

BEITRÄGE

ZUR

MORPHOLOGIE DER ZELLE.

II.

VERSCHIEDENE ZELLARTEN.

VON

EMIL HOLMGREN,
STOCKHOLM.

Mit 18 Figuren im Text und 96 Figuren auf den Tafeln 4/17.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Vorbemerkungen	99
Technik	102
Litterarische Hinweisung	106
I. Nervenzellen	107
II. Darmepithelzellen	135
III. Magenepithelzellen	143
IV. Epithelzellen des Uterus	143
V. Epithelzellen der Epididymis (Lebergangszellen von Helix Pomatia)	144
VI. Drüsenzellen von Pankreas (und von anderen Speicheldrüsen)	152
VII. Epithelzellen der Langerhansschen Zellhaufen in Pankreas	157
VIII. Epithelzellen der Nebennieren	160
IX. Leberzellen	168
X. Deciduaellen	176
XI. Riesenzellen des Knochenmarkes	179
XII. Riesenzellen der Milz	191
Allgemeine Betrachtung über die Trophospongien und die Trophospongienkanälchen	193
Figuren-Erklärung	205
Litteratur	208a

Im Jahre 1901 wurde der erste Teil dieser Arbeit veröffentlicht, der sich ausschliesslich mit den Nervenzellen beschäftigte. Es wurde darin über gewisse binnenzellige Strukturen berichtet, die ich entdeckt hatte und für deren deutliche Herstellung ich hatte versucht, eine besondere histologische Methode auszuarbeiten. Es gelang mir auch, durch Verwendung der Trichloressigsäure als Fixationsmittel und der Weigertschen Resorcin-Fuchsin-Färbung innerhalb der Nervenzellen der Wirbeltiere fädige, Netzwerke bildende Strukturen nachzuweisen, die ich mit ähnlichen und schon durch gewöhnliche histologische Methoden (Sublimat, Carnoys Gemisch, Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange, Toluidin-Erythrosin) demonstrierbaren intracellulären Bildungen an Nervenzellen verschiedener Evertibraten (Astacus, Palaemon, Helix, Hirudo u. a.) zusammenstellte. Diese netzbildenden binnenzelligen Fadenapparate der Wirbeltiere waren indessen, nach meiner Erfahrung, sehr veränderlich, indem sie mehr oder weniger reichlich verflüssigt werden konnten, wodurch ihre fadenartige Natur in eine kanälchenartige umgesetzt worden. Hierdurch konnten in den Nervenzellen entweder separate und mehr oder weniger zahlreiche Kanälchen oder auch ganze Kanälchennetze oder endlich Übergänge zwischen diesen Extremen zu stande kommen. — Da weiter diese physikalisch-chemische Umgestaltung der fädigen Netzwerke in Kanälchen in nachweisbarer Weise gleichzeitig mit anderen stofflichen Umsetzungen und zwar mit

den Veränderungen der Tigroidsubstanz innerhalb der Nervenzellen stattfinden konnten, schlug ich vor, die genannten Netzwerke als Trophospongien zu bezeichnen, um dadurch zum Ausdruck zu geben, dass ich in diesen veränderlichen Strukturen trophische Einrichtungen der Nervenzellen betrachtete.

Eine in gewissen Fällen bedeutende Verbesserung meiner oben genannten Methode wurde von mir erzielt, indem ich anstatt der Trichloressigsäure Trichlormilchsäure benutzte. Durch diese Behandlung treten nämlich die Trophospongien der Nervenzellen nach der Färbung mit Resorcin-Fuchsin sowohl viel deutlicher und schärfer, als auch vollständiger tingiert hervor.

Meine fortgesetzten Studien über die Trophospongien habe ich über viele verschiedene Zellarten ausgedehnt und dabei gefunden, dass diese Strukturen eine allgemeine Verbreitung an den Körperzellen haben.

Die Einwendung, dass diese von mir beschriebenen binnenzelligen Strukturen nur Artefakte sein sollten, indem sie durch die besondere Behandlungsart des Untersuchungsmateriales hervorgerufen wären, kann ich u. a. durch die Hinweisung leicht beseitigen, dass sie auch nach Behandlung durch andere bewährte histologische Methoden an geeigneten Objekten beobachtet werden können, wenn sie auch dabei mitunter nicht so deutlich hervortreten, als nach meiner eigenen Methode. Leider hat indessen diese letztere bisher an einigen Zellenkategorien versagt, bei welchen jedoch die durch die beliebigen Methoden herstellbaren Kanälchenbildungen der Trophospongien, d. h. die verflüssigten Partien derselben, das tatsächliche Vorhandensein dieser binnenzelligen Netzwerke kundgeben.

Hinsichtlich der Herkunft der Trophospongien habe ich die Meinung verfechtet, dass sie genetisch eigentlich den Zellen nicht angehören, wo sie auftreten, sondern vielmehr anderen, multipolar gestalteten Zellen, deren Ausläufer in den erstgenannten Zellen hineindringen und sich hier verzweigen, um das Trophospongien-

netz herzustellen. Dass ein ähnliches symbiotisches Verhältnis in der Tat an den Nervenzellen mancher Evertebraten und niederer Vertebraten existiert, darüber kann nunmehr kein Zweifel obwalten. Die Beobachter sind gegenwärtig allzu zahlreich, die ein solches reciprokes Verhalten zwischen Nervenzellen und diesen dicht anliegenden interstitiellen verzweigten Zellen an den genannten Tieren anerkennen, um dass eine ablehnende Auffassung in dieser Hinsicht zugelassen werden könnte. In betreff der Nervenzellen höherer Wirbeltiere dagegen ist meine oben genannte Meinung mit Bezug auf die Herkunft der Trophospongien jedoch noch nicht völlig einwandfrei, obwohl ich viele gute Stütze für meine Deutung besitze. — Dasselbe gilt vielleicht mit noch grösserem Rechte hinsichtlich der Genese der Trophospongien anderer Zellspezies. Hier liegen aber oft die Bauverhältnisse im allgemeinen noch schwieriger, um richtig eruiert werden zu können, als bei den Nervenzellen; und ich bin auch bereit, noch lange Jahre hindurch zu erwarten, bis die betreffenden wichtigen Fragen ihre endgültige Lösung bekommen können.

Können deshalb als Hauptergebnis meiner jahrelangen bisherigen Studien die von mir entwickelten Vorstellungen über symbiotische Verhältnisse zwischen Zellen ungleicher physiologischer Dignität nicht angesehen werden, so liegen jedoch, wie ich unten zeigen werde, manche Thatsache bei meinen Befunden vor, die unwiderleglich geeignet sind, diese Ideen eher zu stützen als zu erlegen. — Als das Wesentlichste meiner vorliegenden Arbeit möchte ich bezeichnen, dass es mir gelungen ist, eine vorher unbekannte, allgemein verbreitete Zellstruktur, ein „Zellorgan“, nachzuweisen, die zu ihrer chemischen und morphologischen Natur veränderlich ist und die ohne Zweifel, als eine trophische Organisation der Zelle, im Leben dieser letzteren eine fundamental wichtige Aufgabe zu erfüllen hat.

Technik.

Die Methode, von der ich mich zuerst bediente, war die folgende:

1. Fixierung 24 Stunden durch 5% Trichloressigsäure.
2. Successiv 50°, 60°, 70°, 82° und 96° Spiritus in je 24 Stunden.
3. Entwässerung und Paraffineinbettung.
4. 2 bis höchstens 5 μ dicke Schnitte.
5. Weigerts Resorcin-Fuchsinfärbung. Frische Färbungsflüssigkeit. 24 Stunden.

Später habe ich diese Methode dahin geändert, dass ich anstatt 5% Trichloressigsäure entweder bloss 5% Trichlormilchsäure oder 5% Trichlormilchsäure + 5% Salzsäure benutzte. Übrigens dasselbe.

Wie oben hervorgehoben, muss man die Resorcin-Fuchsinfarbe frisch verwenden. Man kann dieselbe nur einmal benutzen. Da die Färbung zuerst nach ungefähr 24 Stunden völlig eintritt, ist es notwendig, die Flüssigkeit zu verdünnen. Bekanntlich ist indessen das Fuchsin, das in der Farbe eingeht, ziemlich ungleich. Mitunter kann man nämlich ein Farbstoff bekommen, der der Weigertfarbe eine intensive Färbungsfähigkeit beibringt; in anderen Fällen dagegen an ähnlicher Anfertigung der Färbungsflüssigkeit, gelingt die Tinktion vergleichsweise nur schlecht. Man muss deshalb, meiner Erfahrung nach, für das Fuchsin, mit dem man arbeitet, die geeignete Verdünnung der Färbungsflüssigkeit zuerst ausprobieren, ehe man zur Tinktion einer grösseren Menge von Schnitten schreitet. Nach meiner Erfahrung ist das grobkrySTALLINISCHE Fuchsin von E. Merck in Darmstadt das beste.

Es lohnt sich oft, besonders wenn die Resorcin-Fuchsinfärbung etwas zu stark ausgefallen ist, eine Nachfärbung mit alkohol. Boraxkarmin folgen zu lassen. Man erhält dadurch

sehr oft eine gute Kontrastfarbe, die die Trophospongien noch schärfer hervorheben kann.

Wie schon vorher der ausgezeichnete Histologe Joseph Schaffer¹⁾ hervorgehoben hat, bewirkt die Trichloressigsäure Quellung des kollagenen Gewebes, die beim Auswaschen (und besonders bei der Behandlung mit 50° und 60° Spiritus) in auffallendem Grade zunimmt. Dasselbe gilt nun auch hinsichtlich der Trichlormilchsäure. Dies Verhältnis bedeutet jedoch für die spezifischen Zellenelemente in den spinalen Ganglien, in den Drüsen (z. B. Pankreas, Leber), in der Placenta, in dem Knochenmarke etc. eigentlich nur wenig. Die Konservierung der genannten Zellen wird nämlich nichtsdestoweniger befriedigend. Für den Magen und den Darm dagegen kann diese Quellung fast das ganze Material zerstören, weil dieselbe mitunter enorme Dimensionen annimmt. Es ist hierbei jedoch sehr bemerkenswert, dass diese Quellung bei derselben Behandlung in verschiedenen Fällen äusserst ungleich ausfallen kann, sodass man mitunter durch die Trichlormilchsäurefixierung eine hinreichend gute Konservierung bekommen kann, während man in anderen Fällen, bei ganz derselben Behandlung, ganz misslingt. Den Grund dieser so auffallend grossen Variabilität in der Fixierungsfähigkeit der Trichlormilchsäure habe ich mit völliger Sicherheit nicht eruieren können; glaube jedoch, dass dieselbe in zufälligen physiologischen vitalen Zuständen gewissermassen zu suchen sei, und zwar in dem zufälligen Erfüllungsgrade der geweblichen Saftlücken und in der zufälligen Konstitution der Grundsubstanz des Bindegewebes, im Augenblicke der Fixierung. Es ist nämlich augenscheinlich, wie stark besonders die Saftlücken und die Grundsubstanz des Bindegewebes durch die genannte Behandlung angeschwollen werden, wodurch bei dem kollagenen Gewebe die geformten Elemente voneinander weit entfernt

¹⁾ Versuche mit Entkalkungsfüssigkeiten. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie und f. mikrosk. Technik. Bd. 19. 1902.

werden können. So ist aber nicht der Fall mit den Neurofibrillen und den Muskelfibrillen, die nach der genannten Behandlung ihre ursprüngliche gegenseitige Lage behalten. — Dass die Grundsubstanz des Bindegewebes während verschiedener vitalen Zustände zu ihrer Zusammensetzung sehr ungleich sein kann, steht ja ausser jedem Zweifel.

Um indessen die genannte Quellung vorzubeugen, habe ich Versuche mit Spirituslösungen der Trichlormilchsäure gemacht. Diese Modifikation meiner Methode ist aber dessentwegen nicht besonders empfehlenswert, weil die nachfolgende Resorcin-Fuchsin-Färbung nicht in zufriedener Weise zu gelingen pflegt. — Dagegen wird die Färbung der Trophospongien durch Zusatz von Osmiumsäure zu der Trichlormilchsäure bei der Fixierung nicht wesentlicher beeinträchtigt (wenigstens an den spinalen Ganglien). Gewöhnlicherweise setze ich eine 1 % Osmiumsäurelösung (zu 5:100) zu der Trichlormilchsäure und entgehe dadurch der Quellung fast vollständig. Weil die Trichlormilchsäure stark reduziert, wird das Material oft auffallend schwarz, was jedoch auf die nachfolgende Färbung keine grössere Wirkung ausübt.

Wie gut die Trichlormilchsäure die cellulären Bestandteile konservieren kann, geht aus der Fig. 1 hervor, die zwei spinale Nervenzellen des Kaninchens wiedergibt, welche durch Trichlormilchsäure (ohne Osmiumzusatz) fixiert und nachher, anstatt mit Resorcin-Fuchsin, mit Thiazinrot R-Toluidin gefärbt worden waren. Die Konservierung ist vorzüglich, ja in derjenigen Hinsicht die bewährtesten Methoden (wie Sublimat, Carnoys Gemisch etc.) übertreffend, dass jede Spur von Schrumpfung ganz ausgeschlossen ist.

Es könnte vielleicht in diesem Zusammenhange am Platze sein, darauf hinzuzeigen, dass die Spalten, die manche Forscher um die Nervenzellenkörper herum geschrieben und als präformierte lymphatische Interstitien gedeutet haben, absolut sicher

nur Artefakte sein können. Der auf dem Gebiete der Nervenzellenforschung so hoch verdiente und weit erfahrene Forscher Fr. Nissl, hat auch bekanntlich ganz neulich dieselbe Meinung ausgesprochen. Er äussert nämlich in seiner Arbeit „Die Neuronenlehre und ihre Anhänger“ (Jena 1903) S. 371: „Ich habe längst experimentell festgestellt, dass die Deutung des pericellulären Raumes als eine präformierte Einrichtung des Lymphsystems irrig ist. Thatsächlich kann man auch das Auftreten der pericellulären Räume bei Anwendung von Reagentien vermeiden, welche nicht zu Schrumpfungen der Zellen und des Gewebes führen.“ Diese Nisslschen Bemerkungen sind gewiss durchaus richtig; und ich sehe für diese Auffassung darin eine schwer wiegende Stütze, dass die Trichlormilchsäure, die — wie wir oben erfahren haben — in der Regel die geweblichen Saftlücken eben zu einer beträchtlichen Quellung bringen kann, niemals etwaige pericelluläre Räume um die Nervenzellenkörper herum hervorruft.

Die in der Fig. 1 wiedergegebenen spinalen Nervenzellen waren, wie oben hervorgehoben, durch Thiazinrot-R-Toluidin gefärbt. Durch diese Tinktion treten die Tigroidschollen und andere Zellenbestandteile ebenso distinkt und elektiv tingiert hervor, wie nach Konservierung mit anderen und bewährten Methoden (Sublimat-Gemischen u. a.). Ein Vergleich dieser Figur mit z. B. den Fig. 3 und 4, deren abgebildete Zellen aus demselben Materiale herkommen, wie diejenigen der Fig. 1, legt uns auch klar und deutlich dar, wie elektiv hinsichtlich der Darstellung der Trophospongien meine Methode sein kann. Die Zellen der Fig. 3 und 4 waren nämlich, wie die der Fig. 1, durch Trichlormilchsäure fixiert, aber anstatt mit Thiazinrot-R-Toluidin, welche Färbung die schon vorher allgemein bekannten Zellenbestandteile schön darstellte, mit Resorcin-Fuchsin tingiert. Durch diese Färbung treten nur die Trophospongien hervor, während die Tigroidsubstanz versteckt bleibt.

Schon aus dem bisher Gesagten dürfte es wohl als ziemlich sicher angesehen werden können, dass die Trophospongien kaum nur Artefakte sein sollen. Um mich indessen davon sicher zu überzeugen, dass sie präformierte Strukturen darstellen, habe ich kontrollierende Untersuchungen an allen von mir studierten Organen durch allgemein gebräuchliche histologische Methoden vorgenommen. So habe ich mit Vorliebe das Carnoysche Gemisch (Alkohol-Chloroform-Eisessig) benutzt, aber auch Sublimat und verschiedene Sublimatmischungen, — mit nachfolgenden Färbungen durch Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange, durch Toluidin-Erythrosin, Thiazinrot-R-Toluidin und viele andere Färbungen. In der letzten Zeit hat endlich Kopsch (22) eine Methode gefunden, die die Trophospongien der spinalen Nervenzellen vorzüglich färben kann. Er behandelt nämlich spinale Ganglien während ca. 21 Tage mit 2% Übersmiumsäure, wodurch die „intrakapsulären Zellen“ (wie ich aufgezeigt habe) und die Trophospongien der genannten Zellen schwarz gefärbt werden können. Ich habe diese Methode ziemlich weit geprüft und dieselbe als sehr gut und einfach gefunden. Sie giebt jedoch, meiner Erfahrung nach, nicht mehr als meine eigene Methode. (S. hierüber weiter in meinem Aufsätze: Über die Trophospongien der Nervenzellen. Anat. Anz. Bd. 24, Nr. 9, 1903). — Es muss ohne weiteres einleuchten, dass Studien an lebendigem Materiale hierbei ganz nutzlos wären.

Hinsichtlich der **historischen Entwicklung** unserer Kenntnis über die Trophospongien hinweise ich auf mein Referat in Merkel-Bonnets „Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte“: Neue Beiträge zur Morphologie der Zelle (Bd. 11, 1902), weil dasselbe alle einzelne Arbeiten über den fraglichen Gegenstand bis August 1902 enthält. Die Arbeiten, die über dasselbe Thema mir später bekannt worden sind, werde ich dagegen in dem vorliegenden Zusammenhange berücksichtigen. — Das genannte Referat berührt desgleichen den von Golgi

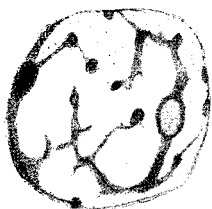
durch seine Chromsilbermethode hergestellten „Apparato reticolare interno“ und meine Stellung in betreff der vermutlichen Identität dieses Golgischen Netzwerkes mit den Kanälchenbildungen der Trophospongien. — Gegenwärtig habe ich keinen Anlass auf die Golgischen noch so viel umstrittenen Bildungen einzugehen.

I. Nervenzellen.

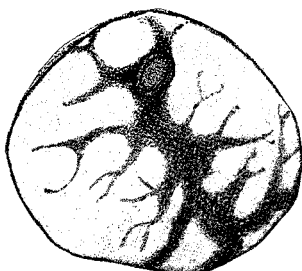
Von diesen Zellen habe ich vornehmlich die spinalen Nervenzellen studiert und zwar von den verschiedensten Säugetieren (wie Kaninchen, Igel, Ratte, Katze, Hund, Meerschweinchen, Pferd, Kalb etc.) und Vögeln (Tauben, Hühnchen, Möven etc.). Aber auch sympathische und centrale Nervenzellen (Vorderhornzellen des Rückenmarkes) der genannten Tiere habe ich bei meinen Untersuchungen mitgenommen. Bei den genannten Tierformen, sowie auch bei den verschiedenen Nervenzellenkategorien haben indessen die hier in Betracht kommenden Strukturen prinzipiell ganz dasselbe gezeigt. Ich finde es deshalb ziemlich unnötig alle, obwohl für die eine oder die andere Tier- oder Nervenzellenform mitunter eigenartige, Varianten im Aussehen oder in der binnenzelligen Ausbreitung der Trophospongien separat vorzulegen. Ich beschränke mich anstatt dessen zu einer allgemeineren Darstellung der binnenzelligen Netzwerke an den Nervenzellen.

Fig. 2 gibt eine spinale Nervenzelle des Kaninchens wieder, die durch Trichlormilchsäure fixiert und durch Unnas Orceinfarbe tingiert worden war. Die Farbe hat die lamelläre Kapsel scharf tingiert. Dagegen sind die mehr oder weniger protoplasmareichen Zellen fast ungefärbt geblieben, die zwischen der genannten Kapsel und der Nervenzelle selbst eingeschoben

liegen. Bekanntlich kennen wir durch die von Ramón y Cajal¹⁾ und Retzius²⁾ mittelst der vitalen Methylenblaumethode ausgeführten Untersuchungen, dass diese Zellen, die innerhalb der Kapsel liegen und deshalb wohl auch geeigneter Weise als intrakapsuläre Zellen³⁾ bezeichnet werden könnten, in der That multipolar gestaltet sind und mit ihren Ausläufern den Nervenzellkörper umgreifen, dem sie dicht anliegen. Die Textfig. 1a und 1b stellen zwei aus resp. Ramón y Cajals und Retzius Arbeiten entnommene Abbildungen solcher durch



Textfig. 1 a.



Textfig. 1 b.

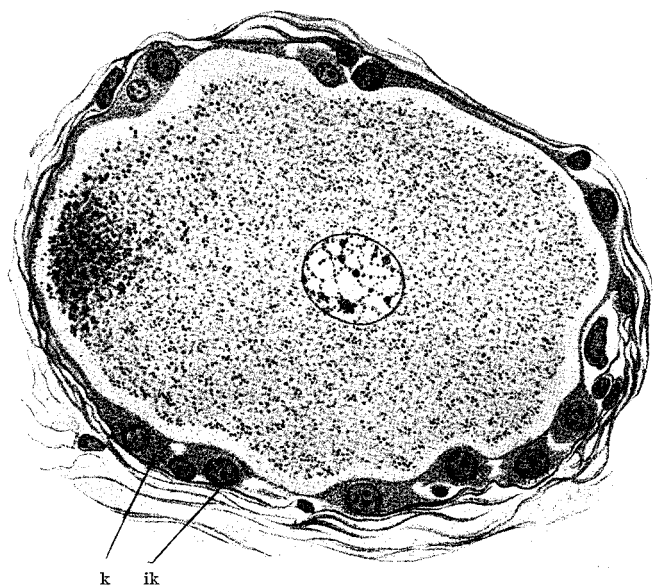
Methylenblau gefärbten, intrakapsulär lokalisierten Zellen dar, die eine spinale Nervenzelle umgreifen. — Für meine Vorstellungen in Betreff der unten näher beschriebenen Kanälchenbildungen der Trophospongien und ihrer Beziehungen zu extracellulären Strukturen ist das Verhalten von fundamentaler Bedeutung, dass zwischen der spinalen und der sympathischen Nervenzelle einerseits und der intrakapsulär lokalisierten verzweigten Zellen anderer-

1) *Textura del Sistema nervioso del hombre y de los vertebrados*. Tom. I. Madrid. 1899.

2) *Biolog. Untersuchungen*. N. F. IX. 1900.

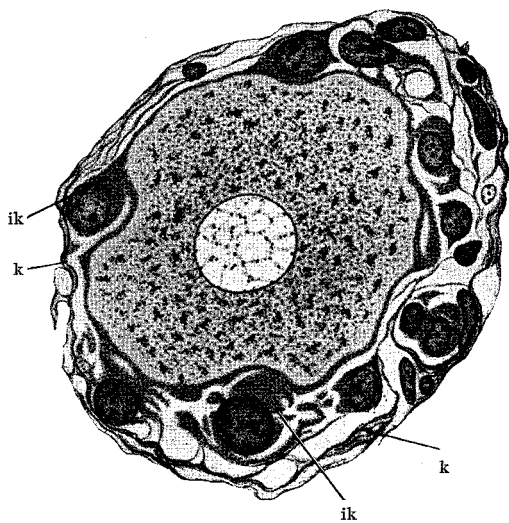
3) Diese Bezeichnung scheint mir so lange gerechtfertigt zu sein, als wir über die Beziehungen dieser Zellen zu der Nervenzellenkapsel noch nicht sicher orientiert sind. Wohl aber scheint es mir ausser jedem Zweifel zu stehen, dass sie sich in die Neurilemmazellen fortsetzen.

seits, sowie auch zwischen der centralen Nervenzelle und dem Hüllgewebe derselben keine präformierten lymphatischen Spalten existieren. Ich habe diese Frage schon oben berührt. — Dagegen ist es, wie ich bereits im ersten Teil dieser Arbeit dargethan habe (S. 300 und 301), ein allgemein wiederkehrendes Verhältnis, dass die Zellkörper der intrakapsulären Zellen durch Flüssigkeitsansammlungen mehr oder weniger hochgradig um-

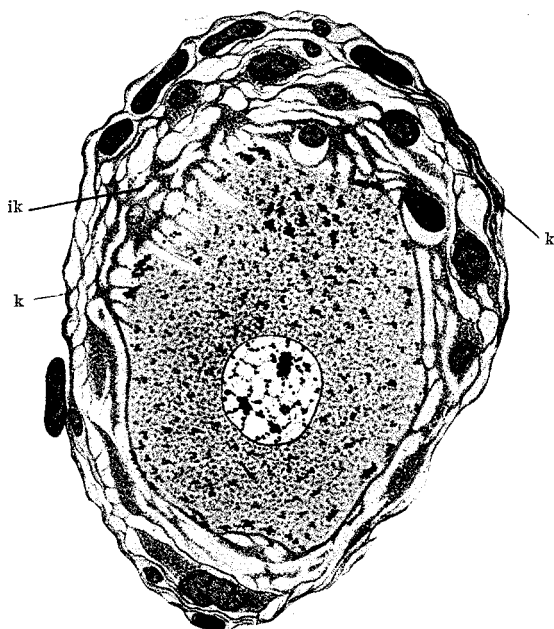


Textfigur 2.

gestaltet werden können, infolgedessen sie nicht selten zu unregelmässigen, kernführenden Netzwerken verändert werden, die zwischen der Nervenzelle und der angehörigen Kapsel liegen. Ich reproduziere in den Textfiguren 2, 3 und 4 drei spinale Nervenzellen mit ihren Hüllzellen und Kapseln, die im ersten Teil dieser Arbeit wiederzufinden sind und an welchen Abbildungen die genannten Veränderungen der intrakapsulären Zellen (infolge vakuolisierender



Textfigur 3.



Textfigur 4.

Prozesse) deutlich zu sehen sind. An der Textfigur 2 treten die Zellkörper der intrakapsulären Zellen (ik) als vergleichsweise kompakte Gebilde hervor (k = Kapsel). An der Textfigur 3 dagegen sind die intrakapsulären Zellen (ik) in verschiedener Weise von Hohlräumen oder kanälchenartigen hellen Lücken durchbohrt. An der Textfigur 4 endlich sind die intrakapsulären Zellen (ik) durch ähnliche Gänge oder Lücken so stark durchlöchert und verunstaltet, dass wir von den ursprünglichen grossen protoplasmatischen Zellen fast nur ein unregelmässiges, kernführendes Netz, Gänge oder Lücken einschliessend, sehen können. — Da man ähnliche, verschieden gestaltete Bilder der intrakapsulären Zellen dicht nebeneinander in demselben Schnitte regelmässig und nach den beliebigen bewährten Fixierungen findet, muss wohl jeder Verdacht auf Kunstprodukte ausgeschlossen werden können.

Wir haben hier, meines Erachtens, vielmehr ohne Zweifel mit morphologischen Ausdrücken verschiedener Thätigkeitszustände zu thun. Ich halte es gewiss als einen vitalen Befund, dass die intrakapsulären Zellen, je nach der momentanen Aktivität entweder kompakt und durchaus protoplasmatisch oder mehr oder weniger reichlich von Saftlücken und flüssigkeitsgefüllten Hohlräumchen durchbohrt werden. — Ich möchte in diesem Zusammenhange noch daran erinnern, was ich schon im ersten Teil dieser Arbeit hervorgehoben habe, dass die multipolaren intrakapsulären Zellen sich in besonderer Weise färben können. Bei Tinktion mit Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange färben sie sich nämlich durch eine charakteristische Gemischfarbe von Säurefuchsin und Orange und bei Färbung mit Thiazinrot-R-Toluidin werden sie von einer bräunlichen Neutralfarbe tingiert. — Noch möchte ich hinzufügen, dass die intrakapsulären Zellen sich direkt mit den Neurilemmazellen um den Achsencylinder herum verbinden.

Die Tafelfiguren 3 und 4 geben nun spinale Nervenzellen desselben Ganglions wieder, wie die in der Tafelfig. 2 abgezeichnete Zelle. Sie sind also mit Trichlormilchsäure konserviert; aber anstatt durch Orcein, sind sie durch Resorcin-Fuchsin gefärbt worden. Man bekommt durch diese Behandlung ein ganz besonderes Bild. Die intrakapsulären Zellen sind dunkel gefärbt, und innerhalb der Nervenzellenkörper treten aus körnigen Fäden aufgebaute Netzwerke auf. Die einzelnen Fäden sind mehr oder weniger geschlängelt. Es ist ganz auffallend, dass diese Netze, die Trophospongien, fast ausschliesslich das Endoplasma der Nervenzellen einnehmen, während das Exoplasma, wo dasselbe vorhanden ist, nur an einzelnen Stellen von vergleichsweise gröberen Netzzweigen durchsetzt werden, die allem Anschein nach in den Zellkörpern der intrakapsulären Zellen direkt übergehen. Man gewinnt unwiderleglich den Eindruck, als ob kürzere oder längere Ausläufer der intrakapsulären Zellen in den Nervenzellenkörper hineindringen sollten, um hier ein Netz verzweigter Fäden (das Trophospongium) herzustellen. Ein genaueres Studium der vorgelegten Figuren legt auch in deutlicher Weise dar, dass die Trophospongien innerhalb der einzelnen Nervenzellen sehr ungleich stark und reichlich entwickelt sein können. Innerhalb einiger Zellen sind die Trophospongien vergleichsweise sehr reichlich vorhanden, bilden mehr oder weniger dichte Netze, innerhalb anderer Zellen dagegen sind sie schwächer entwickelt und können an gewissen Stellen des Zellkörpers fast vollständig fehlen.

Fig. 5 wieder, die auch eine spinale Nervenzelle des Kaninchens, durch meine Methode behandelt, wiedergibt, zeigt ein noch mehr vereinfachtes Bild des Binnennetzes: eine einfache Guirlande um den Kern herum, wovon sehr kurze, gegen den Kern hin gerichtete Sprossungen hervorgehen.

Als eine weitere Entwicklung dieses letzten Typus kann wohl das Bild des Binnennetzes angesehen werden, das Fig. 6 wiedergibt. Wir finden hier die Guirlanden wieder; aber von denselben gehen vergleichsweise lange, hier und da verzweigte Ausläufer gegen den Kern hin hervor.

Vielleicht könnte jemand die Vermutung hegen, dass die mehr oder weniger reichliche Entwicklung des Trophospongiums an den Präparaten von der Behandlung des Materiales oder von einer mehr oder weniger vollständigen Färbung des Netzwerkes abhängen könnte und wäre nicht als ein präformiertes strukturelles Verhalten zu deuten. Ja, vorausgesetzt, dass meine Methode, wie die Golgische Chromsilbermethode, die bezüglichen Strukturen nur zufälligerweise färbte und dass die Tinktion nicht gut wäre, hätte man recht, eine ähnliche Vermutung zu hegen. Da jedoch in meinen Präparaten sämtliche Zellen Trophospongien zeigen können und da die letzteren ziemlich scharf gefärbt hervortreten und da man weiter voraussetzen muss, dass alle Zellen auf ähnlicher Tiefe desselben Ganglions in jeder Hinsicht übereinstimmend behandelt worden sind, steht wohl keine andere Möglichkeit zurück als die Annahme, dass die an den Präparaten verschieden entwickelten Trophospongien auch vital ungleich gestaltet gewesen sein sollen. Ich werde übrigens gleich unten Thatsachen vorlegen, die diese Annahme in noch wesentlicherer Weise begründen können.

Fig. 7 endlich zeigt uns ein Bild der Trophospongien (spinale Nervenzelle eines Kaninchens), das in vielfacher Hinsicht von den oben demonstrierten abweicht. Anstatt aus vergleichsweise feinen und mehr oder weniger geschlängelten Fäden aufgebaut, tritt das Netz hier aus ungleich dicken Fäden zusammengesetzt auf, die mehr gleichförmige Maschen bilden. Desgleichen sind die Verbindungen nach aussen mit den intrakapsulären Zellen bedeutend zahlreicher. Wie ich schon im ersten

Teil dieser Arbeit bemerkt habe, ist dieser Typus bei den Mammalien ziemlich selten. Bei den Vögeln dagegen finde ich denselben öfter wieder. Ich kann nicht mit Sicherheit abmachen, ob diese Erscheinungsform durch die Behandlung des Materiales hervorgerufen sei, oder nicht.

Haben nun die oben demonstrierten Bilder Fig. 3, 4, 5 und 7 die Trophospongien als ausschliesslich körnig und protoplasmatisch dargethan, so finden wir dagegen in Fig. 8a — Spinalganglienzelle von Kaninchen — sowie in der oben demonstrierten Fig. 6, dass innerhalb der einzelnen Fäden der Trophospongien tröpfchenartige Verflüssigungen auftreten können, wodurch am konservierten Materiale vakuolenartige, nicht färbare Hohlräumchen innerhalb dieser Fäden zu stande kommen. — Wie in Fig. 8b zu sehen ist, können die genannten Tröpfchenbildungen miteinander konfluieren oder ganze Strecken der Fäden verflüssigt werden, infolgedessen Kanälchen entstehen, die bei einer allgemeineren Verflüssigung des Trophospongiums ein Kanälchennetz erzeugen, das dem ursprünglichen protoplasmatischen Netzwerke entspricht. Eine ähnliche besonders schöne und vollständige Kanalisierung finden wir in Fig. 9, die eine spinale Nervenzelle von Kaninchen wiedergibt. — Das Kanälchennetz der Fig. 8b und 9 ist aus sehr feinen und parallelwändigen Röhrchen aufgebaut, die von durch Resorcin-Fuchsin gefärbten Wänden gegen das Nervenzellprotoplasma deutlich abgegrenzt sind. Diese Wände muss ich als Reste der körnigen Fäden betrachten. — In Fig. 10 wiederum (spinale Nervenzelle von Kaninchen) finden wir an verschiedenen Stellen des Nervenzellkörpers ungleich weit getriebene Verflüssigungen und Kanalisierungen des Netzwerkes. An einigen Stellen treten noch diskrete Vakuolen innerhalb der Fäden auf; an anderen Stellen sind Kanälchen vorhanden, die noch von durch Resorcin-Fuchsin gefärbten Wänden abgegrenzt werden; an anderen Stellen endlich scheint die Verflüssigung so weit ge-

gangen zu sein, dass die Kanälchen nicht weiter von durch Resorcin-Fuchsin gefärbten Wänden abgegrenzt werden, sondern scheinen direkt zu dem Nervenzellprotoplasma zu stossen. Die direkte Verbindung dieser letztgenannten Art der Kanälchen teils mit noch protoplasmatischen Trophospongienteilen, teils mit deutlich abgegrenzten Kanälchen, beweist, meiner Meinung nach, die Herkunft dieser Kanälchen aus dem Trophospongium.

Es scheint mir ohne weiteres klar zu sein, dass diese verschiedenen Gebiete des Trophospongiums innerhalb einer Nervenzelle verschiedenen Phasen endocellulärer stofflicher Umsetzungen entsprechen müssen.

Fig. 11 stellt ähnliche stoffliche Veränderungen an den einzelnen Fäden des Trophospongiums einer spinalen Nervenzelle von der Katze dar. An dieser Zelle finden wir noch, dass die Trophospongienkanälchen eine Neigung zeigen, sich zu krümmen oder selbst spiralförmig umzudrehen, — ein Verhalten, dem man an den Carnivoren (sowie auch an den Vögeln) oft begegnet.

In Fig. 12 endlich, die auch eine spinale Nervenzelle von der Katze wiedergibt, finden wir, dass infolge der Verflüssigung der einzelnen Trophospongienfäden auffallend weite, spaltenähnliche Kanälchen zu stande kommen können. In der Regel stellen solche weite Kanälchen nicht so regelmässige Netze dar, als die feineren und mehr parallelwändigen Kanälchen (Fig. 9). — Diese besondere Form der Kanälchen entspricht wohl auch einer eigenen Variation der endocellulären stofflichen Umsetzungen.

Hinsichtlich der allgemeinen Form der Kanälchennetze könnte man deshalb von zwei extremen Typen reden, nämlich von einem feineren, regelmässigeren und aus mehr parallelwändigen Röhrchen aufgebauten (Fig. 9) und von einem unregelmässigeren und mehr spaltenähnlichen (Fig. 12).

Sehr allgemein findet man, dass die Kanalisation oder die Verflüssigung der einzelnen Fäden des Binnennetzes sich bis in die Zellkörper der intrakapsulären Zellen hineinragen kann. In solchem Falle öffnet sich ein oder mehrere Kanälchen in grösseren oder kleineren rundlichen oder mehr kanälchenähnlichen Hohlräumchen, die innerhalb der intrakapsulären Zellen zu stande gekommen sind und welche — falls sie hochgradiger entwickelt und zahlreicher sind — diese Zellen (wie schon oben hervorgehoben) in ein dichteres oder lockeres protoplasmatisches und kernführendes Netzwerk umgestalten können (s. Fig. 12 bei X). Falls deshalb die Trophospongienkanälchen irgendwo die Oberfläche der Nervenzelle erreichen, so entleeren sie sich dabei nicht in präformierten extracellulären lymphatischen Spalten, denn solche existieren gewiss nicht, sondern gehen in Hohlräumchen der Zellkörper der intrakapsulären Zellen direkt über. Dieses Verhalten bildet einen schwer wiegenden Faktor in der Vorstellung, dass die Trophospongien in der That als Ausläufer der intrakapsulären Zellen aufgefasst werden müssen.

Dass die Trophospongien und deren Kanälchen auch an anderen Nervenzellarten als an den spinalen in ebenso ausgesprochenem Grade vorhanden sind, davon kann man sich überzeugen. Fig. 13 stellt drei sympathische Nervenzellen von Kaninchen her.

An den centralen Nervenzellen höherer Tiere dagegen ist es mir leider bisher nur mehr ausnahmsweise gelungen, die fädigen Trophospongien durch meine Methode herzustellen. Dass meine Methode hierbei also am öftesten versagt, muss ich bekennen; und Frau Rachel Pewsner-Neufeld¹⁾, die die

¹⁾ Anat. Anzeiger Bd. 23, Nr. 16/17. 1903.

Trophospongienkanälchen an den centralen Nervenzellen in schöner Weise hat konstatieren können, hat sich darüber bedauert. Da es mir indessen nichtsdestoweniger hin und wieder gelungen ist, auch an den centralen Nervenzellen, und zwar an Vorderhornzellen des Rückenmarkes (s. den ersten Teil dieser Arbeit, Anat. Hefte 1901), die fädigen Trophospongien durch meine Methode herzustellen, so ist es wohl anzunehmen, dass sie auch hier existieren, wenn wir auch noch keine gute Methode für ihre Darstellung besitzen. (Wie Kopsch — l. c. — bemerkt hat, versagt hierbei auch seine Übersmium-Methode). Ihre Anwesenheit wird jedoch durch die zuerst von mir selbst signalisierten und späterhin von anderen Autoren bestätigten binnenzelligen Kanälchen dieser Zellen, die sich nach aussen an der Oberfläche der Zellen eventuell öffnen können.

Gehen wir aber zu niederen Tieren, um das eventuelle Vorhandensein der fädigen Trophospongien an den centralen Nervenzellen derselben nachzusehen, so finden wir schon durch Verwendung gewöhnlicher bewährter Methoden, dass sie hier in prägnanter Weise darstellbar sind. So habe ich schon vorher über ähnliche Dinge an den Crustaceen, an den Pulmonaten und den Hirudineen berichtet und habe dabei an prinzipiell übereinstimmenden, von anderen Autoren an denselben Tierformen gemachten Befunden (besonders von Apáthy, aber auch von Rohde und Nansen) hingewiesen.

In der letzten Zeit habe ich eingehendere Untersuchungen, als früher geschehen konnte, über die Trophospongien, über das symbiotische Verhalten der Nervenzellen und der Gliazellen an den Hirudineen vorgenommen, und möchte in dem vorliegenden Zusammenhange etwas davon berichten. Ich verweise hierbei auch zu meinem kürzlich erschienenen Aufsatz: „Über die Trophospongien der Nervenzellen“ (Anat. Anz. Bd. 24, Nr. 9, 1903). Eine besondere Aufmerksamkeit habe ich den sog. Sternzellen der einzelnen Ganglizellpakete gewidmet.

Apáthy ¹⁾ hat von diesen Sternzellen folgende Beschreibung geliefert (S. 588):

... „Ihr Zellkörper ist verhältnismässig klein, in der Regel abgerundet, ziemlich scharf begrenzt ... Das GliaNetz im Zelleib ist sehr wenig auffällig, aber der eigentliche, wie gesagt, meist scharf konturierte protoplasmatische Zellkörper ist von einer nach aussen nicht scharf begrenzten Zone umgeben, welche aus einem Geflecht von feinen Gliafibrillen besteht. Aus dieser Zone entspringen mit nicht breiter Basis schlanke und lange radiäre Fortsätze ... Jeder Fortsatz besteht aus einem Bündel von grösstenteils sehr feinen und einigen etwas stärkeren Gliafibrillen. Sie haben einen geraden oder gebogenen ... Verlauf; sie verästeln sich dichotomisch wiederholt und gelangen so, zum Teil aber auch direkt, entweder zu den Ganglienzellen oder zur Membrana propria des Pakets. Die Ganglienzellen umgeben sie mit einer äusseren Zone von sich verflechtenden Gliafibrillen. Den Ursprung der inneren, dem Zellkörper eng anliegenden Gliahülle der Ganglienzelle, nämlich dass sie vom Gliagewebe der centralen Fasermasse stammt, aus dem eine Anzahl von Gliafibrillen den Stieltfortsatz der Ganglienzelle begleiten, umweben und sich in Form eines mehr oder weniger dichten Geflechtes auch auf deren Körper ausbreiten, haben wir schon auseinandergesetzt. ... „— Wie man z. B. auf S. 603 der fraglichen Apáthyschen Arbeit finden kann, soll die innere, sehr dünne Gliazone, welche die Ganglienzelle umschliesst, aus dem Zelleib eng und dicht umspinnenden Gliafibrillen bestehen, die aus der oberflächlichen Glia-schicht der centralen Fasermasse stammen. — ... „Von den Fortsätzen der Sternzelle werden, wie gesagt, direkt oder indirekt, sämtliche in dem betreffenden Paket befindlichen Ganglienzellen sowie auch deren Stieltfort-

¹⁾ Das leitende Element des Nervensystems etc. — Mitteil. aus d. zool. Stat. zu Neapel. Bd. 12. 1897.

sätze erreicht und umspinnen, und es giebt innerhalb der Membrana propria zwischen den Ganglienzellen ausser diesen Gliafibrillen der Sternzelle (und den Leukocyten) überhaupt keine präformierten Strukturelemente, abgesehen von einigen leitenden Primitivfibrillen, welche die besagten Zwischenräume durchsetzen.“

Wie gleich unten zu sehen ist, bin ich gewissermassen zu anderen Ergebnissen hinsichtlich der fraglichen Sternzellen gelangt, als die oben aus der berühmten Apáthyschen Arbeit citierten.

Ich habe die Ganglien von *Hirudo medicinalis* teils durch das Carnoysche Gemisch fixiert und die angefertigten Serienschnitte durch Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange gefärbt, teils auch mit Sublimat und nachfolgender Färbung durch Thiazinrot-R-Toluidin behandelt.

Ich gebe in Textfigur 5 zuerst ein schematisches Bild, das zur Aufgabe haben soll, die von mir beobachteten morphologischen und symbiotischen Verhältnisse hinsichtlich der Ganglienzelle und der Gliazelle bei *Hirudo* zu veranschaulichen. Die Zelle gl soll eine fragliche Sternzelle vorstellen, derer Protoplasma Gliafäden bildet. Ihre Ausläufer aufsuchen bei n_{11} einen quergeschnittenen Stielfortsatz, bei n_1 einen längsgeschnittenen Stielfortsatz und bei n_z einen Ganglienzellkörper. Diese Ausläufer bilden eine protoplasmatische Gliakapsel um die genannten einzelnen nervösen Elemente herum. Diese Kapselbildungen, die nicht selten ausserordentlich dünn sein können, produzieren Netze von Gliafäden, und aus denselben gehen die Trophospongien des Ganglienzellkörpers und der Stielfortsätze direkt hervor. Die protoplasmatischen Fäden dieser binnenzelligen Netze können auch mehr oder weniger reichlich Gliafäden bilden. — Sowohl die nervösen Elemente der Ganglienzellpakete, als auch die genannten Gliazellen, die Sternzellen, mit ihren Gliafäden bildenden Ausläufern liegen in einer netzförmigen Masse eingebettet, die unzweifelhaft aus den Gliazellen selbst

hervorgeht und die ich mit Held¹⁾ — an den Wirbeltieren — als ein Gliaretikulum bezeichnen möchte (glr).

In den Textfiguren 6 und 7 finden wir zwei aufeinander folgende Schnitte aus einer Serie durch ein mittleres Ganglion von

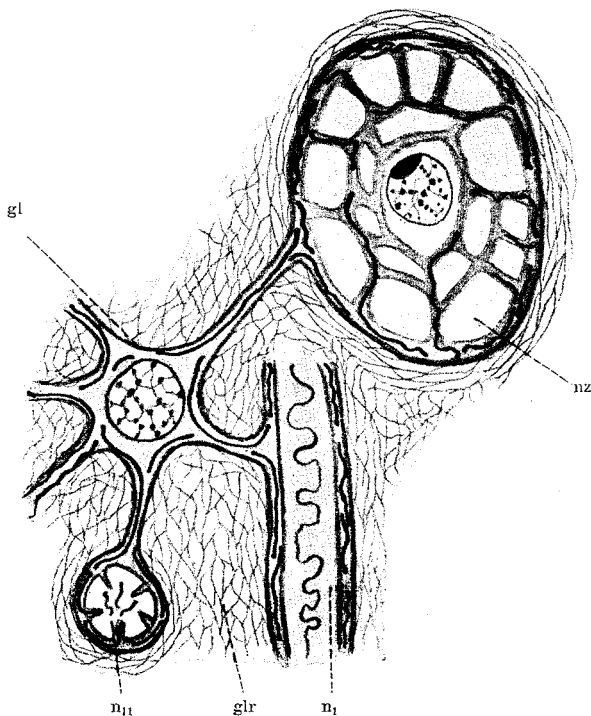


Fig. 5.

Hirudo. Eine grosse von Eisenhämatoxylin dunkel gefärbte, mit Körnchen und Vakuolen reichlich versehene Sternzelle, derer Körper und Ausläufer Gliafäden produzieren, die sich intensiv mit der genannten Lackfarbe tingieren lassen. Die ungleich dicken Ausläufer suchen die nervösen Teile auf, nämlich teils

¹⁾ Über den Bau der Neuroglia etc. Abb. d. mat. phys. Kl. d. kgl. sächs. Ges. d. Wiss. Bd. 28 Nr. 4, 1903.

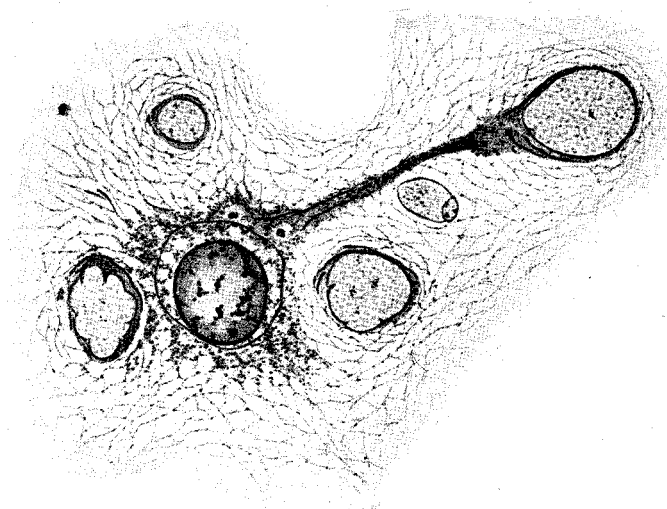


Fig. 6.

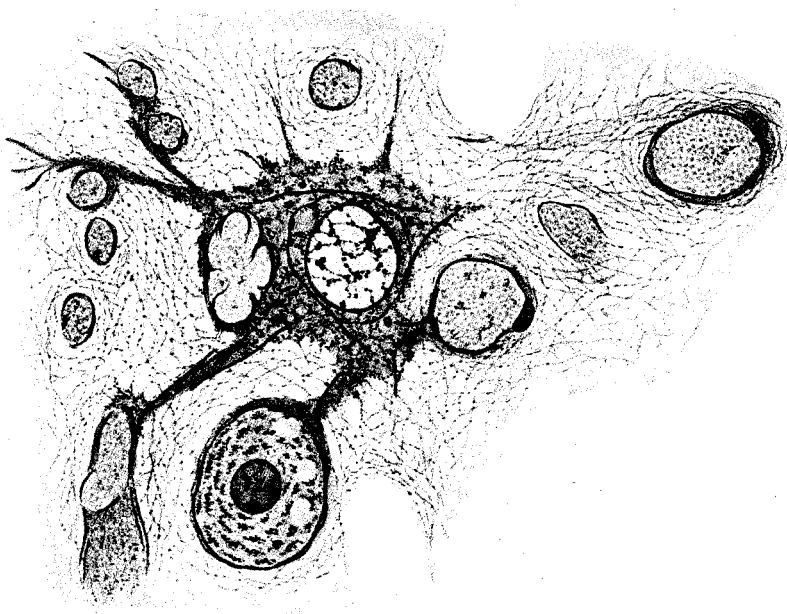


Fig. 7.

einen Ganglienzellkörper (Textfig. 7), teils Stielfortsätze verschiedener Grösse (quer angetroffen). Diese Ausläufer umgreifen die nervösen Teile vollständig und bilden dadurch resp. schale- oder rohrförmige Kapseln derselben. In Textfigur 7 wird ein Stielfortsatz selbst von dem Körper der Gliazelle umgefasst. Übrigens finden wir, dass die Gliazelle, die Sternzelle,

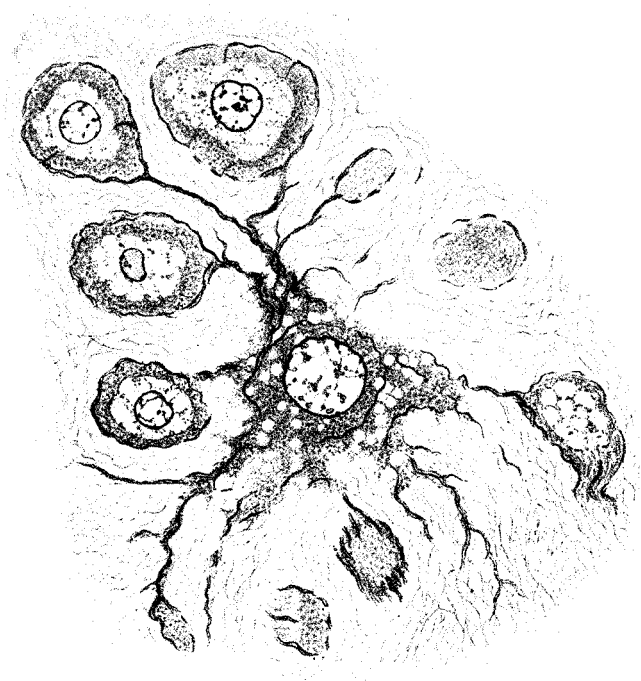


Fig. 8.

an ihrer Oberfläche sehr uneben ist. Sie ist nämlich auch mit sehr kurzen Ausbuchtungen versehen, die sich direkt in das Gliaretikulum fortsetzt. — In Textfigur 8 finden wir ein exquisites schönes Beispiel an dem gegenseitigen Verhalten zwischen der Sternzelle und den nervösen Elementen des Ganglienzellpaketes.

An den vorgelegten Schnitten ist die Lackfarbe (Eisenhämatoxylin) aus den Präparaten (und besonders in der Textfigur 8) ziemlich stark extrahiert worden, um die Gliafäden deutlich hervorzuheben. Extrahiert man aber die Farbe weniger stark, so findet man als ziemlich charakteristisch, dass die Gliazelle und ihre Ausläufer sich stärker färben lassen als die nervösen Elemente. Hierbei tritt die protoplasmatische Gliahülle besonders deutlich hervor, und man sieht hinreichend klar, dass aus dieser protoplasmatischen Gliakapsel der Ganglienzelle Fortsätze in die Ganglienzelle hineindringen, wo sie sich verzweigen, um das Trophospongium herzustellen. Sehr oft findet man, dass diese binnenzelligen Fortsätze der Gliakapsel durch Verflüssigung kanalisiert werden können. Wenigstens in dem peripheren Teil des Zellkörpers ist dies Verhalten leicht zu sehen, wie auch Verflüssigungen innerhalb der Gliakapsel recht allgemein vorkommen. — Hierbei ist zu bemerken, dass die Ausläufer der Sternzelle durch Vakuolenbildungen mitunter so stark verändert werden können, dass man sie nur durch besondere Aufmerksamkeit und genaue Berücksichtigung der Serie als solche beurteilen kann.

Hat man ein Ganglion von *Hirudo*, anstatt durch Carnoy-Eisenhämatoxylin durch Sublimat Thiazinrot-R-Toluidinblau behandelt, so wird die Sternzelle und ihre Ausläufer bräunlich, von einer Neutralfarbe, gefärbt, während das Gliaretikulum in der Regel graubraun tingiert hervortritt. Dieses tinktoriell abweichende Verhalten des Gliaretikulums gegen die protoplasmatischen Teile der Gliazellen dürfte wohl auf eine besondere Modifikation dieser Zellsubstanz hindeuten, was ja übrigens schon Held (l. c.) in Betreff des Gliagewebes der Wirbeltiere bemerkt hat.

Held (l. c.) sieht in den fraglichen Sternzellen bei *Hirudo* eher nutritive als stützende Elemente für die nervösen Teile. Die oben vorgelegten Thatsachen scheinen eine solche Auffassung sehr wahrscheinlich zu thun.

Wie oben zu sehen ist, hat Apáthy zwei verschiedene Zonen von Gliafäden dicht ausserhalb der Nervenzellen und deren Stielfortsätze auseinandergehalten; nämlich teils eine innere dicht an der Nervenzelle und eine oberflächlichere. Von diesen soll die innere aus der centralen Glia herkommen, während die äussere aus den Sternzellen der Ganglienzellpakete ihren Ursprung nehmen soll. So weit ich aber aus meinen Präparaten beurteilen kann, ist es kaum möglich, diese beiden Zonen auseinander zu halten; und mir stehen viele Schnitte zur Verfügung, wo die Herkunft der innersten Gliafäden direkt aus den Ausläufern der Sternzellen absolut sicher ist.

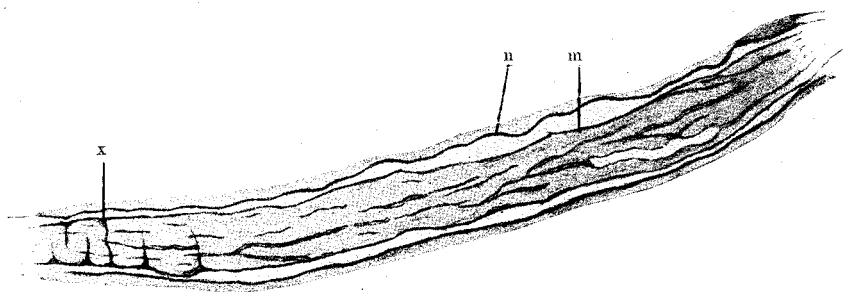


Fig. 9.

Da ich vorher Nervenzellen, mit meiner Methode behandelt, von Vögeln noch nicht vorgelegt habe, gebe ich jetzt in den Figuren 14, 15, 16 und 17 einige spinale Nervenzellen von einer Taube wieder. Die Figuren dürfen wohl für sich selbst sprechen können. — Dass die Trophospongien der Nervenzellen von Vögeln oft so auffallend dicht sind und auch reichlich kanalisiert werden können und dabei auch oft die spaltenähnliche Form der Kanälchen zeigen, darüber habe ich schon seit Jahren Mitteilungen geliefert (14). Diese für die Vögel charakteristischen Eigenschaften der Trophospongien habe ich durch den Umstand zu erklären versucht, dass die Vögel, wie allgemein bekannt, sehr lebhaft circulatorische Verhältnisse besitzen,

dass sie für einen besonders reichlichen Stoffwechsel eingerichtet sind.

Wie in dem ersten Teil dieser Arbeit zu sehen ist, hatte ich an den Neuriten der centralen Nervenzellen von *Helix pomatia* gefunden, dass, ähnlich wie die Hüllezellen der Nervenzellen selbst Fortsätze in diese letzteren hineinsenden, um die Trophospongien herzustellen, auch von den Hüllezellen der Neuriten Fortsätze in diese hineindringen, um langgestreckte Trophospongiennetze herzustellen. Über ähnliche Befunde an den Neuriten der Wirbeltiere konnte ich indessen bei dieser Zeit nichts berichten. Jetzt bin ich aber im stande, das Vorhandensein ähnlicher Netzwerke auch an den Neuriten der Spinalganglien

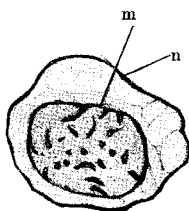


Fig. 10.

des Hundes zu konstatieren. Textfigur 9 stellt einen längsgeschnittenen Achsencylinder, durch meine Methode behandelt, dar. n stellt die Neurilemma, m die dem Achsencylinder dicht anliegende Mauthnersche Membran dar. Die bei x zu sehenden dunklen Querlinien sind angeschnittene Falten der genannten Membran. Der Achsencylinder wird von längslaufenden körnigen Fäden durchsetzt, die unter spitzen Winkeln sich miteinander verbinden, dadurch ein langgestrecktes Netzwerk bildend. Dass es hier von Trophospongien die Frage wahrscheinlich sein muss, geht aus den kanälchenartigen Umgestaltungen einzelner Fäden hervor; denn wir kennen bisher keine anderen binnenzelligen Fadenbildungen, die verflüssigt werden, in Kanälchen übergehen können. Textfigur 10 giebt eine quergeschnittene

Nervenfaser desselben Präparates wieder. Die Fäden der Trophospongien treten quer oder mehr oder weniger schräg angeschnitten hervor. Was man an dem Längsschnitte nur hie und da zu sehen bekommt, ist, dass die Fadennetze an zahlreichen Stellen mit der Mauthnerschen Membran direkt zusammenhängen. Ich stelle diesen Befund mit der Beobachtung zusammen, dass die Trophospongien der spinalen Nervenzellen selbst mit den intrakapsulären Zellen direkt zusammenhängen. Die Mauthnersche Membran geht wohl nämlich aus den Neurilemmzellen hervor; und diese Zellen entsprechen gewiss den intrakapsulären Zellen um die spinalen Nervenzellen herum.

Bisher habe ich indessen keine Gelegenheit gehabt, die Trophospongien der Neuriten näher und umfangreicher zu studieren.

Schon bei meinen früheren Studien über die Nervenzellen, — ehe ich noch eine elektive Methode für die vorliegenden Strukturen ausgearbeitet hatte, war ich zu der Überzeugung gelangt, dass die binnenzelligen Kanälchenbildungen nicht ohne weiteres als aus dem Nervenzellprotoplasma hervorgegangen und auch nicht von demselben direkt abgegrenzt aufgefasst werden könnten. Ich war zu dieser Auffassung gekommen, weil ich gefunden hatte, dass die Kanälchen — an in Sublimat-Gemischen konserviertem und durch Toluidin-Erythrosin gefärbtem Materiale — stark acidophile (durch Erythrosin intensiv tingierte) Begrenzungen hatten, die an den Stellen, wo Kanälchen an der Oberfläche der Nervenzelle heranreichten, in extracellulären Gebilden direkt, unvermittelt übergingen. Nach Konservierung durch Carnoy's Gemisch und nach folgender Färbung der angefertigten Schnitte durch Weigert's Resorcin-Fuchsinfarbe hatte ich weiter gefunden, dass die Kanälchen dunkelgefärbte Wände hatten, die an den Stellen des Nervenzellkörpers, wo die Kanälchen in extracelluläre Bahnen übergingen, auch mit extracellulären Gebilden unvermittelt zusammenhängten. Desgleichen hatte ich

durch diese Methode dunkelgefärbte kompakte Strangnetze beobachtet, deren Fäden in den Wänden der Kanälchen direkt übergangen. — Seitdem wir indessen jetzt eine ziemlich gute elektive Methode bekommen haben, um die Trophospongien herzustellen, sind gewiss diese meine älteren Befunde nur von untergeordneter Bedeutung. Aber in der Hinsicht dürfen sie noch verwertet werden können, dass sie an die Hand geben, dass die Trophospongien und deren Kanälchen notwendigerweise als vitale Gebilde aufgefasst werden müssen. Da wir nämlich durch die verschiedensten und auch die bewährtesten Methoden übereinstimmende Befunde machen können, — wenn auch selbstfallend durch die verschiedenen Methoden mehr oder weniger deutlich, — so sind wir meines Erachtens berechtigt, anzunehmen, dass diese Befunde nicht Artefakten, sondern präformierten Gebilden entsprechen müssen. Ich verweise hierbei auch noch einmal auf die oben erwähnten Kopschschen Befunde durch Behandlung mit Überosmiumsäure.

Wie ich schon oben bemerkt habe, kann man sich über das Litterarische in Betreff unserer Kenntnis von den Trophospongien der Nervenzellen in meinem Referate: „Neue Beiträge zur Morphologie der Zelle“ (Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte, Merkel-Bonnets Bd. 11. 1902) orientieren. Nur die allerletzten Arbeiten und Angaben über diesen Gegenstand, die mir bekannt geworden sind, möchte ich in diesem Zusammenhange etwas näher berühren.

So hat der bekannte Greifswald-Anatom Bernhard Solger neulich eine sehr interessante Arbeit über die von ihm schon seit mehreren Jahren aufgezeigten „intrazellulären Fäden“ der Ganglienzellen des elektrischen Lappens von *Torpedo* veröffentlicht (40). Er hat darin die Meinung vertreten, dass diese „intrazellulären Fäden“, die zunächst als krystalloide Bildungen aufzufassen seien, innerhalb der Trophospongienkanälchen zu stande kommen sollen und hier bleiben. In Zusammenhange

mit dieser Auseinandersetzung verfechtet Solger die Auffassung hinsichtlich der Natur der genannten Kanälchen, dass sie als einfache Spalten des Nervenzellprotoplasmas gedeutet werden müssen, die sich ganz unvermittelt in präexistierenden perizellulären lymphatischen Spalträumen öffnen. — Wie man sieht, ist diese Auffassung über die Natur der Trophospongienkanälchen von meinen eigenen Erfahrungen durchaus abweichend. Erstens möchte ich bekennen, dass es mir niemals gelungen ist, Krystalloide innerhalb der fraglichen Kanälchen zu sehen. Dagegen habe ich nicht so selten an den spinalen Nervenzellen verschiedener Wirbeltiere Krystalloide innerhalb des Zellkörpers beobachtet, die aber keinen etwaigen Zusammenhang mit den binnenzelligen Kanälchen dargelegt haben. Es lässt sich indessen wohl denken, dass krystalloide Ausfällungen auch in Trophospongienkanälchen vorkommen könnten. Aber man muss jedoch die Hohlräumchen, innerhalb derer die Krystalloide auftreten, zuerst als wahre Trophospongienkanälchen darlegen und jeden Verdacht auf etwaige Artefakte ausschliessen, ehe man berechtigt sein kann zu behaupten, dass die beobachteten Krystalloide in der That in den genannten Kanälchen eingeschlossen liegen. Es ist nämlich an solchen konservierten Nervenzellen, bei denen Krystalloide zu sehen sind, das gewöhnliche Verhalten, dass infolge der schrumpfenden Einwirkung der benutzten Reagentien das Zellplasma sich von den in demselben eingeschlossenen Krystalloiden mehr oder weniger retrahiert hat. Infolge solcher künstlichen Retraktionen und bei fadenartiger Form der Krystalloide kann es oft bei erster Betrachtung natürlicherweise so vorkommen, als ob die Krystalloide innerhalb präformierter Kanälchenbildungen abgelagert wären. Dass nun ähnliche Schrumpfungen des Zellplasmas um die Krystalloide herum an den Solgerschen Präparaten sicher vorkommen müssen, scheint mir daraus unzweifelhaft hervorzugehen, dass, wie es aus den Solgerschen Beschreibungen und Abbildungen zu entnehmen ist, an den Schnitten,

wo die Krystalloide die Oberfläche der Nervenzellen erreicht haben, sich die Hohlräumchen des Zellplasmas, die die Krystalloide einschliessen, direkt in weiten perizellulären Spalten entleeren, deren Präexistenz als lymphatische Spalten von Solger angenommen wird, die aber absolut sicher — wie oben auseinandergesetzt — zu verwerfen ist. Diese Spalten, die mit dem Grade der schrumpfenden Einwirkung des angewandten Reagens proportionell zuwachsen können, sind nicht präformiert, sondern nur Artefakte.

Die im allgemeinen so gute und nützliche Arbeit: Handbuch der Pathologischen Anatomie des Nervensystems, herausgegeben von Flatau, Jakobsohn und Minor (Berlin 1903), enthält in ihrer ersten Abteilung einen Aufsatz über die „Pathologische Anatomie der Nervenzellen“ von Van Gehuchten, der wohl, nach der Absicht der Herausgeber, eine objektive Darstellung unserer gegenwärtigen Kenntnis über die pathologische, aber auch die normale Anatomie der Nervenzelle geben soll. Wie Van Gehuchten seinen Auftrag hinsichtlich der Frage von den binnenzelligen Kanälchenbildungen der Nervenzellen vollgemacht hat, geht aus dem folgenden genau hervor. S. 120 schreibt er: „Nelis (Van Gehuchtens Schüler), welcher die Zellen der Spinalganglien von Säugetieren, die in Formol oder Sublimat gehärtet und mit Eisenhämatoxylin gefärbt waren, untersuchte, hat im Zellprotoplasma ein merkwürdiges Element nachweisen können, welches sich in Gestalt eines blassen, ungefärbten, in sich eingerollten Streifens darbietet, ohne irgendwo eine Teilung oder Anastomose zu zeigen.“ — „Wenn die Färbung mit Eisenhämatoxylin gelungen ist, dann sieht man deutlich, dass das Centrum des blassen Streifens eingenommen ist von einer lebhaft gefärbten Faser.“

Diese kurze Darstellung der Nelisschen Befunde ist einigermaßen exakt. Was aber Van Gehuchten nicht erwähnt, ist, dass Nelis selbst in Betreff der von ihm beobachteten Bildungen

ganz besonders betont, dass er von der eigentlichen Natur derselben nichts aussagen kann; er bezeichnet sie als „les figures énigmatiques“. — Weiter folgt auf der Seite 121: „Ähnliche Angaben wurden auch von Holmgren gemacht, welcher diese innerhalb der Zelle gelegenen Kanäle für Lymph-Kanäle hält, die in Verbindung mit den extracellulären Lymphwegen stehen sollen“. — — — „Diese in der Zelle gelegenen Kanäle, welche von Nelis in meinem Laboratorium entdeckt und von dem letzteren lange vor der Publikation der Arbeit des schwedischen Autors beschrieben worden sind“ — — — etc. Diese Darstellung, die nur wenige Zeilen enthält, ist nichtsdestoweniger mit Bezug auf unsere gegenwärtige Kenntnis der binnenzelligen Kanälchenbildungen der Nervenzellen in dreifacher Hinsicht irreleitend. Erstens soll nämlich aus dieser Darstellung für den unerfahrenen Leser notwendig hervorgehen, dass Nelis wirkliche binnenzellige Kanäle entdeckt hätte, die ich meinerseits nur hätte bestätigen können, — was jedoch falsch ist. Nelis hat, wie ich in meinem Referate (Ergebn. f. Anat. und Entwicklungsg.) aufgezeigt habe, eigentümlich eingerollte Streifen oder Bänder gefunden, nicht aber Kanälchennetze. Zweitens behauptet Van Gehuchten, dass Nelis seine Beobachtungen schon lange vor meiner eigenen ersten Erwähnung der Kanälchen veröffentlicht hätte. Nelis publizierte jedoch seine fragliche Arbeit 1899 (28) und ich die meinige dasselbe Jahr (1899) (10). Van Gehuchstens Angabe ist also auch in dieser Hinsicht nicht richtig. — Drittens behauptet Van Gehuchten, dass ich gegenwärtig die binnenzelligen Kanäle für Lymphkanäle halten soll, die in Verbindung mit den extracellulären Lymphwegen ständen. Van Gehuchten hat diese Behauptung im Jahre 1903 öffentlich gemacht und citiert diese meine Meinung von dem Jahre 1900 (14). Was ich zwischen 1900 und 1903 geschrieben habe (15 bis 18), wie auch meine bezüglichen Arbeiten vor dem Jahre 1900 (10—13) hat er aus der Rechnung ganz gelassen, und doch

möchte ich glauben, dass Van Gehuchten die so verbreiteten Zeitschriften Anatomischer Anzeiger, Anatomische Hefte und Archiv für mikroskopische Anatomie ziemlich genau kennen soll. — Die Meinung in Betreff der Natur der Kanälchen, die ich in den letzten Jahren in mehreren Aufsätzen vorgelegt habe (S. vor allem 18!), stimmt vollständig mit meiner oben gelieferten Darstellung, weicht also, wie man verstehen kann, wesentlich von meiner alten, ersten Auffassung ab.

Hätte Van Gehuchten die Meinung vertreten, dass die Nelisschen „figures énigmatiques“ (wie Nelis seine Befunde noch im Jahre 1900 bezeichnet) mit meinen binnenzelligen und so oft Netze bildenden Kanälchen nicht verglichen werden sollen, so hätte man davon nichts sagen können; denn man kann in dieser Frage vielleicht von verschiedener Auffassung sein. Da er aber mit allen Mitteln versucht darzulegen, dass es Nelis ist und nicht ich, dem das Verdienst von der Entdeckung der fraglichen Kanälchen zukommt, obwohl Nelis niemals kein einziges Wort von Kanälchen geäußert hat, so handelt er nicht richtig. Zwar habe ich die Meinung ausgesprochen, dass die Nelisschen Bilder meinen Kanälchen während gewisser, ganz besonderer Bedingungen entsprechen sollten; in der letzten Zeit haben aber andere Forscher sich über die Nelisschen Befunde dahin geäußert, dass sie nur oder wenigstens teilweise Artefakte sein sollten und meinen Kanälchen nicht gern entsprechen könnten — Marcus¹⁾, Sjövall²⁾. Der letztere Autor hat desgleichen meine Kanälchen an den spinalen Nervenzellen bestätigt, und zwar sowohl die feinnetzige als die spaltenähnliche Form derselben (38). — Auf Grund mehrerer Verhältnisse halte ich meinestils jedoch fortfahrend an meiner alten Deutung fest, dass die Nelisschen Bilder meinen

1) Über Nervenzellenveränderungen. Zeitschr. f. Heilkunde. 1900.

2) Die Nervenzellenveränderungen bei Tetanus und ihre Bedeutung. Jahrb. f. Psychiatrie und Neurologie. Bd. 23. 1903.

Kanälchen entsprechen müssen. Doch gebe ich dabei gern zu, dass diese eigenartige Erscheinungsform der Kanälchen während physiologischer Zustände vergleichsweise selten ist. Das beste Argument, das ich für meine Auffassung hervorbringen kann, ist, dass diese Gebilde aus den Trophospongien hervorgehen, — was ich schon in früheren Arbeiten aufgezeigt habe (14, 16). Nun ist zwar Nelis und, wie es scheint, mit ihm auch Van Gehuchten der Meinung, dass die von Nelis beobachteten Gebilde durchaus unverzweigte und in sich eingerollte Bänder darstellen sollen; und thatsächlich treten sie auch oft als mehr oder weniger dichte

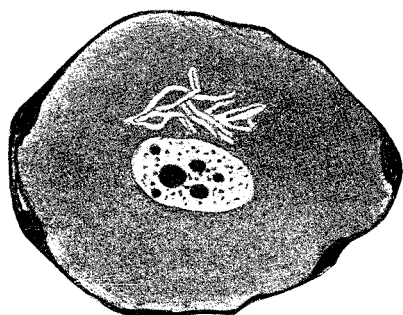


Fig. 11.

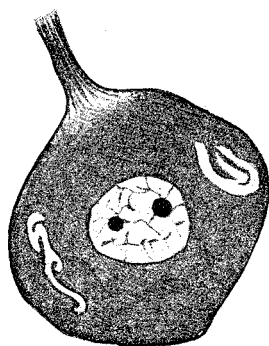


Fig. 12.

Konvolute auf. Aber ich möchte bei solchen Bildern die Frage vorwerfen: wie kann es an einem einfachen dünnen Schnitte von einer solche Strukturen enthaltenden Zelle zulässig sein, mit so völliger Bestimmtheit, wie es Nelis und besonders Van Gehuchten thun, zu behaupten, dass die einzelnen Bruchstücke dieser Strukturen, die in einem solchen Schnitte sich um einander schlingen, in keiner Weise sich netzförmig verbinden? Mir scheint es, als ob eine solche kategorische Behauptung ganz in der Luft schweben muss. — Ich habe in Textfigur 11 einen Nelisschen Schnitt aus der fraglichen Arbeit von Van Gehuchten wiedergegeben. Das Protoplasma

der Zelle habe ich nur angedeutet. Wir finden in der Nähe des Nervenzellkerns die Nelisschen Bildungen wieder. Geht man nun zu der Nelisschen ursprünglichen Arbeit (28) und durchmustert die Figuren, so wird man Bilder gewahr, wie das in Textfigur 12 nachgezeichnete. Dass die Nelisschen Strukturen hier wirklich verzweigt sind und deshalb auch in der That netzig angeordnet sein können, das müssen wohl selbst Nelis und Van Gehuchten anerkennen. — Weiter behaupten Nelis und Van Gehuchten, dass sie die Nelisschen Strukturen niemals bis an die Oberfläche der Nervenzelle heranreichend haben beob-

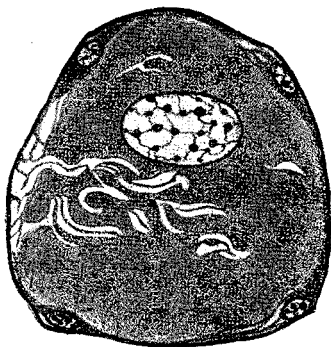


Fig. 13.

achten können. Ich habe in Textfigur 13 eine spinale Nervenzelle eines Hundes (Färbung: Eisenalaunhämatoxylin) abgebildet, wo nach meiner Überzeugung Strukturen vorhanden sind, die mit den Nelisschen Strukturen vergleichbar sind. Hier stehen indessen diese Gebilde an zwei Stellen mit extracellulären Bildungen in direkter Verbindung. Merkwürdigerweise habe ich meinerseits die Erfahrung, dass man kaum öfter und deutlicher solche Verbindungen der Kanälchen nach aussen hin sehen kann, als eben bei den Zufällen, wo die Kanälchen als „les figures énigmatiques“ hervortreten. — Van Gehuchten referiert weiter aus den Nelisschen Untersuchungen, dass „das Centrum des

blassen Streifens von einer lebhaft gefärbten Faser eingenommen ist“. Was diese „Fasern“ nach meiner Erfahrung eigentlich bedeuten, das habe ich schon seit Jahren angedeutet. Eigentlich scheint mir das Verhalten allzu einfach, um eine Diskussion zu verdienen.

Diese Fasern, von denen Nelis und Van Gehuchten sprechen, kann man an meiner eigenen Abbildung (Textfigur 13) wiederfinden. Wir sehen an mehreren Stellen, dass die scheinbar auffallend weiten, spaltenähnlichen Kanälchen wie durch eine Faser in zwei unter einander parallel verlaufenden Hälften gespalten worden sind. Oft sieht es so aus, als ob diese Fasern

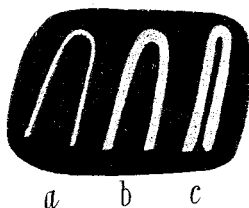


Fig. 14.

innerhalb der Kanäle ihre Endigung finden sollten. Falls man indessen den Mikroskoptubus hebt und senkt, wird man gleich darauf aufmerksam, dass die faserähnlichen Gebilde eigentlich keine Fasern sind, sondern Lamellen darstellen. Wie sie zustande gekommen sind, ist leicht zu ahnen. Ich habe ihre Entstehungsweise in Textfigur 14 schematisch darzustellen versucht: eine Kanalschlinge, deren beide Schenkeln unter Vergrößerung des Lumens sich zu einander immer mehr nähern (a, b und c). Dass diese Fasern wirklich nur sehr stark reduziertes Protoplasma zwischen zwei dicht nebeneinander verlaufenden Kanälen sind, davon kann man sich leicht überzeugen, wenn man anstatt durch Eisenhämatoxylin, durch Toluidin-Erythrosin färbt. Dann findet man nämlich, dass diese Fasern blautingiertes Tigroid führen. Ich wenigstens kenne keinen Zellbestandteil

der Nervenzellen (von den Kernsubstanzen selbstredend abgesehen) mehr als die Tigroidssubstanz, der ausgeprägt basophil ist.

Noch an einer anderen Stelle hat Van Gehuchten hinsichtlich der Trophospongienkanälchen die vorliegenden Data unrichtig wiedergegeben. So schreibt er auf der Seite 122 in Betreff der Kanäle an den Nervenzellen von *Helix pomatia* u. a. folgendes: „— — — die Wände dieser Kanäle sind mit den gleichen Bindegewebs- oder Neurogliazellen ausgekleidet, wie die Peripherie des Zellkörpers.“ — — „Dies resultiert zweifellos aus den Untersuchungen, welche soeben in meinem Laboratorium von Dr. Bochenek — — — angestellt worden sind“. — Dass die Kanäle innerhalb der kapsulären Fortsätze dieser Nervenzellen, wie übrigens immer, liegen, und deshalb auch von Teilen derselben ausgekleidet sind, ist ja ganz richtig. Aber dies hat Bochenek nicht behauptet, sondern vielmehr, dass die kapsulären Fortsätze innerhalb der Kanälen liegen sollen. „Dans ces canaux“, schreibt Bochenek (3), „se trouvent des prolongements et même des cellules de neuroglie“. — — „C'est par suite de l'invagination de ces cellules du tissu conjonctif à l'intérieur du corps protoplasmatique de la cellule nerveuse que se sont formés les canaux que Holmgren a mis évidence“. — Eben diese Divergenz zwischen Bocheneks und meinen eigenen Befunden hat mich einmal veranlasst, in einer Arbeit (16) gegen Bochenek aufzutreten, was vielleicht auch Van Gehuchten unbekannt geblieben ist.

II. Darmepithelzellen.

Ich habe bisher kein Tier gefunden, das für das Studium der Trophospongien mancher verschiedener Organzellen geeigneter ist, als der Igel (*Erinaceus europaeus*). Die Trophospongienkanälchen sind auch an diesem Tier mehr als gewöhnlich deutlich ausgesprochen und selbst die protoplasmatischen, nicht ver-

flüssigten Teile der Trophospongien lassen sich mitunter besser als an anderen höheren Tieren schon durch gewöhnliche histologische Methoden nachweisen.

Konserviert man den Igeldarm z. B. durch Carnoys Gemisch oder durch eine Sublimatmischung und färbt die angefertigten Schnitte durch Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange oder durch Thiazinrot-R-Toluidin, so wird man an den Epithelzellen der Darmzotten und der oberflächlicheren Teile der Lieberkühnschen Drüsen zwischen den Kernen und der freien Oberfläche derselben, aber näher den ersteren als der letzteren, eine besondere Partie der Zellkörper gewahr, die sich durch die angenommene Farbe von der Umgebung deutlich scheidet. Nach Färbung durch Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange (Fig. 18) tritt die genannte Partie durch ihr hellroteres Aussehen hervor. Während der übrige Teil des Zellkörpers fast ausschliesslich orangegefärbt worden ist, findet man an der genannten Stelle ein kleines Konvolut oder richtiger ein kleines Netz von Fäden, die eine Mischfarbe von Säurefuchsin und Orange (wobei das Säurefuchsin überwiegt) angenommen hat. An geeigneten Stellen, wo die elektive Färbung am besten gelungen ist, erhält man den bestimmten Eindruck, dass das binnenzellige Netz mit zwischenzelligen, mehr lamellär aussehenden und ähnlich gefärbten Strängen zusammenhängen sollte, die bis an der Basis der Epithelzellen verfolgbar sind und hier mit anderen Gewebselementen zusammenhängen. Ich habe auch den Eindruck gewonnen, dass diese zwischenzelligen von Säurefuchsin-Orange gefärbten Lamellen bis an den Schlussleistchen hinauf verfolgbar wären.

Ich kann hierbei auch daran erinnern, dass Saint Hilaire¹⁾ an den Amphiumadarmzellen zwischenzellige Fasern gefunden hat, die von einem subepithelialen Geflecht herkommen. — Es ist

¹⁾ Über den Bau des Darmepithels bei Amphiuma. — Anat. Anz. Bd. 22. Nr. 23. 1903.

noch eine andere Thatsache, die meine genannte Meinung nicht gering zu stützen scheint. Wenn man seine mit den bewährtesten Methoden behandelten Schnitte des Darmes etwas umständlicher untersucht, wird man hin und wieder Bilder gewahr, die so aussehen, wie es in Textfigur 15 (Carnoys Gemisch Thiazinrot-R-Toluidin, Ratte) genau wiedergegeben worden ist. Die Epithelzellen sind von dem Stroma der Darmzotte abgehoben, und zwischen den basalen Teilen der Epithelzellen und dem zunächst anliegenden Bindegewebe treten helle cylindrische und

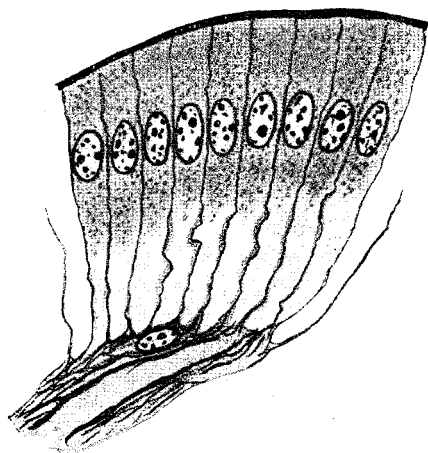


Fig. 15.

als Röhre aussehende Gebilde hervor, von denen je eine der einzelnen Epithelzelle genau entspricht. Diese hellen Röhre werden voneinander durch mit dem Bindegewebe ganz ähnlich gefärbte Membranellen geschieden. — Indessen kann man diese Membranellen, die aus dem Bindegewebe direkt hervorzugehen scheinen, noch zwischen den Epithelzellen hinauf bis an die Schlussleisten verfolgen. Es lässt sich nun meines Erachtens unmöglich vermuten, dass diese Membranellen als ektoplasmatistische Differenzierungen der Epithelzellen anzusehen seien. Denn teils

färben sie sich in Übereinstimmung mit dem Bindegewebe, teils sollten sie, wenn eine ähnliche Deutung richtig wäre, ganz und gar unmöglich eine so lange Strecke verfolgt werden können, wie zwischen den Schlussleistchen und dem von den Epithelzellen so weit entfernten Bindegewebe. Ein solches Verhalten musste wohl voraussetzen, dass die Epithelzellen vor der vermutlichen Retraktion so kolossal lang ausgezogen gewesen wären, wie zwischen der Oberfläche des Epithels und dem tief unten liegenden Bindegewebe, — was gewiss nicht gern annehmbar sein kann. Übrigens könnte auch das Verhältnis gegen die Deutung dieser Strukturen als ausschliessliche Kunstprodukte gewissermassen sprechen, dass man an demselben Präparate ähnliche Bilder dicht neben gewöhnlich aussehenden Bildern beobachten kann. — Ich muss also zu der Meinung gebracht werden, dass diese nicht doppelten Membranellen dem Bindegewebe und nicht den Epithelzellen angehören. — Bekanntlich sind die genannten hellen subepithelialen Rohre schon näher bekannt unter dem Namen von den Gruenhagenschen Räumen. Sie sind vorher allgemein als Kunstprodukte aufgefasst worden. Indessen sind in der letzten Zeit Arbeiten erschienen, worin man dieselben als vitale Strukturen auffassen will. So sagt Karl Reuter¹⁾ (S. 136): „Die bei der inneren Sekretion der Eiweisstoffe in Erscheinung tretenden, als Gruenhagensche Räume zuerst beschriebenen Gebilde, müssen wir in Übereinstimmung mit den Untersuchungen Mingazzinis nicht als Kunstprodukte, sondern als typische physiologische Epithelveränderungen deuten.“ Reuter hat in seiner Arbeit Gründe für diese Meinung vorgelegt. Reuter rechnet die genannten Räume jedoch zu den Epithelzellen selbst. Meines teils möchte ich aber dieselben als subepitheliale Spalträume

¹⁾ Ein Beitrag zur Frage der Darmresorption. — Anat. Hefte. Bd. 21. Heft I. 1903.

zwischen den Membranellen auffassen, die ich mit Reuter mit einer regen Absorption im Zusammenhange bringen möchte. — So weit ich sehen kann, hat auch die bekannte Pavia-Forscherin Rina Monti (46) ganz neulich die genannten Räume auch als präformiert aufgefasst.

Es ist nun auffallend, dass die genannten kleinen binnenzelligen Netze zwischen den Kernen und der Oberfläche der fraglichen Epithelzellen dieselbe Höhe innerhalb der Zellen einnehmen. Mit schwachen Vergrösserungen angesehen, bilden deswegen diese Netze wie einen hellen Streifen, der das ganze Epithel auf derselben Höhe durchzieht. Untersucht man diese Netze etwas näher, so findet man, dass die verschiedenen Fäden derselben verflüssigt werden können, wodurch sie in Kanälchen mehr oder weniger vollständig umgesetzt werden. — Nach Färbung mit Thiazinrot-R-Toluidin nehmen die binnenzelligen Netze und die zwischenzelligen Lamellen eine bräunliche Neutralfarbe an. — Behandelt man nun dasselbe Material anstatt mit den obengenannten Methoden mit meiner Trichlormilchsäure-Resorcin-Fuchsin-Methode (Fig. 19), so können diese zu ihrer binnenzelligen Lokalisation so bemerkenswerten Netze scharf tingiert werden, und man findet auch hierbei an geeigneten Stellen, dass sie mit zwischenzelligen und ebenso deutlich gefärbten, lamellär aussehenden Strängen direkt zusammenhängen, welche bis an der Basis des Epithels verfolgbar sind (Fig. 19). Diese Stränge können hin und wieder Vakuolen einschliessen. — Es muss indessen mitgegeben werden, dass es nicht immer mit derselben Leichtigkeit, wie an den Nervenzellen gelingt, die fraglichen binnenzelligen Netze durch meine Methode herzustellen.

Wir finden in den erwähnten Verhältnissen der fraglichen Netzwerke alle mehr bemerkenswerte Eigenschaften der Trophospongien wieder: binnenzellige Netze von Fäden, die verflüssigt, in Kanälchen umgesetzt werden können, die mit extra- hier

zwischenzelligen Bildungen zusammenhängen, die mit meiner Methode, aber auch mit anderen und bewährten Methoden darstellbar sind, unter welchen letzteren als charakteristisch hervorzuheben ist die Färbung der Netze mit einer Gemischfarbe von Säurefuchsin-Orange bei der Tinktion mit Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange und mit einer typischen bräunlichen Neutralfarbe bei Behandlung mit Thiazinrot-R-Toluidin. Meines Wissens kennen wir gegenwärtig an den Zellen im allgemeinen keine anderen fädigen Strukturen, die in Kanälchen umgesetzt werden können, als eben die Trophospongien. Schon die nachweisbare Umsetzung der fraglichen Netze in Kanälchen scheint mir deshalb völlig hinreichend zu sein, die Netze als Trophospongien zu bezeichnen.

Ähnliche strukturelle Verhältnisse habe ich auch an den Darmepithelzellen mehrerer anderer Säuger (z. B. an der Maus der Ratte, der Katze, dem Kaninchen, dem Meerschweinchen) wiedergefunden.

An den Darmepithelzellen eines hingerichteten Mannes, die durch das Flemmingsche Gemisch konserviert worden waren, habe ich die Trophospongienkanälchen nach Färbung durch Eisenhämatoxylin oder Saffranin-Gentiana sehr deutlich wiedergefunden (Fig. 20).

An den Amphibien (*Rana*, *Salamandra*, *Pelobates* u. a.) sind die Trophospongien der Darmepithelzellen durch meine Methode in der Regel leichter darstellbar als an den Säugern. Die Kanalisation derselben tritt jedoch, meiner Erfahrung nach, nur vergleichsweise seltener in mehr ausgesprochener Weise hervor. Auch an diesen Tieren stellen die fraglichen binnenzelligen Strukturen — wie übrigens immer — Netzwerke dar. Fig. 21 giebt die Netze der Darmepithelzellen von *Rana esculenta* wieder (meine Methode). In Figur 22 sind Darmepithelzellen desselben Materiales, in der Höhe der Netzwerke quergeschnitten, dargestellt.

In der jüngsten Zeit hat Rina Monti (46) an den Darmepithelzellen hibernierender Säuger (*Arctomys marmotta*) die Trophospongien sehr ausgesprochen wiedergefunden. Sie hat dabei die Beobachtung gemacht, dass die Trophospongienkanälchen sich in den zwischenzelligen Spalten öffnen können. Dieser Befund stimmt gewissermassen mit meiner eigenen Erfahrung und Auffassung überein. Nur bin ich zu der Meinung gelangt, dass die Kanälchen eigentlich mit Interstitien in direkter Kommunikation stehen können, die den oben erwähnten zwischenzelligen lamellären Gebilden, und nicht den Zwischenräumen selbst angehören.

Wie an den Epithelzellen der Darmzotten und den oberflächlichen Zellen der Lieberkühnschen Drüsen, findet man auch an den Epithelzellen der tieferen Teile der letzteren die Trophospongien wieder. Fig. 23 stellt einen Querschnitt durch den Teil einer solchen Drüse (von der Katze; meine Methode), wo die Zellen nicht von einem Stäbchensaum ausgekleidet sind. — Fig. 24 giebt einen Schnitt durch den tiefen Teil einer Lieberkühnschen Drüse von demselben Material als das in Fig. 20 demonstrierte wieder, also von einem durch die Flemmingsche Flüssigkeit konservierten Dünndarm eines hingerichteten Mannes. Die Trophospongienkanälchen treten gut und gleichmässig entwickelt hervor.

Soweit ich sehen kann, sind auch die Becherzellen des Darmepithels mit Trophospongien ausgestattet. Sie sollen nach meiner Meinung zwischen dem Kern und der Theka dieser Zellen auftreten. — Ich habe in Fig. 25 eine solche Zelle abbilden lassen, die vom Igel her stammt und durch Carnoy-Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange behandelt war. Siehe auch die Schleimzelle in der oben vorgelegten Fig. 21 vom Froschdarm (meine Methode).

Ist meine Auffassung in Betreff des Vorhandenseins von Trophospongien an den Becherzellen des Darmes indessen noch nicht durch eingehendere Studien sicher begründet, so habe ich mich doch hinsichtlich der Panethschen Zellen im Fundus der Lieberkühnschen Drüsen von der thatsächlichen Existenz der Trophospongien überzeugen können. An dem Igeldarm kann man dieselben ausser durch meine Methode auch durch gewöhnliche bewährte Methoden sehr gut darstellen; an dem Darne anderer Säuger — wie der Maus, der Ratte, des Kaninchens — am besten durch meine eigene Methode. — Figur 26 a und b und Figur 27 geben Panethsche Zellen vom Igeldarm wieder, die durch Carnoy-Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange behandelt worden waren. Die Kerne der Zellen sind basal stark verschoben, die Zellkörper von Tröpfchenbildungen vollgepfropft. Von dem körnigen Protoplasma steht nur ein sehr feines Retikulum zwischen den Tröpfchen zurück. Fast der ganze Zellkörper enthält dergleichen ein vergleichsweise ziemlich grobfädiges Netzwerk, das sich in charakteristischer Weise durch eine Gemischfarbe von Säurefuchsin und Orange (wobei das Säurefuchsin etwas überwiegt) färbt. Nach Färbung mit Thiazinrot-R-Toluidin wird das Netz neutral gefärbt. Diese Färbereaktionen sind, wie wir oben erfahren haben, für die Trophospongien ziemlich charakteristisch. Ein näheres Studium dieser binnenzelligen Netze giebt dergleichen an die Hand, dass die einzelnen Fäden derselben verflüssigt werden, in Kanälchen übergehen können, — was ihre Identität mit den Trophospongien übriger Darmepithelzellen fast vollständig darlegen. — Sehr oft wird man nach Färbung mit Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange gewahr, dass die einzelnen Fäden von einem eisenhämatoxylingefärbten, feinkörnigen Belag abgegrenzt werden (Fig. 27). — Fig. 26 b stellt quer geschnittene Panethsche Zellen dar.

Behandelt man nun Panethsche Zellen von dem Igel

oder der Maus, der Ratte etc. mit meiner eigenen Methode, so bekommt man Bilder derselben, die mit Figur 28 übereinstimmen (von der Ratte). Die Zellen sind von auffallend grossen Netzen ziemlich grober und scharf tingierter Fäden durchgezogen, die an einzelnen Stellen in deutlicher Weise mit zwischenzelligen und ähnlich gefärbten Strängen, welche basalwärts verlaufen, direkt zusammenhängen (Fig. 28 bei x). Diese Netze, die ja ohne weiteres als mit den oben demonstrierten von Säurefuchsin-Orange gefärbten Netzen identisch sein müssen, können auch wie diese kanalisiert werden, und stellen wohl deshalb unzweideutig Trophospongien her. — Es ist ja von Interesse, zu erfahren, dass die Panethschen Zellen, die stoffliche Umsetzungen in bedeutend mehr ausgesprochenem Grade darthun als übrige Darmepithelzellen, auch mit vergleichsweise bedeutend stärker entwickelten Trophospongien ausgestattet sind.

III. Magenepithelzellen.

Sowohl an den oberflächlichen Epithelzellen des Magens, als auch an den Hauptzellen der Fundusdrüsen und an den Epithelzellen der Pylorusdrüsen habe ich an verschiedenen Tieren — Katze, Maus, Ratte — die Trophospongien durch meine Methode wiedergefunden. Sie sind mit den Trophospongien der Darmepithelzellen ganz übereinstimmend gebaut und lokalisiert (Fig. 29 — von einer Magenfoveola der weissen Maus). Eine nähere Beschreibung finde ich unnötig.

IV. Epithelzellen des Uterus.

Dass die cylindrischen Epithelien im allgemeinen mit Trophospongien ausgestattet sind, die

mit Bezug auf ihre binnenzellige Lokalisation in charakteristischer Weise mit denjenigen der Darm- und Magenepithelien ganz zusammenfallen, scheint mir die Regel zu sein. — So finden wir an dem uterinen Epithel verschiedener Säuger — wie von der Maus, der Ratte, dem Kaninchen —, das mit meiner Methode behandelt worden ist, dass zwischen den Kernen der fraglichen Zellen und dem uterinen Lumen, aber auffallend näher den ersteren als dem letzteren, Trophospongien auftreten. Diese können sehr ungleich entwickelt sein, je nach dem zufälligen physiologischen Zustande des Uterus. Fig. 30 giebt einige durch meine Methode behandelte Uterinzellen von der weissen Maus wieder, welche letztere nicht gravid war. Die Trophospongien stellen an diesen Zellen vergleichsweise rudimentäre Netze dar, deren einzelne Fäden jedoch ziemlich dick sind. — Fig. 31 wiederum stellt mit derselben Methode behandelte Uterinzellen derselben Tierart dar, die gravid war. Die Zellen sind bedeutend voluminöser als während des nicht-gravidem Zustandes, und gleichzeitig zeigen die Trophospongiennetze eine auffallende Vergrösserung.

Sowohl in nicht-gravidem, als auch besonders in gravidem Zustande kann man Kanalisationen an den Trophospongien beobachten.

V. Epithelzellen der Epididymis

(Lebergangszellen von *Helix pomatia*).

Es ist sehr leicht an diesen Zellen der weissen Maus durch meine Methode gute Bilder der Trophospongien zu bekommen. Dagegen ist es mir an anderen und zwar grösseren Säugern nicht gelungen, durch dieselbe Methode eine hinreichend gute Konservierung und damit erläuternde Bilder zu erreichen

nicht einmal, wenn ich die Konservierungsflüssigkeit durch das Herz des Tieres eingespritzt habe. Dieser schlechte Erfolg scheint mir davon abzuhängen, dass die von der Trichlormilchsäure nur schwer durchdringbare und an grösseren Säugern vergleichsweise dicke Ringmuskelschicht eine Barriere für die schnelle und vollständige Fixierung der Epithelzellen bildet. Die Trichlormilchsäure dringt nämlich im allgemeinen nur vergleichsweise langsam und auch nicht leicht durch die Gewebe hindurch. Das Epithel direkt durch das Lumen des Röhrchens mit der genannten Fixierungsflüssigkeit zu erreichen, stellt sich selbstfallend auch schwierig.

Bekanntlich ist nach Fuchs (48) der Nebenhoden der Maus durch bindegewebige Septa in mehreren Lobulis eingeteilt, von denen der erste, im Kopfe, von den Coni vasculosi eingenommen wird. Die übrigen Lobuli enthalten die Windungen des eigentlichen Vas Epididymidis, dessen Epithelzellen innerhalb der verschiedenen Lobuli etwas ungleich gestaltet sein können, indem die Zellen entweder eine sehr hoch cylindrische oder vergleichsweise niedrige cylindrische Form darbieten. Die Zellen der Coni vasculosi sind für das fragliche Studium weniger geeignet als diejenigen der Röhrchen innerhalb der übrigen Lobuli. Infolgedessen werden in dem vorliegenden Zusammenhange nur die Zellen der letzteren berücksichtigt. — Mögen nun die Röhrchenabteilungen vergleichsweise höhere oder niedrigere cylindrische Zellen zeigen, so scheinen sie jedoch sämtlich hinsichtlich der Trophospongien prinzipiell dieselben Charaktere zu besitzen. Vielleicht jedoch, dass die Abteilungen mit höheren cylindrischen Zellen öfter Kanalisationen der Trophospongien zeigen, als diejenigen mit niedrigeren Zellen.

In Fig. 32 finden wir einige vergleichsweise niedrigere Zellen von Epididymis der weissen Maus wiedergegeben, die durch meine Methode behandelt worden waren. Wie an den cylindrischen Darmepithelzellen, Magenepithelzellen und uterinen

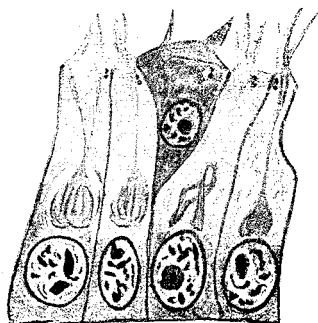
Epithelzellen, tritt hier zwischen dem Kern und der freien Oberfläche der Zellen, aber auffallend näher dem Kern als der Oberfläche, ein Netzwerk auf, das aus körnigen Fäden aufgebaut zu sein scheint. Hier und da kann man beobachten, dass diese binnenzelligen Netze mit zwischenzelligen Strängen direkt zusammenhängen, die basal hin verlaufen (Fig. 32 bei x). Die Netzwerke der Epididymiszellen sind jedoch auffallend voluminöser und schöner ausgebildet als an den genannten Zellkategorien. An den Röhrenchenabteilungen, wo die cylindrischen Zellen höher sind, sind auch die binnenzelligen Netze mehr langgestreckt. Übrigens zeigen sie dieselben Eigenschaften (Fig. 33). — In Fig. 34 sind die fraglichen Zellen teils der Länge, teils der Quere nach angeschnitten. Für die Identität dieser Netze mit den Trophospongien der oben behandelten cylindrischen Zellarten spricht, ausser den oben schon hervorgehobenen Charakteren, das Verhalten, dass sie verflüssigt werden, in Kanälchennetzen umgesetzt werden können. In den Figuren 35, 36 und besonders 37 sehen wir nämlich, dass nicht alle der einzelnen Netzfäden kompakt, protoplasmatisch sind, sondern hier und da tröpfchen- oder kanälchenartige Einlagerungen zeigen, die wohl an lokalen stofflichen Umsetzungen innerhalb der Netzfäden mit dringender Notwendigkeit hindeuten müssen. In den Figuren 38, 39 und 40 sind diese Verflüssigungen so weit getrieben worden, dass nur sehr geringe Reste der ursprünglichen körnigen Netzfäden zurückgeblieben sind. Fast alle Fäden sind in Kanälchen umgesetzt worden. Gleichzeitig mit diesen stofflichen Umsetzungen der Netzwerke selbst finden wir auch, dass das Protoplasma der Zelle innerhalb der Netzkörbe auffallend dunkel gefärbt hervortritt, was von besonders reichlichen stofflichen Ablagerungen an dieser Stelle des Zellkörpers abhängt. Hier und da treten auch in diesen Phasen der Zellthätigkeit Vakuolen innerhalb der Netzkörbe auf.

In Betreff cylindrischer Epithelzellen kenne ich gegenwärtig keine Zellen, die in so ausgesprochener und so handgreiflicher Weise die Koineidenz der stofflichen Umsetzungen des Zellprotoplasmas mit denjenigen der angehörenden Trophospongien darlegen könnten, wie die fraglichen Epithelzellen.

Bekanntlich hat Fuchs (48, 49) an dem Epithel des Nebenhodens der Maus durch andere als die von mir verwandten Methoden Befunde machen können, die ohne Zweifel teilweise mit meinen oben referierten Beobachtungen zusammenfallen. Er hat nämlich an einem Material, das er mit Zenkers Flüssigkeit, mit Flemming's oder Hermanns Gemisch und mit Eisenhämatoxylin, sowie auch durch viele andere Methoden behandelt hatte, binnenzellige Strukturen (die er als „Fadenknäueln“ beschreibt und auffasst) gefunden, die ganz unzweideutig den Trophospongien entsprechen. Sehr interessant ist zu erfahren, dass Fuchs bei seinen fraglichen Studien beobachtet hatte, dass „die ersten Anfänge der Sekretbildung, oder sagen wir zunächst vielleicht besser Anhäufung von Sekret — — — immer inmitten oder zur Seite des Fadenknäuels“ stattfindet. „Hier treten die ersten Tröpfchen auf, hier sehen wir die ersten gefärbten Granula angesammelt“. Weiter wird von Fuchs besonders betont, dass der Fadenknäuel niemals ganz schwindet. — Nur ist zu bemerken, dass für Fuchs die einzelnen Fäden der Netzwerke in der That nicht so besonders deutlich hervorgetreten waren, infolgedessen er irrthümlicherweise das Trophospongium als „ein Fadenknäuel“ anstatt eines exquisiten Netzes aufgefasst hat. Desgleichen hat er auf denselben Gründen nicht die so hochbedeutsamen stofflichen Umsetzungen beobachten können, die an den einzelnen Fäden der Netze zu stande kommen, und die uns die physiologische Bedeutung des binnenzelligen Netzes einigermaßen zu verstehen zulassen.

Fuchs hat ganz richtig bemerkt (49), dass die Härchen,

die von der freien Oberfläche der fraglichen Zellen emporragen, keine Basalknötchen besitzen und deshalb, sowie auch infolge ihrer vitalen Eigenschaften, mit typischen Flimmern nicht vergleichbar sind. Da er indessen glaubt, dass er hat feststellen können, dass diese Härchen sich „in den Zelleib hinein, in konvergierender Richtung, ununterbrochen fortsetzen, zunächst bis in die Nähe des Kerns“, dass sie „hier einen vielverschlungenen Knäuel („Fadenknäuel“ von mir genannt) bilden, aus dessen Gewirr sie teilweise wieder hervortreten, um zur Seite des Kerns, gegen die Zellbasis hinzueilen“, — so glaube ich meinsten, dass man



Textfigur 16.

eine ähnliche Auffassung hinsichtlich des Zusammenhanges zwischen dem Trophospongium (= „Fadenknäuel“) und den Härchen mit Reservation aufnehmen muss. Aus den Fuchsschen Abbildungen und aus meiner eigenen Erfahrung zu schliessen, kann man die Trophospongien der fraglichen Zellen durch keine andere bisher bekannte Methode mit einer solchen Deutlichkeit zur Darstellung bringen, als durch meine Methode (Trichlormilchsäure-Resorcin-Fuchsin). Fuchs hatte, wie oben bemerkt, gewöhnliche Methoden benutzt. Die Fuchsschen Abbildungen legen deutlich dar, dass Fuchs die Trophospongien dieser Zellen an seinen Präparaten niemals so deutlich und klar hat beobachten können, wie ich an den meinigen. Ich

gebe in Textfigur 16 eine, meines Erachtens, der deutlichsten Abbildungen aus der Fuchsschen Arbeit zum Vergleich wieder. — Aus dem Grunde wage ich auch die Meinung zu hegen, dass ich den vermeinten Zusammenhang zwischen den Trophospongien und den Härchen besser beurteilen kann als Fuchs. Wie aus den oben demonstrierten Figuren zu entnehmen ist, entweder tritt das Trophospongium als ein „Fadenknäuel“ (sondern als ein wahres Netzwerk) hervor, noch ist von einem etwaigen direkten Zusammenhange zwischen dem Trophospongium und den Härchen zu reden. Meinesteils wenigstens kann ich an meinen eigenen Präparaten, die die Trophospongien sehr deutlich hervortreten lassen, die Fuchssche Darstellung nicht bestätigen. Dagegen möchte ich bemerken, dass ich hin und wieder wie Striche von Körnchen oder Tröpfchen, von den Trophospongien her bis an die freie Oberfläche dieser Epithelzellen verlaufend, aufgefunden habe.

Es könnte vielleicht in diesem Zusammenhange am Platze sein, über das Verhalten zwischen den Fadenapparaten, den Faserconen und den Trophospongien der wahren Flimmerzellen etwas zu berichten. — Bekanntlich hat der ausgezeichnete Histologe Martin Heidenhain¹⁾ auf Grund seiner Studien u. a. über die Flimmerzellen der Lebergänge von *Helix pomatia* und die Darmepithelzellen des Frosches uns einen neuen Einblick in den Baue des Fadenapparates der Flimmerzellen geben können. Je nach der Schnittführung kann man nämlich nach diesem Autor den Fadenapparat ungleich gestaltet bekommen. Im „Sagittalschnitt“ wird der einfache Pseudoconus gesehen; im „Frontalschnitt“ dagegen ergibt die Fasermasse jederseits

¹⁾ Beiträge zur Aufklärung des wahren Wesens der faserförmigen Differenzierungen. Anat. Anzeiger. Bd. 16. Nr. 5/6. 1899.

oberhalb des Kerns das Bild zweier symmetrisch gelegenen Vorhänge, welche einen mittleren faserfreien, nach oben hin sich verlierenden Zwischenraum begrenzen. Im „Sagittalschnitt“ tritt dieser faserfreie Raum, den Heidenhain mit Beziehung auf die Faserstruktur als den „toten Raum“ bezeichnet, in Form eines Dreiecks auf, dessen schmale Basis gegen den Kern hin und dessen am schärfsten ausgezogene Spitze nach oben liegt. — Es war nun mein Gedanke, dass ich an den erwähnten von Heidenhain benutzten Tieren, an deren Flimmerzellen man den Fadenapparat so besonders deutlich beobachten kann, auch einen eingehenderen Einblick in das reciproche Verhalten dieses Apparates und der eventuell vorhandenen Trophospongien gewinnen könnte, und ich ging deshalb zu einer Untersuchung der schönen Lebergangszellen von *Helix pomatia*. Fig. 41 (Taf. 6/7) giebt solche Zellen wieder, die durch die Carnoysche Flüssigkeit konserviert und durch Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange gefärbt waren. Das Bild des Fadenapparates stimmt, wie man leicht einsehen kann, durchaus mit der von Heidenhain gegebenen Darstellung. In dem „toten Raum“ treten grosse Tropfen und kleine Körnchen auf. Desgleichen kann man, obwohl nur mehr andeutungsweise, ein Netz von Fäden wahrnehmen, die sich in charakteristischer Weise, nämlich durch eine Gemischfarbe von Säurefuchsin und Orange, gefärbt haben. Behandelt man dieselben Zellen mit meiner Methode, so bekommt man leicht Bilder, wie das in Fig. 42 wiedergegebene. Die Fadenapparate treten auch bei dieser Behandlung deutlich hervor, und im „toten Raum“ finden wir intensiv dunkelgefärbte Netze, die ohne jeden Zweifel Trophospongien sind. — Irgend ein direkter Zusammenhang zwischen dem Fadenapparat und dem Trophospongium ist niemals zu sehen.

Zwar sind nun die Härchen der Epithelzellen von Epididymis — wie Fuchs als der erste unzweideutig dargelegt hat — keine wahren Flimmern, und die binnenzelligen Verlängerungen

derselben sind wohl auch nicht ohne weiteres mit dem Fadenapparate der Flimmerzellen direkt zu vergleichen. Als filare Strukturen der Zellen mögen sie wohl jedoch, wie die Fibrillen des Fadenapparates, aufgefasst werden müssen; und hierin möchte ich — in Verbindung mit den dargelegten Verhältnissen an den Flimmerzellen — einen weiteren Beleg (ausser meinen direkten Befunden an den Nebenhodenzellen) sehen für das Unwahrscheinliche in der Fuchsschen Auffassung, dass die Härchen der Nebenhodenzellen eine direkte Fortsetzung der Trophospongien darstellen sollten.

Ich habe von einigen Seiten erfahren, dass man an der Identität der Trophospongien der cylindrischen Epithelzellen mit den von Ballowitz¹⁾ durch Eisenhämatoxylinfärbung hergestellten Centralkörpern („Centrophormien“) der kornealen Endothelzellen zu denken hätte. In solchem Falle sollte man auch einen Vergleich zwischen den Trophospongien der genannten Epithelzellen und den von Heidenhain²⁾ durch dieselbe Färbungsmethode hergestellten und erwähnten „Mützchen“ oder „Kapselchen“ der Harnsamenleiterzellen von Salamandra und der Darmepithelzellen zu thun haben. Bekanntlich stellt nämlich Heidenhain diese „Mützchen“ oder „Kapselchen“ mit den Centrophormien zusammen. Beide Gebilde sollen sich zu den Mikrocentren referieren. Ein Vergleich zwischen Nebenhodenzellen der weissen Maus, die durch Carnoy-Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange (Fig. 43, Taf. 8/9) und solchen Nebenhodenzellen desselben Tieres, die durch meine Methode (Fig. 32—40) behandelt worden sind, dürfte indessen ohne weiteres klar machen, dass die Trophospongien mit den Mikrocentren nichts Gemeinsames

1) Über das Epithel der Membrana elastica posterior des Auges etc. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 56. 1900.

2) Über die Centralkapseln und Pseudochromosomen in den Samenzellen von Proteus, sowie über ihr Verhältnis zu den Idiozomen, Chondromiten und Archoplasmaschleifen. — Anat. Anz. Bd. 18. Nr. 22/23. 1900.

haben können. Fig. 43 (sowie auch Textfigur 16) zeigt nämlich die schon vorher bekannte konstante Lage der Centrosomen innerhalb der Epididymiszellen. Sie liegen ja von den Trophospongien allzu weit entfernt, um mit denselben etwas zu thun haben zu können. — An den Darmepithelzellen, deren Trophospongien — wie wir oben erfahren haben — ganz dieselbe binnenzellige Lokalisation zeigen, wie die Trophospongien an den Nebenhodenzellen, besitzen die Mikrocentren, was wir aus den Zimmermanschen Studien kennen gelernt haben, ganz dieselbe intracelluläre, oberflächliche Lage, wie an den Zellen von Epididymis. Die Centrophormien und die Trophospongien können wohl also unmöglich miteinander verglichen werden; sie stellen vielmehr, meines Erachtens, ganz verschiedene Dinge dar.

VI. Drüsenzellen von Pankreas (und von anderen Speicheldrüsen).

Ein näheres Studium der fraglichen Zellen legt dar, dass sie mit Trophospongien ausgestattet sind, die in prinzipieller Hinsicht (charakteristische binnenzellige Lokalisation, Stoffwechsel, teilweise auch zwischenzellige Verbindungen) mit denjenigen der oben demonstrierten verschiedenen Arten cylindrischer Epithelzellen übereinstimmen. Jedoch soll sogleich bemerkt werden, dass die Trophospongien der Pankreaszellen in der Regel viel umfangreicher entwickelt sind als diejenigen der Darm-, Magen- und Uteruszellen und kommen deshalb den Netzen der Nebenhodenzellen näher. Dieses auffallende Verhalten dürfte wohl darin seinen Grund haben, dass die Pankreas-, wie die Nebenhodenzellen wahre Sekretionszellen sind, was wohl mit völlig demselben Recht nicht von den anderen genannten Epithelformen behauptet werden kann.

Fig. 44 giebt einen Schnitt durch die Endalveole von Pankreas einer *Salamandra maculosa* wieder, die durch meine

Methode behandelt worden war. Innerhalb der Innenzone der Drüsenzellen, zwischen Kern und Lumen (aber näher dem ersteren als dem letzteren) treten Netzwerke auf, deren verschiedene Fäden, wie man es hier und da finden kann, verflüssigt werden, in Kanälchen übergehen können. Oft ist eine direkte Verbindung derselben mit zwischenzelligen, mehr lamellär aussehenden Strängen deutlich nachweisbar. Nicht selten können diese zwischenzelligen Stränge als Fortsätze der sog. centroacinären Zellen auftreten oder auch, wie es Fig. 44 wiedergibt, können sie direkte Verbindungen zwischen diesen Zellen und den Basalzellen, den Korbzellen darstellen. — Färbt man einen durch eine Sublimat-Mischung oder durch die Carnoysche Flüssigkeit fixierten Schnitt von Salamandrapankreas durch Thiazinrot-R-Toluidin, so werden die sog. centroacinären Zellen, in völliger Übereinstimmung mit den Korbzellen und den Bindegewebszellen, durch eine bräunliche Neutralfarbe tingiert (Fig. 45 bei c). Aus denselben Zellen zweigen sich feinere und ähnlich gefärbte Fortsätze ab, die in die naheliegenden Drüsenzellen hineindringen, um hier in dem Aufbau der Trophospongien Teil zu nehmen. Wie es Fig. 45 auch wiedergibt, kann man von den centroacinären Zellkörpern her gröbere zwischenzellige Fortsätze hin und wieder wahrnehmen, die sich mit dem interstitiellen Gewebe direkt verbinden.

Die Fig. 46, 47, 48 und 49 stellen mit meiner Methode behandelte Schnitte von Pankreas einer *Rana esculenta* dar. Wir finden in diesen Schnitten prinzipiell ganz dasselbe wieder, was die Abbildungen von der Salamandrapankreas zeigten.

Auf Grund dieser und ähnlicher Befunde ist meine Auffassung dahin geleitet worden, dass die Trophospongien der Pankreaszellen von *Salamandra* und *Rana* als Ausläufer entweder der centroacinären Zellen oder der Korbzellen aufzufassen sind; weiter dass die Korbzellen und die centroacinären Zellen dieser

Tiere in ausgebildetem Zustande derselben Natur sein müssen. Alles scheint mir dahin zu zeigen. — Bekanntlich ist man im allgemeinen der Meinung, dass die centroacinären Zellen Schaltstückzellen seien, die sich nicht direkt dem Epithel der Alveolen anschliessen, sondern sich in diese letzteren selbst hineinschieben sollen, wobei sie auf die innere Oberfläche der Alveolenzellen zu liegen kämen. Renaut¹⁾ und einige andere Autoren dagegen sind zu einer ähnlichen Meinung, wie ich oben ausgesprochen habe, gelangt, dass nämlich die centroacinären Zellen und Korb- oder Basalzellen Teile einer und derselben Formation bilden sollen, die die Alveolen zugleich umhüllt und durchdringt und dadurch ein grosses, umhüllendes und einschliessendes System darstellt. — Diese Auffassung dürfte nicht notwendigerweise die ursprüngliche epitheliale Herkunft der centroacinären Zellen ausschliessen, die von Laguesse²⁾ und Pischinger³⁾ infolge embryologischer Studien hervorgehoben worden ist. Denn wir kennen ja schon vorher allzu zahlreiche Beispiele von differenzierten Zellen oder Zellkomplexen, die während der Histeogenese ihre ursprünglich epitheliale Natur verlassen haben, um an solchen Metamorphosen zweifeln zu können.

Vergebens habe ich nach Trophospongien an den ableitenden Wegen der Pankreas von den genannten Tieren gesucht.

Unter den Säugern habe ich an mehreren Tierformen die Trophospongien der Pankreaszellen wiedergefunden. Die Figuren 50, 51, 52 und 53 geben Endalveolen von Pankreas einer Katze wieder, die durch meine Methode behandelt worden sind. Die Figuren stellen gewissermassen verschiedene funktionelle Stadien her, und die Trophospongien werden

1) *Traité d'histologie pratique*. T. 2. 1897.

2) *Structure et developpement du pancréas d'après les travaux récents*. Journ. anat. et phys. Année 30. 5. 1894.

3) *Beiträge zur Kenntniss des Pankreas*. Diss. München. 1895.

dabei niemals vermisst. Dagegen finden wir, dass sie bald als von kompakten, protoplasmatischen Fäden aufgebaut hervortreten (Fig. 50), bald sich als mehr oder weniger allgemein verflüssigt oder kanalisiert präsentieren (die übrigen Figuren). Dergleichen ist es eben nicht ungewöhnlich, auch an den fraglichen Tieren ähnliche direkte Verbindungen der Trophospongien mit zwischenzelligen, gefärbten Strängen zu finden.

Wie die Korbzellen und die centroacinären Zellen sich an diesen höheren Wirbeltieren zu den Trophospongien verhalten, darüber habe ich bisher leider keine Erfahrung gewinnen können.

Eine auf die vorliegenden Strukturen gerichtete Untersuchung vermittelt anderer bewährter Methoden legt dar, dass die Trophospongien auch an den Pankreaszellen thatsächlich präexistierende Gebilde sind. Wir fanden die Trophospongien an Figur 45 wieder, die einem Schnitte entspricht, das durch die Carnoy'sche Flüssigkeit konserviert war. Wir sehen dieselben auch an den Figuren 54 und 56, die Endalveolen eines Igels wiedergeben, die durch Sublimat-Pikrinsäure konserviert und durch Thiazinrot-R-Toluidin gefärbt waren. Fig. 54 stellt der Länge nach angeschnittene Pankreaszellen dar. Fig. 55 wieder, deren entsprechendes Präparat in ähnlicher Weise behandelt war, wie dasselbe der Fig. 54, zeigt die Pankreaszellen an den basalen Teilen derselben der Quere nach angeschnitten. Es scheint mir aus einem Vergleich dieser beiden Schnitte hervorgehen zu dürfen, dass die blauen Fäserchen, die man wohl als Solger'sche Basalfilamente bezeichnen soll, in der That kaum als wahre Filamente, sondern eher als lamelläre Bildungen aufzufassen sind. In dieser Hinsicht möchte ich mich der von Kolosso w¹⁾ neulich ausgesprochenen Meinung anschliessen. Bei weniger genauer Betrachtung der „Basalfilamente“ nach Färbung mit Toluidin-Ery-

¹⁾ Zur Anatomie und Physiologie der Drüsenepithelzellen. — Anat. Anz. Bd. 21. Nr. 8. 1902.

throsin oder Thiazinrot-R-Toluidin sieht es so aus (wie an den vorgelegten Figuren), als ob diese Strukturen basophil sein sollten. Ein aufmerksameres Studium derselben giebt jedoch bald an die Hand, dass die von den Basalfilamenten abgegrenzten Spalten in der That von acidophil reagierenden (also bei den genannten Tinctionen rot gefärbten) Lamellen abgegrenzt werden, an denen nur eine basophile Masse abgelagert worden ist. Es scheint mir wahrscheinlich zu sein, dass es eben diese basophilen Substanzen sind, die die scharfe Tingibilität der Basalfilamente durch Eisen-hämatoxylin während gewisser Zustände bedingen. — Bekanntlich hebt Camillo Schneider in seinem Lehrbuch der vergl. Histologie (Jena 1902) hervor, dass als erste Anlage der Fermente an den Pankreaszellen ein zarter Überzug der Gerüstfäden des basalen Plasmabezirks anzusehen ist, der sich mit basischen Farbstoffen leicht und intensiv färbt und den Fäden den Charakter sogen. Basalfilamente verleiht. — Wie man nun die genannten Spalten und diese abgrenzenden lamellären Basalfilamente auffassen soll, darüber will ich jetzt nichts Weiteres aussagen. Sicher ist es nur, dass diese Dinge nicht immer existieren (s. Fig. 56), sondern nur an gewissen Phasen der Zellthätigkeit vorhanden sind. Sie scheinen mir zunächst nur funktionelle Strukturen darzustellen und zwar mit der Absorption von Stoffen von aussen her im Zusammenhange zu stehen. Dass die von den Basalfilamenten abgegrenzten Spalten in keiner Weise mit wahren Trophospongienkanälchen zu verwechseln sind, brauche ich wohl kaum zu bemerken.

An den Parotiszellen der Katze, sowie auch an den Drüsenzellen der kleinen Mund- und Zungendrüsen und der Brunnerschen Drüsen des Menschen (an Carnoy-konserviertem Material) habe ich die Trophospongien wiedergefunden. Sie stimmen mit denen der Pankreaszellen in jeder Hinsicht überein.

VII. Epithelzellen der Langerhansschen Zellhaufen in Pankreas.

Mit diesen Zellen gehen wir zu einer Epithelzellkategorie über, die sowohl in Betreff der Beziehung des interstitiellen Gewebes zu den Epithelzellen, als auch mit Bezug auf die endocelluläre Verbreitung der Trophospongien andere Charaktere darbieten, als die oben behandelten Epithelzellformen. Sie erinnern in diesen Hinsichten mehr an den Nervenzellen, als an den letztgenannten Zellarten.

Ich habe die Trophospongien dieser Zellen durch meine Methode an mehreren Tierformen wiedergefunden, habe jedoch bisher für ihre deutliche Darstellung kein geeigneteres Tier gefunden als die weisse Maus. Meine Beschreibung referiert sich deswegen ausschliesslich zu dieser Tierform.

Ist es für cylindrische Epithelien (Drüsenepithelzellen der Speicheldrüsen, Epithelzellen des Darmes, des Magens, des Uterus, des Nebenhodens) besonders charakteristisch, dass die Trophospongien nur an einer beschränkten und typischen Stelle des Zellkörpers, nämlich innerhalb der Innenzone dicht über den Kern, vorhanden sind, so finden wir an den Langerhansschen Zellen, wie an den Nebennierenzellen, an den Leberzellen, welche sämtlichen Zellen fast ringsherum — wie die Nervenzellen — von einer Kapsel interstitielles Gewebes umgeben werden, die Trophospongien eine mehr diffuse, fast irgendwelche Stelle der Zellen einnehmende Verbreitung zu besitzen. Wie an den Nervenzellen breiten sich jedoch die Trophospongien in überwiegender Weise innerhalb der centralen Teile der Zellkörper aus, während das Exoplasma in der Regel nur von einzelnen Zweigen der Netzwerke durchsetzt wird, die der Oberfläche der Zellen heranreichen.

Wie an den Rindenzellen der Nebennieren und an den Leberzellen, kann man auch um die Oberfläche der Langer-

hansschen Zellen herum äusserst feine Membranellen oder Fäserchen beobachten, die sich nach Behandlung mit Sublimat-Mischungen oder mit Carnoys Flüssigkeit und Färbung mit Thiazinrot-R-Toluidin oder Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange in Übereinstimmung mit dem Bindegewebe färben, also resp. mit einer braunen Neutralfarbe oder mit Säurefuchsin. Nach geringer Extraktion der Hämatoxylinfarbe kann man diese intercellulären Gebilde auch schwarz und distinkt gefärbt bekommen; und zeigt es sich dabei, dass es hierbei nur von einer etwaigen ektoplasmatischen Differenzierung der Epithelzellen selbst unmöglich die Frage sein kann, weil dieselben oft nicht eigentlich als Membranellen, sondern als zwischenzellige Fäserchen hervortreten. Dieses zwischenzellige Gewebe kann deshalb an der weissen Maus, nach meiner Erfahrung, ungleich stark entwickelt sein, nämlich entweder in der Form dünnster Membranellen oder feinsten Fäserchen. An geeigneten Stellen stehen diese zwischenzelligen bindegewebigen Ausbreitungen mit dem die Blutkapillaren umgebenden feinen Bindegewebe in direkter Verbindung. Von Ebner äussert sich in dem dritten Bande seiner so ausgezeichneten Umarbeitung der Koellikerschen Gewebelehre, in Betreff dieses zwischenzelligen Gewebes, an der Seite 254 in folgender Weise: „In der Regel sitzen die Zellen der Langerhansschen Zellenhaufen der Wand der weiten Blutkapillaren direkt auf, ohne irgend ein dazwischen gelagertes Gewebe, das einer Membrana propria oder einer Adventitia capillaris entsprechen würde.“ Meinestheils möchte ich jedoch gegen die von v. Ebner geäusserte Meinung glauben, dass ein adventitielles Gewebe an den Kapillaren nicht völlig vermisst wird, wie auch, dass die Epithelzellen der fraglichen Zellhaufen voneinander durch das feinste interstitielle Gewebe immer geschieden sind. Was nun indessen das Vorhandensein eines solchen Gewebes noch plausibler thut, ist das Verhalten, dass innerhalb dieser zwischenzelligen Membranellen sehr feine,

parallelwändige Spalten auftreten können (Figur 57a, Taf. 8/9) die an epicellulären Sekretkapillaren gewissermassen erinnern. Sie sind jedoch mit wahren Schlussleistchen nicht ausgestattet, wovon man sich nach Eisenhämatoxylinfärbung überzeugen kann. Ähnliche feine Spalten hat, wie bekannt, neulich Lydia Félicine¹⁾ zwischen Nebennierenzellen gesehen und als wahre epicelluläre Sekretkapillare gedeutet, — eine Auffassung, die sich kaum bestätigen lässt. Sie mangeln nämlich, wie die zwischenzelligen feinen Spalten der Langerhansschen Zellen, typischer Schlussleistchen vollständig. — Die Spalten zwischen den Nebennierenzellen, deren Existenz an gewissen Tieren ich bestätigen kann, und zwischen den Langerhansschen Zellen stellen gewiss nichts anderes als eine Art Safräume dar, die dem feinen interstitiellen Gewebe zwischen diesen Zellen angehören dürfen.

Behandelt man nun die Langerhansschen Zellen der weissen Maus mit meiner Methode, wird man die genannten Membranellen und diesen angehörende Spalten gewahr (Fig. 57a) Innerhalb der Zellen treten deutlich gefärbte Netzwerke auf, die durch einzelne, die äussere Zone der Zellen durchsetzende Fäserchen mit den Membranellen in direktem Zusammenhange stehen können. Dass diese Netze Trophospongien sind, darf daraus hervorgehen, dass ihre einzelnen Fäden mehr oder weniger vollständig verflüssigt werden, in Kanälchen übergehen können (Fig. 57b), die in gewissen Fällen sich in die pericellulären Spalten öffnen.

Möglicherweise gehören die zwischenzelligen Membranellen der Langerhansschen Zellhaufen multipolar gestalteten interstitiellen Zellen an. Zellen bindegewebiger Natur sind sicher nachweisbar.

¹⁾ Beitrag zur Anatomie der Nebenniere. — Anat. Anz. Bd. 22. Nr 7/8. 1902.

VIII. Epithelzellen der Nebennieren.

Obwohl es mir bisher nicht gelungen ist, die Trophospongien durch meine Methode an diesen Zellen so deutlich und klar nachzuweisen, wie an den oben erwähnten Zellkategorien, so habe ich jedoch an denselben Befunde gemacht, die in dringender Weise an das thatsächliche Vorhandensein solcher Strukturen hinweisen. — Ich habe unter den zahlreichen Tierformen, die ich in der fraglichen Hinsicht studiert habe, keine so geeignet gefunden, wie den Igel (*Erinaceus europaeus*). Meine Beschreibungen beziehen sich deswegen auch fast ausschliesslich zu diesem Tier.

Die Nebennieren des Igels habe ich teils mit dem Carnoy'schen Gemisch, teils mit verschiedenen Sublimatmischungen behandelt. Versuche habe ich desgleichen — wie oben schon angedeutet — mit meiner eigenen Methode bewerkstelligt, ohne jedoch dabei hinreichend gute Bilder zu bekommen. Die angefertigten Schnitte habe ich durch Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange, sowie auch durch verschiedene Anilinfarbekombinationen (vor allem durch Toluidin-Erythrosin und Thiazinrot-R-Toluidin) gefärbt.

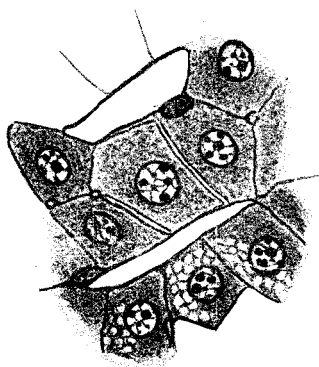
Durch die genannten Behandlungsmethoden ist es sehr leicht, sich an den Nebennieren des Igels davon zu überzeugen, dass die Rindenzellen ringsherum von interstitiellem Gewebe umgeben werden (Fig. 58—64, Taf. 12/13 u. 10/11). Die Blutgefässe werden nämlich von einer vergleichsweise dicken Schicht adventitiellen Gewebes umgeben, das nach Färbung mit Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange von Säurefuchsin gefärbt, nach Färbung mit Thiazinrot-R-Toluidin von einer braunen Neutralfarbe tingiert wird. Dasselbe sendet zwischen den naheliegenden Epithelzellen gröbere oder feinere Fortsätze aus, die ein Wabenwerk darstellen, dessen einzelne Maschen je eine Epithelzelle einschliesst. Indessen tritt zwischen diesen interstitiellen lamellären Fortsätzen und

den Epithelzellen selbst ausserdem eine nach Färbung mit Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange durch eine Gemischfarbe von Säurefuchsin und Orange gefärbte etwas körnige Materia auf, deren Natur nur schwer definierbar ist. Ein genaueres Studium derselben scheint mir jedoch es wahrscheinlich zu thun, dass sie interstitiellen Gewebeelementen zugehören soll, deren Zellkörper verzweigt, multipolar sind (Fig. 63 und 64), — dass sie in der That die Fortsätze dieser Zellen darstellen soll, welche um die Epithelzellen herumgreifen. Diese Zellen stellen, wie es mir vorgefallen ist, die Matrixzellen des interstitiellen Gewebes dar. Wie Fig. 64 zeigt, hängen die Ausläufer dieser Zellen in der Regel miteinander direkt zusammen. Ausser diesen Zellen kann man auch andere interstitielle Zellen beobachten, die aber deutlicherweise nicht sessile Elemente, sondern Leukocyten sind. — Es ist nun für diese, nach meiner Meinung als Zellfortsätze zu deutende, säurefuchsin-orange-gefärbte Materia charakteristisch, dass sie durch rundlichere oder mehr unregelmässig gestaltete Vakuolen zu einem nicht genauer bestimmbar Maschenwerk umgestaltet werden kann.

Muss es also als sicher angesehen werden, dass die einzelnen Epithelzellen der verschiedenen Regionen von Nebennierenrinde des Igels von interstitiellem Gewebe ringsherum umgeben werden, so ist dies nicht mit derselben Sicherheit hinsichtlich der chromaffinen Zellen des Markes zu behaupten. Hier scheinen die Zellen dicht nebeneinander zu liegen, wie an einem wahren Epithel. Wie ich gleich unten zeigen werde, giebt es jedoch aus den Befunden eines anderen Forschers gewisse Anhaltspunkte für die Meinung, dass auch die fraglichen Markzellen zwischen sich Membranellen anderer Herkunft haben sollen, wenn diese auch schwierig darstellbar wären.

Wenn man nun indessen die Nebennierenrinde von anderen Mammalien untersucht, wie von Kaninchen, Ratte, Pferd, so wird man darauf aufmerksam gemacht, dass die Rindenzellen

der verschiedenen Zonen viel dichter aneinander liegen als bei dem Igel, dass das zwischenliegende interstitielle Gewebe sehr stark (im Vergleich mit den Verhältnissen am Igel) reduziert hervortreten kann. Infolgedessen kann man zwischen den einzelnen Epithelzellen, bei der Färbung mit Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange, nur eine sehr dünne homogene Membran finden, die wohl für eine ektoplasmatische Differenzierung der Epithelzellen selbst gehalten werden könnte, wenn man nicht vorher die Verhältnisse am Igel kannte und auch nicht alle jegliche Übergänge von der exquisiten Ausbildung des interstitiellen



Textfigur 17.

Gewebes beim Igel zu den reduzierten Charakteren dieses letzteren beim Kaninchen etc. hätte beobachten können. Diese feine Membran färbt sich bei der eben genannten Tinktion etwas ungleich je nach der Extraktion der Hämatoxylinfarbe, nämlich entweder schwarz oder auch von Säurefuchsin. — Diese dünnen intercellulären Membranen können in der Regel parallelwändige Spalten enthalten, die als eine Art Safrtröhrchen aufgefasst werden müssen (Textfigur 17). Das Auftreten dieser Spalten innerhalb der fraglichen Membranellen bilden einen nicht zu übersehenden Beleg für den bindegewebigen Charakter dieser letzteren. — Bekanntlich hat, wie schon oben in einem anderen

Zusammenhänge bemerkt wurde (S. 159), Lydia Félicine¹⁾ neulich einen Aufsatz veröffentlicht, worin sie über den Befund von wahren intercellulären oder epicellulären Sekretkapillaren besonders zwischen den Markzellen, jedoch auch zwischen den Rindenzellen der Nebennieren verschiedener Tiere (Kaninchen, Katze, Igel, Mensch etc.) berichtet hat. Es scheint mir wahrscheinlich, dass Félicine als intercelluläre Sekretkapillare die zwischenzelligen Spalten gedeutet hat, die ich oben beschrieben habe; denn teils ähneln diese Spalten nicht gering solchen Kapillaren, teils existieren andere zwischenzellige Spalten nicht. Zwar sagt Félicine, dass diese Spalten von wahren Schlussleisten abgegrenzt sein sollen; aber ich vermeine, dass sie mit solchen Leisten die zwischenzelligen Membranellen verwechselt hat, innerhalb derer die Spalten zu stande kommen. Wie ich nämlich oben bemerkt habe, können diese Membranellen bei Färbung mit Eisenhämatoxylin nach wenig weit getriebener Extraktion als schwarz gefärbte Linien hervortreten. — Zwischen den chromaffinen Markzellen dagegen habe ich niemals ähnliche Spalten entdecken können. Da indessen Félicine von solchen Gebilden gesprochen hat und hierbei besonders betont hat, dass sie eben an diesen Zellen (viel öfter als an den Rindenzellen) zu sehen sind, möchte ich bis auf weiteres die Vermutung hegen, dass auch zwischen diesen Zellen Membranellen vorhanden sein könnten, obwohl sie auf Grund eines oder anderes Verhaltens schwierig darstellbar wären.

Die Epithelzellen der verschiedenen Zonen der Nebennierenrinde von Igel, besonders auch diejenigen der Zona fasciculata und reticularis und der Verlängerungen der letzteren zwischen den Markzellgruppen zeigen binnenzellige Kanälchenbildungen, die ich als Trophospongienkanälchen auffassen muss. Sie können,

¹⁾ Beitrag zur Anatomie der Nebennieren. — Anat. Anz. Bd. 22. Nr. 7/8. 1902.

wie ähnliche Kanälchen der Nervenzellen in zwei verschiedenen Modifikationen zu Tage treten, nämlich entweder ein mehr gleichförmiges und vergleichsweise feineres Netz bildend, oder auch als spaltenähnlich hervortretend. Fig. 58 (Taf. 12/13) giebt die erste, die Figuren 59, 60 (Taf. 10/11) und 61 die zweite Erscheinungsform wieder. An mehreren Stellen können sich die Kanälchen in pericellulären Spalten öffnen, die der oben erwähnten von Säurefuchsin-Orange gefärbten, pericellulären Materia zugehören. — Oft kann man die Beobachtung machen, dass an den Stellen, wo die binnenzelligen Kanälchen sich in die genannten Spalten öffnen, die von Säurefuchsin-Orange gefärbten Begrenzungen dieser letzteren mit den Kanälchen bis in den Zellkörper hinein verfolgt werden können.

Obwohl ich bisher die protoplasmatischen binnenzelligen Netze mit hinreichender Deutlichkeit durch meine eigene oder durch eine etwaige andere Methode nicht habe darstellen können, durch deren Verflüssigung die aufgezeigten Kanälchen zu stande kommen sollen, so möchte ich jedoch mit Bestimmtheit glauben, dass die Kanälchen wahre Trophospongienkanälchen sind. Teils nämlich können sie sich an der Oberfläche der Epithelzellen in extracellulären Spalten öffnen, deren Begrenzungen in die Zellkörper hinein mitunter verfolgbar sind, und die entweder mit etwaigen Sekretkapillaren zu vergleichen sind noch mit den Blutgefäßen in direkter Kommunikation stehen; teils auch sind diese Kanälchen in morphologischer Hinsicht wahren Trophospongienkanälchen völlig ähnlich.

An hungernden Tieren habe ich die Trophospongienkanälchen nur ausnahmsweise wiederfinden können.

Neulich hat Carmelo Ciaccio (57) über binnenzellige Kanälchen an den Nebennierenzellen des Kaninchens, der Katze und des Meerschweinchens berichtet, die er durch die Chromsilbermethode hatte darstellen können. Ich kann nicht sicher entnehmen, ob die von dem genannten Autor hergestellten Kanälchen den von mir schon vor der Publikation desselben

veröffentlichten Befunden entsprechen sollen oder nicht. Denn teils hat Ciaccio meine Entdeckung nicht berücksichtigt und damit auch nicht zum Vergleich aufgestellt, teils ist dieser Autor der Meinung, dass die von ihm beobachteten Kanälchen mit den Blutgefäßen in offener Verbindung stehen sollen, was mit meinen Kanälchen nicht der Fall ist.

Wie ich infolge einer freundlichen persönlichen Mitteilung von H. Stilling erfahren habe, hat dieser Autor schon seit einigen Jahren (1898) binnenzellige Kanälchen und Vakuolen an den Nebennierenzellen des Frosches beobachtet, die nach Stillings brieflicher Bemerkung meinen Trophospongienkanälchen sehr ähnlich sein sollen. Ich habe in meinen früheren Aufsätzen über die Trophospongienkanälchen der Nebennierenzellen diesen von Stilling gemachten Befund nicht erwähnt, weil er mir völlig unbekannt war. Stilling hatte nur sehr kurze und beiläufige Notizen über diesen Gegenstand mitgeteilt, die in seiner fraglichen Arbeit ziemlich gesteckt und auch nicht mit erläuternden Abbildungen versehen waren. Deshalb war auch Stillings bezügliche Mitteilung (59) meiner Aufmerksamkeit ganz entgangen.

Auch E. Landau hat sich von dem eventuellen Vorkommen von Kanälchen an den Nebennierenzellen, und zwar von der Ratte überzeugt. Nach Landaus Auffassung (58) stehen die Kanälchen mit extracellulären lymphatischen Bahnen in direkter Verbindung.

Wie ich oben erwähnt habe, kann man an den Stellen der fraglichen Epithelzellkörper, wo Trophospongienkanälchen sich in extracellulären Spalten öffnen, die Beobachtung machen, dass die von Säurefuchsin-Orange tingierten Begrenzungen dieser Spalten bis in die genannten Zellkörper hinein verfolgt werden können. Indessen ist es nicht immer, als diese säurefuchsin-orangefärbten intracellulären Fortsätze kanalisiert sind. Sie können nämlich auch mehr kompakt und protoplasmatisch sein und da-

bei ein keulenförmiges Aussehen annehmen, mit dem verdickten, rundlichen Ende in der Regel dem Kern der Epithelzelle dicht anliegend (Fig. 59 bei a, Fig. 62). Diese verdickten Enden tragen in ihrer Mitte zwei oder drei durch Eisenhämatoxylin scharf tingierte winzige Körperchen, die ohne jeden Zweifel als Centrosomen aufzufassen sind. An anderen Zellen derselben Figuren finden wir auch Mikrocentren, die in rundlichen, auch säurefuchsin-orangefärbten Körpern eingeschlossen liegen. Dass diese Körper in anderer Richtung angeschnittene keulenförmige Fortsätze sind, kann wohl als sehr plausibel angesehen werden. Sowohl die rundlichen Körper als die keulenförmigen Fortsätze sind in der Regel (augenscheinlich infolge der schrumpfenden Einwirkung der benutzten Reagenzen) von dem orangefärbten Zellplasma mehr oder weniger retrahiert.

Wie soll man nun diese sonderbaren Strukturen erklären? Dass die aufgezeigten Gebilde Sphärenbildungen darstellen, steht wohl ausser jedem Zweifel. Dass sie desgleichen oft durch einen dünneren Stiel mit pericellulären Bildungen direkt zusammenhängen, ist auch ebenso sicher. — Eine genauere Durchmusterung meiner von zahlreichen Igelu herstammenden Schnitte hat meine Aufmerksamkeit auf Bilder gelenkt, wie sie in den Figuren 61 und 62, 60 und 63 genau abgezeichnet worden sind. In Fig. 61 finden wir ein mit der oben demonstrierten Sphärenbildung völlig übereinstimmendes Gebilde, das 3 triangular untereinander angeordnete Centrosomen zeigt. Diese Sphäre liegt aber zwischen zwei Epithelzellen und geht direkt in den Teil des interstitiellen Gewebes über, der sich von Säurefuchsin-Orange färbt. In Fig. 62 hängen zwei solche, verschiedenen Zellen angehörige, Sphärengelbilde unter Vermittelung desselben interstitiellen Gewebes miteinander zusammen. In Fig. 60 und noch deutlicher in Fig. 63 wiederum finden wir von Säurefuchsin-Orange gefärbte Bindegewebszellen, deren Ausläufer in eine Epithelzelle hineindrängt, um hier

eine Sphäre zu bilden. — Diese und ähnliche Bilder haben mich zu der Auffassung gedrungen, dass die so auffallend grossen und vom Zellplasma der Epithelzellen mehr oder weniger stark retrahierten Sphärenbildungen in der That von demselbem Ursprung sein sollten, wie die Trophospongien, nämlich aus interstitiellen Gewebselementen herstammend. — Die Sphärenbildungen wieder, die man innerhalb der Zellkörper dieser letzteren Zellen selbst findet, sind bedeutend kleiner und niemals von dem Zellplasma retrahiert (Fig. 64). An diesen Zellen stellen die Sphären gewiss nur modifizierte Teile des Protoplasmas dar.

Es kann ja möglich sein, dass einer oder andere Forscher, der diese Strukturen näher studieren wird, eine andere Beurteilung und Verwertung den vorgelegten eigentümlichen Bildern geben soll, als die von mir hier gelieferten. So viel muss jedoch feststehen, dass wir an den Nebennieren von Igel mit zweien wahrscheinlich nach ihrer Genese und ganz bestimmt nach ihrem allgemeinen Aussehen grundverschiedenen Sphärenbildungen zu thun haben.

Ich kann nicht finden, dass die Nebennierenzellen, die sich in einem solchen Zustande befinden, dass sie ein diffuses und engmaschiges Kanälchennetz zeigen (Fig. 58), mit Sphären und Centrosomen ausgestattet sind.

Auch die chromaffinen Zellen der Nebennieren von Igel zeigen Sphärenbildungen, die innerhalb eines dichtkörnigen Endoplasmas liegen, die wie so oft an den spinalen und sympathischen Nervenzellen der Fall ist, durch einen „Randschollenkranz“ basophiler Substanz abgegrenzt wird (Fig. 65 und 66). Auch diese Zellen können Trophospongienkanälchen zeigen, die ausschliesslich innerhalb des körnigen Endoplasmas auftreten.

Obwohl es ausserhalb des Thema dieser Arbeit steht, möchte ich jedoch endlich bemerken, dass man — in Übereinstimmung

mit den Angaben von Andersson und Hultgren¹⁾ und im Gegensatz zu der von Lydia Félicine (l. c.) ausgesprochenen Meinung — an den chromaffinen Zellen von Igel in prägnantester Weise die direkte Sekretion aus diesen Zellen her in das von diesen Zellen umgebene und von dünnstem Endothel ausgekleidete Blutkapillarlumen hinein beobachten kann.

IX. Leberzellen.

In Betreff des Studiums der Trophospongien und der Trophospongienkanälchen an diesen Zellen kenne ich gegenwärtig keine geeigneteren Tiere als die Insektivoren und zwar den Igel und die Fledermaus. Es ist nur seltenerweise der Fall gewesen, dass es mir auch an anderen Tierspecies (wie an dem Kaninchen, der Katze, dem Hunde, dem Pferd) gelungen ist, diese binnenzelligen Kanälchen in so ausgesprochener und reichlicher Weise zu sehen, als an den genannten Insektivoren. Es kommt deshalb mit Bezug auf die Untersuchung der fraglichen Strukturen, wie an allen anderen morphologischen Studien, in hohem Grade darauf an, die geeignetsten Tierformen aufzusuchen.

Meine folgende Beschreibung referiert sich deshalb zu dem Igel und der Fledermaus (*Vespertilio murinus*).

Im März dieses Jahres bekam ich einige lebende Exemplare von der genannten Fledermausform. Leider starben sie alle, mit Ausnahme eines Tieres, ehe sie aus dem Winterschlaf gekommen waren. Das überlebende Exemplar wurde gleich nach dem Erwachen durch Carnoys Gemisch konserviert. Die angefertigten Schnitte von der Leber wurden durch Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange, teilweise auch durch Toluidin-Erythrosin oder Thiazinrot-R-Toluidin tingiert. — Die zahlreichen Igellebern (12 St.), die ich näher untersucht habe, wurden teils

¹⁾ Studien über die Physiologie und Anatomie der Nebennieren. — Skandin. Arch. f. Physiologie. Bd. 9. 1899.

durch verschiedene Sublimat-Gemische, durch abs. Alkohol und durch Formalin, teils und mit Vorliebe durch das Carnoysche Gemisch konserviert. Die angefertigten Schnitte habe ich ähnlich gefärbt, wie die Leberschnitte der Fledermaus. — Ich kann nicht behaupten, dass die zahlreichen Versuche, die ich bisher mit meiner eigenen Methode ausgeführt habe, befriedigend ausgefallen sind. Am besten ist es mir gelungen, durch eine Kombination von Formalin und Trichlormilchsäure einigermaßen gute Präparate zu bekommen. — Die Bilder, die ich indessen durch die oben erwähnten, bewährten Methoden habe erzielen können, sind doch der Art gewesen, dass sie die Natur der leicht beobachtbaren binnenzelligen Kanälchenbildungen als Trophosphongienkanälchen klar gelegt haben.

Bekanntlich hat Fr. Reinke¹⁾ einmal die Meinung vertreten, dass jede Leberzelle von einer feinen Membran, wie von einer Kapsel umgeben sein soll, die in Verbindung mit Bindegewebszellen steht und ebenso wie diese sich färbt. Reinke hält diese Bindegewebszellen zum Teil mit den von Kupfferschen Sternzellen identisch, doch so (S. 88), „dass ihre Form eigentlich nicht sternförmig ist, sondern dass sie flügelförmige Gebilde darstellen, ähnlich den flügelförmigen Sehnenzellen im Schwanz der Maus. Während Herr von Kupffer mit seiner Methode nur den um den Kern herum gelegenen weicheren protoplasmatischen Teil der Zelle darstellt, giebt die hier von mir angewandte Methode (sc. Hermanns Gemisch einige Wochen lang am Licht, danach Färbung der Schnitte durch Gentiana-Orange oder Saffranin-Orange) mehr, indem sie auch die wahrscheinlich vom Zelleib differente Membran mit zur Anschauung bringt. Diese bindegewebigen Membranen umhüllen die ganzen Leberzellen — — — und bilden zugleich die Wandungen der Gallenkapillaren. Nun hat bekanntlich Herr

1) Über direkte Kernteilungen und Kernschwund der menschlichen Leberzellen. — Ergänzungsheft des Anat. Anz. Bd. 14. 1898.

Disse den perivaskulären Lymphraum durch Injektion sehr schön zur Anschauung gebracht, und auch in meinen Präparaten sieht man, bei guter Beleuchtung, diese Disseschen Lymphräume als feine Spalten zwischen den Leberzellen einerseits und den Blutkapillaren andererseits. Es zeigt sich, dass die Bindegewebszellen, die mit ihren flügelförmigen Ausläufern die Leberzellen umscheiden, identisch sind mit den Zellen, die diese Lymphscheiden bilden“. — Meine eigenen Erfahrungen und Anschauungen fallen in mehrfacher Hinsicht mit diesen von Reinke gemachten Auseinandersetzungen zusammen. Jedoch will ich mich darüber nicht äussern, ob die von Reinke angedeuteten verzweigten und membranbildenden Zellen wirklich den Sternzellen entsprechen oder nicht¹⁾, auch nicht darüber, ob dieselben Zellen als wahre Lymphendothelien aufzufassen sind. Dies letztere möchte ich aber kaum glauben.

Färbt man einen Leberschnitt, der durch ein Sublimat-Gemisch konserviert war, mit Thiazinrot-R-Toluidin oder durch das Heidenhainsche Vanadiumhämatoxylin, so bekommt man Bilder wie Fig. 67 zeigt. Alles Bindegewebe wird bei der ersten Tinktionsart von einer braunen Neutralfarbe, bei der anderen Färbung von einer hellblauen Farbe tingiert (die Zellkörper an dieser letzteren Färbung bräunlich). Von dem perivaskulären Bindegewebe, das den durch andere besondere Methoden herstellbaren sog. Gitterfasern entsprechen soll, gehen feine Membranellen direkt aus, die sich zwischen aneinander eng anliegenden Leberzellen bis an den Gallenkapillaren heranschieben. Diese Membranellen als ektoplasmatistische Leberzells-Differenzierungen aufzufassen, scheint mir aus mehreren Gründen nicht zulässig. Denn teils hängen sie in unzweideutiger Weise mit dem perivaskulären Bindegewebe, aus dem sie selbst hervor-

1) Wie oben angeführt, referiert Reinke diese Zellen zu den perivaskulären Lymphscheiden, während v. Kupffer seine Sternzellen als eigenartige Endothelzellen der Blutkapillaren hält.

zugehen scheinen, zusammen, teils ist es wenigstens mir nicht gelungen an den Oberflächen der Leberzellen, die an diesem Bindegewebe direkt stossen, eine von diesem letzteren abgrenzbare Membran (eine Zellmembran) zu sehen, die sich in die genannten Membranellen direkt fortsetzen sollte. Ich kann deswegen wohl kaum zu einer anderen Auffassung gelangen, als dass die zwischenzelligen Membranellen, die sich mit dem unzweideutig nachweisbaren Bindegewebe ganz übereinstimmend färben und die direkt aus demselben hervorzugehen scheinen, nicht ekto-plasmatische Epithelzelldifferenzierungen darstellen können, sondern einem interstitiellen Gewebe angehörend gedeutet werden müssen. Dagegen kann ich meinstenfalls nicht gern der Reinke-schen Auffassung beitreten, dass die Gallenkapillaren ihre Wandungen von diesen Membranellen bekommen sollten. Die Gallenkapillaren werden ja nämlich von Schlussleistchen abgegrenzt, und was zwischen diesen Leistchen liegt, gehört gewiss den Leberzellen selbst an. Nach meiner Auffassung strecken sich die bindegewebigen Membranellen bis an den Schlussleistchen heran, aber nicht weiter. — Von dem Territorium der Gallenkapillaren an der Zelloberfläche abgesehen, sollten deshalb die Leberzellen in ähnlicher Weise durch Bindegewebe eingehüllt werden, wie die Nebennierenzellen und die Langerhansschen Zellen in Pankreas, auch wie die Nervenzellen.

Fig. 68 zeigt nun ein Bild von einem durch Eisenhämatoxylinsäurefuchsin-Orange tingierten Schnitte durch die Leber von *Vespertilio murinus*. Die Leberzellen sind durch mehr oder weniger vollständige Netze feiner und mehr parallelwändiger Kanälchen durchbohrt. Quergeschnitten sind die Kanälchen rundlich. Dass diese Kanälchen Trophospongienkanälchen sind, geht daraus hervor, dass sie deutlicherweise durch Verflüssigung körniger Fadennetze zu stande gekommen sind, die im

fraglichen Präparate durch ihre scharfe Hämatoxylinfärbung deutlich hervortreten. Diese Fadennetze, die an den Trophospongiennetzen der Nervenzellen erinnern, welche in den Fig. 7, 14 und 15 wiedergegeben worden sind, gehen an der Oberfläche der Leberzellen in ebenfalls von Hämatoxylin gefärbten linienförmigen Partien über. Diese pericellulären und hämatoxylingefärbten Partien schieben sich an den Seiten der Leberzellen, die an das perivaskuläre Bindegewebe hinzeigen, zwischen diesen Zellen und dem genannten Bindegewebe hinein, an den Seiten der Leberzellen dagegen, welche aneinander stossen, fallen sie mit den zwischenzelligen Membranellen zusammen. An mehreren Stellen (wie z. B. an der in Fig. 68 mit \times bezeichneten) werden indessen diese hämatoxylingefärbten Partien vermisst. An solchen Stellen öffnen sich die binnenzelligen Kanälchen an der Oberfläche der Leberzellen und das perivaskuläre Gewebe zeigt ein aufgelockertes Aussehen. — Die Trophospongienkanälchen stehen in keiner nachweisbaren Weise entweder mit den Gallenkapillaren, noch mit den Blutkapillaren in direkter Verbindung. — Man könnte nun vielleicht die Einwendung machen, dass die oben genannte von Hämatoxylin stark gefärbte äussere Begrenzung der Leberzellen, die in die zwischenzelligen Membranellen direkt übergeht, eben eine Zellmembran darstellen sollte. Hierzu will ich indessen beantworten, dass diese Begrenzung körnig ist und nicht homogen erscheint. Übrigens wird von Stöhr in seinem Lehrbuch der Histologie hervorgehoben, dass die Leberzellen keine Membran haben sollen, — was gewiss richtig sein muss.

Fig. 69 stellt einen Schnitt durch die Leber eines Igels her, der durch Carnoy's Gemisch konserviert und durch Eisen-hämatoxylin-Säurefuchsin-Orange gefärbt war. Das Tier hatte hauptsächlich Mehlwürmer, Regenwürmer und Frösche gefressen. Die Leberzellen sind von auffallend weiten, spaltenähnlichen Kanälchen durchbohrt, die oft Neigung zeigen, entweder sich

spiralig umzudrehen oder auch gerade als Stocke zu verlaufen. Sie setzen den Zellenkörper in den verschiedensten Richtungen hindurch und erreichen nicht selten die Oberfläche der Zellen. — Fig. 70 giebt einen Schnitt derselben Leber wieder, der durch pikringesäuertes Sublimat konserviert und durch Toluidin-Erythrosin gefärbt war. Die binnenzelligen, auffallend weiten Kanälchen treten deutlich hervor. Sie sind an ihren beiden Enden mehr oder weniger zugespitzt. Das besonders bemerkenswerte an diesem Präparate ist, dass die Kanälchen nur innerhalb derjenigen Zellen zu sehen sind, wo basophile ergastische Zellbestandteile auftreten. Diese basophilen Ablagerungen häufen sich hauptsächlich um den Kanälchen herum. — Die fraglichen Kanälchen stehen in keiner Weise mit den Gallenkapillaren in Verbindung, was aus dem Studium der eisenhämatoxylingefärbten Präparate sicher zu entnehmen ist (Fig. 69). Dagegen stehen sie, wie schon oben bemerkt, nicht selten in direkter Verbindung mit pericellulären Interstitien. — Hat man nun die Carnoy-konservierten Lebern durch Eisenhämatoxylin stark gefärbt und die Nachfärbung durch Säurefuchsin-Orange ausgeführt oder (und noch vorteilhafter) die sublimatkonservierten Lebern durch Thiazinrot-R-Toluidin gefärbt, so wird man bei genauer Untersuchung und guter Beleuchtung strukturelle Verhältnisse gewahr, die für die Entscheidung der wahren Natur der oben demonstrierten binnenzelligen Kanälchen bedeutsam sind. Fig. 71 stellt drei durch Sublimat-Thiazinrot-R-Toluidin behandelte Leberzellen von Igel her. Das perivaskuläre Bindegewebe und die zwischenzelligen Membranellen sind durch eine bräunliche Neutralfarbe tingiert worden. Das Zellprotoplasma, wie oft der Fall ist, zeigt in seiner Farbe einen Stich in Blau. Am wenigsten ist dies Verhalten bei der Zelle a vorhanden, die eine mehr rötliche Farbe zeigt. Das Protoplasma ist körnig mit eingelagerten Tropfenbildungen. Desgleichen wird man an der fraglichen Zelle a ein

System von Fäden gewahr, die sich auf ziemlich ähnlicher Weise mit dem Bindegewebe und den Membranellen färben und vom Zellplasma durch von Toluidin tingierte sehr feine Körnchenablagerungen abgegrenzt werden. Hier und da stehen diese Fäden, die durch Verzweigungen und gegenseitige Verbindungen ein binnenzelliges Netz darstellen, mit dem perivaskulären Bindegewebe oder den zwischenzelligen Membranellen in direktem Zusammenhange. — Wie an Fig. 71 (bei der Zelle a) zu sehen ist, können diese Fäden durch Verflüssigung in Kanälchen übergehen. In derselben Figur, an den Zellen b und c ist diese Verflüssigung oder Kanalisierung noch weiter gegangen, wobei teilweise Kanälchen zu stande gekommen sind, die ja deutlicherweise dieselben sind, wie die in Fig. 70 und 69 demonstrierten. Hand in Hand mit der reichlicheren Kanalisierung der Netze hat das Protoplasma eine immer grössere Menge basophil reagierender Substanz aufgenommen oder entwickelt. — Prinzipiell ähnliche Bilder bekommt man nach Färbung durch Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange. Das Bindegewebe und die Membranellen werden hauptsächlich durch Säurefuchsin, die binnenzelligen Netze durch eine Gemischfarbe von Säurefuchsin und Orange gefärbt. Die einzelnen Fäden der Netze werden durch hämatoxylingefärbte feine Körnchenablagerungen, sowie auch die Kanälchen, vom Zellplasma abgegrenzt.

Es ist wohl kaum eine andere Deutung zu finden in Betreff dieser aufgezeigten Strukturen, als dass sie wahre Trophospongien sind. Mir selbst scheinen sie als solche ziemlich typisch zu sein.

Lässt man den Igel mehrere Tage hungern, werden — soweit meine Erfahrungen hinreichen — die Kanälchen vermisst.

Lässt man wiederum den Igel anstatt Würmer und Frösche u. D. während einiger Zeit Kohlehydrate (wie Weissbrot mit etwas

Milch) fressen; so tritt nach Carnoy-Konservierung oder nach Konservierung mit Sublimat-Gemischen und folgender Spiritusbehandlung eine auffallend reichliche Vakuolisierung des Zellkörpers auf (infolge der durch die Behandlung hervorgerufenen Herauslösung des in der Leberzelle vital abgelagerten Glykogens).

Fig. 72 giebt einen Schnitt durch eine solche Kohlehydrat-Leber von Igel wieder, der durch Carnoys Gemisch konserviert und durch Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange gefärbt war. Die Zellkörper werden von Netzwerken durchsetzt, die sich durch eine Gemischfarbe von Säurefuchsin-Orange färben und an deren Peripherie feine hämatoxylingefärbte Körnchenablagerungen auftreten. Die Maschen dieser Netzwerke werden von Vakuolen ausgefüllt, die von einander durch die feinsten Züge zurückgebliebenes körniges Protoplasma geschieden sind. Die Fäden der binnenzelligen Netzwerke hängen an mehreren Stellen mit dem perivaskulären Bindegewebe oder mit den zwischenzelligen Membranellen direkt zusammen. — Färbt man mit Thiazinrot - R - Toluidin werden die Netzfäden durch eine bräunliche Neutralfarbe tingiert. — Dass diese Netze dieselben Netzwerke darstellen, wie die in Fig. 71 demonstrierten, halte ich als sicher; nur dass sie in dem Präparate der Fig. 72 reichlicher und auch deutlicher hervortreten, als in dem Präparate der Fig. 71. Hierüber kann wohl aber kaum jemand sich wundern, da die Netze in Fig. 72 in hellen Vakuolen, während sie in Fig. 71 in einem dichten, körnigen Protoplasma eingebettet liegen. Da die Fäden ähnlicher Netze wie die in Figur 72 wiedergegebenen — wenn auch vergleichsweise seltener — verflüssigt werden, in Kanälchen übergehen können, so scheint es mir ausser jedem Zweifel zu stehen, dass sie wirkliche Trophospongien sind.

Man kann also, meiner Meinung nach, bei dem Igel durch Kohlehydratfütterung, infolge einer reichlichen Glykogenbildung, die den Zellkörper

nach Spiritusbehandlung als fast durchaus vakuoliert hervortreten lässt, die Trophospongien leicht zur Anschauung bringen. — Wie ich vermute, sind die binnenzelligen Netze, die ich in Fig. 72 demonstriert habe, mit den Netzwerken identisch, die z. B. Afanassiew¹⁾ an Kohlehydrat-Lebern von Hunden nachgewiesen hat.

Bekanntlich hat Browicz (60—66) seit mehreren Jahren in einer ganzen Reihe von grösseren und kleineren Abhandlungen für die Meinung gekämpft, dass die Leberzellen mit binnenzelligen Kanälchen versehen sein sollten, die teils in den Kernen dieser Zellen auftraten und unter Vermittelung „intracytoplasmatischer“ Kanälchen mit den interzellulären Gallenkapillaren in direkter Verbindung ständen, teils auch ein Kanälchensystem darstellten, das in dem Kern seine Wurzeln hätte und mit den Blutkapillaren zusammenhängte. Mit Oppel (72) und anderen habe ich schon vorher gegen diese Browiczschen Ergebnisse Stellung nehmen müssen, weil Browicz objektive Befunde, unserer Auffassung nach, nicht gern für die Schlüsse sprechen können, die Browicz vorgeführt hat. — Leider ist Schäfer (73, 74) für die Browiczsche Meinung eingetreten, infolge seines Studium injizierter Kaninchenlebern, so auch Lominsky (71) auf Grund ähnlicher Studien. — Ich will indessen hier auf die zwischen einerseits mir und andererseits Browicz und Schäfer geführte Polemik nicht wieder eingehen. Es ist schon allzuvielen Tinte auf diese unnützliche Kontroverse geopfert. Ich verweise zu meinem schon oben aufgezeigten Referate in Ergebnisse für Anat. und Entwicklungsgeschichte.

X. Deciduazellen.

Es ist von nicht geringem Interesse zu erfahren, dass, während man an gewöhnlichen Bindegewebs-

¹⁾ Über anatomische Veränderungen der Leber während verschiedener Tätigkeitszustände. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 30. 1883.

zellen binnenzellige Kanälchen und Trophospongienetze ganz vermisst, man solche Strukturen jedoch an solchen Derivaten derselben Zellen wiederfindet, die sich in physiologischer Hinsicht in besonderer Richtung, und zwar wohl zunächst zu besonderen Herdenstofflicher Umsetzungen, spezialisiert haben. So können diese Strukturen an Deciduazellen, an den riesigen Knochenzellen, an Riesenzellen der Milz deutlich hervortreten.

Ich habe hauptsächlich die Deciduazellen von Kaninchen und der weissen Maus studiert.

Konserviert man den deciduellen Uterus von Kaninchen durch die Carnoysche Flüssigkeit oder durch ein Sublimat-Gemisch und färbt die angefertigten Schnitte durch Eisenhämatoxylin oder Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange, so kann man Bilder von den Deciduazellen, wie die in den Figuren 73, 74a und 74b wiedergegebenen, bekommen. Der feinkörnige Zellkörper der Deciduazelle wird von einem körnigen, nach starker Eisenhämatoxylinfärbung dunkelgefärbten, nach Färbung mit Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange durch eine Gemischfarbe von Säurefuchsin und Orange tingierten schmälere oder breitere Randsaum begrenzt. Besonders an mehr tangential angeschnittenen Zellen findet man hier und da innerhalb dieses Randsaumes vergleichsweise heller gefärbte Kerne.

Was stellt dieser Saum dar? Aus den erwähnten Befunden zu schliessen, könnte man wohl annehmen, dass er aus bindegewebigen zugeplatteten Zellen zusammengesetzt sein sollte. Wie an den Fig. 73, 74a und 74b zu sehen ist, giebt es auch ein anderes Verhalten, das für die genannte Deutung etwas zu sprechen scheint. Man findet nämlich, dass der kernführende körnige Randsaum Ausläufer besitzt, die teilweise in den Deciduazellkörper hineindringen. Hier können diese Fortsätze durch Verzweigungen und gegenseitige Verbindungen Netz-

werke darstellen. Diese Ausläufer färben sich in völliger Übereinstimmung mit dem Randsaume. Mitunter sind die Ausläufer ziemlich grob und fingerförmig verzweigt, in anderen Fällen sehr fein. Dass die binnenzelligen Fortsätze des Randsaumes schon durch die genannte Behandlung — obwohl vergleichsweise seltener — besonders zahlreich zu Tage treten können, kann man aus Fig. 74b entnehmen.

Da die Befunde an den durch meine eigene Methode behandelten Deciduazellen prinzipiell ganz dasselbe darlegen, wie die oben referierten, finde ich es unnötig, über dieselben einen Bericht zu liefern.

Dass die genannten binnenzelligen Netzwerke mit den Trophospongien anderer Zellarten zunächst zu vergleichen sein sollen, darf wohl daraus hervorgehen, dass man innerhalb der fraglichen Deciduazellen Kanälchenbildungen wiederfinden kann, die mit Trophospongienkanälchen in jeder Hinsicht übereinstimmen. Die Fig. 75 und 76 geben zu ihrer Grösse sehr ungleiche Deciduazellen wieder, die die binnenzelligen Kanälchen in deutlicher Weise zeigen. Leider habe ich bisher, wegen allzu dürftigen Materiales, die direkte Umwandlung der körnigen Fäden des binnenzelligen Netzes in Kanälchen nicht beobachten können. — In der Regel findet man um die Kanälchen herum besondere Körnchenablagerungen.

Es ist ziemlich leicht, durch meine Methode an den Riesenzellen der Mausplacenta Trophospongien herzustellen. Ich gebe in Fig. 77 solche Zellen wieder. Die fraglichen Zellen sind an ihrer Oberfläche von einem mehr oder weniger vollständigen und scharf gefärbten „Randsaum“ begrenzt, aus dem die Trophospongien hervorzugehen scheinen. An diesen binnenzelligen Netzwerken habe ich Kanalisationen beobachten können.

XI. Riesenzellen des Knochenmarkes.

Ich habe vornehmlich die Riesenzellen des Knochenmarkes von Femur und Humerus der Katze untersucht.

Das Mark wurde teils durch Carnoys Flüssigkeit, teils durch verschiedene Sublimat-Gemische, teils endlich durch meine eigene Methode konserviert. — Leider habe ich durch meine Methode bisher nicht so gute Bilder bekommen, dass sie verwertet werden könnten. Denselben Misserfolg habe ich auch — wie wir unten erfahren werden — in Betreff der Riesenzellen von Milz zu verzeichnen. Dass indessen dieses negative Resultat von einer thatsächlichen Abwesenheit der Trophospongien an diesen Zellarten nicht gern abhängen kann, muss doch aus den klaren Befunden von mit den Trophospongienkanälchen in morphologischer Hinsicht völlig identischen Kanälchenbildungen genau hervorgehen.

Sollte ich eine Mutmassung wagen, worin wir zunächst den genannten Misserfolg zu suchen haben, so möchte ich daran zeigen, dass die Riesenzellen des Knochenmarkes und der Milz ein ausserordentlich, ja fast unvergleichlich dichtes Protoplasma besitzen, dessen genaue Erforschung den grössten Schwierigkeiten begegnet; weiter auch, dass der Zellkörper dieser beiden Zellarten sich mit demjenigen der gewöhnlichen Bindegewebszellen identisch färbt. So wird derselbe z. B. durch Färbung mit Thiazinrot-R-Toluidin neutral gefärbt. Vielleicht deshalb, dass die vermutlichen Trophospongien dieser Riesenzellen chemisch so nahe dem eigenen Protoplasma dieser Zellen stehen, dass sie gegen eine tinktorielle Differenzierung (selbst nach Behandlung mit Trichlormilchsäure) mehr als gewöhnlich refraktär sind.

Bekanntlich giebt es mehrere Varianten im Aussehen der Riesenzellen im Knochenmarke; und es scheint mir wenigstens fraglich, ob sie alle nur als verschiedene physiologische Zustände einer und derselben Zellart aufgefasst werden sollen. Ich will

indessen diese wichtige Frage in dem vorliegenden Zusammenhange nicht berühren, um so viel weniger, als die Trophosphongienkanälchen innerhalb des einen oder des anderen Typus keine mehr ausgesprochenen Verschiedenheiten darbieten. — Dass jedoch eine und dieselbe Zellart bald grobkörnig, bald feinkörnig sein kann, scheint mir ausser jedem Zweifel zu stehen. Ein solches ungleiches Aussehen bezeichnet wahrscheinlich nur verschiedene Aktivitätszustände einer und derselben Zellform.

Mögen wir dann zuerst ein grobgranuliertes Stadium untersuchen (Fig. 78, die eine Zelle wiedergibt, die durch Sublimat-Thiazinrot-R-Toluidin behandelt war). Der grösste Teil des Zellkörpers ist durch eine reichliche Körnchenanhäufung besonders charakterisiert. Ausserhalb dieser vergleichsweise grossen und den Kern einschliessenden Zone, — die wohl geeigneterweise als Endoplasma der Zelle bezeichnet werden könnte —, liegt eine die ganze Zelle umschliessende, vergleichsweise mehr hyalin aussehende und schmale Zone, — das Exo- oder Ektoplasma. Bei Färbung durch Eisenhämatoxylin kann die ektoplasmatische Zone sich mitunter etwas stärker färben als das übrige Protoplasma. Diese Randpartie, das Ektoplasma, die von dem körnigen Endoplasma in der Regel durch eine sehr schmale helle Partie des Zellkörpers abgeschieden wird, wird von einer membranähnlichen Differenzierung nach aussen begrenzt. Ausserhalb dieser Membran wiederum treten (bei a) körnige oder gerinnselartige Ansammlungen auf, die mit der Zelle selbst direkt nichts Gemeinsames zu haben scheinen. In der Regel färben sich diese flockigen Massen ähnlich dem Zellplasma, also bei Färbung durch Thiazinrot-R-Toluidin mit einer bräunlichen Neutralfarbe; mitunter finde ich dieselben jedoch mehr basophil zu reagieren. Was sie darstellen, ob Nährmaterial oder von der Zelle selbst gelieferte Stoffe, könnte wohl in dem einzelnen Falle ziemlich schwierig sein abzumachen. Dass sie sich aber wenigstens unter gewissen Umständen wahrscheinlich aus

dem Zellkörper selbst emancipiert haben, werden wir weiter unten erfahren. Die Granulationen des Endoplasmas reagieren für Anilinfarben etwas ungleich. Sie färben sich jedoch in der Regel vornehmlich mit den basischen. — Soweit meine Erfahrung reicht, ist eine auffallend geringe Kanalisation des Zellkörpers für diese grobgranulierten und übrigens nicht allgemeinen Zellen charakteristisch. Entweder findet man einige einzelne und sehr feine Kanälchen, oder auch, und fast öfter, werden Kanälchen ganz vermisst. Sind sie vorhanden, so findet man dieselben ausschliesslich innerhalb des Endoplasmas, niemals innerhalb des Exoplasmas wieder. — Es ist mir in ähnlichen Phasen der Thätigkeit der Riesenzellen nicht gelungen, mit Sicherheit etwaige Verbindungen dieser Zellen mit dem Stützgewebe des Knochenmarkes zu konstatieren.

In anderen und viel zahlreicheren Fällen dagegen sind die grossen Granulationen nicht vorhanden. Das Endoplasma ist feinkörnig und färbt sich fast ausschliesslich mit einer Neutralfarbe (nach Tinktion durch Thiazinrot-R-Toluidin). Oft ist gleichzeitig eine bedeutsame Kanalisation des Endoplasmas deutlich hervortretend (Fig. 79 und 83; dieselbe Behandlung, wie an Fig. 78). In diesen und naheliegenden Phasen tritt ausserdem oft eine auffallende Veränderung an dem Ektoplasma auf. Es nimmt nämlich deutlicherweise Flüssigkeiten auf, infolgedessen es bedeutend anzuschwellen beginnt. Gleichzeitig und auf Grund derselben Veränderung nimmt seine Färbbarkeit stetig ab. Diese Veränderung occupiert entweder gleichzeitig das ganze Ektoplasma (Figg. 80 u. 83) oder auch anfangs nur einen beschränkten Teil desselben (Fig. 79). In Fig. 80 ist das Ektoplasma ringsherum noch etwas feinkörnig, aber auffallend verbreitet und hell und wird nach aussen hin durch eine scharfe Linie, die Zellmembran, abgegrenzt. Von dieser membranösen

Differenzierung des Zellkörpers scheinen feine Fäden hervorzugehen, die sich mit dem Stroma des Knochenmarkes direkt verbinden.

In Figur 79 wiederum zeigt das Ektoplasma grösstenteils dasselbe Aussehen, wie an der Zelle Fig. 78; aber an einem Umfange desselben hat es sich bedeutend verbreitet durch Einlagerung grosser Tropfenbildungen, zwischen denen nur strangähnliche körnige und hauptsächlich radiär gestellte Reste des Protoplasmas zurückgeblieben sind. An der veränderten Stelle des Ektoplasmas wird dieses letztere fortfahrend durch die Zellmembran nach aussen hin abgegrenzt, die sich kontinuierlich von der unveränderten Partie in die veränderte übergeht. An der veränderten Stelle gehen von der Zellmembran feine Fäden aus, die sich mit dem Stroma des Knochenmarkes direkt zu verbinden scheinen.

Zuletzt wird das Ektoplasma durchaus vakuolisiert, wobei die Vakuolen in der Regel mehr überwiegend eine charakteristische Radiärstellung einnehmen (Fig. 83, 85, und 81).

Durchmustert man nun seine Präparate etwas genauer, wird man hin und wieder Riesenzellen gewahr, an der Stelle deren Ektoplasma man körnige Detritusmassen findet, die ausserordentlich locker liegen und in deren allgemeinen Anordnung man wie eine Andeutung des vorher befindlichen vakuolisierten Ektoplasmas findet. Ich kann ähnliche Bilder kaum in anderer Weise deuten, als dass das Ektoplasma einem Zerfall anheimgefallen war.

Indessen findet man hier und da an den Phasen, die ich schon oben demonstriert habe, dass zwischen dem angeschwollenen Ektoplasma und dem Endoplasma ein membranähnliches Gebilde zu stande kommen kann. Wir finden eine solche sekundäre Membran in Fig. 82, wo sie doch noch nicht ringsherum fertiggebildet war. Diese Membran, falls sie einmal zu stande gekommen

war, scheint seitdem zu persistieren, noch in den Phasen, als das Ektoplasma zerfällt; und es scheint mir nicht unwahrscheinlich, dass aus derselben das vergleichsweise homogene Ektoplasma hervorgeht, dem wir in Fig. 78 begegneten. Ein schwer wiegender Beleg für die Wahrscheinlichkeit der Deutung, dass das Ektoplasma sich wirklich von dem Zellkörper durch Zerfall emancipieren kann, liegt, meiner Meinung nach, darin, dass an den Phasen der Thätigkeit, wo ausserhalb des Zellkörpers gerinnselartige Massen auftreten (Fig. 78), etwaige Verbindungen der Riesenzellen mit dem Stroma des Knochenmarkes nicht nachweisbar sind, während in den zunächst folgenden Phasen, wo das aus der sekundär entstandenen Zellmembran neugebildete Ektoplasma anzuschwellen beginnt, solche Verbindungsfäden sich doch von neuem zeigen. — Allem Anschein nach sollten wir deshalb in den vorgelegten Veränderungen der Riesenzellen einen Cyklus von physiologischen Aktivitätsphasen zu sehen haben.

Es ist jedoch gewiss nicht immer der Fall, dass eine sekundäre Membran während der Aktivität der riesigen Knochenmarkzellen oder dass eine ektoplasmatische Zone überhaupt zu stande kommt. In solchen Fällen streckt sich das kanälchentragende Endoplasma bis an die freie Oberfläche der Zelle; und solche Zellen scheinen mir in vielen Hinsichten mit den Riesenzellen der Milz übereinzustimmen.

Wir werden gleich unten sehen, wie viel die oben gelieferte Darstellung meiner Befunde und Schlüsse mit der von Martin Heidenhain seit Jahren vorgelegten Auffassung in Betreff desselben Gegenstandes zusammenfällt.

Stellen nun die an den Riesenzellen des Knochenmarkes aufgezeigten binnenzelligen Kanälchenbildungen wahre Trophospongienkanälchen her? Wir werden sehen, dass Retzius (75, 76), der als der erste die Kanälchen der Knochenmarkzellen aufgezeigt hat, in Betreff der Natur dieser Kanälchen sich einer

gewissermassen ziemlich abweichenden Auffassung angeschlossen hat. — Retzius hat die Kanälchen sowohl von der Katze als auch vom Menschen näher beschrieben, und ist, wie gesagt, infolge dieser seiner Untersuchungen in mancher Hinsicht zu anderen Ergebnissen gelangt als ich. Dass unsere Schlüsse mit Bezug auf das vermutliche Wesen der Kanälchen auseinander gehen, darf wohl zunächst davon abhängen, dass unsere Anschauungen in Betreff der Natur der peripheren Zellteile der Riesenzellen nicht übereinstimmen.

Bekanntlich hat Heidenhain¹⁾ über die physiologische Bedeutung der fraglichen Riesenzellen die Meinung vorgeworfen, dass die „Aufnahme und Umarbeitung eiweissartiger Körper, welche aus dem Lymph- und Blutstrom entnommen werden und wieder dorthin zurückkehren, die einzige Funktion der Megacaryocyten“ wäre. — Hinsichtlich der Struktur der Riesenzellen hat Heidenhain drei verschiedene Zonen des Zellkörpers ausserhalb des Kerns auseinander gehalten, nämlich eine Innen-, Mittel- und Aussenschicht; die Aussenschicht nennt Heidenhain auch den Randsaum. Jedoch bemerkt Heidenhain, dass diese drei konzentrischen Schichten in der Regel nicht in gleichmässiger Weise ausgebildet hervortreten; „es hält sogar schwer (S 559), einen Zelldurchschnitt aufzufinden, der ein regelmässiges Bild der Schichtenfolge giebt“. Die Innenschicht ist dem Anscheine nach homogen, füllt die Hohlkugel des Kerns (das Pyrenocöl) aus und umkleidet auch die Aussenfläche des Kerns. Die Mittelschicht (= mein Endoplasma) macht im allgemeinen einen durchaus kompakten, dicht gefügten Eindruck und ist sehr stark färbbar. Nicht einmal irgend etwas von Protoplasmakörnchen kann erkannt werden. Die Mittelschicht zeigt oft gegen die Aussenschicht hin

¹⁾ Neue Untersuchungen über die Centralkörper und ihre Beziehungen zum Kern- und Zellenprotoplasma. — Arch. f. mikr. Anat. Bd. 43. 1894.

eine Unmasse sehr feiner Höcker oder Spitzchen, welche an der Grenze der beiden Schichten stehen. Die Aussenschicht oder der Randsaum (= mein Exoplasma) selbst ähnelt in ihrem Aussehen der Innenschicht; ihre Färbbarkeit ist eine relativ geringe. Sie zeigt indessen ein ausserordentlich veränderliches Aussehen. Entweder kann man nichts anderes an ihrer Substanz erkennen, als eine feine Körnelung, die Protoplasmakörnelung, oder es zeigt sich ein reguläres Mitom, oft in starkem Masse ausgebildet, mit radiär oder schräg verlaufenden Fäden. „Oft zeigt sich der Randsaum (S. 564) an im übrigen intensiv tingierten Schnitten so hell gefärbt, dass er kaum als etwas dem übrigen Zellkörper organisch Zugehöriges erkannt wird.“ Die immer leicht tingierbare Zellmembran an der Aussenfläche des Randsaumes „zeigt uns doch aufs deutlichste die wahre Ausdehnung des Zellterritoriums an, welches bei der eigentümlichen inneren Konstitution der Randsäume ohne eine solche Grenzmarke oft nicht mit Sicherheit würde bestimmt werden können“ (S. 565). Bald sind die Randsäume im ganzen Umfange eines Zelldurchschnittes sichtbar, bald sind sie in der ganzen Cirkumferenz der Zellperipherie in annähernd gleicher Breite entwickelt, bald zeigen sich gröbere, ja selbst die grössten Unregelmässigkeiten. In anderen Fällen schliesslich fehlt die ganze Aussenschicht vollkommen. Diese Abwesenheit der Aussenschichten kann davon abhängen, dass dieselben, welche von der Zelle produziert werden und zunächst einen integrierenden Bestandteil derselben ausmachen, späterhin zerfallen, wobei gleichzeitig eine schon vorher an der Aussenfläche der Mittelschicht erschienene sekundäre Grenzmembran sich in die Zellmembran umwandelt. In der Umgebung der Riesenzellen werden gerinnselartige Massen gesehen, die allem Anschein nach den zu grunde gegangenen Aussenschichten entsprechen.

Wie man aus diesem kurzen Referate der Heidenhain'schen Untersuchungen entnehmen kann, fallen meine und

Heidenhains Ergebnisse in mehreren wesentlichen Punkten zusammen. Nur dass ich eine weitere Erfahrung über das Aussehen der Heidenhainschen Mittelschicht (in Betreff Granulationen und Kanälchen) gewonnen habe, sowie über die Verbindungen der Riesenzellen mit dem Stroma des Knochenmarkes, die Heidenhain wohl nicht anerkennt, weil er die Riesenzellen als riesige Leukocyten hält, die aber meines Erachtens sicher existieren.

Wie Retzius (76) bemerkt hat, finde jedoch auch ich die sogenannte Innenschicht nur andeutungsweise ausgesprochen. Dagegen bin ich nicht mit Retzius der Erfahrung, dass die Aussenschicht (= mein Exoplasma) nur hin und wieder zu sehen sein soll. Retzius schreibt nämlich (S. 39): „Das Zellprotoplasma besteht in den meisten Zellen nur aus der Mittelschicht“ (= mein Endoplasma). — „Eine Aussenschicht, ein Randsaum“, sagt Retzius, „ist nur an einzelnen Zellen zu finden“. Wie ich oben demonstriert habe, habe ich dagegen eine Aussenschicht (= mein Exoplasma) sehr oft wiedergefunden. Wohl aber finde ich dieselbe hochgradigen Veränderungen (vor allem durch Flüssigkeitsaufnahme bedingt) unterworfen.

Auf der Seite 41 werden von Retzius (76) die Befunde und Schlüsse vorgelegt, die er seiner Deutung der binnenzelligen Kanälchen zu Grunde gelegt hat. „Wenn eine Aussenschicht vorhanden ist, so findet man in ihr nie solche Gebilde (sc. Kanälchen). Dagegen sieht man an manchen Stellen, dass diese Schicht in die Mittelschicht Fortsätze hineinschiebt, welche den intercellulären Gebilden (sc. den Kanälchen) vollständig ähnlich sind, d. h. es hat den Anschein, als ob die letzteren sich nach der Aussenschicht öffneten und mit ihr zusammenhingen. Man kommt hierdurch allmählich zu der Auffassung, dass die intracellulären Räume und Gänge eine Art Kanälchen bilden, in welchen sich aus dem übrigen Zellenprotoplasma eine hellere Substanz ausscheiden dürfte, welche nach der Aussenfläche der

Mittelschicht zieht, um dort die Aussenschicht zu bilden (von dem Ref. kursiviert). Zwar ist es schwer, dieses sicher zu beweisen; es ist jedoch eine Deutung, welche teils das Vorkommen der intracellulären Gebilde (sc. der Kanälchen), teils auch die Bildung der Aussenschicht erklären kann. Eine solche Deutung der Verhältnisse stimmt auch mit Heidenhains Ansicht überein, dass diese Zellen gewisse Substanzen (Eiweiss-substanzen) aufnehmen, verarbeiten und nach aussen hin ausscheiden. Die Riesenzellen würden nach dieser Anschauung als eine Art isoliert gelagerter Drüsenzellen zu bezeichnen sein. Demgemäss wären die intracellulären Gebilde nicht als Saftkanälchen, resp. Ernährungskanälchen in gewöhnlichem Sinne, sondern vielmehr, oder wenigstens gleichzeitig, als eine Art Sekretionsgänge zu betrachten sein.“

Wie leicht zu ersehen ist, weichen die von Retzius erzielten Ergebnisse von den meinigen ab. Zuerst stimmen unsere Anschauungen in Betreff der wahren Natur der Aussenschicht (= mein Exoplasma) nicht überein. Während ich mit Heidenhain in derselben einen im Zellkörper selbst integrierenden Teil sehen muss, wird dieselbe von Retzius als eine pericelluläre Ablagerung einer Art sekretorischer Stoffe gehalten. Es fragt sich nun indessen, falls diese Retziussche Deutung richtig sein kann. Ich meinstenils glaube dies kaum. Wir haben ja schon vorher von Heidenhain erfahren, dass die Aussenschicht Mitom- und Protoplasmakörnchen enthalten kann und dass sie nach aussen hin durch eine Zellmembran, die übrigens Retzius in den citierten Auseinandersetzungen seiner eigenen Befunde nicht erwähnt, abgegrenzt wird, — was ja ohne weiteres an einen organisierten Zellteil hindeuten muss. Weiter müssen die von mir aufgezeigten Verbindungen der Riesenzellen, die von der Zellmembran ausgehen, mit dem Stroma des Knochenmarkes in derselben Richtung verwertet werden können. Die weitgehenden Veränderungen im Aussehen der Aussenschicht, die Heiden-

hain aufgezeigt hat und welche Befunde ich in fast allen Hinsichten bestätigen kann, lässt sich in natürlicher und ungezwungener Weise auf mehr oder weniger hochgradigen Vakuolisierungen, auf Flüssigkeitsaufnahme zurückführen. Die gerinnselartigen Massen, die ausserhalb der Zellmembran liegen, stellen wahrscheinlich die eigentümliche Art sekretorische Stoffe her, die von den Riesenzellen geliefert wird. Sie sind wenigstens allem Anschein nach durch Zerfall vorher integrierender Zellbestandteile zu stande gekommen und können nicht gern als Sekrete in sensu strictiori betrachtet werden. — Dass die auffallende Quellung der Aussenschicht durch Stoffaufnahme und nicht durch Stoffabgabe von der Riesenzelle bedingt wird, wird auch übrigens von Heidenhain angenommen. Heidenhain sagt nämlich S. 598: „Der Riesenzelle eigentümlich ist nur der Umstand, dass einerseits die Stoffaufnahme begleitet ist von einem lebhaften cellulären Wachstum, welches mikroskopisch hauptsächlich seinen Ausdruck in dem Auftreten und Wachsen der Randsäume (= der Aussenschichten) findet.“

In diesem Zusammenhange will ich noch einmal an den von mir oben demonstrierten Befunden erinnern, dass in den Stadien der Zellthätigkeit der Riesenzellen, wo die Zellen grobgranuliert sind und mit einem vergleichsweise dünnen, homogenen und mitunter durch Eisen-hämatoxylin auffallend stark färbbaren Exoplasma (= Aussenschicht) ausgestattet sind, die binnenzelligen Kanälchen der Regel nach äusserst gering entwickelt sind, ja fast vollständig vermisst werden können. Es ist auch eben in ähnlichen Stadien, als die gerinnselartigen Massen ausserhalb der Zellmembran beobachtet werden können. In den Stadien dagegen, wo das Exoplasma oder die Aussenschicht anschwillt, wahrscheinlich infolge besonders reichlicher Stoffaufnahme, werden eben die binnenzelligen Kanälchen am meisten

und am deutlichsten ausgesprochen. — Schon auf Grund dieser Thatsachen dürfte es wohl ziemlich schwierig sein, ohne Zwang die binnenzelligen Kanälchen als Sekretgänge, als ableitende Wege zu bezeichnen, denn sie treten am besten zu Tage, da die Zellen absorbieren und nicht da sie „secernieren“.

Man könnte sich nun aber vielleicht vorstellen, dass diese in der Aussenschicht angesammelte Flüssigkeit nicht von aussen her stammte, sondern, wie Retzius ansieht, infolge einer Sekretion durch die Kanälchen von der Mittelschicht her, zu stande gekommen sein sollte. In solchem Falle würden wir aber dem ganz exceptionellen Verhalten begegnen, dass eine Zelle mit Sekretionsgängen ausgestattet sein sollte, die nur zur Aufgabe hätten, Stoffe aus einer gewissen Zone der Zelle (hier der Mittelschicht) zu einer anderen Zone (hier der Aussenschicht) derselben Zelle überzuführen. Die Aussenschicht wird nämlich nach aussen hin von der Zellmembran abgegrenzt.

Da die fraglichen binnenzelligen Kanälchen als solche mit Trophospongienkanälchen in morphologischer Hinsicht völlig übereinstimmen, da sie bei stärkerer Ausdehnung oft von besonderen basophilen feinen Körnchenablagerungen abgegrenzt werden (Fig. 84), da sie mit anderen vorher bekannten Arten binnenzelliger Röhren nicht gern zu vergleichen sind, so finde ich mich berechtigt, dieselben als wahre Trophospongienkanälchen zu bezeichnen, obwohl es mir bisher nicht gelungen ist, die protoplasmatischen Fadennetze zu beobachten, durch deren Verflüssigung sie zu stande kommen sollen.

Wie Retzius bin ich der Auffassung, dass die hellen Vakuolen, die Van der Stricht¹⁾ und auch Heidenhain (l. c.) an den Riesenzellen des Knochenmarkes nachgewiesen haben,

¹⁾ Le développement du sang dans le foie embryonnaire. Arch. de Biologie. Tome XI. 1891.

mit den Trophospongienkanälchen dieser Zellen nichts Gemeinsames haben können. Tropfeneinlagerungen können nämlich auch innerhalb des Endoplasmas, mitunter selbst in grosser Menge, hier und da stattfinden, infolgedessen dasselbe ein scheckiges Aussehen bekommen kann. Diese Flüssigkeitsansammlungen sind jedoch nicht mit den Kanälchen zu verwechseln. Die Tropfen oder richtiger die Vakuolen (sc. an konserviertem Material) haben mehr verschwommene Abgrenzungen, während die Kanälchen gegen das Protoplasma scharf und distinkt abgesetzt sind. Desgleichen sind ja die allgemeinen Formverhältnisse ganz ungleich.

Von Ebner hat neulich in seiner so vortrefflich geschriebenen neuen Auflage des Handbuches der Gewebelehre von Koelliker (III. Bd.) auf der Seite 763 in Betreff der Megacaryocyten des Knochenmarkes die Auffassung geäussert, dass diese Zellen sich aus fixen Zellen des Reticulum bilden sollen. Bekanntlich haben dagegen u. a. Howell, Van der Stricht, Kostanecki und Martin Heidenhain die Meinung vertreten, dass die Riesenzellen als riesig herangewachsene Leukocyten aufzufassen wären.

Wie es aus meiner oben gelieferten Darstellung hervorgehen darf, bin ich mit Bezug auf die fraglichen Knochenmarkszellen zu der von v. Ebner ausgesprochenen Auffassung gelangt, dass sie als sessile Elemente und nicht als modifizierte Leukocyten zu deuten sind. Ich finde nämlich mit v. Ebner, dass diese Zellen mit Ausläufern versehen sind, mittelst welcher sie mit dem Retikulum zusammenhängen. Diese Ausläufer, die von der Zellmembran ausgehen, können jedoch, wie wir oben erfahren haben, mit dem ganzen Exoplasma zerfallen, um späterhin wiederum zu regenerieren.

XII. Riesenzellen der Milz.

Mit den Trophospongienkanälchen der Riesenzellen des Knochenmarkes ganz ähnliche binnenzellige Kanälchenbildungen kann man auch an den Riesenzellen der Milz zur Anschauung bekommen. Ich habe solche Strukturen an den fraglichen Milzzellen verschiedener Tierformen wiedergefunden, jedoch bei keinem Tier so allgemein und schön ausgesprochen, wie am Igel. — Meine Beschreibung bezieht sich deswegen ausschliesslich zu den Milzriesenzellen dieses Tieres.

Ich habe die Zellen durch Carnoys Gemisch oder durch Sublimat-Gemische konserviert und die angefertigten Schnitte durch Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange, Toluidin-Erythrosin oder Thiazinrot-R-Toluidin gefärbt. — Desgleichen habe ich selbstfallend Versuche mit meiner eigenen Methode ausgeführt, ohne jedoch dabei erwähnenswerte Resultate erzielen zu können. Vielleicht dass wir den Grund hierfür in denselben Umständen zu suchen haben, die ich in Betreff der Megacaryocyten des Knochenmarkes hervorgehoben habe: besondere Dichtigkeit und besondere tinktorielle Verhältnisse des Zellplasmas.

Die Riesenzellen der Milz sind in vielfacher Hinsicht von den meisten Riesenzellen des Knochenmarkes verschieden. Soweit ich wenigstens habe beobachten können, zeigen sie nämlich niemals die für zahlreiche dieser letzteren Zellen so charakteristischen cyklischen Veränderungen ihrer Zellkörper. Nie habe ich ein besonderes Ektoplasma gefunden, sondern das mehr oder weniger körnige und Kanälchen tragende Endoplasma erstreckt sich bis an der freien Oberfläche der Zelle.

Ich habe Riesenzellen von der Igelmilz in den Fig. 86—90 (pikringsäueretes Sublimat-Toluidin-Erythrosin) abbilden lassen. In den Phasen der Zellthätigkeit, wo die Kanälchen als

vergleichsweise feinere Röhrchen hervortreten, scheint das Protoplasma hauptsächlich acidophil zu reagieren (Fig. 88). Da aber die Kanälchen grössere Dimensionen zeigen, tritt mit der successiven Erweiterung eine stetige Vermehrung basophiler Stoffe auf (Fig. 87, 89, 90, Taf. 14/15). Gleichzeitig werden die weiten Kanälchen durch basophil reagierende feine und dichte Körnchenablagerungen abgegrenzt.

Dass die in der Regel unregelmässig gestalteten Riesenzellen durch Ausläufer mit dem Reticulum der Milz direkt zusammenhängen, können wir aus Fig. 86, sowie auch aus Fig. 91 (Taf. 16/17) erfahren. Diese letztere Fig. (pikringsäuertes Sublimat-Thiazinrot-R-Toluidin) legt desgleichen dar, dass die Riesenzellen gelegentlich auch mit der Wand der Bluträume zusammenhängen können, sowie auch durch kürzere oder längere, schmälere oder breitere Brücken miteinander. Die Riesenzellen der Milz müssen wohl deshalb, wie die Riesenzellen des Knochenmarkes, als modifizierte Bindegewebszellen aufgefasst werden. — Bekanntlich wird diese Auffassung auch von Weidenreich (77) vertreten. Ob aber, wie Weidenreich meint, die Riesenzellen sich aus typischen Reticulumzellen durch phagocytäre Prozeduren umbilden, muss ich dahin lassen. Glaube jedoch kaum, dass diese vermeinte Entstehungsweise die thatsächliche sein kann.

Dass die Trophospongienkanälchen der fraglichen Riesenzellen, wie Weidenreich vermutet hat, ganz einfach die Grenzen zwischen den „Schollen“ ausmachen sollten, aus denen die Riesenzellen, nach demselben Autor, bei ihrer Entstehung hervorgingen, halte ich schon aus dem Grunde als unrichtig, weil man an den kleinsten Riesenzellen ebenso zahlreiche Kanälchen finden kann, wie an den allergrössten; weil man oft Milzen zur Untersuchung bekommt, an denen man völlig vergebens nach Kanälchen sucht; weil man endlich die Verände-

rungen der Kanälchen, wie oben gezeigt wurde, in intimum Zusammenhang mit stofflichen Modifikationen innerhalb des Zellkörpers stehend wiederholt zur Anschauung bekommt.

Allgemeine Betrachtung über die Trophospongien und die Trophospongienkanälchen.

Mögen die Trophospongien an dieser oder jener Zellart auftreten, immer sind sie durch ihren netzbildenden Charakter, sowie auch durch ihre Eigenschaft, verflüssigt werden zu können, ausgezeichnet. Desgleichen ist es denselben durchaus eigen, dass sie sich ausschliesslich zu dem Zellleibe, nicht aber zu dem Kerne der betreffenden Zellen referieren.

An den spinalen Nervenzellen lässt es sich mit grosser Wahrscheinlichkeit, sowie auch an den centralen Nervenzellen gewisser Evertibraten mit absoluter Sicherheit darlegen, dass die Trophospongien aus den multipolar gestalteten intrakapsulären Zellen resp. aus den Gliazellen herkommen, dass sie als verzweigte Ausläufer dieser Zellen anzusehen sind. — An den cylindrischen Epithelzellen des Darmes, des Magens, des Nebenhodens, des Uterus und der Endalveolen der Speicheldrüsen lässt es sich hin und wieder aufgezeigt werden, dass die Trophospongien mit zwischenzelligen Membranellen zusammenhängen, die nicht gern als Differenzierungen dieser Zellen angesehen werden können, sondern wahrscheinlich anderen Elementen angehören. — An den Pankreaszellen der Batrachier kann man desgleichen mit fast völliger Sicherheit nachweisen, dass die Trophospongien, unter Vermittelung ähnlicher zwischenzelliger Membranellen, mit den multipolaren Basalzellen oder Korbzellen, sowie auch mit den sog. centroacinären Zellen in

direktem Zusammenhange stehen können. — An den Leberzellen stehen die Trophospongien mit pericellulären Gebilden und zwischenzelligen Membranellen in direkter Verbindung, und es ist von bewährter Seite (Reinke) die Vermutung ausgesprochen, dass diese Gebilde und Membranellen multipolaren interstitiellen Zellen angehören sollen (möglicherweise auch den v. Kupfferschen Sternzellen [Reinke]). — An den Nebennierenzellen und den Langerhansschen Zellhaufen in Pankreas, lässt es sich nachweisen, dass die Trophospongien mit extracellulären Gebilden direkt zusammenhängen, die wenigstens an den Nebennierenzellen als Verlängerungen multipolarer Bindegewebszellen aufgefasst werden sollen (wenigstens soweit ich es beurteilen kann).

Wenn es also bisher nur an den centralen Nervenzellen gewisser Evertibraten und an den spinalen Nervenzellen, sowie auch an den Pankreaszellen gewisser Amphibien gelungen ist, den tatsächlichen Zusammenhang der Trophospongien mit dicht ausserhalb dieser Zellen vorfindlichen multipolaren interstitiellen Zellen darzulegen, so spricht jedoch, wie es mir scheint, alles mit nicht geringer Wahrscheinlichkeit für einen ähnlichen Zusammenhang der Trophospongien auch an den übrigen, oben erwähnten Zellkategorien. Die erzielten Befunde liegen deshalb, meines Erachtens, für das hypothetische Postulat nicht im Wege, dass sämtliche, oben behandelte Zellarten mit Trophospongien ausgestattet sind, die mit multipolar gestalteten dicht ausserhalb dieser Zellen befindlichen Zellen in direkter Verbindung stehen sollen, dass sie als Ausläufer dieser Zellen aufzufassen sind. Wenigstens in Betreff der sog. Korbzellen der Drüsen, scheint mir meine Deutung derselben völlig so glücklich zu sein, als die von Kolossow ausgesprochene, dass sie kontraktile Elemente sein sollten, wofür man kein einziges Kriterium vorbringen kann. — Da indessen die als Trophospongien be-

zeichneten Ausläufer dieser multipolaren Zellen allem Anschein nach mit den stofflichen Umsetzungen der genannten Zellarten etwas zu thun haben müssen, könnte man vielleicht diese verzweigten Zellen Trophocyten nennen. Falls deshalb meine Hypothese sich bewahrheitete, dass die Trophospongien als Ausläufer verzweigter Zellen zu deuten wären, könnte man das Gesetz aufstellen: Die Trophocyten stellen durch ihre in anderen und höher organisierten Zellen hineingedrungenen und hier zu einem Netzwerke untereinander verbundenen Ausläufer die Trophospongien der letztgenannten Zellen her.

Die verschiedenen Zellarten, die in dieser Arbeit zur Untersuchung aufgenommen worden sind, könnte man geeigneterweise in zwei, oder vielleicht noch besser in drei verschiedene Kategorien verteilen, die sich voneinander durch die binnenzellige Verbreitung der Trophospongien und durch die Beziehung der den Zellen zunächst anliegenden interstitiellen Elemente zu denselben Zellen scheiden.

Die erste Kategorie wird in diesen Hinsichten dadurch ausgezeichnet, dass die Trophospongien an einer sehr beschränkten und konstant lokalisierten Stelle des Zelleibes auftreten. (Schema Figur 92.) Hieher gehören die cylindrischen Epithelzellen (des Magens, des Darmes, des Uterus, des Nebenhodens, der Endalveolen der verschiedenen Formen von Speicheldrüsen). An den cylindrischen Zellen sämtlicher dieser Organe treten die netzbildenden Trophospongien als kleinere oder grössere Körbe innerhalb der Innenzone derselben auf, zwischen Kern und resp. Lumen, jedoch dem Kern näher als der freien Oberfläche. — Diese sämtlichen Zellen besitzen wenigstens eine Oberfläche, die mit anderen Geweben nicht in direkter Berührung treten, nämlich ihre gegen das resp. Lumen hinzeigende Oberfläche. Die entgegengesetzte

Oberfläche steht dagegen immer in naher Beziehung zu anderen Elementen. Mir wenigstens scheint es ausserdem in Frage gesetzt werden zu können, ob nicht auch zwischen diesen cylindrischen Zellen Membranellen anderer Herkunft thatsächlich vorhanden wären. Wenigstens habe ich hin und wieder an allen genannten Organen zwischenzellige Membranellen beobachten können, mit denen die Trophospongienkörbe direkt zusammenhängen können. Ich erinnere in diesem Zusammenhange auch an den Saint-Hilaireschen Befund an dem Amphiumadarme, wo zwischen den Epithelzellen Fasern vorhanden sein sollen, die sich mit einem subepithelialen Geflecht direkt verbinden (47). Ebenso erinnere ich an die bemerkenswerten Verhältnisse bei den sog. Gruenhagenschen Räumen im Zusammenhange mit der Darmresorption. In meinen Vorstellungen sind solche Beziehungen, wie schon oben hervorgehoben, eingegangen; und ich vermute, dass diese zwischenzelligen Membranellen sich bis an die Schlussleistchen hinauf verfolgbar sein sollen (Fig. 92), dass die Schlussleistchen eigentlich ihre periphere Begrenzungen darstellen sollen. Ich vermute auch, dass die zwischenzelligen Membranellen multipolaren Basalzellen angehören (Korbzellen der Speicheldrüsen). Die Korbzellen sollen also nach meiner Auffassung die Trophocyten ausmachen. — Ich erlaube mir in diesem Zusammenhange, theils davon zu erinnern, dass Pflüger¹⁾ einmal den direkten Zusammenhang der multipolaren Korbzellen mit den Drüsenzellen an den Speicheldrüsen hervorgehoben hat, theils auch in Textfigur 18 eine Korbzelle nach v. Ebner²⁾ wiederzugeben, die einen Ast abgibt, der sich in einen seitlichen Doppelkontur einer Drüsenzelle fortsetzt.

1) Die Speicheldrüsen. Strickers Handbuch der Lehre von den Geweben. Leipzig. 1871.

2) Die acinösen Drüsen der Zunge und ihre Beziehungen zu den Geschmacksorganen. Prag. 1873.

Die zweite Kategorie zeigt die Trophospongien diffus im Zellkörper ausgebreitet, sei es, dass sie eine periphere ektoplasmatistische und wenig körnige Zone vergleichsweise frei lassen, oder dass sie bis an der freien Oberfläche in gleich entwickeltem Grade heranreichen. Für diese Kategorie ist es ausserdem eigen, dass ihre Zellen ringsherum, an allen Stellen ihrer Oberfläche, von interstitiellen Elementen umgriffen werden. Direkte Verbindungen zwischen den Trophospongien und den dicht ausserhalb der Zellen vorfindlichen interstitiellen Elementen finden an manchen und beliebigen Stellen statt. — Zu dieser Kategorie gehören Zellen der heterogensten Organe und zwar:



Textfigur 18.

1. Nervenzellen (Schema Fig. 93; s. auch S. 120 Textfigur 5 [Hirudo]), die (sc. spinale Nervenzellen) von mehreren intrakapsulären Zellen zunächst umgeben werden, deren verzweigte und netzbildende Ausläufer die Trophospongien herstellen. Die intrakapsulären Zellen bilden also die Trophocyten.

2. Epithelzellen der Langerhansschen Zellhaufen in Pankreas (Schema Fig. 94). Die zwischenzelligen Membranellen, mit denen die Trophospongien zusammenhängen, werden nach meiner Vermutung aus verzweigten interstitiellen Elementen gebildet. Da das zwischenzellige Gewebe so minimal entwickelt ist, aptieren sich die Epithelzellen zu ihrer Form nach einander. Die hypothetischen verzweigten Elemente sollen die Trophocyten darstellen.

3. Epithelzellen der Nebennieren. Diese Zellen werden sicher ringsherum von Elementen anderer Art umgeben. An ver-

schiedenen Tieren gestaltet sich indessen dieses interstitielle Gewebe etwas ungleich. Am Igel z. B. werden die einzelnen Zellen der Rinde in der Regel sowohl von faserigem Gewebe als von mehr protoplasmatischen Bestandteilen verzweigter interstitieller Zellen umgeben (Schema Fig. 95). Am Kaninchen wiederum fast ausschliesslich von Membranellen, die meiner Auffassung nach desselben Ursprungs seien, wie diejenigen an den Langerhansschen Zellhaufen im Pankreas (Schema Fig. 94). Ich betrachte die genannten interstitiellen Zellen als die Trophocyten.

Hieher möchte ich auch rechnen:

4. Deciduazellen, Riesenzellen des Knochenmarkes und der Milz.

Ich möchte noch eine dritte Kategorie aufstellen, zu der ich die Leberzellen hinführe. Diese Zellen könnten vielleicht mit gleichem Rechte zu der zweiten Kategorie gerechnet werden. Aber wenn sie auch mit den Zellen dieser Kategorie viel Gemeinsames haben, so stehen sie jedoch in gewisser Hinsicht allein.

Zwar werden sie nämlich, wie die genannten Zellen, fast ringsherum von interstitiellen Elementen umgeben und zeigen damit auch diffus verbreitete Trophospongien, die mit den interstitiellen Elementen an manchen und beliebigen Stellen direkt zusammenhängen. Aber sie besitzen jedoch, wie die Zellen der ersten Kategorie, eine freie Oberfläche, die zwischen den Schlussleisten eingeschoben liegt und die von den genannten Elementen nicht erreicht wird; nur dass diese freie Oberfläche, die in der Bildung der Gallenkapillaren eingeht, so stark reduziert, so wenig verbreitet ist (Schema Fig. 96). Mit Reinke glaube ich, dass die Membranellen, die sich zwischen den Leberzellen hineinschieben, verzweigten Zellen angehören; die die Leberzellen herumgreifen

(v. Kupffersche Sternzellen?). Ich sehe in diesen Zellen die Trophocyten.

Sehen wir also, dass ein sehr bemerkenswerter Parallelismus existiert zwischen der endocellulären Verbreitung der Trophospongien einerseits und der Ausbreitung derjenigen Zelloberfläche andererseits, die in näherer Beziehung zu interstitiellen Gewebselementen steht, so ist es auch in diesem Zusammenhange von Interesse zu erfahren, dass an solchen Geweben, deren Zellen thatsächlich dicht nebeneinander liegen, ohne nachweisbare zwischenliegende anderartige Elemente zu zeigen, wie an den geschichteten Epithelien, entweder Trophospongien noch Trophospongienkanälchen nachgewiesen werden können. Ich habe viele Zeit und Arbeit geopfert, um an solchen Geweben die fraglichen Strukturen nachzuweisen, aber vergebens. Ich habe mir auch nicht bekannt, dass es Einem anderen gelungen ist, an diesen Gewebzellen binnenzellige Kanälchen einwandfrei nachzuweisen.

Es geht wohl noch gegenwärtig in der Definition des Epithelgewebes ein, dass die Zellen sich einander direkt berühren und in vielen Fällen durch intercelluläre Brücken oder Stacheln miteinander in direkter Verbindung stehen sollen, dass zwischen denselben zwar eine in den einzelnen Fällen nicht näher bestimmbare „Kittsubstanz“ oder auch intercelluläre Safräume vorhanden sein können, aber nicht Gewebsteile anderer Herkunft (von Nervenverzweigungen selbstfallend abgesehen). Soll indessen diese Definition beibehalten werden, so kann sie jedoch jedenfalls nur von den geschichteten Epithelien verwandt werden; nicht aber in Betreff der Nebennierenzellen, der Zellen der Langerhansschen Zellhaufen in Pankreas, der Leberzellen, — meines Erachtens auch nicht mit Bezug auf die oben erwähnten cylindrischen Epithelien. Denn an allen diesen Stellen des Tierkörpers werden die Zellen durch Elemente anderer Herkunft voneinander geschieden. — Ich möchte in

diesem Zusammenhange daran erinnern, dass wir seit einigen wenigen Jahren zurück von einer zwischenzelligen „Kittsubstanz“ zwischen den glatten Muskelzellen sprachen, von der wir aber jetzt wissen, dass sie aus Membranellen, interstitiellen Elementen angehörend, aufgebaut ist; dass wir dann auch von intercellulären Brücken und Stacheln sprachen, die die Muskelzellen miteinander direkt verbinden sollten, derer Präexistenz (wenigstens als direkte Verbindungen) wir aber jetzt nicht anerkennen können. Es schwebt mir vor, dass eine ähnliche Revision in Betreff der obengenannten cylindrischen Epithelien durchzuführen wäre.

Stelle ich nun die oben demonstrierten näheren Befunde in Betreff der Trophospongien zusammen und versuche auf Grund derselben die erzielten Thatsachen in Gedanken umzukleiden, so gestalten sich die vitalen Prozesse, als deren morphologische Ausdrücke ich die oben beschriebenen Strukturen betrachte, für mich in ungefähr folgender Weise.

In gewissen funktionellen Zuständen treten an verschiedenen Stellen der Trophospongien eine Veränderung des Aggregaten zustandes auf, indem das körnige Protoplasma, welches das Netz aufbaut, in Tröpfchen, oder in etwaiger untingierbarer Substanz, umgewandelt wird, — ungefähr wie die Sekretkörnchen der Drüsenzellen in Tropfen umgesetzt werden. Wird diese physikalisch-chemische Umwandlung der Netzfäden mehr ausgebreitet, so bekommen wir nicht weiter das Bild von diskreten Tröpfchen, sondern von Kanälchen, weil diese Umgestaltung innerhalb strangförmiger Bildungen stattfindet. Sehr oft occupiert die genannte Veränderung mehr ausschliesslich den centralen Teil der Netzfäden, und dann werden die Kanälchen von besonderen, eigenen Wänden, nämlich von den peripheren Resten der Fäden, ausgekleidet. Indessen können auch die ganzen Fäden verflüssigt werden, und dann vermisst man die eigene Wand der Kanälchen. Ich erinnere noch daran, dass infolge dieser Verflüssigung ent-

weder feine und parallelwändige Kanälchen oder auch sehr weite, spaltenähnliche Röhre zustande kommen können.

Bekanntlich können im Zellplasma ganz verschiedene, zum Teil chemisch entgegengesetzt verlaufende Prozesse, wie Hydrierungen und Wasserentziehungen, Oxydations- und Reduktionsprozesse ohne Störung nebeneinander, gleichzeitig vor sich gehen. Wie es mir nun ganz natürlich vorfällt, sollen wir zu der Annahme verpflichtet sein, dass an den Stellen des Zelleibes, wo die Trophospongienteile noch als protoplasmatisch, als körnig fortbestehen, wo kleine Tröpfcheneinlagerungen vorhanden sind, wo Kanälchen sich entwickelt haben, — in physikalisch-chemischer Hinsicht miteinander nicht gern identisch sein können, sondern vielmehr verschiedenen stofflichen Zuständen entsprechen müssen. Meinesteiis bin ich nicht der Meinung, dass die noch protoplasmatischen, körnigen Trophospongienteile inaktiv wären; sie können vielmehr meines Erachtens auch ebenso gut aktiv sein, obwohl in etwas anderer Weise, als wenn sie nachweisbar verflüssigt werden.

Dass diese aufgezeigten Veränderungen an den verschiedenen Teilen der Trophospongien in der That mit stofflichen Umsetzungen innerhalb des Zellplasmas im Zusammenhange stehen, dafür habe ich viele zwingende Belege vorgebracht. So habe ich in früheren Arbeiten (13—18) in Betreff der Nervenzellen dargelegt, dass mit der Kanalisation der Trophospongien eine Vermehrung und eventuell auch eine Dissolution der Tigroidsubstanz Hand in Hand gehen kann. — In der vorliegenden Abhandlung habe ich dargethan, dass an den Nebenhodenzellen die eigentlichen stofflichen Veränderungen innerhalb der Trophospongienkörbe stattfinden, was auch Fuchs (s. oben!) hervorgehoben hat, und zwar dass mit der Kanalisation dieser Trophospongien sowohl Körnchenanhäufungen als auch Tropfenbildungen der Regel nach zu stande kommen; dass in Betreff der Leberzellen von Igel haupt-

sächlich an denjenigen Zellen, deren Trophospongien kanalisiert sind, grössere basophile Körnchenablagerungen auftreten; dass an den Drüsenzellen der Speicheldrüsen die Trophospongien ausschliesslich innerhalb der Innenzone zu sehen sind, wo die regsten stofflichen Umsetzungen, wo die Aktivierungen der Profermente zu stande kommen; dass mit Bezug auf die cylindrischen Epithelzellen im allgemeinen, die Trophospongien viel umfangreicher an den Zellen entwickelt sind, die thatsächlich secernieren (Drüsenzellen der Speicheldrüsen, Panetsche Zellen, Nebenhodenzellen), als an den Zellen, deren sekretorische Bedeutung vergleichsweise mehr in den Hintergrund tritt (Epithelzellen der Darmzotten u. s. f.)¹⁾; dass in Betreff der Uteruszellen, eine auffallende Verschiedenheit in der Entwicklung der Trophospongien während eines nichtgraviden und eines graviden Zustandes bemerkt werden kann; dass endlich an den Riesenzellen des Knochenmarkes und der Milz ein deutlicher Parallelismus (ungleich für die beiden Zellarten), zwischen dem Auftreten der Kanalisation dieser Zellen und der körnigen basophilen Zelleneinschlüsse existiert. — Wir könnten deshalb, meiner Meinung nach, berechtigt sein, anzunehmen, dass die Trophospongien in der That eine fundamental wichtige Organisation der betreffenden Zellen bilden, die in nicht geringem Masse auf den stofflichen Prozessen Einfluss ausübt.

Werden nun aber die verschiedenen Netzteile der Trophospongien während jeder funktionellen Phase bestehen? Ich glaube dies nicht. Die Netzteile, die durchaus verflüssigt worden sind, können wohl kaum zu einem festen Aggregatzustande zurückkehren,

1) Rina Monti hat seine Auffassung in Betreff der physiologischen Bedeutung der Trophospongien an den Darmzellen dahin ausgesprochen: „Credo pertanto che i trofospongi di Holmgren non abbiano alcun rapporto colla funzione specifica della cellule, e stieno tutto al più in relazione colla sua nutrizione.“ (46. S. 20.)

sondern dürfen vielmehr in den stofflichen Umsetzungen der Zellen ganz übergehen. Ich bin also der Meinung, dass die verschiedenen Teile der Trophospongien vergänglich sein können, indem sie von stofflichen Procedures wie aufgeschluckt werden. Eben hierin sehe ich eine natürliche Erklärung davon, dass die Trophospongien, wie ich oben — besonders an den Nervenzellen — demonstriert habe, einen so auffallend grossen Wechsel in ihrer endocellulären Verbreitung immer zeigen. — Aber diese Vernichtung gewisser Teile der Trophospongien als solche erfordert ja auch — bei der thatsächlichen Persistenz der Netzwerke — ein regeneratives Vermögen derselben; und ich glaube, dass wir eben in meiner fast zur Überzeugung grenzenden Meinung, dass die Trophospongien in der That als Ausläufer anderer verzweigter Zellen (der Trophocyten) aufzufassen sind, eine befriedigende Erklärung dieser Regenerationsfähigkeit zu finden haben. Die pseudopodienartige Eigenbewegung der Verzweigungen multipolarer Zellen ist ja nämlich schon seit lange her bekannt. Ich meine deshalb, dass die Erstattung der zu Grunde gegangenen Trophospongienteile durch das weitere Emporwachsen zurückgebliebener Teile ermöglicht wird.

Wir müssen, meiner Meinung nach, einen stetigen Wechsel an den Trophospongien voraussetzen, eine Beweglichkeit, die von den stofflichen endocellulären Umsetzungen zunächst veranlasst wird. Leben ist Bewegung.

Abgeschlossen August 1903.

Nachtrag.

Wie ich an der Seite 117 dieser Arbeit bemerkt habe, war es entweder Kopsch noch mir selbst gelungen, durch die Osmiummethode die Trophospongien an den centralen Nervenzellen höherer Tiere darzustellen. Während des Druckes dieser Arbeit ist es mir indessen gelungen an neugeborenen Tieren (besonders an dem Kaninchen), die Existenz der Trophospongien an den Nervenzellen von der Medulla spinalis, durch Überosmiumsäure in schönster Weise darzulegen. Die Bilder stimmen hierbei auch darin mit den durch Trichlormilchsäure-Resorcin-Fuchsin erzielten Bildern überein, dass die Binnennetze mit dem dicht ausserhalb der Nervenzellen lokalisierten Gliagewebe direkt verbunden sein können. — Da wir deshalb gegenwärtig nicht nur eine, sondern zwei ganz verschiedene Methoden besitzen, die die Trophospongien auch an den centralen Nervenzellen darlegen können, muss Pewsner-Neufelds so kategorische Behauptung fallen, dass solche Binnennetze an centralen Nervenzellen sicher nicht existieren. Ich werde baldigst hierüber weitere Mitteilungen liefern, sowie über das symbiotische Verhalten der Gliazellen und der Nervenzellen an den Hirndrüsen.

Figurenerklärung.

Die Figuren sind, mit wenigen Ausnahmen, von Fräulein Ester Johansson ausgeführt worden.

Tafel 4/5.

Fig. 1. Spinale Nervenzellen des Kaninchens. Trichlormilchsäure. Thiazinrot-R-Toluidin.

Fig. 2. Spinale Nervenzelle des Kaninchens. Trichlormilchsäure. Orcëinfärbung.

Fig. 3. Spinale Nervenzellen des Kaninchens. Meine Methode.

Fig. 4. Dasselbe.

Fig. 5. Dasselbe.

Fig. 6. Dasselbe.

Fig. 7. Dasselbe.

Fig. 8. Dasselbe.

Fig. 9. Dasselbe.

Fig. 10. Dasselbe.

Fig. 11. Spinale Nervenzelle der Katze. Meine Methode.

Fig. 12. Dasselbe.

Fig. 13. Sympathische Nervenzellen des Kaninchens. Meine Methode.

Fig. 14. Spinale Nervenzelle der Taube. Meine Methode.

Fig. 15. Dasselbe.

Fig. 16. Dasselbe.

Fig. 17. Dasselbe.

Tafel 6/7.

Fig. 18. Epithelzellen einer Darmzotte vom Igel. Carnoys Gemisch. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange.

Fig. 19. Epithelzellen einer Darmzotte vom Igel. Meine Methode.

Fig. 20. Epithelzellen einer Darmzotte vom Menschen. Flemmings Gemisch. Eisenhämatoxylin.

Fig. 21. Epithelzellen vom Darne einer *Rana esculenta*. Meine Methode.

Fig. 22. Dasselbe. Querschnitt.

Fig. 23. Epithelzellen des tiefen Teiles einer Lieberkühnschen Drüse von der Katze. Meine Methode.

Fig. 24. Epithelzellen des tiefen Teiles einer Lieberkühnschen Drüse vom Menschen. Flemmings Gemisch. Eisenhämatoxylin.

Fig. 25. Becherzelle vom Dünndarm eines Igels. Carnoys Gemisch. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange.

Fig. 26a. Panethsche Zellen vom Darne eines Igels. Carnoys Gemisch. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange.

Fig. 26b. Dasselbe. Querschnitt.

Fig. 27. Dasselbe wie in der Fig. 26a.

Fig. 28. Panethsche Zellen vom Darne der weissen Maus. Meine Methode. X zwischenzellige Membranellen, die mit den Trophospongien zusammenhängt.

Fig. 29. Epithelzellen einer Magenfoveola von der weissen Maus. Meine Methode.

Fig. 41. Lebergangszellen von *Helix pomatia*. Carnoys Gemisch. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange.

Fig. 42. Dasselbe. Meine Methode.

Tafel 8/9.

Fig. 30. Epithelzellen eines nicht graviden Uterus von der weissen Maus. Meine Methode.

Fig. 31. Epithelzellen eines graviden Uterus von der weissen Maus. Meine Methode.

Fig. 32. Epithelzellen des Nebenhodens von der weissen Maus. Meine Methode. X zwischenzellige Membranellen, die mit den Trophospongien zweier Epithelzellen in direkter Verbindung steht.

Fig. 33. Dasselbe.

Fig. 34. Dasselbe.

Fig. 35. Dasselbe.

Fig. 36. Dasselbe.

Fig. 37. Dasselbe.

Fig. 38. Dasselbe.

Fig. 39. Dasselbe.

Fig. 40. Dasselbe.

Fig. 43. Dasselbe. Carnoys Gemisch. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange.

Fig. 57a und b. Langerhanssche Zellen von Pankreas der weissen Maus. Meine Methode.

Tafel 10/11.

Fig. 44. Eine Endalveole von Pankreas einer *Salamandra maculosa*. Meine Methode.

Fig. 45. Dasselbe. Carnoys Gemisch. Thiazinrot-R-Toluidin. g Gefäß; c centroacinäre Zelle; m quergeschnittene glatte Muskelzellen; p paranucleäre Körperchen.

Fig. 46. Endalveole von Pankreas einer *Rana esculenta*. Meine Methode.

Fig. 47. Dasselbe.

Fig. 48. Dasselbe.

Fig. 49. Dasselbe.

Fig. 50. Endalveole von Pankreas der Katze. Meine Methode.

Fig. 51. Dasselbe.

Fig. 52. Dasselbe.

Fig. 53. Dasselbe.

Fig. 54. Von einer Endalveole von Pankreas eines Igels. Sublimat-Pikrinsäure-Thiazinrot-R-Toluidin.

Fig. 55. Dasselbe.

Fig. 56. Dasselbe.

Fig. 59. Nebennierenzellen von *Zona fasciculata*. Igel. Carnoys Gemisch. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange.

Fig. 60. Dasselbe.

Fig. 63. Dasselbe.

Fig. 64. Dasselbe.

Tafel 12/13.

Fig. 58. Nebennierenzellen von *Zona fasciculata*. Igel. Carnoys Gemisch. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange.

Fig. 61. Dasselbe.

Fig. 62. Dasselbe.

Fig. 65. Chromaffine Zelle von Nebenniere eines Igels. Carnoys Gemisch. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange.

Fig. 67. Leberzellen vom Igel. Sublimat-Pikrinsäure. Thiazinrot-R-Toluidin.

Fig. 68. Leberzellen von *Vespertilio murinus*. Carnoys Gemisch. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange.

Fig. 69. Leberzellen vom Igel. Carnoys Gemisch. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange.

Fig. 70. Leberzellen vom Igel. Sublimat-Pikrinsäure. Toluidin-Erythrosin.

Fig. 71. Leberzellen vom Igel. Sublimat-Thiazinrot-R-Toluidin.

Fig. 72. Leberzellen vom Igel. Kohlehydratenfütterung. Carnoys Gemisch. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange.

Tafel 14/15.

Fig. 66. Um einer Blutkapillare herum epithelartig angeordnete chromaffine Zellen des Nebennierenmarkes vom Igel. Carnoys Gemisch. Thiazinrot-R-Toluidin.

Fig. 73. Deciduazelle des Kaninchens. Sublimat-Eisenhämatoxylin.

Fig. 74a und b. Dasselbe. a kapsuläre, verzweigte Zellen.

- Fig. 75. Dasselbe.
Fig. 76. Dasselbe.
Fig. 77. Riesenzellen aus der Placenta der weissen Maus. Meine Methode.
Fig. 86. Riesenzelle der Milz vom Igel. Sublimat-Pikrinsäure. Toluidin-Erythrosin.
Fig. 87. Dasselbe.
Fig. 89. Dasselbe.
Fig. 90. Dasselbe.

Tafel 16/17.

- Fig. 78. Riesenzelle des Knochenmarkes der Katze. a Detritusmasse. Sublimat-Pikrinsäure. Thiazinrot-R-Toluidin.
Fig. 79. Dasselbe.
Fig. 80. Dasselbe.
Fig. 81. Dasselbe.
Fig. 82. Dasselbe.
Fig. 83. Dasselbe.
Fig. 84. Dasselbe.
Fig. 85. Dasselbe.
Fig. 88. Riesenzelle der Milz vom Igel. Sublimat-Pikrinsäure. Toluidin-Erythrosin.
Fig. 91. Riesenzelle der Milz vom Igel. Sublimat-Pikrinsäure. Thiazinrot-R-Toluidin.
Fig. 92. Epithelzellen eines cylindrischen einfachen Epithels. Schema. Trophocyten und Trophospongien rot, Bindegewebe resp. Membrana propria schwarz.
Fig. 93. Spinale Nervenzelle. Schema; übrigens dasselbe.
Fig. 94. Langerhanssche Zellen aus Pankreas. Schema; übrigens dasselbe.
Fig. 95. Rindenzellen der Nebenniere vom Igel. Schema; übrigens dasselbe.
Fig. 96. Leberzellen, Schema; übrigens dasselbe.
-

Litteratur über die Trophospongien.

I. Nervenzellen.

1. Adamkiewicz, Zum Blutgefäßapparat der Ganglienzellen. — Anat. Anz. Bd. 17. 1900.
2. Bethe, Einige Bemerkungen über die „intracellulären Kanälchen“ der Spinalganglienzellen und die Frage der Ganglienzellenfunktion. — Anat. Anz. Bd. 17. Nr. 16/17. 1900.
3. Bochenek, Contribution à l'étude du système nerveux des Gastropodes (*Helix pomatia*). — Le Neuraxe. Vol. 3. fasc. 1. 1901.
4. — O Budowie komóski nerwowej ślimaka *Helix pomatia*. W.-Krakowie. 1901.
5. — L'anatomie fine de la cellule nerveuse de *Helix Pomatia* Lin. — Compt. rend. de l'assoc. des anatomistes. 3 Session. Lyon. 1901.
6. Donaggio, I canalicoli del citoplasma nervoso ed il loro rapporto con uno spazio perinucleare. — Riv. sperim. di Frenitaria. Vol. 26. fasc. 1.
7. Fragnito, Lo sviluppo della cellula nervosa, e i canalicoli del Holmgren. — Ann. di Nevrologia. Anno 18. fasc. 6. 1900.
8. Fritsch, Über einige bemerkenswerte Elemente des Centralnervensystems von *Lophius piscatorius* Lin. — Arch. f. mikr. Anat. Bd. 27. 1886.
9. Gehuchten Van, Patholog. Anatomie der Nervenzellen. — Handbuch der Pathol. Anatomie des Nervensystems von Flatau, Jacobsohn und Minor. Berlin. 1903.
10. Holmgren, Zur Kenntnis der Spinalganglienzellen von *Lophius piscatorius*. Lin. — Anat. Hefte. Bd. 12. H. 1. 1899.
11. — Zur Kenntnis der Spinalganglienzellen des Kaninchens und des Frosches. — Anat. Anz. Bd. 16. Nr. 7. 1899.
12. — Weitere Mitteilungen über den Bau der Nervenzellen. — Anat. Anz. Bd. 16. Nr. 15/16. 1899.
13. — Noch weitere Mitteilungen über den Bau der Nervenzellen verschiedener Tiere. — Anat. Anz. Bd. 17. Nr. 6/7. 1900.
14. — Studien in der feineren Anatomie der Nervenzellen. — Anat. Hefte. Bd. 15. H. 1. 1900.

15. Holmgren, Weitere Mitteilungen über die „Saftkanälchen“ der Nervenzellen. — Anat. Anz. Bd. 18. Nr. 11/12. 1900.
16. — Beiträge zur Morphologie der Zelle. I. Nervenzellen. — Anat. Hefte. Bd. 18. H. 2. 1901.
17. — Einige Worte über das „Trophospongium“ verschiedener Zellarten. — Anat. Anz. Bd. 20. Nr. 18. 1902.
18. — Weiteres über das „Trophospongium“ der Nervenzellen und der Drüsenzellen des Salamander-Pankreas. — Arch. f. mikr. Anat. Bd. 60. 1902.
19. — Einige Worte zu der Mitteilung von Kopsch: „Die Darstellung des Binnennetzes in spinalen Ganglienzellen und anderen Körperzellen mittelst Osmiumsäure“. — Anat. Anz. Bd. 22. Nr. 17/18. 1903.
20. — Einige Worte in Veranlassung der von Prof. Adamkiewicz veröffentlichten letzten Mitteilung. — Anat. Anz. Bd. 17. 1900.
21. — Über die sog. „intracellulären Fäden“ der Nervenzellen von *Lophius piscatorius*. — Anat. Anz. Bd. 23. Nr. 2/3. 1903.
22. Kopsch, Die Darstellung des Binnennetzes in spinalen Ganglienzellen und anderen Körperzellen mittelst Osmiumsäure. — Sitzungsber. der kgl. preuss. Akad. d. Wiss. zu Berlin. Bd. XL. 1902.
23. Kolster, Studien über das centrale Nervensystem I. Acta Soc. Scient. Fennic. T. 29. Nr. 2. 1900.
24. Koelliker, Kurzer Bericht über den anat. Kongress zu Pavia. 1900. — Verh. d. phys.-med. Ges. zu Würzburg. N. F. Bd. 34. 1900.
25. Lugaro, Sulla pathologia della cellula dei gangli sensitivi. — Riv. di pat. nerv. e ment. V. 1900.
26. Nansen, The structure and Combination of the Histological Elements of the Central Nervous System. — Bergens Museums Aarsberetning. 1886.
27. — Die Nerven-elemente, ihre Struktur und Verbindung im Centralnervensystem. — Anat. Anz. 1888.
28. Nelis, Un nouveau détail de structure du protoplasme des Cellules nerveuses (état spirémateux du protoplasme). — Bull. de l'Acad. R. de Belgique. T. 37. 1899.
29. — Étude sur l'anatomie et la physiologie pathologiques de la rage. — Arch. de Biologie. T. 16. 1900.
30. Pognat, La biologie de la Cellule nerveuse. — Bibliographie anatom. 1901.
31. Rohde, Ganglienzelle und Neuroglia. — Arch. f. mikr. Anat. Bd. 42. 1893.
32. — Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Hirudineen. — Zool. Beiträge. Bd. 3. H. 1. 1891.
33. — Ganglienzelle, Achsencylinder, Punktsubstanz und Neuroglia. — Arch. f. mikr. Anat. Bd. 45. 1895.
34. — Die Ganglienzelle. — Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 64. 1898.
35. Schneider, Camillo, Lehrbuch der vergl. Histologie. Jena. 1902.
36. — Vitalismus. Elementäre Lebensfunktionen. Leipzig und Wien. 1903.
37. Sjöbring, Über das Formol als Fixierungsflüssigkeit. — Anat. Anz. Bd. 17. Nr. 16/17. 1900.
38. Sjövall, Über die Spinalganglienzellen des Igels. — Anat. Hefte. Bd. 18. H. 1. 1901.

39. Smirnow, Einige Beobachtungen über den Bau der Spinalganglienzellen bei einem viermonatlichen menschlichen Embryo. — Arch. f. mikr. Anat. Bd. 59. H. 3. 1901.
40. Solger, Über die „intracellulären Fäden“ der Ganglienzellen des elektrischen Lappens von Torpedo. — Morphol. Jahrb. Bd. 31. H. 1. 1902.
41. Studnička, Über das Vorkommen von Kanälchen und Alveolen im Körper der Ganglienzellen und in dem Achsencylinder einiger Nervenfasern der Wirbeltiere. — Anat. Anz. Bd. 16. Nr. 15/16. 1899.
42. — Beiträge zur Kenntnis der Ganglienzellen. Sitzungsber. d. k. böhm. Ges. d. Wiss. Prag. Maj. 1900.

II. Darmepithelzellen.

13. Holmgren, Einige Worte über das „Trophospongium“ verschiedener Zellarten. — Anat. Anz. Bd. 20. Nr. 18. 1902.
14. — Über die „Trophospongien“ der Darmepithelzellen nebst einer Bemerkung in Betreff einer von Prof. Browicz neulich publizierten Abhandlung über die Leberzellen. — Anat. Anz. Bd. 21. Nr. 16/17. 1902.
15. — Weiteres über die „Trophospongien“ der Leberzellen und der Darmepithelzellen. — Anat. Anz. Bd. 22. Nr. 16. 1902.
16. Monti, Rina, Le funzioni di secrezione e di assorbimento intestinale, studiate negli amini ibernanti. — Mem. letta al Istituto Lombardo. Pavia. Marzo. 1903.
17. Saint-Hilaire, Über den Bau des Darmepithels bei Amphiuma. — Anat. Anz. Bd. 22. Nr. 23. 1903.

III. Epithelzellen der Epididymis.

8. Fuchs, Über das Epithel im Nebenhoden der Maus. — Anat. Hefte. Bd. 19. H. 2. 1902.
9. — Über das Ependym. — Ergänzungsheft des Anat. Anz. Bd. 21. 1902.
10. Holmgren, Über die „Trophospongien“ der Nebenhodenzellen und der Lebergangszellen von Helix pomatia. — Anat. Anz. Bd. 22. Nr. 4/5. 1902.
11. — Weiteres über die Trophospongien verschiedener Drüsenzellen. — Anat. Anz. Bd. 23. Nr. 12. 1903.

IV. Drüsenzellen von Pankreas.

2. Holmgren, Einige Worte über das „Trophospongium“ verschiedener Zellarten. — Anat. Anz. Bd. 20. Nr. 18. 1902.
3. — Weiteres über das „Trophospongium“ der Nervenzellen und der Drüsenzellen des Salamander-Pankreas. — Arch. f. mikr. Anat. Bd. 60. 1902.

7 Epithelzellen der Langerhansschen Zellhaufen in Pankreas.

4. Holmgren, Weiteres über die Trophospongien verschiedener Drüsenzellen. — Anat. Anz. Bd. 23. Nr. 12. 1903.

VI. Epithelzellen der Nebennieren.

55. Holmgren, Über die „Saftkanälchen“ der Leberzellen und der Epithelzellen der Nebenniere. — Anat. Anz. Bd. 22. Nr. 1. 1902.
56. — Weitere Mitteilungen über die Trophospongienkanälchen der Nebennieren vom Igel. — Anat. Anz. Bd. 22. Nr. 22. 1903.
57. Ciaccio, Carmelo, Comunicazione sopra i canalicoli di secrezione nelle capsula suprarenali. — Anat. Anz. Bd. 22. Nr. 23. 1903.
58. Landau, Zur Morphologie der Nebenniere II. (Intracelluläre Vakuolen und Kanälchen). XI. Versamml. russ. Naturf. und Ärzte. St. Petersburg.
59. Stilling, Zur Anatomie der Nebennieren. — Arch. f. mikr. Anat. Bd. 52. 1898.

VII. Leberzellen.

60. Browicz, Intracelluläre Gallenkanälchen und ihr Verhältnis zu den Kupfferschen Sekretionsvakuolen und gewissen Formen pathol. Vakuolisation der Leberzelle. — Anz. d. Akad. d. Wiss. Krakau. März. 1897.
61. — Über den Bau der Leberzelle. — Ibid. Mai. 1897.
62. — Wie und in welcher Form wird den Leberzellen Hämoglobin zugeführt? — Ibid. Juni. 1897.
63. — Das mikroskopische Bild der Leberzelle. — Ibid. Nov. 1898.
64. — Ernährungswege in der Leberzelle. — Ibid. Juli. 1899.
65. — Meine Ansichten über den Bau der Leberzelle. — Virchows Arch. Bd. 168. 1902.
66. — Die Beziehungen zwischen den intraacinösen Blutkapillaren und den intracellulären Ernährungskanälchen der Leberzelle. — Anat. Anz. Bd. 22. Nr. 7/8. 1902.
67. Holmgren, Einige Worte über das „Trophospongium“ verschiedener Zellarten. — Anat. Anz. Bd. 20. Nr. 18. 1902.
68. — Über die „Trophospongien“ der Darmepithelzellen nebst einer Bemerkung in Betreff einer von Prof. Browicz neulich publizierten Abhandlung über die Leberzellen. — Anat. Anz. Bd. 21. Nr. 16/17. 1902.
69. — Über die „Saftkanälchen“ der Leberzellen und der Epithelzellen der Nebenniere. — Anat. Anz. Bd. 22. Nr. 1. 1902.
70. — Weiteres über die „Trophospongien“ der Leberzellen und der Darmepithelzellen. Anat. Anz. Bd. 22. Nr. 16. 1902.
71. Lominsky, Contribution à l'étude des espaces intercellulaires et de leur injection. — St. Petersburg. 1897.
72. Oppel, Verdauungsapparat. — Merkel-Bonnets Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 11. 1901. 1902.
73. Schäfer, On nutritive Channels within the Liver Cells which communicate with the lobular Capillaries. — Anat. Anz. Bd. 21. Nr. 1. 1902.
74. — Dr. Emil Holmgren and the Liver Cell. — Anat. Anz. Bd. 23. Nr. 1. 1903.

VIII. Riesenzellen des Knochenmarkes.

75. Retzius, Über Kanälchenbildungen in den Riesenzellen des Knochenmarkes. Ergänzungsheft des Anat. Anz. Bd. 19. 1901.
76. — Zur Kenntnis der Riesenzellen und der Stützsubstanz des Knochenmarkes. — Biol. Untersuch. N. F. Bd. X. 1902.

IX. Riesenzellen der Milz.

77. Weidenreich, Über Blutlymphdrüsen. — Anat. Anz. Bd. 20. Nr. 8/9. 1901.

X. Deciduazellen.

78. Holmgren, Einige Worte über das „Trophospongium“ verschiedener Zellarten. — Anat. Anz. Bd. 20. Nr. 18. 1902.
-