich nun das Bindegewebe und die Basalmembran verschiedentlich. Am einfachsten gestalten sich die Verhältnisse bei *Siphonostoma*. Hier ist die Grenze zwischen den beiden Geweben meistens glatt und eben (Taf. I, Fig. 9 und 12). Erst bei älteren Tieren, und zwar auch hier recht spärlich, sieht man regelmässig einzelne Gefässe mit dünnem umgebendem Bindegewebsmantel in das Organ eindringen. Demgemäss ist die Verbindung zwischen Thymus und Bindegewebe wenig fest. Bei der Fixierung trennen sie sich oftmals auf längere Strecken glatt voneinander.

Bei den meisten Spezies wiederum dringen zahlreiche gefässführende Bindegewebszüge in das Parenchym ein (Taf. III, Fig. 25—27, 29). Indem sie nicht selten mit regelmässigen Zwischen-

---

Vermutung zu denken, dass der Thymus die Aufgabe zukomme, einerseits die Kiemen gegen Bakterien zu schützen, andererseits absterbende Kiementeile phagocytotisch zu entfernen. Anzeichen einer nennenswerten Auswanderung in die Kiemenhöhle hinein sind aber auch dann nicht zu finden.

Bei den untersuchten Meerfischen ist diese Infiltration des umgebenden Epithels meistens sehr geringfügig. Ob hier wirklich ein durchgehender Unterschied zwischen verschiedenen Arten, je nach ihrem Aufenthalt in mehr oder weniger reinem Wasser, vorliegt, lasse ich vorläufig unentschieden.

räumen wiederkehren, bewirken sie bisweilen eine Art unvollständiger Teilung des basalen Parenchymgebiets in follikelähnliche halbrunde Bezirke. Im jüngeren Alter zeigen diese Bindegewebszüge in der Regel den Charakter hoher Schleimhautpapillen. Jenseits der Papillenspitze kann man dann allerdings häufig die Gefässe nach der Oberfläche hin verfolgen. In Mallory-Präparaten zeigen sie sich hier mit einer feinen blauen Konturlinie an jeder Seite, aber ohne jede Bindegewebsadventitia. In älteren Tieren haben auch diese oberflächlichen Strecken der Blutbahn eine bindegewebige Adventitia erhalten, und es ist damit das Organ von einem System anastomosierenden, nicht selten gegen die Oberfläche arkadenförmig umbiegender gefässführender Bindegewebsstränge durchzogen. Normalerweise liegen diese arkadenförmigen Schlingen an der Grenze zwischen der Thymusrinde und der Randschicht; nur selten dringen sie in letztere ein. In diesem Niveau ist es, wo die Lostrennung des Organs bei *Cyprinus* stattfindet und diese Trennung wird offenbar teilweise durch eine Vergrösserung der fraglichen Bindegewebszüge bewirkt. Eine solche Vergrösserung kommt nun, wie im Abschnitte 5 näher beschrieben werden soll, auch bei anderen Spezies vor. Ich möchte auch hierin eine Analogie mit den Verhältnissen bei *Cyprinus*, gewissermassen die Einleitung einer niemals zum Abschluss kommenden Lostrennung des Organs von der Oberfläche erblicken.

Im allgemeinen sind diese „Gefässkanälchen“, wie ich der Kürze halber diese interparenchymatösen, gefässführenden Bindegewebszüge nennen will, reichlicher vorhanden in den dickeren zentralen Bezirken einer Thymus, als in ihren dünneren Randpartien, reichlicher bei grösseren Fischarten mit voluminöserer Thymus, als bei kleineren Formen. Besonders reichlich habe ich die Vaskularisierung bei grösseren Individuen von *Esox*, *Lota*, *Perca* und *Salmo* gefunden. Hier sind die Gefässkanälchen oftmals recht reichlich verzweigt und miteinander derart verbunden, dass ein recht dichter, das Organ durchziehender Gefässplexus entsteht.

Auch bei *Anguilla* kommt etwas darartiges vor. Wie schon oben angedeutet, geschieht aber die Verbreitung eines grossen Teils der Gefässkanälchen von einem leistenförmig in die Mitte des Organs einschneidenden Hilusbindegewebe, von dem zahlreiche Gefässkanälchen fächerförmig ausgehen. In die vordere Hälfte

des Organs, wo das Hilusbindegewebe fehlt, und in die dünnen Randpartien dringen die Gefässkanälchen mehr vereinzelt hinein.

In den zapfen- bis keulenförmigen Thymusdrüsen treten Gefässe von allen Seiten hinzu. Besonders zahlreich angehäuft finden sie sich aber am tiefsten Ende, von wo aus Züge axialer Gefässkanälchen das Organ in seiner ganzen Länge durchziehen.

Beim Eindringen in die Gefässkanälchen behält das subthymische Bindegewebe sein charakteristisches Gefüge bei. Es ist in der Nähe der Gefässe locker und meistens mit zahlreichen Lymphozyten — auch eosinophile Zellen kommen in der Regel in beträchtlicher Zahl vor — durchsetzt, verdichtet sich aber an der Oberfläche zu einer dem Parenchym anliegenden Basalmembran, welche eine Fortsetzung der entsprechenden, das Organ abgrenzenden Bildung ausmacht. Nicht selten kommen zwei oder mehrere Gefässe in demselben Kanälchen vor. Sie sind meistens dünnwandig ohne deutlichen Unterschied im Bau.

Im Querschnitte der Kanälchen zeigt sich das Bindegewebe konzentrisch um die Gefässe angeordnet, und das Kanälchen mit den zahlreichen in konzentrischen Zügen angeordneten Kernen gibt dann ein Bild, das dem der Hassallschen Körperchen bei den Säugern nicht ganz unähnlich aussieht und mit diesen auch von Prymak (1902) verwechselt worden ist. Die Verfolgung solcher Bilder an Mallory-gefärbten Schnittreihen enthält bald ihren wirklichen Charakter.

#### Das Thymusparenchym.

Das eigentliche Parenchym lässt am ausgebildeten, nicht involvierten Organe drei deutliche Strukturbezirke erkennen. Einer folgt genau der freien, der Kiemenhöhle zugewandten Oberfläche des Organs; ein anderer liegt an der Bindegewebsgrenze und erstreckt sich von dort an mehr oder weniger tief in das Innere des Organs hinein; diese beiden in der Regel protoplasmareicheren Schichten werden durch eine zwischenliegende, kernreichere getrennt. Sowohl in der Struktur, wie in ihrem Verhalten bei den Involutionsprozessen ähnelt die äusserste Schicht der Randschicht der übrigen Vertebratenthymus, die intermediäre der Rinde und die tiefste dem Mark. Infolge dieser unzweifelhaften Analogie verwende ich in angegebener Weise die betreffenden Benennungen.

Den gleichbenannten Schichten z. B. der Säugerthymus homolog sind die fraglichen Schichten allerdings nicht. In jenen entwickelt sich ja die Randschicht aus den dem Bindegewebe am nächsten liegenden Retikulumzellen, das Mark aber differenziert sich, wo die ursprünglich hohle Thymusanlage ihre Lichtung hatte, d. h. der freien Oberfläche des Epithels entsprechend; also wie man sieht, eine Schichtung, die geradezu die entgegengesetzte der der Teleostierthymus ist.

Die Randschicht hat wie die gleichgenannte Schicht anderer Thymi eine epitheliale Beschaffenheit, wechselt aber im Aussehen für verschiedene Spezies, ja sogar, wenn auch innerhalb engeren Grenzen, für verschiedene Individuen derselben Spezies nicht unwesentlich.

Nicht selten ist sie mehrschichtig; mehrere Lagen platter Zellen decken einander, oder auch ist nur das oberflächlichste Zellenstratum platt, die unterliegenden Zellen sind dicker bis polygonal. Eine solche geschichtete Beschaffenheit findet man z. B. bei *Esox* und *Salmo* (Taf. II, Fig. 16 u. 17). Bei anderen Arten, z. B. *Siphonostoma*, ist die Schicht an dem vertikalen Durchschnitte durch eine einzige Reihe platter bis kubischer Zellen vertreten.

Die Randschicht mag nun ein- oder mehrschichtig sein, immer findet man Schleimzellen in ihr eingestreut. Ihre Zahl wechselt ausserordentlich individuell. Bald findet man sie nur ganz vereinzelt, bald bilden sie der Oberfläche entlang eine fast ununterbrochene Reihe. Diese Variationen scheinen in nahem und direktem Verhältnis zu denen zu stehen, die das die Thymus umgebende Epithel zeigt; wo dies reichliche Schleimzellen besitzt, ist gewöhnlich das Gleiche auch bei der Randschicht der Fall und vice versa.

Auch die Formen und die Lage der fraglichen Zellen stimmen mit denen des umgebenden Epithels nahe überein. Nur in der Grösse stehen sie denselben gewöhnlich etwas nach. Man findet also beiderorts dieselben Formen von geschlossenen und offenen Zellen mit Schleimkörnchen, mit netzförmigem Schleimkoagel im Inneren oder mit fast leerer Theca und schmalen bis zitronenförmigen Zellen mit dickem Protoplasmamantel und Schleimkörnchen im Innern. Auf die letztgenannte Form, die ich reichlicher im Mark angetroffen habe, komme ich noch weiter unten

zurück. Immer ist der Kern der Schleimzellen in der Randschicht basalwärts verschoben, und wo ein Stoma vorhanden ist, gehört es dem oberflächlichen Ende der Zelle an.

Bei einigen Spezies (z. B. *Labrus* und *Siphonostoma*) kommen in der Randschicht vereinzelt grosse kubische Zellen vor, die durch ein dichtes, von Eosin stark färbbares Protoplasma ausgezeichnet sind. Da diese Zellen in der Thymus relativ spärlich, in der Epithelbekleidung der Kiemen ein reichlich und regelmässig vorkommender Bestandteil sind, so liegt kein Grund vor, sie als ein für die Thymus charakteristisches Element zu betrachten.

Bei *Esox*, aber bei keiner der übrigen untersuchten Arten, habe ich in der Thymus und zwar vor allem, wenn auch nicht ausschliesslich, in der Randschicht, homogene Kügelchen angetroffen, die in Homogenität, Grösse und Färbbarkeit eine gewisse Ähnlichkeit mit den kernlosen roten Blutkörperchen der Säuger darbieten. Sie färben sich mit Hämatoxylin-Eosin rot, mit Malloryfärbung gelb, mit Benda färbung violett. Sie kommen sowohl inter- wie intrazellulär vor. An der freien Oberfläche der Thymus sieht man sie nicht selten als ballon- oder hantelförmige Tropfen zwischen den platten Zellen hervorquellen, Bilder, die meistens so zahlreich und auffallend sind, dass sie nicht umhin können, die Aufmerksamkeit auf sich zu lenken. Über ihre Bildungsart und Bedeutung weiss ich nichts näheres anzuführen. Für die Thymus sind sie jedenfalls auch nicht eigentümlich, denn sie kommen auch im umgebenden Epithel, wenngleich spärlicher, vor.

Endlich habe ich in der Randschicht der Thymus von *Gobius* grobkörnige, drüsenartige Zellen in wechselnder Zahl angetroffen. Bald sind sie geschlossen, bald sind sie nach der Art der Becherzellen am oberflächlichen Ende offen. Die Körnchen sind ausgeprägt acidophil, und die Zellen unterscheiden sich schon dadurch von den Schleimzellen, die auch in dieser Thymus regelmässige Vorkommnisse sind. Auch sie sind der Thymus nicht ausschliesslich angehörig, sondern im umgebenden Kiemenhöhlenepithel gleichfalls anzutreffen.

Bemerkenswert ist die geringe Zahl der in der Randschicht vorkommenden Lymphozyten. Fast niemals habe ich Bilder angetroffen, die auf ein Durchwandern solcher Zellen und ein Austreten in die Kiemenhöhle hindeuten.

Das epitheliale Aussehen der Randschicht, insbesondere wo sie durch eine kontinuierliche Reihe von Schleimzellen eine direkte Fortsetzung des gleich gebauten Epithels der Umgebung bildet, ladet in vielen Fällen beim ersten Anblicke geradezu dazu ein, jene Schicht als die alleinige Fortsetzung dieses Epithels und die Rinde und das Mark als ein subepitheliales Gewebe zu betrachten. Das Studium eines bindegewebsgefärbten Präparates lässt aber unschwer erkennen, dass die Grenze zwischen Epithel und Bindegewebe tiefer zu suchen ist. Geht man mit stärkeren Vergrößerungen den Bildern nach, so gelingt es ferner, an der Grenze zwischen Randschicht und Rinde geeignete Stellen zu finden, wo man von Zellen jener Schicht Ausläufer in diese eindringen sieht, die sich mit den Fortsätzen der Retikulumzellen der Rinde verbinden, die Einheitlichkeit der beiden Schichten also dokumentierend.

An der genannten Grenze biegen, wie schon oben gesagt wurde, die Gefässkanälchen gewöhnlich aus ihrer aufsteigenden Richtung in eine der Oberfläche parallele ein. Zwar sieht man nicht ganz selten solche Kanälchen, die ganz in der Randschicht liegen, aber fast immer scheint es sich dann um Involutionvorgänge zu handeln, durch welche die Randschicht eine Verdickung erfahren hat.

Die Rinde nimmt je nach der Form des Organs ein verschiedenes Gebiet ein (Taf. I, Fig. 1—12). Wo das Organ linsenförmig ist, fehlt es an seinen Randpartien meistens gänzlich an Mark; die Rinde erstreckt sich also hier bis an das Bindegewebe und ist relativ dick. Im Zentrum nimmt das Mark einen Bezirk wechselnder Dicke ein; nicht selten wölbt es sich über die Bindegewebsgrenze kuppelförmig hinaus. Die Rinde wird hierdurch in der Mitte des Organs verhältnismässig dünn.

Wo das Organ etwas voluminöser ist, zeigen die Rinde und das Mark eine prinzipiell gleichartige Verteilung, indem letzteres von dem tiefsten Ende des Organs mehr oder weniger weit nach seiner Mitte hin vordringt, an drei Seiten von der Rinde umgeben (Taf. I, Fig. 6, 7 und 10).

Nur wo die Thymus stark in die Tiefe gewachsen ist und eine Kolben- bis Keulenform angenommen hat, gestalten sich diese Verhältnisse etwas komplizierter. Wie die nach Cyprinus gezeichneten Bilder Taf. I, Fig. 4 B und C an die Hand geben, ist die Rinde vorzugsweise an den beiden Enden des Organs

angehäuft, und aus ihr besteht auch der plattenförmige Teil desselben, während das Mark der mittleren Strecke angehört. Es nimmt aber diese Strecke nicht in ihrer ganzen Dicke ein, sondern dringt an der kaudalen und medialen Seite ein, an der kranialen und lateralen Fläche eine dünne Rindenschicht übrig lassend, welche also eine Verbindung zwischen den mächtigeren endständigen Rindenpartien bildet.

Im Bau stimmt die Rinde mit der der höheren Vertebraten recht genau überein. Es kommt auch hier ein zelluläres Retikulum vor, in dessen Maschen Lymphozyten meistens in grosser Menge eingelagert sind. Manchmal sind die Lymphozyten so zahlreich und die Retikulumfasern so fein, dass vom ganzen Rindenretikulum hauptsächlich die ovalen, relativ chromatinarmen Kerne mit nächstumgebendem Protoplasma zu sehen sind; dies ist z. B. das regelmässige Verhältnis bei *Siphonostoma*. Es ist aber nur nötig, dass eine accidentelle Involution hinzugekommen ist, wodurch die Lymphozytenzahl reduziert wurde, um das Rindenretikulum blosszulegen. Auch an schwierigen Objekten wie das genannte, pflegt übrigens an den dünneren Rändern des Organs, wo das Retikulum nicht so stark distendiert ist, und wo ein Übergang zum gewöhnlichen, wenn auch manchmal lymphozyten infiltrierten Epithel sich vollzieht, das Wahrnehmen der Retikulumzellen in ihrer ganzen Ausdehnung an dünnen Schnitten ohne Mühe zu gelingen.

Bei anderen Spezies — und hier sind *Salmo* (Taf. II, Fig. 16 und 17), *Zoarces* und vor allem *Centronotus* zu nennen — ist das Rindenretikulum mehr grobfaserig, so dass es an dünnen Schnitten unschwer durch die ganze Rinde zu verfolgen ist, und auch sein Zusammenhang einerseits mit den Zellen der Randschicht, andererseits mit dem Retikulum des Marks sich ohne weiteres feststellen lässt.

In ganz jungen Stadien haben die Retikulumzellen einen rein protoplasmatischen Charakter. Wie im Marke, tritt aber früher oder später eine eigentümliche Faserdifferenzierung in ihrem Protoplasma auf. Da dieselbe mit der des Markes nahe übereinstimmt, und da sie im Marke dem Studium meistens viel zugänglicher ist, so verschiebe ich die Beschreibung, bis von dem Marke gehandelt werden wird.

Die Lymphozyten der Teleostierthymus sind sehr klein und protoplasmaarm. Ihr Kern zeigt bisweilen eine eigentümliche und charakteristische Anordnung des reichlich vorhandenen Chromatins. Es findet sich meistens eine zentrale Chromatinanhäufung; von ihr geht eine Anzahl speichenförmiger Chromatintrabekel bis zur Kernmembran, wodurch der Kern ein durchlöcherteres, radähnliches Aussehen gewinnt. Von den für die Menschenlymphozyten beschriebenen Radkernen unterscheiden sich diese durch die grazilere Gestaltung der Chromatinzüge. Besonders deutlich habe ich diese Kernstruktur in Lymphozyten von *Anguilla* gefunden.

Wie ich früher (1905) für die Vogelthymus beschrieben habe, findet man auch bei den Teleostiern fast regelmässig eine wechselnde Zahl „tingibler Körperchen“ um gewisse Retikulumkerne der Rinde angehäuft. Sie zeigen dieselben verschiedenen Stadien herabgesetzter Färbbarkeit und fortschreitender Auflösung, wie Rudberg (1907, pag. 139—40) für die Röntgeninvolution der Thymus beschrieben hat. Im Lichte seiner Erfahrungen dürften diese Bilder mit einer gewissen Sicherheit dahin zu deuten sein, dass es sich um Trümmer von Lymphozytenkernen handelt, welche in die Retikulumzellen aufgenommen worden sind und dort aufgelöst werden.

In diesem Zusammenhange sind auch einige in den nach Benda gefärbten Präparaten fast regelmässig vorkommende Bilder erwähnenswert. Es wird in solchen Präparaten eine grössere oder kleinere Zahl der Lymphozyten dadurch hervorgehoben, dass ihr Protoplasma eine ganz feine und dichte Körnelung aufweist. Das Protoplasma bildet dann im Bilde einen ganz schmalen dunklen Ring um den meistens schwächer als normal gefärbten Kern herum. Auch bei anderen Tinktionen zeichnen sich die betreffenden Kerne durch schwächere Färbung aus. Die Menge der also modifizierten Lymphozyten steht in einer direkten Relation zur Zahl vorhandener tingibler Körperchen. Es will mir scheinen, als ob diese Bilder die Einleitungsstadien desselben Prozesses wären, der später in den Zerfall der Lymphozyten und die Bildung und Auflösung tingibler Körperchen ausläuft.

Das Mark. Das charakteristische Merkmal des Marks ist hier wie immer die Hypertrophie der Retikulumzellen. Mit der Vergrösserung ihres Volums sind die Retikulumzellen des Marks einander näher gerückt. Meistens liegen sie allerdings so locker,

dass ihre ästige Form und ihre gegenseitigen Verbindungen noch deutlich hervortreten (Taf. II, Fig. 17). Bald legen sie sich streckenweise dicht aneinander, wodurch Gruppen oder Züge epithelialen Aussehens entstehen (Taf. I, Fig. 11), bald wiederum kann fast das ganze Mark solchergestalt einen epithelialen Charakter erhalten. Die Anordnung mag die eine oder die andere sein, fast immer lässt sich der Zusammenhang der Markzellen mit den Retikulumzellen der Rinde unschwer nachweisen.

Unter den sternähnlichen und eckigen Zellenformen, die die Hauptmasse des Marks ausmachen, finden sich fast immer mehr rundliche Formen. Die Mehrzahl derselben zeigt in der Regel bei näherer Besichtigung auch Fortsätze, die sich mit denen der übrigen Markzellen verbinden. Bisweilen scheinen solche Verbindungen zu fehlen, was am häufigsten bei den grössten Zellen dieser Art der Fall ist.

Der Leib dieser Zellen zeigt meistens einen ausgeprägt fibrillären Bau. Häufig zeigen die Fibrillen eine mehr oder weniger ausgeprägte Querstreifung, wodurch die Zellen den von den Thymusdrüsen anderer Vertebraten wohlbekannten Typus der myoiden Zellen annehmen.

Ein vorzugsweises Vorkommen solcher myoiden Zellen in der Nähe der Gefässe, wie man es für die Vogelthymus, und wie ich glaube, auch hier mit Unrecht behauptet hat, lässt sich nicht feststellen. Vielmehr habe ich solche Zellen unter Umständen (speziell bei *Siphonostoma*) in Thymusdrüsen angetroffen, wo Gefässe im Innern des Organs überhaupt nicht vorhanden waren.

Zu der anderorts und für andere Tierklassen gegebenen Schilderung der myoiden Zellen (Hammar 1905) habe ich hier recht wenig Neues hinzuzufügen. Die rundlichen Zellen überwiegen an Zahl. Hier zeigen die Fibrillen dieselbe knäuelartige Anordnung konzentrischer, ineinander geflochtener Züge, wie z. B. beim Frosch; ein Übertreten einzelner Fibrillen bzw. Fibrillenbündel in die Zellenfortsätze kommt auch hier vor. Die Menge des undifferenzierten Protoplasmas ist aber bei den Teleostiern verhältnismässig viel grösser, als ich sie sonst gefunden habe. Die in den myoiden Zellen des Frosches fast regelmässig vorkommenden, oftmals sehr grossen Vakuolen lassen sich bei den Teleostiern fast gar nicht wiederfinden. Die auf ihr Vorkommen begründete Ansicht von *ver Eecke* (1899), nach der den frag-

lichen Zellen eine sekretorische Aufgabe zukommen sollte, lässt sich deshalb hier ebensowenig wie für die Vögel aufrecht erhalten.

Während die rundlichen Formen der myoiden Zellen bei keiner der von mir untersuchten Spezies fehlen, so scheinen die bei den Vögeln so gewöhnlichen länglichen, fadenähnlichen Formen bei den meisten Teleostiern ausserordentlich selten zu sein. Ich habe solche allerdings in einigen Stadien von *Anguilla* und *Centronotus* angetroffen, und bei *Gobius* sind solche Bildungen auffallend häufig. Hier bilden sie im Marke nicht selten ganze Komplexe eigentümlichen Aussehens und nicht unbedeutenden Umfanges. Bald flechten sich eine Zahl fadenartiger Gebilde derart zusammen, dass ein myoider Plexus entsteht, welcher an die Anordnung der Muskelfasern im Myokard etwas erinnert (Taf. I, Fig. 15), bald bilden sie mit rundlichen Formen zusammen wahrhafte Knäuel (Taf. III, Fig. 36). Meistens ist an der einen oder anderen Seite der Zusammenhang mit dem Retikulum auch unter solchen Verhältnissen zu sehen.

Zwecks einer Diskussion der histogenetischen Stellung der myoiden Zellen komme ich in der nächsten Abteilung auf sie nochmals zurück.

Abgesehen von diesen in vereinzeltten Zellen vorkommenden, meistens reichlich angehäuften Fibrillen kommt bei sämtlichen darauf untersuchten Arten eine Fibrillendifferenzierung verschiedener Anordnung in den typischen Retikulumzellen vor. Es handelt sich (Taf. III, Fig. 37 und 38) um feine, ziemlich stark lichtbrechende Fäserchen, die in mehr geradem Verlauf oder in weiten Bögen gehend, das Retikulum durchziehen. Sie liegen deutlich intraprotoplasmatisch und durchziehen das Retikulum derart, dass sie vom Fortsatz einer Zelle in den damit zusammenhängenden Fortsatz der nachbarlichen übergehen. Sie sind in jeder Zelle nur in spärlicher Zahl vorhanden. Auf längeren Strecken ihres Verlaufs erscheinen sie als ungeteilte, glatte und gleich breite Bildungen. In der nächsten Umgebung eines Retikulumkernes angelangt, weichen die Fibrillen aneinander; auch scheinbar homogene Fäserchen zersplittern sich in feinere Fibrillen. Der Kern wird dermassen von ziemlich zahlreichen Fibrillen umfasst, welche sich jenseits des Kerns wiederum zu einer kleineren Zahl etwas gröberer Fasern zusammenschliessen können.

Wie schon oben angedeutet, beschränken sie sich nicht auf die Markzellen, sondern gehen von ihnen kontinuierlich auf die Retikulumzellen der Rinde über, obgleich die Fibrillen hier wegen des grösseren Zellenreichtums und der grösseren Dichtigkeit des Gewebes nicht selten schwieriger zu verfolgen sind.

Da die Richtung der Fortsätze der Retikulumzellen im Mark recht oft eine mehr oder weniger vertikale ist, so haben die fraglichen Fibrillen hier nicht selten eine ähnliche aufsteigende Richtung, sonst gehen sie zum grössten Teil scheinbar regellos. Nur ist das durch sie gebildete Gitterwerk immer ein sehr undichtes, und zwischen den also differenzierten Retikulumzellen scheinen regelmässig solche ohne deutliche Fibrillendifferenzierung in nicht unbeträchtlicher Zahl vorzukommen.

Mit Bindegewebsfärbungen färben sich diese Fibrillen nicht, und sie unterscheiden sich schon dadurch von den Retikulinfasern der echten lymphoiden Gewebe. Am besten treten sie an Bendapräparaten nach Flemmingfixierung und zwar mit schöner, violetter Färbung hervor; sie sind aber nach den verschiedensten Färbungen zu sehen, wenngleich meistens ohne besondere Farbdifferenzierung.

Es ist nun eine Beobachtung, die für die Frage nach der Deutung der myoiden Zellen gar nicht ohne Belang ist, dass die hier beschriebenen Fibrillen der typischen Retikulumzellen in Ausnahmefällen eine zwar nicht auffallende, aber dem geschulten Auge deutliche Querstreifung zeigen.<sup>1)</sup> Ich habe solche Bilder besonders bei älteren Individuen von *Anguilla* angetroffen (Taf. III, Fig. 38). Hier habe ich sogar Verbindungen zwischen den quergestreiften Fibrillen der Retikulumzellen und denen der myoiden Zellen an einzelnen Stellen wahrnehmen zu können geglaubt!

Diese Retikulumbfibrillen scheinen sich bei gewissen Spezies relativ früh, bei anderen später und sogar erst bei annahender Altersinvolution herauszubilden. Obgleich sie meistens bei älteren Individuen stärker ausgeprägt sind, lassen sie sich deshalb nicht als eigentliche Altersphänomen deuten.

---

<sup>1)</sup> Eine entsprechende Fibrillendifferenzierung in den Retikulumzellen habe ich bei gewissen Vögeln (z. B. *Corvus cornix* und *Sturnus vulgaris*) wahrnehmen können. Auch hier sind die Fibrillen bisweilen von quergestreifter Beschaffenheit.

Regelmässig, obwohl schon individuell an Zahl stark wechselnd, kommen Schleimzellen im Mark vor. Bisweilen nehmen sie an der Begrenzung von Markzysten teil; meistens bieten sie aber dasselbe auffallende Bild von mitten im Gewebe eingestreuten Schleimzellen, wie ich es anderswo (1905, pag. 59) für die Froschthymus beschrieben habe. Das Sonderbare des Bildes wird in der Teleostierthymus dadurch noch erhöht, dass die fraglichen Zellen alle möglichen Stellungen einnehmen und oft geradezu verkehrt liegen, d. h. mit dem kernführenden Ende nach der freien Oberfläche des Organs hin, das Stoma nach dem Bindegewebe zugekehrt. Öfter als beim Frosch habe ich Verbindungen zwischen den Schleimzellen und den umgebenden Retikulumzellen gefunden (Taf. III, Fig. 35).

Bemerkenswert ist, dass relativ selten Bilder von offenen Zellen mit austretendem Sekret angetroffen wurden. Wo sie zu sehen waren, liessen sich zweifelsohne dieselben Zweifel bezüglich der präformierten Beschaffenheit des Bildes geltend machen, wie sie in neuerer Zeit betreffs der Becherzellen laut geworden sind. Dass ein Austreten des Schleims in die Retikulummaschen — es mag sich nun auf die eine oder andere Weise vollziehen — wirklich stattfinden kann, davon habe ich mich dank des Vorkommens freier Schleimklumpen überzeugen können. Zahlreich sind solche Bilder freien Schleims allerdings nicht. Vielleicht liegt die Erklärung hierfür in der von Rudberg festgestellten phagozytenähnlichen Wirksamkeit der Retikulumzellen. In der Tat habe ich solche Zellen angetroffen mit einer diffusen, nicht körnigen oder fädigen Inhaltsmasse, die die Basophilie des Schleims zeigen, nur gewöhnlich mit einem weniger hellen, schmutzigen Ton der Färbung; besonders treten solche Bilder nach der Malloryfärbung auf. Ich bin geneigt, in ihnen den Ausdruck eines durch Phagozytose sekundär mit Retikulumzellen einverleibten Schleims zu sehen.

Es verdient eine spärlich, aber recht regelmässig vorkommende Zellenform hier erwähnt zu werden, die ich zur Formengruppe der Schleimzellen rechnen zu müssen glaube. Es sind Zellen ovaler, zitronenförmiger oder noch etwas mehr langgezogener Gestalt, gewöhnlich mit dem kleinen, stark färbaren Kern am einen Pole (Taf. III, Fig. 34). Die Oberfläche der Zelle ist durch eine dicke, stark lichtbrechende und färbbare,

wohl protoplasmatische Aussenschicht, die fast mit einer Knorpelkapsel verglichen werden kann, charakterisiert. Im Innern findet sich eine Höhle, die von einem protoplasmatischen Retikulum durchzogen sein kann. In der Höhle bezw. in den Maschen des Retikulums liegen gleichförmige, regelmässig verteilte Körnchen, die im Querschnitte rund aussehen, im Längsschnitte aber nicht selten eine Komma- oder sogar eine Knopfnadelform haben. Diese Körnchen zeigen meistens eine deutliche Basophilie und färben sich dann dem Schleim ganz ähnlich. In anderen Fällen habe ich sie freilich ohne jene mehr spezifische Färbbarkeit — azidophil — gefunden. Da solche Zellen, wie oben gesagt, auch in der Randschicht unter den dort befindlichen Schleimzellen anzutreffen sind, bin ich geneigt, diese recht sonderbaren Bilder zum Formenzyklus der Schleimzellen zu rechnen, und zwar denke ich mir sie als Spätformen der retrograden Metamorphose solcher Zellen.

Im Marke kommen auch nicht allzu selten grosse, syncytiumartige, vielkernige Riesenzellen vor. Mitunter schliessen sie tingible Körperchen oder Schleim ein (Taf. III, Fig. 31), was ich, auf die Rudbergschen Erfahrungen gestützt, als Zeichen einer stattgefundenen Phagozytose aufzufassen geneigt bin.

Bilder, die mit echten Hassallschen Körperchen zu vergleichen sind, finden sich in der Teleostierthymus recht selten. Bisweilen findet man Stellen, wo sich eine oder einige der Retikulumzellen einer grösseren rundlichen Zelle mit oder ohne myoiden Charakter, — bisweilen sogar einer Schleimzelle (Taf. III, Fig. 33 A — derart angefügt haben, dass eine Art konzentrischen Zellenkomplexes dadurch entstanden ist. Mehr als eine zufällige Ähnlichkeit, glaube ich aber, bedeutet dies nicht. Wenigstens habe ich die für die echten Hassallschen Körperchen so kennzeichnende Degeneration der zentralen Zellen nicht angetroffen.

Da grössere konzentrische Komplexe von Prymak (1902) für die Teleostierthymus als konzentrische Körperchen beschrieben worden sind, so glaube ich, wie schon oben angedeutet, dass eine Verwechslung mit quergeschnittenen Gefässkanälchen vorliegt. Die Spärlichkeit, bezw. das Nichtvorkommen der Hassallschen Körperchen ist früher sowohl von Maurer wie von Schaffer betont worden.

Cystenbildungen gewöhnlich mässigen Umfangs kommen regelmässig, wenn auch nicht zahlreich, im Parenchym vor. Es

scheint mir, als entstünden sie nicht immer auf dieselbe Weise. Einmal scheinen sie durch einen solchen Zerfall zirkumskripter Partien des Parenchyms zu entstehen, wie ich ihn früher (1905) schon unter dem von Namen Sequesterbildung beschrieben habe. Zweitens aber scheinen mir gewisse Bilder darauf hinzudeuten, dass Hohlräume auch ohne einen solchen Zerfall lediglich durch starke Ansammlung von Lymphozyten in einer Retikulummasche und durch einen näheren Zusammenschluss der umgebenden Retikulumzellen um die Zellenanhäufung herum entstehen können. Ist diese meine Auffassung richtig, so könnte man *Sequestercysten* und *Distensionscysten* unterscheiden, aber nur in der Bildungszeit. Haben sich die umgebenden Zellen einmal in epithelialen Verband zusammengeschlossen, so gibt weder die Struktur der Wand noch die Beschaffenheit des Cysteninhalts in der Regel mehr einen sicheren Anhalt für die Beurteilung der Entstehungsart ab.

Die Wandzellen einer solchen ausgebildeten Cyste haben meistens kubischen bis zylindrischen Charakter. Flimmerzellen sind unter ihnen relativ selten; Zellen mit Kutikular- oder Bürstensaum und Schleimzellen sind die gewöhnlichsten Vorkommnisse (Taf. I, Fig. 14). Entsprechend den früher (Hammar 1905) beschriebenen Flimmercysten und Flimmerkrateren habe ich in der Teleostierthymus, wengleich nicht besonders spärlich, ähnliche mit mit kurzen Bürsten ausgekleidete Höhlungen — *Bürstencysten* und *Bürstenkrateren* — angetroffen.

Bei einem 125 mm langen Exemplar von *Centronotus gunnellus* habe ich ein eigentümliches Bild an der freien Oberfläche der Zellen einer Cyste angetroffen (Taf. I, Fig. 13), dessen Gegenstück ich weder früher noch später gesehen habe. Im Profilbilde boten die Zellen eine grobe kutikulaähnliche Grenzlinie dar, über welche sich ganz kurze Härchen erhoben. Im Oberflächenbild zeigte aber jedes Zellenende eine Serie regelmäßig angeordneter Linien, die parallel den Zellenkonturen, die eine innerhalb der anderen, verliefen und dadurch ein System konzentrischer eckiger Ringe bildeten. Diese Linien waren stark lichtbrechend, ob sie den „Bürsten“ entsprachen, oder ob eine ihnen entlang vorkommende schwache Punktierung eine Einpflanzung von Härchen auf die gerippte Oberfläche der Zelle andeutete, war bei der Feinheit des Bildes nicht sicher zu unterscheiden.

Im Anschluss an die Besprechung der Cysten des Parenchyms ist auch einiger cystartiger Bildungen, die ich spärlich bei Labrus, zahlreich aber bei Gobius angetroffen habe, Erwähnung zu tun. Beim letzteren kamen sie in der Hälfte sämtlicher untersuchten Individuen ohne Rücksicht auf die Körpergrösse vor; bald war eine einzige im ganzen Thymusgebiet vorhanden, bald wurden sie in mehrfacher Zahl angetroffen. Die grösste Zahl, die ich im Anschluss an eine und dieselbe Thymus gefunden habe, ist sieben.

Es handelt sich meistens um kleine, von hohem Zylinderepithel begrenzte Bläschen (Taf. III, Fig. 28—30), die häufig nur an einem Schnitte, oder ein paar, eine Lichtung zeigen. Seltener haben sie den Charakter von kurzen, schwachverästelten blinden Schläuchen. Ihr Inhalt ist bald ein lockeres Kongel, bald sind sie durch Lymphozyten ausgefüllt. Meistens liegen sie im subthymischen mit Lymphozyten reichlich durchsetzten Bindegewebe.

Die Beschaffenheit der Epithelien — die allerdings einen Bürstensaum nicht besitzen — konnte an Reste aberranter Kanälchen der unfern gelegenen Nieren denken lassen. Die Präparate geben indessen gar keinen Anhaltspunkt zu einer solchen Deutung. Dagegen kommen Bilder vor, die auf eine Beziehung zur Thymus hinzudeuten scheinen. Mehrmals habe ich nämlich bei Gobius epitheliale Hohlgebilde gefunden, die mit ihrem oberflächlichen Ende die Basalmembran durchbohren und somit teilweise in die Thymus hineinragen. Ein solcher Fall ist in Fig. 30 abgebildet worden. In anderen Fällen kann man solche Cysten ganz in der Thymus, dicht an der Basalmembran gelegen, finden. Die in Fig. 28 abgebildete zeigt dabei eine deutliche Verdünnung der Basalmembran an der Stelle, wo die Cyste ihr anliegt, während jenseits der Cyste eine mit dem übrigen Bindegewebe nicht zusammenhängende Bindegewebsbildung (in der Serie verfolgt!) in Entstehung begriffen zu sein scheint. Obwohl ich nirgends deutliche Verbindungen zwischen den betreffenden Cystenepithelien und den Retikulumzellen gefunden habe, scheinen mir die Bilder auf ein Einwachsen thymischer Cysten in das Bindegewebe hinzudeuten — einen Vorgang, der bisher ohne Analogie in meiner Erfahrung über thymische Cysten ist, und bei welchem man versucht sein könnte, an einen pathologischen Prozess zu denken, käme er nicht bei Gobius so allgemein vor.

Ehe ich die Beschreibung des Parenchyms abschliesse, ist die Frage nach der Zellenvermehrung in der Teleostierthymus etwas zu berühren. Wenn man eine Zahl solcher Thymusdrüsen in der genannten Hinsicht durchmustert, so findet man, nachdem die erste Entwicklung des Organs abgeschlossen ist, sowohl in der Periode, die hier in Rede steht, als auch in der Involutionsperiode höchst wesentliche Verschiedenheiten. Es finden sich Thymi, wo es sehr schwer fällt, eine einzige Mitose, sei es eine grosse oder kleine, ausfindig zu machen. In anderen Individuen derselben Spezies und Grösse wiederum kann man solche in beträchtlicher Menge finden.

Will man nicht eine ausserordentliche Empfindlichkeit des Organs annehmen, derart, das es auf zufällige Änderungen im Allgemeinbefinden oder auf spezielle Iritamente des Körpers durch Variationen in der Zellenvermehrung reagiert, so scheint mir die wahrscheinlichste Erklärung in einer periodischen Vermehrung der Elemente mit zwischenliegenden Perioden von Stillstand zu liegen.

### 3. Zur Kritik der myoiden Zellen.

Es hat die Darstellung, die ich früher (1905) von der Entstehung der myoiden Zellen durch Hypertrophie und Differenzierung von Thymusmarkzellen gegeben habe, von zwei Seiten, nämlich von Pensa (1905) und von Weissenberg (1907) Widerspruch erfahren, und zwar meinen die beiden genannten Forscher in Übereinstimmung mit der zuerst von Mayer (1888) ausgesprochenen Ansicht, die fraglichen Zellen als Einschlüsse des Parenchyms, also parenchymfremder Herkunft auffassen zu müssen.

Es wendet sich Pensa hierbei gegen meine Wahrnehmungen, indem er einmal bestreitet, dass die Markzellen ein Retikulum bilden, zweitens die von mir beschriebenen Verbindungen mancher myoiden Zellen mit diesen Retikulumzellen nicht wiedergefunden hat und drittens das Vorkommen von Zwischenformen zwischen hypertrophischen Markzellen und myoiden Zellen nicht anerkennt.

Die Existenz von Strukturverhältnissen lässt sich nun bekanntlich im allgemeinen nicht beweisen, nur demonstrieren; es ist mir deshalb recht angenehm, dass der andere meiner Herren Opponenten in allen diesen drei Punkten mich bestätigt hat. Ich begnüge mich unter solchen Umständen damit, auf das hin-

zudeuten, was ich für die Ursache des Misserfolges *Pensa's* halten zu müssen glaube.

Es ist ohne weiteres zu ersehen, dass wo die Zellen ganz dicht aneinander liegen, wie *Pensa* ihre Lage beschreibt, dort sich die Frage nach dem Vorhandensein, bezw. Nichtvorhandensein von Fortsätzen und Verbindungen nicht entscheiden lässt. Der Autor hat nun mit Osmiumgemischen gearbeitet. Bekanntlich rufen diese, so vortrefflich sie in vielen Hinsichten konservieren, in der Aussenschicht des Materials eine Anschwellung hervor, die die Formelemente zusammenpresst und dem Gewebe im allgemeinen ein kompaktes Aussehen verleiht. Kommen ganz kleine Stückchen zur Fixierung, so werden sie bis zu ihrer Mitte so verändert. In grösseren Stückchen behalten die zentraleren Partien einen lockeren Bau bei, und hier lassen sich in der Tat die von mir beschriebenen Veränderungen nachweisen. Da aber die Fixierung dieser zentralen Partien nicht selten in anderen Hinsichten ungenügend ist, und deshalb die fraglichen Bilder weniger beweiskräftig erscheinen können, so empfiehlt es sich, für den fraglichen Zweck mit anderen gleichmässiger fixierenden Flüssigkeiten zu arbeiten. Es ist meine Überzeugung, dass hätte *Pensa* auch mit der *Tellyesniczkyschen* Flüssigkeit gearbeitet, er die von mir beschriebenen Bilder ebenso wie *Weissenberg* gesehen hätte.

Es sind nicht meine Beobachtungen, sondern die aus ihnen gezogenen Schlüsse, gegen welche sich *Weissenberg* wendet. Er meint sowohl die Beweiskraft der plasmatischen Verbindungen zwischen myoiden Zellen und Retikulumzellen wie die der zahlreichen Zwischenformen zwischen den beiden Zellenkategorien bestreiten zu müssen, obwohl diese Zwischenformen so vielfältig sind, dass es auch ihm faktisch unmöglich wird, eine feste Grenze zwischen ihnen zu ziehen. Da aber seine Beweisführung von dem Wunsche nicht ganz unbeeinflusst zu sein scheint, die Annahme los zu werden, „dass Elemente von der Morphologie der quergestreiften Muskulatur aus entodermalen Zellen hervorgehen“, so ist es auffallend, dass er nicht Bedenken trägt, sich auf die *Schubergschen* Beobachtungen direkter protoplasmatischer Verbindungen zwischen Zellen genetisch ganz getrennter Gewebe zu berufen. Es ist ja wohl möglich, dass solche Verbindungen existieren; bewiesen scheinen sie mir wenigstens beim Erwachsenen

nicht. Aber eins ist gewiss: wird der Beweis für die Sache wirklich einmal erbracht, dann ist hiermit der Lehre der Keimblattspezietät ein weit schwererer Stoss zugefügt, als es jemals durch den Nachweis der entodermalen Natur der myoiden Thymuszellen geschehen kann. Aus theoretischen Gründen jenes anzunehmen, dieses zurückzuweisen, heisst doch aus dem Regen in die Traufe zu geraten!

Es wäre recht viel in betreff der Weissenbergschen Ausführungen hinzuzufügen, aber die Frage lässt sich doch eher durch die Vorführung neuen Tatsachenmaterials als durch Diskutieren lösen; und ein solches Material von nicht unbedeutendem Werte scheint mir die Teleostierthymus darzubieten. Ehe ich auf dasselbe eingehe, möchte ich mir jedoch noch ein paar Bemerkungen kritischer Art erlauben.

Weissenberg glaubt in der Thymusentwicklung der Selachier eine Stütze für seine Anschauung gefunden zu haben. Es ist aus seiner kurzen vorläufigen Mitteilung nicht ganz zu ersehen, wie weit sich der Befund erstreckt. So viel möchte ich schon jetzt hervorheben, dass hier auch die erwachsene Thymus in nahem Anschluss an quergestreifte Muskelfasern liegt. Es ist dann leicht verständlich, dass entsprechende Bilder auch bei den Föten existieren. Dies bedeutet für die Frage nach der Herkunft der im Parenchym gelegenen myoiden Zellen nicht mehr als der von Pensa geführte Nachweis, dass ein Bündel der *Musc. depressor mandibulae* beim Frosch dem Organ dicht anliegt. Das tatsächliche Einwachsen in das Parenchym ist natürlich damit nicht erwiesen.

Und weiter eine andere Sache: Sowohl Pensa wie Weissenberg haben sich auf Glas' (1905) Funde von sarkolytisch veränderten, in der hypertrophischen Tonsille eines 22jährigen Mannes eingeschlossenen Muskelfasern berufen, um eine Stütze für die Einschlussstheorie zu finden. Mir beweisen die Glasschen Abbildungen und Beschreibungen geradezu das Gegenteil. Die eckigen, offenbar in Zerfall begriffenen Stückchen quergestreifter Substanz ähneln keiner der vielen Formen der myoiden Zellen der Thymus. So könnte man erwarten, dass diese Zellen aussehen sollten, als wären sie zufällige Einschlüsse des Thymusparenchyms — aber so sehen sie nicht aus!

Und nun zu den betreffenden Bildern der Teleostierthymus. Es scheint mir, als hätte die Ansicht der autochthonen Ent-

stehung der myoiden Thymuszellen schon dadurch eine nicht unbedeutende Stütze gefunden, dass solche Zellen sich mitten in der plakodenförmigen Teleostierthymus nachweisen lassen. Es kann sich hier nicht gut um einen Einschluss handeln, man müsste denn an eine Verschleppung oder an ein aktives Einwachsen bzw. Einwandern der Muskelfasern denken. Und die Sache wird noch prägnanter, wenn man bedenkt, dass die myoiden Zellen, z. B. bei Siphonostoma, in Thymusdrüsen anzutreffen sind, die keine Gefässe enthalten. Will man diesen Tatsachen gegenüber die Ansicht der exogenen Herkunft noch verfechten, so scheint mir kaum mehr als die Annahme eines selbständigen Einwachsens oder einer Einwanderung von muskelbildenden Zellen in das Epithel und ihrer sekundären Verknüpfung mit den Epithelien übrigzubleiben.

Die überhaupt nicht grosse Wahrscheinlichkeit einer solchen Deutung wird gewiss noch geringer, wenn man den Fund von quergestreiften Fibrillen auch in den typischen epithelialen Retikulumzellen mit in Rechnung zieht. Ganz abgesehen von der Frage nach den myoiden Zellen scheint mir dieser Befund zu der Annahme zu nötigen, dass die Retikulumzellen der Thymus quergestreifte Fibrillen aus ihrem Protoplasma herausdifferenzieren können. Und damit dürfte wohl auch für die Annahme der endogenen Natur der myoiden Zellen der Weg gebahnt sein.

Es kann ja scheinen, als hätte ich zu viel Mühe darauf verwendet, einer Ansicht entgegenzutreten, die doch auf die Vorstellung hinausläuft, dass in den verschieden gestalteten und verschieden gelegenen Thymusdrüsen sämtlicher Vertebratenklassen — die Säuger ausgenommen — ein zufälliger Einschluss von Muskeln oder muskelbildenden Zellen regelmässig stattfinden sollte. Aber die Sache hat u. a. für die Auffassung der funktionellen Morphologie der Thymus ihre Wichtigkeit, und die meines Erachtens einzige haltbare Lösung der Frage ist mit dem Fehler behaftet, dass sie gegen die Lehre der Keimblattspezietät verstösst.

Als das Manuskript schon fertig vorlag, wurde mir durch die Güte des Verfassers Gelegenheit bereitet, von noch einer diesbezüglichen Arbeit, nämlich der von Dustin (1908) Kenntnis zu nehmen. Dieser Autor, der die Reptilienthymus untersuchte, tritt ebenfalls für eine exogene Herkunft der myogenen Zellen ein. Er meint aber, dass der Einschluss dieser Zellen, wenigstens

bei den Reptilien, nicht embryonal stattfindet, sondern dass sie sich aus den für jede Aktivitätsperiode des Organs einwuchernden Blutkapillaren, bezw. aus dem perikapillaren Bindegewebe, und zwar mit epitheloiden Zellen als Zwischenformen, herausbilden. Die fraglichen Zellen seien von kurzer Dauer: «Ces éléments persistent un certain temps — relativement court chez les animaux jeunes, plus long semble-t-il chez les animaux avancés en âge — puis se disloquent, leur noyaux se fragmentent, la striation s'efface, le protoplasme devient très sombre, puis perd ses contours et disparaît.»

Es genügt, darauf hinzuweisen, dass auch dieser Erklärungsversuch auf der Basis einer allzu beschränkten Erfahrung über die Thymus und über die myoiden Zellen ruht. Mit den oben dargelegten Tatsachen betreffs der Teleostierthymus, wo die myoiden Zellen schon im gefässlosen Zustande des Organs auftreten können, lassen sie sich kaum vereinbaren.

Es ist ein Verdienst *Dustins*, die genetische Zusammengehörigkeit der „epitheloiden“ hypertrophischen Markzellen und der myoiden Zellen richtig erkannt zu haben; wenn er allerdings jene aus Bindegewebszellen herleitet, betritt er einen Weg, dessen Aussichtslosigkeit durch die in der Teleostierthymus obwaltenden Verhältnisse genugsam dargetan ist. Und wenn er versichert: «Les cellules myoïdes ou epitheloïdes ne deviennent globuleuses que lorsqu'elles vont dégénérer», so wird er gleichfalls durch die Verhältnisse vieler Teleostier widerlegt, wo solche Zellen von Anfang an als rundliche Bildungen auftreten.

#### 4. Die Histogenese.

Die erste und bis heute noch eingehendste Untersuchung über die Entwicklung der Teleostierthymus rührt von *Maurer* (1886) her. Seine Ergebnisse wurden vor allem an Forellenembryonen gewonnen. Die Thymus tritt hier am 48.—50. Tage nach dem Streichen der Eier auf in der Form solider knospenförmiger Verdickungen des sonst noch einschichtigen Epithels am dorsalen Ende der 2.—5. Kiemenspalte. Schon am 60. Tage beginnen diese Knospen miteinander zu verschmelzen, so dass das Organ einen langen spindelförmigen Wulst bildet. „Die epitheliale Thymuswucherung ist zu dieser schon recht fortgeschrittenen Entwicklungsperiode noch mit ihrem Mutterboden, dem Kiemenhöhlenepithel in festem Zusammenhang, geht überall kontinuierlich in dasselbe über, und dies Verhalten bleibt auch später bestehen“ (pag. 151).

Später fällt bei der Forelle, wie beim Hecht und bei *Leuciscus*, der Schwerpunkt des Thymuswachstums ans hintere Ende, unter Rückbildung der vorderen Teile. Das Organ erhält also seine Lage hinter und lateral von der Ansatzstelle des ersten Kiemenbogens an die Basis cranii. Bei *Cyprinus carpio* und *Rhodeus amarus* wiederum wuchert die Mitte der Spindel mächtiger, so dass die Thymus weiter vorn und lateral vom Gehörorgan als ein in die Tiefe dringender Zapfen zu finden ist.

Die histogenetischen Vorgänge werden folgendermassen beschrieben (pag. 164): „Im Anfange, wenn sich die Knospen bilden, geben die wuchernden Epithelzellen ihren Charakter als solche auf, nehmen lymphoides Aussehen an. Dies behalten sie so lange bei, als sie weiter wuchern und die Hauptmasse der Thymus bilden. Sehr frühe, etwa acht Tage nach dem ersten Auftreten der Knospen, wenn diese miteinander zu verschmelzen beginnen, wuchern von der Umgebung Bindegewebelemente ein, die indessen nur als Stützgewebe und dann als Träger der Blutgefässe in Verwendung kommen. Erst sehr spät, nach zwei bis drei Monaten, dringen von der Kapsel her lymphoide Elemente längs der Bindegewebszüge und Gefässe ein, und zwar erfolgt dies dann, wenn die primären epithelialen Elemente allmählich in ihrer Proliferation erschöpft, ihr lymphoides Aussehen verlieren und auch äusserlich ihren epithelialen Charakter wieder annehmen. Dann erst brechen die bindegewebig lymphoiden Zellen in das Innere des Organs herein und etablieren sich in einer intermediären Zone; hier lassen sie Gebilde hervorgehen, die den Schleimhautfollikeln, wie wir sie im ganzen Darmkanale höherer Wirbeltiere finden, ähnlich sehen, nur dass sie bei der Thymus wirklich inmitten des Schleimhautepithels lagern, da die Reste der epithelialen Anlage einerseits in einer tiefen Zone von geschwollenen Zellen, andererseits als epithelialer Überzug erhalten bleiben.“ Das mittlere Keimblatt lässt also die intermediäre Follikelzone entstehen. Die Elemente dieser Follikel sind „sehr dicht gelagerte lymphoide Kerne, die einen protoplasmatischen Zellenkörper kaum erkennen lassen. Selbst das retikuläre Bindegewebe, in welches diese Kerne eingelagert sind, ist kaum zu erkennen, so dicht sind letztere gelagert.“

Nusbaum und Prymak (1901), deren Untersuchungsmaterial aus Forellenembryonen und jungen *Carassius vulgaris* bestand, bestätigten die Angaben Maurers in betreff der Organogenese, wandten sich aber gegen seine Darstellung der Histogene, soweit sie sich auf die Herleitung der Thymuslymphozyten bezieht.

Die erste Veränderung der Thymusanlage besteht laut diesen Forschern in einer Lockerung der Zellen, wobei die Interzellularbrücken sich zu langen und spärlichen Fäden umwandeln. Unter häufiger mitotischer Teilung nehmen die Epithelien immer kleinere Kerne und spärlicheres Protoplasma an und lösen sich dabei allmählich aus ihrem Verband mit ihren Nachbarn; so werden sie zu Lymphozyten. Die nicht zahlreichen Reste der Epithelzellen, welche sich nicht dermaßen umgestaltet haben, werden zu Hassallschen Körperchen und zu den oberflächlichen Epithelzellen der Thymusanlage.

Es heben die Autoren zwei Umstände als äusserst wichtig für die Frage über die Ursprungsquelle der lymphoiden Zellen hervor, nämlich einmal,

dass in der kritischen Periode Teilungsbilder in den lymphoiden Zellen der Thymus gänzlich fehlten, zweitens dass in derselben Periode kein einziger Leukozyte in dem lockeren subepithelialen Bindegewebe vorhanden war.

Im folgenden Jahre findet Prymak (1902) diese Ansicht durch die Untersuchung anderer Formen (*Gobio fluviatilis*, *Carassius aureatus*, *Corvina nigra* und *Stromateus fiatola*) bestätigt. Im Anschluss an die von Board auf der Grundlage von Untersuchungen an *Raja* ausgesprochene Ansicht meint er diese Auffassung dahin erweitern zu können, dass er die Thymus „die Funktion der ersten und ursprünglichsten Erzeugung der Leukozyten“ erfüllen lässt.

In seiner letzten Veröffentlichung über den Gegenstand gibt Maurer (1902) eine von seiner vorigen vielfach abweichende Darstellung von der Entwicklung der Teleostierthymus. Es entstehen jederseits fünf Thymusknospen und zwar aus der 2.—6. Kiemenspalte. „Die histologische Entwicklung stellt sich so dar, dass die durch Teilung sich reichlich vermehrenden Epithelzellen, die den entodermalen Kiementaschen entstammen, ihren epithelialen Charakter verlieren und das Aussehen von indifferenten Rundzellen annehmen. Sehr frühzeitig dringt Bindegewebe mit Blutgefässen aus der Umgebung ein. Es wurde mehrfach angegeben, dass damit auch die lymphatischen Zellen von aussen her in die Thymus gelangten. Dem kann ich nicht beipflichten. Die epitheliale Anlage selbst liefert lymphatische Zellen. Später allerdings fallen viele dieser Zellen wieder in ihren epithelialen Charakter zurück und liegen teils als einzelne grosse epitheloide Elemente mitten im Thymusgewebe, teils bilden sie zu Gruppen zusammengeballte konzentrische Körperchen.“

Wie man sieht, spricht Maurer hier eine Auffassung bezüglich der Herkunft und Umgestaltung der Thymuslymphozyten aus, die der später von Stöhr ausgesprochenen recht nahe steht. Dass diese Auffassung gegen festgestellte Tatsachen verstösst, glaube ich schon früher (1907) gezeigt zu haben.

Für das Studium der Entwicklung der Teleostierthymus habe ich in erster Linie Embryonen und Larven von *Siphonostoma typhle* benutzt. Für den fraglichen Zweck bietet dies Material ein in vielen Hinsichten vorzügliches Objekt dar.

Bekanntlich werden die befruchteten *Siphonostomaeier* während ihrer ersten Entwicklungszeit vom Männchen getragen, und zwar finden sie sich bei ihm in einer besonderen Bruttasche am Bauche angeklebt. Sämtliche Eier eines und desselben Tieres befinden sich im großen und ganzen auf identischer Entwicklungsstufe. Man braucht also nur mit bestimmten Zwischenzeiten die gewünschte Zahl von Eiern loszumachen und nach Entfernung der Eischale zu konservieren, um eine kontinuierliche Entwicklungsreihe zu bekommen. Ich habe mich dieser Art zweier Tiere bedient, deren Eier einander in der Entwicklung

sehr nahe standen. Indem ich täglich jedem eine Anzahl Eier entnahm, habe ich eine Reihe erhalten, wo die Intervalle nicht mehr als etwa zwölf Stunden Entwicklung betragen, und ich habe dies Verfahren so lange fortsetzen können, bis die Jungen spontan ausschlüpfen und dabei ungefähr dieselbe Grösse zeigten, wie aus dem Meer gleichzeitig eingefangene, frei herumswimmende Larven. Für die folgenden Stadien wurden ausschliesslich solche frisch eingefangene Larven benutzt.

Die Thymusbildung ist bei *Siphonostoma* auf einen kleineren Bezirk beschränkt und nimmt eine recht kurze Zeit in Anspruch, was mit Rücksicht auf die Überschaubarkeit des Prozesses ebenfalls einen Vorteil bedeutet.

Endlich bietet die *Siphonostomathymus*, wo die Gefässe spät und dann verhältnismässig sehr spärlich einwachsen, besonders günstige Vorbedingungen für das Studium der Seite des Entwicklungsvorganges, welche vor allen anderen gegenwärtig unser Interesse beansprucht, nämlich die Herstammung der Thymuslymphozyten.

Es leuchtet ja ein, dass, so lange Gefässe noch nicht in die Teleostierthymus eingedrungen sind, so lange auch die Grenze zwischen Epithel und Bindegewebe, welche die Lymphozyten bei einer eventuellen Einwanderung zu überschreiten haben, relativ kurz und von einer möglichst einfachen Form und deshalb auch leichter als sonst zu überwachen ist.

Mein Material beginnt mit Stadien von 9 mm Körperlänge (vergl. Taf. II, Fig. 18). Hier ist der Thymusbezirk noch rein epithelial. „Thymusknospen“, wie sie als Ausgangspunkt der Thymusentwicklung der Teleostier in der Literatur beschrieben worden sind, sind gar nicht zu finden. Das Epithel ist auch nicht verdickt, sondern hat dieselbe etwa kubische einschichtige Beschaffenheit wie in der Umgebung. Hie und da finden sich neben den helleren Zellen solche von dunklerer Färbung und kompakterem Protoplasma, wie sie an den Kiemen zahlreich vorkommen und für das erwachsene Organ schon auf Seite 16 geschildert worden sind (vergl. Fig. 19 A). Eine Abgrenzung des Thymusgebiets ist in diesem Stadium lediglich durch sein Verhältnis zur Umgebung möglich; lateralwärts wird es vom Kiemendeckel, medianwärts vom letzten Kiemenbogen begrenzt. Kaudalwärts überragt es ein

wenig den kaudalen Rand des Kiemendeckels, kranialwärts erstreckt es sich bis zur Muskulatur des dritten Kiemenbogens.

Die Mitosen des Thymusgebiets sind noch ganz spärlich; eine diesbezügliche Abweichung von den Verhältnissen des umgebenden Epithels ist nicht zu finden.

Das untenliegende lockere Bindegewebe grenzt sich gegen das Epithel durch eine feine dunkelgefärbte Grenzlinie — eine dünne Basalmembran — ab. In diesem Bindegewebe finden sich schon hie und da Wanderzellen, unter denen fast ausschliesslich mononukleäre Formen und Übergangsformen vertreten sind, wiederum ein Zeugnis unter vielen gegen die Boardsche Hypothese von der Thymus als Urquelle der Leukozyten. Meistens finden sich diese Zellen im subthymischen Bezirk schon ein wenig reichlicher als im Bindegewebe im allgemeinen. Andere und gewöhnlich reichlichere Anhäufungen finden sich meistens in der Umgebung der naheliegenden Jugularvene. Die Niere ist in ihrer ersten Entwicklung; ihr Zwischengewebe hat noch nicht eine adenoide Beschaffenheit angenommen.

Im Epithel des Thymusgebietes fehlt es bei gewissen Individuen dieses Stadiums ganz an Leukozyten, bei anderen (Taf. II, Fig. 19 A—C) findet man hier und da ein vereinzelt Lymphozytenindividuum.

In der nächsten Zeit nimmt die Zahl der subthymischen Lymphozyten auffallend zu; recht zahlreiche Mitosen sind unter ihnen zu sehen. Auch die Zahl der intraepithelialen Lymphozyten des Thymusgebiets mehrt sich rasch. Das betreffende Epithel behält dabei anfangs seinen einschichtigen Charakter bei; nur werden die Zellen höher und schmaler, so dass das Gewebe dasselbe Bild darbietet wie das Hornblatt des Hühnerembryos in den ersten Bebrütungstagen, d. h. den Typus eines sog. Leiterepitheliums annimmt (Taf. II, Fig. 20 A und B, Fig. 21). In der Folge legen sich die Kerne der Epithelzellen in ein verschiedenes Niveau, das Epithel wird ein mehrzeiliges als Übergang zu einer wirklich mehrschichtigen Beschaffenheit. Das Thymusgebiet ist schon beim 11—12 mm langen Embryo als eine schwach linsenförmige zellenreiche Epithelverdickung kenntlich (Taf. II, Fig. 22).

Dass schon von jener Zeit an eine wirkliche Durchwanderung der Basalmembran seitens der Lymphozyten stattfindet, davon kann man sich relativ leicht mit stärkeren Vergrößerungen über-

zeugen. Bald sieht man einen einzigen Lymphozyten die Basalmembran passieren (Taf. II, Fig. 19 B, Fig. 20 B bei \*\*); letztere ist dann gewöhnlich gleichsam durch einen schiefgehenden Kanal durchbrochen, in welchem die Wanderzelle steckt. Bald wiederum handelt es sich um eine ganze Gruppe solcher Zellen, die eine wirkliche Bresche in der Membran gemacht haben (Taf. II, Fig. 21 bei \*\*).

Die Menge der intraepithelialen Lymphozyten mehrt sich rasch, und gleichzeitig mehrern sich die Mitosen der Thymusanlage. Obschon sowohl Epithelien wie Lymphozyten offenbar an dem Vermehrungsprozess beteiligt sind, dürften die kleinen dunklen Lymphozytenmitosen entschieden überwiegen (Taf. II, Fig. 23). Auch unter den im subthymischen Bindegewebe zahlreich angesammelten Lymphozyten sind die Anzeichen einer regen mitotischen Teilung augenfällig (Taf. II, Fig. 22 und 23).

In dem Maße wie die Zellteilungen in der Thymusanlage sich häufen, wächst diese rasch an Dicke und Ausdehnung (Taf. II, Fig. 23 und 24). Gleichzeitig werden die Epithelzellen immer mehr durch die zwischenliegenden freien Zellen auseinandergedrängt und verdeckt. Immer noch sieht man indessen eine Schicht platter Zellen an der freien Oberfläche und von ihr in die Tiefe dringende fadenförmige Zellenfortsätze. Meistens sieht man auch dicht an der Basalmembran eine Reihe kegelförmig gestalteter Epithelien, die sich fadenförmig gegen die freie Oberfläche verlängern. Der Zusammenhang zwischen diesen oberflächlichsten und tiefsten Epithelzellen tritt an den dünneren Kantpartien des Organs noch mit einiger Deutlichkeit hervor. Um die Mitte, wo die Lymphozyten am zahlreichsten sind, zeugen nur die hie und da sichtbaren, von länglichen Protoplasmazügen meistens umgebenen Epithelkerne davon, dass eine solche Verbindung auch hier existiert.

Solche Bilder treten aber hauptsächlich an reinen Vertikalschnitten hervor. Wo der Schnitt schief gegen die Oberfläche oder sogar mit ihr mehr oder weniger parallel ist, sehen fast alle Zellen rundlich aus, und es fordert dann eine gewisse Übung, die nur wenig grösseren Epithelzellenkerne unter den Lymphozytenkernen zu identifizieren. Hierin dürfte die Ursache dafür zu suchen sein, dass die Thymusanlage in diesem Stadium von früheren Untersuchern als lediglich aus Lymphozyten zusammengesetzt bezeichnet worden ist. Dies ist besonders leicht erklärlich, falls

man nicht hinreichend dicht liegende Stadien zur Verfügung hat und mit den allerfrühesten nicht Bekanntschaft gemacht hat.

Bei einer Grösse von etwa 35 mm treten die ersten Zeichen einer Hypertrophie der mehr basal gelegenen Zellen des zentralen Gebiets auf. Durch den hier sich ziemlich rasch herausbildenden Protoplasmareichtum der Retikulumzellen wird eine Markschiebt gebildet (Taf. II, Fig. 24 m), welche überdies durch die grössere Spärlichkeit der freien Zellen von dem übrigen Parenchym noch mehr absticht. Zu derselben Zeit habe ich an einem Individuum schon ein eindringendes Gefäss konstatieren können, was allerdings ein Ausnahmeverhältnis bedeutet, indem sonst noch bei Individuen von 50—100 mm Körperlänge und darüber gefässlose Thymusdrüsen gefunden werden. Bemerkenswert ist auch, dass schon in diesem Stadium einzelne myoide Zellen, und zwar von gleich anfangs rundlicher Form, zu sehen sind; sie zeigen sich unter Verhältnissen, die jeden Gedanken an eine Einschleppung durch Gefässe ausschliessen.

Während dieser Umgestaltung des Epithels haben sich die Verhältnisse im Bindegewebe auch geändert. Eine zeitlang (bis zu etwa 30 mm Körperlänge) sind die dortigen Lymphozyten recht zahlreich vorhanden, und die Anzeichen ihrer mitotischen Vermehrung gleichfalls. Später tritt eine ziemlich schnelle und recht auffallende Erniedrigung ihrer Zahl ein; die Mitosen werden selten, obgleich die Zellen niemals völlig schwinden.

Aus den hier beschriebenen Bildern lässt sich ohne grössere Schwierigkeit entnehmen, dass die Epithelien des Thymusgebiets im Laufe der Entwicklung des Organs auseinander rücken und zum Retikulum der Thymus umgestaltet werden, also im grossen und ganzen denselben Prozess durchmachen, wie er sich bei höheren Vertebraten vollzieht, nur dass er sich hier nicht in einer in die Tiefe versenkten und von der Oberfläche abgeschnürten epithelialen Anlage, sondern direkt im Oberflächenepithel vollzieht.

Dass eine Durchwanderung von Lymphozyten durch die Basalmembran im Laufe der Entwicklung stattfindet, ist auch aus den Bildern direkt zu entnehmen. Aber in welcher Richtung geschieht die Durchwanderung? Handelt es sich um eine Lostrennung zuerst einzelner, dann zahlreicher Zellen aus dem epithelialen Verbände, Zellen, die teils, wenigstens vorläufig, im Epithel bleiben, teils es als Lymphozyten verlassen? Oder sind

die Bilder so zu deuten, dass Lymphozyten vom Bindegewebe in das Epithel eindringen und sich hier vermehren?

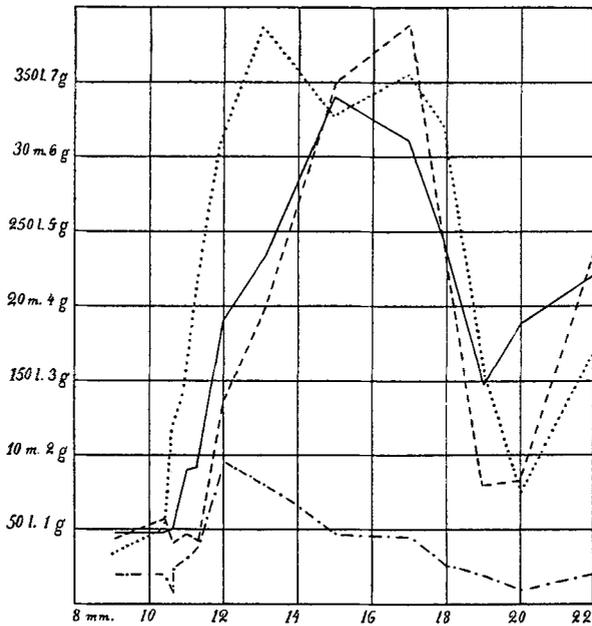
Es scheint mir nun, als sprechen die Bilder schon bei gewöhnlicher Betrachtung einigermaßen zugunsten der letztgenannten Auffassung. Aber da es sich hier um eine Sache handelt, die für die Thymusfrage von grundlegender Bedeutung ist, so hat es mir wünschenswert erschienen, nicht bei einer Beurteilung nach Augenmaß zu bleiben. Ich habe deshalb versucht, objektive Tatsachen an die Stelle subjektiven Urteils zu setzen.

Ich habe deshalb für jedes der zwölf Stadien, die sich in meinem Material zwischen 9 und 22 mm finden, Plattenmodelle nach Born in bestimmter (250 maliger) Vergrößerung gemacht und zwar für jedes Stadium von drei Individuen oder sechs Modelle. Jedes Modell habe ich gewogen und die Mittelgewichte der Modelle jedes Stadiums der mit einer kontinuierlichen Linie angegebenen Kurve Textfig. 5 zugrunde gelegt. Diese Kurve spiegelt also den Verlauf des Organzuwachses ab.

Ferner habe ich unter Anwendung von Immersion an den betreffenden 4—6  $\mu$  dicken Serienschnitten durch das ganze Organ gewisse Rechnungen ausgeführt. So habe ich die im Thymusgebiete vorhandenen Mitosen protokolliert, wobei allerdings zwischen grossen und kleinen (d. h. epithelialen und Lymphozyten-) Mitosen ein Unterschied nicht gemacht wurde und auch nicht überall mit Sicherheit zu machen war. Die Durchschnittszahlen dieser intrathymischen Mitosen habe ich gleichfalls für jedes Stadium besonders berechnet. Sie haben die gestrichelte Kurve in Textfig. 5 ergeben, die also gewissermaßen für die im Innern der Thymus wirksamen organvergrößernden Kräfte einen Ausdruck abgibt.

Dann habe ich mir für die Zahl der im subthymischen Bindegewebe angesammelten Lymphozyten in ähnlicher Weise Durchschnittszahlen verschafft. Bei der Berechnung wurde das zu berücksichtigende Bindegewebsgebiet notwendigerweise willkürlich, aber möglichst konsequent abgegrenzt. Die also gefundenen Mittelwerte habe ich in die punktierte Kurve Textfig. 5 eingetragen. Man kann sie einigermaßen als einen Exponenten für den Umfang der Durchwanderung gelten lassen, diese mag nun eine Aus- oder eine Einwanderung sein.

Um eine eventuell nötige Korrektur für die lokal im Bindegewebe stattfindende Vermehrung hier anbringen zu können, habe ich mir endlich Mittelwerte der im subthymischen Bindegewebe zu findenden Mitosen verschafft. (Textfig. 5, die mit Punkten und Strichen angegebene Kurve.) Da ein Unterschied zwischen Mitosen der fixen und der wandernden Elemente des Bindegewebes nicht immer zu machen war, sind die ersteren



Figur 5.

Entwicklungskurven von *Siphonostoma typhle*; — Gewichts-  
kurve der Thymusmodelle. - - - - Zahl der Thymusmitosen;  
..... Zahl der im subthymischen Bindegewebe liegenden Leuko-  
zyten; - . - . - Zahl der im subthymischen Bindegewebe befind-  
lichen Mitosen.

auch mitberechnet, was wohl die absoluten Werte ein wenig (nicht viel, denn die fixen Zellen sind spärlich) erhöht haben dürfte, aber in den Relationen der Zahlen der verschiedenen Alter wahrscheinlich keine merkliche Änderung bewirkt haben kann.

Betrachtet man zuerst die linke Hälfte der also gewonnenen Kurven, welche dem Zeitraum entspricht, der für die betreffende Frage die grösste Bedeutung hat, so sieht man, dass in den

ersten Stadien (9—10,6 mm), wo die Lymphozyten in der Thymus fehlen oder ganz spärlich sind, der Organzuwachs kaum merkbar ist, von dort ab dagegen bis zur Körperlänge von 15 mm einen raschen Zuwachs zeigt, während die thymischen Mitosen erst, nachdem der Zuwachs eine zeitlang gedauert hat, oder nach der Körperlänge 11,3 mm eine Vermehrung aufweisen. Die subthymischen Lymphozyten aber zeigen schon vom Anfang an eine Zunahme an Zahl, welche Zunahme zuerst langsam, später sehr rasch erfolgt; erst nachdem diese Anhäufung von Lymphozyten im Bindegewebe ziemlich beträchtlich geworden ist, tritt gleichfalls nach 11,3 mm Larvenlänge eine Steigerung der Zahl der subthymischen Mitosen, also Anzeichen einer beträchtlicheren lokalen Vermehrung hervor.

Wendet man nun versuchsweise auf den ersten Abschnitt dieser Zuwachsperiode die Auswanderungshypothese an, so kommt man zu dem Ergebnis, dass das Organ schon, ehe die inneren vermehrenden Kräfte nach 11,3 mm Körperlänge einen Zuwachs zeigen, nicht nur eine immer grössere Menge von Zellen in der Form von Lymphozyten an das Bindegewebe abgeben sollte, ohne dass seine Masse dabei abnähme, sondern dass es in der Zeit 10,2—11,3 mm sogar einen Zuwachs erfahren sollte, was offenbar absurd ist.

Bei der Annahme einer Einwanderung der Lymphozyten in die epitheliale Thymusanlage hinein stimmt aber alles gut: Die Zunahme des Organs wird anfangs hauptsächlich durch Zufuhr bewirkt, später, wo die eingewanderten Zellen an Zahl schon beträchtlich sind, beginnt der Eigenzuwachs des Organs durch Mitosen, welche, wie die mikroskopische Untersuchung lehrt, zum grossen Teil eben in den Thymuslymphozyten sich abspielen. Einwanderung und intrathymische Zellteilungen scheinen in der nächsten Zeit zur Organzunahme zusammenzuwirken.

Der starke Abfall, welchen sämtliche Kurven (die Gewichtskurve nach 15 mm Körperlänge) darbieten, ist geeignet, beim ersten Augenblick zu überraschen. Ich glaube ihn aber auf eine beim Übergang vom Embryonal- zum freien Larvenleben wenigstens im Aquarium eintretende Nutritionsstörung und eine durch sie bedingte accidentelle Involution zurückführen zu müssen. Ob ein solcher Prozess auch unter den natürlichen Lebensverhältnissen im Meer eintritt, weiss ich nicht mit Sicher-

heit anzugeben. Der grosse Unterschied im Gewicht des Thymusmodells bei der ältesten meiner aquariengezuchteten Larven (30 mm Körperlänge, Thymusmodell 9 g) und den jüngsten der untersuchten unter den eingefangenen (34,5 mm Länge, Thymusmodell 42 g) scheint mir am ehesten darauf hinzuweisen, dass diese Verkleinerung der Thymus (mit den übrigen erwähnten Anzeichen einer accidentellen Involution) ein durch das Aquarienleben, möglicherweise auch durch das verfrühte Eröffnen der Bruttasche bedingtes Kunstprodukt ist. Jedenfalls ist dieser Teil der Kurven für unsere Zwecke von geringerem Interesse.

---

Wie ersichtlich, unterscheiden sich die bei *Siphonostoma* gewonnenen Ergebnisse in einigen Hinsichten beträchtlich von dem, was bisher in der Literatur in betreff der Entwicklung der Teleostierthymus vorgebracht worden ist. Besondere Thymusknospen sind nicht auffindbar, sondern die Anlegung des Organs geschieht direkt auf der Grundlage eines retro- und epibranchialen oberflächlichen Epithelbezirks. Ein Übergang der Epithelien in, sei es wahre oder scheinbare Lymphozyten, ist nicht nachweisbar. Die Epithelien bleiben bestehen und die Lymphozyten wandern vom unterliegenden Bindegewebe hinein. Andere mesodermale Elemente treten erst mit dem Einwachsen der Gefässe in das Organ auf.

Die bisherigen Untersuchungen (Maurer, Nusbaum und Prymak) waren hauptsächlich an Forellen ausgeführt. Angesichts der nicht unbedeutenden Abweichungen in ihren Angaben erschien es mir sehr erwünscht, ein möglichst nahestehendes Material zu vergleichender Untersuchung zu erhalten. Durch die gütige Vermittlung des Herrn Dr. J. Arwidsson habe ich zwei Kulturen von *Salmo salar* bekommen, die ich im Institut weiter gezüchtet habe. Es ist eigentlich nur die eine, die Gegenstand meiner Untersuchungen gewesen ist und zwar habe ich für den Zeitraum 49—105 Tage Stadien von in der Regel 48 Stunden Zwischenzeit an 6  $\mu$  dünnen Serienschnitten untersucht.

Die also untersuchte Periode beginnt etwa auf derselben Entwicklungsstufe wie die *Siphonostomareihe*, d. h. die Thymusanlage hat noch einen rein epithelialen Bau. Am Ende der berücksichtigten Periode vollzieht sich die erste Anlage des Marks.

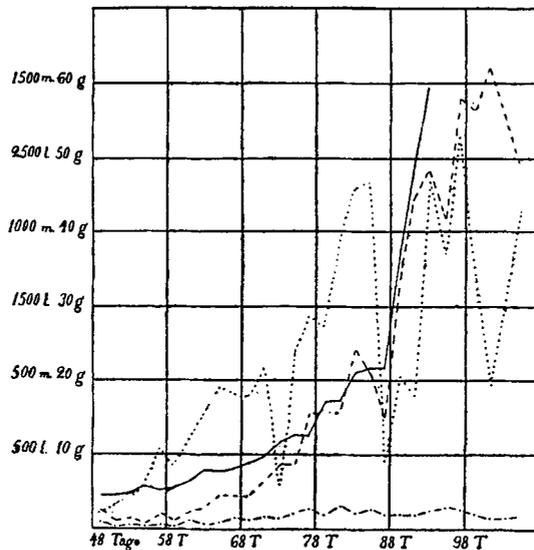
Die Entwicklung geht also auffallend langsamer als bei *Siphonostoma* vor sich. Das Thymusgebiet erstreckt sich oberhalb sämtlicher Kiemenbögen und umfasst dazu eine nicht ganz unbedeutende Strecke rückwärts vom letzten Kiemenbogen. Es ist ferner auch durch die grösseren Maße des Lachsembryos absolut genommen umfangreicher als bei *Siphonostoma*. Das Epithel der Thymusanlage ist schon vor dem intraepithelialen Auftreten der Lymphozyten zweischichtig. Unter den subepithelialen Lymphozyten- und Übergangsformen kommen relativ viele grössere Leukozyten vor, ohne dass Anhaltspunkte dafür zu gewinnen sind, dass sie mehr als ausnahmsweise in das Epithel eindringen. Die Zahl der subthymischen Mitosen scheint mir in den etwas späteren Stadien verhältnismässig etwas geringer zu sein als bei *Siphonostoma*. Die Gefässe dringen verhältnismässig früh in das Organ ein (schon um den 95. Tag), jedenfalls aber zu einem Zeitpunkt, wo die intrathymischen Lymphozyten schon massenweise vorhanden sind.

Mit diesen Modifikationen in den Einzelheiten erscheint nun der histogenetische Vorgang beim Lachs unter genau denselben Bildern wie bei *Siphonostoma*: eine fortschreitende lymphozytäre Infiltration des subthymischen Bindegewebes, eine immer grössere Menge von Lymphozyten in der Thymus, die die Epithelien auseinanderdrängen und eine fortschreitende Verdickung und Vergrösserung des Organs bewirken, eine steigende Menge intrathymischer Mitosen, die hierzu beitragen, und endlich auch hier durch hindurchdringende Lymphozyten bedingte Durchbrüche der Basalmembran.

Das Auftreten von Lymphozyten im Epithel scheint vor allem oberhalb jedes Kiemenbogens zu geschehen, wodurch von Anfang an wulstige Verdickungen hier entstehen. Diese Verdickungen nehmen von vorn nach hinten an Mächtigkeit zu. Oberhalb und hinter dem letzten Kiemenbogen ist sie am frühesten zu finden und auch in der Folge am mächtigsten. Dicht an der Basis des betreffenden Bogens findet sich auch regelmässig eine besonders ins Auge springende Durchtrittspforte der Lymphozyten durch die Basalmembran.

Ich habe nun für *Salmo salar* dieselben Berechnungen gemacht, wie sie oben für *Siphonostoma* geschildert wurden, also das Gewicht der Thymusmodelle (hier bei 125 maliger Vergrösserung), die

Zahl der subthymischen Leukozyten, die Zahl der intrathymischen und der subthymischen Mitosen bestimmt. Diese Bearbeitung ist allerdings sowohl durch die grössere Zahl der betreffenden Stadien als durch den weit beträchtlicheren Umfang des Thymusgebiets nicht unwesentlich mühsamer als bei *Siphonostoma*. Nimmt doch die Bearbeitung einer einzigen Thymus auf den späteren der untersuchten Entwicklungsstufen etwa zwei Tage angestrengter Arbeit in Anspruch! Es konnten deshalb nicht bei *Salmo* Durch-



Figur 6.

Entwicklungskurven von *Salmo salar*. Bezeichnungen wie in Fig. 5.

schnittszahlen in Frage kommen, sondern nur Einzelangaben für jedes Stadium.

Bringt man die hierdurch notwendigerweise bedingten Unebenheiten in Abrechnung, so zeigen die also gewonnenen Kurven (Textfig. 6) eine auffällige Analogie mit der der *Siphonostoma*-entwicklung.

Ohne die oben angeführte Beweisführung im einzelnen wiederzugeben, will ich hier nur in aller Kürze darauf hinweisen, dass man betreffs dieser Kurven auf dieselbe Absurdität in der Schlussfolgerung stösst, wenn man von der Annahme einer Lymphozyten-elimination aus der Thymus als Erklärung der fraglichen Bilder

ausgehen will. Das Organ kann unmöglich in der ersten Zeit (bis zum 59. Tage), wo die Mitosen in seinem Innern noch nicht zugenommen haben, eine immer grössere Menge von Lymphozyten nach dem Bindegewebe eliminieren und dessenungeachtet nicht nur nicht abnehmen, sondern sogar anwachsen. Vorbedingung hierfür wäre eine starke kompensierende Vergrösserung der zurückbleibenden Zellen, und hiervon kann auf Grund der Bilder weder bei *Siphonostoma* noch hier die Rede sein.

Die eingehenden Analysen der *Siphonostoma*- und *Salmobilder*, während der Periode der Thymushistogenese, welche ich angestellt habe, sprechen also einstimmig und entschieden zugunsten der Entstehung der Thymuslymphocyten durch Einwanderung, nicht durch autochthone Umwandlung von Epithelien. Für die letztgenannte Auffassung kann wohl die Untersuchung vereinzelter Stadien Anhaltspunkte zu geben scheinen, die systematische Durchprüfung naheliegender Stadien liefert für sie aber ebensowenig wie für die in der Literatur mehrfach auftauchende Auffassung eines völligen Verschwindens des Epithels der Thymusanlage eine Stütze.

Ich habe bei früheren Gelegenheiten (1905, 1907) bemerkt, dass das damals vorliegende Material die Entscheidung der Frage nach der Herkunft der Thymuslymphocyten nicht zuliess. Seitdem nun Rudberg (1907) bei der Regeneration nach Röntgenbestrahlung und Jonsson (1908) nach der Hungerinvolution unabhängig voneinander Bilder angetroffen, die auf Einwanderung hindeuten, und ich hier, wie mir scheint, recht unzweideutige Beweise für einen ähnlichen Vorgang bei der Entwicklung der Teleostierthymus vorgelegt habe, scheint es mir möglich, eine einigermaßen begründete Ansicht in dieser schwierigen Frage, und zwar in der Richtung der Einwanderungshypothese, auszusprechen. Weitere Stützen für diese Ansicht finde ich in den Ergebnissen der genauen vergleichenden Untersuchungen von Laurell (1908), wonach eine weitgehende morphologische Ähnlichkeit zwischen den Lymphocyten des echten lymphoiden Gewebes und des Blutes einerseits und den gleichgenannten Zellen der Thymus andererseits besteht. Endlich ist diesbezüglich daran zu erinnern, dass Maximow (1907) sich auf Grund von Beobach-

tungen bei der Entwicklung der Kaninchenthymus entschieden für eine Einwanderung unlängst ausgesprochen hat.

Gegenüber den hier angeführten Tatsachen können die Äusserungen nicht schwer wiegen, die in der letzten Zeit Stöhr (1906) und Cheval (1908) zugunsten eines autochthonen Entstehens der Thymuslymphozyten getan haben, indem sie, wie ich schon früher (1907) für den erstgenannten Autor nachgewiesen zu haben glaube, auf einem offenbaren Übersehen des normalen Vorkommens des Retikulums als einer epithelialen Komponente im Thymusparenchym beruhen.

Weit schwieriger zu erklären sind gewisse von den meinigen stark abweichende Angaben über die Thymusentwicklung bei den Teleostiern, die sich in der Literatur finden. Versichern doch Nusbaum und Prymak (1901), dass in der kritischen Periode Teilungsbilder in den lymphoiden Zellen der Thymus gänzlich fehlen, und dass in derselben Periode kein einziger Leukozyt in dem lockeren subepithelialen Gewebe zu finden war. Dagegen fanden sie Bilder, die darauf hindeuteten, dass die Lymphozyten durch eine mit Auflockerung und endlicher Lostrennung verbundene Vermehrung und Verkleinerung der epithelialen Zellen entstanden.

Bei der Prüfung der für den letzteren Vorgang von den Autoren gegebenen Bilder glaube ich in ihnen die Wirkungen der verwendeten Sublimatfixierungen feststellen zu können. Es liegen dieselben partiellen Verklebungen der Lymphozyten mit den Retikulumzellen und dieselbe Hervorbringung scheinbar verzweigter Lymphozyten vor, wie ich sie bei einer anderen Gelegenheit (1907) als irreleitende Artefakte der Sublimatfixierung geschildert habe. Auf die hierdurch entstandene Schwierigkeit zu entscheiden, was Retikulumzellen, was Lymphozyten sind, lässt sich vielleicht auch die Angabe des Nichtvorhandenseins von Lymphozytenteilungen zurückführen. Der Mangel aller subthymischen Leukozyten bleibt mir jedenfalls ganz unerklärlich und dies um so mehr, als durch diese Angabe eben dem subthymischen Bindegewebe eine Sonderstellung angewiesen worden ist. Solche Zellen sind nämlich meiner Erfahrung nach stets im lockeren Bindegewebe der Teleostier zu finden, obgleich nicht in derselben grossen Zahl wie im Thymusgebiet.

Es erübrigt noch, die von Maurer bei der Forelle beschriebenen und von Nusbaum und Prymak in ihrem Vor-

kommen bestätigten Thymusknospen zu besprechen. Es gelingt auch an Sagittalschnitten vom Lachs unschwer, Bilder zu finden, die der Fig. 10 Maurers (1886) entsprechen und die das Vorhandensein solcher dorsalen knospenförmigen Verdickungen des Kiemenspaltenepithels zu beweisen scheinen. Die von Maurer beschriebene kleinzelligere Beschaffenheit der Knospen lässt sich auch wiederfinden, nur ist sowohl die Verdickung wie die Kleinzelligkeit bei näherem Zusehen nicht ganz dorsal gelegen, wie die Fig. 14 und 14a der angeführten Arbeit Maurers ihre Lage zeigen; die Knospe erweist sich nämlich bei stärkeren Vergrößerungen als aus zwei Epithelblättern bestehend, die eine direkte dorsale Fortsetzung des Kiemenspaltenepithels darstellen. Es ist ausschliesslich das kaudale dieser Blätter, welches verdickt ist. An Querschnitten sind die fraglichen Bilder nicht mit derselben Deutlichkeit wiederzufinden, und an Plattenrekonstruktionen nach Born findet man sie nicht mehr als Knospen wieder. Sie stellen sich als schwache wulstige Verdickungen der kaudalen Epithelbekleidung der Kiemenspalte, dicht an ihrem dorsalen Ende, dar. Die kleinzellige Beschaffenheit scheint im ersten Stadium, wo Lymphocyten noch nicht in dem Epithel aufgetreten sind, durch die Stellung der Epithelien, die bei den Sagittalschnitten nicht längs-, sondern mehr quergeschnitten werden, bedingt zu sein. In früheren Stadien liegen die Kiemenbogen einander so dicht an, dass die Kiemenspalten in ihrem dorsalen Teil eigentlich nur virtuell — als Epithelduplikaturen — vorhanden sind. Wenn später die Bogen auseinander weichen und offene Kiemenspalten entstehen, trennen sich die epithelialen Flächen auch im Bereiche der „Knospen“, und die Verdickungen treten dann mit noch grösserer Deutlichkeit als der kaudalen (später der kaudo-medialen) Wand der Kiemenspalte angehörig auf.

Das ganze Organ gehört jedenfalls niemals — auch in den frühesten Stadien nicht — zu diesen Knospen. Von ihrer ersten Anlegung an liegt die grössere Masse des Parenchyms epi- und retrobranchial, und die aus den „Knospen“ hervorgehenden Wülste bilden lediglich die schon oben (pag. 10) beschriebenen Verlängerungen auf das Kiemenspaltenepithel. Von diesem Verhältnis abgesehen sind die sachlichen Divergenzen zwischen Maurer und mir in diesem Punkte, wie man sieht, nicht allzu gross. Nichtsdestoweniger scheint es mir zweifelhaft, ob man

berechtigt ist, von einer Beteiligung wirklicher, knospenförmiger Thymusanlagen an der Thymusbildung beim Lachs zu sprechen, eine Auffassung, zu welcher die segmentale Beschaffenheit des ausgebildeten Organs einigermaßen einladet, oder ob es auch hier sich lediglich nur um eine direkte Umwandlung des Oberflächenepithels zur Thymus handelt; der Prozess sollte sich dann nur durch sein Übergreifen auf mehr ventrale Gebiete und die dadurch bedingte mehr zufällige Segmentierung des Organs von dem bei Siphonostoma unterscheiden. Die Entscheidung zwischen diesen beiden Auffassungen zu treffen, scheint mir erst bei einer weit über die wenigen bisher untersuchten Spezies erweiterten Erfahrung betreffs der Thymusentwicklung der Teleostier möglich zu sein.

### 5. Die Altersinvolution.

Das Vorkommen einer Thymusinvolution bei den Fischen ist schon Stannius (1854) nicht unbekannt gewesen. Es heisst bei ihm u. a. (pag. 256): „Auch dies Organ scheint seine Evolutions- und Involutionszeiten zu haben. Bei einem im Winter untersuchten sehr grossen Gadus morrhua (einem weiter entwickelten Dorsch) fand ich es kleiner als beim Dorsch als zylindrischen Strang, voll Pigment fast ohne Höhle.“

Eine eingehendere Untersuchung des Involutionsverlaufs scheint indessen erst von Maurer (1886) ausgeführt worden zu sein. Er hebt hervor, dass das Organ seine mächtigste Ausbildung bei „halbwüchsigen“ Fischen besitzt, z. B. bei Forellen von 12—15 cm Körperlänge. Bei grösseren Fischen vermisste er das Organ sogar gänzlich. So hatte die grösste Forelle, bei welcher er die Thymus fand, und zwar als ein oval-linsenförmiges Knötchen mit leicht höckeriger Oberfläche, eine Körperlänge von 25 cm.

Bei ganz grossen Individuen von Karpfen, Barben und Gadus fehlte sie auch. Bei Hechten von 35—40 cm Körperlänge war sie verkleinert und bestand aus einem kleinen, unbedeutenden Knötchen; bei noch grösseren Exemplaren war das Organ nicht nachweisbar. Bei einem alten Exemplare von Rhodeus war das Organ zu einem dünnen Zellstrang reduziert und bei grossen Exemplaren von Gasterosteus konnte er eine eingetretene Stielung des Organs gegen das Oberflächenepithel als Altersphänomen feststellen.

Histologisch stellte sich der Involutionsprozess als eine Verödung, eine Nekrobiose der Follikel dar. Die Zellen der Follikel erleiden eine Rückbildung, „indem ihre Kerne sich teilen oder in fast punktförmige Gebilde zerfallen. Letztere sammeln sich im Zentrum der einzelnen Follikel, und es entsteht hier unter Einschmelzung des retikulären Bindegewebes eine Erweichungshöhle, die mit dem aus genannten Körnchen hervorgegangenen molekulären Detritus gefüllt ist. Indem die Kavernen der einzelnen Follikel grösser werden, verschmelzen sie miteinander, und es entsteht in der Thymus eine buchtige Höhle, mit körnigen Zellresten gefüllt. Unter

Resorption ihres Inhaltes verschwindet diese Höhle und das ganze Organ wird zurückgebildet“ (pag. 171). Während des Verlaufes dieses Verödungsprozesses finden sich Zerfallsprodukte der Kerne auch zwischen den Zellen „des die Thymus nach der Kiemenhöhle abschliessenden Epithels“ eingelagert und an die freie Oberfläche gelangend, werden sie in die Kiemenhöhle ausgestossen.

Wie schon oben angeführt, fand Schaffer (1893), dass die Thymus bei *Lophius piscatorius* entgegen den von Maurer für andere Knochenfische gelieferten Angaben eine mit dem Wachstum des Tieres fortschreitende Grössenzunahme zeigt. So maß die Thymus bei einem Tiere von  $8\frac{1}{2}$  cm Körperlänge 3 mm, bei einem von 33 cm Länge 15 mm und bei dem grössten Exemplare von 112 cm Länge 35 mm. Strukturverschiedenheiten werden für verschiedene Grössen nicht angegeben.

Im Gegensatz zu seinem früheren Ausspruch äussert sich Maurer (1899) dahin, dass der Rückbildungsprozess auch bei alten Teleostiern nicht zum völligen Schwund des Organs führt. In seiner letzten Veröffentlichung (1902) spricht er ganz unbestimmt von einer allmählichen Rückbildung.

Prymak (1902) fand bei verschiedenen Spezies verschiedene Verhältnisse. „Bei dem *Cyprinus carpio* von den Süßwasserteleostiern und bei den *Corvinus niger* (Triglidae) und *Stromateus fiatola* (Scomberidae) von den marinen Knochenfischen haben wir mit der fortschreitenden Grösse und Alter der betreffenden Stadien ein fortschreitendes Wachstum der Thymus gesehen: bei den grösseren, beinahe erwachsenen Individuen war auch die Thymusdrüse grösser, obzwar die drei erwähnten Arten als Ausnahme in dieser Beziehung betrachtet werden können; denn sonst bei allen übrigen von uns untersuchten Fischen liess sich immer ein ungerades Verhältnis der Grösse der Thymus zu derselben des Individuums konstatieren. Die Involution der Thymus bei diesen Vertebraten findet auf jeden Fall statt, obwohl verhältnismässig viel später, als dies bei den Säugetieren geschieht.“

Welche Grössen der zuerst genannten Arten der Autor als „beinahe vollkommen erwachsen“ betrachtet, geht leider aus seiner Darstellung nicht hervor.

Mikroskopisch soll sich die Altersinvolution der Teleostierthymus kennzeichnen durch die Entstehung von intraparenchymatösen leeren oder mit feinkörniger Substanz gefüllten Hohlräumen und durch die Bildung von konzentrischen Körperchen. Die Hohlräume sollen entstehen durch die Auswanderung der Lymphozyten und durch ihre Umwandlung in rote Blutkörperchen. Die konzentrischen Körperchen erscheinen als ein spezifischer Charakterzug der Thymusinvolution, und zwar sollen sie durch obliterierende Gefässe gebildet werden. Zu Ende der Involution sollen diese Gebilde gänzlich schwinden, wahrscheinlich durch eine körnige Degeneration.

Auch die roten Blutkörperchen sollen eine sehr wichtige Rolle im Involutionsprozess spielen, indem die lymphoiden Zellen sich zur Zeit der Altersinvolution massenhaft in rote Blutkörperchen, und zwar vorzugsweise in der Rinde, umwandeln sollen. Die also gebildeten roten Blutkörperchen gehen meistens zugrunde. Die Mehrzahl unterliegt einer körnigen

Degeneration und bildet grosse Massen von Detrituskörnchen, andere schwellen, fliessen zusammen und bilden Anhäufungen von Pigment.

Wie bei den sonstigen darauf hin untersuchten Vertebraten kommt die Altersinvolution der Thymus der Teleostier vor allem in einer Rarefizierung und Verkleinerung sowohl der Rinde als des ganzen Parenchyms und in einer damit zusammenhängenden Umgestaltung des allgemeinen Aussehens des Organs zum Ausdruck. Die folgende diesbezügliche Beschreibung nimmt vorzugsweise auf den linsenförmigen Thymustypus Bezug, da es hauptsächlich Material dieses Typus war, das mir von älteren Tieren zur Verfügung stand.

Indem die Rindenschicht verdünnt wird, gewinnt sowohl die Randschicht wie das Mark an Umfang, und im Zentrum des Organs, wo die Rinde meistens von Anfang an am dünnsten ist, schwindet sie bald gänzlich. Hier begegnen sich Randschicht und Mark direkt. Ein zentraler Vertikalschnitt zeigt, wie die Rinde nur auf die Randpartien des Organs beschränkt ist. Dieser kortikale Ring nun wird mit dem Fortschreiten des Involutionsprozesses immer dünner.

Bei gewissen Formen, wie z. B. bei *Labrus*, ist die Altersinvolution während einer längeren Zeit durch die angedeutete Topographie des Thymusdurchschnittes gekennzeichnet. Bei anderen, z. B. bei *Esox*, habe ich sie nicht wiedergefunden; es scheint mir aber nicht unmöglich, dass sie zwar vorkommt, aber von kürzerer Dauer ist.

Als Charakteristikum der Altersinvolution lässt sich dieser zentrale Rindenschwund allerdings nicht bezeichnen. Auch in früheren Stadien der accidentellen Involution, wo die Rinde nur erst wenig reduziert ist, ist sie zu sehen, wie unten näher angegeben werden soll.

Die Reduktion der Rinde wird zu grossem Teil durch eine Rarefizierung der Lymphozyten bewirkt; wo das Rindenretikulum hierdurch in grösserem Maße blossgelegt worden ist, legen sich seine Zellen dichter aneinander und treten nunmehr nicht als der Rinde, sondern als der Randschicht, bezw. dem Mark angehörig hervor, mit anderen Worten, die genannten Schichten gewinnen an Umfang auf Kosten der Rinde. Auch in den übrig gebliebenen Rindengebieten sind die Lymphozyten meistens spärlicher vorhanden, das Retikulum tritt deutlicher als früher hervor. Zur

Verkleinerung der Rinden tragen aber auch wirkliche degenerative Prozesse bei, an welchen auch Zellen des Retikulums beteiligt sind. Ich komme auf sie weiter unten zurück.

Dies alles wirkt nun zusammen, um das Organ sowohl an Umfang wie an Dicke zu verkleinern. Wo die Verdünnung etwas weiter fortgeschritten ist, ist meistens eine typische Rinde nicht mehr zu sehen. Dagegen nimmt eine diffuse Lymphozyteninfiltration den tieferen Teil des Parenchyms ein, der nicht nur dem früheren Mark, sondern auch dem angrenzenden Abschnitt der Rinde zu entsprechen scheint. Diese mit Lymphozyten durchsetzte Partie gewinnt ein rindenähnliches Aussehen noch mehr dadurch, dass die Hypertrophie der Markzellen nicht selten gleichzeitig bedeutend zurücktritt. Die myoiden Zellen werden meistens ganz spärlich oder schwinden gänzlich (ausnahmslos geschieht dies aber nicht; auch während der Altersinvolution kann man einzelne Individuen finden, wo solche Zellen recht zahlreich vorhanden sind). Auch die sonstigen Zellen des Markes werden kleiner und weniger augenfällig. Mitunter bilden sie sogar nicht mehr einen zusammenhängenden Verband; nur einzelliegende grössere Zellen in einer Umgebung kleinerer Formen markieren dann dem aufmerksamen Auge das Gebiet des ursprünglichen Markes.

Auf den hier beschriebenen Verhältnissen beruht es, dass man, bei gewissen Spezies schon relativ früh, bei anderen später, Stadien antrifft, wo das Parenchym auf den ersten Blick hin lediglich aus Randschicht und Rinde zu bestehen scheint. Die rindenähnliche Partie ist dann allerdings bedeutend ärmer an Lymphozyten als die typische Rinde, und in ihrem tiefsten Teil lassen sich, wie gesagt, Markreste wiederfinden.

Noch eigentümlicher wird das Bild, wenn, wie ich z. B. bei *Esox* gefunden habe, der oberflächliche Teil der Randschicht durch seinen Reichtum an Schleimzellen von dem tieferen absticht, wo die Zellen mehr protoplasmatisch aussehen und in epithelialer Zusammenfügung liegen. Man bekommt dann fast den Eindruck, als wäre dies das Mark und die Reihenfolge von Mark und Rinde also umgekehrt wie früher.

Dies Spätstadium der Altersinvolution der Teleostierthymus hat auch bei den übrigen Wirbeltieren ihr Gegenstück. So z. B. beim Menschen, wo im Greisenalter die Rinde ganz verschwunden, das übrig gebliebene Mark aber mit Lymphozyten recht reichlich

durchsetzt werden kann. Nur wird das betreffende Stadium bei den Teleostiern durch verhältnismässig weit längere Dauer und durch grössere Stärke der Infiltration augenfälliger als bei den Säugern.

Die hier beschriebenen gröberen Umgestaltungen des Parenchyms werden, wie schon gesagt, in nicht unbedeutendem Grade durch Rarefizierung der Thymuslymphozyten bewirkt. Diese verlassen das Organ in grösserer Menge als früher, und gleichzeitig dürfte ihre intraparenchymatöse Vermehrung durch Teilung herabgesetzt sein, obwohl ein sicheres Urteil hierüber schwer ist, in Anbetracht der schon früher vorkommenden grossen Variationen in der Mitosenzahl. Im subthymischen Bindegewebe findet man häufig eine vermehrte Menge von Lymphozyten, obwohl es in der Natur der Sache liegt, dass diese sich über längere Zeit hinziehende Involution nicht dieselben prägnanten Bilder hervorruft, wie die meistens akut verlaufende accidentelle.

Die in einzelnen Zellen oder Zellengruppen des Parenchyms vorkommenden degenerativen Veränderungen tragen wesentlich dazu bei, das Bild der Altersthymus zu einem vielfach wechselnden und interessanten zu machen. Sie betreffen in nicht unerheblichem Grade auch die Zellen des Retikulums und sind zum grossen Teil von derselben Art, wie sie für die höheren Vertebraten von mir früher geschildert worden ist.

Fast regelmässig kommen Gruppen von grobkörnigen Zellen vor. Sie liegen am häufigsten in der Nähe der Bindegewebsgrenze, sind aber nicht selten oberflächlicher bis dicht an der freien Oberfläche des Organs anzutreffen. Sie ähneln teilweise den für die höheren Vertebraten beschriebenen Degenerationsformen der Retikulumzellen recht genau. Die Körnchen sind ziemlich gleichgross, sphärisch und nehmen durch Osmiummischungen eine graue Farbe an. Bei den übrigen Färbungen bleiben sie entweder ungefärbt (Benda färbung), oder nehmen sie den sauren Farbstoff auf (bei Mallory färbung gelb, bei Hämatoxylin-Eosinfärbung rot). Die Zellen liegen bald mehr zerstreut und zeigen dann eine rundliche Form und die Dimensionen grösserer Leukozyten, bald liegen sie dicht zusammengedrängt und bilden dann bisweilen ganz umfangreiche Ballen fast synzytialen Aussehens und ohne hervortretende Zellgrenzen.

Wenn man die rundlichen freiliegenden Zellen untersucht, zeigen sie eine recht grosse Ähnlichkeit mit Leukozyten. Es ist aber gewöhnlich nicht schwer, Stellen ausfindig zu machen, wo diese Zellenformen in Entstehung begriffen ist. Man findet dann meistens in der Peripherie der Gruppe Zellen mit spärlicheren Körnchen und von ästiger Form, welche einen deutlichen Zusammenhang mit dem Retikulum zeigen, Bilder die angeben, dass diese Körnchenzellen aus Retikulumzellen hervorgehen; in dem Maße, wie sie sich mit Körnchen erfüllen, nehmen sie eine sphärische Gestalt an und verlieren ihre Fortsätze.

Man kann nun recht häufig Bilder antreffen, die in betreff der Form, der Lage und der Beziehungen der Zellen mit den hier beschriebenen nahe übereinstimmen, sich aber durch eine etwas abweichende Färbbarkeit der Körnchen von diesen unterscheiden (Taf. III, Fig. 32). Die Körnchen sind schwach basophil und färben sich nach Mallory schwach blau mit etwas schmutzigem Anstrich. Mit Osmium behandelt, scheinen sie ungefärbt zu bleiben. Ob diese Bilder eine verschiedene Degenerationsform bedeuten, oder ob sie nur als mehr zufällige Modifikation der früher beschriebenen anzusehen sind, muss vorläufig dahingestellt bleiben.

Diese Anhäufungen oder Ballen von Körnchenzellen der einen oder anderen Art liegen nicht selten ganz frei im Parenchym, und um sie herum haben dann die intakten Retikulumzellen eine geschlossene Reihe mehr oder weniger epithelartigen Charakters gebildet. Der Ballen zeigt häufig Anzeichen eines Zerfalles, und es ist leicht zu sehen, dass hierbei eine epithelbekleidete Zyste sich an seiner Stelle herausbilden kann.

Solche Zysten wechselnden Inhalts sind nun recht gewöhnliche Vorkommnisse in der altersinvolvierten Teleostier-Thymus. Am grössten habe ich sie bei einigen grösseren Exemplaren von *Aspius alburnus* und *Leuciscus rutilus* gefunden, wo fast der ganze Thymuszapfen von ihr eingenommen und das Parenchym zu einer ganz dünnen oberflächlichen Schicht reduziert war. Offenbar sind es solche Bilder, die frühere Untersucher bewogen haben, diese Zystenbildung in den Mittelpunkt des normalen Involutionsprozesses zu stellen, was für viele Fälle gar nicht zutrifft. Die Reduktion des Parenchyms kann sich auch ohne jede auffallende Zystenbildung vollziehen, und eine durch Sequesterbildung bewirkte Verödung der Rinde, wie sie Maurer beschreibt, kann freilich vorkommen,

darf aber durchaus nicht als die regelmässige Art ihres Schwindens angesehen werden.

Nicht immer geschieht die Zystenbildung durch den Zerfall solcher Anhäufungen von Körnchenzellen. Die Bildung wirklicher Sequester, wo Retikulumzellen und Lymphozyten gleichzeitig der Degeneration anheimfallen, kommt hier wie schon vor der eigentlichen Involutionsperiode vor; auch Distensionszysten der oben beschriebenen Art sind zu finden. Das Endprodukt, die Zysten selbst, ist auch hier ein ähnliches, der Bildungsprozess mag der eine oder der andere gewesen sein; der Bau der Zystenwand ist auch derselbe wie vor der Involution; nur durch ihre oftmals beträchtlichere Grösse weichen sie von den früher vorhandenen Bildungen ab.

Schon in den oben beschriebenen Anhäufungen von Körnchenzellen kommen häufig vereinzelt Pigmentzellen vor. Daneben sieht man aber spärliche Gebilde, die den Namen von Pigmentballen verdienen, d. h. grössere oder kleinere rundliche Klumpen, die nicht selten mit Pigmentkörnchen so reichlich durchsetzt sind, dass man nur ausnahmsweise einen Kern oder mehrere wahrnehmen kann. Schon vor dem Involutionsstadium sieht man regelmässig spärliche verästelte oder rundliche Pigmentzellen, und zwar nicht nur im perivaskulären Bindegewebe, sondern auch im Parenchym selbst. Es scheint mir am nächsten zu liegen, anzunehmen, dass die Pigmentballen aus dem Zerfall dieser Pigmentzellen hervorgehen, manchmal etwa so, dass die Zerfallsprodukte von Retikulumzellen sekundär aufgenommen werden und sich in letzteren Zellen anhäufen. Aus dem Zerfall der Pigmentballen endlich scheinen die relativ häufig vorkommenden Zysten pigmentierten Inhalts hervorzugehen.

Auch das in den Gefässkanälchen befindliche perivaskuläre Bindegewebe erfährt im Laufe der Altersinvolution mehr oder weniger durchgreifende Veränderungen. Wie schon oben angegeben, entbehren auf jüngeren Altersstufen die Gefässe in ihrem oberflächlichen intraparenchymatösen Verlaufe häufig solches perivaskuläre Bindegewebe ganz und gar. Dies ändert sich aber in der Regel, schon ehe die Altersinvolution angefangen hat, so dass die fraglichen Gefässe mit einer kontinuierlichen Bindegewebshülle versehen, in die Periode der Altersinvolution eintreten. Während der letztgenannten Periode nimmt nun das Bindegewebe

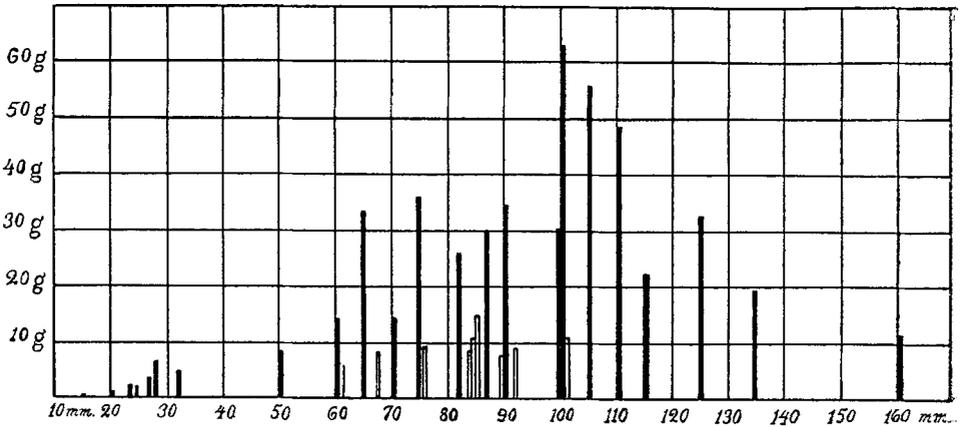
in den oberflächlich gelegenen Kanälchen mancherorts eine ausserordentlich voluminöse Beschaffenheit an. Gleichzeitig wird das Gewebe zellenärmer, homogener und durchsichtiger. Bisweilen scheint diese homogene Beschaffenheit auf die peripheren Bindegewebsschichten der Kanälchen beschränkt, welche sich dann wie eine ungemein dicke Basalmembran ausnehmen (Taf. III, Fig. 25 bis 27). In anderen Fällen zeigt das perivaskuläre Bindegewebe streckenweise durch und durch eine derartige homogene Beschaffenheit, und man bekommt dann den Eindruck einer Art hyaliner Degeneration. An solchen Stellen erscheinen auch die Gefässe verändert, dünner und mit engerer Lichtung.

Indem sich diese Verdickung und Umwandlung meistens auf kürzere Strecken der Gefässkanälchen beschränkt, gewinnen diese Partien den schmälere Kanälchenstrecken gegenüber eine gewisse Selbständigkeit, so dass sie in den Schnitten sogar den Eindruck ganz isolierter Bildungen erwecken können.

Dass eine wirkliche Abschnürung der Gefässkanälchen zustande kommt, davon habe ich mich niemals überzeugen können. Damit mag es sich jedoch verhalten wie es wolle, soviel ist sicher, dass die so entstandenen bindegewebigen Gebilde mit den wirklichen aus dem Thymusretikulum herstammenden epithelialen Körperchen nichts anderes gemein haben, als unter Umständen die konzentrische Struktur. Der Versuch von Prymak (1902), die konzentrischen Körperchen der Teleostier aus obliterierenden Kapillaren und kleinen Blutgefässen herzuleiten, beruht auf einer Verwechslung bindegewebiger, und epithelialer Elemente, die zu der Zeit, wo Afanassiew (1877) seine gleichartige Ansicht aussprach, leicht erklärlich war, aber mit Hülfe der Bindegewebsfärbungen einer neueren Zeit leicht zu vermeiden ist.

Bei ein paar grösseren Exemplaren von *Labrus rupestris* (120 resp. 125 mm Länge) habe ich im Bindegewebe eines tief in das Parenchym eingedrungenen Gefässkanälchens eine sonderbare Differenzierung angetroffen. Bei dem einen Tier fand sich nämlich an zwei, beim anderen an einer Stelle ein rundliches bezw. stäbchenförmiges Stückchen hyalinen Knorpels. Der Knorpel erstreckte sich nicht ausserhalb des Thymusgebiets, sondern lag ganz inselartig im perivaskulären Bindegewebe eingebettet (Taf. III, Fig. 26); die Gefässe, die hier ganz dünn waren, gingen exzentrisch an ihm vorbei.

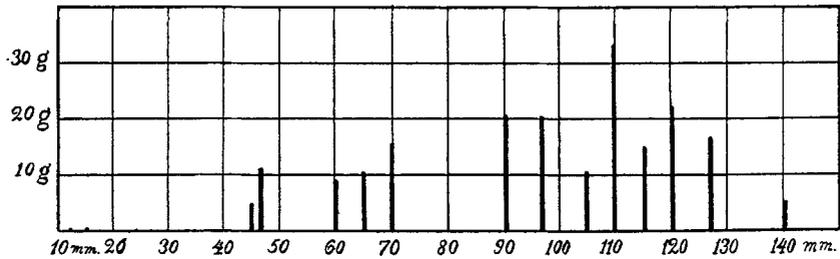
Obwohl ich diesen bizarren Befund nur in den genannten zwei Stadien angetroffen habe, und streng genommen zwingende Gründe für seine Deutung als Involutionsphänomen nicht vorliegen, bin ich vorläufig doch geneigt, in ihm eine Abart der im Alter



Figur 7

sich vollziehenden sekundären Umwandlung des perivaskulären Bindegewebes der Thymus zu sehen.

Bei dem allmählichen Beginn und den undeutlichen Kennzeichen der ersten Stadien der Altersinvolution schien es mir für eine nähere Feststellung des Zeitpunktes der beginnenden Involution von Interesse, die relativen Gewichtswerte des Organs zu

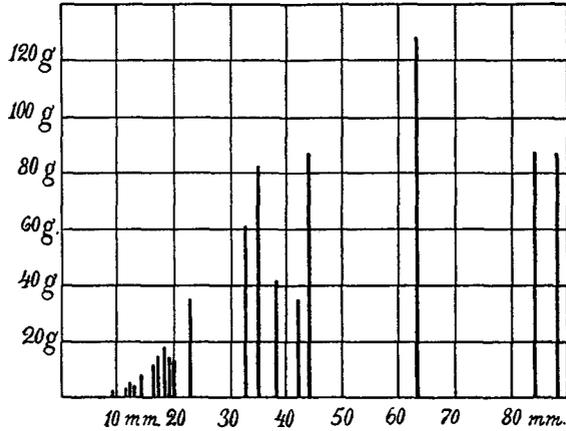


Figur 8.

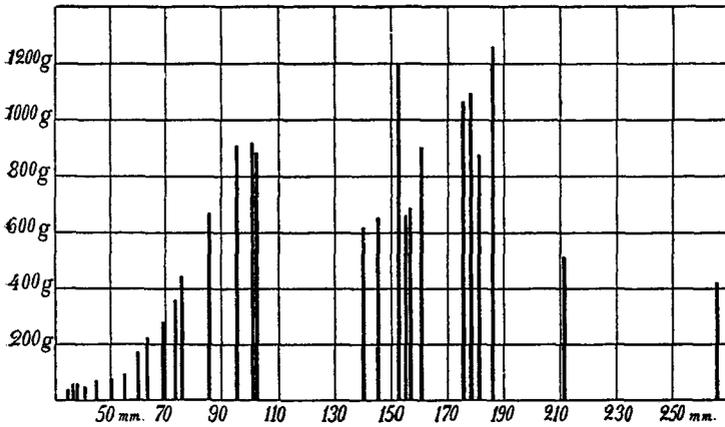
prüfen. Ich habe deshalb von *Cyprinus*, *Gobius*, *Labrus* und *Siphonostoma* je eine Reihe verschiedener Grössenstufen durch Plattenrekonstruktion in einheitlichem Maßstabe untersucht und die Modelle gewogen. Die Ergebnisse finden sich in den Textfiguren 7—10 zusammengestellt. Da es sich ja lediglich um Einzel-

wägungen, nicht um Mittelwerte handelt, habe ich absichtlich es unterlassen den graphischen Darstellungen die Form der Kurven zu verleihen.

Die grösste Massenentfaltung der Thymus des *Labrus rupestris* liegt, nach den vorliegenden Wägungen zu urteilen,



Figur 9.



Figur 10.

etwa bei 100 mm Länge (Textfig. 7, die ausgefüllten Säulen). Durch mikroskopische Untersuchung des Spermas auf bewegungsfähige Spermien und unter Berücksichtigung der Grösse der Eierstockseier habe ich den Zeitpunkt der Geschlechtsreife zu bestimmen gesucht. Die kleinsten Exemplare, für welche ich die

Reife solchermaßen feststellen konnte, waren 102 und 105 mm lang. Hier zeigen sich meine Beobachtungen also in recht guter Übereinstimmung mit der für höhere Vertebraten festgestellten Verknüpfung der normalen Rückbildung der Thymus mit der eintretenden Geschlechtsreife.<sup>1)</sup>

Für *Gobius niger* verlegt die Textfig. 8 die höchste Entfaltung der Thymus auf 110 mm Körperlänge, während meine Anzeichnungen schon bei 90 mm Länge eingetretene Geschlechtsreife angeben. Die Übereinstimmung ist also hier eine weniger präzise.

Was *Cyprinus carassius* (Textfig. 9) betrifft, sind die Angaben über die Zeit der Geschlechtsreife recht unbestimmt; sie soll allerdings „früh“ auftreten, die betreffende Grösse des Tieres dürfte wohl nicht unwesentlich vom Fundort abhängig sein. Mein (in ganz kleinen Teichen eingesammeltes) Material weist auf einen Eintritt der Thymusinvolution bei einer Grösse von 62—84 mm hin. Ein Ausbleiben der Altersinvolution, wie es Prymak behauptet, kann entschieden verneint werden.

Für *Siphonostoma typhle* (Textfig. 10) standen mir eigene Beobachtungen in betreff der Reife nicht zur Verfügung. Gewisse Literaturangaben (Liljeborg 1889—91, p. 453) scheinen anzudeuten, dass die Geschlechtsreife etwa bei einer Körpergrösse von 120—130 mm eintritt. Die grösste der untersuchten Thymusdrüsen gehört zu einer Körpergrösse von 180 mm, die nächstgrösste zu einer von 150 mm, in beiden Fällen also Grössen, die nicht unbedeutend die für die Geschlechtsreife angegebene Grösse übersteigen<sup>2)</sup>. Die gewonnenen Werte wechseln aber so stark, dass die Bedeutung der Einzelwägungen für die Entscheidung der Frage hier recht problematisch erscheint.

Bei *Zoarces viviparus* habe ich nicht Serien geschnitten und auch nicht Rekonstruktionen gemacht. Die histologische Struktur erlaubt aber hier, den Anfang der Altersinvolution mit ziemlicher Sicherheit auf die Körperlänge 145 mm zu verlegen. Die kleinsten Individuen, für welche ich beim Einfangen Geschlechtsreife fest-

<sup>1)</sup> Die Erfahrungen von Söderlund und Backman (1908) scheinen allerdings darauf hinzuweisen, dass bei Kaninchen schon die Vorbereitungen der Spermio-genese hierbei von entscheidender Bedeutung seien.

<sup>2)</sup> Malm (1874, pag. 21) findet allerdings das Marsupium des Männchens erst bei einer Körpergrösse von 150 mm völlig entwickelt.

gestellt habe, sind von resp. 130 und 145 mm Länge, während andererseits für andere Individuen von 145, 150, 160 und 175 mm Länge (und zwar sowohl ♀ wie ♂) vermerkt worden ist, dass sie in Reifung begriffen waren; nach Smitt (1892—95) soll man die Geschlechtsreife bei Individuen von 150 mm Länge festgestellt haben.

Überhaupt liegt es auf der Hand, dass, solange man mit Einzelfällen und nicht mit hinreichend begründeten Durchschnittszahlen operiert, ganz exakte Angaben über die Zeit der beginnenden Altersinvolution nicht zu erreichen sind. Soviel geht allerdings aus dem Obigen hervor, dass diese Involution auch bei den Teleostiern erst in einem relativ späten Stadium, und zwar um die Zeit der Geschlechtsreife herum, ihren Anfang nimmt. Die vorliegenden Daten scheinen eher auf einen Zeitpunkt gleich nach der Geschlechtsreife zu zeigen, als auf einen vor derselben; die Feststellung der genauen Zeitrelation zwischen den beiden Prozessen muss allerdings späteren Untersuchungen vorbehalten bleiben.

### 6. Einiges über die accidentelle Involution.

Endlich habe ich über einige orientierende Versuche zu berichten, die ich angestellt habe, um zu prüfen, inwiefern die Empfindlichkeit gegen Ernährungsstörungen, die der Thymus überall, wo sie geprüft worden, eignet, auch bei den Teleostiern zu finden ist.

Ich habe für diesen Zweck eine Anzahl von Labrus verschiedener Grösse im Aquarium ohne Fütterung gehalten und sie nach 23 und 31 Tagen getötet. Die Gewichte der nach diesen Hungertieren und zwar in derselben Vergrösserung wie für die neueingefangenen, angefertigten Modelle habe ich als unausgefüllten Säulen in die Textfig. 7 eingetragen. Ein Blick auf dieselben lehrt, dass die Thymus der Hungertiere hinter der des normalen Tieres von derselben Grösse ausnahmslos zurücksteht, und zwar geht die Verkleinerung bis zu  $\frac{1}{6}$  des normalen Wertes.

Die mikroskopische Untersuchung lehrt, in grösster Kürze gesagt, dass eine bedeutende Reduktion der Rinde stattgefunden hat. Die Rinde ist vorzugsweise auf die Peripherie des Organs beschränkt, in der Mitte fehlt sie entweder gänzlich oder ist sie zu einer Reihe kleiner Flecke reduziert. Gleichzeitig ist das Mark

manchmal mit Lymphozyten bedeutend stärker durchsetzt als normalerweise, also, wie ersichtlich, dieselben Hauptzüge, welche die früheren Stadien der Hungerinvolution z. B. bei Kaninchen und Frosch auszeichnen.

Die Rarefizierung der Lymphozyten im Parenchym geschieht offenbar auch hier durch Herabsetzung der Zahl der Mitosen und durch vermehrte Auswanderung; letztere kommt in einer grösseren Lymphozytenmenge im subthymischen Bindegewebe zu auffallendem Ausdruck. Anzeichen dafür, dass die Auswanderung nach der Kiemenhöhle stattfinden sollte, habe ich auch unter diesen Verhältnissen nicht gefunden.

---

### **Rückblick auf die Hauptergebnisse.**

Wie ersichtlich, ist das Studium der Teleostierthymus geeignet, mehrere Kardinalpunkte der allgemeinen Morphologie und Physiologie des Organs kräftig zu beleuchten:

1. Der Umstand, dass die Teleostierthymus nicht nur als ein integrierender Bestandteil des Kiemenhöhlenepithels angelegt wird, sondern bei fast allen untersuchten Formen zeitlebens als solcher persistiert, ist wohlgeeignet, die epitheliale Herkunft und Beschaffenheit des Thymusretikulums sowohl im Mark wie in der Rinde ad oculos zu demonstrieren. Das bei einigen Formen vorkommende Einwachsen in die Tiefe und die bei einer Form (Cyprinus) dargelegte, relativ spät eintretende Abtrennung sind von Interesse, indem sie zu den bei den übrigen Vertebraten gefundenen Verhältnissen eine Brücke bilden.

2. Die Gefässfreiheit der Thymusanlage und die einfache Form ihrer Grenze gegen das Bindegewebe lässt ein Durchtreten zahlreicher Lymphozyten durch diese Grenzfläche während der Differenzierungsperiode des Organs unschwer feststellen. Angestellte genaue Zählungen und Messungen haben dargetan, dass dieses Durchtreten nicht im Sinne eines Auswanderns, sondern im Sinne eines Einwanderns zu deuten ist. Die Lehre des autochthonen Entstehens der Thymuslymphozyten scheint mit den in der Teleostierthymus gefundenen Verhältnissen nicht vereinbar zu sein.

3. Das unter Umständen vorkommende Auftreten myoider Zellen in der plakodenförmigen Teleostierthymus, ehe Gefässe und

Bindegewebe in sie eingewachsen sind, erlaubt, die Möglichkeit einer Einschleppung solcher Zellen mit gleicher Bestimmtheit wie die eines Einschlusses derselben abzuweisen. Das Vorkommen quergestreifter Fibrillen auch in typischen Retikulumzellen spricht gleichfalls zugunsten des autochthonen Entstehens der myoiden Zellen.

4. Auch für die Teleostier ist das Vorkommen einer Altersinvolution der Thymus und zwar unter prinzipiell denselben Formen, wie sie bei den höheren Vertebraten vorkommen, festgestellt worden. Ebenso ist eine Beziehung zwischen Geschlechtsreife und Altersinvolution der Thymus auch hier wahrscheinlich gemacht.

5. Bei Nahrungsentziehung stellt sich auch bei den Teleostiern eine accidentelle Thymusinvolution, und zwar unter ähnlichen Formen wie bei den höheren Vertebraten, ein.

---

### Literaturverzeichnis.

---

- Afanassiew, B. (1877): Weitere Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Thymus und die Winterschlagdrüse der Säugetiere. Arch. f. mikroskop. Anat., Bd. 14.
- Board, J. 1894: The development and probable function of the Thymus. Anat. Anz., Bd. 9.
- Cheval, M. (1908): Recherches sur les lymphocytes du thymus. Bibl. anat., T. 17.
- Dustin, A. P. (1908): L'origine et la signification des cellules „myoïdes“ et „epitheloides“ du thymus. Bull. soc. r. sc. med. et nat. Bruxelles No. 5.
- Ecker, A. (1853): Art. Blutgefäßdrüsen in Wagners Handwörterbuch der Physiologie. Bd. IV. Braunschweig.
- Glas, E. (1905): Zur Frage der Sarkolyse. Anat. Anz., Bd. 26.
- Hammar, J. A. (1905): Zur Histogenese und Involution der Thymusdrüsen. Ibid., Bd. 27.
- Derselbe (1906): Über Gewicht, Involution und Persistenz der Thymus im Postfötalleben des Menschen. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch.
- Derselbe (1907): Über die Natur der kleinen Thymuszellen. Ibidem.
- Jonsson, A. (1908): Studien über die Thymusinvolution 3. Die Involution nach Hunger. Upsala Lökensförs. Förk. Bd. 13 (Deutsche Auflage im Erscheinen).
- Laurell, H. (1908): Zum Vergleich der Lymphozyten innerhalb und ausserhalb der Thymusdrüse. (Im Erscheinen.)
- Leydig, Fr. (1853): Anatomisch-histologische Untersuchungen über Fische und Reptilien. Berlin, pag. 26 und ff.

- Liljeborg, W. (1889—91): Sveriges och Norges Fiskar. Upsala.
- Malm, A. H. (1874): Om den brednäbbade Kantnälens — Siphonostoma typhle Yairn — utveckling och fortplantning. Lund. Dissert.
- Maurer, Fr. (1885): Schilddrüse und Thymus der Teleostier. Morph. Jahrb., Bd. 11.
- Derselbe (1899): Die Schilddrüse, Thymus und andere Schlundspaltenderivate bei der Eidechse. Ibid., Bd. 27, pag. 122.
- Derselbe (1902): Die Entwicklung des Darmsystems. Hertwigs Handb. d. vergl. u. exp. Entwicklungsgesch., Bd. II, pag. 133.
- Maximow, A. (1907): Über die Entwicklung der Blut- und Bindegewebszellen beim Säugetierembryo. Folia hämatol., Jahrg. 4.
- Mayer, S. (1888): Zur Lehre von der Schilddrüse und der Thymus bei den Amphibien. Anat. Anz., Bd. 3.
- Nusbaum, J. und Prymak, Th. (1901): Zur Entwicklungsgeschichte der lymphoiden Elemente der Thymus bei den Knochenfischen. Ibid., Bd. 19.
- Pensa, A. (1905): Osservazioni sulla struttura del timo. Ibid., Bd. 27.
- Prymak, Th. (1902): Beiträge zur Kenntnis des feineren Baues und der Involution der Thymusdrüse bei den Teleostiern. Ibidem, Bd. 21.
- Rudberg, H. (1907): Studien über die Thymusinvolution 1. Die Involution nach Röntgenbestrahlung. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch., Suppl.
- Schaffer, J. (1893): Über den feineren Bau der Thymus und deren Beziehung zur Blutbildung. Sitzungsber. d. Wiener Akad., Bd. 102, Abt. III.
- Smitt, F. A. (1892—95): Skandinaviens fiskar. Stockholm.
- Söderlund, G. und Backman, A. (1908): Studien über die Thymusinvolution. 2. Die Altersinvolution beim Kaninchen. Upsala Lökensfören, S., Förk, Bd. 13. (Deutsche Ausgabe im Erscheinen.)
- Stannius, H. (1850): Über eine der Thymus entsprechende Drüse bei Knochenfischen. Müllers Arch.
- Derselbe (1854): Handbuch der Zootomie von Siebold und Stannius, 2. Teil, 1. Heft. Zootomie d. Fische, 2. Aufl. Berlin, pag. 256.
- Stöhr, Ph. (1906): Über die Natur der Thymuselemente. Anat. Hefte, Bd. 31.
- Ver Eecke, A. (1899): Structure et modifications fonctionnelles du thymus de la grenouille. Bull. de l'acad., r. de méd. de Belgique.
- Weissenberg, R. (1907): Über die quergestreiften Zellen der Thymus. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 70.

## Erklärung der Abbildungen auf Tafeln I—III.

### Tafel I.

- Fig. 1—10. Querschnitte in der Thymusgegend verschiedener Teleostier. Namen und Grösse der Fische nebst den Vergrößerungen sind in der Tafel angegeben. Hämatoxylin-Eosin-Färbung. Thym. = Thymus.
- Fig. 11. *Carassius vulg.* 14,5 mm. Markzellen in trabekulärer Anordnung; ri. = Rinde. Tell. Flüss., Hämatoxylin, Eosin. Zeiss' Apochr. 2 mm, Ap. 130, hom. Imm., Komp.-Ok. 4.

- Fig. 12. *Siphonostoma typhle* 175 mm. Gefässfreie Thymus. Querschnitt. Das Organ hat sich streckenweise von der gut markierten Basalmembran abgehoben. ra. = Randschicht, ri. = Rinde, m. = Mark. Tell. Flüss., Hämatox. Eosin. Zeiss' Apoehr. 16 mm. Komp.-Ok. 4.
- Fig. 13. *Centronotus gunnellus* 125 mm. Kleine epithelbekleidete Cyste; das Epithel zeigt im Profilbild einen bürstenähnlichen Saum, im Oberflächenbild ein eigentümliches konzentrisches Relief; Verbindungen mit Retikulumzellen treten an der äusseren Grenze der Cyste mehrfach hervor. Tell. Flüss., Hämatox. Eosin. Zeiss' Apoehr. 2 mm, Ap. 1,30, hom. Imm., Komp.-Ok. 8.
- Fig. 14. *Centronotus gunnellus* 72 mm. Kleine Cyste mit Kutikular- und Becherzellen. Fixierung, Färbung, Vergrößerung etc. wie Fig. 13.
- Fig. 15. *Gobius niger* 90 mm. Geflecht myoider Zellen aus dem Marke. Fixierung etc. wie Fig. 11.

## Tafel II.

- Fig. 16. *Salmo salar* 130 mm. Der Übergang zwischen der Thymus und dem geschichteten Plattenepithel der Umgebung. Formol-Spiritus. Hämatoxylin, Eosin. Vergrößerung wie Fig. 11.
- Fig. 17. *Salmo salar*. Aus den zentralen Partien desselben Schnittes wie Fig. 16. ra. = Randschicht; ri. = Rinde; m. = Mark. Vergrößerung wie Fig. 11.
- Fig. 18—24. *Siphonostoma typhle*. Entwicklungsbilder. Fixierung, Vergrößerung etc. wie Fig. 13. ü. = Übergangsfalte z. Kiemendeckel
- Fig. 18. Embryo 10 mm. Rein epitheliale Thymusanlage, spärliche subthymische Lymphozyten. Bei × eine artefizielle Diskontinuität im Schnitte.
- Fig. 19 A—C. Embryo 9 mm; drei aufeinander folgende Schnitte. Einzelne Lymphozyten im Epithel, bei ×× hat die Basalmembran durch hindurchtretende Lymphozyten einen Durchbruch erfahren.
- Fig. 20 A—B. Embryo 10,6 mm. Zwischen den zwei abgezeichneten Schnitten liegt ein ungezeichneter. Sonst wie Fig. 19.
- Fig. 21. Embryo 11,3 mm. Die intra- und subthymischen Lymphozyten haben an Menge zugenommen. Rechts Teilung einer der erstgenannten; ×× wie in Fig. 19.
- Fig. 22. Embryo 12 mm. Fortwährende Vermehrung der intra- und subthymischen Lymphozyten.
- Fig. 23. Embryo 15 mm. Zahlreiche Lymphozyten in der Thymusanlage. Häufige Teilungen der Thymuszellen. Die subthymische Infiltration verringert.
- Fig. 24. Larve von 37,5 mm Länge. Beginnende Markbildung. Die Entfernung der abgelösten Thymus vom Bindegewebe ist in der Figur kleiner dargestellt, als sie im Präparat sich darstellte. ra. = Randschicht; ri. = Rinde; m. = Mark.

## Tafel III.

- Fig. 25. *Zoarcus viviparus* 300 mm. Gefässkanälchen und Schleimzellen blau, Thymus im übrigen rotbraun; ra. = Randschicht; deutlicher Unterschied zwischen Rinde und Mark tritt bei dieser Färbung nicht hervor. Tell. Flüss., Mallorysche Färbung. Reicherts Obj. 4, Ok. 1, eingeschobener Tubus.
- Fig. 26. *Labrus rupestris* 120 mm. Teil eines queren Vertikalschnittes, zahlreiche quergeschnittene, stark erweiterte Gefässkanälchen zeigend. In der Mitte des Bildes ein grosses Kanälchen mit hyaliner Knorpelinsel. Fixierung und Färbung wie in Figur 25. Reicherts Obj. 4, Ok. 4, 150 mm Tubuslänge.
- Fig. 27. *Labrus rupestris* 125 mm. Der abgezeichnete Vertikalschnitt zeigt die starke Erweiterung der an der Grenze gegen die Randschicht verlaufenden horizontalen Gefässkanälchen. Reicherts Obj. 2, Ok. 1, 170 mm Tubuslänge.
- Fig. 28—30. *Gobius niger* (resp. 70, 70 u. 60 mm). Kleine Epithelcysten an der Bindegewebsgrenze (resp. oberhalb, auf und unterhalb dieser Grenze). ba. = Basalmembran; bi. = Bindegewebsinsel am oberflächlichen Rande der Cyste; körn. = körnige Leukozyten, my. = myoide Zellen. Tell. Flüss., Mallorysche Färbung. Zeiss' Apochr. 2 mm, Ap. 1,30, hom. Imm., Komp.-Ok. 4.
- Fig. 31. *Zoarcus viviparus* 85 mm. Eine grössere, riesenzellenähnliche und eine kleinere Zelle mit schwach basophilen Kügelchen. Ausserdem eine Schleimzelle. Tell. Flüss., Malloryfärbung. Zeiss' Apochr. 2 mm, Ap. 1,30, hom. Imm., Komp.-Ok. 8.
- Fig. 32. *Zoarcus viviparus* 150 mm. Rundliche Zellen mit schwach basophilen Kügelchen, viele auch mit spärlichen Pigmentkörnchen. Die abgebildete Partie ist ein kleiner Teil eines recht umfangreichen Sequesters, der an drei Seiten durch eine Spalte vom umgebenden Parenchym abgegrenzt war und nur an einer Seite (links auf dem Bild) mit dem Retikulum zusammenhing, hier zahlreiche Übergangsformen zu typischen Retikulumzellen zeigend. Fixierung, Färbung etc. wie in Fig. 31.
- Fig. 33 A—C. *Zoarcus viviparus* 85 mm. A und B zeigen je eine Schleimzelle, an die sich in A mehrere Zellen, in B eine Zelle konzentrisch angefügt haben, wodurch ein an den echten Hassallschen erinnernder Zellenkomplex entstanden ist; C zeigt eine Zelle mit schwach basophilen Körnchen. Fixierung, Färbung etc. wie in Fig. 31.
- Fig. 34. Zellen aus dem Marke desselben Tieres wie Fig. 33 mit dicker protoplasmatischer Aussenschicht und spärlichen, regelmässig angeordneten basophilen Körnchen von zugespitzter Form (modifizierte Schleimzellen?). Fixierung etc. wie in Fig. 31.

- Fig. 35. *Centronotus gunnellus* 40 mm. Partie aus dem Marke, drei in Schleimzellen umgewandelte Retikulumzellen zeigend, welche ihre Verbindung mit den übrigen Retikulumzellen noch bewahrt haben. Fixierung und Färbung wie in Fig. 31; Vergrößerung wie Fig. 11.
- Fig. 36. *Gobius niger* 60 mm. Komplex myoider Zellen von länglicher und sphärischer Form aus dem Marke. Fixierung und Färbung wie Fig. 31; Vergrößerung wie Fig. 11.
- Fig. 37. *Esox lucius* 400 mm. Partie aus dem Marke, fädige Differenzierung im Protoplasma der Retikulumzellen zeigend. ba. = Basalmembran. Flemmingsche Flüssigk., Bendasches Krystallviolett. Vergrößerung wie in Fig. 31.
- Fig. 38. *Anguilla vulgaris* 270 mm. Partie aus dem Mark mit zwei myoiden Zellen (my.) und einem konzentrischen Körperchen (Hass.) In einigen der Retikulumzellen eine Differenzierung quergestreifter Fibrillen. Fixierung etc. wie in Fig. 37.
-





