

P. 192

N° 5 B.

MAI

1912

BULLETIN INTERNATIONAL  
DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES

DE CRACOVIE

CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES

SÉRIE B: SCIENCES NATURELLES

ANZEIGER  
DER  
AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN

IN KRAKAU

MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHE KLASSE

REIHE B: BIOLOGISCHE WISSENSCHAFTEN



CRACOVIE

IMPRIMERIE DE L'UNIVERSITÉ

1912



rcin.org.pl

L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE CRACOVIE A ÉTÉ FONDÉE EN 1873 PAR  
S. M. L'EMPEREUR FRANÇOIS JOSEPH I.

PROTECTEUR DE L'ACADÉMIE :

S. A. I. L'ARCHIDUC FRANÇOIS FERDINAND D'AUTRICHE-ESTE.

VICE-PROTECTEUR : *Vacat.*

PRÉSIDENT : S. E. M. LE COMTE STANISLAS TARNOWSKI.

SECRÉTAIRE GÉNÉRAL : M. BOLESLAS ULANOWSKI.

EXTRAIT DES STATUTS DE L'ACADÉMIE :

(§ 2). L'Académie est placée sous l'auguste patronage de Sa Majesté Impériale Royale Apostolique. Le Protecteur et le Vice-Protecteur sont nommés par S. M. l'Empereur.

(§ 4). L'Académie est divisée en trois classes :

a) Classe de Philologie,

b) Classe d'Histoire et de Philosophie,

c) Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles.

(§ 12). La langue officielle de l'Académie est la langue polonaise.

*Depuis 1885, l'Académie publie le « Bulletin International » qui paraît tous les mois, sauf en août et septembre. Le Bulletin publié par les Classes de Philologie, d'Histoire et de Philosophie réunies, est consacré aux travaux de ces Classes. Le Bulletin publié par la Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles paraît en deux séries. La première est consacrée aux travaux sur les Mathématiques, l'Astronomie, la Physique, la Chimie, la Minéralogie, la Géologie etc. La seconde série contient les travaux qui se rapportent aux Sciences Biologiques.*

Publié par l'Académie

sous la direction de M. **Ladislav Kulczyński**,

Membre délégué de la Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles.

25 lipca 1912.

Nakładem Akademii Umiejętności.

Kraków, 1912. — Drukarnia Uniwersytetu Jagiellońskiego pod zarządem Józefa Filipowskiego.

den ist, kommuniziert unmittelbar nur mit dem Tubenlumen und erst indirekt, durch Vermittlung der Tube, mit dem Lumen des Uterus und der Scheide. Im ganzen stellt sich also der Ausführweg des weiblichen Geschlechtsapparates der Maus als ein Kanal dar, dessen kranialer, blind endigender Teil von der Ovarialkapsel gebildet wird.

Trotzdem das soeben geschilderte Verhältnis der Ovarialkapsel

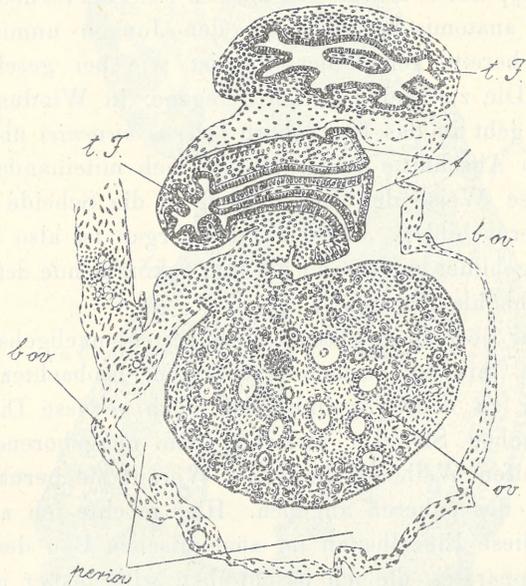


Fig. A. Querschnitt durch das Ovarium, die Ovarialkapsel und einen Teil der Tube. — *b. ov.* Ovarialkapsel. — *f.* Fimbrien. — *ov.* Ovarium, — *periov.* Periovarialraum. — *t. F.* Tube. — 75-fache Vergr.

zum Ovarium und dem Eileiter schon mehrfach beschrieben wurde, so hat dennoch kein einziger Autor bisher eine Zeichnung geliefert, welche dieses Verhältnis deutlich veranschaulichen würde. Dies läßt sich wohl damit erklären, daß die Erlangung eines halbwegs guten Querschnittes ein reiner Zufall ist. Von mehr als 20 Serien fortlaufender Querschnitte fand ich unter meinem Material nur zwei solche, welche über dieses Verhältnis völlig klaren Aufschluß geben. Beide Querschnitte entstammen den Geschlechtsapparaten unreifer Weibchen, von denen das eine 32 Stunden, das andere  $7\frac{1}{2}$  Tage nach dem Wurf getötet wurde.

Die Verhältnisse, um die es sich hier handelt, sind bei der jungen Maus unmittelbar nach dem Wurf genau dieselben wie bei dem reifen Weibchen. Das Bild des Querschnittes, welcher bei der älteren,  $7\frac{1}{2}$  Tage nach dem Wurf getöteten Maus erhalten wurde, zeigt Fig. A. Die gegenseitige Lage des Ovariums, der Ovarialkapsel und der Tube ist hier ganz klar zum Ausdruck gebracht.

Indem wir zur Besprechung der weiteren Teile des weiblichen Geschlechtsapparates übergehen, müssen wir hervorheben, daß ihr allgemeiner anatomischer Bau bei den Jungen unmittelbar nach dem Wurf bereits genau derselbe ist wie bei geschlechtsreifen Weibchen. Die zu beiden Seiten gelegene, in Windungen verlaufende Tube geht in das Uterushorn (*uterus bicornis*) über, während die kaudalen Abschnitte beider Hörner sich miteinander verbinden und auf diese Weise den unpaarigen, in die Scheide mündenden Teil des Uterus bilden. Jedes einzelne Organ ist also bereits ganz deutlich ausgebildet und nimmt die ihm zukommende definitive Lage in der Bauchhöhle ein.

Wenn wir jedoch gewissen Einzelheiten nachgehen, die sich aber nur an mikroskopischen Präparaten beobachten lassen, so kommen wir zu dem Ergebnis, daß doch gewisse Differenzen in der anatomischen Struktur zwischen dem neugeborenen und dem geschlechtsreifen Weibchen bestehen. Worauf sie beruhen, will ich weiter unten des näheren angeben. Hier möchte ich noch hervorheben, daß diese Einzelheiten im anatomischen Bau des weiblichen Geschlechtsapparates, die ich beschreiben will, bisher nicht einmal bei geschlechtsreifen Weibchen bekannt waren. Zwar finden sich bei Sobotta (30, 31, 34) einige Angaben darüber, doch erheischen diese, wie aus meinen Beobachtungen hervorgeht, weitgehender Ergänzungen.

Es soll hier also hauptsächlich von drei Gegenden die Rede sein, und zwar: 1) von dem Übergang der Tube in den Uterus, 2) von der Verbindung beider Uterushörner und 3) von dem Übergang des Uterus in die Vagina.

Was die erste Gegend, d. h. den Übergang der Tube in den Uterus, anbetrifft, so sagt Sobotta (30) darüber folgendes: „...bei Nagern<sup>1)</sup>, Raubtieren und anderen wird die Uterustubengrenze durch das plötzliche Dünnerwerden der Schleimhaut und Ringmus-

<sup>1)</sup> Unter den von dem Autor untersuchten Nagern befand sich auch die Maus.

kulatur und das Aufhören der Längsmuskulatur bedeutend schärfer angezeigt“. Wie man sieht, erklärt diese Beschreibung nur den bedeutenden Größenunterschied zwischen Uterus und Tube. Über das gegenseitige Verhältnis der Lumina dieser beiden Organe besagt

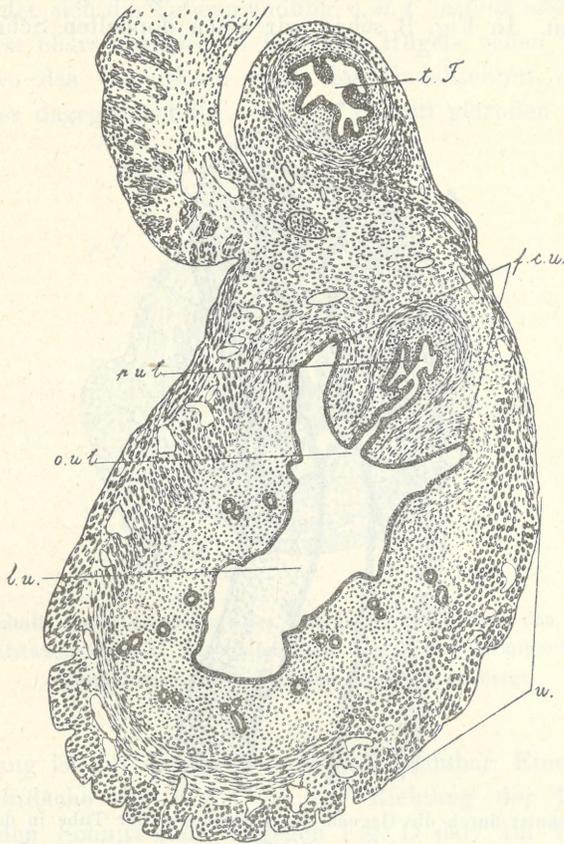


Fig. B. — Querschnitt durch die Gegend des Überganges der Tube in den Uterus. Das Präparat ist aus dem Geschlechtsapparat eines reifen Weibchens hergestellt. — *f. c. u.* Uterusgewölbe. — *l. u.* Uteruslumen. — *o. u. t.* Tubenmündung. — *p. u. t.* Die *Pars uterina Tubae*. — *t. F.* Tube. — *u.* Uterus. — 40-fache Vergr.

jedoch der angeführte Autor gar nichts. Ganz sichere Daten in dieser Beziehung verdanke ich den zahlreichen Serienquerschnitten, über die ich zu verfügen hatte. Trotzdem die Richtung der Schnitte völlig vom Zufall abhing, lieferten sie dennoch in zahlreichen Fäl-

len außerordentlich charakteristische Bilder. Zwecks leichterer Orientierung will ich mit der Beschreibung der definitiven Verhältnisse beginnen.

Aus den von mir erhaltenen Bildern geht vor allem hervor, daß die Tube nicht als eine einfache Verlängerung des Uterushornes erscheint. In Fig. B sehen wir einen doppelten Schnitt durch

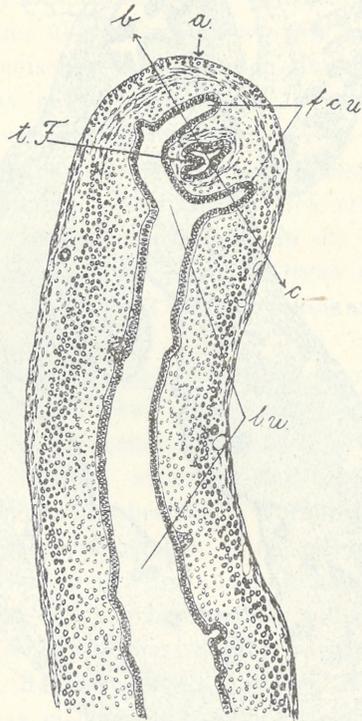


Fig. C. — Schnitt durch die Gegend des Überganges der Tube in den Uterus. — Das Präparat entstammt einer jungen,  $8\frac{1}{2}$  Tage nach der Geburt getöteten Maus. — *f. c. u.* Uterusgewölbe. — *l. u.* Uteruslumen. — *t. F.* Tube. — 58-fache Vergr.

die Tube, von denen der erste (*t. F.*) ein richtiger Querschnitt ist, während der andere (*p. u. t.*) die Tube schräg, ja fast in der Längsrichtung trifft. Schräg getroffen ist auch durch den Schnitt das kraniale Ende des Uterushornes. Schon aus diesem Bilde geht deutlich hervor, daß der Endabschnitt der Tube durch die Uteruswand hindurchgeht, so daß wir, ähnlich wie beispielsweise bei der Frau, auch bei der Maus von einer Pars uterina Tubae sprechen

können. In seinem weiteren Verlauf stülpt das äußerste Ende dieses uterinen Tubenteiles die Uterusschleimhaut nach innen hervor und ragt auf diese Weise in Gestalt eines warzenförmigen Hügels in das Uteruslumen hinein. Auf dem äußersten Gipfel dieses Hügels befindet sich die Tubenmündung, *o. u. t.* (*ostium uterinum tubae*). Ein äußerst charakteristisches Bild des Hügels sehen wir auch in Fig. C, wo das Uterushorn axial, der Endabschnitt des uterinen Tubenteiles dagegen schräg von dem Schnitt getroffen ist. Die Tu-

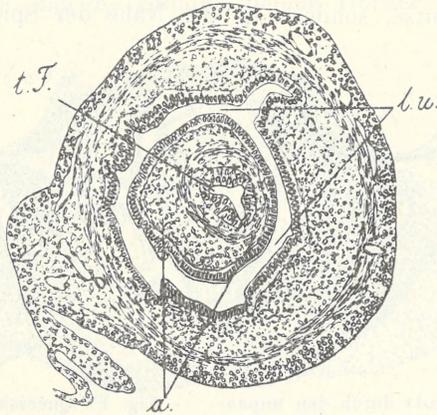


Fig. D. — Schnitt durch die Gegend des Überganges der Tube in den Uterus. — Das Präparat entstammt einer 21 Tage alten Maus. — *a.* Warzenförmiger Hügel. — *l. u.* Uteruslumen. — *t. F.* Tube. — 80-fache Vergr.

benmündung ist auf diesem Schnitt nicht sichtbar. Einen senkrecht zur Schnittfläche der Fig. C in der Richtung der Linie  $b \rightarrow c$  verlaufenden Schnitt stellt dagegen Fig. D dar. Im Uteruslumen sehen wir hier den der Quere nach getroffenen Hügel (*a*), welcher den Querschnitt der Tube (*t. F.*) umfaßt. Dieses Bild, im Zusammenhang mit den in den Fig. B und C dargestellten Bildern betrachtet, weist darauf hin, daß die Uterushornwand ein Gewölbe bildet, welches den warzenförmigen Hügel ringsherum umgibt (*f. c. u.* Figg. B und C). Dieses Gewölbe oder vielmehr diese beiden Gewölbe, denn es sind ihrer zusammen zwei (je eines in jedem Uterushorn), möchte ich als: „*Fornices circulares uteri*“ bezeichnen.

Weiter behauptet Sobotta (34) betreffs des äußeren Übergan-

ges der Tube in den Uterus, daß die Tube „an der Spitze des Uterushornes“ beginnt.

Diese Ansicht steht im Widerspruch mit dem, was ich an meinen Präparaten beobachten konnte. Daß die Tube nicht an der Spitze des Uterushornes beginnt, läßt sich schon einigermaßen aus dem in Fig C dargestellten Schnitt entnehmen. Die Spitze des Uterushornes liegt hier nämlich an der mit *a* bezeichneten Stelle. Betrachtet man überdies das in toto konservierte und durchlichtete Präparat unter der Lupe, so sieht man ganz deutlich, daß die Tube nicht an der Spitze, sondern in der Nähe der Spitze in das Ute-

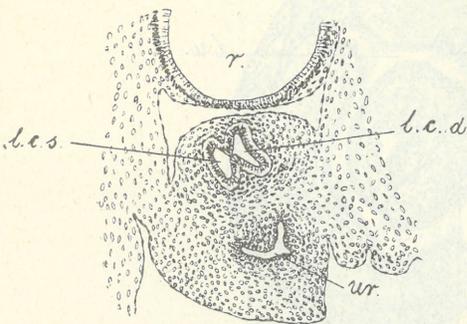


Fig. E. Querschnitt durch den unpaarigen Uterusteil einer neugeborenen Maus. — *l. c. d.* Lumen des rechten Hornes. — *l. c. s.* Lumen des linken Hornes. — *r.* Rectum. — *wr.* Urethra. — 34-fache Vergr.

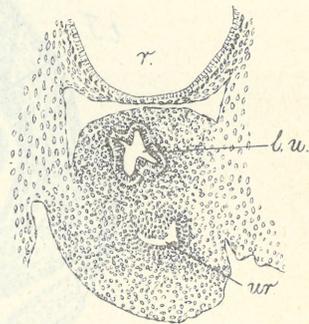


Fig. F. Querschnitt durch den unpaarigen Uterusteil einer neugeborenen Maus. — *l. u.* das einheitliche, gemeinsame Uteruslumen. — *r.* Rectum. — *wr.* Urethra. — 34-fache Vergr.

rushorn eindringt. Bei normaler Lage des weiblichen Geschlechtsapparates in der Bauchhöhle befindet sich die Stelle des Eindringens der Tube in den Uterus auf der dorsalen Seite.

Die soeben geschilderten Verhältnisse lassen sich bereits in dem Geschlechtsapparate eines jungen Weibchens nach dem dritten Tage seines postembryonalen Lebens konstatieren. Bei neugeborenen Weibchen dagegen gibt es zwar schon einen uterinen Tubenteil (*pars uterina tubae*), es fehlt aber noch die warzenförmige Erhebung und mithin sind auch die Uterusgewölbe noch nicht vorhanden.

Wir wollen nunmehr zur Besprechung der anatomischen Details innerhalb der beiden anderen Gegenden übergehen, und zwar der

Verbindungsstelle der beiden Uterushörner und des Übergangs des Uterus in die Scheide.

Was die erste Frage anbelangt, so will ich mich hier hauptsächlich mit der Verbindung der Einzellumina der beiden Uterushörner zu einem einzigen Lumen befassen. Im Geschlechtsapparate der neugeborenen Maus erscheinen diese Verhältnisse ziemlich einfach. Wenn man nämlich die Querschnitte von der Stelle an, wo die beiden Hörner von der gemeinsamen Serosa umfaßt werden, nacheinander in der Richtung nach der Scheide zu genau betrachtet, so sieht man, daß die Lumina beider Hörner sich allmählich

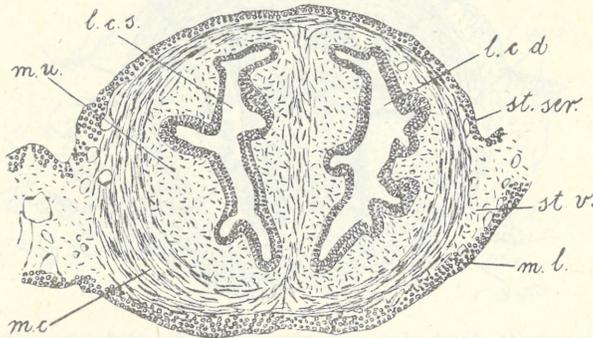


Fig. G. Querschnitt durch den unpaarigen Teil des definitiven Uterus. — *l. c. d.* Lumen des rechten Hornes. — *l. c. s.* Lumen des linken Hornes. — *m. c.* Ringmuskelschicht. — *m. l.* Längsmuskelschicht. — *m. u.* Schleimhaut. — *st. ser.* Serosa. — *st. v.* Subserosa. — 34-fache Vergr.

einander nähern, so daß schließlich das sie auskleidende Zylinderepithel die einzige Scheidewand zwischen ihnen bildet (Fig. E). In der ein wenig weiter gelegenen Partie verschwindet auch das die Scheidewand bildende Epithel, und die Lumina beider Hörner sind — wie in Fig. F zu sehen ist — direkt miteinander verbunden. In dieser Gestalt mündet das nunmehr einheitliche Lumen des Uterus (*l. u.*) in die Scheide. Solch einfache Verhältnisse bestehen ungefähr bis zum 7. Lebenstage des jungen Weibchens. Infolge der in der Entwicklung auftretenden individuellen Schwankungen ist es jedoch unmöglich, eine ganz präzise Grenze in dieser Hinsicht anzugeben.

Während der weiteren Entwicklung lassen sich mit fortschreitender histologischer Differenzierung der Wandungen des unpaari-

gen Uterusteiles gewisse Änderungen in dem gegenseitigen Verhältnis der beiden ineinandergreifenden Lumina wahrnehmen. Diese Änderungen führen dann in ziemlich raschem Tempo zur definitiven Gestaltung der Verhältnisse, auf die wir jetzt etwas näher eingehen wollen. Wenn wir nämlich die aufeinanderfolgenden Querschnitte der Reihe nach aufmerksam betrachten, indem wir wiederum von der äußeren Verbindung beider Uterushörner ausgehen und weiter nach der Scheide zu fortschreiten, so sehen wir auf einer gewissen

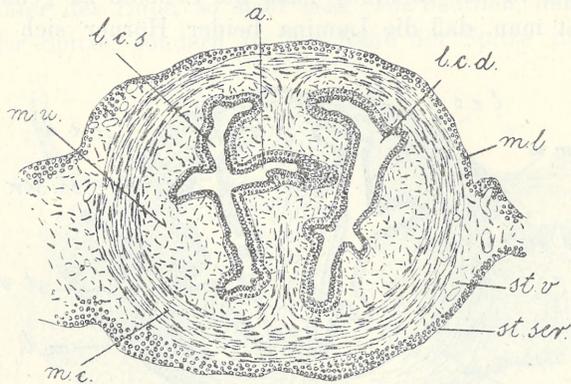


Fig. H. Querschnitt durch den unpaarigen Teil des definitiven Uterus. — *a.* Ausläufer des Lumens des linken Hornes. — *l. c. d.* Lumen des rechten Hornes. — *l. c. s.* Lumen des linken Hornes. — *m. c.* Ringmuskelschicht. — *m. l.* Längsmuskelschicht. — *m. u.* Schleimhaut. — *st. ser.* Serosa. — *st. v.* Subserosa. — 34-fache Vergr.

Strecke Bilder, wie sie uns Fig. G. bietet. Wir haben hier schon eine beiden Uterushörnern gemeinsame Serosa (*st. ser.*): *Stratum serosum*, mit der ihr anliegenden Längsmuskelschicht (*m. l.*): *Muscularis longitudinalis* und eine gemeinsame Subserosa (*st. v.*) oder Gefäßschicht: *Stratum subserosum sive vasculare*. Beide Ringmuskelschichten (*m. c.*): *Musculares circulares*, berühren sich zwar schon auf der Mittellinie, bilden aber immer noch zwei Ringe um die beiden völlig getrennten Lumina (*l.*), von denen jedes von einer besonderen Schleimhaut (*m. u.*): *Mucosa uteri*, umgeben ist. Fig. H zeigt den Querschnitt einer etwas weiter liegenden Partie. Dieses Bild unterscheidet sich von dem vorhergehenden dadurch, daß das Lumen des einen Uterushornes gleichsam einen Ausläufer (*a*) nach dem Lumen des anderen entsendet. Auf anderen Schnittserien sieht

man solche Ansläufer von beiden Lumina gleichzeitig ausgehen und einander zustreben. Der in Fig. H dargestellte Schnitt verläuft also in etwas schräger Richtung, so daß der eine Ausläufer bereits von ihm getroffen ist, der andere dagegen nicht. Indem wir weiter nach der Scheide zu fortschreiten, sehen wir, daß die Ausläufer der Lumina sich miteinander verbinden (Fig I, b), was auch die Verbindung der beiden Lumina selber zur Folge hat. Die Art der Verbindung ist hier aber anders als bei der neugeborenen Maus

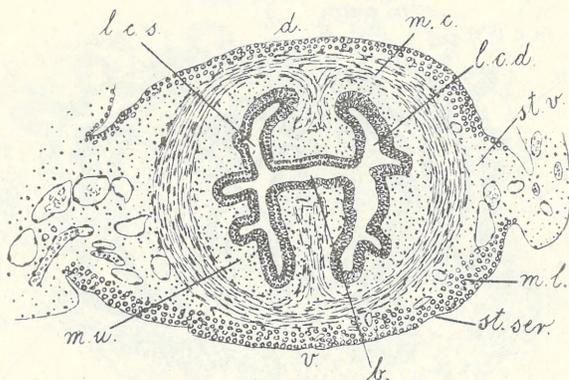


Fig. I. Querschnitt durch den unpaarigen Teil des definitiven Uterus. — *b.* die Lumina beider Hörner verbindender Spalt. — *d.* dorsale Seite. — *l. c. d.* Lumen des rechten Hornes. — *l. c. s.* Lumen des linken Uterushornes. — *m. l.* Längsmuskelschicht. — *m. c.* Ringmuskelschicht. — *m. u.* Schleimhaut. — *st. ser.* Serosa. — *st. v.* Subserosa. — *v.* ventrale Seite. — 34-fache Vergr.

(vergl. Fig. F). Während nämlich dort eine unmittelbare sofortige Berührung der Lumina stattfand, sieht man hier, daß die Lumina beider Hörner zurzeit noch ziemlich weit voneinander entfernt sind, so daß wir im Querschnitt das typische Bild des Buchstabens H erhalten. Schreiten wir weiter fort in der Richtung nach der Scheide zu, so haben wir den Eindruck, als ob die Querverbindung allmählich kürzer würde, wodurch die Lumina selbst einander immer näher kommen. Schließlich verschwindet die Querverbindung vollständig und die Lumina beider Uterushörner sind nunmehr direkt miteinander verbunden, so daß sie im Querschnitt das Bild des Buchstabens X liefern (Fig. K, *l. u.*).

Die völlige Verschmelzung der beiden Lumina zu einem einzigen kommt erst — wie in Fig. L (*l. u.*) zu sehen ist — in der

Endpartie definitiv zustande. Die Form dieses nunmehr homogenen Lumens erscheint im Querschnitt wiederum in Gestalt eines H, indessen ist dieses Bild im Vergleich mit dem H der Fig. I um 90° seitwärts gedreht, da ja alle drei Querschnitte (Fig. I, K und L) gleich orientiert sind (*v.* ventrale, *d.* dorsale Seite). In dieser Gestalt mündet auch das Lumen des unpaarigen Uterusteiles in die Scheide. Es muß noch bemerkt werden, daß der Uterus von der Stelle ab, wo wir zum ersten Male die Verbindung der Lumina beider Uterushörner be-

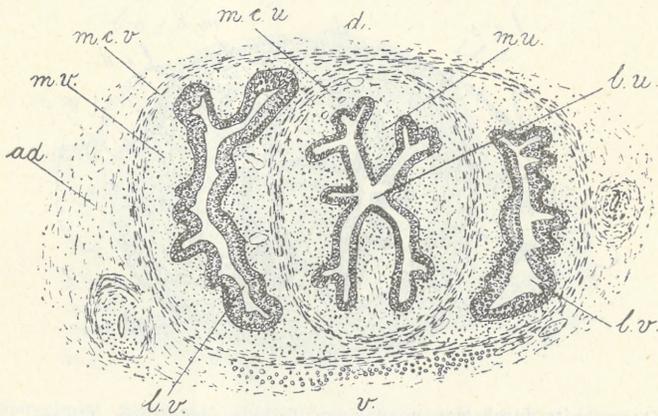


Fig. K. Querschnitt durch die Gegend des Überganges des Uterus in die Scheide (definitive Verhältnisse). — *ad.* äußere Scheidenhaut (*adventicia*). — *d.* dorsale Seite. — *l. u.* Uteruslumen. — *l. v.* Scheidenlumen. — *m. c. u.* Ringmuskelschicht des Uterus. — *m. c. v.* Ringmuskelschicht der Scheide. — *m. u.* Schleimhaut des Uterus. — *m. v.* Schleimhaut der Scheide. — *v.* ventrale Seite. — 34-fache Vergr.

obachtet haben (Fig. I), vollkommen einheitlich ist. Das einzige Lumen ist nämlich von einer bereits homogenen Schleimhaut (*m. u.*) und einer unpaarigen Ringmuskelschicht (*m. c. u.*) umgeben.

Bezüglich der soeben geschilderten Gestaltung des Lumens, welches aus der Verbindung und der darauffolgenden Verschmelzung der beiden Uterushörner entstanden ist, muß bemerkt werden, daß diese Gestaltung nicht eine zufällige und variable, sondern konstant eine solche ist, wie sie auf den beigegefügten Figuren dargestellt wurde. Diese Erscheinung ist bis zu einem gewissen Grade darauf zurückzuführen, daß der unpaarige Uterusabschnitt der Maus an der Gravidität keinen Anteil nimmt, sondern nur als Ausführungsgang dient. Während des Geburtsaktes selbst ändert sich natürlich

die Lumenform, denn sein Querschnitt muß bedeutend größer werden, um beim Wurf den Jungen den Durchgang zu ermöglichen. Daß diese Ausdehnung tatsächlich stattfinden kann, ist leicht verständlich, wenn man bedenkt, daß die Falten der das Lumen umgebenden Schleimhaut sich unter dem Druck der Embryonen glätten müssen. Diese Änderung ist indessen nur vorübergehend. Denn

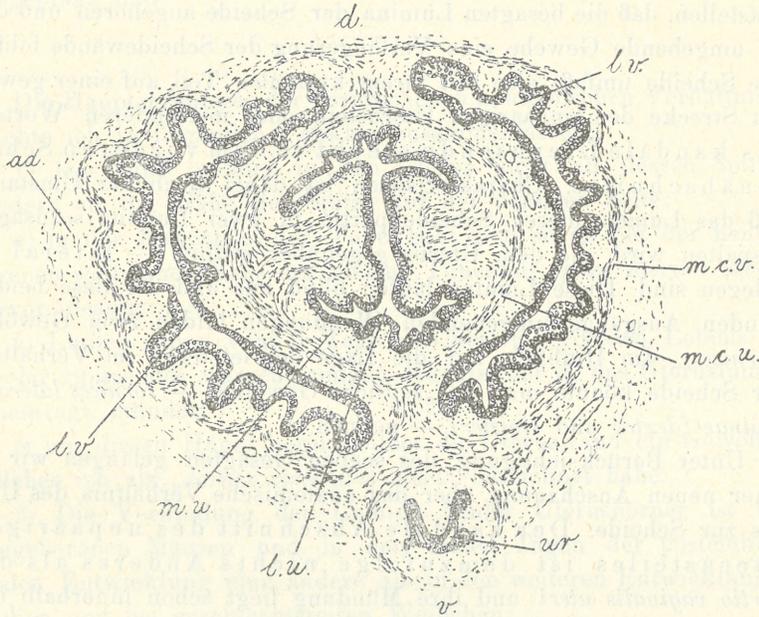


Fig. L. Querschnitt durch die Gegend des Überganges des Uterus in die Scheide (definitive Verhältnisse). — *ad.* äußere Scheidenhaut (*adventicia*). — *d.* dorsale Seite. — *l. u.* Uteruslumen. — *l. v.* Scheidenlumen. — *m. c. u.* Ringmuskelschicht des Uterus. — *m. c. v.* Ringmuskelschicht der Scheide. — *m. u.* Schleimhaut des Uterus. — *ur.* Urethra. — *v.* ventrale Seite. — 34-fache Vergr.

an Präparaten, die von einer wenige Stunden nach dem Wurf getöteten Maus stammten, konnte ich feststellen, daß die Lumenform in allen Teilen fortlaufend wieder genau die gleiche war, wie ich sie oben geschildert habe. Abgesehen also von dem Geburtsakt als solchem, ist die Lumenform konstant.

Indem ich nun zur Besprechung der Uterusscheidengrenze selbst übergehe, muß ich noch einmal auf die in den Figg. K und L dar-

gestellten Querschnitte zurückkommen. In diesen Querschnitten springen vor allem je zwei Lumina (*l. v.*) in die Augen, die zu beiden Seiten des Uterus liegen. Diese Lumina stehen zusammen mit dem sie umgebenden Gewebe in inniger Verbindung mit der Uteruswand, mit welcher sie ein homogenes Ganzes bilden. Indem ich wiederum die aufeinanderfolgenden Querschnitte in der Richtung nach dem Schwanz zu einer genauen Prüfung unterzog, konnte ich feststellen, daß die besagten Lumina der Scheide angehören und das sie umgebende Gewebe eine Verlängerung der Scheidewände bildet. Die Scheide umfaßt also mit ihrem kranialen Teil auf einer gewissen Strecke den unpaarigen Uterusteil, oder mit anderen Worten: das kaudale Uterusende steckt in dem vorderen Scheidenabschnitte. Charakteristisch ist dabei noch der Umstand, daß das Lumen dieser Scheidenpartie in zwei Lumina sozusagen gespalten wird, die dem Uterus gegenüber seitlich — lateral — gelegen sind. Diese Lumina laufen blind aus und die diese beiden blinden Ausgänge umgebenden Wandungen bilden zwei Gewölbe (*fornices*). Im Hinblick auf die Lage der letzteren im Verhältnis zur Scheide könnte man sie „seitliche Gewölbe“ — *fornices laterales vaginae* (*dexter* und *sinister*) — nennen.

Unter Berücksichtigung des soeben Gesagten gelangen wir zu einer neuen Anschauung über das anatomische Verhältnis des Uterus zur Scheide. Der kaudale Abschnitt des unpaarigen Uterusteiles ist demzufolge nichts Anderes als die *portio vaginalis uteri* und ihre Mündung liegt schon innerhalb der Scheide selbst. Es muß hier noch bemerkt werden, daß sowohl der vaginale Uterusteil als auch die Scheidengewölbe schon bei der neugeborenen weiblichen Maus vorhanden sind.

Was ich über das wechselseitige anatomische Verhältnis des unpaarigen Uterusteiles und der kranialen Scheidenpartie soeben gesagt habe, steht in direktem Widerspruch zu dem, was Sobotta (30) darüber sagt. Dieser Autor gibt nämlich an, daß der vaginale Uterusteil und die Scheidengewölbe ausschließlich nur bei solchen Tieren vorhanden sind, welche einen einfachen Uterus (*uterus simplex*) besitzen, also bei Affen und beim Menschen. „Die Stelle des Muttermundes springt bei allen Säugetieruteris der drei ersten Klassen<sup>1)</sup> nicht in die Scheide vor, d. h. es existiert weder eine

<sup>1)</sup> Sobotta meint hier die drei Klassen von Tieren, welche entweder 1) einen

*Portio vaginalis*, noch ein Scheidengewölbe“. Eine nähere Begründung für diese seine Auffassung gibt Sobotta nicht. Aus den oben angeführten Querschnitten ersieht man indessen zur Genüge, daß, wenn auch die gegenseitige Relation zwischen dem Uterus und der Scheide bei der Maus in den Einzelheiten nicht den Verhältnissen entspricht, die bei Affen und beim Menschen bestehen, sowohl die *Portio vaginalis* als auch die *Fornices* hier ganz deutlich ausgeprägt sind.

Die Hauptergebnisse der besprochenen anatomischen Verhältnisse möchte ich in folgenden Punkten zusammenfassen:

1) Die Tube mündet in den Uterus nicht an dessen Spitze, sondern in der Nähe der Spitze auf der dorsalen Seite;

a) in der Endpartie der Tube hebt sich schon bei der neugeborenen weiblichen Maus der uterine Tubenteil (*pars uterina tubae*) hervor, dessen

b) Lumen schon vom 3. Tage des postembryonalen Lebens ab an der Spitze des warzenförmigen Hügels, der in das Uteruslumen hineinragt, mündet;

c) um diesen Hügel herum bildet die Uteruswand ein Gewölbe, welches ich als „*fornix circularis uteri*“ bezeichnet habe.

2) Die Verbindung der Lumina beider Uterushörner ist bei neugeborenen Mäusen und in den ersten Tagen der postembryonalen Entwicklung eine andere als in den weiteren Entwicklungsstadien und bei geschlechtsreifen Weibchen:

a) bei neugeborenen Weibchen ist die Verbindung beider Lumina zu einem einzigen unvermittelt;

b) bei geschlechtsreifen Weibchen sind dagegen die Lumina beider Uterushörner auf einer ziemlich langen Strecke mittels eines engen Spaltes verbunden, worauf die Lumina sich einander nähern und erst in dem Endabschnitt zu einem einzigen verschmelzen;

c) die Form des Lumens des unpaarigen Uterusteiles (von der Stelle der Verbindung der Lumina beider Uterushörner) ist bei reifen Weibchen konstant.

*Uterus duplex* oder 2) einen *Uterus bipartitus* oder 3) einen *Uterus bicornis* besitzen, wobei unter dem vom Autor untersuchten Material sich auch der weibliche Geschlechtsapparat der Maus befand.

3) Die Endpartie des Uterus springt in die Scheide vor, deren zwei Lumina lateral zum Uterus gelegen sind;

a) dieser Uterusteil kann ebenso wie beim Menschen als der vaginale Uterusteil (*portio vaginalis uteri*) bezeichnet werden;

b) die Wandungen der blind auslaufenden Scheidenlumina bilden zwei lateral zum Uterus liegende Gewölbe: *Fornices laterales vaginae*, und zwar  $\alpha$ ) *Fornix lateralis vaginae dexter* und  $\beta$ ) *Fornix lateralis vaginae sinister*.

## II. Histologischer Bau der Ausführwege des weiblichen Geschlechtsapparates der Maus in gewissen Perioden ihres postembryonalen Lebens.

### 1. Ovarialkapsel (*Bursa ovarica*).

Von allen vier Organen, welche den weiblichen Geschlechtsapparat der Maus bilden, ist in histologischer Beziehung am einfachsten die Ovarialkapsel gebaut. Ihr Bau entspricht nach den Angaben von Bühler (2), Gerhardt (11) und Zuckerkandl (43) im Prinzip vollständig dem Bau des Bauchfells, mit dem sie in anatomischer und in genetischer Hinsicht in innigstem Zusammenhange steht.

Die Wand der Ovarialkapsel wird nämlich von zwei Epithelblättchen gebildet, zwischen denen sich Bindegewebe befindet. Sowohl das Epithel als auch das Bindegewebe sind hier gleichsam die Fortsetzung derselben Gewebe des Bauchfells. In dem definitiven Bindegewebe der Ovarialkapsel liegen zahlreiche und ziemlich bedeutende Blutgefäße, deren Verzweigungen in die Tubenwandungen hineinragen. Schon bei neugeborenen Weibchen finden wir im Prinzip eine derart gebaute Ovarialkapselwand vor, nur mit dem Unterschiede, daß das Bindegewebe noch aus mesenchymatischen Zellen besteht und das Blutgefäßsystem noch sehr schwach entwickelt ist. Schon während der ersten Woche des postembryonalen Lebens wird die Schicht der mesenchymatischen Zellen zu faserigem Bindegewebe differenziert, worauf dann die weiteren Entwicklungsfortschritte nur noch in einem stärkeren Wachstum des ganzen Organs und insbesondere der Blutgefäße bestehen.

In der Lebensperiode der regen Geschlechtstätigkeit erleiden nach den Feststellungen von Sobotta (34) die Wandungen der Ovarialkapsel eine periodische Ausdehnung. Dies ist darauf zurück-

zuführen, daß in dem von diesem Organ umschlossenen Raume sich eine seröse Flüssigkeit befindet, deren Menge vor jeder Ovulation beträchtlich zunimmt. Der Druck der vermehrten Menge der serösen Flüssigkeit verursacht nach Sobotta eine Ausdehnung der Kapselwandungen und das ganze Organ erscheint alsdann als ein verhältnismäßig großes, durchsichtiges Bläschen. Meine Beobachtungen bestätigen Sobotta's Angaben vollständig.

Was dagegen den histologischen Bau der Kapselwandungen anbelangt, so lassen sich irgendwelche Änderungen derselben, die mit der Tätigkeit des Geschlechtsapparates im Zusammenhang stehen, nicht nachweisen.

## 2. Die Tube (der Eileiter) (*Tuba uterina [Fallopii]*).

Der histologische Bau der definitiven Tube der Maus wurde von Sobotta (34) eingehend geschildert. Im Hinblick auf die Unterschiede im Charakter des Epithels, in der Ausbildung der Falten und der Muskelschichten teilt dieser Autor die ganze Tube der Maus in vier Abschnitte ein. Der erste Abschnitt, welcher „unmittelbar in das *Infundibulum*“ übergeht, besitzt hohe, mit einem Flimmerepithel bedeckte Falten. Außerhalb dieses Tubenabschnittes und der Fimbrien tritt das Flimmerepithel innerhalb des Geschlechtsapparates der Maus nirgends mehr auf, was auch später von Gage (10) bestätigt wurde. Zwischen den Zellen dieses Epithels sieht man in gleichen Abständen — um mit den Worten Sobotta's zu sprechen — „freigewordene und ausgequetschte Kerne“, was dem Epithel ein charakteristisches Aussehen verleiht. Die Ringmuskelschicht ist hier sehr schwach entwickelt. Der zweite Tubenabschnitt unterscheidet sich von dem ersten dadurch, daß das die Falten bedeckende Epithel keine Flimmerhaare mehr besitzt und daß seine Zellen höher sind. In dem darauffolgenden dritten Abschnitt nehmen die Falten an Größe sehr rasch ab und fehlen auf einer gewissen Strecke gänzlich. Das Lumen ist hier klein, während die Muskelschichten viel stärker entwickelt sind als in den vorhergehenden Abschnitten. Noch stärker entwickelt sind die Muskelschichten in dem letzten, dem vierten Tubenabschnitt, wo das Lumen wieder etwas weiter wird. In derselben Arbeit gibt Sobotta (34) an, daß bei geschlechtsreifen Weibchen nach der Ovulation („bei der Brunst“) ohne Rücksicht darauf, ob die Eier befruchtet

wurden oder nicht, die Tube auf einer gewissen Strecke eine Ausdehnung ihrer Wandungen erfährt, besonders in dem unmittelbar hinter dem *Infundibulum* liegenden Abschnitte, wodurch die Falten in dem letzteren ganz oder fast ganz verschwinden, während das Epithel vollständig abgeplattet wird. Meine Präparate bestätigen obige Angaben vollständig.

In den Arbeiten anderer Autoren wird noch die Frage der zyklischen Änderungen erörtert, welche innerhalb der Tube im Zusammenhang mit der sekretorischen Tätigkeit des Epithelbelages stattfinden. In bezug auf die Nager wurde diese Frage hauptsächlich von Holzbach (12) und Schaffer (27) bearbeitet; ich selber bin darauf nicht näher eingegangen.

In meinen Beobachtungen bezüglich der Tube der Maus habe ich mein Hauptaugenmerk auf die postembryonale Entwicklung dieses Organs gerichtet. Dieses Problem wurde nämlich meines Wissens bisher noch von keinem der Forscher eingehender bearbeitet.

Bei neugeborenen Weibchen finden wir die Tube im Stadium der Differenzierung ihrer Gewebe vor, welche die künftige Schichtung der Wände der definitiven Tube liefern sollen.

Bei aufmerksamer Betrachtung der aufeinanderfolgenden Schnitte in der Richtung von dem uterinen Tubenteil (*pars uterina tubae*) nach dem Ovarium zu konnte ich feststellen, daß fast  $\frac{3}{4}$  der ganzen Tube des neugeborenen Weibchens als ein Kanälchen von gleichmäßigem, ovalem oder noch mehr gestrecktem Lumen erscheint (Figg. 1 und 2). Wie ersichtlich, ist hier das Lumen mit einem einschichtigen Zylinderepithel ausgekleidet, dessen hohe Zellen mit gestreckt ovalen Kernen keine Flimmerhaare besitzen. Etwas anders stellt sich der übrige Teil der Tube dar (etwa  $\frac{1}{4}$  der ganzen Länge), welcher beim reifen Weibchen das *Infundibulum tubae* bilden soll. Den Querschnitt dieses Teiles sehen wir in Fig. 3 dargestellt, wo sofort der Unterschied in der Lumengestalt in die Augen springt. Wie man sieht, ist die Gestaltung des Lumens durch die abweichende Lagerung des Epithels verursacht; in derselben haben wir bereits die ersten Anlagen für die künftigen Längsfalten der Tubenschleimhaut (*plicae tubariae*) gegeben.

In der Tube der reifen weiblichen Maus sind nach der Feststellung Sobotta's (34) diese Falten unmittelbar hinter den Fimbrien am stärksten entwickelt; darum ist es auch nicht zu verwun-

dern, daß die Anlagen für dieselben am frühesten gerade in diesem Teile zum Vorschein kommen. Hier ist gleichsam der erste Herd, von dem aus die Bildung der Falten mit fortschreitender Entwicklung nach dem mittleren Tubenteil zu fortschreitet. Ein zweiter solcher Herd bildet sich in dem entgegengesetzten Tubenende, der *Pars uterina tubae*, jedoch erst vom dritten Tage des postembryonalen Lebens an. Von hier aus schreitet wiederum allmählich die Faltenbildung nach dem mittleren Tubenteil zu fort. Auf einer gewissen, allerdings nur ziemlich kurzen Strecke des mittleren Tubenteiles bilden sich aber überhaupt keine Falten; darum ist auch im definitiven Status — wie bereits Sobotta (34) hervorhebt — das Lumen hier ganz einheitlich. Es muß hier gleich bemerkt werden, daß in der ganzen Tubenlänge überall dort, wo die Falten überhaupt entstehen, ihre ersten Anlagen bei der Maus in der Dreizahl gebildet werden (Fig. 3: 1, 2, 3). Diese Anlagen entstehen also in derselben Art und Weise wie beim Menschen [Mikucki (20), Wendeler (42)], bei dem nach Mikucki (20) „die primären und gleichzeitig auch ursprünglichen Falten“ (d. h. die ersten Anlagen der definitiven Falten) ebenfalls in der Dreizahl gebildet werden.

Was die Muskeln der Tube anbelangt, so sind sie in der definitiven Gestalt derselben in einigen Abschnitten stärker, in anderen dagegen schwächer entwickelt. [Sobotta (34)]. In dieser Hinsicht bestehen gewisse, wenn auch nicht so bestimmt ausgeprägte Unterschiede in den einzelnen Tubenabschnitten bereits beim neugeborenen Weibchen. In dem uterinen Tubenteile (*pars uterina tubae*) und dem angrenzenden Abschnitte (Fig. 1) sieht man bereits eine ganz deutliche Ringmuskelschicht, während in den übrigen Tubenteilen (Fig. 2 und 3 *a. m.*) erst die Anlage dieser Schicht in Gestalt von einer oder mehreren Reihen gestreckter, konzentrisch zum Lumen gelagerter Zellen zu beobachten ist. Die Kerne dieser Zellen sind von ausgesprochen spindelförmiger Gestalt.

Nach der Peripherie zu sieht man äußerlich von der Muskelschicht (Fig. 1) bzw. ihrer Anlage (Fig. 2 und 3) auf der ganzen Länge der Tube unregelmäßig gelagerte, von außen von einem platten Epithel (*p. e.*) umgebene mesenchymatische Zellen (*m.*). Bei neugeborenen Weibchen gehört diese Schicht mesenchymatischer Zellen zusammen mit dem sie umgebenden Epithel eigentlich der Ovarialkapselwandung (*b. ov.*) an. Erst mit fortschreitendem Wachs-

tum der Tube vollzieht sich in ihrer nächsten Umgebung eine Differenzierung der besagten Schichten zur Serosa und Subserosa (*tunica serosa* und *tunica subserosa*) der definitiven Tube. Beide Membranen sind ungefähr am 7. Tage der postembryonalen Lebens bereits deutlich wahrnehmbar.

Tubenfimbrien gibt es bei neugeborenen Weibchen nicht. Sie beginnen sich erst um den 3. Tag des postembryonalen Lebens zu bilden. Die Flimmerhaare dagegen, die sich bei reifen Weibchen auf dem Epithel eines nur geringen Tubenteiles befinden [Gage (10), Sobotta (34)], bilden sich auch nur auf dem Epithel dieses Teiles. Die Anwesenheit von Flimmerhaaren in der Tube konnte ich mit voller Sicherheit erst am 9. Lebenstage des jungen Weibchens feststellen.

Die allmähliche Differenzierung der Tubenwandungen dauert ungefähr bis zum 31. Tage. Sie vollzieht sich prinzipiell in derselben Weise wie beim Menschen [Mikucki (20), Wendeler (42)]; die geringen Unterschiede decken sich vollständig mit denjenigen, die wir zwischen dem Bau der Tube der reifen Maus und der Frau beobachten. Zwischen dem 21. und dem 28. Tage des postembryonalen Lebens erscheint die Tube der Maus bezüglich ihres Baues bis in die kleinsten Details genau in derselben Gestalt, wie sie Sobotta (34) bei geschlechtsreifen Weibchen beschrieben hat.

### 3. Die Gebärmutter (*Uterus*).

Ebenso wie in physiologischer Hinsicht muß der Uterus der Maus auch bezüglich seiner histologischen Struktur in zwei Abschnitte geteilt werden, von denen der erste von den beiden Hörnern, der zweite von dem übrigen unpaarigen Uterusteil gebildet wird. In physiologischer Beziehung besteht zwischen den beiden Abschnitten ein prinzipieller Unterschied. Während nämlich die Hörner die Funktion der eigentlichen Gebärmutter verrichten, in welcher die Embryonen zur Entwicklung gelangen, findet in dem unpaarigen Uterusteil, d. h. in dem zweiten Abschnitt, niemals eine Implantation von Embryonen statt. Diese Portion dient also einzig und allein als Ausführungsgang des Uterus. Was den histologischen Bau anbetrifft, so besteht keine scharfe Grenze zwischen den beiden Abschnitten, denn der eine Teil geht allmählich in den anderen über. Der Unterschied besteht darin, daß der zweite Abschnitt,

d. h. der unpaarige Uterusteil fast genau so gebaut ist wie die Scheide, was hauptsächlich in dem das Lumen auskleidenden Epithel zum Ausdruck kommt.

Bei der Besprechung des histologischen Baues des Uterus möchte ich lediglich den ersten Abschnitt desselben in Betracht ziehen; den Bau des zweiten Abschnittes werde ich dann zusammen mit dem Bau der Scheide erörtern.

Eine Beschreibung des Baues der Uterushörner bei geschlechtsreifen Weibchen finden wir bei einer ganzen Reihe von Autoren, wie z. B. Duval (6), Sobotta (30, 31), Rathcke (24), Burckhard (3), Kolster (15) und anderen. In allgemeinen Umrissen stellt sich dieser Bau nach den angeführten Autoren folgendermaßen dar:

Das Lumen der Uterushörner ist eng, gewöhnlich exzentrisch gelegen und besitzt eine ganze Reihe von „Ausbuchtungen“ [Sobotta (32, 33, 35, 36), Rathcke (24), Burckhard (3)]. Sowohl das Lumen und seine Ausbuchtungen als auch die Uterusdrüsen sind mit einem hohen Zylinderepithel ausgekleidet, welches nach Duval (6), Sobotta (34) und Gage (10) niemals mit Flimmerhaaren versehen ist, während nach Rathcke (24) während der Brunst Flimmerhaare auf dem Epithel zum Vorschein kommen. Um auf diese Frage nicht mehr zurückzukommen, möchte ich hier gleich bemerken, daß ich mich der ersteren Ansicht anschließe, denn weder in der Brunstperiode noch in anderen Zeiten konnte ich Flimmerhaare im Uterus entdecken. Die Uterusdrüsen erscheinen in Gestalt von langen, spiral gewundenen Röhrechen, die mit einem Zylinderepithel ausgekleidet sind. Unter dem Epithel liegt das Bindegewebe der Schleimhaut, welche zahlreiche Leukocyten [Sobotta (30), Rathcke (24), Burckhard (3), Kolster (15)] und die zum ersten Male von Kolster (15) beschriebenen pigmenthaltigen Zellen („gelblich bis braun pigmentierte Zellen“) enthält. Die Schleimhaut wird unmittelbar von einer Schicht von Ringmuskeln umgeben (*muscularis circularis*), die einen kompakten Ring um dieselbe bilden (Sobotta [30, 31]). Außerhalb dieses Ringes liegt das Bindegewebe, welches zahlreiche und große Gefäße enthält. Es ist dies nach Sobotta (30, 31) die Subserosa (*stratum subserosum*), welche von anderen Autoren als *stratum vasculare* bezeichnet wird. Weiter nach außen liegt eine Schicht von Längsmuskeln (*muscularis longitudinalis*).

lis), welche bei ausgereiften Weibchen an Stärke die Ringmuskelschicht übertrifft [Sobotta (30, 31)]. Schließlich umgibt den Uterus von außen, der Längsmuskelschicht direkt anliegend, die Serosa (*stratum serosum*), welche auf der einen Seite des Horns in das *Ligamentum latum* übergeht.

Auf die Literaturangaben hinsichtlich der Veränderungen der Uteruswand während der Gravidität und des Puerperiums gehe ich nicht weiter ein und möchte nur die wichtigsten Punkte bei der Besprechung der einzelnen Fragen anführen.

Indem ich nun zur Besprechung meiner eignen Beobachtungen übergehe, will ich mit der Darstellung der postembryonalen Entwicklung des Uterus beginnen. Dabei möchte ich hier gleich vorausschicken, daß alle in der Taf. XI. (Fig. 4 bis Fig. 13 inkl.) dargestellten Querschnitte unter derselben Vergrößerung gezeichnet sind. Wir können also aus denselben gewissermaßen Rückschlüsse auf die allmählich fortschreitenden Änderungen bzw. über die Schwankungen in der Stärke des Uterus in den verschiedenen Stadien der postembryonalen Entwicklung resp. in gewissen Perioden des Geschlechtslebens der Weibchen ziehen.

Bei neugeborenen Weibchen (Fig. 4) erscheint jedes Uterushorn in Gestalt eines Röhrchens, welches in seiner ganzen Länge ein enges, gänzlich homogenes Lumen besitzt. Wie aus Fig. 14 (*c. e.*) bei einer stärkeren Vergrößerung zu ersehen ist, ist dieses Lumen mit einem einschichtigen Zylinderepithel ausgekleidet. Die Kerne der Epithelzellen sind groß und etwas gestreckt; sie liegen parallel zur Längsachse der Zellen und sind gewöhnlich etwas nach der Basis der Zelle zu verschoben. Flimmerhaare besitzt das Epithel nicht.

Unter dem Epithel (Fig. 14) sehen wir eine aus Bindegewebszellen (*b*) bestehende Schicht. Die Kerne dieser Zellen sind ziemlich groß und bläschenförmig. Die Grenzen der Zellen selbst sind an meinen Präparaten nicht zu sehen.

Hinter dieser Schicht in der Richtung nach der Peripherie zu sieht man eine Reihe konzentrisch zum Lumen gelagerter Zellen (*a. m.*) mit langgestreckten Kernen. Die Lage dieser Zellen und die Form ihrer Kerne deuten auf die beginnende Differenzierung der Ringmuskelschicht (*muscularis circularis*). Unter dieser Muskelschichtanlage sieht man noch Bindegewebszellen, jedoch nur noch in unbeträchtlicher Menge. Von außen wird die Uteruswand vom Epithel der Serosa (*st. ser.*) umgeben. In der Uteruswand sieht man

noch, und zwar in ihrer ganzen Stärke mit Ausnahme des das Lumen auskleidenden Epithels, winzige kapillare Blutgefäße. Lymphgefäße gibt es nicht — wenigstens vermochte ich deren Anwesenheit an der Hand meiner allerdings nicht injizierten Präparate nicht nachzuweisen.

Uterusdrüsen sind bei neugeborenen Weibchen gleichfalls nicht vorhanden.

Wie aus obigem zu ersehen ist, befindet sich also die Uteruswand des neugeborenen Weibchens in bezug auf ihre histologische Differenzierung noch auf einer sehr niedrigen Entwicklungsstufe. Doch bereits am 7. Lebenstage des jungen Weibchens sehen wir beide Muskelschichten (*muscularis circularis* und *muscularis longitudinalis*) total differenziert. Zwischen den beiden Schichten tritt auch schon ganz deutlich die Subserosa (*stratum subserosum*) hervor. Somit hätten wir jetzt bereits alle hauptsächlichsten Schichten, welche die definitive Uteruswand bilden, ganz deutlich ausgebildet. Und zwar sind es: 1) die Schleimhaut: *mucosa uteri*, 2) die Ringmuskelschicht: *muscularis circularis*, 3) die Subserosa: *stratum subserosum*, 4) die Längsmuskelschicht: *muscularis longitudinalis* und 5) die Serosa: *stratum serosum*. Überdies sieht man, daß bis zum 7. Tage, von welchem der Querschnitt in Fig. 5 her stammt, das Uterushorn an Stärke zugenommen hat, wobei das schon mehr kreisförmige Lumen bedeutend weiter geworden ist. In seiner ganzen Länge ist es noch völlig homogen. In der ersten Hälfte des 8. Tages kann man beobachten, daß die Umrisse des Lumens, wie aus Fig. 6 zu ersehen ist, unregelmäßig-zackig geworden sind. Es bilden sich in demselben feine Ausbuchtungen, die mit ihren blinden Enden nach der Peripherie zu orientiert sind. Bei genauerer Betrachtung der Uterusschnitte vom Ende des 8. Tages und vom 9. Tage kann man feststellen, daß diese unregelmäßige Gestaltung des Lumens in der Entstehung der Anlagen für die künftigen Gebärmutterdrüsen seinen Grund hat. Die allerersten Anlagen derselben bilden sich nämlich bereits in der ersten Hälfte des 8. Tages. Sie erscheinen in Gestalt von trichterförmigen Einstülpungen des Epithels (*stratum epitheliale*) in das Bindegewebe der Schleimhaut (*membrana propria mucosae*). In dem der Bildung dieser Anlagen unmittelbar vorausgehenden Stadium begegnet man in den Zellen des das Uteruslumen auskleidenden Epithels zahlreiche Mitosen. Bei der Entstehung der Anlagen für die künftigen Uterusdrüsen ist also eines der Haupt-

momente die starke Vermehrung der Zellen des Epithels, welches die besagten Einstülpungen in das Innere des Bindegewebes bildet. Im Verlauf der weiteren Entwicklung trifft man Mitosen auch innerhalb der bereits gebildeten Einstülpungen an, aus denen durch weiteres selbständiges Wachstum lange Röhren mit engem Lumen entstehen. Schon nach 24 Stunden, d. h. am 9. Tage beginnen die Drüsenröhren spirale Windungen zu bilden, was aus den charakteristischen Bildern hervorgeht, welche die Querschnitte bieten. In diesem Stadium sind die Kerne der die Drüsenröhren auskleidenden Zellen stark nach der Zellenbasis zu verschoben. Dieselbe Lage der Kerne verbleibt auch noch in den Zellen der definitiven Drüsen und ist für dieselben stets äußerst charakteristisch. Dabei sind diese Kerne hier im Gegensatz zu den langgestreckten Kernen der das Uteruslumen auskleidenden Zellen von ausgesprochen runder Gestalt.

Das nächstfolgende Moment in der postembryonalen Entwicklung des Uterus ist das Auftreten von Lymphgefäßen innerhalb seiner Wandungen. Die Gegenwart von Lymphgefäßen innerhalb der Uteruswandungen konnte ich bei den Weibchen auf Grund meiner, wie oben erwähnt, nicht injizierten Präparate erst nach 14-tägigem postembryonalem Leben konstatieren. Sie erscheinen in Gestalt von engen, mit Endothel ausgekleideten Spalten, welche innerhalb der Subserosa zwischen der Längs- und der Ringmuskelschicht liegen. Bei der Betrachtung des Baues der Uteruswandungen bis zum Augenblick des Eintritts der ersten Trächtigkeit begegnete ich jedoch niemals Lymphgefäßen innerhalb der Schleimhaut. Die Verhältnisse liegen hier also anders als bei einer ganzen Reihe von Säugetieren mit Einschluß des Menschen. Von dem Augenblick des ersten Auftretens dieser Gefäße an wachsen dieselben außerordentlich langsam, wenn auch konstant, bis zum Eintritt der ersten Trächtigkeit. Die Hauptperiode ihres außerordentlich starken Wachstums ist aber wahrscheinlich die Zeit der ersten Gravidität. Wenn wir nämlich den Uterus einer geschlechtsreifen Maus vor der ersten Trächtigkeit (Fig. 9 oder 10) mit demjenigen eines Weibchens, welches bereits getragen hatte, vergleichen (Fig. 12 oder 13), so springt uns sofort der bedeutende Unterschied in der Zahl und Größe der Lymphgefäße (*v. l.*) in die Augen. Auf diese Verhältnisse werden wir übrigens am Ende dieses Abschnittes noch einmal zurückkommen.

Nach dem Erscheinen der Lymphgefäße finden wir also innerhalb der Uteruswandungen alle Grundelemente, aus denen sich die letzteren zusammensetzen. Die weitere Entwicklung der Uterushörner besteht eigentlich nur noch in dem weiteren Wachstum sowohl ihrer einzelnen Bestandteile als auch des Ganzen.

In Fig. 15 sehen wir ein Bild des Querschnittes, auf welchem bereits alle Elemente der Wandung des definitiven Uterus vertreten sind, wie er des öfteren von verschiedenen Autoren [Burckhard (3), Kolster (15), Sobotta (30, 31), Rathcke (24) und anderen] beschrieben worden ist.

Eine Zeitlang vor dem Eintritt der ersten Ovation, ungefähr vom 30. Tage des postembryonalen Lebens ab, läßt sich indessen in dem das Uteruslumen auskleidenden Epithel eine starke Wucherung der Zellen wahrnehmen. Dieser Prozeß führt allmählich zu bedeutenden Änderungen in dem Bau der Schleimhaut und demzufolge auch in der Gestaltung des Lumens der Uterushörner. Infolge seiner außerordentlich starken Wucherung dringt das Epithel in das Innere des Bindegewebes der Schleimhaut ein und verursacht dadurch eine starke Faltenbildung in derselben. Bevor dieser Prozeß einsetzt, ist das Lumen der Uterushörner zwar unregelmäßig, jedoch in der ganzen Länge fast völlig homogen und erscheint im Querschnitt in der Gestalt, wie sie Fig. 7 zeigt. Dieser Querschnitt rührt von einer Maus her, welche am 28. Tage nach der Geburt getötet wurde. Die Form des Lumens ist selbstverständlich in der ganzen Hornlänge nicht überall genau die gleiche wie in der beigefügten Figur. Abweichungen, wenn sie auch noch so geringfügig sind, begegnet man fortwährend. Wenn wir jedoch den Uterus vom 30. Tage bis zum Eintritt der ersten Trächtigkeit betrachten, so bemerken wir außerordentlich frappante Änderungen der Querschnittbilder. In Fig. 8 haben wir den Querschnitt eines Uterushornes vom 40. Tage (d. h. 2 Tage vor der ersten Ovation) vor uns. Die Schleimhaut zeigt hier eine ungemein starke Faltenbildung, während das Lumen infolge der nach allen Richtungen orientierten Ausbuchtungen stark verzweigt ist. Mitunter bilden sich sehr große Ausbuchtungen, welche parallel zum eigentlichen Uteruslumen laufen. Auf Querschnitten liefern sie alsdann — wie beispielsweise in Fig. 9 — ein scheinbares Bild eines zweiten Lumens. Hätten wir in diesem Falle nur diesen einen Schnitt vor uns, so wäre es uns direkt unmöglich zu entscheiden, ob es zwei Lumina sind oder

nicht. In Wirklichkeit ist das mit dem Buchstaben *l* bezeichnete das eigentliche Lumen, das mit *z* bezeichnete dagegen die blind auslaufende Ausbuchtung, wovon ich mich durch fortlaufende Betrachtung der aufeinander folgenden Schnitte überzeugen konnte.

Mitunter begegnet man wiederum auf einer gewissen Strecke solche Querschnitte, wie sie Fig. 10 zeigt, wo ein ungemein stark erweitertes, homogenes Lumen zu sehen ist. Der Grund dafür ist hier wieder in einer starken Wucherung des Epithels zu suchen, nur mit dem Unterschiede, daß die Wucherung hier offenbar über die ganze Fläche ganz gleichmäßig verlief, wodurch auch eine gleichmäßige Erweiterung des ganzen Lumens verursacht wurde.

Wenn man eine vollständige Serie von Schnitten des ganzen Uterushornes verfolgt, so trifft man meistens Bilder von der Art, wie sie die Figg. 8 und 9 darstellen, seltener dagegen solche, wie sie Fig. 10 zeigt.

Es muß hier gleich hervorgehoben werden, daß die Erscheinung der Vergrößerung des Uteruslumens allgemein und konstant ist, denn ich beobachtete sie bei allen Weibchen während der ersten Brunstperiode. Bei Weibchen, die nicht befruchtet wurden, konnte ich sie noch 6 Tage nach der ersten Ovulation beobachten.

In Anbetracht der soeben angeführten Tatsachen drängt sich uns sofort die Frage auf: welche Bedeutung kann wohl der obigen Erscheinung zukommen? Die Antwort darauf will ich später zu geben versuchen. Jetzt will ich im weiteren Verfolg unseres Themas den Bau der Uterusschleimhaut nach überstandener Gravidität, und zwar während des Puerperiums und in den darauffolgenden Perioden darstellen. Zum besseren Verständnis der dabei vor sich gehenden Erscheinungen möchte ich kurz daran erinnern, wie sich die allgemeine Struktur der Gebärmutter während des Endstadiums der Trächtigkeit darstellt.

Wie aus den Arbeiten verschiedener Autoren [D u v a l (6), T a f a n i (40), S o b o t t a (34, 33, 32) u. a.] bekannt ist, dauert die Trächtigkeit bei der Maus kaum 21 Tage, die Entwicklung und das Wachstum der Embryonen schreitet also außerordentlich rasch fort. In der zweiten Hälfte der Trächtigkeit werden die Uteruswände in der Umgebung eines jeden Embryos sehr stark gespannt, wovon die von D'Erchia (7) angegebenen Figuren (Textfiguren 22 und 26) oder die der Rathke'schen (24) Arbeit beigelegten

Abbildungen (Figg. 3 und 5 auf Taf. XI) einen Begriff geben. Die Spannung der die Uteruswandungen bildenden Schichten ist dort ungemein stark, aus diesem Grunde ist auch die Oberfläche der Schleimhaut völlig glatt und die Epithelzellen werden fast gänzlich abgeplattet. Sobald jedoch die Embryonen während des Wurfs aus dem Uterus herausbefördert worden sind, tritt eine starke Kontraktion der Wandungen der Uterushörner ein, was eine außerordentlich starke Faltenbildung in der Uterusschleimhaut zur Folge hat [Burckhard (4), Duval (6), Rathcke (24), Strahl (38)]. Die Epithelzellen erlangen dann ihre ursprüngliche zylindrische Gestalt wieder. Das Bild eines Querschnittes des Uterus 3—6 Stunden nach dem Wurf zeigt Fig. 11, wo die vom Epithel durch Placentaabklebung entblößte Stelle (*pl.*) wahrnehmbar ist. Auf die sich während des Puerperiums an der Placentarstelle abspielenden Vorgänge gehe ich hier nicht näher ein, da diese Erscheinungen bereits von Strahl (38), Rathcke (24) und Burckhard (4) beschrieben wurden. Eine so starke Faltung der Schleimhaut, wie sie in Fig. 11 vorhanden ist, sehen wir außer dieser Periode niemals. Ich möchte hier gleich daran erinnern, daß nach den Feststellungen von Tafani (40) und Sobotta (34) bei der Maus schon an demselben Tage, an welchem der Wurf stattfindet, auch die Ovulation eintritt, so daß das Weibchen sich sogleich in der Brunstperiode befindet. An diesem Tage kann also auch die Befruchtung stattfinden und schon nach vier Furchungstagen wird das Ei in der Uteruswand implantiert. Möglich ist dies bei der Maus aus dem Grunde, weil, wie wir aus den Arbeiten von Burckhard (4), Rathcke (24) und Strahl (38) wissen, die eigentlichen puerperalen (regenerativen) Prozesse bereits am 4. Tage nach dem Wurf fast beendet sind. In dieser Zeit verschwinden allmählich die Schleimhautfalten und der ganze Uterus nimmt an Volumen beträchtlich ab. Wenn wir des weiteren solche Weibchen untersuchen, welche nach dem Wurf zur Kopulation nicht zugelassen wurden, so sehen wir, daß die Abnahme des Uterusvolumens auch noch nach der eigentlichen Puerperalperiode immer weiter fortschreitet. Der Uterus erleidet eine Art von Involution, welche ihr Maximum zwischen dem 7. und dem 12. Tage nach dem Wurf erreicht (Fig. 12). Der hier dargestellte Querschnitt eines Uterushornes ist  $7\frac{1}{2}$  Tage post partum aufgenommen.

Was die Schleimhaut anbelangt, so ist sie in der ganzen Länge

des Uterushornes, von dem der Querschnitt in Fig. 12 stammt, vollständig glatt, und das Lumen weist keine Ausbuchtungen auf.

Verfolgen wir weiter den Bau des Uterus, nachdem er den Höhepunkt der Involution erreicht hat, so können wir feststellen, daß er gleichsam von neuem allmählich zu wachsen beginnt, um schließlich während der nächsten Brunstperiode ungefähr die beispielsweise aus Fig. 13 ersichtlichen Dimensionen und Gestalt zu erlangen. Noch mehr Beachtung verdient, daß hier wieder die Schleimhaut stark gefaltet und das Lumen durch Ausbuchtungen stark verzweigt ist. Dieser Querschnitt stammt von einem 22 Tage nach dem Wurf, also 1 Tag nach der Ovulation getöteten Weibchen. Die Erscheinung, die wir hier beobachten, ist ganz analog derjenigen, die wir während der ersten Brunstperiode gesehen haben. Auch die Ursache ist dieselbe. Durch Beobachtung der Übergangsstadien konnte ich nämlich feststellen, daß ungefähr zwischen dem 12. und dem 15. Tage nach dem Wurf die Zellen des das Uteruslumen auskleidenden Epithels stark zu wuchern beginnen. Die unmittelbare Folge davon äußert sich schon nach einigen Tagen in der Faltung der Schleimhaut und der Bildung von Ausbuchtungen wie in Fig. 13. Wir gelangen somit zu der Schlussfolgerung, daß vor jeder Brunstperiode, sofern ihr nicht unmittelbar die Gravidität vorausgeht, die Epithelzellen sich energisch vermehren und dadurch eine starke Faltung der Schleimhaut verursachen. Diese Erscheinung wiederholt sich also zyklisch. Es fragt sich nun, welche Bedeutung sie hat. Meiner Ansicht nach handelt es sich hier um eine Ansammlung eines größeren Vorratsquantums an Epithel für die Trächtigkeitsperiode. Dieses Vorratsmaterial schützt nämlich das das Uteruslumen auskleidende Epithel vor dem Platzen, was andernfalls infolge des durch die außerordentlich rasch wachsenden Embryonen ausgeübten Druckes unausweichlich eintreten müßte. Folgt aber auf eine Gravidität unmittelbar die folgende, so ist das nötige Vorratsquantum an Epithel bereits aufgestapelt.

Bei der weiteren Schilderung des Uterusbaues muß ich noch einmal auf die Lymphgefäße zurückkommen, deren Bedeutung und Aufgabe im Uterus der Maus bisher von keinem der Autoren besprochen worden ist. Wie ich bereits oben hervorgehoben habe, wachsen diese Gefäße während der postembryonalen Entwicklung

außerordentlich langsam. Unmittelbar nach dem Wurf dagegen erreichen sie direkt riesige Dimensionen. Daraus kann man schließen, daß ihr stärkstes Wachstum hauptsächlich auf die Periode der ersten Trächtigkeit fällt. In Fig. 15 sehen wir die Querschnitte zweier Lymphgefäße (*v. l.*) aus dem Uterus einer Maus vom dritten Tage nach der ersten Ovulation, Fig. 16 zeigt dagegen unter der gleichen Vergrößerung den Querschnitt eines Lymphgefäßes 6—10 Stunden nach dem Wurf. Sowohl vor als auch nach der Gravidität findet man selbstverständlich Schnitte von verschiedener Größe, darum habe ich zum Vergleich unter den in diesen beiden Perioden beobachteten Querschnitten womöglich die größten gewählt. Schon auf den ersten Blick fällt hier der bedeutende Unterschied in der Größe der beiden Präparate auf. Es muß aber auch gleich bemerkt werden, daß man so großen Lymphgefäßen, wie das in Fig. 16 dargestellte, nur während des Puerperiums begegnet. Nach dem Puerperium gehen sie allmählich zurück, ohne aber je wieder zu der Größe, die sie vor der ersten Trächtigkeit hatten, zurückzukehren. Unter derselben Vergrößerung wie die Figg. 15 und 16 ist auch Fig. 17 aufgenommen, in welcher die Querschnitte zweier Lymphgefäße des Uterus einer Maus zu sehen sind, die 22 Tage nach dem Wurf getötet wurde. Sie sind hier zwar weit kleiner als während des Puerperiums, immerhin aber noch bedeutend größer als vor der ersten Trächtigkeit<sup>1)</sup>.

Schon die Tatsache, daß die Gefäße während des Puerperiums am stärksten entwickelt sind, legt die Vermutung nahe, daß ihre Hauptfunktion gerade auf diese Periode fällt. Die eingehendere Untersuchung der diesbezüglichen Präparate hat auch neue Beweise für die Richtigkeit dieser Vermutung geliefert.

Wie ich bereits oben gesagt habe, liegen die Lymphgefäße bis zum Eintritt der ersten Trächtigkeit ausschließlich in der Subserosa zwischen den beiden Muskelschichten. Innerhalb der Schleimhaut begegnete ich dagegen diesen Gefäßen niemals bis zu jenem Zeitpunkte. Anders verhält sich die Sache während des Puerpe-

<sup>1)</sup> Ich möchte hier noch einmal bemerken, daß ich mich bei der Herstellung meiner Präparate nicht der Injektionsmethode bedient habe. Indessen liefern hier die in Rede stehenden Lymphgefäße (bei Anwendung der üblichen histologischen Methoden) auf den Querschnitten — wie aus den beigegeführten Figuren zu ersehen ist — so klare und charakteristische Bilder, daß über den Charakter derselben nicht der geringste Zweifel bestehen kann.

riums. An Präparaten aus dieser Periode stößt man nämlich auf Bilder, wie sie die Figg. 18 und 19 darstellen. Auf beiden Figuren ist eine ganze Reihe in dem Schnitt getroffener Lymphgefäße (*v. l.*) sichtbar, welche in der Subserosa zwischen den Muskelschichten liegen. In Fig. 18 (2—3 Stunden nach dem Wurf) sehen wir aber überdies noch ein Gefäß (*v. l.*<sub>1</sub>), welches zwischen die gelockerten Fasern der Ringmuskelschicht (*m. c.*) eindringt. Während das eine Ende dieses Gefäßes noch in der Subserosa (*st. v.*) liegt, berührt das andere fast schon die Schleimhaut (*m. u.*). Auf dem zweiten, 6—10 Stunden nach dem Wurf aufgenommenen Querschnitt (Fig. 19) sehen wir schon eine ganze Reihe von Lymphgefäßen (*v. l.*<sub>1</sub>) innerhalb der Ringmuskelschicht und, was noch interessanter ist, wir bemerken hier Lymphgefäße (*v. l.*<sub>2</sub>) sogar schon innerhalb der Schleimhaut. Wenn man die aufeinanderfolgenden Schnitte genau verfolgt, so kann man den Nachweis führen, daß die innerhalb der Muskelschicht und der Schleimhaut liegenden Gefäße mit den in der Subserosa liegenden kommunizieren. Aus der Betrachtung einer sehr großen Menge von Querschnitten habe ich den Eindruck erhalten, als ob die Lymphgefäße in die Muskelschicht und durch diese hindurch in die Schleimhaut direkt mechanisch eingepreßt würden. Und zwar geschieht das infolge der starken Kontraktion der Uteruswände und dann auch dadurch, daß die Ringmuskelschicht unmittelbar nach dem Wurf, aber noch vor dem Eindringen der Lymphgefäße außerordentlich stark gelockert ist. Wir sehen dies sofort, wenn wir die Figg. 18 und 17 miteinander vergleichen.

Sowohl innerhalb der Schleimhaut als auch innerhalb der Muskelschicht ist die Gegenwart der Lymphgefäße nur von sehr kurzer Dauer, sie bleiben dort nur während der ersten zwei Tage des Puerperiums bestehen. Im übrigen ist es bereits am zweiten Tage ziemlich schwer, die Kommunikation dieser Gefäße mit den in der Subserosa liegenden nachzuweisen. Dies mag wohl darauf zurückzuführen sein, daß die Ringmuskelschicht sehr schnell wieder in ihren normalen Zustand zurückkehrt, in welchem sie — wie Fig. 22 zeigt — eine äußerst kompakte Masse bildet. Nach dem dritten Tage des Puerperiums treffen wir in der Schleimhaut nur Spuren von Lymphgefäßen an, am 4. Tage post partum sehen wir sie gar nicht mehr. Es muß also nochmals ausdrücklich betont werden, daß nur während der ersten Hälfte des Puerperiums Lymphgefäße in der Schleimhaut vorhanden sind, daß sie dagegen außerhalb dieser Pe-

riode dort niemals auftreten. Somit fällt die Hauptrolle der Lymphgefäße in der Uterusschleimhaut der Maus auf die Periode des Puerperiums, was wahrscheinlich mit dem Tempo der Regenerationsprozesse im Zusammenhang steht.

Die soeben erörterte Frage der Lymphgefäße bei der Maus ist meines Wissens in der bisherigen Literatur nicht behandelt worden. Doch weisen die Untersuchungen, die den Uterus des Menschen und vieler anderer Säugetiere zum Gegenstand haben, darauf hin, daß die Hauptrolle der Lymphgefäße hier auf die Trächtigkeitsperiode fällt. So hat z. B. Kolster (13, 14, 16) gezeigt, daß bei einer ganzen Reihe von Inceiduatn (Pferd, Rind, Schaf, Schwein, Rothirsch und *Rangifer tarandus*) die Lymphgefäße schon in der ersten Brunstperiode sich innerhalb der Uterusschleimhaut befinden und daß sie bei diesen Tieren ein besonders starkes Wachstum während der Trächtigkeit erfahren. Aus diesem Grunde schreibt auch dieser Autor den Lymphgefäßen eine nicht unbedeutende Rolle in denjenigen Prozessen zu, welche auf die Ernährung der im Uterus sich entwickelnden Embryonen gerichtet sind („in der Embryotrophe“). Aber auch außerhalb der Graviditätsperiode treten die Lymphgefäße innerhalb der Schleimhaut konstant sowohl bei den angeführten Tieren als auch beim Menschen auf. Bei der Maus sehen wir also eine gewisse Abweichung von der für eine ganze Reihe anderer Säuger gültigen Regel.

#### 4. Die Scheide (*Vagina*).

Die Scheide kommuniziert bekanntlich mit der Außenwelt unmittelbar. Diese Kommunikation ist aber bei der Maus nicht beständig, vielmehr öffnet sich nach den Feststellungen von Sobotta (34) bei geschlechtsreifen Weibchen die Scheidenmündung nur für eine kurze Zeit vor der Ovulation, um bald nach der Ovulation für die ganze Trächtigkeitsperiode wieder zu verwachsen. Wie aus meinen Präparaten hervorgeht, ist auch bei neugeborenen Weibchen die kaudale Scheidenpartie unzugänglich, welcher Zustand während der ganzen Periode der postembryonalen Entwicklung anhält. Ihre Mündung öffnet sich erst kurze Zeit vor der ersten Ovulation und bleibt während der ganzen Brunstperiode offen. Außerhalb der Brunstperiode kann man somit von der Scheide als einem Kanal mit Innenlumen füglich nur in bezug auf ihren oberen Teil spre-

chen. In diesem Teil muß man ferner zwei Abschnitte unterscheiden, und zwar: 1) den Abschnitt, der den Uterus umfaßt und der, wie wir aus dem ersten Kapitel wissen, zwei Lumina besitzt, und 2) den mittleren, längsten Abschnitt, welcher sich von der Uterusmündung bis zu derjenigen Stelle erstreckt, von welcher ab die Unzugänglichkeit der Scheide beginnt. Dieser zweite Abschnitt bildet sozusagen den Scheidenstamm, welcher stets und beständig ein deutliches, einfaches Lumen aufweist.

Durch Beobachtung der fortschreitenden Entwicklung der Scheide in ihrer ganzen Länge habe ich festgestellt, daß derjenige mittlere Teil, den ich Scheidenstamm nenne, bezüglich der Form seines Lumens eine ganze Reihe sehr charakteristischer Änderungen durchmacht. Diese Änderungen sind natürlich auf die Struktur der dieses Lumen bildenden Wände zurückzuführen.

Bei neugeborenen Weibchen (Fig. 20) ist das Lumen des Scheidenstamms eng, im Querschnitt halbmondförmig und in seiner ganzen Länge einheitlich. Schon in den ersten Tagen der Entwicklung wachsen die Scheidenwände sehr schnell, wodurch das Lumen beträchtlich weiter wird und eine rundliche Form annimmt (Fig. 21). In dieser Figur sehen wir den Querschnitt der Scheide einer Maus 7 Tage nach der Geburt (gezeichnet unter derselben Vergrößerung wie der vorhergehende Querschnitt). Diese Form behält das Lumen des Scheidenstamms ungefähr bis zum 14. Lebenstage des Weibchens bei, wobei er sich infolge des weiteren Wachstums der Scheidenwände noch mehr erweitert. Zwischen dem 14. und dem 18. Lebenstage wird das Lumen unregelmäßig, und zwar infolge der nunmehr beginnenden Faltenbildung in den Wänden. Die Falten verlaufen hier längs des ganzen Scheidenstamms; sie verdanken ihre Entstehung dem Umstand, daß die der Scheide benachbarten Organe der gleichmäßigen Ausdehnung der rasch wachsenden Wände im Wege stehen. In Fig. 22 ist ein Querschnitt des Scheidenstamms vom 25., in Fig. 23 ein solcher vom 30. Lebenstage eines jungen Weibchens dargestellt. Aus dem Vergleich dieser Querschnitte ersieht man, daß mit fortschreitendem Wachstum die Scheidenwände eine immer stärkere Faltung und das Lumen immer tiefere Verzweigungen erfahren. Ein solcher Zustand währt ungefähr bis zum 35. Tage des postembryonalen Lebens, worauf dann ziemlich rasch gleichsam eine Glättung dieser zahlreichen Falten eintritt und der Scheidenstamm im Querschnitt ein Bild liefert, wie es in Fig. 24

zu sehen ist. Dieser Querschnitt stammt von einem 43 Tage alten, d. h. geschlechtsreifen Weibchen her, welches vor ungefähr 24 Stunden die erste Ovulation durchgemacht hat. Zur Kopulation wurde jedoch dieses Weibchen nicht zugelassen. Eine solche Gestaltung der Scheidenstammwände, wie wir sie hier (Fig. 24) sehen, tritt schon einige Tage vor der Ovulation ein und hält noch mehrere Tage nach derselben (Brunstperiode) an. Die Struktur der Wände paßt sich hier gleichsam der Lage der benachbarten Organe an, insbesondere der Lage des Rektums (*r.*) und der Urethra (*ur.*). Diese beiden Organe werden nämlich bis zu einem gewissen Grade in den Bereich der Wandungen der Scheide gezogen, welche im Querschnitt ein Bild zweier Paare Ausstülpungen liefert. Die größeren, dorsalen Ausstülpungen (*c. d.*) umfassen lateral den Mastdarm, während die kleineren, ventralen (*c. v.*) die Urethra umfassen. Ich muß hier gleich vorausschicken, daß eine derartige Gestaltung der Scheidenstammwandungen, wie sie auf dem in Fig. 24 dargestellten Querschnitt zu sehen ist, während der ersten Brunstperiode konstant ist und bei allen in dieser Periode untersuchten Weibchen auftritt.

Doch schon 6 Tage nach der ersten Ovulation (Fig. 25) sieht man in der Gestaltung der Scheidenwände eine gewisse Änderung. Das Weibchen, von welchem das Präparat herrührt, wurde zur Kopulation nicht zugelassen. Zwar ist die Grundform, wie sie während der Brunstzeit besteht, erhalten geblieben, jedoch sieht man auch schon größere und kleinere, längs des ganzen Scheidenstamms verlaufende Falten:

Weitere Stadien nach der ersten Ovulation (ohne Befruchtung) habe ich nicht untersucht, ebensowenig habe ich die Trächtigkeitsperiode studiert. Dagegen bin ich den Änderungen im Bau der Scheide von Weibchen, welche getragen hatten, nachgegangen, und zwar vom Augenblick des Wurfs an bis zur nächsten Brunstperiode inklusive.

Unmittelbar nach dem Wurf ist die Form des Scheidenstamms im Prinzip genau die gleiche, wie die zuletzt beschriebene vom 6. Tage nach der ersten Ovulation. Ich kann also davon Abstand nehmen, eine besondere Figur hier anzugeben, da Fig. 25 fast völlig den aus dieser Periode stammenden Querschnitten entspricht. Die Faltung der Wände ist hier nur noch etwas deutlicher ausgeprägt. Es muß noch bemerkt werden, daß die Grundform, die wir wäh-

rend der ersten Brunstperiode gesehen haben, auch hier erhalten ist. Meine Untersuchung der Scheidenstruktur bestätigt also die von Tafani (40) und Sobotta (34) auf anderem Wege festgestellte Tatsache, daß das Weibchen unmittelbar post partum sich in der Brunstperiode befindet.

Wird nun das Weibchen nach dem Wurf zur Kopulation nicht zugelassen, so beobachten wir bezüglich der Scheide eine analoge Erscheinung, wie wir beim Uterus gesehen haben, und zwar vollzieht sich auch hier eine allmähliche Involution des ganzen Organs. Dies kommt hauptsächlich in dem histologischen Bau des das Scheidenlumen auskleidenden Epithels zum Ausdruck, doch will ich Näheres darüber erst weiter unten berichten. Am weitesten vorgeschritten ist die Involution der Scheide, ähnlich wie diejenige des Uterus, zwischen dem 7. und 12. Tage nach dem Wurf. Dies läßt sich schon bei einer makroskopischen Betrachtung dieses Organs feststellen. Einen Querschnitt des Scheidenstamms aus dieser Periode sehen wir in Fig. 26, welche im Vergleich mit den Figg. 24 und 25 ein gänzlich abweichendes Gesamtbild bietet. Auch möchte ich gleich bemerken, daß die Figg. 20 bis 27 inkl. alle in gleicher Vergrößerung gezeichnet sind. Ein Vergleich der Fig. 26 mit den Figg. 24 und 25 zeigt also ganz deutlich die starke Reduktion und die beträchtlichen Änderungen in der allgemeinen Gestaltung, welche der Scheidenstamm während der Involutionsperiode erleidet.

Verfolgen wir nun weiter den Bau des Scheidenstamms nach dem Maximum der Involution, so sehen wir, daß derselbe gleichsam von neuem allmählich wieder zu wachsen beginnt, um schließlich während der neuen Brunstperiode die aus Fig. 27 ersichtliche Form und Dimension zu erlangen. Dieser Querschnitt stammt von einer Maus her, welche 22 Tage nach dem Wurf, also einen Tag nach der Ovulation getötet wurde. Der Bau der Scheidenstammwandungen ist hier fast identisch mit demjenigen, den wir während der ersten Brunst in Fig. 24 gesehen haben; die geringen Unterschiede kommen hier nicht in Betracht.

Mithin erreicht der Scheidenstamm während jeder Brunst, ohne Rücksicht darauf, ob derselben eine Trächtigkeit vorausgegangen ist oder nicht, das Maximum seiner Entwicklung, was — wie wir gesehen haben — schon in dem Gesamtbilde der Querschnitte (Figg. 24, 25 und 27) sehr deutlich zum Ausdruck gelangt. Während aber in denjenigen Fällen, in wel-

chen der Brunst die Trächtigkeit unmittelbar vorausgegangen ist, die Scheidenwände etwas gefaltet sind (Fig. 25), sind sie in allen anderen Fällen fast vollständig glatt. Des weiteren haben wir auch gesehen, daß in einer gewissen Periode der Scheidenstamm eine weitgehende Involution erleidet (Fig. 26). Dabei liegt es auf der Hand, daß zwischen der Periode der höchsten Entwicklung und derjenigen der stärksten Involution Übergangsstadien existieren, welche diese beiden Kulminationsperioden miteinander verbinden.

Bezüglich einer ganzen Reihe von Säugetieren haben Moreau (21), Salvioli (26), Retterer (25), Lataste (18)<sup>1)</sup> und Königstein (17) dargetan, daß das Epithel, mit welchem das Scheidenlumen ausgekleidet ist, im Geschlechtsleben reifer Weibchen zyklisch wiederkehrende Änderungen erfährt. Wie aus den oben angeführten Tatsachen hervorgeht, erstreckt sich diese Zyklizität auch auf den allgemeinen Bau des Scheidenstamms. Es zeigt sich dabei — was ich hier nur nebenbei bemerken möchte — daß die zyklische Veränderlichkeit, die in dem allgemeinen Aussehen der Scheide zum Ausdruck kommt, in innigem Zusammenhange steht mit den Umwandlungen, welche das Epithel erleidet.

Von den oben zitierten Autoren haben Moreau (21) und Salvioli (26) zuerst darauf hingewiesen, daß das Epithel, welches die Scheide auskleidet, bei gewissen Tieren (u. a. bei der Maus) nach Maßgabe der sexuellen Funktionen alteriert wird. Während wir nämlich in einigen Perioden dort ein mehrschichtiges Pflasterepithel sehen, ist es wiederum zu anderen Zeiten als Schleim sezernierendes Zylinderepithel vorhanden. Später befaßten sich mit dieser Frage Retterer (25) und Lataste (18) und zuletzt auch Königstein (17). Ohne auf die näheren Details ihrer Untersuchungsergebnisse einzugehen, will ich nur feststellen, daß bezüglich des allgemeinen Verlaufs der Änderungen, welche das Epithel der Nager (die uns hier am meisten interessieren) erleidet, die Ansichten dieser Autoren miteinander stimmen. Danach ändert sich während des Geschlechtslebens der Weibchen das Scheidenepithel fortwährend und zyklisch („rhythme vaginal“), indem es in zwei Grundformen auftritt: 1) als vielschichtiges, verhorntes Pflasterepithel (Epidermis) und 2) als geschichtetes, Schleim sezernierendes Zylinderepithel

<sup>1)</sup> Die Arbeiten von Moreau, Salvioli, Retterer und Lataste waren mir nur aus den Angaben Königstein's (17) und aus zwei Referaten bekannt.

(„verschleimtes Zylinderepithel“); zwischen diesen beiden Grundformen besteht natürlich eine ganze Reihe von Übergängen. Obige Tatsachen beziehen sich selbstverständlich auf geschlechtsreife Tiere, bei denen der besagte Scheidenrhythmus — „rhythme vaginal“ — den allgemeinen Geschlechtsrhythmus — „rhythme génital“ — begleitet.

In meinen Untersuchungen über den histologischen Bau der Scheide habe ich außer den mit dem Geschlechtsleben der Weibchen in Verbindung stehenden Perioden auch die postembryonale Entwicklung berücksichtigt.

Die Wandungen der definitiven Scheide bestehen aus drei Schichten, und zwar 1) aus der Schleimhaut (*stratum mucosum*), 2) der Ringmuskelschicht (*muscularis circularis*) und 3) der äußeren Bindegewebshaut (*tunica fibrosa* oder *adventicia*). Alle drei Schichten sind bereits in der Scheidenwand des neugeborenen Weibchens auf der ganzen Länge dieses Organs vorhanden. Während aber die zwei letzten Schichten zur Zeit der postembryonalen Entwicklung eigentlich nur noch weiter wachsen, erleidet die erste Schicht, d. h. die Schleimhaut, außerdem noch eine ganze Reihe struktureller Änderungen.

In der Schleimhaut der Scheide werden bekanntlich zwei Schichten unterschieden: 1) die bindegewebige Schleimschicht (*membrana propria mucosae*) und 2) das Epithel (*stratum epitheliale*). Was die Bindegewebsschicht anbelangt, so besteht sie bei neugeborenen Weibchen (Fig. 28) aus rundlichen, sehr dicht gelagerten Zellen, deren Grenzen sehr undeutlich hervortreten. Mit fortschreitender Entwicklung treten die Zellen gleichsam immer weiter auseinander, so daß schließlich bei geschlechtsreifen Weibchen das Bindegewebe wie in Fig. 29 erscheint. Das so gebaute Bindegewebe der Schleimhaut erleidet im späteren Leben keine Änderungen mehr.

Das Epithel der Scheide neugeborener Weibchen besteht aus zwei Schichten zylindrischer Zellen (Fig. 30). Die Kerne dieser Zellen sind oval und liegen parallel zur Längsachse der letzteren. Die zahlreichen Mitosen dieses Epithels zeugen von einer energischen Vermehrung der Zellen, was zur Folge hat, daß schon ungefähr am 3. Tage des extrauterinen Lebens das Scheidenepithel aus mehreren Schichten von Zellen besteht. Dieselben nehmen jetzt eine mannigfaltige, unregelmäßige Gestalt an (Fig. 31). Charakteristisch ist dabei der Umstand, daß die freie Oberfläche dieses

mehrschichtigen Epithels uneben ist, da verschiedene Zellengruppen über die anderen hinaus in das Lumen hineinragen. Daher erscheint auf Querschnitten — wie beispielsweise in Fig. 31 — die Linie der dem Lumen zugewandten Oberfläche wie zerfetzt. In dieser Gestalt sehen wir das Epithel ungefähr vom 3. bis zum 18. Tage des extrauterinen Lebens. Zwischen dem 18. und 25. Tage (Fig. 32) nimmt schon das Epithel die Gestalt eines gewöhnlichen, mehrschichtigen Pflasterepithels mit völlig glatter Oberfläche an. Vom 25. Tage ab tritt aber in demselben eine ganze Reihe von Prozessen ein, welche zu seiner gänzlichen Umgestaltung führen. Vor allem beobachten wir eine Anzahl von Änderungen in den Zellen der obersten, dem Lumen zugewandten Schicht. Aus Fig. 33 ersehen wir, daß die Kerne dieser Zellen kompakter werden, so daß sie sich intensiver färben als die Kerne der darunter liegenden Zellen. Im weiteren Verlauf schrumpfen sie gleichsam immer mehr zusammen, um sich schließlich in dunkle, unregelmäßige, sehr häufig verzweigte Klümpchen zu verwandeln. Auf Präparaten, die mit Eosin vorgefärbt wurden, sieht man um diese Zeit das Protoplasma gewissermaßen allmählich verblassen, indem es den Farbstoff immer schwerer aufnimmt. Die Zellen selbst nehmen sehr rasch an Größe zu, um schließlich die aus Fig. 34 (*muc.*) ersichtliche Gestalt zu erlangen. Durch Färbung der Präparate mit Mucikarmin konnte ich mich überzeugen, daß diese Zellen (*muc.*) von verändertem Aussehen mit Schleim gefüllt sind. Wir hätten es also hier mit einer Umwandlung gewöhnlicher Epithelzellen in Schleimzellen zu tun. Diese Zellen können dann weiter mehrere, unregelmäßig übereinander gelagerte Schichten bilden. Unter dieser nunmehr aus Schleimzellen bestehenden Schicht sehen wir bis zum 30. Tage immer noch dasselbe Pflasterepithel (*pf. e.* in Fig. 34). In der Folgezeit aber, und zwar zwischen dem 30. und 40. Tage des postembryonalen Lebens, erleidet auch dieses Epithel eine Umwandlung, jedoch nicht in Schleimzellen, sondern in die für Säugetiere typische Epidermis. So sehen wir beispielsweise bereits am 40. Tage eine vollständig charakteristische Epidermis (Fig. 35), welche aus 5 Schichten besteht: 1) *stratum cylindricum* (*st. c.*), 2) *stratum spinosum* (*st. s.*), 3) *stratum granulosum* (*st. g.*), 4) *stratum lucidum* (*st. l.*) und 5) *stratum corneum* (*st. cor.*) Am frühesten erscheint das *stratum cylindricum*, worauf die folgenden Schichten eine nach der anderen der Reihe nach gebildet werden. Am spätesten also, nämlich um

den 40 Tag, kommt das *stratum corneum* zum Vorschein, über welchem noch eine Schicht von Schleimzellen (*muc.* in Fig. 35), wenn auch nur kurze Zeit hindurch, lagert. Das *stratum corneum* nimmt aber sehr rasch an Stärke zu, worauf seine obersten Blättchen sich abzuschuppen und abzufallen beginnen. Sobald aber die ersten Corneumschuppen abspringen, muß gleichzeitig mit ihnen auch die darüberliegende Schleimzellenschicht abfallen. Auf diese Weise ist also jetzt das das Scheidenlumen auskleidende Epithel durch eine typische Epidermis vollständig ersetzt. Solch einen Zustand sehen wir ungefähr vom 40. bis zum 43. Lebenstage des jungen Weibchens bestehen. Nun wissen wir aber, daß gerade in diese Zeit die erste Brunstperiode fällt, wo der Scheidenstamm bezüglich seines allgemeinen Baues zum ersten Male den Höhepunkt seiner Entwicklung erreicht (vergl. S. 383 und Fig. 24). Die Tatsache, daß das Epithel, welches das Scheidenlumen auskleidet, während der Brunst in Gestalt der Epidermis erscheint, ist schon von den oben zitierten Autoren [Moreau (21), Lataste (18), Retterer (25), Salvioli (27) und Königstein (17)] berichtet worden. Dabei geben die besagten Forscher an, daß die Epidermis während jeder Brunst auftritt, was ich auf Grund meiner eigenen Präparate nur bestätigen kann. Ich muß jedoch gleich bemerken, daß, sofern einer Brunstperiode die Trächtigkeit unmittelbar vorausgegangen ist, die Epidermis, wenigstens bei der Maus, ein etwas anderes Aussehen hat, als es sonst der Fall ist. Es fehlen nämlich unmittelbar nach dem Wurf in der Scheidenepidermis zwei Schichten, und zwar die Hornschicht (*str. corneum*) und die glänzende Schicht (*str. lucidum*). Dafür sehen wir direkt über dem *Stratum granulosum* eine Schicht von Schleimzellen. Auch will ich noch bemerken, daß ein solcher Bau der Epidermis auch kurz nach jeder Ovulation vorhanden ist [was schon Lataste (18) beobachtet hat]. Unter meinem Material konnte ich diese Tatsache bei einer Maus feststellen, welche 6 Tage nach der ersten Ovulation getötet wurde. Es ist möglich, daß gerade infolge dieses Unterschiedes im Bau der Epidermis auch die allgemeine Gestaltung der Scheidenstammwände verschieden ist. Wir haben nämlich oben (S. 383) gesehen, daß 6 Tage nach der ersten Ovulation die Scheidenstammwände bereits eine geringe Faltenbildung aufweisen (vergl. Fig. 25 mit Fig. 24). Dasselbe betrifft auch, wie ich (S. 383) hervorgehoben habe, die Scheide des Weibchens unmittelbar nach dem Wurf, d. h. in der Brunst-

periode, welcher unmittelbar die Trächtigkeit vorausgegangen war. Man kann also annehmen, daß überall da, wo die Wandungen vollständig glatt sind (Figg. 24 und 27), dies auf die Hornschicht der Epidermis (*stratum corneum*) zurückzuführen ist, welche erstere gewissermaßen ein die Scheidenwände in Spannung erhaltendes Skelett bildet.

Von einer eingehenden Schilderung weiterer Änderungen, welche das Scheidenepithel bei geschlechtsreifen Weibchen in zyklisch wiederkehrenden Perioden erfährt, will ich Abstand nehmen. Die diesbezüglichen Erscheinungen sind nämlich bereits von den oben angeführten Autoren beschrieben worden. Auf einige Punkte möchte ich jedoch wenigstens im allgemeinen hinweisen. Wir haben oben gesehen, daß in dem Scheidenstamm nach dem Wurf eine allmähliche Involution dieses Organs stattfindet. Den Höhepunkt erreicht die Involution zwischen dem 7. und dem 12. Tage nach dem Wurf (Fig. 26). Aus genauen mikroskopischen Beobachtungen geht hervor, daß auch das Epithel, mit welchem das Scheidenlumen ausgekleidet ist, zu dieser Zeit ebenfalls eine Involution erfährt. Und zwar äußert sich dieselbe darin, daß die obersten Epithelschichten eine nach der anderen abgestoßen werden und schließlich zwischen dem 7. und dem 12. Tage nach dem Wurf nur noch zwei Reihen von Zellen verbleiben. Somit entspricht das Maximum der Involution des Epithels dem Maximum der Involution im allgemeinen Bau des Scheidenstamms. Das gleiche gilt, wie wir bereits wissen, von dem Maximum der Entwicklung. Damit gelangen wir schließlich zu der Schlußfolgerung, daß der Zyklus von Änderungen, welcher in dem allgemeinen Bau des Scheidenstamms zutage tritt, in inniger Verbindung steht mit dem Zyklus der aufeinanderfolgenden Änderungen innerhalb des das Scheidenlumen auskleidenden Epithels.

Die bisher besprochenen Tatsachen beziehen sich, was ich des öfteren hervorgehoben habe, ausschließlich auf den mittleren Abschnitt der Scheide, d. h. den Scheidenstamm. Der Vollständigkeit halber müssen wir noch auf die beiden anderen Abschnitte, nämlich den kranialen und den kaudalen Abschnitt, etwas näher eingehen.

Was nun zunächst den kranialen Scheidenabschnitt anbelangt, so wissen wir bereits, daß er zwei Lumina besitzt, welche lateral

zu der unpaarigen Endpartie des Uterus liegen (vergl. S. 364). Bei neugeborenen Weibchen sind diese Lumina homogen und die sie umschließenden Wände vollständig glatt. In der Folgezeit beobachten wir hier, ähnlich wie im Scheidenstamm, ein allmählich fortschreitendes Wachstum dieser Wände, welche schließlich ungefähr am 18. Tage Falten zu bilden beginnen. Einen Querschnitt dieses Scheideteils mit bereits gefalteten Wänden sehen wir in der Textfigur L. Ebenso wie im Scheidenstamm verlaufen auch hier die Falten in der Längsrichtung, erreichen jedoch niemals die Größe wie in dem genannten Teil. In der Regel sind dabei die nach außen gerichteten Wände (Textfig. L.) stärker gefaltet, als die den Uteruswandungen unmittelbar anliegenden. In demselben Verhältnis, wie die Faltung der Wände hier bedeutend schwächer ist, kommen auch die Änderungen im allgemeinen Bau der letzteren hier entsprechend schwächer zur Geltung: im Vergleich mit den Erscheinungen, die wir im Scheidenstamm beobachten konnten, sind dieselben hier geradezu minimal. Was nun die Änderungen anbelangt, welche das das Lumen dieses Teiles auskleidende Epithel durchmacht, so sind sie ihrem Wesen nach dieselben wie im Scheidenstamm. Der Unterschied besteht nur darin, daß sich die diesbezüglichen Prozesse hier im Vergleich mit demjenigen in dem erwähnten Teil gewissermaßen verzögern. Am besten wird dies durch folgendes Beispiel erläutert: Bei einem 40 Tage alten Weibchen finden wir in dem mittleren Teil des Scheidenstamms ein Hornepithel, welches sich bereits abschuppt; in der Nähe des Muttermundes, d. h. in dem kranialen Teile des Scheidenstamms sehen wir über dem *Stratum corneum*, welches noch keine Schuppenbildung zeigt, eine Schicht von Schleimzellen; in demjenigen Scheideteile endlich, welcher den Uterus umfaßt (und um den es sich hier gerade handelt) besteht das Epithel nur aus dem *Stratum cylindricum*, dem *Stratum spinosum* und der Schleimzellschicht, es fehlen hier also noch das *granulosum*, *lucidum* und *corneum*. Ein typisches Hornepithel sehen wir in diesem Scheideteile erst zwei Tage später, also bei Weibchen vom 42. Tage des extrauterinen Lebens.

Was den unteren Scheideteil selbst anbetrifft, so mag die Bemerkung genügen, daß er zu der Zeit, wo er verschlossen ist, ein vielschichtiges Pflasterepithel besitzt, während das Epithel zur Brunstzeit, wo sich hier ein Lumen bildet, als ein vielschichtiges,

flaches Hornepithel erscheint. Sonst sind größere Änderungen in diesem Teile nicht zu beobachten.

Zum Schluß muß ich noch einige Worte dem unpaarigen Uterusteil widmen, dessen Bau mehr demjenigen der Scheide als dem des Uterus entspricht. Dies kommt namentlich darin zum Ausdruck, daß in dem unpaarigen Uterusteil die Drüsen vollständig fehlen und daß das Epithel, welches das Lumen dieses Teiles auskleidet, ebenso beschaffen ist wie in der Scheide, was sich schon bei neugeborenen Weibchen feststellen läßt. Auch haben alle oben beschriebenen Änderungen im Scheidenepithel ihre Gültigkeit für das Epithel dieses Uterusteiles. Nur daß sich der ganze Prozeß der stufenweisen Umgestaltung des Epithels hier im Vergleich mit dem Scheidenstamm noch mehr verzögert als in dem Scheidenabschnitt, welcher diesen Uterusteil umfaßt. Was dagegen den allgemeinen Bau der Wandungen anbelangt, so ist er — wie ich bereits früher (S.363) dargetan habe — bei geschlechtsreifen Weibchen stets konstant.

Die im zweiten Teile der vorliegenden Arbeit mitgeteilten Hauptergebnisse meiner histologischen Untersuchungen lassen sich in folgenden Pnnkten kurz zusammenfassen:

### I. Bursa ovarica (Ovarialkapsel).

Bei neugeborenen Weibchen besteht das Bindegewebe der Ovarialkapselwände aus mesenchymatischen Zellen; das Blutgefäßsystem ist nur schwach entwickelt. Schon während der ersten Woche des postembryonalen Lebens vollzieht sich die definitive Differenzierung des Bindegewebes, so daß die weitere Entwicklung lediglich in dem stärkeren Wachstum der ganzen Ovarialkapsel und der innerhalb ihrer Wandungen liegenden Blutgefäße besteht.

### II. Die Tube.

1) Bei neugeborenen Weibchen stellen sich  $\frac{3}{4}$  der ganzen Tubenlänge als ein Kanälchen mit einheitlichem, ovalem Lumen dar, welches mit einem flimmerlosen, einschichtigen Zylinderepithel ausgekleidet ist. In dem übrigen Viertel der Tube ist das Lumen verzweigt, und zwar infolge der Anwesenheit der Anlagen für die künftigen Längsfalten der Tube (*plicae tubariae*). Es ist dies der erste Herd, von dem aus die Faltenbildung mit fortschreitender

Entwicklung immer weiter nach der mittleren Tubenpartie zu fortschreitet. Ein zweiter solcher Herd entsteht in dem uterinen Tubenteile am 3. Tage des postembryonalen Lebens. Die Anlagen für die Tubenfalten bilden sich ebenso wie beim Menschen auch hier in der Dreizahl.

2) Die Muskelschichten, die Serosa und die Subserosa gelangen auf der ganzen Tubenlänge im Laufe der ersten Woche des postembryonalen Lebens zur allmählichen Entwicklung.

3) Die Fimbrienbildung beginnt ungefähr am 3. Lebenstage des jungen Weibchens, während ich die Gegenwart von Flimmerhaaren erst am 9. Tage feststellen konnte.

4) Die allmähliche Differenzierung der Tubenwandungen dauert ungefähr bis zum 21. Tage; zwischen dem 21. und dem 23. Tage des postembryonalen Lebens erscheint schon die Tube bis in die kleinsten Einzelheiten ihres Baues in ihrer definitiven Gestalt.

### III. Der Uterus.

1) Bei neugeborenen Weibchen erscheinen beide Uterushörner in Gestalt von Röhrchen mit engem und in ihrer ganzen Länge homogenem Lumen. Letzteres ist mit einem hohen Zylinderepithel ausgekleidet, unter welchem eine Schicht von Bindegewebszellen liegt. Hinter derselben befindet sich eine Reihe von Zellen, welche konzentrisch zum Lumen gelagert sind und die die Anlage der künftigen Ringmuskelschicht darstellen. Noch weiter nach der Peripherie zu sehen wir wiederum Bindegewebszellen; schließlich ist die Uteruswand von außen von dem Epithel der Serosa umgeben. In der Uteruswand findet man in ihrer ganzen Stärke, mit Ausschluß des Epithels, winzige kapillare Blutgefäße verstreut. Lymphgefäße sind dagegen nicht vorhanden. Ebenso fehlen die Uterusdrüsen.

2) Die schrittweise Differenzierung der Wandungen der Uterushörner vollzieht sich in nachstehender Reihenfolge: a) Im Laufe der ersten Lebenswoche des jungen Weibchens entwickeln sich die beiden Muskelschichten zu ihrer definitiven Gestalt (*muscul. circularis* und *muscul. longitudinalis*) und zwischen denselben kommt die Subserosa (*stratum subserosum*) deutlich zum Vorschein; b) in der ersten Hälfte des 8. Tages beginnen sich die Uterusdrüsen zu bilden, deren Anlagen in Gestalt von trichterförmigen Einstülpungen des Epithels in das Innere des Bindegewebes auftreten; c) wahr-

scheinlich um den 14. Tag herum erscheinen innerhalb der Subserosa die Lymphgefäße in Form von engen, mit Endothel ausgekleideten Spalten.

Auf diese Weise finden wir nunmehr innerhalb der Uteruswandungen alle wesentlichen Elemente, aus denen dieselben aufgebaut sind. Die weitere Entwicklung der Uterushörner besteht eigentlich nur noch in der Größenzunahme sowohl der einzelnen Bestandteile als auch des Ganzen.

3) Jedoch noch vor der ersten Brunstperiode beginnt das das Uteruslumen auskleidende Epithel sehr stark zu wuchern, wodurch eine starke Faltenbildung in der Schleimhaut verursacht wird. Diese Erscheinung tritt nicht nur vor der ersten, sondern überhaupt vor jeder Brunstperiode zutage, sofern derselben nicht unmittelbar eine Trächtigkeitsperiode vorausgegangen war. Meiner Ansicht nach handelt es sich hier um eine Aufspeicherung eines größeren Vorrates an Epithel für die zu erwartende Trächtigkeitsperiode. Durch dieses Vorratsmaterial wird nämlich das das Uteruslumen auskleidende Epithel vor dem Reißen geschützt, was andernfalls infolge des durch die außerordentlich rasch wachsenden Embryonen ausgeübten Druckes unbedingt stattfinden müßte. Ist aber der Trächtigkeit unmittelbar die vorhergehende vorausgegangen, so ist der Vorrat an Epithel bereits angesammelt.

4) Was die Lymphgefäße anbelangt, so konnte ich feststellen, daß dieselben bei geschlechtsreifen Weibchen am stärksten während des Puerperiums entwickelt sind. Dabei finden sich während der beiden ersten Tage des Puerperiums Lymphgefäße auch innerhalb der Uterusschleimhaut, während sie außerhalb dieser Periode dort niemals auftreten. Ich konstatiere also in dieser Beziehung bei der Maus eine Abweichung von der für eine ganze Reihe anderer Säugetiere gültigen Regel, bei denen die Lymphgefäße innerhalb der Uterusschleimhaut während der Gravidität am stärksten entwickelt sind.

5) Die Wände des unpaarigen Uterusteiles sind in histologischer Beziehung fast genau so gebaut wie die Scheidenwände.

#### IV. Die Scheide.

1) Bei neugeborenen Weibchen sind die Scheidenstammwände bereits aus denselben drei Schichten (*str. mucosum, muscularis circu-*

*laris* und *tunica adventicia*) zusammengesetzt, welche für den Bau der Wandungen der definitiven Scheide charakteristisch sind. Das Scheidenstammlumen ist eng, im Querschnitt halbmondförmig und in seiner ganzen Länge homogen; es ist ausgekleidet mit einem zweischichtigen Zylinderepithel.

2) Im extrauterinen Leben wachsen die Scheidenwände sehr schnell und das Lumen nimmt anfänglich eine annähernd kreisförmige Form an. Zwischen dem 14. und dem 18. Lebenstage des jungen Weibchens tritt eine Längsfaltung der Scheidenwände ein, wodurch ihr Lumen unregelmäßig gezackt und verzweigt wird. Einige Tage vor der ersten Ovulation verschwinden indessen die Falten wieder und die Wände nehmen eine charakteristische Lage ein, indem sie sich bis zu einem gewissen Grade um den Mastdarm und die Harnröhre herumlegen (das Maximum der Entwicklung der Vagina).

3) Gleichzeitig mit den Änderungen in der allgemeinen Gestaltung des Scheidenstamms machen sich auch Änderungen innerhalb des das Lumen auskleidenden Epithels selbst bemerkbar: das zweischichtige Zylinderepithel (wie es bei neugeborenen Weibchen vorhanden ist) verwandelt sich in ein mehrschichtiges Pflaster-, darauf in ein Schleimepithel und schließlich, unmittelbar vor der Ovulation, in ein Epithel, welches hinsichtlich seines Baues vollständig der Epidermis entspricht.

4) Bei geschlechtsreifen Weibchen erleidet der Scheidenstamm bezüglich der allgemeinen Gestaltung seiner Wandungen zyklische Veränderungen. Das Maximum seiner Entwicklung erreicht der Scheidenstamm zur Zeit einer jeden Brunst, und zwar ohne Rücksicht darauf, ob derselben eine Trächtigkeitsperiode vorausgegangen ist oder nicht. Das Maximum der Involution fällt dagegen stets auf die postpuerperale Periode (zwischen dem 7. und dem 12. Tage nach dem Wurf).

5) Der Zyklus von Änderungen, welcher im allgemeinen Bau des Scheidenstamms zum Ausdruck kommt, steht in innigem Zusammenhang mit dem Zyklus der aufeinanderfolgenden Änderungen innerhalb des das Scheidenlumen auskleidenden Epithels.

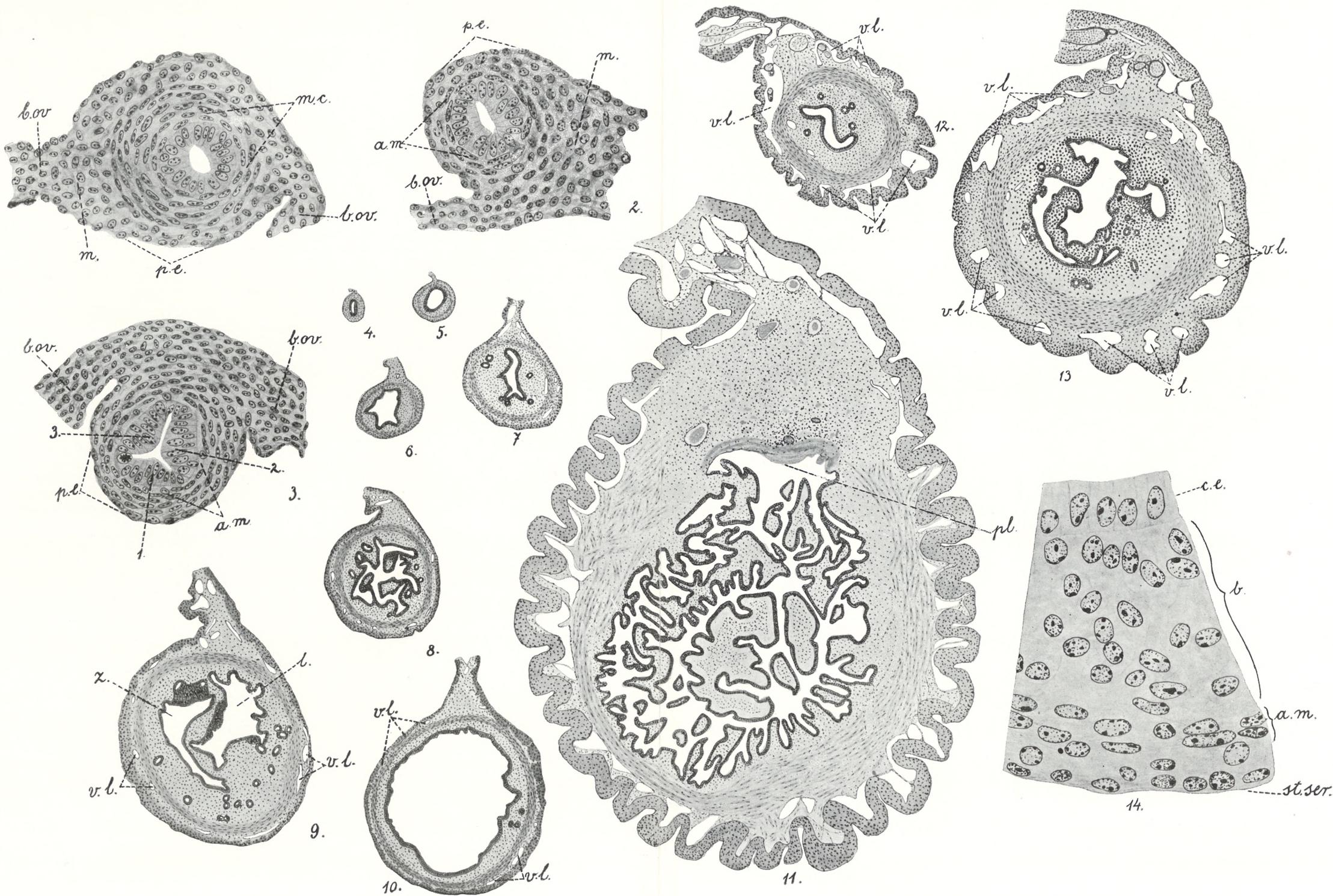
Aus dem Embryologischen Laboratorium des Anatomischen Instituts an der Jagellonischen Universität zu Krakau.

Literaturverzeichnis.

- 1) Beddard F. E., Mammalia, in Cambrige Natural History, Vol. 10, London 1902.
- 2) Bühler, Bandapparat und Descensus der Keimdrüsen. O. Hertwig's Handbuch, Jena 1906.
- 3) Burckhard G., Die Implantation des Eies der Maus in die Uterusschleimhaut und die Umbildung derselben zur Decidua. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 57, 1900.
- 4) — Über Rückbildungsvorgänge am puerperalen Uterus der Maus. Zeitschr. f. Geburtsh. u. Gyn., Bd. 51, 1904.
- 5) Clivio J., Contributo alla conoscenza dei primi stadi di sviluppo della placenta in alcuni mammiferi. Estratto dal vol. presentato al chiarissimo Professore Tibone in occasione del suo 25<sup>o</sup> anno di ordinario.
- 6) Duval, Le placenta des rongeurs. Extrait du Journ. de l'anat. et de la physiol., Paris 1889—92.
- 7) D'Erchia Fl., Über die Einbettung des Eies und die Entwicklung und den Bau der Allantois- und Dottersackplacenta bei der weißen Maus. Zeitschr. f. Geburtsh. u. Gynäkol., Bd. 44, 1901.
- 8) Ercolani, Sulla unità del tipo anatomico della placenta nei mammiferi e nella specie umana. Mem. dell'Acad. delle scienze dell'Istit. di Bologna.
- 9) Frommel, Zur Entwicklung der Decidua und Placenta bei Mäusen. Mittel. d. Morph.-physiol. Gesellsch. zu München. Ärztliches Intelligenzblatt, 1883.
- 10) Gage S. H., Epithelium of the Uterus and Fallopian Tube in Mammals. Amer. Journ. Anat. Vol. 3, Proc. p. 7—8.
- 11) Gerhardt U., Studien über den Geschlechtsapparat der weiblichen Säugetiere. I. Die Überleitung des Eies in die Tuben. — Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss., Bd. 39, 1904.
- 12) Holzbach R., Studien über den feineren Bau des sezernierenden Uterus- und Tubenepithels. Beitr. z. Geburtsh. u. Gynäkol. Bd. 13, 1908.
- 13) Kolster R., Die Embryotrophe placentarer Säuger mit besonderer Berücksichtigung der Stute. Anat. Hefte, Abt. 1, Bd. 18, 1901.
- 14) — Weitere Beiträge zur Kenntnis der Embryotrophe bei Indeciduaten. Anat. Hefte, Abt. 1, Bd. 20, 1903.
- 15) — Zur Kenntnis der Embryotrophe beim Vorhandensein einer Decidua capsularis. Anat. Hefte, Bd. 22, 1903.
- 16) — Weitere Beiträge zur Kenntnis der Embryotrophe. III. Über den Uterus gravidus von *Rangifer Tarandus* H. Sm. Anatom. Hefte, Abt. 1, Bd. 38, 1908.
- 17) Königstein H., Die Veränderungen der Genitalschleimhaut während der Gravidität und Brunst bei einigen Nagern. Arch. f. d. ges. Physiol., Bd. 119, 1907.
- 18) Lataste, Rhythme vaginal des mammifères. Compt. rend. de la Société de biol. 1893.
- 19) Mellissinos K., Die Entwicklung des Eies der Mäuse (*Mus musculus* var. *alba* u. *Mus rattus albus*) von den ersten Furchungs-Phänomenen bis zur

- Festsetzung der Allantois an der Ectoplacentarplatte. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 70, 1907.
- 20) Mikucki W., Budowa histologiczna jajowodu z uwzględnieniem rozwoju fałdów i kanałów drugorzędnych. Pamiętn. Towarzystwa lekarsk., tom 41, Warszawa 1895.
  - 1) Moreau, Des transformations épithéliales de la muqueuse du vagin de quelques rongeurs. Journ. de l'Anat. 1889.
  - 22) Nussbaum, Zur Entwicklungsgeschichte der Placenta bei der Maus. Anat. Anz., Bd. 5, 1890.
  - 23) Pujula D., Die Frage der Riesenzellen bei der Entwicklung der Maus. Actos y mem. del. Primer Congreso de Naturalistas Españolas. Zaragoza, 1909.
  - 24) Rathcke P., Zur Regeneration der Uterusschleimhaut, insbesondere der Uterusdrüsen nach der Geburt. Arch. f. pathol. Anat. u. Physiol. u. f. klin. Med., Bd. 142, 1895.
  - 25) Retterer, Sur la morphologie et l'évolution de l'épithélium au vagin des mammifères, Compt. rend. de la Société de biol. 1892.
  - 26) Salvioli, De la structure de l'épithélium vaginal de la lapine et des modifications qu'il subit pendant la gestation. Arch. italiennes de biologie, 17, 1892.
  - 27) Schaffer J., Über Bau und Funktion des Eileiterepithels beim Menschen und bei Säugetieren. Monatschr. f. Geburtsh. u. Gynäkol., Bd. 28.
  - 28) Selenka E., Keimblätter und Primitivorgane der Maus. Wiesbaden 1883.
  - 29) — Die Blätterumkehr im Ei der Nagetiere. Wiesbaden 1884.
  - 30) Sobotta J., Über den Bau und die Entwicklung des Uterus, insbesondere beim Menschen und den Affen. Inaug.-Dissert. Berlin 1891.
  - 31) — Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Uterusmuskulatur. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 38, 1891.
  - 32) — Mitteilungen über die Vorgänge bei der Reifung, Befruchtung und Furchung des Eies der Maus. Verhandl. d. Anat. Gesellsch. 1893.
  - 33) — Die Befruchtung des Eies der Maus. Anat. Anz., Bd. 9, 1894.
  - 34) — Die Befruchtung und Furchung des Eies der Maus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 45, 1895.
  - 35) — Die erste Entwicklung des Mäuseeies nach der Furchung. Verh. d. Anat. Gesellsch., 1901.
  - 36) — Die Entwicklung des Eies der Maus vom Schlusse der Furchungsperiode bis zum Auftreten der Amnionfalten. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 61, 1903.
  - 37) — Die Entwicklung des Eies der Maus vom ersten Auftreten des Mesoderms an bis zur Ausbildung der Embryonalanlagen und dem Auftreten der Allantois, I. Teil: Die Keimblase, Arch. f. mikr. Anat., Bd. 78, 1911.
  - 38) Strahl H., Der Uterus post partum, I. Anat. Hefte, Abt. 1, Bd. 3.
  - 39) — Vom Uterus post partum. Anat. Hefte, Abt. 2, Bd. 15.
  - 40) Tafani A., La fecondazione e la segmentazione studiate nelle uova dei topi. Acad. med. fisic. Fiorent., 1888.
  - 41) — I primi momenti dello sviluppo dei mammiferi. Studi di morfologia normale e patologica eseguiti nelle uova dei topi. Atti d. R. Istit. di stud. super. prot. e di perfezion. in Firenze, 1889.







- 42) Wendeler P., Die fötale Entwicklung der menschlichen Tuben. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 45, 1895.  
 43) Zuckerkandl, Zur vergleichenden Anatomie der Ovarialtasche. Anat. Hefte Abt. 1, Bd. 8.

Tafelerklärung.

Sämtliche Figuren sind mittels des Abbe'schen Zeichenapparates entworfen und beziehen sich auf den weiblichen Geschlechtsapparat der weißen Maus.

Schlüssel zu den Abkürzungen und nähere Erklärung einzelner Figuren.

- |  |   |
|--|---|
| <i>a. m.</i> — Anlage der Muskelschicht.                     | <i>r.</i> — Rectum.   |
| <i>b.</i> — Bindegewebszellenschicht.                        | <i>st. c.</i> — Stratum cylindricum.                                    |
| <i>b. ov.</i> — Ovarialkapselwandung.                        | <i>st. cor.</i> — Stratum corneum.                                      |
| <i>c. e.</i> — Zylinderepithel.                              | <i>st. e.</i> — Stratum epitheliale.                                    |
| <i>c. d.</i> — Dorsales Paar von Ausstülpungen der Scheide.  | <i>st. g.</i> — Stratum granulosum.                                     |
| <i>c. v.</i> — Ventrales Paar von Ausstülpungen der Scheide. | <i>st. l.</i> — Stratum lucidum.  |
| <i>gl.</i> — Glandulae uterinae.                             | <i>st. ser.</i> — Stratum serosum.                                      |
| <i>l.</i> — Das eigentliche Lumen des Uterushornes.          | <i>st. v.</i> — Stratum subserosum seu vasculare.                       |
| <i>m.</i> — Mesenchymatische Zellen.                         | <i>ur.</i> — Urethra.   |
| <i>m. c.</i> — Muscularis circularis.                        | <i>v.</i> — Vagina.   |
| <i>m. l.</i> — Muscularis longitudinalis.                    | <i>v. l.</i> — Lymphgefäße innerhalb der Subserosa.                     |
| <i>m. u.</i> — Mucosa uteri.                                 | <i>v. l<sub>1</sub>.</i> — Lymphgefäße innerhalb der Ringmuskelschicht. |
| <i>muc.</i> — Schleimzellenschicht.                          | <i>v. l<sub>2</sub>.</i> — Lymphgefäße innerhalb der Schleimhaut.       |
| <i>p. e.</i> — Plattenepithel.                               | <i>z.</i> — Ausbuchtung des Uteruslumens.                               |
| <i>pf. e.</i> — Geschichtetes Pflasterepithel.               | 1, 2, 3. — Die Anlagen der Tubenfalten.                                 |
| <i>pl.</i> — Die Placentarstelle.                            |   |
| <i>pr. m.</i> — Membrana propria mucosae.                    |   |

Tafel XI.

- 1) Querschnitt durch die Tube eines neugeborenen Weibchens in der Nähe des uterinen Tubenteiles. 330-fache Vergr.
- 2) Querschnitt durch die Tube eines neugeborenen Weibchens in der Gegend der Mittelpartie. 330-fache Vergr.
- 3) Querschnitt durch die Tube eines neugeborenen Weibchens in der Nähe ihrer Einmündung in die Ovarialkapsel. 330-fache Vergr.
- 4) Querschnitt durch das Uterushorn eines neugeborenen Weibchens. 30-fache Vergr.
- 5) Querschnitt durch das Uterushorn vom 7. postembryonalen Lebenstage. 30-fache Vergr.

- 6) Querschnitt durch das Uterushorn vom  $7\frac{1}{2}$ . postembryonalen Lebenstage. 30-fache Vergr.
- 7) Querschnitt durch das Uterushorn eines 28 Tage nach der Geburt getöteten Weibchens. 30-fache Vergr.
- 8) Querschnitt durch das Uterushorn vom 40. postembryonalen Lebenstage. 30-fache Vergr.
- 9) Querschnitt durch das Uterushorn vom 45. Tage des postembryonalen Lebens. 30-fache Vergr.
- 10) Querschnitt durch das Uterushorn vom 43. Tage des extrauterinen Lebens. 30-fache Vergr.
- 11) Querschnitt durch das Uterushorn eines geschlechtsreifen, 3—6 Stunden nach dem Wurf getöteten Weibchens. 30-fache Vergr.
- 12) Querschnitt durch das Uterushorn eines geschlechtsreifen,  $7\frac{1}{2}$  Tage nach dem Wurf getöteten Weibchens. 30-fache Vergr.
- 13) Querschnitt durch das Uterushorn eines 23 Tage nach dem Wurf, d. h. 2 Tage nach der letzten Ovulation getöteten Weibchens. 30-fache Vergr.
- 14) Ausschnitt aus einem Querschnitt durch das Uterushorn eines neugeborenen Weibchens. 800-fache Vergr.

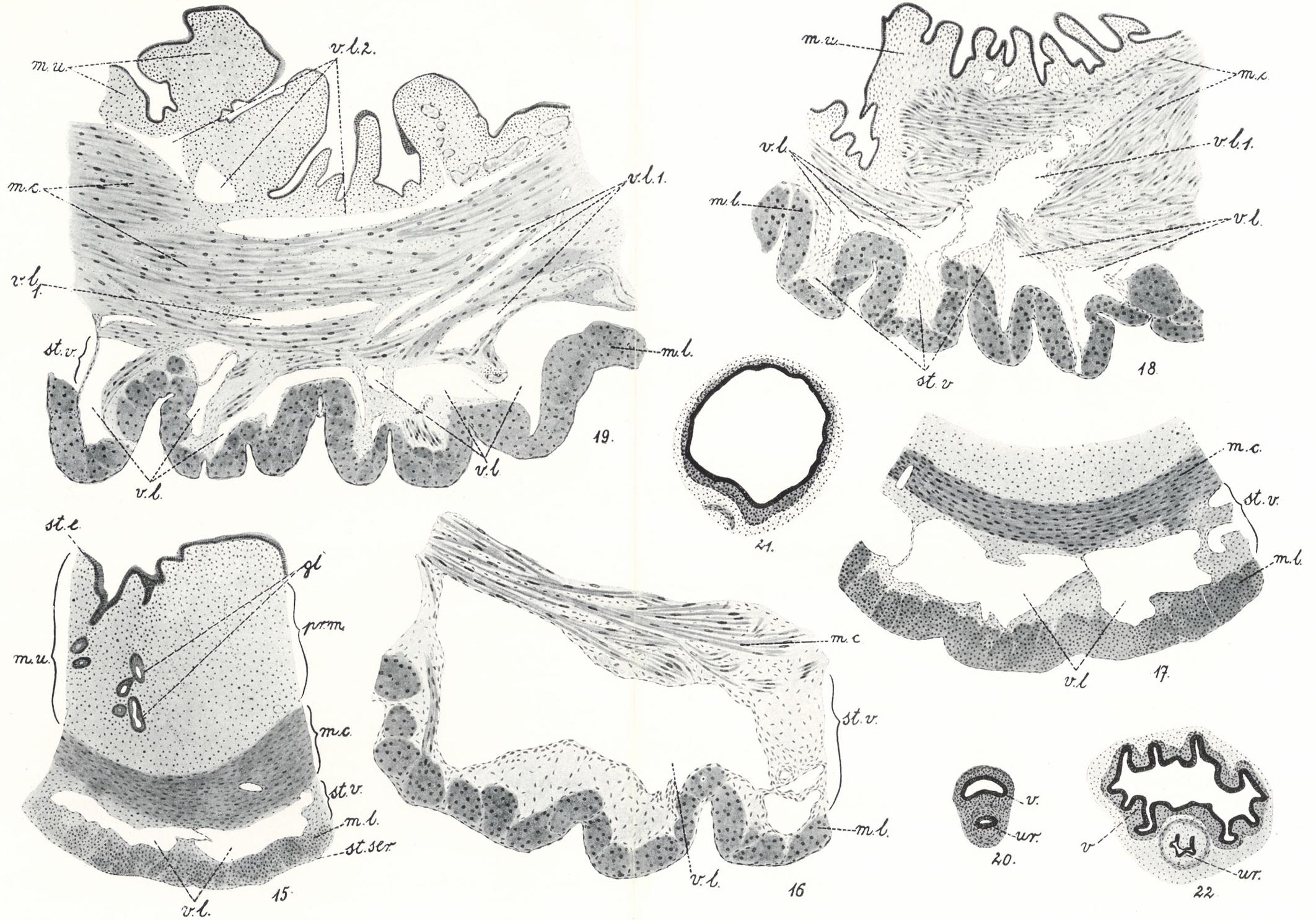
## Tafel XII.

- 15) Ein Stück von einem Querschnitt des Uterushornes einer geschlechtsreifen, 3 Tage nach der ersten Ovulation getöteten Maus. 60-fache Vergr.
- 16) Ein Stück von einem Querschnitt durch den Uterus einer geschlechtsreifen, 6—10 Stunden nach dem Wurf getöteten Maus. 60-fache Vergr.
- 17) Ein Stück von einem Querschnitt durch das Uterushorn einer geschlechtsreifen, 23 Tage nach dem Wurf, d. h. 2 Tage nach der letzten Ovulation getöteten Maus. 60-fache Vergr.
- 18) Ein Stück von einem Querschnitt durch das Uterushorn einer geschlechtsreifen, 2—3 Stunden nach dem Wurf getöteten Maus. 60-fache Vergr.
- 19) Ein Stück von einem Querschnitt durch das Uterushorn einer geschlechtsreifen, 6—10 Stunden nach dem Wurf getöteten Maus. 60-fache Vergr.
- 20) Querschnitt durch den Scheidenstamm eines neugeborenen Weibchens. 30-fache Vergr.
- 21) Querschnitt durch den Scheidenstamm einer am 14. Tage nach der Geburt getöteten Maus. 30-fache Vergr.
- 22) Querschnitt durch den Scheidenstamm einer 25 Tage alten Maus. 30-fache Vergr.

## Tafel XIII.

- 23) Querschnitt durch den Scheidenstamm einer 28 Tage nach der Geburt getöteten Maus. 30-fache Vergr.
- 24) Querschnitt durch den Scheidenstamm einer geschlechtsreifen, 43 Tage postembryonalen Lebens zählenden Maus. 30-fache Vergr.
- 25) Querschnitt durch den Scheidenstamm einer geschlechtsreifen, 48 Tage nach der Geburt, d. h. 6 Tage nach der ersten Ovulation getöteten Maus. 30-fache Vergr.

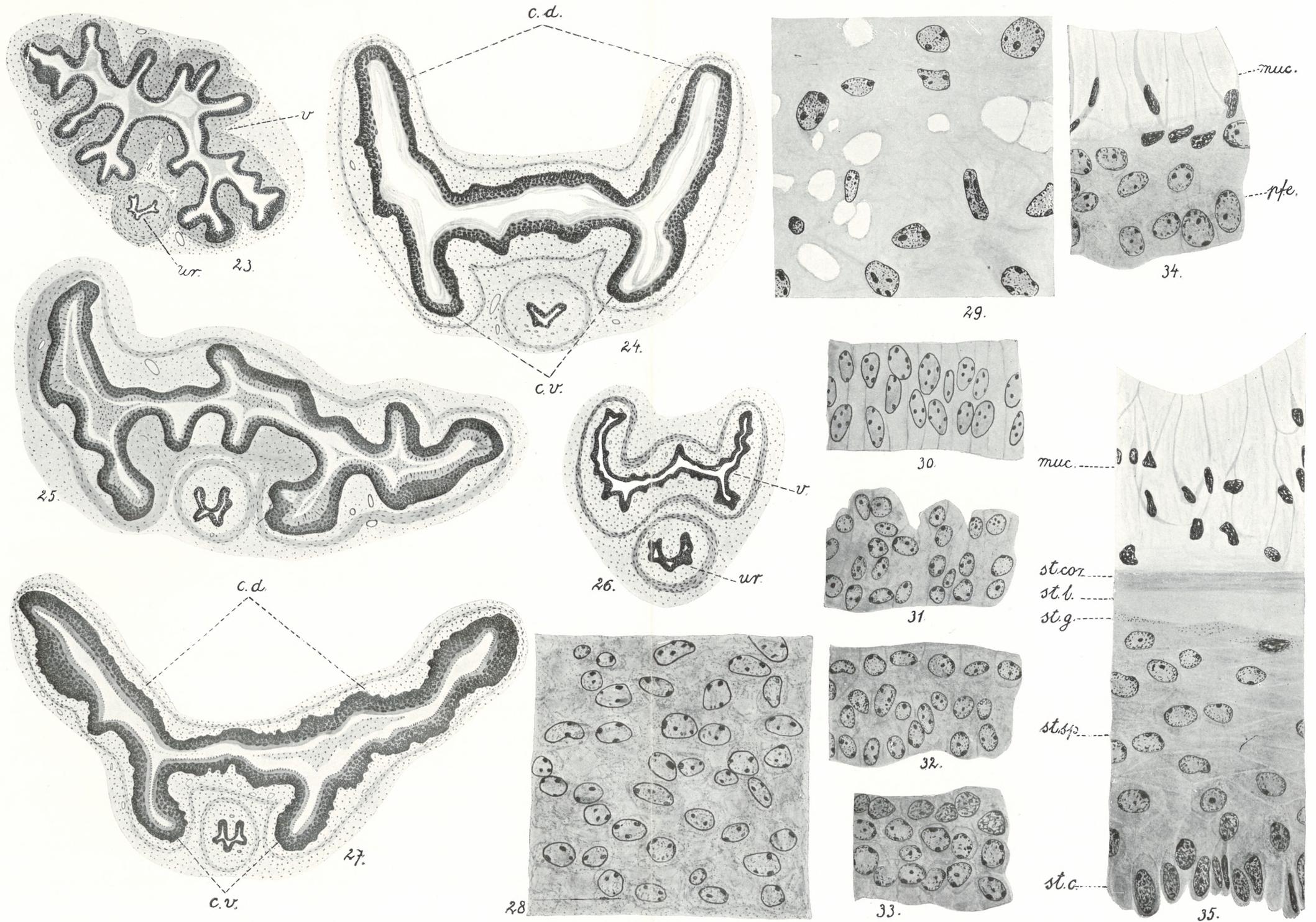




St. Powierza.







St. Powierza.



- 26) Querschnitt durch den Scheidenstamm eines geschlechtsreifen, 7½ Tage nach dem Wurf getöteten Weibchens. 30-fache Vergr.
- 27) Querschnitt durch den Scheidenstamm einer geschlechtsreifen, 23 Tage nach dem Wurf, d. h. am 2. Tage nach der letzten Ovulation getöteten Maus. 30-fache Vergr.
- 28) Schnitt aus dem Schleimhautbindegewebe der Scheide eines neugeborenen Weibchens. 1100-fache Vergr.
- 29) Schnitt aus dem Schleimhautbindegewebe der Scheide eines geschlechtsreifen Weibchens. 1100-fache Vergr.
- 30) Das das Scheidenlumen eines neugeborenen Weibchens auskleidende Epithel. 590-fache Vergr.
- 31) Epithel des Scheidenlumens eines jungen, 18 Tage extrauterinen Lebens zählenden Weibchens. 590-fache Vergr.
- 32) Epithel des Scheidenlumens eines jungen, 25 Tage extrauterinen Lebens zählenden Weibchens. 590-fache Vergr.
- 33) Epithel des Scheidenlumens eines jungen, 28 Tage extrauterinen Lebens zählenden Weibchens. 590-fache Vergr.
- 34) Epithel des Scheidenlumens eines gleichfalls 28 Tage extrauterinen Lebens zählenden Weibchens (an einer anderen Stelle desselben Schnittes). 590-fache Vergr.
- 35) Epithel des Scheidenlumens einer 40 Tage alten Maus. 590-fache Vergr.

Inhaltsübersicht.

	Seite
A. Einleitung . . . . .	349
B. Untersuchungsmethoden . . . . .	351
C. Ergebnisse eigener Untersuchungen . . . . .	352
I. Beiträge zur Anatomie der Ausführwege des weiblichen Geschlechtsapparates der Maus . . . . .	352
II. Histologischer Bau der Ausführwege des weiblichen Geschlechtsapparates der Maus in gewissen Perioden ihres postembryonalen Lebens . . . . .	366
1. Die Ovarialkapsel ( <i>Bursa ovarica</i> ) . . . . .	366
2. Die Tube (der Eileiter) ( <i>Tuba uterina [Fallopilii]</i> ) . . . . .	367
3. Die Gebärmutter ( <i>Uterus</i> ) . . . . .	370
4. Die Scheide ( <i>Vagina</i> ) . . . . .	381
Literaturverzeichnis . . . . .	395
Tafelerklärung . . . . .	397

*O zakończeniach nerwowych w skórze traszki. — Recherches sur l'innervation de la peau de Triton cristatus.*

Note

de M<sup>lle</sup> **R. HULANICKA**,

présentée par M. H. Hoyer m. c. dans la séance du 1 Avril 1912.

(Planche XIV).

On sait que le triton change de milieu en automne. Il quitte les mares et les étangs pour se réfugier en un endroit humide et pierreux où il reste plongé dans son sommeil hivernal jusqu'au printemps prochain. Ce changement de milieu occasionne des modifications dans les bourgeons sensitifs, organes localisés dans l'épiderme de la peau dont les régions sont bien définies. Ils se trouvent précisément dans l'épithélium du menton, de la lèvre supérieure et inférieure, de la tête et des lignes latérales, à partir de la tête jusqu'à la queue.

La structure des organes sensitifs des Amphibies a été l'objet des recherches minutieuses de plusieurs auteurs, tels que: Schulze, Bugnion, Malbranc, Leydig, Maurer et Kolmer. Nous n'avons pas l'intention de rappeler ici les détails de cette structure qui sont si bien connus; nous nous bornons simplement à la description de leur innervation qui n'a pas fait l'objet des recherches des savants dont il vient d'être question. Dans ses travaux, M. Maurer a signalé le fait que les bourgeons sensitifs ne sont permanents que chez les Amphibies qui, après leur métamorphose, continuent de vivre dans le milieu aquatique, ainsi chez le triton, chez l'axolotl, le protéé etc., tandis qu'ils disparaissent complètement chez ceux qui changent leur habitat ou qui vivent tantôt sur la terre tantôt dans l'eau, comme par exemple la grenouille.

D'après les observations de M. Maurer, la dégénérescence des bourgeons sensitifs chez les exemplaires provenant de la fin

du mois de mars<sup>1)</sup> s'effectue de la manière suivante: ils descendent d'abord au fond de l'épiderme, ce qui provoque l'allongement de leur conduit; ensuite a lieu la cutinisation des cellules recouvrantes (cellules tectrices d'après M. Bugnion) tout au tour du conduit, ce qui préserve cet organe de tout endommagement. Au printemps régénère une partie des bourgeons sensitifs seulement et ils se multiplient par division, tandis que les autres dégèrent complètement; leurs vestiges sont éliminés de l'épiderme pendant la première mue de l'animal.

Les phénomènes de la dégénérescence des bourgeons sensitifs observés par M. Maurer, ont attiré surtout notre attention au point de vue de la corrélation qui devrait exister entre la dégénérescence de ces bourgeons et les fibres nerveuses qui sont en connexion avec leurs cellules sensitives. Les résultats des recherches que nous exposerons dans ce travail ont vérifié notre hypothèse.

Nos observations ont porté sur le matériel provenant des exemplaires des mois de décembre, janvier, février, mars, avril et juin. Ce matériel a été coloré à l'aide de l'injection vitale par le bleu de méthylène et fixé au molybdate d'ammonium. Nous nous sommes servi aussi de la méthode de M. Flemming et de celle de M. Zenker.

En examinant nos préparations nous avons pu vérifier les observations de M. Maurer, mais seulement chez les exemplaires du mois de mars. D'autre part, nous avons pu constater que les conduits des bourgeons sensitifs provenant de la peau des exemplaires du mois de décembre, janvier et février se ferment presque complètement par le rapprochement des deux bords libres de l'épiderme qui ne laissent entre eux qu'un interstice très mince (fig. 1). Dans la peau des exemplaires de printemps, M. Maurer a observé deux bourgeons sensitifs enfermés dans une lacune. Dans plusieurs de nos préparations nous avons trouvé aussi deux bourgeons sensitifs dans la même lacune, mais les nôtres provenaient de la peau des exemplaires d'hiver. Il se peut que ce phénomène soit normal; ce fait ne peut pas servir de preuve de ce que les bourgeons sensitifs se multiplient par division.

Nous commencerons par l'étude de l'innervation des bourgeons

<sup>1)</sup> M. Maurer n'a pas étudié les bourgeons sensitifs des tritons plongés encore dans leur sommeil hivernal.

sensitifs provenant des exemplaires de printemps et d'été. A la base du bourgeon arrivent deux, plus rarement trois faisceaux de fibres nerveuses; elles se dépouillent de leurs gaines à la limite du derme et de l'assise des cellules cylindriques, traversent les couches profondes de l'épiderme, se ramifient à la base du bourgeon et se mettent en connexion avec les cellules sensibles de ce dernier, en formant une espèce de corbeilles parsemées de varicosités qui adhèrent à la base de ces dernières (fig. 3). Elles se reconstituent ensuite pour former des filaments qui cheminent en ligne droite tout le long entre les cellules du bourgeon. Quelquefois même ils sont si nombreux qu'ils couvrent complètement le bourgeon sensitif. Dans la figure 3 l'on voit représenté le bourgeon provenant de l'exemplaire de printemps dont le conduit est déjà ouvert et le bourgeon lui-même est en train de se relever.

Le changement de milieu provoque chez le triton d'hiver non seulement des modifications dans la structure des bourgeons sensitifs, mais aussi des modifications dans les terminaisons nerveuses de ces organes. Les fibres nerveuses ne manifestent aucune modification dans leurs parties constituantes avant de se mettre en connexion avec les cellules du bourgeon. Mais une fois dépouillées de leurs gaines elles ne se colorent que très faiblement par le bleu de méthylène. Elles sont pâles et grêles et leurs contours très peu définis. On ne voit pas les neurofibrilles dans les varicosités. Les fibres nerveuses manifestent une dégénérescence bien accentuée (fig. 2). Les fibres nerveuses des bourgeons sensitifs provenant des exemplaires d'été se colorent très fortement, au contraire, par le bleu de méthylène et leurs contours sont très nets (fig. 3). Il résulte donc de nos observations que la dégénérescence se manifeste non seulement dans les bourgeons sensitifs, mais aussi dans les fibres nerveuses qui se trouvent en connexion avec les cellules de ces organes.

Les cellules du tact dont nous avons constaté la présence dans l'épiderme de la peau de la lèvre supérieure et inférieure, du menton, du ventre et des lignes latérales, sont identiques aux cellules tactiles de la grenouille. Elles sont ovoïdes et leur diamètre est parallèle à la surface du tégument; leur noyau est grand et réfringent; il occupe presque tout le corps de la cellule; leur protoplasma est plus clair que celui des cellules épidermiques (fig. 4). Mais elles sont réparties dans l'épiderme de la peau de cet animal d'une manière différente que celles qui se trouvent dans l'épiderme

de la grenouille. Elles ne sont pas réunies en groupes, mais isolées; on les trouve rarement groupées par deux. La fibre nerveuse, après un trajet plus ou moins sinueux, atteint la cellule tactile au niveau de son bord où elle s'étale pour former des varicosités qui affectent la forme d'un ménisque à l'aide duquel elle adhère à une des faces de la cellule. Elle se reconstitue ensuite pour reprendre son trajet vers les couches supérieures de l'épiderme.

Dans ses travaux, M. Retzius nous donne des reproductions des terminaisons nerveuses libres, faites d'après ses préparations colorées au moyen de la méthode de M. Golgi. Suivant cet auteur, les fibres nerveuses après avoir pénétré dans l'épiderme, se divisent chacune en plusieurs branches couvertes de varicosités qui prennent l'aspect d'un candélabre et continuent leur trajet vers les couches épithéliales supérieures en se terminant par des renflements en bouton.

Dans nos préparations, provenant de la peau de la lèvre supérieure, les fibres nerveuses, après avoir pénétré dans l'épiderme, cheminent en serpentant vers les couches superficielles des cellules épidermiques et là elles donnent des filaments très fins et variqueux qui forment un réseau à mailles très serrées et parallèles à la surface de l'épiderme à l'aide desquelles ils entourent les cellules épithéliales superficielles (fig. 4). Dans l'épiderme des autres régions de la peau, dans celle du ventre par exemple, ils forment aussi dans la couche moyenne de cette dernière un réticulum à mailles très grandes; mais ensuite les fibres se reconstituent pour donner des filaments qui cheminent jusqu'à la couche cornée; ils se terminent là par de petits renflements en bouton. La seconde espèce des terminaisons nerveuses est un gros faisceau de fibres nerveuses qui, après avoir pénétré dans l'épithélium, continue son trajet en ligne droite. Après avoir dépassé la couche profonde de l'épiderme, les fibres nerveuses s'écartent les unes des autres et donnent un grand nombre de filaments variqueux qui, en cheminant toujours dans la même direction, forment une espèce de pinceau d'une grande élégance (fig. 5).

Ce travail a été fait au Laboratoire d'Histologie et d'Embryologie dirigé par M. le professeur Szymonowicz.

Léopol, mars 1912.

### Explication de la planche XIV.

Fig. 1. Bourgeon sensitif provenant de la peau d'un exemplaire d'hiver, avec son canal allongé et presque fermé,  $\times 580$  lin.

Fig. 2. Bourgeon sensitif provenant également de la peau d'un exemplaire d'hiver en voie de dégénérescence,  $\times 580$  lin.

Fig. 3. Bourgeon sensitif provenant d'un exemplaire du mois d'avril, avec son canal complètement ouvert,  $\times 580$  lin.

Fig. 4. Coupe faite dans la peau de la lèvre inférieure. Deux cellules tactiles et terminaisons nerveuses en réticule,  $\times 600$  lin.

Fig. 5. Coupes faites dans la peau du ventre; terminaisons nerveuses en pinceau,  $\times 1060$  lin.

### Bibliographie.

Bugnion. Recherches sur les organes sensitifs dans l'épiderme du protée et de l'axolotl. Lausanne 1873.

Hulanicka R. Recherches sur les terminaisons nerveuses dans la peau de *Rana esculenta*. Bull. de l'Acad. d. Sc. de Cracovie 1909.

Kolmer W. Über Strukturen im Epithel der Sinnesorgane. Anatom. Anzeig. Bd. 36, 1910.

Malbranc Max. Von der Seitenlinie und ihren Sinnesorganen bei Amphibien. Inaug.-Dissertation. Leipzig 1875.

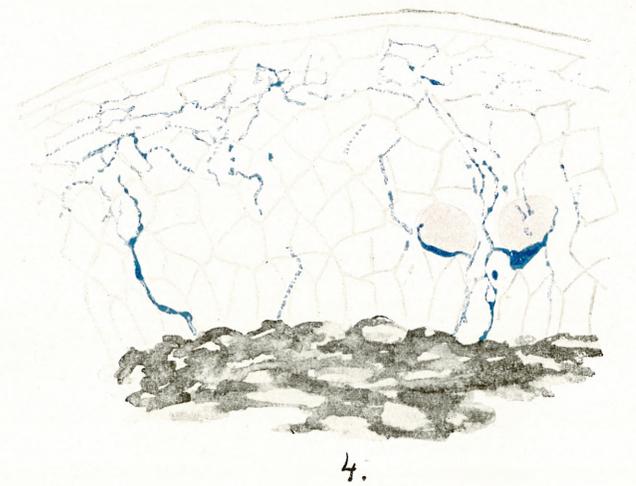
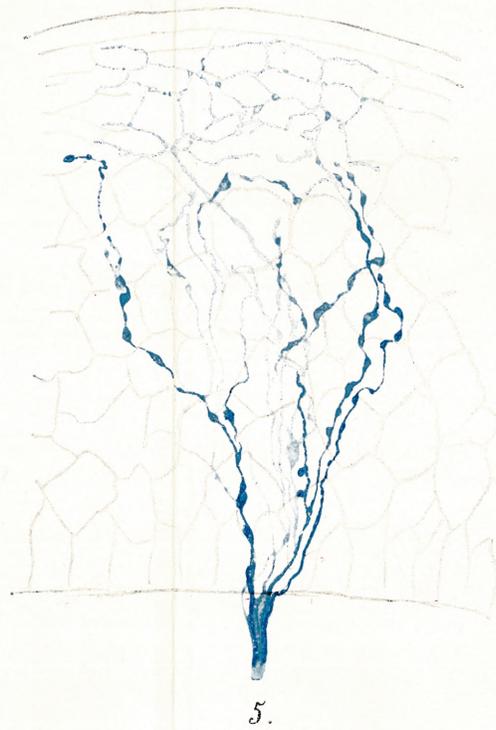
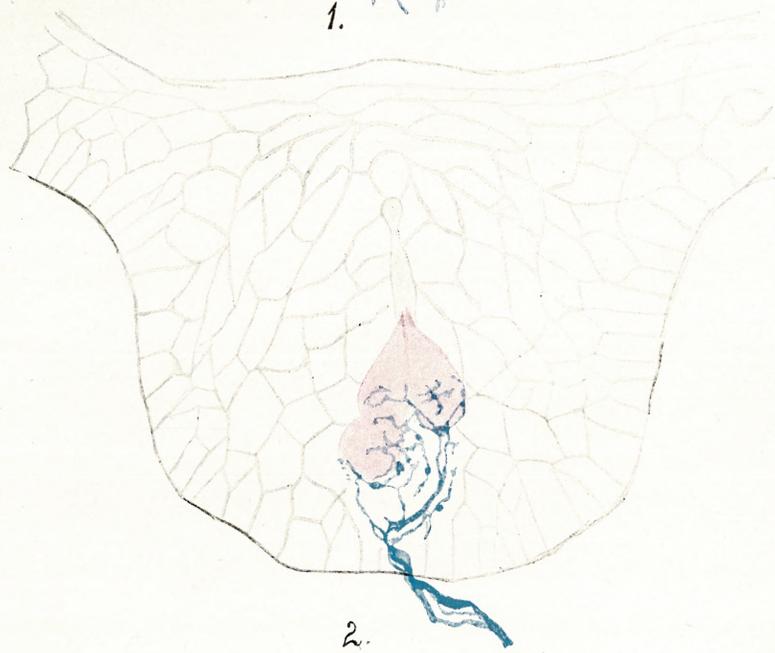
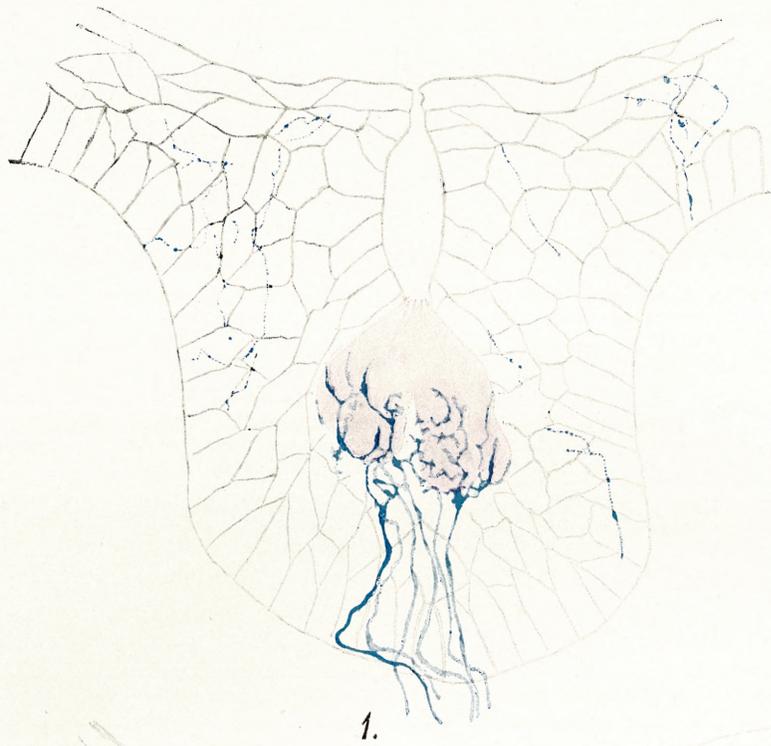
Maurer Fr. Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig 1875.

— Haut-Sinnesorgane, Feder- und Haaranlagen u. deren gegenseitige Beziehung. Morph. Jahrb., Bd. 18, 1892.

Retzius G. Die Nervenendigungen in den Endknospen resp. Nervenügeln der Fische und Amphibien. Biologische Unters., N. F. IV, 1892.

Schulze. Über die Sinnesorgane der Seitenlinie bei Fischen und Amphibien. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 6, 1870.





R. Hulanicka.



*Trawy o bielnie tustem i miękkim. — Über Gramineenfrüchte mit weichem Fettendosperm.*

Mémoire

de M<sup>lle</sup> **M. MATLAKÓWNA,**

présenté par M. M. Raciborski m. c. dans la séance du 6 Mai 1912.

Während meiner Untersuchungen über die Keimung der Gramineensamen, über die ich nachträglich berichten werde, sind mir zunächst bei *Avena desertorum* (*A. Besseri*) merkwürdig weiche, wenn auch reife und mehrere Monate alte Endosperme aufgefallen.

*Avena desertorum* gehört zu den typischen Steppengräsern Ost-Europas. Zwei westlichste Standorte derselben, von welchen ich eben die Samen untersuchen konnte, liegen auf der podolischen Hochebene im Miodobory-Hügelzug und in dem Gipshügelgebiet im Horodenka-Bezirk. Neuerdings ist ein noch mehr westlich liegender Standort unserer Art in Mittelböhmen entdeckt worden. Die Samen von *Avena desertorum* sind länglicheoval,  $3\frac{1}{2}$  mm lang, 1 mm dick, von hellgelber Farbe und so weich, daß man mit dem Rasiermesser keine mikroskopischen Schnitte erhalten kann. Mit einer Nadel oder einem Bleistift angedrückt, biegen und vertiefen sich die Samen wie eine biegsame, flüssige oder halbflüssige, von einer Samenschale umhütete Masse. Angeschnittene und angedrückte Samen lassen ihr Endosperm nach außen wie eine zähe Schleimmasse heraustreten, die sich wie ein flüssiger Körper abrundet.

Indem ich nachträglich auch bei manchen unserer gewöhnlichen heimatlichen Gräser, z. B. *Dactylis*, ähnlich weiche Endosperme gefunden habe, suchte ich in der Literatur nach früheren Angaben über die weitere Verbreitung und Beschaffenheit derselben, doch waren diese nur sehr spärlich. Die meisten findet man noch in der „Landwirtschaftlichen Samenkunde“ von Harz, der bei mehreren Arten, z. B. bei *Alopecurus* und *Dactylis* von „fleischigen“ Endospermen, bei *Avena pratensis* von „fleischig-weichen“

und bei *Avena pubescens* von „sehr häufig breiartig-weichen, fettreichen Endospermen“ spricht. Ebenso bemerkt H. Settegast (Die landwirtschaftlichen Sämereien, S. 248) von *Dactylis glomerata*: ihr Samen „ist weich und läßt sich mit dem Nagel eindrücken“.

Ich habe eine größere Zahl von Gramineenarten auf die Beschaffenheit ihrer Endosperme untersucht. In nachfolgender Tabelle stelle ich einerseits die Arten mit mehligem oder glasigen, also harten Endospermen, andererseits die Arten mit breiartig weichen Endospermen zusammen.

Endosperm hart:		Endosperm weich:
		<i>Maydeae:</i>
<i>Zea Mays plur. var.</i>		—
<i>Euchlena luxurians</i>		—
<i>Tripsacum dactyloides</i>		—
		<i>Andropogoneae:</i>
<i>Sorghum plur. var.</i>		—
<i>Saccharum</i>		—
		<i>Zoysieae:</i>
<i>Zoysia pungens</i>		—
		<i>Tristegineae:</i>
<i>Phaenosperma globosa</i>		—
		<i>Paniceae:</i>
<i>Gymnothrix latifolia</i>		—
<i>Penicillaria spicata</i>		—
<i>Panicum pl. sp.</i>		—
<i>Setaria pl. sp.</i>		—
		<i>Oryzeae:</i>
<i>Leersia oryzoides</i>		—
<i>Oryza sativa</i>		—
<i>Lygeum spartum</i>		—
<i>Zizania aquatica</i>		—

## Phalarideae:

<i>Phalaris arundinacea</i>	—
<i>Hierochloë australis</i>	—
<i>Anthoxanthum ovatum</i>	—

## Agrostideae:

<i>Phleum pratense</i>	<i>Apera Spica venti</i>
„ <i>Boehmeri</i>	<i>Alopecurus pratensis</i>
„ <i>alpinum</i>	<i>Lagurus ovatus</i>
<i>Aristida coerulescens</i>	—
<i>Stipa pennata</i>	—
„ <i>tenacissima</i>	—
„ <i>Lessingiana</i>	—
<i>Calamagrostis pseudophragmites</i>	—
<i>Agrostis vulgaris, nigra</i>	—
„ <i>stolonifera</i>	—
<i>Sporobolus airoides</i>	—
<i>Muehlenbergia glomerata</i>	—
<i>Nassella tricholoma</i>	—
<i>Oryzopsis paradoxa</i>	—

## Aveneae:

<i>Corynephorus canescens</i>	<i>Avenastrum desertorum</i>
<i>Holcus mollis, lanatus</i>	„ <i>planiculmis</i>
<i>Arrhenatherum elatius</i>	„ <i>adsurgens</i>
<i>Avena strigosa, barbata, sativa</i>	„ <i>versicolor</i>
<i>Deschampsia juncea</i>	<i>Gaudinia fragilis</i>
<i>Aira caespitosa, flexuosa</i>	<i>Trisetum carpaticum</i>
—	„ <i>flavescens</i>

## Chlorideae:

<i>Chloris barbata</i>	<i>Beckmannia eruciformis</i>
<i>Chloridopsis Blanchardiana</i>	—
<i>Eleusine pl. sp.</i>	—

*Festuceae:*

<i>Festuca pl. sp.</i>	<i>Dactylis glomerata</i>
<i>Catabrosa aquatica</i>	" <i>Aschersoniana</i>
<i>Poa pl. sp.</i>	" <i>altaica</i>
<i>Melica pl. sp.</i>	<i>Urolepis cuprea</i>
<i>Glyceria fluitans</i>	<i>Koeleria glauca</i>
<i>Atropis distans</i>	" <i>cristata</i>
<i>Bromus pl. sp.</i>	" <i>setacea</i>
<i>Desmarestia sicula</i>	" <i>albescens</i>
<i>Sesleria Heufleriana</i>	—
<i>Graphephorum arundinaceum</i>	—
<i>Scolochloa festucacea</i>	—
<i>Ampelodesma tenax</i>	—
<i>Briza media</i>	—
<i>Molinia altissima, coerulea</i>	—
<i>Brachypodium pl. sp.</i>	—
<i>Uniola latifolia</i>	—
<i>Eragrostis abyssinica</i>	—
<i>Catabrosa aquatica</i>	—

*Hordeae:*

<i>Psilurus nardoides</i>	<i>Lepturus incurvatus</i>
<i>Aegilops pl. sp.</i>	—
<i>Asprella Hystrix</i>	—
<i>Elymus pl. sp.</i>	—
<i>Triticum pl. sp.</i>	—
<i>Secale pl. sp.</i>	—
<i>Hordeum pl. sp.</i>	—
<i>Lolium pl. sp.</i>	—

*Bambuseae:*

<i>Dendrocalamus strictus</i>	—
<i>Bambusa stricta</i>	—

Aus dieser Zusammenstellung ist ersichtlich, daß weiche Endosperme in mehreren Unterfamilien der Gramineen, also polyphyletisch entstanden sind, sowie daß manche nahestehende Verwandtschaftskreise in der Beschaffenheit ihres Endosperms voneinander

differieren. So ist es z. B. interessant, daß in der *Avena* sens. lat. die Untergattung *Arrhenatherum* so wie *Avena* harte, dagegen *Avenastrum* so wie *Trisetum* weiche Endosperme besitzen. Eine ähnliche Differenz besteht zwischen *Agrostis* und *Apera*.

Wie schon erwähnt, kann man vielfach die weichen Endosperme aus den angeschnittenen Samen sehr leicht schon durch Druck mit einer Nadel herauspressen. Dabei rundet sich die ausgedrückte emulsionsartige Masse kugelig, ähnlich wie eine zähe Flüssigkeit ab. Ich glaube deswegen, daß man berechtigt wäre, in diesen Fällen von flüssigen Endospermen zu sprechen, wobei natürlich von keiner reinen Flüssigkeit, sondern von einer flüssigen Emulsion die Rede ist.

Das flüssige Medium besteht aus Fett, Eiweiß, Stärkekörnern, Resten von Plasma, sowie Zellkernen. Wasser ist mikrochemisch nicht nachweisbar. Zerdrückt man nämlich die weiche Endosperm-masse auf Fließpapier, so bekommt man durchsichtige Fettflecke; zerdrückt man sie auf blauem Kobaltpapier, so bemerkt man keine Rötung, die doch bei Vorhandensein von Wasser in den Endospermen auftreten müßte. Daß die weichen Endosperme sehr fettreich sind, zeigen: die intensive Schwärzung nach Osmiumsäurebehandlung, die intensive Rotfärbung mit Alkannatinktur, die blaue Färbung mit Zyanin, sowie die reichliche Bildung der aus Nadeln zusammengesetzten Kristallbüschel nach Zugabe einer Mischung von konzentriertem Ammoniak und konzentrierter Kalilauge zu gleichen Teilen (Reaktion von Molisch). Werden kleine Massen der weichen Endosperme auf einem Objektträger mit einem Wassertropfen bedeckt, so treten sofort aus denselben kleine Fetttröpfchen hervor, die sich auf der Wasseroberfläche rasch ausbreiten. Dabei werden massenhaft äußerst kleine Eiweißkörnchen, sowie auch einzelne Stärkekörner aus den zähen Endospermen herausgelöst und während der rapiden Ausbreitung der Fetttröpfchen auch an der Wasseroberfläche ausgebreitet. In den mehr weichen Endospermen lassen sich nach Zugabe von Wasser außer den oben beschriebenen noch merkwürdige Bewegungserscheinungen konstatieren, die an die Bildung der s. g. Myelinformen erinnern. Es werden nämlich an zahlreichen Stellen der benetzten Oberfläche pseudopodien-ähnliche Auswüchse sehr schnell, sogar sprudelweise gebildet, die sich verzweigen, wachsen, verlängern, sogar netzartig anordnen und endlich in Tropfen zerfallen. Ähnliche Bewegungserscheinungen sind

auch nach Zugabe von 50%-igem Alkohol zu sehen. Nach Zugabe von Äther, Chloroform, Petroläther oder Xylol entquellen den Endospermzellen enorm starke Strömungen, durch die nicht nur Fett und kleine Eiweißkörnchen, sowie Aleuronkörner, sondern auch die zusammengesetzten Stärkekörner, Plasmamassen und Zellkerne herausgerissen und nach den Rändern des lösenden Tropfens getrieben werden, wobei keine oder fast keine Reste des Zellwandskeletts zu sehen sind.

Obwohl die untersuchten Arten verschiedenen Verwandtschaftskreisen der Gramineen angehören, sind die Stärkekörner derselben einander sehr ähnlich, sie sind nämlich aus sehr zahlreichen Teilkörnern zusammengesetzt und die Teilkörner gehören zu den kleinsten im Pflanzenreiche. Als Beispiel mögen einige Zahlen dienen. Die Stärkekörner wurden in Jodjodkali untersucht und diejenigen unter  $1\ \mu$  Durchmesser nicht genauer gemessen.

Art	Gestalt der zusammengesetzten Körner	Länge	Breite	Breite der Teilkörner in $\mu$
<i>Dactylis glomerata</i> . .	kugelig oder oval	46	16	$2\frac{1}{2}$
„ <i>Aschersoniana</i> . .	„ „ „	34	20	$2\frac{1}{2}$ —2
<i>Apera Spica venti</i> . .	„ „ „	29	14	2—1
<i>Avena desertorum</i> . .	„ „ „	17	10	$2\frac{1}{2}$ —1
<i>Uralepis cuprea</i> . . .	„ „ „	20	12	$1\frac{1}{2}$ —1
<i>Beckmannia eruciformis</i> .	kugelig	—	20	$2\frac{1}{2}$
<i>Alopecurus pratensis</i> . .	„	—	20	2— $1\frac{1}{2}$
<i>Lepturus incurvatus</i> . .	oval	34	19	2—1

Von anderen Bestandteilen der Endospermzellen treten tingiert die Zellkerne sehr deutlich hervor. Sie haben eine unregelmäßige, vielfach verästelte Gestalt, sind sogar netzförmig durchbrochen (Fig. 1) ähnlich denjenigen, die bei *Zea Mays* (— welche jedoch ein hartes Endosperm besitzt —) Raciborski<sup>1)</sup> beschrieben und abgebildet hat. Doch sind die Zellkerne der weichen Endosperme

<sup>1)</sup> M. Raciborski, Przyczynek do morfologii jądra. Rozpr. Akad. Umiej., Bd. XXIV.

nicht wie bei *Zea* durch Druck der Stärkekörner, sondern der eiweißhaltigen Zellbestandteile deformiert.

Mit Hilfe der Millon'schen Reaktion läßt sich Eiweiß sehr reichlich nachweisen. Es sind einerseits winzig kleine Körnchen, weiter größere, runde Aleuronkörner, dann amorphe Massen, die, mit Fett imprägniert, Zwischenräume zwischen den Stärkekörnern ausfüllen. Von diesen Eiweißmassen konnte ich in den weichen

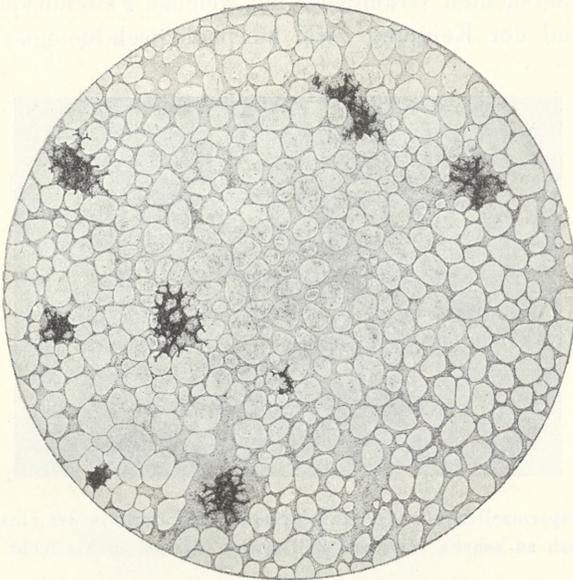


Fig. 1. *Avena desertorum*. Mikrotomquerschnitt der breiartigen Endospermmasse, die in dieser Partie keine Spur der Zellwände zeigt, mit sehr stark verästelten, sehr deutlichen Zellkernen. Die Stärkekörner, die in der Zeichnung weiß gelassen wurden, bestehen aus sehr zahlreichen Teilkörnern.

Endospermen das Plasma auf dem Wege der Tinktion leider nicht unterscheiden.

Das meiste Interesse erwecken in den weichen Endospermen natürlich die Zellwände der Endospermzellen. An Mikrotomschnitten sind die Zellwände der Kleberschicht ganz normal entwickelt und erhalten. Diese geben eine violette Zellulosereaktion mit Chlorzinkjod. Die Zellwände der stärkehaltigen Endospermzellen sind nur ausnahmsweise hier und da erhalten. Trotzdem an Mikrotomschnitten die Umrisse einzelner Endospermzellen erhalten sind,

sucht man vergebens nach deren Zellmembranen, nur hie und da sind hievon kleine Reste übriggeblieben. Solche sind besonders da zu sehen, wo drei Zellen aneinander stoßen. Diese Reste geben keine Zellulosereaktion mit Chlorzinkjod, färben sich gar nicht mit Jodkalijod. Welche Umwandlung diese Zellwände während der Reife der Samen erlitten haben, konnte ich nicht feststellen. Mit Wasser quellen die Reste jener Zellwände nicht merklich auf, mit Rutheniumrot erfolgt keine Rotfärbung derselben.

Alle untersuchten Gramineen mit weichen Fettendospermen zeigen während der Keimung zwei morphologisch-biologische Beson-

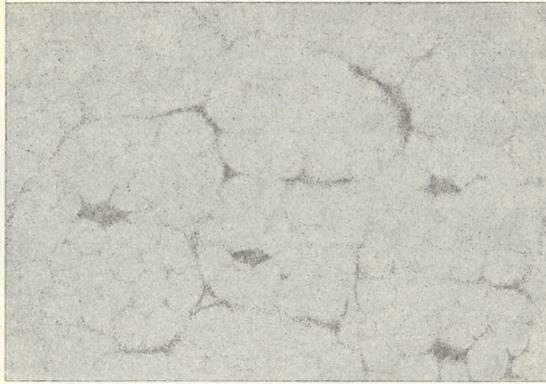


Fig. 2. Endospermzellen von *Apera Spica venti*. Die Umrissse der einzelnen Zellen sind deutlich zu sehen; von ihren Zellwänden ist fast nichts mehr geblieben.

derheiten des Scutellums, die offenbar im Zusammenhang mit der Weichheit der membranlosen Endosperme stehen, und zwar sind es: das Auswachsen der Spitze des Scutellumblattes mehr oder weniger tief in das Fettendosperm hinein sowie das Auswachsen der Epithelzellen der freien Scutellarspitze, auch z. T. derjenigen der Scutellumbasis in Gestalt von langen, den Wurzelhaaren ähnlichen Absorptionshaaren in die breiartige Endospermmasse.

Die freie, schon in reifen Samen angelegte Scutellarspitze wächst infolge des Längenwachstums der Zellen während der Keimung zur mehrfachen Länge aus. Sie ist entweder pfriemenförmig (z. B. *Trisetum flavescens*) oder pfriemenförmig mit flacher, verbreiteter Basis (z. B. *Lepturus incurvatus*) oder pfriemenförmig und flach (bei mehreren *Avenastrum*-Arten), sogar mit wellenartig ge-

bogenen Rändern (*Avena versicolor*). Es findet also bei diesen Gräsern eine Differenzierung des Scutellums in zwei Teile statt, nämlich in die dorsiventral gebaute Scutellumbasis, die mit der jungen Keimpflanze zusammenhängt, und die freie, bedeutend längere

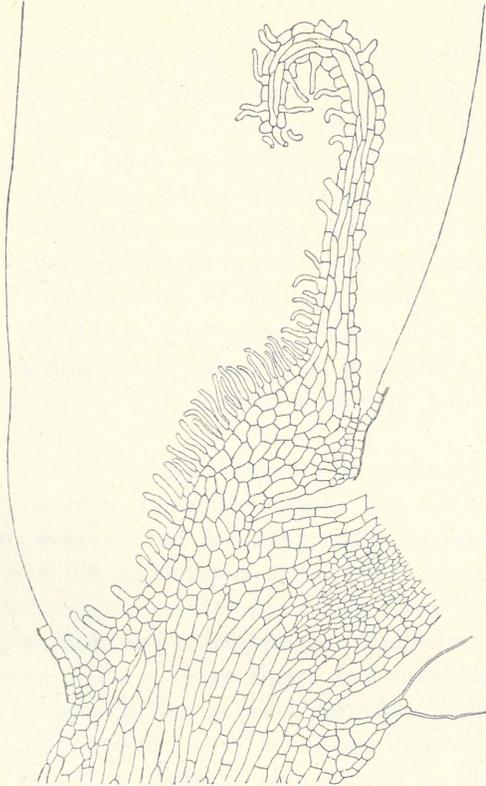


Fig. 3. *Dactylis glomerata*. Längsschnitt durch die Keimpflanze. Die Scutellarspitze gebogen. Die äußere Scutellumseite mit haarförmigen Epithelzellen.

Scutellumspitze. Diese wächst vielfach fast bis zum Ende des Endospermsackes (*Avena planiculmis*, *Lepturus ovatus*) empor und ist bei manchen Arten (*Dactylis glomerata*) noch schwach dorsiventral ausgebildet, indem ihre innere, also auch die obere, der Kleberschicht nähere Seite mit weniger reichlichen Absorptionshaaren, als die untere (also die äußere, den größeren Massen der Endospermnahrung zugewandte) Seite bedeckt ist. Bei anderen der un-

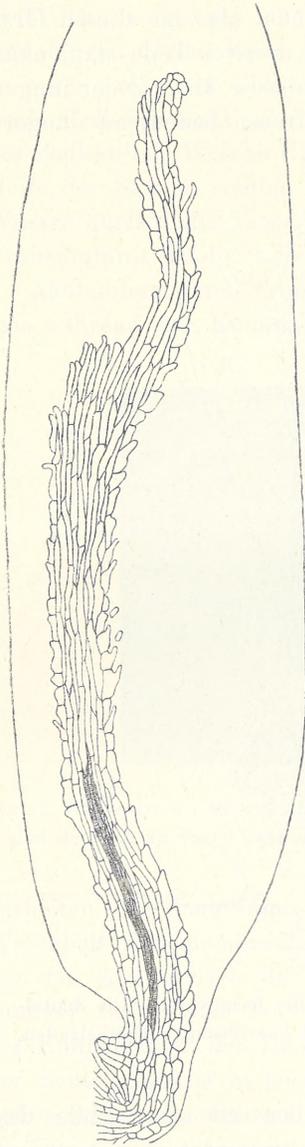


Fig. 4. *Avena planiculmis*. Samen eines Keimlings längs durchschnitten. Die Scutellarbasis ist sehr kurz, die Scutellarspitze verläuft bis zum Ende des Endospermsackes mitten durch die nicht gezeichnete, breitartige Endospermmasse.

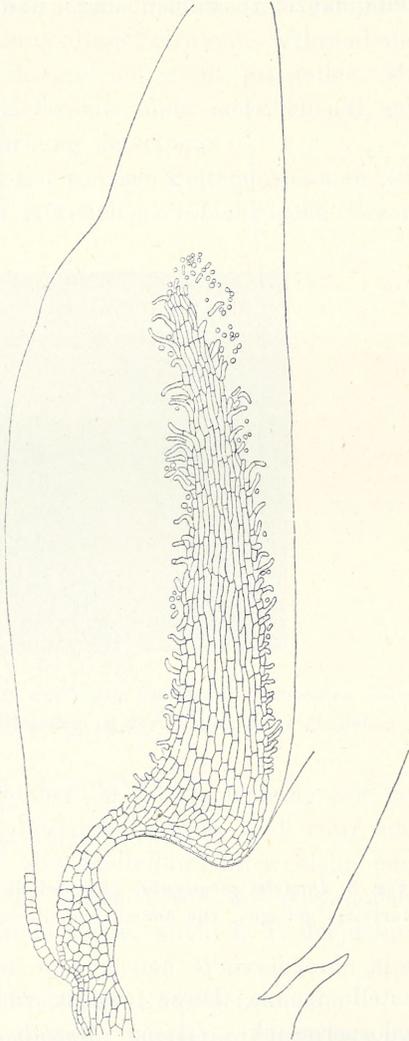


Fig. 6. *Avena desertorum*. Längsschnitt des Scutellums. Die lange Scutellarspitze verläuft mitten im Endosperm. Die Epithelzellen sind zu langen Absorptionshaaren ausgewachsen.

tersuchten Arten ist sogar von dieser schwachen Dorsiventralität der Scutellumspitze nichts mehr zu sehen. Diese ist entweder radiär (*Trisetum*) oder bilateral (*Avena desertorum*) gebaut. Nicht immer wächst die freie Scutellarspitze ganz gerade in die Basis des Endospermsackes hinein, bei *Dactylis glomerata* wächst häufig der apikale Teil der Scutellarspitze schief oder bogenförmig in das Innere.

Die freie Scutellarspitze der Gramineen mit weichen Endospermen erinnert trotz aller Verschiedenheit der Form an die freien und zentralen Haustorien der Palmen, ist jedoch mit dem Typus der Gramineen, die seitlich am Endosperm liegende und dorsiventralsale Haustorien besitzen, durch Übergänge, wie wir solche oben bei *Dactylis* erwähnt haben, verbunden. Man findet allerdings freie Scutellarspitzen der Gramineen nicht unbedingt nur bei Pflanzen mit weichem Fettendosperm; es hat doch solche, wenn auch sehr kleine schon Haberlandt in seiner „Pflanzenanatomie“ bei *Briza minor* abgebildet und beschrieben; *Briza media*, die ein ganz ähnliches Verhalten zeigt, und die ich untersucht habe, besitzt doch ein hartes Endosperm.

Bei allen untersuchten Keimlingen mit weichen Fettendospermen findet ein starkes Längenwachstum der Zellen der freien Scutellumspitze während der Keimung statt, wodurch die Zellen derselben an den Längsschnitten mehr oder weniger lang und schlauchartig ausgezogen erscheinen. Dieser Dehnung unterliegen in noch stärkerem Maße die oberflächlichen Epithelzellen, die dabei an ihrem apikalen Ende in lange Haare frei auswachsen, während ihre Basis den inneren Zellen parallel gerichtet bleibt. Die freien Haarspitzen derselben sind (z. B. bei *Avena desertorum*) bis 80  $\mu$  lang, wachsen entweder senkrecht zur Oberfläche des Scutellums aus, oder schlängeln sich hie und da zwischen den Klumpen des Endosperms. In diesen langen Epithelhaaren haben wir biologisch Absorptionshaare vor uns, die den typischen Wurzelhaaren analog und äußerst ähnlich sind. Man könnte dieselben sogar trotz der anderen Lokalisation als den Wurzelhaaren homolog betrachten. Es werden doch die bei den Gramineenkeimlingen so häufigen Absorptionshaare der Coleorrhiza-Oberfläche allgemein und ohne Beanstandung als Wurzelhaare betrachtet, und bei mehreren Gräsern treten ähnliche Haare sogar auf dem Epiblast (*Dactylis glomerata* u. a.) auf. Jedenfalls muß ich betonen, daß zwischen den

Absorptionshaaren des Scutellums und denen der Wurzel bei einer und derselben Pflanzenart kleine Unterschiede auftreten. So sind nämlich die Wurzelhaare viel länger und dünner als die Scutellumhaare, Differenzen, die möglicherweise mit der Verschiedenheit der zu resorbierenden Nahrung (wenigstens teilweise) zusammenhängen. Bei mehreren Arten verlängern sich jedoch nicht alle, oder nur wenige Epithelzellen der Scutellumbasis (*Avena Besseri*), und auf diese Weise sind bei den Gramineen alle Übergänge zwischen den gewöhnlichen Epithelsaugzellen (*Zea Mays* u. a.) und den den Wurzelhaaren ähnlichen vorhanden.

#### Zusammenfassung:

Bei mehreren Grasarten, die verschiedenen Unterfamilien angehören, sind die reifen Endosperme sehr fettreich und außerdem weich. Die Zellmembranen der stärkeführenden Endospermzellen verschwinden vor der Reife, so daß das Endosperm zu einer breiartigen Masse wird, die, aus dem Samen ausgedrückt, sich abrundet. Bei allen solchen Arten, die untersucht wurden, ist das Scutellum in zwei Teile, nämlich die dorsiventrale Scutellarbasis und die Scutellarspitze differenziert. Die Scutellarspitze bleibt während der Keimung der Kleberschicht nicht anliegend, sondern wächst tief und weit mitten in die Endospermmasse hinein. Ihre Epithelzellen wachsen zu langen Absorptionshaaren aus. Ohne eine chemische Untersuchung des Reifungs- und des Keimungsprozesses dieser Samen läßt sich über die ökologische Bedeutung der Weichheit der Endosperme nichts Sicheres aussagen. Jedenfalls wird infolge des Fehlens starrer Zellmembranen während der Keimung die zum Brei gewordene Endospermnahrung viel rascher als in den gekammerten Endospermen ausgenützt.

Herrn Professor Dr. M. Raciborski bin ich für die Leitung und Ratschläge zum herzlichsten Dank verpflichtet.

Frl. Hel. Żurawska spreche ich für die Anfertigung der Zeichnungen meinen wärmsten Dank aus.

Biologisch-botanisches Institut der Universität Lwów (Lemberg).

*Badania porównawczo-cytologiczne nad aparatem Golgi-Kopscha i nad stosunkiem tegoż do innych struktur w komórkach somatycznych i płciowych u różnych zwierząt. — Vergleichend-zytologische Untersuchungen über den Golgi-Kopsch'schen Apparat und dessen Verhältnis zu anderen Strukturen in den somatischen Zellen und Geschlechtszellen verschiedener Tiere.*

Mémoire

de M. **RUDOLF WEIGL**,

présenté par M. J. Nusbaum m. e. dans la séance du 6 Mai 1912.

(Planche XV).

**I. Einleitung.**

Einführung in die Probleme.

Das reiche Tatsachenmaterial, das uns die Untersuchungen Golgi's und seiner älteren Schule <sup>1)</sup>, wie auch die Bergen's <sup>2)</sup>, Sjövall's <sup>3)</sup> und Cajal's <sup>4)</sup>, insbesondere aber eine Reihe von Arbeiten italienischer Forscher der letzten Jahre <sup>5)</sup> zur Verfügung stellten, gestattete erst, sich etwas eingehender über das Vorkom-

<sup>1)</sup> Literatur bei C. Golgi, Sur une fine particularité de structure de l'épithélium de la muqueuse gastrique et intestinale de quelques vertébrés. Arch. Ital., T. 51, 1909.

<sup>2)</sup> F. v. Bergen, Zur Kenntnis gewisser Strukturbilder (Netzapparate, Saftkanälchen, Trophospongien) im Protoplasma verschiedener Zellenarten. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 64, 1906.

<sup>3)</sup> E. Sjövall, Über Spinalganglienzellen und Markscheiden. Anat. Hefte H. 91, 1906.

<sup>4)</sup> R. Cajal, Les conduits de Golgi-Holmgren du protoplasma nerveux, et Trav. lab. rech. biol. d. l'Univ. de Madrid, T. 6, 1908, auch T. 3, 1904.

<sup>5)</sup> Literatur bei G. d'Agata, Über eine feine Struktureigentümlichkeit Epithelzellen der Gallenblase. Arch. f. mikr. Anat., Bd. 77, 1911.

men und den Bau der unter die Bezeichnung des Golgi'schen „Apparato reticolare interno“ fallenden Strukturen, in beinahe allen Zellen des Wirbeltierkörpers, zu orientieren.

Diese Arbeiten bewiesen uns auch erst, daß wir es da mit einer allgemeineren, beinahe allen Zellen des Wirbeltierkörpers zukommenden Struktur zu tun haben. (Nur den Belegzellen der Magendrüsen spricht Golgi einen Apparato reticolare ab). Sie waren jedoch trotz Enthüllung noch manch interessanter Einzelheiten nicht imstande, uns dem eigentlichen Ziele dieser Forschungen, und zwar der Eruiierung der Bedeutung und Funktion, die diesen Strukturen im Zellenleben zukommt, näher zu bringen. Da uns andererseits auch die experimentelle Fragestellung bislang im Stiche ließ, so erwies es sich, um doch irgendwelche neue Anhaltspunkte zu gewinnen, vor allem als höchst wünschenswert, für diese Untersuchungen erst eine breitere Basis zu schaffen, um dann vielleicht doch leichter zum Ziele zu gelangen.

Um nun weitere Horizonte zu gewinnen, mußten vorerst einige Kardinalfragen gelöst werden. Vor allem mußten vergleichende Studien einsetzen, die uns über die Verbreitung und den Bau dieser Strukturen im ganzen Tierreich orientieren könnten, die uns also erst zeigen sollten, ob wir es im Golgi-Apparat mit einer allen Zellen eines jeden Organismus im ganzen Tierreich inhärenten Struktur zu tun haben. Durch weitere Untersuchungen sollte dann auch gezeigt werden, ob in dieser Hinsicht bei allen Zell- und Tierformen ein einheitlicher Bauplan existiert, inwiefern da also überhaupt von einer Homologie die Rede sein kann und in welcher Richtung (ob morphologischer oder stofflicher) und wie weit sie durchführbar ist, ob sie sich z. B. nur auf eine oder verschiedene Gattungen einer Familie beschränkt, oder ganze Gruppen umfaßt u. s. w.

Die von diesem Gesichtspunkt aus unternommenen Untersuchungen — die sich bislang hauptsächlich auf unser Laboratorium beschränken — enthüllten uns schon jetzt, bei einem zwar reichen, aber dennoch keinesfalls vollständigen Tatsachenmaterial, manch interessante und bei der Beurteilung dieser Gebilde keinesfalls zu unterschätzende Einzelheiten.

Als Hauptresultat dieser vergleichenden Untersuchungen möchte ich dieses hervorheben: mit unzweideutiger Klarheit sehen wir nun, daß wir in diesen Bildungen ein zwar konstantes, aber je nach

der Tier- und Zellkategorie in morphologischer, einigermaßen auch in stofflicher Hinsicht veränderliches Zellorgan vor uns haben.

Es sei mir auch erlaubt, in aller Kürze auf die Tatsachen, die uns das vergleichende Studium der Golgi-Kopsch'schen Apparate bei verschiedenen Zellkategorien und Tiergruppen erschloß, hinzuweisen.

## II. Vorkommen, Bau und Verhalten des Golgi-Apparats bei verschiedenen Tiergruppen und die Kriterien der Homologisierung dieser Gebilde.

Die erste und wichtigste Frage nach der Ubiquität dieser Bildungen muß aller Wahrscheinlichkeit nach bejahend beantwortet werden. Denn in keiner Zellkategorie der verschiedensten Tiere, die bisher in dieser Hinsicht untersucht wurden, fehlt der Apparat<sup>1)</sup>. Es wurde also dadurch, wenn auch nicht vollkommen erwiesen, so doch sehr wahrscheinlich gemacht, daß der Apparat einen allgemeinen, jeder lebenden und funktionierenden Zelle inhärenten und konstanten Zellbestandteil bildet. Natürlich werden da Zellen, die in extremer Richtung einseitig differenziert wurden, nicht in Betracht gezogen.

Was die zweite Frage, und zwar die Übereinstimmung dieser Strukturen in morphologischer Hinsicht anbelangt, so zeigte das vergleichende Studium verschiedener Tiergruppen, daß in dieser Beziehung eine allgemeine, alle Tiergruppen umfassende Homologie nicht existiert, in beschränktem Maße jedoch — im Bereich einiger Tiergruppen — durchführbar ist. Danach erwiesen sich die Verallgemeinerungen, die durch das Studium des Apparats der Wirbeltierzellen gewonnen wurden, für die Wirbellosen als unhaltbar.

Beim Studium des Apparats der Wirbeltiere schienen nämlich die gefundenen Verhältnisse in allen denjenigen Zellen, wo ein Apparat einwandfrei beschrieben wurde<sup>2)</sup>, dafür zu sprechen, daß

<sup>1)</sup> Es sei erwähnt, daß ich auch in den Belegzellen der Magendrüsen bei Säugetieren — entgegen den Angaben Golgi's — Schwärzungen erhielt.

<sup>2)</sup> Die in den quergestreiften Muskelzellen seinerzeit von Veratti als Golgi-Apparat beschriebenen Strukturen möchte ich meinerseits nicht als zu diesen

der Bauplan des Apparats jeder Zelle eines Organismus, im Grunde genommen, gleich bleibt, bei den Wirbeltieren z. B. überall in Gestalt eines stärker oder schwächer entwickelten Netzes auftritt.

Auch das vergleichende Studium der Morphologie des Apparates, das sich im Bereich einiger Zellkategorien: Nervenzellen, Epithelzellen des Magens, des Darmes und der Bauchspeicheldrüsen, auf verschiedene Repräsentanten aller Wirbeltier-Klassen bezog, bewies mir, daß bei allen Wirbeltiergruppen die Ausbildung der Apparate dieser Zellen, im Grunde genommen, überall die gleiche ist, daß also in dieser Hinsicht eine vollkommene Übereinstimmung im ganzen Kreise herrscht.

Erst das Studium der Wirbellosen, vor allem das der Gastropoden, zeigte uns dann, daß die morphologische Ausbildung des Apparats nicht nur für analoge Zellen eines Organs (Nervenzellen) bei verschiedenen Ordnungen einer Klasse, sondern sogar im Bereiche eines Organismus in verschiedenen Zellen auch grundverschieden sein kann. Dadurch wurde selbstverständlich die Frage, ob vielleicht eine Übereinstimmung im Bau der Apparate im Bereiche einer Zellkategorie bei verschiedenen Tiergruppen besteht, negativ beantwortet. Angesichts dessen unterlagen auch die Kriterien der Homologisierung dieser Bildungen einer gründlichen Umgestaltung.

Es drängt sich da demzufolge vorerst die Frage auf, welche Kriterien es sind, die uns berechtigten, Bildungen, die bei verschied-

Gebilden gehörig ansehen. In Muskelzellen junger Wirbeltiere erhielt ich Schwärzungen vom Charakter, wie sie neulich im Herzmuskel Emer. Luna beschrieb. Diese Gebilde möchte ich eben als den Rest des vielleicht hier etwas verkümmerten Golgi-Apparats ansehen. In Muskelzellen Wirbelloser, und zwar bei *Piscicola* fand Fräulein Kulikowska an eben derselben Stelle, nämlich an den Kernpolen im noch undifferenzierten Plasma, einen aus schön entwickelten und Netze bildenden Fäden bestehenden Apparat.

Auch die von Sinigaglia in roten Blutkörperchen der Amphibien beschriebenen Bildungen entsprechen höchstwahrscheinlich nicht dem intrazellulären Golgi-Apparat, obwohl sie sich, wie ich an meinen Blutpräparaten von Frosch, Salamander, *Triton*, Axolotl und *Proteus* konstatieren konnte, auch leicht und intensiv mittels der Osmiummethoden — also der elektivsten Apparatmethoden — schwärzen. Ihrem Bau nach scheinen jedoch diese Bildungen eher einen Stützapparat der Blutkörperchen zu repräsentieren, und ich möchte sie auch eher den Langenhan'schen Netzen der Leydig'schen Zellen der Amphibienhaut zur Seite stellen.

denen Tiergruppen in so mannigfacher Ausbildung auftreten, zu homologisieren.

Bei der Beantwortung dieser äußerst wichtigen Frage muß ich etwas weiter ausholen, vor allem aber zu den bei dem Studium der Wirbeltiere sich ergebenden Kriterien zurückgreifen.

Bei dem vergleichenden Studium der Wirbeltiere <sup>1)</sup>, das sich, wie schon erwähnt wurde, wenigstens im Bereiche einiger Zellkategorien, auf beinahe alle Repräsentanten dieses Tierkreises ausdehnte, konnten ganz einwandfrei zweierlei Art Kriterien, und zwar morphologischer und histochemischer Natur ermittelt werden, die es vollends gestatteten, in beinahe jedem Falle eine unzweideutige Diagnose aufzustellen, folglich auch das Auseinanderhalten verschiedener Strukturen ermöglichten. Es zeigte sich nämlich erstens, daß die morphologische Ausbildung, im Grunde genommen, für alle Zellen des Wirbeltierkörpers konstant ist; dies bestätigen auch die Angaben der Autoren für alle bisher untersuchten Zellen der Wirbeltiere. Überall tritt der Apparat in Gestalt eines mehr oder weniger stark entwickelten Netzes auf, das sich vorwiegend in der größten Plasmamasseanhäufung der Zelle ausbreitet. Schon durch diesen Netzcharakter bleibt der Apparat der Wirbeltierzelle scharf von anderen Strukturen, z. B. den Mitochondrien unterschieden.

Noch schärfer trat jedoch das Verhalten gegen angewandte Reagenzien hervor. In dieser Richtung ausgeführte, eingehende Untersuchungen zeigten mir zur Genüge, daß wir es im Apparat überall im großen und ganzen mit ein und derselben Substanz zu tun haben. Das Substrat dieser Bildungen ist, diesen Untersuchungen gemäß, eine zusammengesetzte Substanz, deren Hauptkomponenten eine lezithinartige Verbindung ausmacht, die durch Osmiumsäure konserviert und bei längerer Einwirkung derselben geschwärzt wird, infolgedessen auch die Osmiumschwärzung der Präparate herbeiführt. Nach Anwendung von gewöhnlich in der Histologie gebrauchten Färbungen, z. B. Karmin, Hämatoxylin, auch Eisenhämatoxylin (Heidenhain) und Kristall-

<sup>1)</sup> Studya nad aparatem Golgi-Kopscha i trofospongiami Holmgrena w komórkach nerwowych kręgowców. *Archiwum Naukowe*, dział II, tom I, 1910.

O aparacie Golgiego-Kopscha komórek nabłonkowych w jelicie kręgowców i stosunku jego do innych struktur. *Festschrift für Prof. J. Nusbaum*, 1911.

violett (Benda), läßt sich auch der mit Osmium fixierte Apparat in der Regel nicht im positiven Bilde nachweisen.

Bei Konservierung der Präparate in Reagenzien, welche Lezithin nicht konservieren, z. B. Alkohol, Sublimat, Trichlormilchsäure u. s. w., wird auch die sich mit Osmium schwärzende Substanz nicht konserviert, sie unterliegt vielmehr nach vorhergehender stärkerer oder schwächerer Quellung einem Zerfall, der sich durch sekundäre Osmierung nachweisen läßt. Die Zerfallprodukte werden dann durch den Entwässerungsalkohol ausgelaugt. Demzufolge tritt auch der Apparat in solchen Präparaten des öfteren als System von hellen Kanälchen (Trophospongienkanälchen Holmgren's) auf.

Weiter bewiesen dann auch diese Untersuchungen, daß wir im Apparat, außer den lezithinartigen Substanzen, noch konstant andere, und zwar spezifische Substanzen vorfinden, die sich mit beinahe allen Reagenzien konservieren lassen, durch Osmiumsäure jedoch nicht geschwärzt werden, auch durch gewöhnliche Färbungen nicht färbbar sind, sich dagegen nach Holmgren (frisch bereitetes Fuchselin) intensiv und spezifisch färben lassen.

Dadurch wurde nun gezeigt, daß wir es im Apparat mit einer zusammengesetzten Substanz (vielleicht einem Lezithinalbumin) zu tun haben, die erst durch die Wirkung der Reagenzien in ihre Komponenten: sich mit Osmium schwärzende, in gewöhnlichen Reagenzien lösliche, sowie unlösliche, mit Fuchselin sich färbende, gespalten wird.

Die auf diese Weise ermittelten Kriterien erlitten jedoch durch das fortschreitende Studium der Wirbellosen immer größere Einschränkungen.

Zwar ließ es sich konstatieren, daß bei einigen Repräsentanten der Wirbellosen, z. B. Borstenwürmern und Hirudineen in allen bisher untersuchten Zellkategorien, insbesondere Nervenzellen und Epithelzellen, auch Drüsen- und Muskelzellen, wie die im hiesigen Laboratorium ausgeführten Untersuchungen von Fräulein Białkowska u. Kulikowska<sup>1)</sup> und von Frl. Kulikowska zeigten, sowohl in morphologischer Hinsicht, wie auch im Bau der Substanz des Apparats eine vollkommene Übereinstimmung mit den der

<sup>1)</sup> Über den Golgi-Kopsch'schen Apparat der Nervenzellen bei den Hirudineen und *Lumbricus*. Anat. Anz., Bd. 38, 1911.

Wirbeltiere herrscht; auch da haben wir es überall mit stark entwickelten Netzen zu tun, deren Substanz sich gegen angewandte Reagenzien und Färbungen analog verhält, wie die Substanz der Golgi-Netze der Wirbeltiere. Bei anderen Wirbellosen stießen wir jedoch auf Verhältnisse, die in dieser Hinsicht eine Umwälzung brachten. So bewiesen mir vorerst die Untersuchungen über den Golgi-Apparat der Gasteropoden<sup>1)</sup>, daß wir es in diesen Strukturen nicht mit einer Einrichtung zu tun haben, deren Morphologie in allen Zellen konstant wäre. Es zeigte sich nämlich, daß der Golgi-Apparat bei einigen Repräsentanten dieser Klasse konstant in einer Form auftritt, die vom Typus des Wirbeltierapparats grundverschieden ist. Bei *Helix* z. B. besteht der Apparat lediglich aus kurzen, bakterienförmigen oder gebogenen, aber nur ausnahmsweise gewundenen Fäden, die oft dicht gedrängt stehend, beinahe das ganze Entoplasma der Zelle einnehmen. (Vergl. Fig. 1). In anderen Zellkategorien dieses Tieres, z. B. Darm- und Lebergang-Epithelzellen, wie auch verschiedenen Drüsenzellen, finden wir dann überall wieder konstant elegante, stark ausgebildete Netze.

Bei einem anderen Repräsentanten dieser Klasse, u. zw. *Tethys*, begegnen wir wieder unter den Nervenzellen außer solchen mit nur isolierten Apparatfäden, auch Zellen mit einem Apparat, der aus längeren, gewundenen, sich auch stellenweise verzweigenden und anastomosierenden Fäden besteht, auf diese Weise also auch schöne Netze bildet. Dadurch nähert sich der Apparat dieser Zellen wieder dem der Wirbeltiere und liefert uns hiemit einen schönen Übergang vom *Helix*-Typus zu dem der Wirbeltier-Nervenzellen.

Das Verhalten der Apparatsubstanz gegen Reagenzien blieb dagegen für die genannten Zellen der Gasteropoden dasselbe, wie wir es bei den Wirbeltieren fanden. Auch hier, so in den Nerven, wie in den Epithelzellen, ließ sich der Apparat nur durch Osmiumsäure konservieren — durch die er nach längerer Einwirkung geschwärzt wurde — blieb dagegen nach Anwendung gewöhnlicher Fixierungs- und Färbungsmethoden unsichtbar.

Diese Ergebnisse mußten selbstverständlich zu der Überzeugung führen, daß wir es in diesen Bildungen nicht mit einem Apparat

<sup>1)</sup> R. Weigl, Zur Kenntnis des Golgi-Kopsch'schen Apparats in den Nervenzellen verschiedener Tiergruppen. Verhandl. d. VIII. Internat. Zoologen-Kongresses zu Graz, 1910.

im Sinne einer passiven, in morphologischer Hinsicht konstanten Einrichtung, z. B. einem Exkretions-Kanalchenapparat oder dergleichen zu tun haben. Sie zeigten also, daß bei der Beurteilung dieser Bildungen der Schwerpunkt nicht in die morphologische Ausbildung, sondern vielmehr in die Natur der Apparatsubstanz selbst, vielleicht vorwiegend in seine Lezithinstoffe, zu verlegen ist.

Weitere Untersuchungen, die sich auf die Nervenzellen anderer Evertibraten, und zwar der Cephalopoden, Krustaceen und Insekten bezogen, ließen in bezug auf die bislang ermittelten Verhältnisse, außer noch schärfer ausgeprägten morphologischen Verschiedenheiten im Bau der Apparate, auch tiefergreifende Abweichungen in anderer, nämlich histochemischer Hinsicht feststellen. Sie bewiesen nämlich, daß auch das Verhalten der Apparatsubstanz gegen angewandte Reagenzien nicht überall konstant ist, uns also ebenfalls kein sicheres Unterscheidungsmerkmal dieser Bildungen gewährleistet.

Was die morphologische Ausbildung der Apparate dieser Tierklassen anbelangt, so sei hervorgehoben, daß wir hier allen Formen der Apparate begegnen; also Zellen mit nur kurzen, rigiden oder gebogenen Stäbchen; als Übergangszellen solchen mit geschlängelten und verästelten Fäden und Zellen mit Netze bildenden Apparaten in allen Abstufungen.

So besteht z. B. der Apparat der Ganglienzellen bei Cephalopoden (Fig. 2), wie meine Präparate zeigen<sup>1)</sup>, vorwiegend aus kürzeren und längeren, gewundenen Fäden, die sich nur spärlich verzweigen und auch selten Verbindungen eingehen, also im Vergleich zu den Wirbeltieren ein nur lockeres und auch nur gruppenweise auftretendes Netz bilden; diese zeigen uns demzufolge in ihrem Habitus eine vermittelnde Form zwischen dem Apparat der Gasteropoden z. B. und dem der Wirbeltiere.

Der Apparat der Nervenzellen der Krustaceen besteht dagegen — wie es aus den Untersuchungen Poluszyński's<sup>2)</sup> erhellt — bei allen von diesem Forscher untersuchten Formen lediglich aus kurzen, geraden oder kreisförmig gekrümmten, öfters bis beinahe

<sup>1)</sup> R. Weigl, Über den Golgi-Kopsch'schen Apparat in den Ganglienzellen der Cephalopoden. Bull. d. Acad. d. Sciences de Cracovie, 1910.

<sup>2)</sup> G. Poluszyński, Untersuchungen über den Golgi-Kopsch'schen Apparat und einige andere Strukturen in den Ganglienzellen der Krustaceen. Bull. d. Acad. d. Sciences de Cracovie, 1911.

zu Ringen geschlossenen Fäden, die in der ganzen Zelle zerstreut sind. (Sieh Fig. 4). Die Morphologie des Apparats der Insekten-Nervenzelle endlich kann dann — den Untersuchungen von Fräul. Kulikowska<sup>1)</sup> gemäß — je nach der untersuchten Spezies auch verschieden sein. Da begegnet man Formen, wo der Apparat nur aus ganz kurzen Fäden besteht, also vollkommen dem der Krustaceen gleicht (Vergl. Fig. 7), und wieder solchen, bei denen er schon aus längeren, geschlängelten und gewundenen Fäden, ähnlich den bei einigen Gasteropoden vorkommenden zusammengesetzt ist, um bei wieder anderen Formen sich dem der Cephalopoden und auch dem der Wirbeltiere zu nähern, also aus sich verästelnden und anastomosierenden, Netze bildenden Fäden aufgebaut ist. (Siehe Fig. 3).

Was nun das Verhalten der Apparate dieser drei Tierklassen angewandten Reagenzien gegenüber betrifft, das am eingehendsten bei den Krustaceen von Poluszyński untersucht wurde, so ließ es sich konstatieren, daß ihre Substanz sich gegen Osmiumsäure analog verhält, wie man es bei den Wirbeltieren und anderen Wirbellosen gefunden hat. Auch da ließ sie sich nur mittels starker Osmiumlösungen konservieren und nach längerer Einwirkung schwärzen, unterlag dagegen nach Einwirkung schwacher Lösungen einer Verquellung und partieller Auslaugung. In struktureller Hinsicht, wie auch anderen Reagenzien gegenüber, ist jedoch das Verhalten der Apparatsubstanz dieser Klassen ein in so mancher Richtung anderes. Schon der Apparat der Cephalopoden weicht in dieser Hinsicht in nicht unbedeutendem Maße von dem der Wirbeltiere und anderer Evertebraten, z. B. der Gasteropoden und Würmer ab. Hier läßt sich nämlich, auch nach kurzer Osmiumfixierung, der Apparat mittels gewöhnlicher Färbungen, z. B. Eisenhämatoxylin, Gentianaviolett verhältnismäßig leicht färben, also im positiven Bilde erhalten; ein Verhalten, das wir bei Wirbeltieren nur ausnahmsweise, oder nach langwieriger Einwirkung von Osmiumlösungen vorfinden.

Denselben Verhältnissen begegnete Poluszyński dann wieder in einer noch stärker ausgeprägten Form in den Nervenzellen der Krustaceen, wie auch Fräulein Kulikowska in denen der

<sup>1)</sup> Z. Kulikowska, O aparacie Golgiego-Kopscha w komórkach nerwowych u owadów. Festschrift f. Prof. J. Nusbaum. 1911.

Insekten. Hier läßt sich — den Untersuchungen dieser Autoren gemäß — der Apparat nicht nur nach Osmiumgemischfixierung schon beinahe konstant mittels Eisenhämatoxylin, Gentianaviolett u. s. w. im positiven Bilde darstellen, sondern tritt auch des öfters an in anderen Reagenzien (z. B. Sublimat, Trichlormilchsäure, Formol) konserviertem Material schön hervor.

Ein ganz extremes Verhalten finden wir in den Geschlechtszellen einiger Evertebraten, insbesondere Gasteropoden (schöne, stark ausgebildete Netze) und Insekten (in der Zelle zerstreute rigide Stäbchen). Hier läßt sich der Apparat beinahe konstant nicht nur in durch Osmiumgemische, sondern auch in durch viele andere Reagenzien konserviertem Material nachweisen und auch intensiv färben.

Die aus diesen Tatsachen sich ergebenden Schlüsse wären nun derart, daß die Zusammensetzung der diese Apparate aufbauenden Substanz eine etwas andere sein muß als bei den Wirbeltieren, daß auch in diesen Fällen möglicherweise die gegenseitige Bindung des Lezithins mit den übrigen, den Apparat aufbauenden Substanzen eine innigere ist, da die angewandten Reagenzien sie nicht so leicht und auch nicht in dem Maße wie bei den Wirbeltieren zu zersetzen vermochten.

Wenn wir uns alle bisher vorgebrachten Tatsachen, die uns das vergleichende Studium der Apparate brachte, vergegenwärtigen, müssen wir zu der Überzeugung kommen, daß bei der Beurteilung dieser Strukturen nicht nur das morphologische Kriterium ganz entfällt, sondern auch das Verhalten gegen Reagenzien solche Einschränkungen erfährt, daß es für sich allein als Kriterium der Homologisierung dieser Gebilde nicht mehr ausreicht. Wir besitzen also eigentlich kein einziges, in jeder Hinsicht untrügliches Kriterium für exakte Homologisierung dieser Bildungen, und erst das vergleichende Studium des Baues dieser Bildungen, wie auch des Verhaltens ihrer Substanz bei verschiedenen Tierklassen und Zellgruppen ermöglicht uns durch Auffindung verschiedener Übergänge, diese Bildungen auch da zu identifizieren, wo sie augenscheinlich ohne diesen Behelf nicht von anderen Bildungen, insbes. Mitochondrien (z. B. bei der Spermatogenese der Insekten) zu trennen wären.

Das vielleicht noch am meisten Vertrauen erweckende und in der Praxis sich auch wirklich überall bewährende Kriterium, näm-

lich das Verhalten gegen Osmiumsäure, verliert jedoch besonders dadurch an theoretischer Bedeutung, weil die Substanz der Mitochondrien, gerade in ihrem Verhalten gegen Osmiumsäure, sich der des Apparates in so mancher Hinsicht nähert. So werden denn auch, insbesondere bei einigen Objekten, z. B. Eizellen, nach langer Einwirkung von Osmiumsäure samt den Apparaten auch die Mitochondrien intensiv geschwärzt.

Da nun die Mitochondrien uns bei der Homologisierung der Golgi-Kopsch'schen Strukturen der Wirbellosen, insbesondere bei dem Studium der Geschlechtszellen, noch in anderer Hinsicht nicht leicht zu überwindende Schwierigkeiten in Weg stellen, so möchte ich eben diesen Verhältnissen auch etwas größere Aufmerksamkeit schenken.

### III. Der Golgi-Apparat und die Mitochondrien; ihr gegenseitiges Verhalten.

Bei Wirbeltieren, besonders in den somatischen Zellen, ist die Verwechslung der Mitochondrien mit dem Golgi-Apparat schlechtweg ausgeschlossen. Zwar fehlt es besonders in mangelhaft konserviertem Material (z. B. Nebenhoden) nicht an Stellen, die uns, was die Ausbildung dieser Strukturen anbelangt, einen stufenweisen Übergang vom Apparat zu den Mitochondrien vortäuschen könnten. Stellenweise werden z. B. die Fäden des Apparats immer dünner, weisen auch einen granulären Bau auf, und die ganze Bildung verliert an Volumen; die Mitochondrien treten dagegen eben an solchen Stellen immer zahlreicher hervor. Oft hat es ganz den Anschein, als wenn die Mitochondrien aus den destruierten und sich auflösenden Apparatfäden hervorgingen. Eine Verwechslung dieser in morphologischer, histochemischer, bis zu gewissem Grade auch in funktioneller Hinsicht verschiedenen Bildungen — wie sie leider noch jetzt allzuoft stattfindet — ist nur auf eine Unkenntnis dieser Strukturen zurückzuführen. Dies gilt auch für die somatischen Zellen einiger Wirbellosen, z. B. mancher Anneliden und Gasteropoden.

Etwas anderen, schon schwieriger zu beurteilenden Verhältnissen begegnen wir in den Geschlechtszellen, besonders denen der niederen Wirbeltiere und der Gasteropoden. Hier lassen sich, wie allgemein bekannt, Strukturen wie Archoplasmenschleifen, Zentral-

kapseln, Pseudochromosomen, gewisse Teile des Idiosoms, Nebenkerns und Dotterkerns, also Bildungen, die insgesamt den Golgi-Kopsch'schen Apparat dieser Zellen repräsentieren, nach geeigneter Fixierung, insbesondere in Osmiumgemischen, bei manchen aber auch nach anderen Reagenzien, z. B. Sublimat, schon durch gewöhnliche Färbungen, besonders Eisenhämatoxylin schön färben.

An solchen Präparaten können selbstverständlich diese Bildungen gleichzeitig mit den ebenfalls durch diese Methoden sich färbenden Mitochondrien auftreten. Wenn wir dann noch die Veränderungen berücksichtigen, die während der Umwandlungen der Keimzellen, insbesondere während ihrer Teilungen, so im Mitochondrial- wie im Golgi-Apparat vor sich gehen, wenn wir sehen, daß einerseits die Mitochondrialfäden Formen annehmen, die denen der Apparatfäden auffallend gleichen, andererseits auch des öfteren der Apparat in einzelne Fäden zerfällt, die wieder denen der Mitochondrien ähneln, so ist es auch nicht verwunderlich, daß es oft äußerst schwer fällt oder auch schlechtwegs unmöglich ist, an solchen Präparaten, diese zwei Bildungen auseinanderzuhalten. Erschwerend wirkt bei der Auseinanderhaltung dieser Bildungen auch noch der Umstand, daß unter gewissen Bedingungen sich die Mitochondrien dieser Zellen ebenfalls mit den Apparatmethoden darstellen lassen.

In all diesen Fällen, also sowohl was die Geschlechtszellen der Wirbeltiere, wie auch die der Gasteropoden anbelangt, besitzen jedoch einerseits die Methoden für die Darstellung des Apparates, andererseits die Mitochondrienfärbung Benda's soviel Elektivität, daß sie an gelungenen Präparaten — die auch keineswegs schwer zu erzielen sind — diese Gebilde nicht nur färberisch verschieden darstellen, sondern überhaupt die andere Bildung ganz ungefärbt lassen können.

Es läßt sich nämlich eine gleichzeitige Schwärzung des Apparates und der Mitochondrien in nach den Osmiummethoden behandelten Präparaten bei genauem Arbeiten beinahe immer vermeiden. Andererseits bekommen wir auch an richtig fixierten — dies sei ausdrücklich betont — und differenzierten Benda-Präparaten eine reine Mitochondrienfärbung. Der Apparat entfärbt sich in solchen Präparaten schon in einem Zeitpunkte, wo die Mitochondrien noch einen verbackenen, tief blauen Klumpen darstellen.

Wenn uns also bei diesen Tiergruppen noch einigermaßen die

morphologischen Merkmale und ganz untrüglich einige färberische Kriterien über die Natur der Strukturen einwandfreien Bescheid geben, so stoßen wir bei einigen Tiergruppen, z. B. den Insekten auf derartige Verhältnisse, daß, wenn wir sie gesondert und nicht an der Hand eines reichen vergleichend zytologischen Materials, das uns einen stufenweisen Übergang von leicht zu beurteilenden zu äußerst schwer entwirrbaren Verhältnissen vor Augen führt, beurteilen wollten, es uns äußerst schwer fallen müßte, die erhaltenen Bilder uns zurechtzulegen und den wahren Sachverhalt zu ermitteln.

Wie schon angedeutet, erwiesen nämlich meine Untersuchungen über die Struktur der Geschlechtszellen einiger Insekten, daß der Golgi-Apparat dieser Zellen in einer Form auftritt, die sich auffallend in beinahe jeder Beziehung, also morphologisch und histochemisch, vom Typus des Apparats der Wirbeltiere und derzeit in dieser Hinsicht bekannten Wirbellosen entfernt.

In den Geschlechtszellen aller von mir bisher untersuchten Insekten fand ich nämlich konstant einen Apparat, der lediglich aus kurzen und längeren, dem Anschein nach vorwiegend steifen Fäden besteht, die in der ganzen Zelle (z. B. den großen Spermatozyten) ziemlich gleichmäßig zerstreut liegen, sich vorwiegend aber der Kernoberfläche parallel lagern, des öfteren auch in äußerst charakteristischer Weise paarweise auftreten. (Vergl. Phot. 15—22). Diese Fäden lassen sich bei den Schmetterlingen z. B. mit sehr verschiedenen Konservierungsflüssigkeiten darstellen, bleiben auch öfters noch in solchen Präparaten erhalten, wo die Mitochondrien einer Verquellung und Auslaugung unterlagen. Sie sind also in dieser Hinsicht vielleicht resistenter als die Mitochondrien und konservieren sich am besten in den zur Mitochondriendarstellung geeignetsten Reagenzien, z. B. in Sublimat+Osmiumsäure, Fleming's und Altman's Gemisch. Sie lassen sich dann auch nach beinahe allen Methoden färben, treten also auch, worauf es mir eben speziell ankommt, in gut konservierten und gefärbten Benda-Präparaten äußerst scharf und intensiv gefärbt neben den Mitochondrien auf, färben sich eigentlich intensiver als die letztgenannten. (Siehe z. B. Phot. 19). Sie bleiben nämlich auch nach starker Differenzierung, wenn die Mitochondrien schon entfärbt sind, noch intensiv blau. Dies gilt auch für Eisenhämatoxylin und andere Färbungen, wie auch für die Altman'sche Methode.

Hier, bei der Spermatogenese der Insekten, läßt uns also auch das färberische Kriterium ganz im Stich<sup>1)</sup>. Es erinnern auch demzufolge diese Strukturen in ihrem Verhalten in jeder Hinsicht eher an die Mitochondrien — zu denen sie auch von den Autoren gerechnet werden — als an den Golgi-Apparat.

Daß der Apparat und die Mitochondrien jedoch auch da ganz verschiedene Bildungen repräsentieren, beweist unter anderem der Umstand, daß das Endresultat, dem der Apparat bei der Umformung der Spermatide unterliegt, ein anderes ist als das der Mitochondrien. Während z. B. die Mitochondrien dieser Zellen sämtlich zur Bildung des Mitochondrienkörpers (Nebenkerns) beitragen, in ihm aufgehen, nimmt der Apparat — also die ihn repräsentierenden Stäbchen — keinen Anteil an seinem Aufbau und geht auch keinerlei Beziehungen mit ihm ein. (Vergl. die Phot. 15, 16 u. 20 bis 22).

Wenn wir jedoch all die vorgebrachten Tatsachen berücksichtigen, so müssen wir zugestehen, daß die Ausbildung des Apparats dieser Zellkategorien den Gedanken erwecken muß, daß wir in diesen Strukturen eine quasi Übergangsform vom Apparat zu den Mitochondrien vor Augen haben. Einerseits verliert sich da, wie wir sehen, der Netzcharakter des typischen Golgi-Apparates der Wirbeltierzelle und geht langsam in den der gesonderten Mitochondrienfäden über, andererseits geht aber auch das für den Apparat so charakteristische Verhalten gegen Reagenzien verloren. So büßt der Apparat dieser Zellen nicht nur die leichte Zerstörbarkeit gegen angewandte Reagenzien ein, sondern auch die Leichtigkeit der Osmiumschwärzung wird bedeutend herabgesetzt — intensive Schwärzungen sind nur sehr schwer zu erlangen — und auch die Abneigung gegen jedwede Färbung dieser Strukturen, besonders mit Chromatin- und Mitochondrienfärbungen, wird stark vermindert. Auch auf den Umstand sei noch hingewiesen, daß wir ebenfalls bei den Mitochondrien der Geschlechtszellen der Insekten im Vergleich mit den Mitochondrien anderer Tiere Verschiedenheiten morphologischer und histochemischer Natur verzeichnen können. Dies wären: eine starke Ausbildung ihrer einzelnen Fäden, Bildung von Netzen und ein unbedingt leichteres Zustandekommen von Schwärzungen mit Osmiumsäure und nach Cajal-Golgi; dies alles sind

<sup>1)</sup> Ein ähnliches Verhalten findet Frl. Kulikowska auch in den Nervenzellen einiger Insekten.

Merkmale, wodurch wieder diese Strukturen dem Apparat im allgemeinen in jeder Hinsicht äußerst nahe rücken.

In den Zellen des erwachsenen Organismus sind der Golgi-Apparat und die Mitochondrien, wie ich es zu beweisen versuchte, und was für mich keinem Zweifel unterliegt, scharf voneinander getrennt, und zweifellos repräsentieren uns diese Strukturen zwei verschiedene, scharf charakterisierte Zellbestandteile. Daß es auch im reifen Organismus, oder eigentlich in Zellen, die ihre Entwicklung vollendet haben, nicht zu einer Neubildung des Apparats kommt, davon bin ich überzeugt. In solchen Zellen ist auch jedwede genetische Beziehung zwischen Apparat und Mitochondrien ausgeschlossen.

Das oben erörterte Verhalten dieser Bildungen zeigt jedoch, daß es von vornherein nicht ausgeschlossen ist, daß zwischen diesen zwei Strukturen ein genetischer Zusammenhang existieren könnte, daß also diese Strukturen vielleicht phylogenetisch oder auch ontogenetisch zusammengehören. Einer solchen Annahme können wir nichts entgegenhalten; die Resultate meiner Untersuchungen machen sie eher plausibel.

Einer der wichtigsten Punkte des Apparatstudiums, — und dahin verlegte ich eben von allem Anfang an den Schwerpunkt meiner Bestrebungen, — bleibt also die Erforschung des Entstehens dieser Bildungen in dem sich entwickelnden Organismus.

Die Untersuchungen Sjövalls<sup>1)</sup> zeigen zwar, daß der Apparat schon in frühen Embryonalstadien eine große Verbreitung besitzt, sie konnten jedoch über den wesentlichen Punkt des Problems, nämlich über das Wann und Wie, keine Aufklärung geben. Weitere Untersuchungen sollen uns also erst über den Zeitpunkt und Modus des Entstehens dieser Bildungen belehren.

Vor allem bleibt da noch zu erforschen, ob sich der Apparat in den reifen Geschlechtszellen als ihr integrierender Bestandteil erhält, ob er also direkt von den Eltern auf die Nachkommen übertragen wird, oder erst in der befruchteten Eizelle, den ersten Blastomeren, oder einem gewissen Entwicklungsstadium auftritt und welche Zellbestandteile, ob vielleicht die Mitochondrien, an seiner Bildung sich beteiligen.

<sup>1)</sup> Ein Versuch, das Binnennetz von Golgi-Kopsch bei der Spermato- und Oovogenese zu homologisieren. *Anat. Anz.*, Bd. 28, 1906.

Diese Probleme bilden für mich auch schon seit längerem den Gegenstand eingehender Untersuchungen. Da meiner Überzeugung nach die an nur einer Spezies erlangten Ergebnisse die Frage nicht befriedigend und einwandfrei zu lösen vermögen, so bin ich bestrebt, diese Frage durch vergleichende Untersuchungen an womöglich zahlreichen Repräsentanten verschiedener Tierklassen allseitig zu beleuchten, wodurch wir dann auch erst in den Stand gesetzt sein werden, uns ein wahres Bild dieser Geschehnisse zu schaffen. Deshalb behalte ich mir auch eine detaillierte Beschreibung meiner diesbezüglichen Befunde für den Zeitpunkt vor, wo die gesammelten, an verschiedenen Tierklassen gewonnenen Ergebnisse so weit gediehen sein werden, daß sie, durch gegenseitige Ergänzung der Tatsachen, es mir gestatten werden, daraus unzweideutige Schlüsse allgemeiner Natur zu ziehen. Hier will ich nur zwei Beispiele anführen, um in aller Kürze darauf hinzuweisen, in welcher Richtung sich diese Forschungen bewegen, inwiefern sie neue Tatsachen liefern und wie weit diese Tatsachen mit den bis jetzt bekannt gemachten Ansichten anderer Autoren korrespondieren.

#### IV. Das Verhalten des Golgi-Apparates bei der Spermatogenese.

Wenn ich nun mit der Homologisierung der Golgi-Kopsch'schen-Apparate bei der Spermato- und Ovogenese beginne, so muß ich auch gleich betonen, daß die Resultate meiner diesbezüglichen Untersuchungen sich, was die Homologisierung allein betrifft, vollkommen mit denen Sjövall's und Perroncito's<sup>1)</sup> decken, in dem wichtigsten Punkte jedoch, und zwar, was den Anteil des Apparates bei der Bildung der reifen Geschlechtszellen anbelangt, von denen Sjövall's verschieden sind.

Dies sei kurz an zwei Beispielen, einem Wirbellosen u. zw. *Helix* und an Wirbeltieren, unter anderen auch an Sjövall's Objekt *Cavia*, erläutert.

*Helix*, eines der beliebtesten Objekte der Untersuchung des Nukleokerns und Mitochondrien (vergl. die neueste, auch den Apparat eingehend berücksichtigende Arbeit Perroncito's) verdient es auch

<sup>1)</sup> A. Perroncito, Contribution à l'étude de la biologie cellulaire. Mitochondres, chromidies et appareil réticulaire interne dans les cellules spermatiques. Le phénomène de la dictyokinèse. Archives Ital. d. Biologie, t. 54, 1910.

mit Recht. An diesem Objekt lassen sich nämlich die gegenseitigen Verhältnisse verschiedener Zellstrukturen äußerst klar beurteilen, und auch ihr Schicksal läßt sich da so leicht, wie vielleicht nirgends anders, von Stufe zu Stufe verfolgen. Auch sei darauf hingewiesen, daß da der Apparat ebenfalls am lebenden Objekt äußerst distinkt hervortritt, daß uns also diese Tatsache eine leichte und sehr erwünschte Kontrolle unserer Fixierungsbilder ermöglicht.

Was den Golgi-Kopsch'schen-Apparat der männlichen Geschlechtszellen dieses Tieres anbelangt, so sei nur kurz erwähnt, daß er hier mit der als Nebenkern schon seit langem bekannten und so viel bearbeiteten Bildung vollkommen identisch ist; in jeder Phase der Entwicklung hebt er sich deutlich von den Mitochondrien ab und hat mit ihnen nichts gemein; ebenso wenig darf er mit dem Spindelrestkörper, einer konstanten Bildung dieser Zellen, verwechselt werden. Demzufolge stellt er also ein für sich vollkommen abgeschlossenes und konstantes Zellorgan dar, das sich kontinuierlich durch alle Phasen der Spermatogenese verfolgen läßt.

Bei den in die Länge wachsenden Spermatiden rückt der Apparat, samt einer großen Masse von Mitochondrien, längs des Achsenfadens gegen das Schwanzende vor, kommt anfangs, wenn die Plasmaanhäufung noch ziemlich mächtig ist, abseits des Achsenfadens zu liegen, nähert sich ihm aber immer mehr und mehr, zerfällt auch jetzt in eine Anzahl von Fäden (meist 9) oder scheiben- und ringförmigen Bildungen, die anfangs noch eine gewöhnlich eckige Figur bilden, jedoch später auseinanderrücken und sich reihenweise, längs des Achsenfadens um ihm herum lagern, ein Stadium, wie es auch schon von anderen Autoren gesehen (Nebenkern) und beschrieben wurde. Bei der weiteren Umwandlung der Spermatide, die vor allem darin besteht, daß das Spermium kolossal an Länge zunimmt und sich immer stärker auszieht, sammeln sich die zum Aufbau des Spermiums noch nicht verwendeten Plasmamassen, mit einer beträchtlichen Anzahl Mitochondrien, in ein oder mehrere längliche Klümpchen, die gewöhnlich am hinteren Ende des Mittelstückes, um den Achsenfaden zu liegen kommen. In diesem Stadium gehen auch im Apparat Veränderungen vor, die des öfteren — jedoch keineswegs immer — zu einer Teilung seiner Masse führen. Ein Teil des Apparates, gewöhnlich die Hälfte, wandert samt den zum Aufbau der Mitochondrienhülle nicht verwendeten Mitochon-

drien in obengenannten Plasmaklumpchen dem Mittelstückende zu (Vergl. Phot. 13 und 14), der übrige Teil, eventuell der ganze nicht geteilte Apparat, verbleibt jedoch an einer Stelle, die weit von dem aufgetriebenen und sich intensiver färbenden Mittelstückende entfernt ist. Seine einzelnen Fäden oder Scheibchen schmiegen sich dicht an die Mitochondrienhülle und werden in dem Grade, wie das ganze Mittelstück sich verdünnt, auch immer dünner (S. Fig. 10 und Phot. 11 und 12), bis sie schließlich dem Anschein nach ganz verschwinden. Ihre Substanz unterliegt augenscheinlich, gerade so wie die der Mitochondrienhülle, einer starken Kondensation, worin gewiß auch der Umstand seine Erklärung findet, daß jetzt der Apparat langsam sein Vermögen, sich mit Osmiumsäure zu schwärzen, einbüßt und sich erst nach vorübergehender, ziemlich starker Quellung, z. B. in schwacher Osmiumsäure, wieder durch Schwärzung demonstrieren läßt. Er befindet sich nun in einem Teil des Spermatozoons, welcher keine Plasmareduktion mehr erleidet, geht mithin auch ins gänzlich ausgereifte Spermatozoon über. Ob er sich jedoch an völlig reifen, z. B. an ausgetretenen Spermien noch nachweisen läßt, kann ich nicht entscheiden. Es ist auch nicht von vornherein ausgeschlossen, daß er sich z. B. auflöst oder einer Art Zerstäubung unterliegt und in dieser Form seine Substanz dem reifen Spermatozoon überliefert. Ich bin jedoch eher geneigt, mich auf analoge Verhältnisse bei anderen Tieren stützend, zu vermuten, daß in diesem Falle die Substanz des Apparates ganz einfach einer äußerst starken Kondensation unterliegt, gerade so, wie es ja mit den die Spiralhülle bildenden Mitochondrien geschieht. Auch diese sind am äußerst dünnen, reifen Spermatozoon nicht einmal spurweise, und zwar weder an lebenden, noch an gut fixierten Präparaten nachweisbar, lassen sich jedoch nach geeigneter Behandlung in quellen Reagenzien wieder sehr schön darstellen.

Noch interessantere Verhältnisse fand ich gelegentlich des Studiums der Spermatogenese bei Wirbeltieren, und zwar in den Spermatozoen von *Cavia cobaja*, einem Objekt, das auch den Untersuchungen Sjövall's zugrunde lag.

Wie bekannt, bleibt auch im reifen Spermatozoon dieses Tieres, gewöhnlich in der Nähe des Kopfes, also schon im Halsstück, oder auch weiter am Mittelstück, ein beträchtliches Plasmaklumpchen erhalten, das schon am lebenden und gut fixierten Spermato-

zoon als eine ganz schwache Anschwellung sichtbar ist, bei Anwendung quellender Reagenzien dagegen als ziemlich starke Auftreibung, in Gestalt eines die Mitochondrienspirale umhüllenden Kragens, äußerst prägnant hervortritt.

Es gelang mir nun, nach Anwendung aller Apparatmethoden, also der Osmiummethode von Kopsch und deren Modifikationen, wie auch der Cajal-Golgi'schen Methode an gänzlich entwickelten Spermatozoen des Hodens, wie auch den völlig ausgereiften und schon beweglichen Samenfäden, wie sie sich im Nebenboden finden — bei gänzlichem Ausbleiben jedweder Färbung irgend eines anderen Bestandteiles des Spermatozoons — eben in diesem Plasmaklumpchen äußerst scharf konturierte und intensiv schwarz gefärbte Fäden und Granula zu erhalten, die uns gewiß eine dem Golgi-Kopsch'schen-Apparat homologe Bildung darstellen (Fig. 25 u. Phot. 23, 24 u. 26) und auch höchstwahrscheinlich einen Teil des Apparats der Spermatide repräsentieren, ähnlich wie wir es bei *Helix* sahen. Nur unterliegt hier, im Gegensatz zu *Helix*, die Apparatssubstanz keiner so starken Kondensation, eventuell Auflösung, so daß sie sich nach geeigneter Behandlung auch wieder äußerst leicht am völlig reifen Spermatozoon zur Darstellung bringen läßt.

Wir haben es hier bestimmt mit einem normalen Bestandteil des Spermatozoons und nicht mit einem vielleicht nur nicht abgestreiften Teil des der Degeneration geweihten Plasmas der Spermatide zu tun, dessen Färbung mit Osmium und nach Golgi gerade dadurch erklärt werden könnte, weil er Degenerationsprodukte darstellt, die sich auch gewöhnlich durch diese Methoden schwärzen. Beweise hiefür finden wir nicht nur in dem Umstand, daß diese Bildung ohne Ausnahme, in gleicher Ausbildung an jedem Spermatozoon zu finden ist (Vergl. Phot. 23 u. 24), sondern auch in dem Verhalten gegen andere Reagenzien und Färbungen.

So bleibt diese Bildung z. B. nicht nur nach gewöhnlicher Konservierung, sondern auch nach Osmiumbehandlung in mit Eisen-Hämatoxylin gefärbten Präparaten, auch bei intensiver Mitochondrienfärbung, ungefärbt. Degenerationsprodukte der Spermatide färben sich in solchen Präparaten äußerst intensiv. Auch in Benda-Präparaten mit intensiv gefärbten Mitochondrien bleibt diese Bil-

ung ungefärbt. Sie entspricht auch folglich nicht einem Teil der Mitochondrien.

Ich will es aber auch nicht unterlassen, darauf hinzuweisen, daß es vorläufig noch verfrüht wäre, an diese Entdeckungen irgendwelche weitgehende Spekulationen betreffs der Bedeutung, die diesen Strukturen bei der Befruchtung, eventuell Übertragung von Erbanlagen, zukommen könnte, zu knüpfen. Hier ist besondere Vorsicht geboten. Vorerst muß ja noch bewiesen werden, ob wir es da mit einem den Spermatozoen aller Tiere zukommenden Bestandteil zu tun haben; da es doch evident ist, daß auch nur ein einziger negativer Befund das ganze Hypothesengebäude auf den Kopf stellen müßte. Falls es sich nämlich zeigen sollte, daß z. B. Samenfäden eines Tieres des Apparates völlig entbehren, könnte dieser auch eo ipso nicht als integrierender Bestandteil der Geschlechtszellen gedeutet werden. Die Erhaltung des Apparates in einigen Fällen könnte ja auch nur den Charakter des Zufälligen tragen.

Deshalb bin ich auch fortan eifrig bemüht, den Apparat eben in den Spermatozoen dieser Tiere, wo mir dessen Feststellung bis jetzt noch nicht gelungen ist, entweder zu finden, oder wenigstens sein Schicksal unzweideutig zu erforschen. Weiters muß auch erst eruiert werden, ob die dem Spermatozoon mitgegebene Apparatmasse sich an der Befruchtung beteiligt, ob sie also vor allem ins Ei miteindringt und ob sie gegebenenfalls dann im befruchteten Ei ihre Vitalität wieder erlangt und irgendwelche Rolle bei der Rekonstruktion des Apparates der Embryonalzellen spielt und nicht nur als unnützer Ballast des Spermatozoons im Eiplasma zugrunde geht.

#### V. Das Verhalten des Golgi-Apparates bei der Oogenese.

Auch das Studium der Oogenese ließ mir die ganze Frage der Persistenz des Apparats der Eizellen in einem etwas anderen Licht erscheinen, als es die Ergebnisse der Untersuchungen Sjövall's erfordern würden.

In jungen Oocyten verschiedener Wirbeltiere: Maus, Kaninchen, Meerschweinchen, Katze, *Proteus* und *Triton*, in denen der Apparat mit dem Dotterkern dieser Zellen identisch ist, aber nur einen Teil dieser Bildung ausmacht, erlangt er, wie es auch aus den Be-

schreibungen und Abbildungen der Dotterkerne anderer Autoren zu ersehen ist, eine verhältnismäßig sehr starke Entwicklung. Er unterscheidet sich auf dieser Entwicklungsstufe in nichts von dem Apparat der männlichen Geschlechtszellen (Spermatocyten) dieser Tiere, nimmt auch anfangs, d. h. während der ersten Phasen des Wachstums der Oocyte, konstant an Volumen zu und kompliziert sich immer mehr und mehr.

Was das weitere Schicksal des Apparates der Oocyten anbelangt, so konnte ich konstatieren, daß die ganze Bildung im Laufe der Zeit, in späteren Stadien der Wachstumsperiode, allmählich einem Zerfall in einzelne, immer kleiner und dünner werdende Fäden unterliegt, die sich ziemlich gleichmäßig in der ganzen Zelle verteilen.

Die Verfolgung des weiteren Schicksals dieser Bildungen stößt bei Säugetieren auf große Schwierigkeiten. Es färben sich nämlich in diesen, wie auch allen weiteren Stadien der Oogenese, bei einer weit getriebenen Imprägnation, die zur Darstellung des Apparats dieser Stadien nötig ist, die Mitochondrien — die inzwischen eine kolossale Massenzunahme erreichten — konstant mit allen zur Darstellung der Apparate in Betracht kommenden Methoden äußerst intensiv, in gleicher Weise wie die Apparatfäden. Weil nun diese letzteren ebenfalls, wie bereits betont wurde, einem Zerfall in immer kleinere Fäden unterlagen, so lassen sich dann selbstverständlich die einzelnen Bestandteile des Apparats nicht mehr einwandfrei von den Mitochondrien unterscheiden. Es läßt sich also auch an solchen Präparaten nicht entscheiden, ob die einzelnen Apparatfäden noch weiter persistieren, oder einem Zerfall anheimfallen.

Ein günstigeres Objekt, wo die Verhältnisse in jeder Beziehung leichter zu beurteilen sind, fand ich in den weiblichen Geschlechtszellen der Gastropoden. Da ist nämlich, z. B. in den Eizellen von *Helix* eine intensive und elektive Apparatfärbung äußerst leicht zu erlangen, weil hier sowohl die Mitochondrien als auch die Dotterkugeln an gelungenen Präparaten gänzlich ungefärbt bleiben.

Auch bei diesen Tieren besitzt der Apparat schon in jungen Oocyten eine starke Entwicklung, gleicht auch vollkommen dem Apparat, also dem Idiosom (Neben Kern) der männlichen Geschlechtszellen von gleicher Größe, entspricht aber nicht den Dotterkernen der Eizellen dieser Tiere.

Mit dem Wachstum der Oocyte hält auch der Apparat Schritt,

er vergrößert sich auffallend und sein Bau kompliziert sich immer mehr und mehr. In späteren Stadien zerfällt er dann in einzelne kleine Netzgruppen und gesondert liegende geschlängelte Fäden. Der ganze Komplex nimmt aber auch jetzt noch immer an Volumen zu, so daß die ganze Apparatmasse in dieser Phase gewöhnlich schon einen beträchtlichen Teil, z. B.  $\frac{1}{3}$  der ganzen Zelle einnimmt. (Vergl. Phot. 5 u. 8).

Mit dem Zeitpunkt des Auftretens der Dotterkügelchen zerfallen die einzelnen Apparatfäden in immer kleinere Teile, die dann in Gestalt von gebogenen, zu Halbkreisen und Kreisen geschlossenen Fäden sich ziemlich gleichmäßig in der ganzen Zelle verteilen. Stärkere Apparatanhäufungen bleiben gewöhnlich in dem von Dotterkügelchen noch nicht eingenommenen Plasmateil bestehen. (Sich Phot. 9).

Dieses Bild bleibt dann schon auch beim weiteren Heranwachsen des Eies unverändert (Phot. 9).

Dieses Verhalten zeigt schon zur Genüge, daß das von Sjövall aufgestellte Schema überhaupt nicht oder wenigstens nicht überall zutrifft. Es ergibt sich nämlich aus dem oben Gesagten, daß der Apparat während der Oogenese normalerweise keiner peripheren Verlagerung, die mit einer völligen Degeneration einhergeht, unterliegt, sondern vielmehr — und das scheint auch das allgemeine und normale Verhalten zu sein — in einzelne kleine Partikelchen zerfällt, die sich dann im ganzen Ei verteilen. Ob diese Gebilde beim völlig reifen Säugerei z. B. noch nachweisbar sind, sich eventuell in noch kleinere Partikelchen verteilen, also einer Art Zerstäubung unterliegen, oder sich vielleicht im Plasma ganz auflösen, konnte ich — wie gesagt — derzeit noch nicht entscheiden.

Daß aber auch das zeitweilige Verschwinden einer spezifisch reagierenden Substanz im mikroskopischen Bild noch nicht mit dem gänzlichen Schwund dieser Substanz identisch ist, sondern auch nur als Ausdruck einer äußerst feinen Verteilung auf großen Raum gedeutet werden kann, dürfte auch kaum bezweifelt werden. Ich erinnere an die bekannten Prozesse, wie sie sich an der chromatischen Substanz der Kerne abspielen.

Aus all dem läßt sich auch schon ersehen, daß das Problem der Entstehung des Apparates in der sich entwickelnden Eizelle ein äußerst kompliziertes zu werden droht.

Diese Betrachtungen wollen wir noch mit der Besprechung zweier äußerst wichtiger Probleme abschließen, nämlich des gegenseitigen Verhaltens des Golgi-Apparats zu noch anderen bekannten Zellstrukturen und der ihm im Zellenleben zukommenden Bedeutung.

#### VI. Die Beziehungen des Golgi-Apparats zu anderen Zellstrukturen.

Wenn wir nun zum ersten Problem, der Stellung des Apparates anderen Bildungen gegenüber, übergehen, so müssen wir vor allem unter den verschiedenen, auch den schon seit längerem bekannten Strukturen diejenigen ausschließen, die uns den eigentlichen Golgi-Apparat repräsentieren. Es unterliegt nämlich keinem Zweifel, daß der Apparat von verschiedener Seite bei speziellen Objekten schon vor der Entdeckung des Golgi'schen „Apparato reticolare“ der Nervenzellen gesehen und auch unter verschiedenen Namen beschrieben wurde. Diese Strukturen bleiben nun, von gewissen Teilen der Sphärenstrukturen abgesehen, ausschließlich auf die Geschlechtszellen beschränkt. Über sie wurde schon das Allernötigste im entsprechenden Abschnitt gesagt. Es sei nur wiederholt, daß der Golgi-Apparat der Geschlechtszellen mit den Pseudochromosomen, Zentralkapseln und Archoplasmaschleifen identisch ist, auch denjenigen Nebenkernen der Wirbellosen, die keine Mitochondrienkörper sind, z. B. denen von *Helix*, vollkommen entspricht, dann auch einen, und zwar beträchtlichen (peripheren) Teil des Idiosoms (Nebenkern, Dotterkern der Geschlechtszellen) der Wirbeltiere ausmacht; jedoch wieder nichts mit vielen, besonders den kolossal entwickelten Dotterkernen einiger Wirbellosen zu tun hat und auch nicht mit dem Mitochondrienkörper (typischen Nebenkern) der wirbellosen Tiere zu verwechseln ist.

Das gegenseitige Verhalten des Apparats zu den Mitochondrien wurde auch schon besprochen.

Außer den Mitochondrien, der einzigen — den Apparat ausgenommen — konstanten und auch allen Zellen gemeinsamen Struktur, kommen bei der weiteren Besprechung dieses Themas ausschließlich Bildungen in Betracht, die entweder nur einzelnen Zellkategorien zukommen, also nur bei ihnen allein auftretende Organellen bilden, oder auch Bildungen, die nur periodisch auftreten

und uns an gewisse spezifische Funktionen, z. B. an Sekretion gebundene Zelldifferenzierungen repräsentieren. Mit all diesen, also überhaupt allen bisher bekannten, so äußerst mannigfachen Strukturen und Bildungen, hat der Golgi-Kopsch'sche Apparat gar nichts gemein. Insbesondere sei aber noch betont, daß er unter anderen also auch nichts mit dem Tigroid der Nervenzellen, den Basalfilamenten und Nebenkernen verschiedener Drüsenzellen, wie auch mit Heidenhain's Filamenten der Darmepithelzellen gemein hat.

Auf die Frage bezüglich der Chromidien und deren Stellung zu dem Golgi-Apparat hier näher einzugehen, muß ich verzichten, da sich, wie ja evident, das ganze so äußerst wichtige Problem nur an der Hand einer sehr eingehenden Besprechung aller so zahlreich uns derzeit zur Verfügung stehenden Literaturangaben erst einigermaßen klären ließe.

Meine diesbezügliche, auf Grund eigener Erfahrungen gewonnene Ansicht ist kurz gefaßt folgende: In somatischen Zellen, insbesondere im Epithel und in Drüsenzellen, wurden des öfteren tatsächlich Bestandteile des Golgi-Apparates allein oder auch in Gemeinschaft mit anderen Strukturen als Chromidialapparat gedeutet, oder ihm wenigstens einverleibt.

Meiner Überzeugung nach sind aber alle diese Versuche, den Apparat aus den Chromidien abzuleiten, wie auch die Ansicht seiner Zugehörigkeit zu diesen Gebilden, als mißglückt anzusehen. Es bilden sich nämlich diese Autoren vorwiegend ihr Urteil an Präparaten, die sich zu diesen Studien nicht eignen. Sie beurteilen und homologisieren auch demzufolge Bildungen, die, wenn sie überhaupt dem Apparat entsprechen, im besten Falle nur Bruchteile einer verquollenen und destruierten Zellstruktur darstellen.

Präparate, die nach geeigneten und gerade da äußerst leicht zu handhabenden Methoden hergestellt werden, zeigen auch ohne weiteres, daß der Golgi-Apparat da tatsächlich mit den Chromidien nichts gemein hat.

Schwer, besonders wenn es an geeigneten Präparaten fehlt, sind schon die Verhältnisse bei den Geschlechtszellen, besonders bei dem Studium der Oo- und Spermatogenese zu beurteilen. Auch da wurde von verschiedener Seite des öfteren — man kann sagen, beinahe immer — der Apparat gesehen und als Bestandteil, bei Jörgensen z. B. als Hauptkomponente der Chromidialanhäufung gewisser Stadien gedeutet.

Meine Untersuchungen zeigten mir nun, daß die charakteristische, so viel bestrittene Chromidienanhäufung der Geschlechtszellen in gewissen Stadien der Oo- und Spermatogenese sich, die Zentralkörper nicht gerechnet, aus nicht weniger als drei Komponenten, und zwar den Mitochondrien, den eigentlichen Chromidien und dem gewöhnlich typisch ausgebildeten Golgi-Apparat aufbaut.

Die als klassisch hingestellten Bilder, die Jörgensen<sup>1)</sup> bei *Proteus* erhielt, sind bei *Proteus* (Oo- und Spermatogenese), wie auch bei anderen Wirbeltieren und Wirbellosen, z. B. bei *Helix* gar nicht selten und nichts weniger als überzeugend. Zur Widerlegung der Ansicht Jörgensen's genügt ja auch schon der Hinweis auf die Tatsache, daß der Apparat schon lange vor dem Bukettstadium besteht.

Ich muß jedoch zugestehen, daß diese Bilder, nämlich das gegenseitige Verhalten des Apparats und der Chromosomen im Bukettstadium äußerst charakteristisch sind und sofort die Aufmerksamkeit jedermanns fesseln müssen, mich auch schon seit langem beschäftigen. Es hat auch ganz den Anschein, als ob während dieser Phase irgendwelche Wechselbeziehungen zwischen Apparat- und Kernsubstanz im Zuge wären. Welcher Natur diese jedoch sind, bleibt vorläufig unaufgeklärt; keinesfalls ist jedoch der Apparat ein abgeschnürter Teil der Chromosomen.

## VII. Die Deutung des Golgi-Apparats.

Was die Deutung des Golgi-Apparats, nämlich der ihm im Zellenleben zukommenden Funktion betrifft, so sei darauf hingewiesen, daß uns zwar in dieser Hinsicht auch das Studium der Wirbellosen nicht die erwünschte Aufklärung, aber doch einige Anhaltspunkte brachte, die uns wenigstens zeigen, in welcher Richtung sich die weiteren Forschungen bewegen müssen. Die aus dem vergleichenden Studium sich ergebenden Tatsachen bewiesen dann auch, daß bei der Betrachtung dieser Strukturen einige, und zwar die bisher noch am meisten glaubwürdigen Deutungen aus der Diskussion ausgeschlossen werden müssen. So beweist nämlich, wie ich schon anderorts betonte, die Verschiedenheit der morphologischen Ausbildung und Verteilung des Apparats in den Zellen bei Wirbeltie-

<sup>1)</sup> Festschrift zum sechzigsten Geburtstag Richard Hertwig's. Bd. 1, 1910.

ren und Wirbellosen, wie auch seine schwache Variabilität während verschiedener Zellfunktionen (z. B. Sekretion) zur Genüge, daß wir es in diesen Strukturen weder mit einem Apparat im Sinne einer passiven, konstanten Einrichtung, z. B. einem Exkretionskanälchensystem, noch mit einem Ernährungsapparat oder dergleichen zu tun haben.

Gerade diese Deutungen waren es aber, die z. B. das Studium der Apparate der Wirbeltiere als die noch plausibelste hinstellte, die unter anderem die Grundlage der Theorie Holmgren's und Bergen's bilden und der sich auch die Ansichten beinahe aller Forscher (Golgi, Cajal u. a.) zu nähern schienen. Da in den Theorien Holmgren's und Bergen's, wie bekannt, auch die Genese dieser Bildungen ihre Auslegung findet, so wollen wir hier ebenfalls auf die diesbezüglichen Anschauungen eingehen. Es sei darauf hingewiesen, daß Holmgren's Trophospongien mitsamt der Annahme einer exogenen Abstammung dieser Strukturen, was die Wirbellosen anbelangt, eigentlich nicht in den Rahmen dieser Arbeit gehören, und zwar aus dem Grunde, weil das wahre exogene Trophospongium der Wirbellosen, wie die Arbeiten von Poluszyński, Białkowska und Kulikowska und meine eigenen beweisen, nicht dem Golgi-Apparat entspricht. Holmgren's Deutung der Genese des Trophospongiums der Wirbeltiere, also des eigentlichen Golgi-Kopsch'schen Apparates kommt dagegen beim heutigen Stand der Kenntnis dieser Strukturen überhaupt nicht mehr in Betracht.

Auch Bergen's Auslegung der Genese und Funktion dieser Strukturen, also die Theorie eines Ernährungsapparates mit seinen sich zyklisch wiederholenden Entstehungs- und Schwundbildern wurde durch Sjövall's, Poluszyński's und meine Untersuchungen widerlegt. Diese Untersuchungen zeigen nämlich, daß gerade die Entstehungs- und Schwundbilder Bergen's nur der Ausdruck ungleichmäßiger Wirkungen verschieden starker Konzentrationsgrade der angewandten Osmiumsäuerelösungen ist.

Ich hatte jedoch schon oben Gelegenheit zu betonen, daß mit dem Untergang dieser zwei Theorien weder Holmgren's noch Bergen's Grundidee einer Variabilität dieser Strukturen als widerlegt anzusehen ist, da ja dadurch, wenigstens meinerseits, keineswegs behauptet wird, daß der Apparat überhaupt keinen Verän-

derungen unterliegt, also in allen Zellen von verschiedenen und gleichen Kategorien, eine konstante Ausbildung zeigt. Wir sehen eben im Gegenteil, daß der Apparat beinahe in jeder Zellkategorie eines Organismus, auch bei den Säugetieren, einen etwas abweichenden, durch äußere und innere Einflüsse nicht hervorgerufenen Habitus aufweist. Anders sieht z. B. der Apparat der Nervenzellen aus, anders der der Epithelzellen und wieder anders z. B. der der Drüsenzellen. Nur der Grundplan ist überall ein und derselbe. Aber auch im Bereich einer bestimmten Zellkategorie eines Organs finden sich je nach dem Entwicklungs- und vielleicht auch Funktionsstadium der betreffenden Zelle Verschiedenheiten, die schon nicht als durch die Konservierung hervorgebrachte Artefakte, sondern als in der lebenden Zelle präexistierend angesehen werden müssen. Äußerst stark treten diese Unterschiede z. B. in den Nervenzellen aller Tiere hervor.

Die Labilität des Apparats, die uns am meisten zu denken gibt, besteht in der Verschiedenheit seiner Massenentwicklung, also in dem Verhältnis der Apparatmasse (die nebenbei gesagt, eine enorme sein kann) zu der der ganzen Zelle. Dieses Verhältnis ist beinahe in jeder Zellart ein anderes, verschieden unter anderem auch in den Epithelzellen verschiedener Organe, z. B. in den Epithelzellen des Darmes und in solchen des Nebenhodens.

Verschieden je nach der Zellart ist auch gewiß die Zusammensetzung der Apparatsubstanz. Diese Annahme bestätigt uns unter anderem auch der Umstand, daß es beinahe nie gelingt, an einem Präparat gleichzeitig eine Schwärzung der Apparate aller Zellen der verschiedenen in diesem Präparate sich befindenden Gewebe zu erhalten. In jungen Embryonalstadien lassen sich dagegen, den Angaben Sjövall's gemäß, die auch ich bestätigen kann, gleichzeitig die Apparate beinahe in allen Zellen färben.

Diese Tatsachen, insbesondere aber das verschiedene Verhalten der Apparate gegen gewöhnlich gebrauchte Reagentien und Färbungen, lassen auch die Annahme zu, daß der Apparat in verschiedenen Zellen des sich entwickelnden Organismus auch einer oft mit Substanzveränderungen verbundenen Spezialisierung unterliegt.

Als charakteristisches Zeichen der Vitalität des Apparats kann auch der Umstand in Betracht gezogen werden, daß während des Wachstums der Zelle konstant auch der Apparat an Volumen zu-

nimmt und umgekehrt. Ein näheres Beispiel dieses Verhaltens finden wir in den verschiedenen Riesenzellen, in den Zellen des *Corpus luteum*, wie auch, vielleicht am schönsten, in den Deciduazellen, wie ich es konstatieren konnte.

Ob in diesem gegenseitigen Verhalten der Apparatmasse zur Zellgröße nicht irgendwelches Gesetz allgemeiner Natur, beispielsweise analog der Kernplasmarelation eine Plasma-Apparat- oder Kern-Apparat-Relation verwirklicht ist, läßt sich, wenn man die Ausbildung dieser Bildungen berücksichtigt, selbstverständlich genau nicht leicht konstatieren.

Bei den Veränderungen des Zellplasmas, die während der Resorption, Bildung von Sekreten, z. B. im Darm, Pankreas vor sich gehen, scheint der Apparat, was seine Substanz angeht, unbeteiligt zu sein. Meine in dieser Richtung unternommenen Versuche über das Verhalten des Apparats während der Resorption und Sekretion der Darmepithel-, Leber- und Pankreaszellen belehrten mich, daß bei der Beurteilung der erhaltenen Resultate ähnlicher Untersuchungen äußerste Vorsicht geboten ist. Sie zeigen mir nämlich, daß schon die veränderte Plasmazusammensetzung der Zellsubstanz (z. B. bei Resorption, eventuell Sekretion) genügt, daß die zur Apparatschwärzung benützte Osmiumsäure in der Apparatsubstanz solche Veränderungen hervorrufe, die dann unvorsichtigerweise natürlich als Ausdruck der Beteiligung des Apparats bei der Resorption eventuell Sekretion gedeutet werden könnten.

Es zeigt sich also, daß zur Beantwortung dieser Fragen vorerst eine Methode nötig ist, die frei von allen inneren und äußeren Einflüssen wäre.

Die Lageveränderungen, die dann z. B. während der Füllung der Zelle mit Sekret der Apparat als Ganzes, wie auch seine einzelnen Fäden erfahren, sind meines Erachtens nur passive, durch die Raum- und Bauverhältnisse der Zelle bewirkte Verlagerungen. So wird der Apparat einerseits ganz einfach durch das sich bildende Sekret aus seiner Lage verdrängt, andererseits auch seine einzelnen Fäden gezwungen, dort Platz zu suchen, wo es das sich bildende Sekret u. s. w. noch gestattet.

Auch bei der Bildung von Organellen und Plasmadifferenzierungen der Zellen, selbstverständlich wenn die Differenzierung nicht das ganze Plasma betrifft und die Zelle ihren Habitus beibehält, z. B. Neurofibrillen, Gliafibrillen, Cilienfäden u. s. w., bleibt

der Apparat unverändert. Es ist auch bis jetzt keine Struktur bekannt, bei deren Aufbau der Apparat Verwendung finden könnte. Auch bei der Spermatogenese scheint die zur Bildung des Akrosoms verwendete Substanz des Idiosoms nicht der Apparatsubstanz entnommen zu werden. Unerforscht jedoch noch bleibt das gegenseitige Verhalten des Apparats zu den intrazellulären Korbkapillaren der Belegzellen der Säugermagendrüsen.

Alle diese Merkmale lassen auch den Apparat als scharf von den Mitochondrien getrennt erscheinen. Gegen diese zeichnet er sich also, man könnte sagen, durch eine Bestandfestigkeit und Starrheit seiner Morphologie aus. Die Mitochondrien sind beinahe überall steten und starken Schwankungen unterworfen. Ihre Masse wie auch Ausbildung unterliegt während verschiedener Zellfunktionen, z. B. in Darmepithelzellen, Drüsenzellen, tiefgreifenden Veränderungen. Ihre Substanz wird nicht nur, wie es uns die neueren Untersuchungen zeigen, als Baumaterial für verschiedene Zellstrukturen und Differenzierungen verwendet, sondern beteiligt sich augenscheinlich auch an der Bereitung der Sekrete, der Golgi-Apparat wird dagegen bei all den Differenzierungen und Funktionen nicht in Mitleidenschaft gezogen.

Während der Mitose unterliegt nun wieder der Apparat tiefgreifenderen Veränderungen als die Mitochondrien. Stärkeren Veränderungen scheint da nämlich nicht nur die Morphologie dieser Bildungen, sondern vor allem ihre Substanz unterworfen zu sein.

Das ganze Problem, nämlich das Verhalten des Apparats während der Zellteilung, ist ein beinahe noch völlig unerforschtes Gebiet und bildet auch ein besonders heikles Thema. Der einzige in dieser Hinsicht unternommene Versuch Perroncito's betrifft lediglich die Elemente der männlichen Geschlechtszellen. Die Resultate dieser Untersuchungen — was die Karyokinese anbelangt — und zwar das Verhalten und die Bedeutung, die Perroncito dem Apparat während der Karyokinese zuschreibt, möchte ich, wegen in so mancher Hinsicht abweichender Resultate meiner diesbezüglichen, schon seit längerer Zeit kontinuierten Untersuchungen nicht vollends akzeptieren. Insbesondere mache ich darauf aufmerksam, daß wir uns in dieser Hinsicht vor verfrühten Verallgemeinerungen hüten müssen. Es lassen sich nämlich diese Prozesse absolut nicht in ein Schema einzwängen. Da müssen wir vor allem je nach der Ausbildung der Apparate auch zwei Typen seiner Teilung un-

terscheiden. Auch scheint der Unterschied dieser zwei Typen von tiefgreifender Natur zu sein. Der eine Typus bezieht sich auf den diffus in der Zelle zerstreuten, der zweite auf den in Gestalt eines Netzes auftretenden Apparat.

Bei Zellen mit einem Apparat vom ersten Typus, z. B. Spermatoocyten der Insekten, wird bei der Zellteilung die Substanz des im Plasma zerstreuten Apparates, ähnlich wie die Mitochondrien, ohne weiters durch die Einschnürung der Zelle auf die Tochterzellen verteilt. Auf die Art der Gruppierung dieser Gebilde zu den Strahlungen und anderen Gebilden der Teilungsfigur kann hier nicht eingegangen werden.

Bei Zellen mit einem Apparat vom zweiten Typus verhält sich selbstverständlich die Sache anders. Hier unterliegt vor allem der Apparat auffälligen morphologischen Umwandlungen, die öfters zu einer weitgehenden Vereinfachung seines Baues führen, worin man vielleicht den Ausdruck einer Rückkehr zu primitiven, phylogenetisch älteren Formen, also einer Ausgangsform, erblicken könnte. Außer morphologischen Umwandlungen erfährt jedoch, wie es mir meine Untersuchungen zeigen -- auch die Substanz des Apparats tiefgreifende Veränderungen. Welche Kräfte jedoch und welche Zellorgane eventuell bei diesen Prozessen mitspielen, ist uns derzeit noch verborgen.

Es bleibt überhaupt noch unentschieden, ob der Komplex der diffus in der Zelle zerstreuten Apparatfäden, speziell derjenigen, die gleichzeitig anders reagieren und dadurch den Mitochondrien nahekommen (z. B. Krustaceen und Insekten), dem ein in sich abgeschlossenes, typisches Netz bildenden Apparat der Wirbeltiere z. B. und ihm ähnlichen, gleichwertig ist.

Es wäre zwar aus theoretischen Gründen wohl anzunehmen, daß diese Strukturen in allen Zellen des ganzen Tierreichs vollkommen homolog seien. Es mag jedoch darauf hingewiesen werden, daß das Verhalten gegen Reagentien, was sich besonders bei der Karyokinese kundgibt, ein anderes z. B. bei den diffus zerstreuten Apparatfäden der Insekten und ein anderes bei den ein kompaktes Netz bildenden Apparaten ist.

Diese Tatsachen, wie auch das Verhalten des Apparats der Geschlechtszellen läßt eben auch die Frage aufkommen, ob die diffus zerstreuten, den Mitochondrien sich nähernden Apparate uns vielleicht nicht eher eine auf einer niederen Entwicklungsstufe zu-

rückgebliebene, also phylogenetisch ältere Form dieser Bildungen darstellen. Über dies Thema läßt sich nun, meiner Meinung nach, beim heutigen Stand der Erfahrungen überhaupt noch nicht streiten. Auch da wird uns vielleicht erst das Studium der Histogenese der Golgi-Apparate irgendwelche Anhaltspunkte geben.

Trotz allen diesen Momenten müssen wir zum Schluß doch zugestehen, daß es uns noch nicht gelungen ist, solche Veränderungen im Apparat zu konstatieren, die uns einwandfrei über die Art der Anteilnahme dieser Bildungen an dem Zellenleben Bescheid geben könnten.

Am wahrscheinlichsten repräsentiert der Apparat ein allen Zellen inhärentes Organ, das höchstwahrscheinlich eine wichtige und durch andere Strukturen nicht ersetzbare Rolle im Zellenleben spielt, vielleicht etwa im Sinne eines Stoffwechselkerns tätig ist, indem er Funktionen auslöst oder vermittelt, ohne jedoch dabei in Mitleidenschaft gezogen zu werden, wobei also seine Substanz keine tiefgreifenden sichtbaren Veränderungen eingeht, vor allem nicht aufgebraucht wird.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. Józef Nusbaum, auch an dieser Stelle für seine äußerst wertvollen Ratschläge, wie auch für das rege Interesse, das er meiner wissenschaftlichen Arbeit stets entgegenbringt, meinen warmgefühlten Dank auszusprechen.

#### Erklärung der Tafel XV.

Alle Figuren, mit Ausnahme der Fig. 10 u. 25 stellen Mikrophotogramme dar. Sie wurden mittels des Objektivs von Zeiss, Apochromat 2 mm, und des Projektionsokulars Nr. 4, bei 40 cm Abstand der Mattscheibe vom Okular, also bei einer zirka 800-fachen Vergrößerung aufgenommen.

Fig. 1. Mittlere Nervenzelle aus der Schlundganglienmasse von *Helix pomatia*. Der Apparat in Gestalt von geraden und gewundenen, isolierten Fäden. Modif. der Kopsch'schen Meth.

Fig. 2. Nervenzellen aus dem Mantelganglion der Cephalopoden (*Sepia*). Der Apparat tritt hier in Gestalt von kurzen und längeren Fäden auf, die sich nur spärlich verzweigen und auch nur ein lockeres Netz bilden, also eine vermittelnde Form zwischen dem Apparat der Gastropoden und dem der Wirbeltiere darstellen. Behandlung nach Kopsch.

Fig. 3. Nervenzelle aus dem Thorakalganglion von *Dytiscus marginalis*. Die Apparatfäden verzweigen sich, gehen auch Verbindungen ein und bilden auf diese Weise lokale, ziemlich dichte Netzchen, Modif. der Kopsch'schen Meth.

Aus der Arbeit von Fr. Kulikowska.

Fig. 4. Eine mittelgroße Ganglienzelle vom Flußkrebse. Der Apparat vorwiegend in Fädchenform. Sjövall'sche Meth. Aus der Arbeit von Herrn Poluszynski.

Fig. 5. Oocyte von *Helix pomatia* während der Wachstumsperiode. Der Apparat ist da in einzelne Fäden zerfallen und nimmt schon einen beträchtlichen Teil der Zelle ein. Kopsch'sche Meth.

Fig. 6 stellt einen Ausschnitt einer ausgewachsenen Oocyte dar. Bau und Lagerung des in einzelne Fädchen zerfallenen Apparats. Behandlung nach Kopsch.

Fig. 7. Zellen von mittlerer Größe aus dem Thorakalganglion von *Locusta viridissima*. Der Apparat dieser Zellen. Sublimat + Osmiumsäure. Kopsch. Aus der Arbeit von Fr. Białkowska u. Kulikowska.

Fig. 8. Oocyte von *Helix pomatia*. Vermittelndes Stadium zwischen Fig. 5 u. 6. Behandlung wie Fig. 5.

Fig. 9. Dasselbe wie in Fig. 5.

Fig. 10. Zeichnung eines reifenden Spermatozoons von *Helix pomatia*, die uns den Bau und die Lageverhältnisse des Apparats dieser Stadien zeigt. Dieselbe Vergrößerung wie bei den Photographien. Kopsch'sche Methode. (*a*—Apparat).

Fig. 11. Die vom Apparat eingenommene Partie eines schon bedeutend längeren Spermatozoons wie das der Fig. 10. Behandlung wie oben.

Fig. 12 wie Fig. 10.

Fig. 13 u. 14. Zwei nahe stehende Entwicklungsstadien der Spermatiden von *Helix pomatia*. Der in einzelne Ringe zerfallene Apparat unterliegt hier einer Teilung in zwei Partien. Behandlung wie oben.

Fig. 15 u. 16. Verschiedene Entwicklungsstadien der Spermatiden von *Sphinx Ligustri*. Hier treten die zwei Bildungen, nämlich die Mitochondrien, die sich zur Bildung des Nebenkerns (*n*) (Mitochondrienkörper) vereinigen, und die den Apparat (*a*) repräsentierenden Fäden, voneinander getrennt auf. (*k*—Kern). Subl. + Osmiumsäure, Eisenhämatoxylin.

Fig. 17 u. 18. Spermatozyten von *Sphinx Ligustri*. In diesen Zellen blieben nach starker Extraktion des Eisenhämatoxylin auch nach totaler Entfärbung der Mitochondrien die Apparatfäden (*A*) intensiv schwarz gefärbt. Subl. + Osmiumsäure. Eisenhämatoxylin.

Fig. 19. Dasselbe wie Fig. 17 u. 18. Mehr peripher gelegene Zellen nach schwächerer Extraktion. Hier blieben neben den intensiv schwarzen Apparatfäden auch die heller gefärbten Mitochondrien erhalten.

Fig. 20, 21, 22. Wie Fig. 15 u. 16.

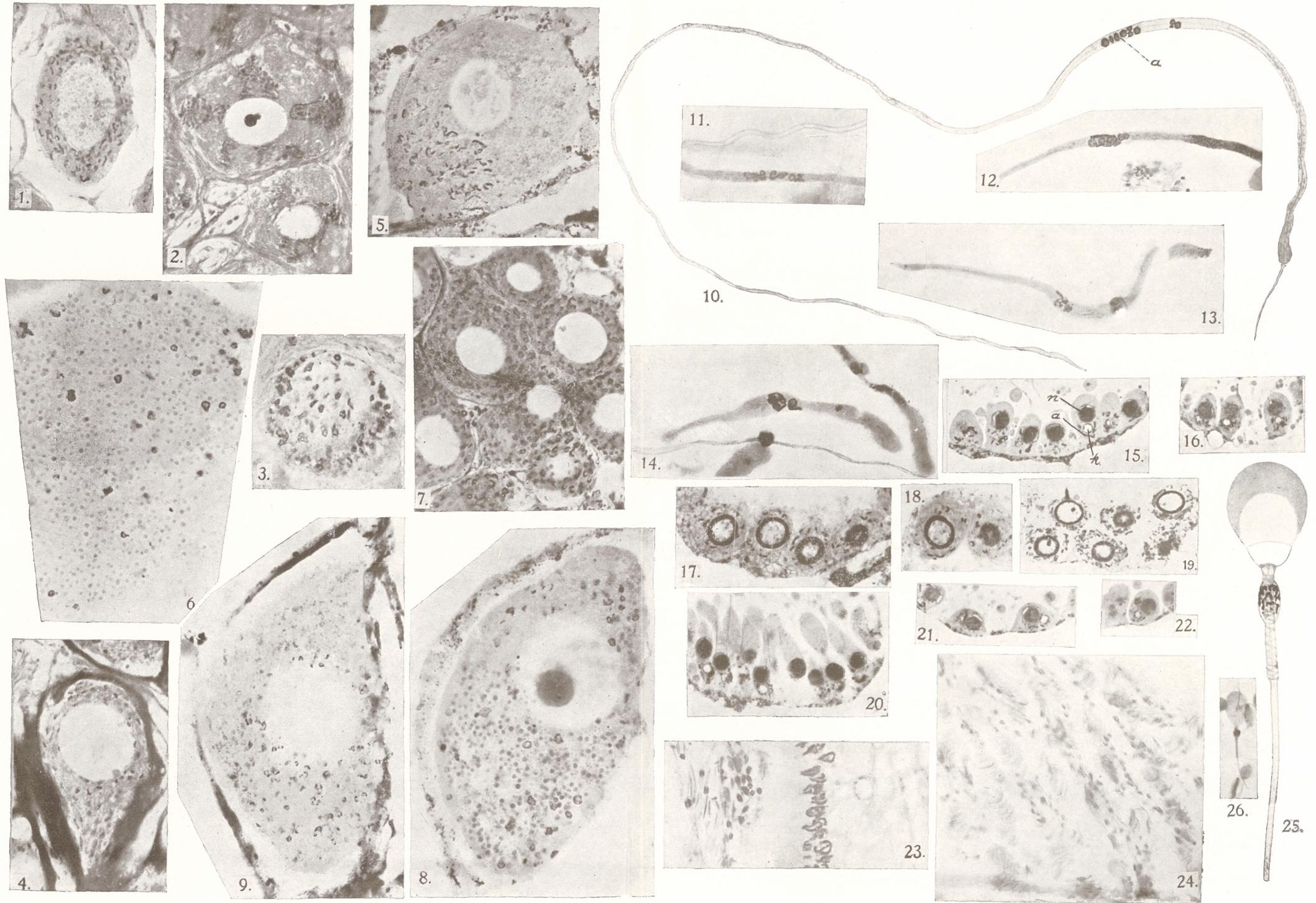
Fig. 23. Eine Partie eines mit Spermatozoen erfüllten Nebenhodenkanälchens von *Cavia*. Die Apparate treten hier an allen Spermatozoen an; rechts sind auch die Apparate der Nebenhodenepithelzellen zu sehen. Subl. + Osmiumsäure. Kopsch.

Fig. 24. Wie Fig. 23. Cajal-Golgi'sche Silberimprägnation.

Fig. 25. Zeichnung eines völlig ausgereiften Spermatozoons aus dem Nebenhoden von *Cavia*. Subl. + Osm. Kopsch.

Fig. 26. Wie Fig. 25.





R. Weigl.



*O strukturze komórek nerwowych u różnych owadów. —  
Über den feineren Bau der Nervenzellen bei verschiedenen  
Insekten.*

Mémoire

de M<sup>lle</sup> **WANDA BIAŁKOWSKA** et M<sup>lle</sup> **ZOFIA KULIKOWSKA**,  
présenté par M. J. Nusbaum m. c. dans la séance du 6 Mai 1912.

(Planche XVI).

**Einleitung.**

Bei der Fortsetzung unserer vergleichend histologischen Untersuchungen über die Nervenzellen der wirbellosen Tiere<sup>1) 2)</sup> handelte es sich uns darum, den Bau der Nervenzellen der Insekten näher zu erforschen. In vorliegender Studie stellten wir uns nämlich die Aufgabe, bei den Insekten alle diejenigen Strukturen, wie die Neurofibrillen, der Golgi-Kopsch'sche Apparat, das Tigroid, die Mitochondrien und die intrazellulären Einwucherungen des perizellulären Hüllgewebes (Trophospongien Holmgren's), die schon in verschiedenen Zellen der Wirbeltiere und einiger Wirbellosen bekannt sind, festzustellen.

Alle die hier zur Besprechung gelangenden Bildungen sind für die Insekten neu; in der ganzen diesbezüglichen Literatur konnten wir wenigstens nicht einmal Andeutungen darüber finden. Wir gehen auch demzufolge gleich zur Darstellung unserer eigenen Beobachtungen über.

Das Material, dessen wir uns bedienten, beschränkte sich auf

<sup>1)</sup> Wanda Białkowska u. Zofia Kulikowska. Über den Golgi-Kopsch'schen Apparat der Nervenzellen bei den Hirudineen und *Lumbricus*. Anat. Anz. 1911.

<sup>2)</sup> Zofia Kulikowska. O aparacie Golgiego w komórkach nerwowych u owadów 1911. Księga pamiątkowa dla Prof. J. Nusbauma.

folgende Formen: *Dytiscus marginalis*, *Hydrophilus piceus*, *Periplaneta orientalis*, Larven der *Libelluliden*, *Locusta viridissima*, Puppen von *Sphinx ligustri* und Raupen von *Arctia*.

### I. Die Neurofibrillen.

Vor allem werden wir uns mit den Neurofibrillen, ihrem Bau, den Lageverhältnissen und deren Beziehungen zu anderen Strukturen beschäftigen.

Das Material, das sich uns speziell für die Auffindung der Neurofibrillen als besonders geeignet erwies, waren von den oben genannten Insekten *Periplaneta orientalis* und die Larven der Libelluliden.

Von den Methoden bedienten wir uns der von Bielschowsky und Cajal. Besonders günstige Resultate ergab die von Boule<sup>1)</sup> angegebene Modifikation der Cajal'schen Methode. Diese besteht in der Konservierung der Präparate in einer Formalinlösung mit geringem Zusatz von Essigsäure und Ammoniak, nachträglicher Versilberung in einer Höllensteinlösung und Reduktion in Pyrogallussäure. Wie in den Methoden Cajal's, so ist auch in dieser Modifikation die Konzentration der Höllensteinlösung und deren Einwirkungsdauer für die Intensität und Genauigkeit der Neurofibrillenimprägation ausschlaggebend. Nach unserer Erfahrung ist eine 1·5%-ige Lösung hier am zweckmäßigsten. Bei Anwendung stärkerer Lösungen treten öfters in den Zellen die Höllensteinniederschläge zu stark hervor und die Neurofibrillenstruktur erscheint übermäßig granuliert. Wir konnten auch konstatieren, daß man durch langsame Wirkung schwacher Lösungen eher naturgetreue Bilder erhält.

Die Bielschowsky'sche Methode, deren wir uns ebenfalls bedienten, erwies sich für diese Objekte als weniger elektiv denn die oben genannte. Es sei auch bemerkt, daß eine schöne Imprægation reiner Fibrillen sich in den Nervenzellen der Insekten nur äußerst schwer erlangen läßt.

Bei den zahlreichen von uns unternommenen Versuchen erhielten wir verschiedene Bilder. Öfters kam z. B. bloß eine Imprægation des plasmatischen Retikulums zustande, besonders bei An-

<sup>1)</sup> Kowalski, Cellule, Bd. 25, 1909.

wendung der Bielschowsky'schen Methode. Es sei jedoch ausdrücklich betont, daß diese Strukturen mit den Neurofibrillen nicht zu verwechseln sind. Präparate, die wir als mißlungen betrachteten, blieben einfach unberücksichtigt, obwohl sich auch hier die unvollständig gefärbten Fibrillen verfolgen ließen. Diese treten hier in den Wabenwänden der Netze, die sich schon auf den ersten Blick von denen der Neurofibrillen unterscheiden, in Form von Granulationen und kurzen Fädchen hervor. Es ist klar, daß wir es hier mit einer unvollständigen Imprägnation zu tun haben.

In der ganzen Versuchsreihe erhielten wir jedoch auch endlich mit der Cajal'schen, wie auch der Bielschowsky'schen Methode intrazelluläre Netze, die vollkommen den in den Nervenzellen der Wirbeltiere und anderer Wirbellosen bekannten Neurofibrillenstrukturen gleichen. Für ihre nervöse Natur spricht vor allem ihr charakteristisches Gesamtbild, insbesondere der Umstand, daß dieses Netz nicht auf den Zelleib beschränkt bleibt, sondern kontinuierlich in den Nervenfortsatz übergeht.

Bei allen von uns untersuchten Formen fanden wir einen im allgemeinen ähnlichen Fibrillentypus, jedoch mit gewissen charakteristischen, durch die verschiedene Zellengröße bedingten Unterschieden im Bau der Netze.

In den großen Zellen, die an Plasma äußerst reich sind, sehen wir ein dichtes, die ganze Zelle einnehmendes Netz von dünnen und zarten, polygonale Maschen bildenden Fäden. In der perinukleären Partie sind diese Netze dichter als gegen die Peripherie zu. (Vergl. z. B. Fig. 1, die eine große Nervenzelle von *Periplaneta* darstellt). In solchen Neurofibrillennetzen lassen sich einzelne Fäden auch auf längeren Strecken verfolgen, sie verzweigen sich dann und verlieren im Netz. Dieses bleibt, wie wir schon betonten, nicht auf den Zelleib beschränkt, sondern erstreckt sich auch, sowohl in großen, wie auch in kleinen Zellen, kontinuierlich bis in den Nervenfortsatz. Im Anfangsteil des Fortsatzes nehmen die Maschen auf längeren Strecken eine langgestreckte Form an und gehen erst stufenweise in einzelne Fibrillen über. Dies sehen wir in Fig. 4, die uns eine Zelle mittlerer Größe, und in Fig. 2, die eine kleine Zelle darstellt.

In mittelgroßen Zellen ist das Netz nicht mehr so fein wie in den großen. Die einzelnen Fibrillen sind hier viel dicker, die durch sie gebildeten Netze weisen weniger Maschen auf und sind

nicht so zart (Fig. 4 und 5). Auch hier sieht man einzelne stärkere Fibrillen in charakteristischer Anordnung auftreten.

Einen anderen Charakter weisen die Neurofibrillennetze der kleineren Zellen auf, wie sie die Fig. 2 u. 3 darstellen. Der Bau dieser Netze ist viel weniger kompliziert. In der Nähe des Kerns sieht man eine dickere Fibrille, die sich gegen die Peripherie in dünnere, auch nur wenige Maschen bildende Verzweigungen auflöst. Der ganze Komplex nimmt auch nur die perinukleäre und zentrale Zellpartie ein.

Am einfachsten sind die Verhältnisse in ganz kleinen Zellen mit verhältnismäßig großem Kern und kleiner Plasmamasse. Die Verzweigungen der dicken perinukleären Fibrille erreichen hier nicht mehr die Peripherie; sie sind nur kurz, als wenn sie in der Anfangsphase ihrer Entstehung stünden (Fig. 6).

Die Neurofibrillennetze der Insekten erinnern in ihrem Bau einigermaßen an die von R. Weigl<sup>1)</sup> bei den Cephalopoden beschriebenen. Auch hier haben wir Bilder vor uns, die den von Held<sup>2)</sup> beschriebenen ähneln. Es drängt sich also auch da die Frage auf, ob die mit der Größe der Zellen abnehmende Kompliziertheit der Netze, die sich schließlich fast zu einer einzigen dicken Fibrille reduzieren, nur durch die Plasmamenge und Größe der Zelle bedingt wird, oder ob wir es da mit verschiedenen Entwicklungsstadien der Neurofibrillen zu tun haben.

Es sei noch mit einigen Worten des Verhaltens dieser Strukturen anderen Reagenzien gegenüber gedacht. Sehr interessante Präparate erhielten wir öfters nach Konservierung in reiner Osmiumsäure und in Sublimat-Osmiumgemisch. Während eine gute Silberimprägnation nach der Cajal'schen Methode die Neurofibrillen als schwarze, mehr oder weniger gleichmäßige Netze zeigt, erhielten wir da ganz andere Bilder; an Stelle des silbergeschwärzten Netzes traten nämlich helle, kanälchenähnliche Bildungen hervor. Diese Bilder stehen zu den nach der Cajal'schen Methode erhaltenen in einem äußerst innigen Verhältnis. Auch diese hellen kanälchenähnlichen Systeme variieren in ihrem Bau mit der

<sup>1)</sup> R. Weigl. Über den Golgi-Kopsch'schen Apparat in den Ganglienzellen der Cephalopoden. Bulletin de l'Académie des Sciences de Cracovie, 1910.

<sup>2)</sup> H. Held. Die Entwicklung des Nervengewebes bei den Wirbeltieren. Leipzig, 1909.

Größe der Zellen; in großen Zellen z. B. sehen wir ein feines Netz, dessen Bau und Lage vollkommen dem der Neurofibrillennetze gleicht (Fig. 7), so daß es keinem Zweifel unterliegt, daß wir es da mit einem Negativ des letzteren zu tun haben. Auch in kleinen Zellen finden wir ähnliche Verhältnisse wie die oben für die Neurofibrillen dieser Zellen beschriebenen (Fig. 8 u. 10).

Neben diesen Bildern, die sich mit denen der Neurofibrillen vollkommen decken, finden wir eine Reihe von Übergängen zu äußerst dicken kanälchenähnlichen und zu zerflossenen, unregelmäßigen Bildungen (Fig. 8). Es ist klar, daß der Inhalt dieser Gebilde ein anderer ist, als der der feinen Netze, und sich gewiß nicht auf die Neurofibrillensubstanz beschränkt; wir haben es hier höchstwahrscheinlich auch noch mit gewissen Teilen des sie umgebenden undifferenzierten Neuroplasmas zu tun. Daß es gewiß nicht Artefakte, z. B. zerflossene Plasmapartien sind, dafür spricht außer verschiedenen anderen Gründen auch die äußerst gute Konservierung dieser Präparate, wie auch der Umstand, daß der Querschnitt dieser Bildungen immer schön rund bleibt.

## II. Der Golgi-Kopsch'sche Apparat.

Zur Darstellung des Golgi-Kopsch'schen Apparates bedienen wir uns, wie schon angedeutet wurde, vor allem der Osmiummethoden, nämlich der von Kopsch<sup>1)</sup> und ihrer Modifikation von Sjövall<sup>2)</sup>. Die schönsten Bilder gab uns eine von Weigl<sup>3)</sup> angegebene Modifikation, die in der Konservierung in einem Sublimat-Osmiumgemisch und nachträglicher Osmierung besteht. Nur mit Hilfe dieser Methode gelang es uns, bei dem, was die Darstellung des Apparats anbelangt, besonders schwierig zu behandelnden Objekt, wie es das Nervensystem der Insekten ist, naturgetreue Bilder zu erhalten. Durch andere Methoden, wie z. B. die Golgi'sche Modifikation der Cajal'schen Silberimprägnation, werden zwar die Nervenzellen der Insekten ziemlich gut konser-

<sup>1)</sup> F. Kopsch. Die Darstellung des Binnennetzes in spinalen Ganglienzellen und anderen Körperzellen mittels Osmiumsäure. 1902. Sitz.-Ber. der Königl. Preuß. Akad. d. Wiss. XL.

<sup>2)</sup> E. Sjövall. Über Spinalganglienzellen u. Markscheiden. Hygiea, 1906.

<sup>3)</sup> R. Weigl. Studya nad aparatem Golgi-Kopscha i trofospongiami Holmgrena w komórkach nerwowych kręgowców. Archiwum naukowe, 1910.

viert, ihr Plasma, wie auch der Apparat, unterliegt jedoch dabei einer verhältnismäßig starken Destruktion und Vakuolisierung. Wir bedienen uns auch dieser Methode ausschließlich zwecks Entdeckung der Apparate, wobei sie dank ihrer leichten Handhabung sehr gute Dienste leistet. — Dies gilt auch für die Sjövall'sche Methode, denn auch da unterliegt durch die Formolwirkung der Apparat und in höherem Maße die ganze Zellsubstanz gewissen, oft sehr starken Veränderungen.

Was nun die Morphologie des Golgi-Kopsch'schen Apparates bei den verschiedenen Insektengruppen anbelangt, so sei vor allem erwähnt, daß der Apparat sich bei den verschiedenen Gruppen nicht gleich verhält, sondern im Gegenteil infolge der Mannigfaltigkeit seines Baues eine ganze Reihe von Übergängen zwischen zwei extremen Typen bildet. Einer dieser Typen, das wären die Verhältnisse, wie man sie in ähnlicher Form bei den Krustaceen findet, der andere dagegen solche, wie man ihnen bei den Wirbeltieren, wie auch bei manchen Wirbellosen, z. B. Cephalopoden begegnet.

Den ersten Typus finden wir z. B. bei *Periplaneta orientalis*. Der Apparat tritt hier ausschließlich in Form von isoliert liegenden, kurzen, geraden oder gebogenen Fädchen auf. Einen ähnlichen Apparat, was die Ausbildung seiner Fäden anbelangt, finden wir in den Nervenzellen der Libellulidenlarven.

Bei den Puppen von *Sphinx ligustri* wie auch den Raupen von *Arctia* bilden die Apparate eine Übergangsform von einfachen zu mehr komplizierten Verhältnissen. Wir finden hier nämlich außer geraden und gebogenen, manchmal zu Halbkreisen oder Kreisen sich schließenden Fäden, auch längere, öfters gewundene, die sich auch hie und da verästeln, jedoch nie miteinander verbinden. Die so mannigfachen Bilder sind bei diesen Insekten derart verteilt, daß in einem Nervenknoten neben Zellen mit einem ganz einfach ausgebildeten Apparat oft wieder solche mit schon stärker entwickelten zu liegen kommen. Gewöhnlich finden wir auch in einer und derselben Zelle neben ganz kurzen und geraden auch längere, geschlängelte und verästelte Fäden.

Im Nervensystem von *Locusta* finden wir ähnliche Verhältnisse, mit dem Unterschied vielleicht, daß hier, besonders in den größeren Zellen, längere, gewundene Fädchen vorwiegen (Fig. 14).

Dem zweiten Typus schon äußerst nahe stehende Apparate finden wir bei *Dytiscus*. Hier gehen die einzelnen ziemlich langen und verästelten Fädchen auch schon Verbindungen ein und bilden auf diese Weise kleine Knäuel und Körbchen (Netze). Diese Netze erinnern durch ihr Verhalten lebhaft an bestimmte Formen des Apparats der Wirbeltiere, wie auch einiger Wirbellosen, vor allem an die der Cephalopoden, entfernen sich dagegen weit von dem Apparat der Krustaceen (Fig. 11 u. 15).

Die Menge der den Apparat aufbauenden Substanz wie auch ihre Verteilung in der Nervenzelle unterliegt bei den verschiedenen Insektengruppen ebenfalls gewissen Veränderungen. Bei *Periplaneta* z. B. bleibt die Masse des Apparates eine äußerst geringe. Bei allen anderen von uns untersuchten Insekten tritt er wieder in großer Menge auf.

Was die Variabilität der Verteilung des Apparates in der Zelle anbelangt, so sehen wir, daß er z. B. bei *Dytiscus*, *Locusta* und in den kleinen Zellen der Libellulidenlarven ziemlich gleichmäßig auf die ganze Zelle verteilt ist. Seine einzelnen Fäden erreichen hier einerseits die Zellperipherie, erstrecken sich aber auch andererseits bis zum Kern (Fig. 14 u. 17). Bei anderen Formen, z. B. in den großen Zellen der Libellulidenlarven läßt der Apparat immer eine verhältnismäßig breite, perinukleäre Zone beinahe gänzlich frei, nimmt also nur die zentrale und periphere Plasmapartie ein (Fig. 13). In keinem dieser Fälle treten jedoch die Apparatfäden aus dem Zellkörper heraus, dringen auch andererseits nicht in den Zellkern ein.

Es sei hier noch auf ein äußerst charakteristisches Verhalten des Apparats der Insektennervenzellen aufmerksam gemacht, wie man etwas Ähnliches weder bei den Wirbeltieren noch bei Wirbellosen findet. Wie bekannt, bleibt bei Wirbeltieren und Wirbellosen das für die Nervenzellen charakteristische Plasma mit seinem Tigroid auf den Zelleib beschränkt und geht nie in den Nervenfortsatz über. Auch die Stelle des Austrittes des Nervenfortsatzes, der sogenannte Ursprungshügel bleibt immer so vom Tigroid, wie auch von der Apparatsubstanz gänzlich frei. Bei den Insekten wird nun diese Stelle auch oft vom Apparat eingenommen. Wir sehen weiter, daß das Plasma der Nervenzellen bei den Insekten oft den Nervenfortsatz begleitet und auf diese Weise manchmal als Scheide des Nervenfortsatzes bis in die Zentralmasse gelangt. Dies Plasma

wird nun immer von einzelnen Apparatfäden begleitet (Fig. 16 u. 19). Auch die letzteren gelangen auf diesem Wege öfters bis in die Zentralmasse.

Das Verhalten des Zellplasmas und seiner Apparatmasse im Nervenfortsatz läßt sich am klarsten bei den birnenförmigen Zellen beurteilen. Die Apparatfäden lagern sich hier im Nervenfortsatz oder vielmehr in dem ihn umgebenden Zellplasma parallel der Längsachse des Fortsatzes (Fig. 17). Im Querschnitt des Fortsatzes sehen wir an seiner Peripherie einen schmalen plasmatischen Ring, dem die einzelnen regelmäßig verteilten Apparatfäden eingelagert sind. Obwohl sich die Apparatfäden in den Zellkörpern eigentlich in verschiedenen Richtungen kreuzen, findet man dennoch, daß sie im großen und ganzen der Zelloberfläche ungefähr parallel verlaufen.

In den kleinen Zellen ist die Verteilung der Apparatmasse eine etwas andere. In den Zellen mit exzentrisch gelagertem Kern nimmt der Apparat gewöhnlich nur einen Zellpol, und zwar den der größten Plasmaanhäufung ein. In solchen Zellen, wo der Kern eine mehr zentrale Lage besitzt, sammeln sich die Apparatfäden öfters an den Zellpolen an. In den kleinen, plasmaarmen Zellen, in denen der Kern beinahe die ganze Zelle und das Plasma nur eine schmale periphere Zone einnimmt, beschränkt sich der Apparat ausschließlich auf eine Lage von Fäden, die den Kern einschließen (Fig. 12).

Die den Apparat der Insekten aufbauende Substanz verhält sich bei Anwendung von Reagenzien und Färbemitteln bei verschiedenen Gattungen auch verschieden. Bei Formen, deren Apparat einen komplizierten Bau aufweist, ist dieses Verhalten ein ähnliches wie das des Apparats der Wirbeltiere; bei Formen mit einfacher gebautem dagegen ist es von dem des Wirbeltierapparates verschieden, nähert sich dagegen dem Verhalten des Apparates der Cephalopoden (Weigl)<sup>1)</sup> und vor allem dem der Krustaceen (Poluszyński)<sup>2)</sup>.

So sehen wir nämlich, daß bei den Formen mit komplizierteren

<sup>1)</sup> A. a. O.

<sup>2)</sup> G. Poluszyński. Untersuchungen über den Golgi-Kopsch'schen Apparat und einige andere Strukturen in den Ganglienzellen der Krustaceen. Bull. de l'Acad. d. Scienc. Cracovie, 1911.

Apparaten diese gerade so wie bei den Wirbeltieren nur durch starke Osmiumlösungen konserviert werden und sich nach längerer Einwirkung schwärzen. Schwache wie auch durch Diffusion geschwächte Osmiumlösungen (in den zentralen Partien der Präparate) sind schon nicht imstande, die Apparatsubstanz vollständig zu konservieren, sie rufen vielmehr eine gewisse Destruktion hervor, die mit Quellung und partieller Auslaugung der sich mit Osmium schwärzenden Substanz einbergeht. Auch gegen andere gewöhnlich gebrauchte Reagenzien, z. B. Alkohol, Sublimat, Trichlormilchsäure und Formalin, verhält sich die Substanz solcher Apparate ähnlich, wie es Weigl<sup>1)</sup> bei den Wirbeltieren fand. Durch diese Reagenzien wird die sich mit Osmium schwärzende Substanz nicht konserviert, sie unterliegt vielmehr vor allem einer starken Quellung und wird dann nach längerer oder kürzerer Dauer (je nach dem angewandten Reagens) ausgelaut. In solchen Präparaten tritt dann der Apparat nach gewöhnlichen Färbungen gerade so wie bei den Wirbeltieren als Negativ in Gestalt von hellen Kanälchen auf.

Bei anderen Formen mit einfachem Apparat tritt ihr Apparat auch nach Konservierung in gewöhnlich gebrauchten Reagenzien (Sublimat, Alkohol u. s. w.) und Färbemitteln (z. B. Eisenhämatoxylin, Kristallviolett) öfters in positivem Bilde auf. Auch in den zur Darstellung der Mitochondrien und des Tigroids angefertigten Präparaten (Benda'sche und Nisl'sche Methode) erscheint der Apparat manchmal intensiv gefärbt. Durch dieses Verhalten nähert sich der Apparat der genannten Insekten vollkommen dem der Krustaceen.

Im Bau der Apparatfäden wie auch in ihrer gegenseitigen Gruppierung und Verteilung in der Zelle treten gewisse äußerst charakteristische Unterschiede auf zwischen dem Apparat der Insekten und demjenigen der Krustaceen, den wir dank der Freundlichkeit des Herrn Poluszyński an seinen eigenen Präparaten zu besichtigen Gelegenheit hatten. Die Apparatfäden der Krustaceen sind gerade oder auch kreisförmig gebogen, bis zu Ringen geschlossen, verästeln sich nie und bilden auch niemals Netze. In dieser Hinsicht bilden also bei Insekten die Apparate, die, wie gezeigt wurde, bei einigen ihrer Repräsentanten durch Verzwei-

<sup>1)</sup> A. a. O.

gung und gegenseitige Verbindung ihrer Fäden stellenweise dichte Netze bilden können, einen schönen Übergang vom Typus des Apparats der Krustaceen zu anderen Typen, die in Gestalt verzweigter Netze bei Wirbeltieren z. B. und einigen Wirbellosen auftreten.

Was die Verteilung des Apparats in der Zelle anbelangt, so bildet hier einen wichtigen und äußerst charakteristischen Unterschied im Vergleich mit dem Apparat der Krustaceen die interessante Tatsache, daß bei den Insekten der Apparat nicht nur den Ursprungshügel nicht frei läßt, wie es bei den Wirbeltieren und einigen Wirbellosen, z. B. Anneliden, Gasteropoden, vor allem in besonders charakteristischer Weise eben bei den Krustaceen der Fall ist, sondern auch den Nervenfortsatz auf oft weiter Strecke begleitet.

Der am meisten in die Augen fallende Unterschied ist aber der, daß die Menge der Fäden, hiermit auch die Massentwicklung des Apparats bei den Insekten eine viel größere ist als bei den Krustaceen. Bei den letzteren ist nämlich — im Vergleich zu den Wirbeltieren wie auch Wirbellosen z. B. Anneliden und Gasteropoden — die gesamte Apparatmasse eine äußerst geringe, bei den von uns untersuchten Insekten ist sie dagegen (mit Ausnahme von *Periplaneta*) ungefähr gleich wie bei Wirbeltieren und anderen Wirbellosen.

### III. Die Mitochondrien.

Zwecks Darstellung der Mitochondrien bedienten wir uns der Methoden von Benda und Altmann. Auch an Präparaten, die in Sublimat + Osmiumsäure konserviert und mit Eisenhämatoxylin gefärbt wurden, lassen sie sich sehr leicht und sehr schön darstellen.

In nach diesen Methoden behandelten Ganglienzellen der Insekten finden wir einzelne, intensiv gefärbte Granulationen und Granulaketten, wie auch glatte, kürzere oder längere, vorwiegend geschlängelte Fäden. Es unterliegt keinem Zweifel, daß diese Bildungen uns die Mitochondrien dieser Zellen darstellen (Fig. 20). Sie lassen sich auch äußerst leicht von den bei einigen Insekten gleichzeitig mit ihnen gefärbten Apparatfäden unterscheiden.

Sie besitzen bei allen von uns untersuchten Insekten eine ähn-

liche Ausbildung. Auch die Zellgröße spielt bei der Ausbildung dieser Strukturen keine solche Rolle, wie wir es z. B. bei den Neurofibrillen und dem Apparat sahen. Sie nehmen vielmehr bei allen von uns untersuchten Insekten immer die ganze Zelle ein, die sie auch gewöhnlich äußerst dicht erfüllen, gehen aber auch in den Nervenfortsatz über, wo sie dann schon ausschließlich in Gestalt langer, gewundener Fäden erscheinen.

Sehr interessante Bilder des gegenseitigen Verhaltens der bis jetzt beschriebenen Bildungen gaben uns Präparate, die in Sublimat-Osmium konserviert und mit Eisenhämatoxylin gefärbt wurden. Hier erhalten wir in einer Zelle gleichzeitig den Apparat, die Mitochondrien und helle, sehr deutliche Neurofibrillennegative. Diese Bilder ermöglichen uns eine leichte Orientierung über die Lage und das gegenseitige Verhalten dieser Strukturen. Wir sehen z. B., daß in den großen Nervenzellen die Neurofibrillen ein dichtes Maschennetz bilden. In den Maschen dieses Netzes befindet sich der Apparat. Die Mitochondrien sind dann regelmäßig auf das ganze Plasma verteilt. In den kleinen Zellen, wo die Neurofibrillenstruktur gewöhnlich nur aus einer den Kern umgebenden, dicken und sich verästelnden Fibrille besteht, nehmen auch die spärlichen Apparatfäden nur eine schmale, perinukleäre Zone ein, die Mitochondrien bleiben jedoch auch da, gerade so wie in den großen Zellen, auf die ganze Zelle verteilt.

#### IV. Das Tigroid.

Mit einigen Worten sei zwecks Vervollständigung des Gesamtbildes der Struktur der Insektennervenzellen auch der für die Nervenzellen charakteristischen Substanz, nämlich des Tigroids gedacht.

An Präparaten von Nervenzellen der Insekten, die nach den speziellen Tigroidmethoden behandelt wurden, tritt das Tigroid in Gestalt von Schollen auf, deren Masse sich vorwiegend als granuliert erweist. Diese Schollen erfüllen die ganze Plasmamasse, bleiben jedoch ausschließlich auf den Zellkörper beschränkt und dringen nie in den Zellfortsatz ein, welcher also von Tigroid gänzlich frei bleibt (Fig. 9). Es sei auch hervorgehoben, daß diese Struktur von den anderen, oben beschriebenen Bildungen ganz unabhängig ist und mit ihnen, also weder mit den Mi-

tochondrien, noch mit dem Golgi-Kopsch'schen Apparate (gegen Legendre<sup>1)</sup> etwas gemein hat. Dies beweist zur Genüge ihre morphologische Ausbildung wie auch Verteilung in der Zelle.

#### V. Das Verhalten des die Zelle umgebenden Hüllgewebes.

Zum Schluß möchten wir noch kurz auf die Anschauungen Holmgren's eingehen. In dieser Hinsicht müssen wir bemerken, daß bei den Insekten gerade so wie auch bei anderen Tieren der Golgi-Kopsch'sche Apparat nichts mit dem extrazellulären, in die Zelle einwuchernden Hüllgewebe gemein hat. Die Begründung dieser Ansicht scheint uns hier in Anbetracht einer ganzen Reihe übereinstimmender Arbeiten überflüssig zu sein. Was dagegen das gegenseitige Verhalten der Zelle und des sie umgebenden Hüllgewebes anbelangt, so können wir konstatieren, daß auch bei den Insekten die Fibrillen des die Nervenzelle umgebenden Gewebes öfters in diese eindringen, in ihrem Verhalten dann auch an die Verhältnisse erinnern, die von anderen Wirbellosen her bekannt sind. Solche Bilder sind jedoch bei den Insekten, im Vergleich mit den Verhältnissen bei anderen Wirbellosen, insbesondere bei Krustaceen, viel seltener. Überhaupt sind diese Einwucherungen hier nur schwach entwickelt und bleiben auch vorwiegend auf eine schmale Randpartie der Zelle beschränkt. Nur selten, besonders bei *Periplaneta*, dringen auch dickere Fibrillen tiefer in das Zellinnere ein, wo sie sich dann öfters verästeln (Fig. 18).

Es sei uns erlaubt, an dieser Stelle unserem hochverehrten Lehrer, Prof. Dr. J. Nusbaum, wie auch seinem Assistenten, Dr. Rudolf Weigl, für die Anregung, wissenschaftliche Leitung und Unterstützung unseren innigsten und wärmsten Dank auszusprechen.

<sup>1)</sup> A. Legendre. Recherches sur le réseau interne de Golgi des cellules nerveuses des ganglions spinaux. Anat. Anz., Bd. 36, 1910.

## Erklärung der Abbildungen und Mikrophotogramme der Tafel.

Die Zeichnungen 1, 2, 3, 4, 5, 6, 9, 20 wurden mittels Reichert's Immersionssystem  $\frac{1}{12}$  und Okular 4, bei Zuhilfenahme eines Abbe'schen Zeichenapparats, in Objektischhöhe ausgeführt.

Die Photogramme 7, 8, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19 wurden mittels Zeiss' Apochr. 2 mm und Projektionsokular 4, bei zirka 800-facher Vergrößerung von Dr. R. Weigl angefertigt. Fig. 13, 17, 18 wurden der Arbeit von Fr. Kulikowska entnommen.

Fig. 1. Große Zelle aus einem Bauchganglion von *Periplaneta orientalis*. — Bau und Lagerung des Fibrillennetzes der großen Zellen. Boul'sche Modifikation der Cajal'schen Methode.

Fig. 2. Kleine Zelle aus einem Bauchganglion von *Periplaneta orientalis*. — Bau und Lagerung des Fibrillennetzes der kleinen Zellen. Boul'sche Modifikation der Cajal'schen Methode.

Fig. 3. Kleine Zelle aus einem Bauchganglion von *Periplaneta orientalis*. Behandlung nach Bielschowsky's Methode.

Fig. 4. Eine mittelgroße Zelle aus dem Bauchganglion einer Libellulidenlarve. — Das Neurofibrillennetz ist ärmer an Maschen und nicht so zart wie in den großen Zellen. Boul'sche Modifikation der Cajal'schen Methode.

Fig. 5. Mittelgroße Zelle aus einem Bauchganglion von *Periplaneta*. — Bielschowsky's Methode.

Fig. 6. Ganz kleine Zelle aus dem Bauchganglion einer Libellulidenlarve. — In der Nähe des Kerns eine dickere Fibrille, die sich gegen die Peripherie in dünnere Verzweigungen auflöst. Boul'sche Modif. der Cajal'schen Methode.

Fig. 7. Große und mittlere Zellen aus dem Bauchganglion einer Libellulidenlarve. — Das negative Bild des Neurofibrillennetzes. Sublimat + Osmiumsäure.

Fig. 8 u. 10. Die kleinen Zellen aus dem Bauchganglion von *Dytiscus marginalis*. — Behandlung wie in Fig. 7.

Fig. 9. Große Zelle aus dem Bauchganglion von *Periplaneta orientalis*. — Das Tigroid. Nissl'sche Methode.

Fig. 11 u. 15. Mittlere Zellen aus einem Thorakalganglion von *Dytiscus marginalis*. — Die Apparatfäden bilden kleine Knäuel und Körbchen. Modifikation der Kopsch'schen Methode.

Fig. 12. Die kleinen Zellen aus einem Bauchganglion von *Locusta viridissima*. — Kopsch'sche Methode.

Fig. 13. Große Zellen aus dem Bauchganglion einer Libellulidenlarve. — Die perinukleäre Zone ist vom Apparate gänzlich frei. Sjövall'sche Methode.

Fig. 14. Große Zellen aus dem Thorakalganglion von *Locusta viridissima*. — Kopsch'sche Methode.

Fig. 16. Die Nervenzellen aus dem Bauchganglion von *Hydrophilus piceus*. Die Apparatfäden gehen in den Nervenfortsatz über. Subl. + Osmiumsäure. Kopsch.

Fig. 17. Mittelgroße Zellen aus dem Bauchganglion einer Libellulidenlarve. Sjövall'sche Methode.

Fig. 18. Eine große Zelle aus dem Thorakalganglion von *Periplaneta orien-*

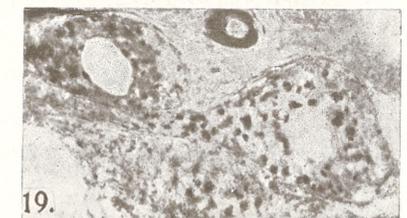
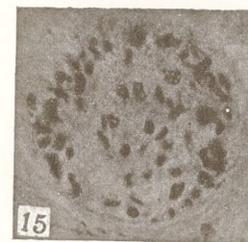
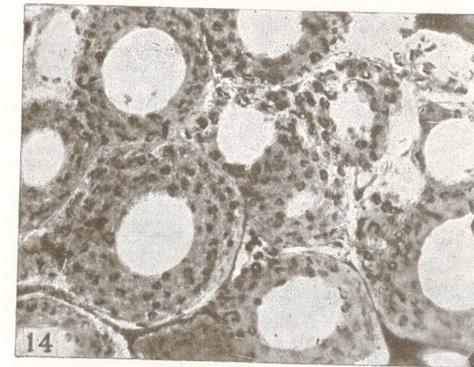
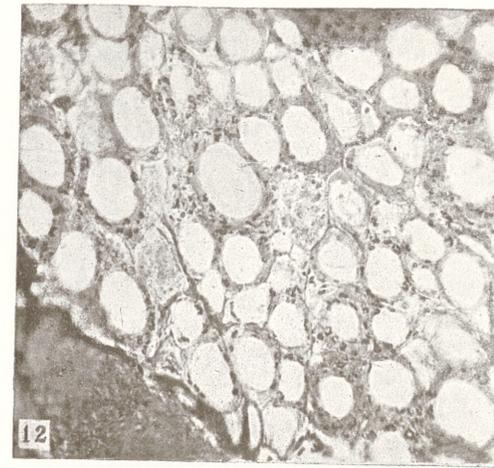
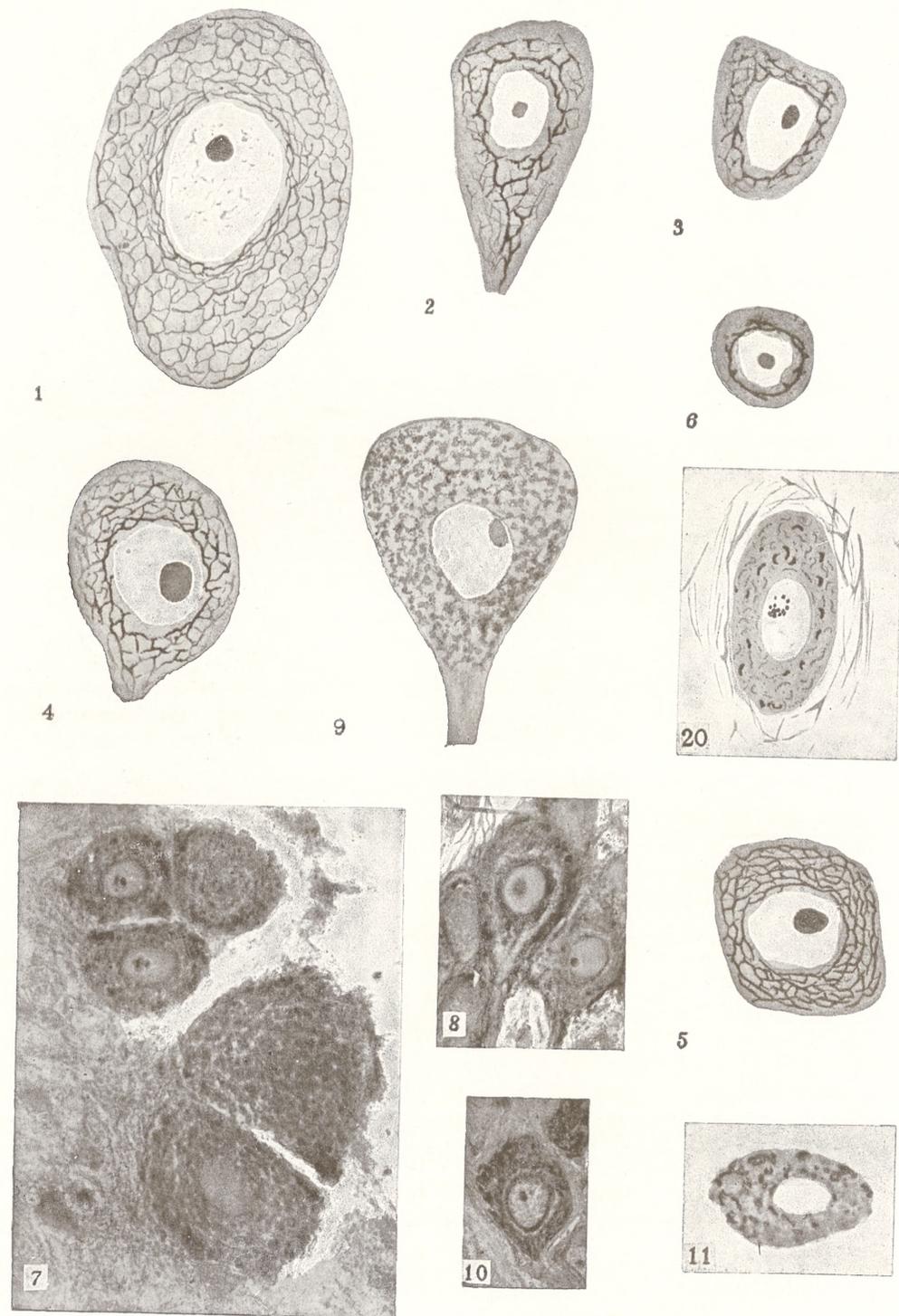
*talis*. — Das Eindringen des Hüllgewebes in die Nervenzelle. Sjövall'sche Methode.

Fig. 19. Die Nervenzelle von *Dytiscus marginalis*. — Subl. + Osmiumsäure. Kopsch.

Fig. 20. Mittelgroße Zelle aus dem Bauchganglion einer Raupe von *Arctia*. Schwächer als der Apparat gefärbte Mitochondrien treten hier als dünne, granulierte Fädchen hervor. — Altmann'sche Methode.









*Nowy rodzaj wodopójek Wandesia n. g. z Tatr polskich.—  
Eine neue Hydrachniden-Gattung aus der polnischen Ta-  
tra, Wandesia n. g.*

Mémoire

de M. **EDWARD SCHECHTEL**,

présenté par M. J. Nusbaum m. c. dans la séance du 6 Mai 1912.

(Planche XVII).

Das neue, in der vorliegenden Notiz behandelte Genus fand ich in einem sehr art- und individuenreichen Hydrachnidenmaterial, welches von Frä. Wanda Białkowska im J. 1911 in der polnischen Tatra gesammelt und mir gefälligst zur Verfügung gestellt wurde.

Außer der genannten hochinteressanten Form enthält dieses Material auch andere Seltenheiten, wie z. B. *Pseudosperchon verrucosus* (neu für Galizien), das noch unbekannte Männchen von *Feltria Nusbaumi* Schecht. und viele andere, teils bekannte, teils aber höchst wahrscheinlich neue Arten, die später zur Beschreibung gelangen werden.

Dem ausgezeichneten norwegischen Acarinologen, Herrn Dr. Sig Thor erlaube ich mir, für sein dem neuen Genus entgegengebrachtes Interesse und die mir erteilten werten Ratschläge auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

**Wandesia n. g.**

Körperform lang ausgezogen, wurmartig. Körperfarbe rot. Haut ziemlich weich, ohne Chitinverhärtungen. Kutikula an der Oberfläche mit leistenartiger Skulptur. Mittelaug nicht vorhanden. Maxillarorgan mit Rüssel. Große Drüsen, besonders auf der Rücken- seite zahlreich, am größten ein Paar auf der Bauchseite zwischen den zweiten und dritten Epimeren, wo es ansehnliche Erhebungen bildet. Maxillartaster kurz, mit wenigen Borsten, am Ende sche-

renförmig. Epimeren in vier Gruppen angeordnet, klein, die hinteren von den vorderen abgerückt, alle auf die vordere Bauchflächenhälfte beschränkt. Beine sehr kurz, ohne Schwimmhaare, mit auffallend spärlichen, kleinen Borsten und Härchen. Fußkrallen sichelförmig gekrümmt, allmählich verdünnt, einzinkig, ohne membranartige Erweiterung am Basalteil. Geschlechtshof dicht hinter den letzten Epimeren gelegen, mit gestielten Genitalnäpfen.

#### Wandesia Thori n. sp.

Alle Angaben in dieser Arbeit beziehen sich auf in schwachen (2—4%) Formollösungen konservierte, vorher durch Erstickung getötete Exemplare.

#### Nymphe.

Größe und Gestalt. Bei 7 Exemplaren, die ich besitze, ergaben sich folgende Maße für den Körper ohne Maxillarorgan (in Millimetern):

Exemplar	Länge	Breite	Höhe	Augenabstand
$\alpha$	1.03	0.36	0.32	0.18
$\beta$	0.66	0.28	0.23	0.17
$\gamma$	0.84	0.3	0.25	0.17
$\delta$	0.63	0.28	0.20	0.14
$\epsilon$	0.8	0.28	0.26	0.17
$\zeta$	0.95	0.31	0.29	0.20
$\eta$	0.93	0.29	0.28	0.18
Durchschnittlich	0.83	0.30	0.26	0.17

Die größte Breite fand ich in der Gegend der letzten Epimeren, wo an den Seiten des Körpers ein Paar größere Drüsen auftritt (Fig 2 u. 6). Die größte Höhe war gewöhnlich in der Gegend des Genitalfeldes, welches aus der Körperwand oft etwas hervorragte. Wie man aus nebenstehender Tafel ersieht, übertrifft die Länge durchschnittlich beinahe dreimal die Breite, in einem Falle ( $\eta$ ) sogar mehr als dreimal. Die Breite übertrifft ein wenig aber stets die Höhe, der Körper ist also etwas dorsoventral abgeflacht. Diese langausgezogene, wurmartige Körperform ist sehr eigentüm-

lich und kommt meines Wissens bei keiner anderen Hydrachnidenart vor. Der Körper ist, von der Rückenseite betrachtet, in Fig. 1 u. 2 abgebildet. In Fig. 2 sieht man, daß der Seitenumriß wellenförmig gestaltet ist, dank den aufeinanderfolgenden seitlich auftretenden Drüsenpaaren. Hinter den Augen sieht man neben dem oberen Seitenrand auch den unteren. Es sind dies die schon in der Gattungsdiagnose erwähnten großen Drüsen, welche zwischen dem zweiten und dritten Epimerenpaare stark hervortreten. Bei manchen Exemplaren (wie in Fig. 1) war die Haut in feine metamerenartige Ringfalten gelegt. Sie sind am Körperumriß als kleinere Wellen sichtbar. Ihre Gruppierung läßt auch die Lage einzelner Drüsen erkennen, nämlich eine Anzahl dieser kleineren Wellen macht erst am Körperumriß eine größere Welle aus, welche den Bereich einer Drüse andeutet. Am deutlichsten waren diese kleinen Falten beim Exemplar  $\beta$  vorhanden, aber auch bei anderen konnte man sie mehr oder weniger deutlich sehen (s. Fig. 2). In Fig. 1 sind die Drüsen absichtlich nicht eingezeichnet worden, um die Falten deutlicher zu machen. In Fig. 2 schimmert der Darm dunkler durch. Nur bei einem Exemplar ( $\alpha$ ) konnte ich keine Spur dieser kleinen Falten entdecken. Bei diesem Exemplar (Fig. 3) sieht man bei Profilansicht, daß der Körper in schwachem Bogen verläuft. Bei anderen Exemplaren mit vorhandenen Falten war der Körper in Profilansicht etwas mehr gekrümmt. Die Falten entstehen wahrscheinlich unter der Wirkung der Konservierungsflüssigkeit, doch ist nicht mit Sicherheit zu ermitteln, welcher Zustand dem natürlichen mehr entspricht.

Die Färbung war wahrscheinlich intensiv rot. Das Chitin ist farblos und ihre Färbung verdankt diese Art dem Darm und der Matrix der Haut.

Haut. Merkwürdigerweise zeigt die Haut keine Verhärtungen. Das Chitin ist ziemlich dünn und weich — wie ich mich beim Präparieren und an Schnitten überzeugen konnte — und mit Leisten bedeckt, welche ein unregelmäßiges Netz bilden (Fig. 4). Ein ähnliches Leistennetz ist auch an den Beinen und den Tastern zu finden, dort ist es aber weniger deutlich und die Maschen sind kleiner. Rings um die Drüsenmündungen gestaltet sich die Kutikularskulptur etwas anders. Solcher Drüsenhöfe zählte ich auf dem Rücken 7, an den Seiten 4 und auf der Bauchseite 4 Paar, also zusammen 15 Paar. Dicht bei jeder Drüsenmündung ist ein langes

feines Härchen inseriert. Manche Drüsenmündungen, besonders die des großen Drüsenpaares zwischen den zweiten und dritten Epimeren lagen etwas in die Körperwand vertieft, am Grunde einer trichterförmigen Aushöhlung. Wahrscheinlich haben wir auch hier mit einer Schrumpfung durch Konservierung zu tun.

Augen. Bei 7 Exemplaren wurde ein durchschnittlicher Augenabstand = 0.17 mm festgestellt (s. oben angeführte Tabelle, S. 464). Das Pigment war schwarz. Ein unpaares Mittelaugenauge wurde nicht gefunden.

Maxillarorgan rüsselartig, bei einem Exemplar ( $\epsilon$ ) zirka 0.1 mm lang. Seine Gestalt ist in Fig. 3, 5 u. 6 sichtbar. In Fig. 6 sieht man auch teilweise die Mandibeln, welche aus der Mandibularrinne etwas heraustreten.

Taster (Fig. 5). Für die einzelnen Tasterglieder fand ich bei einem Exemplar ( $\epsilon$ ) folgende Längen, auf der Streckseite gemessen: Glied I = 0.016, II = 0.041, III = 0.032, IV = 0.062, V = 0.019 mm. Sie ergeben eine Totallänge von 0.151 mm; dabei wurde das fünfte Glied nicht mit in Rechnung gezogen, weil sein Ende in gestrecktem Zustande augenscheinlich mit dem des vierten zusammenfällt. Die Taster sind also gegenüber der Körperlänge als auffallend kurz zu bezeichnen. Sie weisen eine überaus spärliche Beborstung auf (s. Fig.). Das längste vierte Glied verlängert sich klauenartig über dem fünften, welches ihm scherenartig eingelenkt ist. Für das fünfte Glied gilt die oben angegebene Länge samt dem Basalteile, welchem die beiden Klauen entspringen. Höchst wahrscheinlich sind die letzteren gegeneinander nicht beweglich.

Die Epimeren (Fig. 6) sind sehr klein, in vier Gruppen verteilt und nur mit vereinzelten Härchen versehen. Die vierte Epimere schien mir gegen innen von keiner Chitinleiste abgegrenzt zu sein. Alle Epimerenpaare liegen in dem vorderen Körperdrittel, die hinteren sind ziemlich weit von den vorderen abgerückt.

Beine. Über die Längenverhältnisse der Beine geben Aufschluß Fig. 1 u. 6. Alle Beine stehen weit hinter der Körperlänge zurück. Die zwei vorderen Paare sind stärker als die hinteren, ihre mittleren Glieder sind dick, wie angeschwollen. Alle Beine sind sehr spärlich mit kleinen Borsten und feinen Härchen besetzt, besonders gilt dies für das letzte dünnste und längste Paar. Die Fußkrallen sind auch sehr merkwürdig ausgebildet (Fig. 7): sie sind

sichelförmig, einzinkig, ohne membranartige Erweiterung an der Basalhälfte, verdünnen sich allmählich und laufen in eine scharfe Spitze aus. In Fig. 6 sind die Borsten und Härchen an den Beinen nicht eingezeichnet.

Das Genitalfeld ist geräumig, mit 4 kolbenartigen, gestielten Genitalnäpfen versehen und liegt hinter den letzten Epimeren. Die Insertionsstellen der Genitalnäpfe bilden die Ecken einer gleichseitigen Trapezfigur. Die des vorderen Paares, einander näher gerückt, stehen fast senkrecht zur Bauchoberfläche, die hinteren dagegen bilden mit ihr einen stumpfen Winkel. Eine Geschlechtsspalte konnte ich nicht entdecken und aus diesem Grunde, wie auch wegen der Zahl der Genitalnäpfe muß diese Form als eine Nymphe bezeichnet werden.

*Larve.* Ein Exemplar war zirka 0·38 mm lang und 0·22 mm breit. Die größte Breite wurde in der Gegend der letzten Epimeren gemessen. Somit gehört diese Larve zu den größten bekannten Hydrachnidenlarven und wird wahrscheinlich in dieser Hinsicht nur von den *Hydrachna*-Larven übertroffen. Der Körperruñß ist schmal eiförmig, vorn breiter. Wie man noch an Spuren erkennen konnte, war die Körperfärbung rot. Die Haut ist, besonders auf der Rückenfläche, mit einer Anzahl ziemlich langer Härchen besetzt. Das Maxillarorgan — mit einem längeren Rüssel als bei der Nymphe ausgestattet — ist zirka 0·07 mm lang. Die letzten Glieder der Taster sind ähnlich ausgebildet wie bei der Nymphe, das vierte Tasterglied mit mehreren Härchen versehen. Die Epimeren sind klein und auf die vordere Bauchflächenhälfte beschränkt. Die dritten Epimeren sind von den vorderen abgerückt und reichen beinahe bis an die Mittellinie. Die Beine, welche zirka  $\frac{3}{4}$  der Körperlänge erreichen (das letzte Paar am längsten), sind reichlich mit langen, deutlich gefiederten Borsten besetzt, besonders an den letzten keulenförmigen Gliedern. Die sichelförmigen, einzinkigen, leicht bogenförmig gekrümmten Fußkrallen an jedem Fuß in Dreizahl vorhanden, von ungleicher Größe und Stärke. Die zwei kleineren, fast haardünnen Krallen erreichen nur zirka  $\frac{2}{3}$  Länge der 3—4-mal stärkeren, wahrscheinlich zwischen ihnen gelegenen Hauptkralle.

Ich besitze auch 3 verpuppte Larven.

*Fundorte.* Es wurden erbeutet: Im Bache im Tal „Za Bramkå“ am 25. VI. 1911 zwei Nymphen und zwei Larven, im Stråżyski-Bache am 4. VII. 1911 zwei Nymphen und eine Puppe,

ebenda am 25. VII. 1911 zwei Nymphen, im Wasserfall des Bialy Dunajec am 7. VII. 1911 zwei Puppen, in der „Kirowa Woda“ im Kościeliskatal am 7. VIII. 1911 eine Nymphe. Alle aufgezählten Orte liegen unweit von Zakopane in der Galizischen Tatra.

Sowohl die Nymphe wie auch die Larve erscheinen so sehr interessant und eigentümlich, daß ihre eingehendere Untersuchung ganz besonders erforderlich wäre. Ein Exemplar habe ich am Mikrotom geschnitten, um Näheres über den inneren Bau zu erfahren, leider aber war das Exemplar mangelhaft konserviert und für histologische Zwecke unbrauchbar.

Bei dieser Gelegenheit sei noch bemerkt, daß es mir gelungen ist, durch Zucht die Larve von *Feltria rubra* Piersig zu gewinnen. Ich werde darauf in einer späteren Arbeit zurückkommen. Hier sei nur erwähnt, daß ich mich schon nach einem oberflächlichen Vergleich mit der von mir früher beschriebenen *Feltria*-Larve („Beitrag zur Kenntnis der Hydrachnidengattung *Feltria*“, in den Verh. der Akad. d. Wiss. in Krakau 1910) von der Richtigkeit der Gattungsbestimmung der letzteren überzeugen konnte. Diese Larven stimmen miteinander in dem Grade überein, daß sie aller Wahrscheinlichkeit nach einer Art angehören.

Die Arbeit wurde im Zoologischen Institut der Universität Lemberg unter der Leitung des Prof. Dr. J. Nusbaum ausgeführt.

---

### Erklärung der Tafel.

Fig. 1. *Wandesia Thori* Schech., Nymphe, Exemplar  $\beta$ , von der Rückenseite (S. 3, Ok. 1 Leitz).

Fig. 2. *Wandesia Thori*, Exempl.  $\epsilon$ , von der Rückenseite (S. 3, Ok. 1 Leitz).

Fig. 3. *Wandesia Thori*, Exempl.  $\alpha$ , in Seitenansicht (S. 3, Ok. 0 Leitz).

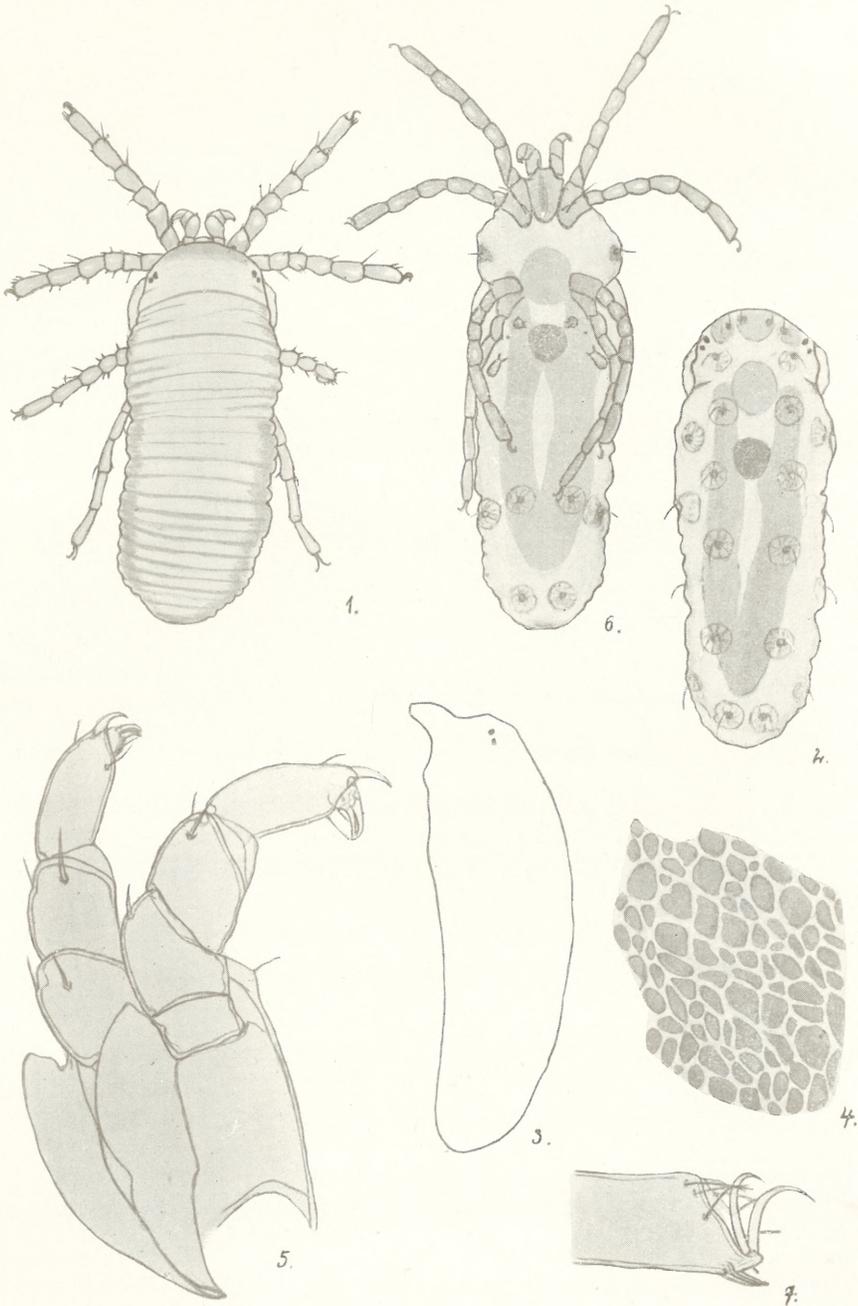
Fig. 4. *Wandesia Thori*, Exempl.  $\zeta$ , Leistennetz auf der Oberfläche der Kuktula in der hinteren Körperregion (S. 8 a + Reichert, Ok. 4 Zeiss).

Fig. 5. *Wandesia Thori*, Exempl.  $\epsilon$ , Maxillarorgan mit Tastern, von der Seite (S. 6, Ok. 2 Leitz).

Fig. 6. *Wandesia Thori*, Exempl.  $\epsilon$ , von der Bauchseite (S. 3, Ok. 1 Leitz).

Fig. 7. *Wandesia Thori*, Krallen des zweiten Fußes (S. 5 Reichert, Ok. 4 Zeiss).

---



E. Schechtel.



*Prądy elektryczne w mięśniach czynnych, ich charakter i źródło. — Elektrische Ströme in tätigen Muskeln, deren Charakter und Eigenschaften.*

Mémoire

de M. N. **CYBULSKI** m. t.,

présenté dans la séance du 1 Avril 1912.

(Planches XVIII—XXII).

Ich habe in meiner vorigen Abhandlung<sup>1)</sup> den Beweis erbracht, daß die Hermann'sche Alterationstheorie den Tatsachen nicht entspricht, und darauf hingewiesen, daß, wenn diese Theorie richtig wäre, der von dem Querschnitt und der Muskeloberfläche abgeleitete Strom die entgegengesetzte Richtung haben müßte. Ich habe daneben eine Reihe von Tatsachen angeführt, die dafür sprechen, daß die Muskelfasern auf Grund ihrer Struktur eine Analogie bieten einerseits mit einer Batterie zahlreicher Flüssigkeitsketten in einer Verbindung, die ich als asymmetrisch bezeichnete, andererseits mit der künstlichen Faser, deren Hülle die Beweglichkeit der negativen Ionen hemmt und dadurch einen Überschuß derselben im Innern der Faser, der positiven Ionen dagegen auf der Oberfläche herbeiführt. Diese beiden Faktoren bewirken, daß wir bei der Ableitung von zwei, auf der Oberfläche eines unverletzten Muskels gelegenen Punkten einen aufsteigenden Strom, dagegen bei der Ableitung von dem Querschnitt und der Oberfläche im unteren Teile des Muskels eine Summe von zwei Strömen, im oberen — deren Differenz erhalten. In allen diesen Fällen hängt die Größe der elektromotorischen Kraft von der Intensität der Lebensprozesse,

<sup>1)</sup> Prądy elektryczne w mięśniach nieuszkodzonych i uszkodzonych oraz ich źródło. Rozprawy Wydz. mat.-przyrod. Akad. Umiej. w Krakowie. T. 11., Ogól. zb. 51, Ser. B. und: Les courants élect. dans les muscles etc. Arch. internat. de physiologie, 28 mars 1912. Vol. XI, Fasc. IV.

die sich im Muskel im gegebenen Zeitmoment abspielen, ab. Mit der Abschwächung dieser Lebensprozesse nimmt gleichzeitig die elektromotorische Kraft ab, um im Augenblicke des Todes auf 0 herabzusinken.

Diese neue Anschauung über die Quelle der elektromotorischen Kraft im Muskel erfordert eine Untersuchung von neuem Standpunkte aus über Veränderungen der elektromotorischen Kraft, die während der Muskeltätigkeit stattfinden.

Ich übergehe die Untersuchungen von Matteucci<sup>1)</sup> und Du Bois-Reymond<sup>2)</sup> und die von ihnen entdeckten Erscheinungen der negativen Schwankung, als eine allgemein bekannte Tatsache, und mache auf die Versuche von Helmholtz<sup>3)</sup> aufmerksam, der gezeigt hat, daß der sekundäre Tetanus früher auftritt, als es zu erwarten wäre, wenn man die Zuckungsdauer des ersten Muskels berücksichtigt. Daraus hat Helmholtz gefolgert, daß eine elektrische Änderung schon in dem Stadium der latenten Erregung auftritt, folglich etwas Besonderes und von mechanischer Zusammenziehung Unabhängiges darstellt. Der sekundäre Tetanus wies mit Bestimmtheit darauf hin, daß die elektrische Änderung während der negativen Schwankung keine kontinuierliche ist, sondern der Reizungszahl des ersten Muskels entsprechende Unterbrechungen darstellt. Zur experimentellen Feststellung dieses Schlusses sollte das Bernstein'sche Differentialrheotom<sup>4)</sup> dienen, das durch einige Jahre vom Autor selbst, von Hermann und dessen Schülern in mannigfachen Modifikationen angewendet wurde. Auf diesen Experimenten ist die Theorie der Aktionsströme aufgebaut; sie lautet in Hermann'scher Formulierung, wie folgt: Jede tätige Stelle ist im Vergleiche mit der untätigen elektronegativ.

Auf dieser Grundlage hat Hermann auch seine allgemein bekannte Theorie der Phasenströme und der negativen elektrischen Welle aufgebaut. Diese Welle soll sich nach Hermann von der gereizten Stelle längs der Muskel- resp. Nervenfasern fortpflanzen und auf diese Weise die Entstehung der beiden Phasen bedingen. Jedoch in sämtlichen Arbeiten, die im Laufe von mehreren Jahren

<sup>1)</sup> Essais sur les phénomènes électriques des animaux. Paris 1840, S. 81—82.

<sup>2)</sup> Untersuchungen über tierische Elektrizität, B. 2, S. 25 ff.

<sup>3)</sup> Monatsberichte der Berliner Akad., 1854, S. 329.

<sup>4)</sup> Untersuchungen über den Erregungsvorgang in Nerven und Muskeln. Heidelberg, 1881.

über diesen Gegenstand publiziert wurden, findet man keine Erklärung, ja keine Andeutung, wie sich die Verfasser diese Elektro negativität und Elektropositivität, insbesondere aber die elektrische Welle vorstellen. Es ist bemerkenswert, daß alles das, was gegen die Hermann'sche Theorie spricht, immer gänzlich verschwiegen wurde. Hermann selbst fand bei Ableitung des Stromes vom *M. sartorius* mit einer Fadenschlinge und bei Reizung des Muskels an einem Ende, daß die elektromotorische Kraft „annähernd dem gegenseitigen Abstände der Fäden proportional und sonst ganz unabhängig von deren Lage“<sup>1)</sup> ist. Es ergab sich also vor allem aus diesen Versuchen, daß an jedem vom Tätigkeitszustande ergriffenen Punkte eine elektromotorische Kraft entsteht, die einen Strom in der gleichen Richtung hervorruft. Es leuchtet ein, daß die von verschiedenen Punkten ausgehenden Ströme, ähnlich wie bei der Verbindung zahlreicher Ketten, sich summieren können, ferner daß die Stromrichtung in allen Punkten dieselbe ist und infolgedessen ein solcher Strom bei der Ableitung unter keinen Umständen die zweite Phase ergeben kann.

Dann wurde von zahlreichen Forschern nachgewiesen, daß bei der Ableitung des Stromes von der Mitte des Muskels und von der Sehne, bezw. von den beiden Sehnen ebenfalls Zweiphasenströme erhalten werden, was gänzlich die Richtigkeit der Hermann'schen Theorie in Frage stellt. Denn nach dieser Theorie sollten die an die Sehnen angelegten Elektroden keine elektrische Änderung aufweisen.

Bei Anwendung der rheo-tachygraphischen Methode erhielt Mathias, ein Schüler Hermann's, unter gleichen Bedingungen auch zweiphasige Kurven; doch konnte weder er selbst, noch Hermann in dieser Tatsache einen Widerspruch mit dessen Theorie erblicken. Da dieselbe Tatsache in letzter Zeit von mehreren Forschern beobachtet wurde, ferner da es sich herausgestellt hat, daß bei der Ableitung des Stromes vom *M. gastrocnemius* und der Sehne, ja sogar von beiden Sehnen die Ströme gleichfalls zweiphasig werden, kann diese Zweiphasigkeit, besonders im letzten Falle auf keine Weise mit der Hermann'schen Theorie in Einklang gebracht werden.

Daß die Hermann'sche Theorie ungeachtet dieser in krasser

<sup>1)</sup> Handbuch der Physiologie, 1. B., 1. T., S. 215.

Weise widersprechenden Tatsachen bis auf die letzten Tage sich zu erhalten vermochte, läßt sich meiner Meinung nach durch zwei Umstände erklären. Erstens wurde kein Zweifel über die Ergebnisse der mit Hilfe des Differentialrheotoms durchgeführten Versuche laut; zweitens führte man zur Erklärung der elektrischen Erscheinungen in lebenden Geweben einen falschen, von der elektrostatischen Auffassung hergenommenen Begriff ein; ich denke hier an die Elektronegativität und Elektropositivität gewisser Stellen. In der von mir gleichzeitig mit der vorliegenden, in polnischer Sprache veröffentlichten Abhandlung habe ich eine Reihe von Beweisen dafür geliefert, daß das Rheotom ein Apparat ist, dessen Beschaffenheit vor Einführung in die physiologische Praxis weder von Bernstein noch von Hermann untersucht wurde. Dieser Apparat eignet sich überhaupt für genaue Versuche nicht, da in demselben, wie es schon Henry Head<sup>1)</sup> und Samways<sup>2)</sup> gezeigt haben, alles veränderlich ist: die Anzahl der Umdrehungen, die Kraft und die Zeit der Kontakt-Berührung, deren Temperatur u. s. w.; wir haben, mit einem Worte, eine ganze Reihe von Bedingungen, die den aus beliebiger Quelle durch das Rheotom geleiteten konstanten Strom als einen variablen darstellen müssen, und das hängt schon von dem Prinzip dieses Apparates ab, daß jeder konstante, durch das Rheotom geschlossene Strom immer den Charakter eines allmählich auf- und absteigenden Stromes, kurz den Wellencharakter haben muß. Ferner wird infolge der kurzen Perioden der Stromschließung die Intensität des beobachteten Stromes durch das Rheotom vielfach vermindert. Schon der Umstand allein, daß der Apparat, dessen man sich bei Erforschung irgend einer Erscheinung bedient, deren Intensität herabdrückt und die Beobachtung erschwert, stellt den Wert eines solchen Apparates in Frage. Wenn wir dies alles berücksichtigen, müssen wir den mit einem solchen Apparate gewonnenen Resultaten jeden Wert absprechen.

Ich glaube, es wird sich doch heutzutage kaum jemand finden, der zweifeln würde, daß ungeachtet der Ursachen der E. m. K. des Muskels und ihrer Lokalisation, die durch diese Kraft hervorgerufene Potentialdifferenz sich im Muskel selbst mittels der Gewebe-

<sup>1)</sup> Pflüger's Archiv, B. 40.

<sup>2)</sup> Journal of physiol., Vol VI, Nr. 6.

elemente und der in und zwischen ihnen enthaltenen Elektrolyte ausgleicht. Jeder durch das Galvanometer angezeigte Strom ist nur eine Nebenschließung des den Muskel durchfließenden Stromes. Bei den Aktionsströmen muß sich selbstverständlich die Sache ebenso verhalten, und es kann eine andere Erklärung weder angenommen noch angegeben werden. Auch in diesem Falle kann, so wie bei Strömen in ruhenden Muskeln, der Strom nur insofern nachgewiesen werden, als die innere Stromschließung im Muskel einen ziemlich bedeutenden Widerstand bietet. Je kleiner dieser Widerstand wird, desto schwächer wird der abgeleitete Strom.

Der Vorgang, der sich leicht beobachten läßt und den Hermann selbst und andere Forscher beobachteten, ist folgender. Gleichzeitig mit dem Auftreten eines Erregungszustandes entsteht im Muskel ein Strom von bestimmter Richtung: nämlich in der ersten Periode von der Richtung der Fortpflanzung der Erregung. Es ist klar, daß ein Anlegen der Elektroden an den Muskel den Tatbestand nicht ändert. Der zum Galvanometer abgeleitete Strom, der im Muskel eine bestimmte Richtung hat, wird auch eine bestimmte Richtung in dieser Nebenschließung haben. Hat der Strom in der ersten Periode die Richtung des absteigenden Stromes, während der Erregungszustand sich unter der ersten Elektrode befindet, so ist es unbegreiflich, warum er eine andere Richtung haben soll, wenn die Erregung unter die zweite Elektrode übergeht.

Wir stimmen vollständig der Meinung Hermann's bei, daß nur davon gesprochen werden darf, was experimentell nachweisbar ist. Eben deshalb können wir sagen, daß zuerst nach der Muskelerregung ein Strom in derselben Richtung entsteht, in der sich die Erregung fortpflanzt, d. h. daß im Erregungsmomente im Muskel eine E. m. K. auftritt, die immer gleiche Stromerzeugung bedingt, unabhängig von den Anlegungspunkten der Elektroden, unter der Voraussetzung, daß sie sich im Ausbreitungsfelde der Erregung befinden, resp. mit ihm leitend verbunden sind. Wenn nach einer bestimmten Zeit ein neuer Strom entsteht, so bleibt nur ein einziger Schluß möglich, und zwar der, daß in dieser zweiten Periode eine neue E. m. K. entsteht, die den Strom unabhängig von Anlegungsstellen in entgegengesetzter Richtung hervorbringt. Demnach kann die Änderung der Stromrichtung nicht davon abhängig sein, daß der Erregungszustand von einer Stelle zur anderen vorgerückt ist, sondern davon, daß in der zweiten Periode ein neuer Vorgang,

eine neue E. m. K. auftritt, die den Strom von umgekehrter Richtung bedingt.

Dadurch, daß man die Begriffe der Elektronegativität der einen und der Elektropositivität der anderen Stellen eines gereizten Muskels einfuhrte, statt das Vorhandensein eines Stromes in Betracht zu ziehen, dessen Abzweigungen das Galvanometer nachweist, wurde der freie Ausblick der Physiologen, speziell der Hermann'schen Anhänger so beengt, daß man mehrere Jahre hindurch dieses Problem absolut nicht in Erwägung zog und jene mystische Theorie ohne weiteres annahm, indem man sich ängstlich hütete, den Mechanismus dieser Vorgänge zu erklären.

Unter dem Vorwand, daß es tunlich sei, sich ausschließlich mit der Beschreibung der Erscheinungen zu begnügen, wurden die Begriffe der Elektronegativität und Elektropositivität der Gewebe eingeführt, und doch sind es vom physikalischen Standpunkte aus vollständig unverständliche Begriffe; kurz man verfuhr so, als wenn man dadurch das Begreifen noch mehr zu erschweren suchte. Dies bezeugt z. B. die Arbeit von Piper<sup>1)</sup>, der sich auf Seite 169, wie folgt, äußert: „Denn jede solche Welle (woher denn Welle?) ist Ursprungsort einer elektromotorischen Kraft, und zwar ist sie Sitz eines Potentials, welches sich mit den Wellen durch die Fasern hinbewegt und dem Vorzeichen nach negativ ist“(?!). Ein gänzlich unbegreiflicher Ausdruck! aber auch dasjenige, was man davon begreifen kann, ist jedenfalls unrichtig. Es handelt sich nämlich um die Tatsache, daß im erregten Muskel ein Strom entsteht, der dieselbe Richtung hat, in welcher sich der Erregungszustand fortpflanzt. Wo findet sich aber hier eine Analogie mit der Welle? Dabei ist die Bemerkung, daß die Welle dem Vorzeichen nach negativ sei, vollkommen unrichtig, da sie angesichts der Stromrichtung eher positiv genannt werden sollte.

Da die Muskelkonsistenz eine halbfüssige ist und da der Muskel viel Flüssigkeit und ein gewisses Quantum gelöste Elektrolyte enthält, dürfen wir ganz bestimmt behaupten, daß hier keine elektrostatischen Veränderungen stattfinden können.

Die durch irgend eine chemische Reaktion gebildeten Verbindungen können von selbst keine Quelle der elektromotorischen Kraft bilden. Es ist ja bekannt, daß es bisher keinem Chemiker

<sup>1)</sup> Pflüger's Archiv, B. 129, S. 145 und folgende, 1909.

gelungen ist, auch nur die geringsten Spuren der elektromotorischen Kraft aufzudecken, wenn man nur die Entstehungsbedingungen der Konzentrationsunterschiede gänzlich zu eliminieren vermochte.

In meiner vorigen Abhandlung habe ich nachzuweisen versucht, daß als einzige Quelle der elektromotorischen Kraft in lebendigen Geweben ausschließlich „unsymmetrische Flüssigkeitsketten“ so wie auch die Veränderungen in der Wanderungsgeschwindigkeit der Ionen in den Membranen und Scheidewänden der Muskelgewebe gelten können.

Wird beim Auftreten des Erregungszustandes in irgendeinem Teile der Faser mittels eines eingeschalteten Galvanometers ein Strom von bestimmter Richtung angezeigt, so beweist dies, daß

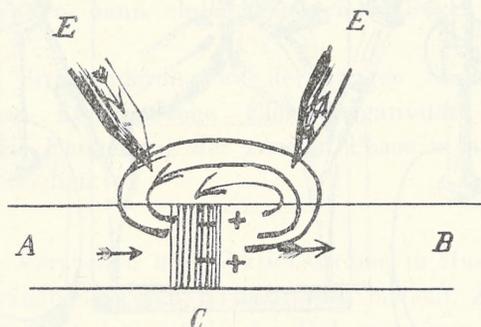


Fig. 1. A B die Muskelfaser. E E die stromableitenden Elektroden. C die Stelle des Erregungszustandes.

an dieser Stelle eine besondere Gruppierung der Ionen stattfinden muß, die eine Doppelschicht bildet. Diese Ionendoppelschicht wird nun, so wie in jedem Elemente, zur Stromquelle.

Die Richtung des im gegebenen Falle durch Diffusion im unteren Teile des Muskels erzeugten Stromes ist der Richtung des Ruhestromes entgegengesetzt.

Diese Richtung eben weist darauf hin, daß die E. m. K. an der Grenzfläche der erregten und der ruhenden Teile des Muskels entsteht, daß sich hier eine Doppelschicht von Ionen bildet und daß das positive Ion in der Richtung des unaktiven Muskelprotoplasmas diffundiert.

Wenn ein solcher Zustand stufenweise an immer neuer Stelle der Faser auftritt, erhalten wir in jeder Faser eine Reihe von Elementen, in denen der positive Pol auf der unerregten Seite der

Faser, der negative auf der erregten gelegen ist. (Siehe Textfig. 1). Wenn man irgend eine Stelle in der Mitte des Muskels reizt, wird sich der Erregungszustand nach beiden Richtungen hin ausbreiten. Dann entstehen zwei einander entgegengesetzte Ströme, wie wir es in den vom Nerven aus gereizten Muskeln beobachten können (Hermann, Hoffmann, Piper).

Wenn wir im späteren Stadium des Tätigkeitszustandes Veränderungen in der Stromrichtung auftreten sehen, so weist dies

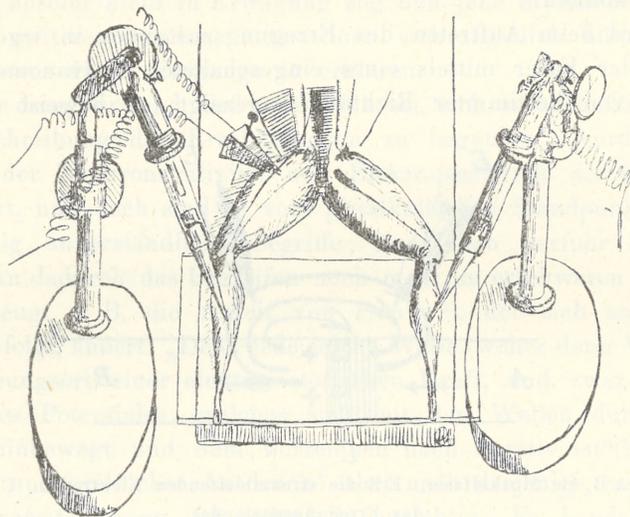


Fig. 2.

darauf hin, daß in der ganzen Faser eine gründliche Änderung erfolgt ist, daß trotz des Anhaltens des Tätigkeitszustandes (der mechanischen Veränderung) ein vom chemischen Standpunkte aus umgekehrter Prozeß entsteht, welcher mit dem im Ruhestande sich abspielenden Prozesse analog ist, daß neue Verbindungen gebildet werden, in denen das negative Ion schneller diffundiert.

Die folgenden Tatsachen liefern uns den Beweis dafür, daß die während des Erregungszustandes von Bernstein und Hermann beobachteten zwei Phasen einen Ausdruck zweier gänzlich verschiedener Ströme und nicht irgendeiner elektrostatischen Veränderung bilden:

1) Sämtliche Forscher ohne Ausnahme haben, wie ich es bereits oben gezeigt habe, einen zweiphasigen Strom auch dann beobach-

tet, wenn die eine Elektrode an den Muskel, die andere an die Sehne angesetzt wurde.

2) Die Zweiphasenströme wurden auch dann beobachtet, wenn die Elektroden an die beiden Sehnen angelegt wurden.

3) Dasselbe geschieht, wenn man eine Elektrode an die Muskeloberfläche, die andere an den Querschnitt anlegt.

4) Doch ist am meisten überzeugend der Umstand, daß man auch dann den Zweiphasenstrom erhält, wenn man die Elektroden an zwei symmetrische, natürlich mit dem ganzen Organismus verbundene Muskeln, z. B. an zwei *Gastrocnemii*, anlegt. In diesem Falle ruft die Nervenreizung eines Muskels bei der Anlegung der Elektroden an den tätigen Muskel unter dem Äquator anfangs einen aufsteigenden, dann einen absteigenden Strom hervor (siehe Fig. 2).

Wenn die Stromänderung an der tätigen Stelle durch jene Hermann'sche hypothetische Elektronegativität hervorgerufen würde, wäre die Entstehung der zweiten Phase in allen angeführten Fällen unmöglich.

---

Bei meinen Versuchen über Aktionsströme in Muskeln habe ich mich des Galvanometers von Einthoven bedient. Zwar sollte ich meine Resultate mit den mittels des Galvanometers und Elektrometers erhaltenen vergleichen, jedoch angesichts des oben über Anwendung des Galvanometers und über Verbindung mit dem Differentialrheotom Gesagten erscheint ein solcher Vergleich überflüssig, und zwar schon aus dem Grunde, da die mehrfach mit Anwendung des Lippmann'schen Elektrometers durchgeführten Versuche ergeben haben, daß die mit diesem Instrumente ermittelten Kurven den Veränderungen der elektromotorischen Kraft nicht entsprechen und daß man sie rekonstruieren muß, um ihren Wert richtig abzuschätzen. Der letzte Umstand ist von besonderer Bedeutung, weil alle zur Rekonstruktion gebräuchlichen Methoden von Bursch<sup>1)</sup>, Garten<sup>2)</sup> und Einthoven<sup>3)</sup> sich nicht immer und nicht auf jeden Apparat anwenden lassen, was übrigens schon Hermann hervorgehoben hat.

<sup>1)</sup> Proceed. of the Royal Soc. of London, Bd. 48, 1890, S. 89. J. 1890.

<sup>2)</sup> Pflüg. Archiv, B. 89, S. 613.

<sup>3)</sup> Pflüg. Arch., Bd. 56, S. 528.

Bei der ersten Nachricht über den Einthoven'schen Galvanometer glaubte man anfangs in demselben für die Physiologie einen idealen Apparat zur Untersuchung der elektrischen Erscheinungen in den Geweben gefunden zu haben.

Der Erfinder empfiehlt sein Instrument in folgenden Worten: „Die Bewegung der Quarzsaite ist, wie man an den Normalkurven sehen kann, aperiodisch und sehr schnell, so daß das galvanometrisch registrierte Elektrokardiogramm ziemlich genau den Ausdruck der Potentialschwankungen darstellt“.

Die Einführung dieses Instrumentes in die physiologische Praxis bedeutet tatsächlich einen großen Fortschritt; die Kurve des Fadens auf den Photogrammen kann bei den langsamen Stromänderungen die vorkommenden Potentialdifferenzen getreu wiedergeben. Die Empfindlichkeit des Galvanometers ist genügend, sie kann sogar sehr groß werden. Das Galvanometer von Einthoven ist dabei ein viel genauerer und präziserer Apparat, als alle übrigen, besonders als die Elektrometer und Galvanometer in Verbindung mit der rheotomischen Methode. Alle diese Vorteile jedoch kommen nur bei langsamen elektrischen Veränderungen zur Geltung; wenn aber diese Veränderungen plötzlich eintreten, weisen die Fadenablenkungen auch in diesem Apparate gewisse Ungenauigkeiten auf, die von der Reibung, dem Luftwiderstand und dem elektromagnetischen Felde abhängig sind.

Infolgedessen zeigen die Fadenbewegungen eine gewisse Verspätung. Trotz der von Einthoven<sup>1)</sup> und Hertz<sup>2)</sup> an diesem Apparate angestellten Versuche und Analysen besitzen wir bisher keine Methode, die entweder eine Rekonstruktion der Kurven leicht durchführen ließe, oder die Formel angäbe, welche uns eine genaue Schätzung der elektrischen Veränderungen auf Grund der Photogramme gestatten würde. Einthoven gibt zwar eine Methode zur Berechnung der Entfernung jedes Punktes vom Nullpunkte an, nachdem die Schließungskurve analysiert worden ist, jedoch, auch von ihrer zweifelhaften Genauigkeit abgesehen, bietet ihre Anwendung in der Praxis solche Schwierigkeiten, daß ich an deren Möglichkeit zweifle.

Um eine Orientierung in den Werten der Elektrophotogramme zu gewinnen, hielt ich mich in meinen Versuchen hauptsächlich

<sup>1)</sup> Pflüger's Arch., B. 99, S. 478.

<sup>2)</sup> Zur Theorie des Saitengalvanometers. Leipzig 1909.

an einfache Empirie. Zu diesem Zwecke nahm ich mehrere Kurven eines konstanten Stromes auf. Ich war dabei bemüht, erstens die gleiche Ablenkung des Fadens bei verschiedenen Spannungen eines und desselben sowie auch bei verschiedenen Strömen zu erhalten; zweitens untersuchte ich die bei gleicher Spannung und gleichem Strome, jedoch bei verschiedener Einwirkungsdauer des letzteren auf den Faden ermittelten Kurven; drittens änderte ich bei gleicher Einwirkungszeit und bestimmter Spannung des Fadens die Intensität des Stromes; viertens wurde die Fadenspannung bei gleichbleibendem Strome geändert; endlich, fünftens, änderte ich die Stromrichtung bei gleichbleibender Stromstärke und Fadenspannung. Diese Versuche haben erwiesen, was schon teilweise aus den Einthoven'schen Versuchen bekannt war, daß nach dem Schließen eines konstanten Stromes der Faden momentan vom Nullpunkte nach der einen resp. der anderen Seite je nach der Stromrichtung abgelenkt wird. Diese Ablenkung trat so rasch ein, daß es mir bisher nicht gelang, die Verspätung mit Hilfe eines elektrischen Signals zu ermitteln. Auf photogrammetrischen Aufnahmen wiesen bei großer Geschwindigkeit der Platte Signal von Déprez und Signal von Petzold eine Verspätung gegen die Fadenablenkung auf. Diese Ablenkung entfernt sich von der Lotrichtung um so weniger, je stärkeren Strom man bei gegebener Spannung anwendet, resp. je gespannter bei gleichem Strome der Faden ist. Je stärker die Fadenspannung, desto rascher erfolgt auch dessen Einstellung und umso rascher schwingt er nach dem Nullpunkte zurück; jedoch bei stark gespanntem Faden kehrt er nicht nur zum Nullpunkt zurück, sondern geht mehr oder weniger über die Nulllinie hinaus und schwingt erst nach einer entsprechenden Ablenkung in entgegengesetzter Richtung wieder nach der Nullstellung zurück. Daher ergibt das Schließen eines konstanten Stromes für die der Einstellungsdauer gleiche Zeit bei großer Fadenspannung (und somit bei kleiner Empfindlichkeit) eine zweiphasige Kurve.

Da die Forscher, die bisher Muskel- bzw. Nervenströme mit Saitengalvanometern untersuchten, meistens Fäden von großer Spannung benützten, so trat infolgedessen an ihren Photogrammen (Samojloff, Piper) die zweite Phase des Muskelstromes eigentlich nicht auf; sie wird gänzlich durch die infolge der Elastizität auftretende Eigenschwingung des Fadens nach dem Ablauf der ersten Phase deformiert.

Übrigens ergibt die Ablenkung des Fadens durch den konstanten Strom, unabhängig von der Fadenspannung und Stromstärke, statt einer senkrechten und unter dem rechten Winkel gebrochenen Linie eine je nach der Spannung mehr oder weniger der Lotrechten sich nähernde Kurve, die das Maximum der Ablenkung nur nach Ablauf einer bestimmten Zeit erreicht. Ist die Schließungsdauer des Stromes kürzer als die bei gegebener Spannung des Fadens entsprechende Einstellungsdauer, so wird selbstverständlich dieses Maximum nicht erreicht, vielmehr wird die Ablenkung desto kleiner, je kürzer der Strom dauert. Infolgedessen kann ein starker, aber kurz dauernder Strom bei empfindlicherer Einrichtung des Galvanometers eine kleinere Ablenkung zeigen, als die bei einem minder empfindlichen, aber stärker gespannten Faden mit kürzerer Einstellungsdauer.

Daraus folgt, daß auch das Saitengalvanometer uns keinen Anhaltspunkt zur Beurteilung bietet, ob wir bei der Ableitung des Stromes von irgend einer Quelle während der ganzen Einwirkungszeit einen Strom von derselben Spannung vor uns haben, oder einen allmählich anwachsenden; ferner ergibt sich daraus, daß wir bei Anwendung verschiedenartiger (d. i. rasch oder langsam anwachsender) Ströme Fäden von hoher Spannung, insbesondere im Falle der Änderung der Stromrichtung nicht benutzen dürfen, da in diesem Falle die Elastizität des Fadens mitwirkt.

Dies gilt eben für Versuche mit Muskelströmen. Die erste Phase des Muskelstromes erreicht das Maximum sehr rasch; diese Phase kann tatsächlich leicht ermittelt werden. Aber in der Periode der zweiten, sich langsamer entwickelnden und allmählich verschwindenden Phase eignet sich für Versuche eine große Spannung des Fadens nicht mehr, weil der durch den Strom der ersten Phase plötzlich abgelenkte Faden die zweite Phase vermöge seiner Elastizität deformiert, ferner weil das Galvanometer bei dieser Spannung, selbst mit Okular, nicht genug empfindlich ist, um die in der zweiten Phase auftretenden Änderungen des Potentials nachzuweisen. Ich habe deshalb bei meinen Versuchen vorwiegend schwächere Spannungen des Fadens verwendet, namentlich solche, bei welchen derselbe nach Schließung bzw. Öffnung des Stromes vollständige Aperiodizität aufweist; die Empfindlichkeit des Galvanometers bei solcher Einstellung betrug gewöhnlich  $1 \cdot 10^{-8}$ . Selbst-

verständlich bediente ich mich zwecks Vergleichung von Kurven von Zeit zu Zeit auch höherer Spannungen.

Indem ich die oben angegebene Empfindlichkeit anwendete, konnte ich die Stromstärke in der ersten Phase durch Vergleich mit dem konstanten Strom bestimmen, der, für die Dauerzeit der ersten Phase geschlossen, dieselbe Ablenkung aufwies. Solche, zwecks Orientierung in der Stromstärke der ersten Phase mehrmals wiederholte Versuche, haben ergeben, daß die elektromotorische Kraft je nach dem Muskelzustande und der Ableitungsart eine sehr bedeutende sein kann und manchmal von 75 bis 300 m. V. schwankte.

Ich sehe mich durch das über die Eigenschaften des Saitengalvanometers Gesagte zur folgenden Bemerkung veranlaßt. Wenn schon der Umstand allein, daß die Physiologen bisher keine festen Normen für ihre Versuche anzuführen vermochten, traurig genug ist, so müssen sie sich unbedingt für die Annahme solcher Normen bei Anwendung des Einthoven'schen Galvanometers entscheiden.

Unter gegenwärtigen Verhältnissen kann jeder Forscher, der bei seinen Untersuchungen über dieselbe elektrische Erscheinung das Galvanometer Einthoven's verwendet, sehr verschiedenartige Kurven erhalten, die sich auch der Kontrolle entziehen, wenn er es versäumt, nach irgend einer Norm bestimmte Versuchsbedingungen anzugeben. Als Beispiel kann die Arbeit „Über die Verspätung des zweiten Aktionsstromes“ von Samojloff<sup>1)</sup>, einem verdienstvollen Forscher auf dem Gebiete der Anwendung des Saitengalvanometers für Physiologie, dienen.

Der Autor spricht dort auf Seite 459 bei Beschreibung der Bedingungen seines Versuches über recht vieles, aber mit keinem Worte erwähnt er den Widerstand der Saite, mit der er arbeitete. „Die Spannung der Saite — schreibt er — war so bestimmt, daß 20 m. V. bei Einschaltung des Widerstandes der Elektroden und des Muskels 1 cm Ablenkung ergaben“. Ich frage nun, wieso man diese Versuche wiederholen kann, wenn man den Widerstand des Fadens nicht kennt. Bei derselben Ablenkung und gleicher Potentialdifferenz wird doch die Spannung verschieden sein, wenn die Fäden verschiedene Widerstände haben. Dabei ist es auch unmöglich, den Widerstand der unpolarisierbaren Elektroden zu berech-

<sup>1)</sup> Pflüger's Archiv, B. 143, S. 453.

nen, zumal der Verfasser mit keinem Worte erwähnt, auf welche Weise er den Widerstand der Elektroden und Muskeln bestimmte. Die Kurve auf Tabelle V nach der Schließung des konstanten Stromes, die zeigen soll, wie rasch der Faden sich einstellt, beweist, daß das Galvanometer in hohem Grade unaperiodisch war; diese Unaperiodizität ersehen wir schon aus der Schließungskurve. Leider gibt der Verfasser die Stromöffnungskurve nicht an; an dieser Kurve nämlich wäre die Unaperiodizität noch deutlicher zum Ausdruck gekommen.

Ich glaube, daß man, um eine Verständigung zu erreichen und die Kurven vergleichen zu können, irgend eine Norm unbedingt annehmen muß; als solche kann die Empfindlichkeit des Galvanometers dienen, d. i. die Bestimmung, welcher Stromintensität 1 mm Ablenkung auf dem Photogramme entspricht, was übrigens schon in seinen ersten Arbeiten Einthoven angibt. Eben deshalb gelang es mir, in meinen Versuchen die Empfindlichkeit des Galvanometers genau zu bestimmen und immer zu kontrollieren. Denn, indem ich Fäden bei gleicher Empfindlichkeit verglich, fand ich immer, daß bei denselben Strömen die Kurven einander sehr ähnlich waren. Dies galt jedoch nur dann, wenn der Fadenwiderstand nicht sehr verschieden war. Ist der Widerstand des Gewebes, von dem abgeleitet wird, und derjenige der Elektroden annähernd konstant, so kann selbstverständlich die Methode Samojloff's, deren sich übrigens viele Forscher bedienen, zur Verwendung kommen; doch haben wir bei Fäden von verschiedenen Widerständen, wenn diese nicht angegeben werden, tatsächlich keine Ahnung von der Galvanometerempfindlichkeit. Jedenfalls ist für Untersuchungen über elektrische Erscheinungen in Muskeln das Galvanometer mit solcher Spannung zu benützen, bei der nach dem Schließen und Öffnen eines Stromes die Ablenkung nach beiden Seiten aperiodisch ist.

Ich habe meine Versuche mit Hilfe des großen Saitengalvanometers von Edelmann durchgeführt. Das ist einer der ersten Apparate, in dem die Fadenlänge 13·5 cm beträgt. Für die Elektromagnete verwendete ich den Strom von 6 großen Akkumulatoren, dessen Spannung 3·5 Amper betrug. Der Strom in den Elektromagneten wurde stets nur für kurze Zeit geschlossen. Um die Erwärmung auch während dieser Zeit zu vermeiden, wurden die Elektromagnete mit Wasser gekühlt. Zu Experimenten dieser Ka-

tegorie benützte ich vorwiegend kein Okular, infolgedessen betrug die Vergrößerung des Bildes der Ablenkung auf den photographischen Platten nur 170. Bei Anwendung des Okulars 2 von Zeiss konnte eine Vergrößerung von 600, ja bei Okular 3 sogar 900 erreicht werden. Die photographische Platte wurde in eine Kassette eingelegt, die sich in einem nach dem Modell Cremer's errichteten Fallapparat befand. Die Empfindlichkeit der photographischen Platten und die Kraft der mir zur Verfügung stehenden Lampe gestatteten mir keine bedeutenden Vergrößerungen zu verwenden, da bei der Fallgeschwindigkeit der Platte, die ich bei Untersuchungen über die Aktionsströme anwenden mußte, so schwach belichtete Bilder erhalten wurden, daß es unmöglich war, die Kurven genau zu untersuchen. Übrigens hatten die bei dieser Vergrößerung aufgetragenen, wenn auch bei gegebener Fadenspannung etwas kleineren Kurven doch den bedeutenden Vorzug der Klarheit der Bilder, so daß sich auch die kleinsten Ablenkungen von der Geraden feststellen ließen. Der auf Glas entstehende, äußerst feine, helle Schattenstreifen des Fadens gestattete eine verhältnismäßig viel genauere Abmessung der Kurven als die breiten Streifen an den Elektromyogrammen anderer Forscher, wie z. B. an denen von Judin. Die Empfindlichkeit des Galvanometers bestimmte ich durch Einführung eines Stromes von beliebiger Stärke vom Widerstandskasten, welcher das Weston'sche Element durch den Widerstand von 10000 Ohm schloß.

Da bei großem Widerstande der von mir benützten Fäden fast mit derselben Genauigkeit die Ableitung vom gewöhnlichen Rheochord, den ein Strom von bekannter Spannung durchfließt, wie bei der Kompensation, verwendet werden kann, verfuhr ich zwecks Kontrollierung der Empfindlichkeit vor jedem Experimente in folgender Weise:

Der Widerstand des Rheochords wurde genau bestimmt und eine solche, mittels des Federgalvanometers von Siemens gemessene Stromspannung gewählt, daß die Potentialdifferenz auf 1 cm<sup>2</sup> (des Rheochords) 1 m. V. betrug. Zur Ermittlung der Empfindlichkeit schaltete ich keinen anderen Nebenwiderstand ein als nur die zum Galvanometer führenden Drähte. Die Empfindlichkeit berechnete ich aus der Anzahl der vom Rheochord in das Galvanometer eingefügten Zentimeter und aus dem Fadenwiderstande.

Vor der Spalte des Fallrheotoms wurden 1) das Petzold'sche

Chronograph, das zur Aufzeichnung der Schließung resp. Öffnung des auf die primäre Spirale einwirkenden Stromes diente, so wie auch 2) ein 100 Schwingungen per Sekunde ausführender elektrischer Kamerton aufgestellt. Ferner wurde auch zwischen der Spalte und dem den Faden abbildenden Mikroskop das Garten'sche Rad, mit 100 Speichen versehen, von denen jede fünfte etwas dicker war, aufgestellt<sup>1)</sup>. Die Bewegungen des Garten'schen Rades und die Schwingungen des Kamertons wurden auf jeder photographischen Platte deshalb aufgezeichnet, weil infolge der Veränderungen in der Spannung des städtischen Stromes, der die Bewegung der Platte im Fallrheotom hemmen und das Garten'sche Rad bewegen resp. hemmen sollte, die Bewegung der Platte niemals genau konstant war. Das machte die Bestimmung der Plattengeschwindigkeit bei jedem Experimente notwendig.

Bevor wir an die Experimente über die Aktionsströme der Muskeln herantreten, erlaube ich mir eine Reihe von Kurven, die ich mittels des konstanten Stromes (Schließen und Öffnen) unter den erwähnten Bedingungen ermittelt habe, vorzulegen. Es sind Kurven Nr. 1—20 der Tafel XVIII, die unter folgenden Bedingungen ermittelt wurden.

I. Der Einfluß der Fadenspannung auf den Charakter der Kurve bei Strömen, welche die gleiche Ablenkung hervorbringen.

Versuch 1.

A) Ein Platinfaden mit einem Widerstand von 12500 Ohm. Die Fadenspannung und die Empfindlichkeit des Galvanometers wurden geändert. Ein von dem Rheochord abgeleiteter Strom ergibt bei allen Spannungen eine Ablenkung von 20 mm.

Fadenspannung 1.

1 m. V. ergibt eine Ablenkung von 2 mm. Die Empfindlichkeit beträgt demnach  $40 \cdot 10^{-9}$ . Tafel XVIII, Fig. 1. Die definitive Fadeneinstellung erfolgt nach 0.019".

Fadenspannung 2.

1 m. V. ergibt eine Ablenkung von 5 mm. Die Empfindlichkeit

<sup>1)</sup> In den letzten Experimenten wurde das Garten'sche Rad zwischen der Lampe und dem Galvanometer in einer solchen Entfernung vom Mikroskop aufgestellt, daß das Bild des Fadens dorthin fiel, wo sich der Faden des Galvanometers befand.

des Galvanometers beträgt demnach  $16 \cdot 10^{-9}$ . Tafel XVIII, Fig. 2. Die definitive Fadeneinstellung erfolgt nach  $0\cdot036''$ .

Fadenspannung 3.

1 m. V. gibt eine Ablenkung von 10 mm. Empfindlichkeit des Galvanometers  $-8 \cdot 10^{-9}$ . Tafel XVIII, Fig. 3. Fadeneinstellung nach  $0\cdot088''$ .

B) Ein Quarzfaden, dessen Widerstand=8900 Ohm beträgt.

Fadenspannung 1.

1 m. V. —2 mm. Empfindlichkeit  $56 \cdot 10^{-9}$ . Eine konstante Ablenkung unter der Einwirkung des Stromes vom Rheochord —30 mm. Taf. XVIII, Fig. 4. Definitive Fadeneinstellung nach  $0\cdot015''$ .

Fadenspannung 2.

1 m. V. —5 mm. Empfindlichkeit des Galvanometers  $22 \cdot 10^{-9}$ . Tafel XVIII, Fig. 5. Definitive Einstellung nach  $0\cdot045''$ .

Aus nebenstehenden Stromschließungskurven sehen wir, daß ihr Charakter geändert wird: einerseits in der Abhängigkeit vom Faden, andererseits von der Spannung desselben, d. i. von der Empfindlichkeit des Galvanometers. Je größer die Fadenspannung, d. i. je kleiner die Empfindlichkeit wird, um so mehr nähert sich die Kurve der Lotrechten nach dem Schließen eines konstanten Stromes.

II. Der Charakter der Fadenablenkung von derselben Spannung bei verschiedener Stromstärke.

Versuch 2.

Ein Quarzfaden, der Widerstand 8900. Empfindlichkeit des Galvanometers  $56 \cdot 10^{-9}$ :

Ablenkung bei 25 m. V. Fig. 6, Tafel XVIII.

    "      "   7·5 " " " 7, " "

    "      " 15·0 " " " 4, " "

Empfindlichkeit des Galvanometers  $48 \cdot 10^{-9}$ :

Ablenkung bei 1—1 m. V. Fig. 8, Tafel XVIII.

    "      "   2—3 " "

    "      "   3—6 " "

Die angegebenen Kurven zeigen folgendes: je größer die Stromstärke, um so größer ist ungeachtet der Fadenspannung nicht nur die Ablenkung, sondern es wird auch die Kurve um so mehr der Vertikallinie genähert.

Wenn wir die Einstellungsdauer des Fadens bei bestimmter

Empfindlichkeit, aber bei verschiedener Stromstärke an den Kurven bestimmen, dann finden wir, daß diese Dauer fast bei allen Stromintensitäten nur unbedeutend variiert.

### III. Die Abhängigkeit der Fadenablenkung von der Einwirkungsdauer desselben Stromes.

#### Versuch 3.

A) Platinfaden, Widerstand 12500 Ohm. Einstellung 1 m. V. = 2 mm Ablenkung. Empfindlichkeit  $40 \cdot 10^{-9}$ .

Der Strom ergibt bei Dauerschließung — 30 mm Ablenkung. Die definitive Fadeneinstellung erfolgt nach 0.020".

Kurve Nr. 9, Tafel XVIII, Schließungsdauer 0.003".

Fig. Nr. 10, Tafel XVIII. Die Schließungszeit — 0.005".

" " 11, " " " " — 0.007".

" " 12, " " " " — 0.011".

#### B) Derselbe Faden.

Einstellung: 1 m. V. = 5 mm Ablenkung. Empfindlichkeit  $16 \cdot 10^{-9}$ .

Der Strom bewirkt bei Dauerschließung ebenfalls eine 30 mm-Ablenkung. Definitive Einstellung nach 0.036".

Kurve Nr. 13, Tafel XVIII. Die Schließungszeit 0.005".

Fig. " 14, " " " " 0.007".

" " 15, " " " " 0.009".

" " 16, " " " " 0.011".

Die beigelegten Kurven sind in hohem Grade lehrreich. Wir sehen: wenn die Schließungszeit des Stromes kürzer ist als die Einstellungsdauer des Fadens bei gegebener Spannung, so erreicht selbstverständlich die Fadenablenkung ihr Maximum nicht; daher wird, je kürzer die Schließungszeit ist, auch die Ablenkung um so kleiner. An der Kurve 9 beträgt die Ablenkung nur 13 mm, an der Kurve 10 schon 20 mm, an der Kurve 11 erreicht sie 25 mm und an der Kurve 12 sogar 28 mm, obwohl der Strom für 0.011" geschlossen wurde. In der zweiten Gruppe, wo die Fadenspannung kleiner und die Einstellungsdauer länger war, sind diese Ablenkungen noch kleiner: an der Kurve 13 — 6 mm, an der Kurve 14 — 11 mm, an der Kurve 15 — 15 mm und an der Kurve Nr. 16 — 21 mm; und indem der Faden bei größerer Empfindlichkeit während der Rückschwingung eine gänzliche Aperiodizität zeigt, erscheint die Schwingung nach entgegengesetzter Seite in der ersten

Gruppe, besonders in Nr. 12, der zweiten Muskelphase in gewisser Hinsicht ähnlich. Obwohl denn die Fadenablenkung durch den Strom in der ersten Periode sich bei dieser Fadenspannung mehr der Vertikallinie nähert, ergibt der Faden bei der Rückschwingung nach Null keine Gerade und weist nicht nur eine Verzögerung von fast  $0.01''$  auf, sondern kehrt auch mit einer solchen Geschwindigkeit zurück, daß die Kurve die Nulllinie um 2 mm überschreitet. Es ist klar, daß, je größer die Fadenspannung, diese Schwingung auch um so größer wird. Wenn also irgend ein Strom auf den Faden in der Rückschwingungsperiode einwirkte, so würde dadurch die Ablenkung eine große Modifikation erfahren.

IV. Die Intensität des die gleiche Zeit geschlossenen Stromes wurde geändert.

Versuch 4.

A) Ein Quarzfaden, Widerstand 13000 Ohm. Empfindlichkeit des Galvanometers  $20 \cdot 10^{-9}$ . Einstellungszeit des Fadens  $0.02''$ . Der Strom wurde für eine Zeit von  $0.008''$  geschlossen. Fig. 17, Tafel XVIII.

1.  $E = 2.8$  m. V.
2.  $E = 3.6$  „ „
3.  $E = 5.0$  „ „
4.  $E = 8.8$  „ „

B) Ein Quarzfaden vom Widerstande = 8900 Ohm. Empfindlichkeit  $100 \cdot 10^{-9}$ . Der Faden wurde für  $0.0032''$  geschlossen.

Fig. 18, Tafel XVIII.

$$E = 15 \text{ m. V.}$$

Fig. 19, Tafel XVIII.  $E = 75$  m. V.

Aus diesem Versuche ersehen wir, daß die Ablenkung je nach der Stärke des auf den Faden einwirkenden Stromes sowohl bei sehr bedeutender wie auch bei schwacher Fadenspannung sich der Vertikallinie mehr oder weniger nähert. Die Ablenkung erfährt jedoch immer eine gewisse Verzögerung; dies ist der Fall auch bei 75 m. V. Wir sehen also, daß sogar bei einem so starken Strom, wie in diesem Falle, bei Stromschließung =  $0.003''$  keine vollständige Ablenkung zu erhalten ist und die Kurve Nr. 19 statt 75 nur 30 m. V. zeigt.

V. Ich habe außerdem noch eine Reihe von Versuchen durchgeführt, in denen die Stromrichtung bei gleichbleibender Stromstärke und Fadenspannung geändert wurde.

Versuch 5.

Quarzfaden, Widerstand 16000 Ohm, Empfindlichkeit  $15 \cdot 10^{-9}$ .

Zwei Elemente wurden, jedes für sich, durch Rheochorde geschlossen; von jedem Rheochord führten die Drähte durch einen besonderen Stromunterbrecher zu den zwei Kontakten auf dem Fallrheotom und durch die letzteren zu dem Saitengalvanometer, andererseits unmittelbar zum Galvanometer. Die nach beiden Rheochorden abgeleiteten Ströme konnten selbstverständlich einander gleich oder verschieden sein. Das eine Kontaktpaar, der Öffnungs- und Schließungskontakt, befand sich auf dem einen Arm des Fallrheothoms, das andere auf dem anderen. Der Kontaktabstand und demnach die Schließungsdauer eines jeden Stromes konnten gleichfalls verschieden sein. Die Einstellung des einen Paares der Kontakte gegen das andere konnte ebenfalls nach Belieben variieren. Diese Einstellung war in dem angegebenen Versuche derartig, daß das beim Herabfallen die Kontakte schließende Gewicht zuerst den Strom von dem einen Rheochord schloß; in dem Augenblicke, als das Gewicht auf den zweiten Kontakt stoßend, den ersten Strom öffnete, schloß dasselbe fast gleichzeitig den von dem anderen Rheochord in entgegengesetzter Richtung fließenden Strom. Dann wurde der Strom ebenfalls geöffnet, sobald die Ablenkung nach der zweiten Richtung hin ihr Maximum so wie im ersten Falle erreicht hatte.

Fig. 20, Tafel XVIII.

Der durch den ersten Strom abgelenkte Faden steigt, wie man es aus dieser Kurve ersieht, nach der Öffnung des ersten und Schließung des zweiten Stromes zurück, eine schiefe Linie bildend, die jedoch viel mehr der Lotrechten genähert ist, als im Falle, wo der Faden nach der Stromunterbrechung zur Nulllinie von selbst zurückkehrt. Es ist demnach klar, daß der Faden sich hier unter der Einwirkung von zwei Kräften befindet: der Kraft des Stromes und der der eigenen Elastizität. Einen ähnlichen Zustand findet man fast an jeder Kurve der Aktionsströme vor. Die Rückkehr des Fadens nach der ersten Phase zeigt immer, daß mit dem Aufhören dieser Phase ein entgegengerichteter Strom wirkt.

Aus den aufgezeichneten Kurven ersehen wir erstens, daß der Charakter und die Größe der Ablenkung bei gegebenem Strome vor allem von der Saitenspannung abhängt; zweitens, daß die Ablenkung der Saite auch bei konstanten Strömen stets eine Kurve darstellt und daß diese sich, je stärker der auf die Saite einwirkende Strom ist, bei beliebiger Fadenspannung der Lotrechten um so mehr nähert; drittens, daß das Ablenkungsmaximum der Saite zeitlich niemals mit dem Strommaximum zusammenfällt, sondern immer mehr oder weniger verspätet erscheint; endlich, daß in dem Falle, wenn die Schließungszeit kürzer ist als die Einstellungsdauer, die Ablenkung kleiner wird, als sie bei gegebenem Strome sein sollte, so daß sie infolgedessen zur Bestimmung der Stromintensität, also der elektromotorischen Kraft nicht dienen kann.

### Die Kurven der Aktionsströme.

#### A. Kurven bei verschiedenen Fadenspannungen.

Die Art und Weise, wie Ströme abgeleitet werden, spielt bei den Untersuchungen über die Aktionsströme eine wichtige Rolle. Vor allem soll man dafür Sorge tragen, daß die Elektroden an dem Muskel sich nicht verschieben, sondern stetig dieselben Punkte berühren. Ich verfuhr, um unter gleichbleibenden Versuchsbedingungen zu arbeiten, wenn es sich z. B. um den *M. sartorius* handelte, in folgender Weise. Ich präparierte vorsichtig die untere Muskelsehne ab und unterband sie mit einem Seidenfaden; dann trennte ich die Aponeurose von dem Knie ab, schnitt die Sehne unterhalb der Ligatur ab und trennte den Muskel an dem Faden emporhebend, von den anderen Muskeln mit der Scheere ab; in sorgfältigster Weise vermied ich jede, auch noch so geringe Verletzung des Muskels. Auf diese Weise gelangte ich zum oberen Ansatzpunkte des Muskels, neben dem ich denselben mit einer zweiten Ligatur unterband und von dem Becken abschnitt. Dann heftete ich den oberen Muskelteil an einem festen Punkt mittels des oberen Fadens an und hängte an den unteren Faden ein um eine Rolle geschlungenes Gewicht von 5 bis 25 g auf. Der Muskel war oberhalb einer Glasscheibe horizontal befestigt (ein bischen gespannt), berührte sie aber nicht, resp. nur sehr leicht. Die Präparierung der übrigen Muskeln wurde in üblicher Weise ausgeführt.

Die unpolarisierbaren Birkenpilzelektroden<sup>1)</sup>, welche ständig in meinem Institute verwendet werden, waren entweder in Gestalt dreieckiger Platten, unmittelbar mit der scharfen Kante quer der ganzen Oberfläche des Muskels angelegt oder in Kegelgestalt durch die mit physiologischer Salzlösung getränkten Fäden mit dem Muskel verbunden. Die Fäden waren quer um den Muskel gewunden und wurden hierauf um die Birkenpilze der unpolarisierbaren Elektroden gewickelt. In den Experimenten, in denen ich bloß Birkenpilze verwendete, waren diese 2 cm lang, dünn und nachgiebig, so daß bei den Muskelkontraktionen die Berührungsstellen nicht geändert, sondern die Elektroden entsprechend gebogen wurden. Bei der Verbindung der Muskeloberfläche mit dem Galvanometer konnte man, obwohl der Muskel vollständig unverletzt war, einen aufsteigenden Strom nachweisen, den ich auch stetig kompensierte. Zur Reizung diente ein gewöhnlicher Induktionsschlittenapparat, in welchem die Intensität des primären Stromes 0·4 Amper nicht überstieg.

Die Fadenablenkung zeichnete ich mit dem Cremer'schen Fallapparat auf, ähnlich wie in den oben angeführten Versuchen mit konstantem Strom. Die Fadenspannung war in allen Versuchen der oben angegebenen Bestimmung gemäß aperiodisch. Nur in einigen Versuchen wendete ich größere Spannungen an, um die unter diesen Bedingungen ermittelten Kurven mit den bei geringerer Spannung erhaltenen zu vergleichen.

Eben diese Vergleichsversuche ergaben, daß die obenerwähnte Folgerung auf Grund der Schließungs- und Öffnungsversuche mit konstanten Strömen richtig war, und zwar, wenn die Fadenablenkungen schwach sind, beziehungsweise, wenn der Strom allmählich auf- und absteigt, muß sich die Kurvengestalt bei großer Faden-

<sup>1)</sup> Der Elektrodenwiderstand war selbstverständlich kein konstanter, aber die Schwankungen waren unbedeutend. Wenn die Elektroden sich mit ihren Spitzen berührten, wiesen sie einen Widerstand von 5600 Ohm auf; dagegen längs der ganzen Oberfläche zusammengelegte — 1100; mit ihren Spitzen an den Muskel angelegte (*m. gastrocn.*) — in seiner Mitte und an der Sehne — mit dem Widerstande des Muskels zusammen — 13·700 Ohm. Bei der Ableitung unter Anwendung der Fäden von demselben Muskel — von dem Muskelbauch und der Sehne — betrug der Elektrodenwiderstand 9240 Ohm. Ich bestimmte den Widerstand mittels des Telephons bei Anwendung der Wheatston'schen Brücke und zwei Kondensatoren, nach der von Borkowski angegebenen Methode. [„Über Polarisation der Nerven“. Abhandl. d. Krakauer Akad. d. Wissensch., J. 1911, Bd. 11 B.]

spannung infolge der Elastizität ändern und die beiden Kurventeile müssen einander fast ähnlich werden.

Um mich zu überzeugen, daß dies tatsächlich zutrifft, erhielt ich Kurven, welche von denselben Punkten eines und desselben Muskels, jedoch bei verschiedener Empfindlichkeit des Galvanometers aufgenommen wurden.

Versuch 6.

*M. sartorius* vom großen ungarischen Frosch, kurarisiert; Entfernung der Rolle 30 cm; Belastung 15 g. Unmittelbare Reizung. Die Elektroden wurden unmittelbar angelegt.

In allen unten angeführten Versuchen werden die Reizelektroden mit *Ed.* bezeichnet: die erste dem oberen Muskelteile näher liegende mit *A*, die folgenden mit *B*, *C* u. s. w. Der Elektrodenabstand wird in mm angegeben. In den auf den Tafeln gezeichneten Figuren bezeichnet I — den Fadenschatten, II — das Signal, III — die Zeit. Die mit IV bezeichnete Linie bedeutet den Schatten des Myographions.

Abstand *Ed.* von *A* = 3 mm, *A* von *B* 5 mm, *B* von dem Muskelende 17 mm.

Fig. 21, Tafel XVIII.

Empfindlichkeit des Galvanometers  $84 \cdot 10^{-9}$ . Die Anwachsperiode der Phase I — 0.0036". Latenzstadium — 0.036. Abfallperiode bis zur Null — 0.0048".

Fig. 22, Tafel XVIII.

Empfindlichkeit des Galvanometers —  $42 \cdot 10^{-9}$ . Latenzstadium — 0.0036". Die Anwachsperiode der Phase I — 0.0045. Abfallperiode bis zur Null — 0.0104".

Fig. 23, Tafel XIX.

Empfindlichkeit des Galvanometers  $22.5 \cdot 10^{-9}$ . Latenzstadium — 0.0040". Anwachsperiode der Phase I — 0.0048". Abfallperiode bis zur Null 0.0360". Einstellungsdauer des Fadens 0.045.

Versuch 7.

Abpräparierter *M. gastrocnemius* eines Frosches. Belastung — 15 g.

Galvanometer mit Okular, Vergrößerung 600. Abstand zwischen *Ed.* und *A* — 10 mm; *A* von *B* — 8; *B* vom Ende — 10 mm.

Fig. 24, Tafel XIX.

Empfindlichkeit des Galvanometers  $44 \cdot 10^{-9}$ . Anwachsperiode der Phase I = 0.0040". Abfallperiode bis zur Null = 0.0940". Die zweite

Phase stellt zwei Ablenkungen von 0 dar: die erste nach  $0\cdot0070''$ , die zweite nach  $0\cdot0570''$ .

Fig. 25, Tafel XIX.

Empfindlichkeit des Galvanometers  $22\cdot10^{-9}$ . Anwachsperiode der Phase I =  $0\cdot0040''$ . Anwachsperiode der zweiten Phase =  $0\cdot0500''$ .

Versuch 8.

Kurarierter *M. sartorius*. Belastung 15 g. Abstand zwischen *Ed.* und *A* = 5, zwischen *A* und *B* 15 mm, von *B* bis zum Ende = 17 mm.

Fig. 26, Tafel XIX.

Empfindlichkeit des Galvanometers  $84\cdot10^{-9}$ . Latenzstadium  $0\cdot0032$ . Anwachsperiode der ersten Phase =  $0\cdot0036''$ . Abfallperiode zur Null =  $0\cdot0048''$ .

Kurve 27, Tafel XIX.

Empfindlichkeit des Galvanometers  $42\cdot10^{-9}$ . Latenzstadium =  $0\cdot0032''$ . Anwachsperiode der ersten Phase =  $0\cdot0040''$ . Abfallperiode bis zur Null — ?.

Kurve 28, Tafel XIX.

Empfindlichkeit des Galvanometers  $22\cdot5\cdot10^{-9}$ . Latenzstadium =  $0\cdot0032''$ . Anwachsperiode der ersten Phase =  $0\cdot0040''$ . Abfallperiode zur Null =  $0\cdot0128''$ .

Aus den gezeichneten Kurven ersehen wir, daß die bei verschiedenen Fadenspannungen mittels des Saitengalvanometers aufgenommenen Kurven des Aktionsstromes der Anwachsperiode der Ablenkung nach einander ähnlich sind, dagegen bezüglich der Rückkehrperiode einen großen Unterschied aufweisen. Dieses Sinken erfolgt um so rascher, je größer die Fadenspannung ist. Bei großen Spannungen überschreitet der Faden die Null, indem er gewissermaßen der zweiten Phase gleicht.

Dagegen dauert bei schwacher Spannung die Rückschwingung viel länger; der Faden geht über die Null viel später hinaus. Diese Rückschwingung dauert jedoch viel kürzer als die einfache Einstellungszeit nach der Öffnung eines Stromes, der dieselbe Ablenkung hervorruft. Dies ist wohl ein unwiderleglicher Beweis, daß die Fadenrückkehr durch eine der ersten entgegengesetzte Stromrichtung hervorgebracht wird.

Der Einfluß des Fadens auf den Charakter der Kurven tritt viel deutlicher an den vom *M. gastrocnemius* eines Frosches bei Nervenreizung aufgenommenen Kurven auf.

## Versuch 9.

*M. gastrocnemius* von einem einheimischen Frosch; die Ableitung geschieht mittels der Fäden.

*A* wird im Abstand von 8 mm von dem oberen Muskelende angelegt; *B* an die untere Sehne. Die Entfernung zwischen *A* und *B* beträgt 26 mm, die Belastung 15 g, die Entfernung der Rolle 25 cm.

Kurve 29, Tafel XIX.

Kompensation = 281<sup>1)</sup>. Empfindlichkeit des Galvanometers =  $225 \cdot 10^{-9}$ . Latenzstadium = 0.0037''. Anwachsperiode der ersten Phase 0.0065''. Abfallsperiode bis zur Null = 0.0187''. Das Maximum der zweiten Phase wird nach 0.0712'' seit dem Beginn der Ablenkung erreicht.

Fig. 30, Tafel XIX.

Die Empfindlichkeit des Galvanometers =  $450 \cdot 10^{-10}$ . Latentes Stadium — 0.0037''. Anwachsperiode der ersten Phase = 0.0060''. Abfallsperiode zum Nullpunkt = 0.0195''. Maximum der zweiten Phase seit dem Beginn der Ablenkung = 0.0712''.

Kurve Nr. 31, Tafel XIX.

Empfindlichkeit des Galvanometers =  $550 \cdot 10^{-10}$ . Latentes Stadium = 0.0038''. Die Anwachsperiode der ersten Phase = 0.0060''. Abfallsperiode zum Nullpunkt = 0.0064''. Erstes Maximum der zweiten Phase seit dem Beginn der Ablenkung 0.0144''; zweites Maximum nach 0.0760''.

Kurve 32, Tafel XIX.

Empfindlichkeit des Galvanometers =  $1120 \cdot 10^{-10}$ . Latentes Stadium 0.0037''. Anwachsperiode der ersten Phase = 0.0060''. Abfallsperiode = 0.0042''. Das erste Maximum der zweiten Phase seit dem Ablenkungsbeginn erfolgt nach 0.0112'', das zweite Maximum der zweiten Phase 0.0750''.

In diesem Versuche bleiben, wie wir sehen, das latente Stadium sowie die Anwachsperiode der ersten Phase, unabhängig von der Empfindlichkeit des Galvanometers, die gleichen. Die Rückschwingungsperiode fällt mit der Anspannung des Fadens und der Verminderung der Galvanometerempfindlichkeit von 0.0187'' bis auf 0.0042''. Dagegen treten an den Kurven 31 und 32 zwei Maxima der zweiten Phase auf: das erste nach 0.0144 und 0.0112'', wonach der Faden wiederum nach der negativen Seite abgelenkt wird und von neuem aufsteigt; er ergibt dabei das zweite Maximum

<sup>1)</sup> 281 = 0.281 m. v.

nach der der zweiten Phase entsprechenden Seite nach 0·0760'' und 0·0750'', d. i. in derselben Zeit, in welcher die zweite Phase an den Kurven Nr. 29 und Nr. 30 erhalten wurde. Diese kleinen Unterschiede in der Zeit werden wenigstens teilweise durch Ungenauigkeiten in der Zeitbestimmung verursacht, da diese zweite Phase sehr schwach auftritt; sie beträgt kaum zwei Teilstriche und wächst sehr langsam an.

Diese Kurven können als unumstößlicher Beweis gelten, daß die erste Ablenkung nach der Seite der zweiten Phase bei gespanntem Faden lediglich auf die Fadenelastizität zurückgeführt werden muß. So sehen wir auch, daß diese Ablenkung an der Kurve Nr. 35 größer ist und rascher auftritt als die an der Kurve Nr. 34, da eben in diesem Versuche die Saite am stärksten gespannt war. Diese Kurven beweisen ebenfalls, daß Samoiloff<sup>1)</sup> an seinen Kurven mit keiner zweiten Phase, sondern nur mit der Eigenschwingung des Fadens vermöge der Elastizität zu tun hatte. Dafür spricht gleichfalls die Zeit, in der seine zweite Phase ihr Maximum erreicht; diese Zeit beträgt kaum 0·0079'', d. i. eine nur ein wenig kürzere Periode als in meinen Versuchen, weil die Fadenspannung und die Empfindlichkeit bei ihm noch größer waren als bei mir. Ich benützte in meinen Versuchen dünne Fäden von großem Widerstand, dagegen kein Okular. Angesichts dessen vergrößerte ich die Fadenspannung nicht mehr als in den angeführten Versuchen, um den Faden nicht zu beschädigen. Ich glaube jedoch, daß das gewonnene Resultat vollständig genügt, um uns zu überzeugen, daß die von Piper und Samoiloff benützten Spannungen dem Zwecke nicht entsprachen und daß mit solchen Spannungen keine zweite Phase, die sich in der Regel langsamer entwickelt und geringere Intensität hat, erhalten werden kann.

Wir ersehen gleichfalls aus diesen Kurven, daß erstens der Strom in der Periode der ersten Phase sehr stark ist und daß er sehr rasch entsteht; ob er aber momentan erzeugt wird, oder zur Entstehung eine gewisse, wenn auch sehr kurze Zeit erfordert, das läßt sich nicht ermitteln. Doch die Geschwindigkeit, mit welcher er entsteht, weist darauf hin, als ob er eine Folge irgend einer Explosion, irgend eines Ausbruches wäre, der plötzlich eine so bedeutende Potentialdifferenz hervorruft.

<sup>1)</sup> Pflüger's Archiv, Bd. 143, Tafel 5.

Schon die ersten Untersuchungen mit Hilfe des Einthoven'schen Galvanometers haben ergeben, daß die Ablenkungen bei einer gegebenen aperiodischen Fadeneinstellung weniger von den Ableitungsstellen als von der Beschaffenheit des Muskels selbst abhängen. Man erhält sowohl bei Ableitung vom *M. sartorius* als auch bei Ableitung vom *M. gastrocnemius* sowohl bei der mittelbaren als auch bei der unmittelbaren Reizung immer entweder einphasige oder zweiphasige Kurven. Die zweite Phase dieser zweiphasigen Kurven tritt in gewissen Muskeln verhältnismäßig schnell ein, in den anderen viel langsamer. Daher kommt es, daß die Periode der elektrischen Veränderungen in gewissen Muskeln länger, in anderen kürzer ist. Ich bin aus mehreren, überwiegend an *M. gastrocnemius* angestellten Versuchen zu der Ansicht gelangt, daß zwei Faktoren dabei entscheidende Rolle spielen: einerseits ist es der Zustand des Muskels, in welchem dieser zum Experimentieren verwendet wird, andererseits die Individualität des Versuchstieres. Diese Frage erfordert jedoch eine besondere Untersuchung. In der vorliegenden Abhandlung möchte ich nur die Mannigfaltigkeit der Typen der elektrischen Veränderungen andeuten, welche bei verschiedenen Individuen beobachtet wird. Die hier angeführten Kurven von Nr. 21 bis 28 stellen einen Typus der einphasigen Kurven dar.

#### B. Die Versuche mit *M. sartorius*.

##### Versuch 10.

*M. sartorius* von einem kurarisierten Frosch; unmittelbare Reizung. Fig. 33, Tafel XIX stellt eine zweiphasige Kurve dar.

Abstand *Ed.* von *A* = 9 mm.; Abstand *A* von *B* = 10 mm.; Abstand *B* vom Ende = 10 mm. Quarzfaden, Widerstand 16000 Ohm. Entfernung der Rollen = 19 cm. Empfindlichkeit des Galvanometers =  $125 \cdot 10^{-10}$ . Latentes Stadium = 0.0046''; Anwachperiode der ersten Phase = 0.0051''; Abfallsperiode = 0.0069''. Maximum der zweiten Phase nach 0.0207'' seit dem Ablenkungsbeginn. Dauer der ganzen elektrischen Veränderung = 0.0575''.

##### Versuch 11.

Fig. 34, Tafel XIX.

*M. sartorius* von einem ebenfalls kurarisierten Frosch wird in ein Röhrchen hineingesteckt; die Belastung beträgt 5 g. Die Elektroden werden unmittelbar an die Muskeln angelegt. (Die Kurve ist infolge einer umgekehrten Verbindungen der Elektroden mit

dem Muskel umgewendet). Abstand *Ed.* von *A* = 10 mm; *A* von *B* = 11 mm; *B* vom Ende des *M. sart.* = 9 mm. Faden und Empfindlichkeit sind wie im vorhergehenden Versuch. Latentes Stadium = 0·0045''. Anwachsperiode der ersten Phase = 0·0053''. Abfallsperiode = 0·0189''. Das Maximum der zweiten Phase wird nach 0·0638'' seit dem Ablenkungsbeginn erreicht. Die Dauer der ganzen elektrischen Veränderung beträgt = 0·0880''.

#### Versuch 12.

Kurarisierter einheimischer Frosch. Belastung = 15 g. Quarzfaden vom Widerstande = 8900 Ohm. Empfindlichkeit des Galvanometers  $225 \cdot 10^{-10}$ . Abstand *Ed.* von *A* = 5 mm; *A* von *B* = 14 mm.

#### Fig. 35, Tafel XX.

Latentes Stadium = 0·0045''. Anwachsperiode der ersten Phase = 0·0075''. Maximum der zweiten Phase nach 0·0210'' seit dem Beginn der Ablenkung. Es gelang nicht, die Dauer der elektrischen Änderung zu bestimmen.

Obwohl überhaupt bei der Ableitung vom *M. gastrocnemius* ebenfalls drei Typen von Kurven erhalten werden, so überwiegen doch in der Regel die zweiphasigen Kurven mit kürzer resp. länger dauernder zweiter Phase, wenn man sich eines Galvanometers von der Empfindlichkeit =  $1 \cdot 10^{-8}$  (mindestens) bedient. Bei kleinerer Empfindlichkeit können, wie wir es gesehen haben, vor allem die Eigenschwingungen des Fadens mitwirken, welche die zweite Phase simulieren. Dagegen kann bei kleiner Stromstärke während der zweiten Phase diese durch das Galvanometer gar nicht nachgewiesen werden. Ich glaube, daß die in den unten angeführten Versuchen sowohl an *M. sartorius* als auch an *M. gastrocnemius* ermittelten Kurven den Charakter der elektrischen Änderungen während des Verlaufes eines Tätigkeitszustandes am besten erklären.

#### Versuch 13.

*M. sartorius* eines kurarisierten Frosches. Abstand zwischen *Ed.* und *A* = 10 mm; zwischen *A* und *B* = 10 mm; zwischen *B* und dem unteren Ende = 10 mm. Die Elektroden werden unmittelbar angelegt. Kompensation 53. Die obere Elektrode ist positiv. Fadenwiderstand = 16000 Ohm. Empfindlichkeit des Galvanometers =  $155 \cdot 10^{-10}$ . Entfernung der Rollen = 14 cm. Das Erregungsmoment wird so wie an anderen Kurven durch ein Signal angezeigt<sup>1)</sup>.

<sup>1)</sup> Die Signalverspätung überstieg 0·0006'' nicht.

Fig. 36, Tafel XX.

Abstand des Gipfels der ersten Phase vom Beginn der Ablenkung = 0.0057'', Abstand des Gipfels der zweiten Phase = 0.0135'', Dauer der ganzen elektrischen Änderung = 0.0798'', Gipfelhöhe der ersten Phase = 19 mm, Gipfelhöhe der zweiten Phase = 2 mm.

Versuch 14.

Fig. 37, Tafel XX.

*M. sartorius* eines kurarisierten Frosches; die Elektroden werden unmittelbar an den Muskel angelegt. Belastung = 15 g. Empfindlichkeit\* des Galvanometers, wie in früheren Versuchen. Die Kompensation = 10 mm. Die obere Elektrode ist positiv. Abstand *Ed.* von *A* = 9 mm; *A* von *B* = 10 mm; *B* vom Ende = 10 mm. Latentes Stadium = 0.0038''. Abstand des Gipfels der ersten Phase vom Beginn der Ablenkung = 0.0055''. Abstand des Gipfels der zweiten Phase = 0.0142''. Dauer der ganzen Änderung = 0.0550'', d. i. 1/18''. Gipfelhöhe der ersten Phase = 19 mm, die der zweiten Phase = 6 mm.

Wenn man aus dem Abstände der Wellengipfel die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Tätigkeitszustandes berechnete, würde sie in dem ersten Versuch 98 cm betragen, in dem zweiten 69 cm, was ganz unwahrscheinlich ist.

Versuch 15.

Ein ebenfalls kurarisierte Frosch. *M. sartorius*, schwach entwickelt. Die ersten zwei Kurven wurden bei der Ableitung von der Oberfläche ermittelt (38 und 39), die Kurven Nr. 40 und Nr. 41 bei der Ableitung vom Querschnitt und von der Oberfläche.

Fig. 38, Tafel XX.

Abstand *Ed.* von *A* = 8 mm.; zwischen *A* und *B* = 18 mm.; *B* vom Ende = 6 mm. Kompensation = 296 mm. Die obere Elektrode ist positiv. Latentes Stadium = 0.0040''. Abstand des Gipfels der ersten Phase vom Beginn der Ablenkung = 0.0060''. Dauer der ganzen elektrischen Änderung = 0.0500''. Gipfelhöhe der ersten Phase = 8 mm.

Kurve Nr. 39, Tafel XX.

Derselbe Muskel. Abstand *Ed.* von *A* = 17 mm.; zwischen *A* und *B* = 9 mm.; von *B* zum unteren Ende = 9 mm. Kompensation = 332. Latentes Stadium = 0.0090''. Abstand des Gipfels der ersten Phase vom Beginn der Ablenkung = 0.0051. Dauer der gan-

zen elektrischen Änderung =  $0.0563''$ . Gipfelhöhe der ersten Phase = 6 mm.

Die beiden beigelegten Kurven gehören dem Typus der einphasigen Kurven an; dessenungeachtet unterscheidet sich die Dauer des Aktionszustandes nur sehr wenig von der der zweiphasigen Kurven. Diese Kurven sind von besonderer Bedeutung, weil sie als Beweis dienen können, daß die Stromstärke während des Aktionszustandes, bei sonst gleichbleibenden Bedingungen, von der Entfernung der Ableitungselektroden abhängt. Dieses haben auch andere Forscher beobachtet. Sie hielten jedoch die Senkung der Kurve im Falle, wenn die Elektroden einander näher lagen, für eine Folge der gegenseitigen Einwirkung der Phasen. In dem angeführten Versuche gibt es nur eine Phase, jedoch wenn die Entfernung zwischen den Ableitungselektroden 17 mm beträgt, reicht die Ablenkung bis zu 8 mm, dagegen bei der Entfernung von 9 mm nur bis zu 6 mm. Wir können die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Aktionszustandes in den untersuchten Muskeln berechnen, wenn wir die Unterschiede in dem Stadium der latenten Erregung und den Abstand zwischen der oberen und den reizenden Elektroden berücksichtigen. Das latente Stadium beträgt im zweiten Falle =  $0.0090''$ , im ersten Fall =  $0.0040''$ . Die Differenz =  $0.0050''$  wurde durch Vergrößerung des Abstandes zwischen den reizenden Elektroden und *A* um 9 mm hervorgebracht. Die Geschwindigkeit würde daher in diesem Bereiche 1.8 m betragen.

Das untere Ende desselben Muskels wurde abgeschnitten und vom Querschnitt abgeleitet.

Fig. Nr. 40, Tafel XX.

*Ed.* von *A* = 16 mm; zwischen *A* und *B* = 5 mm. Kompensation = 397 mm. Latenzstadium =  $0.0104''$ . Höhe der Kurve = 3 mm.

Fig. Nr. 41, Tafel XX.

*Ed.* von *A* = 10 mm; zwischen *A* und *B* = 10 mm. Kompensation = 374 mm. Latenzstadium =  $0.0076''$ . Höhe der Kurve = 3 mm. Wenn man das latente Stadium in diesen beiden Kurven in Betracht zieht, so findet man eine Differenz von  $0.0028''$ ; die Abstandsdifferenz hingegen der reizenden und der ableitenden Elektroden = 6 mm. Indem wir auf Grund dieser Kurven die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Aktionszustandes berechnen, finden wir = 2 m 14 cm.

## Versuch 16.

Ein kurarisierte ungarischer Frosch mit stark entwickelten Muskeln. *M. sartorius* wurde wie in dem vorangehenden Versuche abpräpariert. Die Belastung betrug 5 g. Der Muskel wurde mit einer Kammer bedeckt.

Fig. 42, Tafel XX.

*Ed.* von  $A = 5$  mm; zwischen  $A$  und  $B = 24$  mm. Latenzstadium  $= 0.00276''$ . Anwachperiode der I. Phase seit dem Beginn der Ablenkung  $= 0.0100''$ . Anwachperiode der II. Phase seit dem Beginn der Ablenkung  $= 0.0342''$ . Dauer der elektrischen Änderung  $= 0.0700''$ . Gipfelhöhe der I. Phase  $= 30$  mm; Gipfelhöhe der II. Phase  $= 9$  mm.

Fig. 43, Tafel XX.

*Ed.* von  $A = 15$  mm; zwischen  $A$  und  $B = 14$  mm. Latenzstadium der I. Phase  $= 0.0057''$ . Abstand des Gipfels der I. Phase vom Ablenkungsbeginn  $= 0.0057''$ . Abstand des Gipfels der II. Phase vom Ablenkungsbeginn  $= 0.0240''$ . Gipfelhöhe der I. Phase  $= 20$  mm, Gipfelhöhe der II. Phase  $= 11$  mm. Dauer der elektrischen Veränderung  $= 0.0570''$ .

Fig. 44, Tafel XX.

Abstand *Ed.* von  $A = 25$  mm; zwischen  $A$  und  $B = 4$  mm. Abstand des Gipfels der I. Phase vom Ablenkungsbeginn  $= 0.0054''$ . Abstand des Gipfels der II. Phase vom Ablenkungsbeginn  $= 0.0180''$ . Latenzstadium  $= 0.0076''$ . Gipfelhöhe der I. Phase  $= 15$  mm, der II. Phase  $= 9$  mm, Dauer der elektrischen Veränderung  $= 0.0494''$ .

Indem wir das latente Stadium in diesen drei Fällen und den Abstand der reizenden Elektrode von der oberen in Betracht ziehen, können wir die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Aktionszustandes berechnen.

Aus den Kurven 42 und 43 berechnet, beträgt dieselbe 3 m 44 cm, aus 43 und 44—4 m, aus 42 und 44—3 m 70 cm. Wenn wir dagegen die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Kontraktionswelle für dieselben Kurven aus dem Gipfelabstande der negativen und der positiven Ablenkung berechneten, wie es übrigens alle Forscher bisher getan haben, würde die Geschwindigkeit: 1.23 m, 0.81 m, 0.34 m betragen.

In bezug auf diese Kurven muß man noch bemerken, daß sie, so wie in den vorangehenden Versuchen, eine ausgesprochene Abhängigkeit der Ablenkungshöhe, demnach der Intensität des Aktions-

stromes von dem gegenseitigen Abstände der Ableitungselektroden aufweisen: es ist bei dem Elektrodenabstand = 24 mm die Ablenkung = 30 mm; bei 14 mm — 20 mm; bei 4 mm — 14 mm. Die Anwachsperiode der I. Phase der Kurve ist gleichfalls von dem Elektrodenabstände abhängig: im Versuche Nr. 42 ist sie = 0·0100'', in Nr. 43 — 0·057'', in Nr. 44 — 0·054''. Dieselben Kurven weisen noch auf eine dritte Tatsache von größerer Bedeutung hin, nämlich daß die Dauer der elektrischen Veränderung um so größer ist, je größeren Muskelteil die Ableitungselektroden einnehmen.

An demselben Muskel wurde ein Querschnitt angebracht.

Fig. 45, Tafel XX.

Abstand *Ed.* von *A* = 12 mm; *A* von *B* = 10 mm; die untere Elektrode wird an den Querschnitt angelegt. Latenzstadium = 0·0054''; Ablenkungshöhe der I. Phase = 31 mm; Ablenkungshöhe der II. Phase = 3 mm. Anwachsperiode der I. Phase = 0·0135'', die der II. Phase = 0·0756.

Obwohl man in diesem Falle mit der Längsquerschnitt-Ableitung zu tun hatte, so waren doch die Veränderungen zweiphasig. Sie unterschieden sich von den früheren nur dadurch, daß die II. Phase kleiner und die Dauer der Veränderung bedeutend größer war als in vorigen Fällen. Ich muß diesen Sachverhalt ausdrücklich hervorheben. Da die Dauer der elektrischen Veränderungen bei der Ableitung vom Querschnitt und der Oberfläche mehr oder weniger verlängert wird, obschon sie qualitativ die gleiche bleibt, so darf man von keinem Absterben des Muskels sprechen. Man kann lediglich vermuten, daß die normalen Verhältnisse in der Anordnung der Faserelemente durch das Durchschneiden des Muskels abnorm werden, und daß infolgedessen der Aktionszustand sich nicht so regelmäßig wie in den unverletzten Teilen fortpflanzt. So erklärt sich wahrscheinlich die Verlängerung der elektrischen Veränderungen.

Alle meine recht zahlreichen an *M. sartorius* angestellten Versuche waren ganz analog: die Veränderungen waren immer um so größer und die zweite Phase trat um so energischer auf, je größer der Muskel war und je energischer er sich kontrahierte. In den wenig entwickelten Muskeln schwacher Individuen trat die zweite Phase meistens nicht auf oder war kaum zu bemerken.

Die Zeit, in welcher die erste Phase ihren Gipfel erreicht, schwankt bei *M. sartorius* um 0·005''; diese Dauer reicht fast voll-

ständig aus, damit der Erregungszustand die ganze Muskellänge zurücklege. Indem wir die Neigung der an einem Muskel ermittelten Kurven mit der gleichen Neigung der Stromschließungskurven vergleichen, müssen wir zu der Ansicht gelangen, daß der erste Kurvenabschnitt beweist, daß der im Muskel entstehende Strom viel stärker ist, als dies die Kurve zeigt; die außerordentlich große Geschwindigkeit der Stromentstehung bestätigt die obenerwähnte Vermutung, daß sie den Charakter einer Zersetzung explosiver Substanzen hat.

### C. Die Versuche mit *M. gastrocnemius*.

#### Versuch 17.

*Rana temporaria*; Muskel abgetrennt. Fadenableitung; Reizung vom Nerven aus: der erste Faden an der größten Muskelverdickung; der zweite im Abstände = 6 mm vom ersten; der dritte im Abstände = 5 mm vom zweiten; der vierte im Abstände = 6 mm vom dritten und im Abstände = 4 mm von der unteren Sehne.

Bei der Ableitung vermittelt des ersten und des zweiten Fadens erhalten wir die am meisten typischen Kurven. Der erste Faden ist etwas unterhalb des Nervenäquators gelegen, deswegen ist der durch die Nervenreizung hervorgerufene Erregungszustand von oben nach unten gerichtet. Die ermittelte Kurve ist eine zweiphasige; die erste Phase beweist, daß ein momentaner absteigender Strom entsteht, der 0·0040'' dauert; dann (Fig. 46, T. XX) wird der Faden durch einen neuen entgegengerichteten, d. i. aufsteigenden Strom verhältnismäßig schnell nach der entgegengesetzten Seite abgelenkt. Dieser Strom erreicht seine maximale Höhe nach 0·0150'', wonach er allmählich verschwindet und nach 0·0733'' vom ersten Momente um einen Teilstrich unter den Nullpunkt sinkt. Da der aufsteigende Ruhestrom zwischen diesen zwei Punkten kompensiert wurde und gleich 111 war, weist die zweite Phase ohne Zweifel auf die Vergrößerung der elektromotorischen Kraft des Muskels hin.

Die Ablenkung der I. Phase = 16 mm, die der II. — 18 mm. Latenzstadium = 0·0033''.

Fig. 47, Tafel XXI.

Ableitung 1—3. Kompensation — 171. Latenzstadium = 0·0035''. Die erste Phase des absteigenden Stromes 0·0045''. Der entgegengerichtete aufsteigende Strom dauert 0·0162'', sinkt zum Nullpunkt

nach 0·0730''; die Fadenablenkung in der Periode der ersten Phase = 21 mm, in der zweiten = 22 mm.

Alle Bedingungen blieben in beiden Fällen unverändert mit Ausnahme des Abstandes der Ableitungselektroden, der im ersten Falle 6 mm, im zweiten 11 mm betrug.

Fig. 48, Tafel IV.

Verbindung 1—4. Elektrodenabstand = 17 mm, Kompensation = 335, Latenzstadium = 0·0035''. Der absteigende Strom (erste Phase) dauert 0·0049''; der aufsteigende entgegengerichtete Strom (zweite Phase) 0·0171''; sinkt zum Nullpunkt nach 0·0736''; die Ablenkung der ersten Phase beträgt 24 mm; die der zweiten — 13 mm.

Die Ergebnisse dieses Versuches werden in der Tabelle I dargestellt.

Wir reproduzieren auf der beigelegten Tafel zwei weitere Kurven, von denen (Fig. 49, Tafel XXI) die vermittelt des zweiten und dritten Fadens ermittelte Kurve zweiphasig, dagegen die (Fig. 50, Tafel XXI) vermittelt des dritten und vierten erhaltene einphasig war, obwohl sich der vierte Faden noch im Abstände von 4 mm vom Muskelende befand.

TAFEL I.

Nr. der Kurve	Der Elektroden-Abstand	Die Kompensation <sup>1)</sup> des Ruhestromes	Das latente Stadium	Die Dauer der I. Phase	Die Dauer der II. Phase	Die Ablenkung in I. Phase	Die Ablenkung in II. Phase	Die Dauer der beiden Phasen	Die Verbindung des Fadens mit dem Galvanometer
46	6 mm	— 111	0·0033	0·0040	0·0150	16 mm	18 mm	0·0733	1 und 2-te
47	11 "	— 171	0·0035	0·0045	0·0162	21 "	22 "	0·0730	1 und 3-te
48	17 "	— 335	0·0035	0·0049	0·0171	24 "	13 "	0·0736	1 und 4-te
49	5 "	— 91	0·0045	0·0040	0·0150	— 6	+ 7 "	0·0740	2 und 3-te
50	6 "	— 164	0·0054	0·0046	0	— 10	0 "	0·0414	3 und 4-te

#### Versuch 18.

Großer ungarischer Frosch; der Nerv wurde in flüssigem Paraffin gereizt; Ableitung vermittelt der Fäden; Rollenabstand = 30 cm; die Kurven wurden bei kleinerer Geschwindigkeit der Tafel ermittelt.

<sup>1)</sup> Der Ruhestrom ist ein aufsteigender.

Kurve 51 wurde erhalten bei der Ableitung vom oberen Drittel, Kurve 52 bei der Ableitung vom mittleren Drittel. Der Unterschied zwischen diesen Kurven besteht darin, daß die erstere eine dreiphasige, die letztere dagegen eine schwach zweiphasige ist.

Die erste Phase stellt an der Kurve Nr. 51 den aufsteigenden Strom dar, die zweite — den absteigenden, die dritte wiederum den aufsteigenden.

Der Muskelstrom ist an der Kurve Nr. 52 während der ersten Phase ein absteigender und wird nur in der zweiten Phase für einen Moment ein aufsteigender. Da der Erregungszustand durch die Nervenreizung hervorgerufen wurde, liefern uns diese Kurven den Beweis, daß der Aktionsstrom von der Richtung des Erregungszustandes abhängt, was übrigens schon Hermann, Hoffmann und Piper hervorgehoben haben, und daß der Aktionsstrom in der ersten Phase dieselbe, in der zweiten der des Erregungszustandes entgegengesetzte Richtung hat.

Man kann demnach tatsächlich je nach der Stelle der Ableitung eine Summierung der Phasen erhalten, wenn namentlich die Ableitungselektroden im Bereiche der einen und der anderen Richtung, wie z. B. an der Kurve Nr. 51, gelegen sein werden.

Hier überwiegt im ersten Momente die Richtung des aufsteigenden Stromes, da die Elektroden sich im oberen Drittel des Muskels befinden. Diese Phase vereinigt sich nachher mit der ersten Phase des unteren Muskelteiles, dessen zweite Phase als dritte auftritt, wie es von Hoffmann erklärt wurde. Ich verwendete zu diesem Versuche einen sehr starken *M. gastrocnemius* vom ungarischen Frosch, und wir sehen, daß die Fadenablenkungen in der Tat senkrecht nach oben oder nach unten stattfinden, was der Fall ist, wenn die Stromstärke eine sehr große ist, die wegen der Kürze der Einwirkungsdauer des Stromes auf den Faden durch das Galvanometer nicht nachgewiesen werden kann.

Die angeführten Versuche zeigen, daß die Aktionsströme auch in *M. gastrocnemius* denselben Charakter haben, wie im *M. sartorius*.

Die Stromdauer der ersten Phase beträgt nur ungefähr 0.005". Wir können uns eine Vorstellung von diesem Strome machen, wenn wir die Intensität eines solchen Stromes bestimmen, der bei der Schließungsdauer = 0.005" einen der im gegebenen Falle der Muskelablenkung gleichen Ausschlag ergibt. Diese mit Hilfe des Helmholtz'schen Pendels ausgeführten Bestimmungen haben gezeigt, daß

die elektromotorische Kraft in diesen Fällen bis 300 m. V. steigen kann (Siehe Fig. 52). Diese Kurven zeigen ebenfalls, daß, wenn das Stromanwachsen aufhört, dieser Strom durch einen anderen überwältigt wird, da die Rückschwingung des Fadens nach 0 schneller erfolgt, als wenn bloß eine einfache Stromunterbrechung stattfinden würde. Demnach fängt die zweite Phase an, sich in jedem Punkte nach 0·005'' zu entwickeln; sie entwickelt sich jedoch nicht so schnell wie die erste. Das Anwachsen der Fadenablenkung mit der Vergrößerung der Elektrodenentfernung ebenso wie im *M. sartorius* beweisen, meiner Ansicht nach, daß der Erregungszustand kein kontinuierlicher Vorgang ist, sondern daß er in einer Reihenfolge in gesonderten Muskelabschnitten ähnlich wie in einer Reihe von Ketten entsteht. Dadurch wird die Stromintensität um so größer, von je größerer Kettenanzahl der Strom abgeleitet wird, genau so wie beim Ruhestrom. Es hängt vom Zustande des Muskels ab, ob dieser infolge der Erregung mit einer oder mit beiden Phasen reagiert. Bisher konnte ich nur feststellen, daß die Zweiphasigkeit um so leichter hervorgerufen wurde, je stärker die zum Experiment verwendeten Muskeln waren; sie mußten dabei möglichst frisch und unverändert sein. Wenn an gegebenem Muskel die Zweiphasigkeit auftrat, so war sie bei jeder Ableitungsart sowohl vom ganzen Muskel als auch vom Querschnitt zu erhalten. Ich erlaube mir als Beweis noch die drei folgenden Kurven anzuführen.

Versuch 19.

*Nervus ischiadicus* und *Musculus gastrocnemius* wurden in der Weise präpariert, daß sie vollständig von dem Füßchen abgetrennt wurden. Der Nerv wurde dann noch ein wenig an der Muskeloberfläche präpariert. An dem Muskel wurden ein oberer und ein unterer Querschnitt, ohne Beschädigung des Nerven angebracht, wobei die Nervenreizung eine ganz deutliche Muskelkontraktion ergab.

Kurve 53, Taf. XXI.

Der Strom wurde vom Nervenäquator und dem Querschnitt abgeleitet; die obere Elektrode wurde an den oberen Querschnitt, die untere an den Äquator angelegt. Die Ablenkung zeigt, daß die erste Phase einen aufsteigenden, die zweite einen absteigenden Strom darstellt.

Kurve Nr. 54, Taf. XXI.

Die obere Elektrode befindet sich an dem Äquator, die untere

an dem unteren Querschnitt. Der Strom ist ein umgekehrter: in I. Phase ein absteigender, in II. — ein aufsteigender.

Kurve Nr. 55, Taf. XXI.

Die beiden Elektroden wurden an die Querschnitte angelegt. Die Kurve ist, wie man sieht, ebenfalls eine zweiphasige so wie die vorige.

Fig. 53, Taf. XXI.

Der aufsteigende Strom der ersten Phase dauert 0·0057"; der Strom der zweiten Phase ist ein absteigender und dauert 0·0627", die ganze Veränderung 0·1140". Die Höhe der ersten Phase beträgt 15 mm, die der zweiten = 6 mm.

Fig. 54, Taf. XXI.

Der Strom der ersten Phase ist ein absteigender und dauert ungefähr 0·0060"; der Strom der zweiten Phase ist ein aufsteigender und dauert 0·0500". Die ganze Veränderung dauert 0·1140".

Kurve 55, Tafel XXI.

Der Strom der ersten Phase ist ein absteigender, wächst während 0·0040" an und dauert unverändert 0·0060". Der Strom der zweiten Phase, ein absteigender, dauert 0·0545".

Die Dauer der elektrischen Veränderung ließ sich an dieser Kurve nicht bestimmen.

Die angeführten Versuche und Kurven und ähnliche an Menschen (Kurven 63, 64, Taf. XXII) und an nicht herausgeschnittenen Froschmuskeln angestellte Experimente berechtigen mich zu der bestimmten Behauptung, daß die Zweiphasigkeit weder von irgend einer Elektrodenaufstellung noch von irgendwelcher lokalen Elektronegativität abhängig ist, wie es Hermann meint, sondern ein allgemeines, die Aktionsveränderungen im Muskel charakterisierendes Merkmal. Die Behauptung Hermann's, daß die erregten Muskelteile sich gegen die unerregten elektronegativ verhalten, ist offenbar auch im Hinblick darauf unrichtig, daß die Erregung nicht nur dann in Muskeln vorhanden ist, wenn diese die erste Phase anzeigen, sondern auch dann, wenn die zweite Phase auftritt, ja sogar dann, wenn die elektrischen Veränderungen schon gänzlich verschwinden, wie es die gleichzeitig ermittelten Kurven einer mechanischen Muskelkontraktion beweisen.

Indem wir also die während eines Aktionszustandes auftretenden Ströme in Betracht ziehen, können wir sie in folgender Weise bestimmen. Wenn ein Erregungszustand von irgend einem Punkte aus

längs einer Muskelfaser fortschreitet, so entsteht in derselben ein Strom von der Richtung der Erregung. Dieser Strom erreicht sein Maximum sehr schnell, besitzt eine große Intensität und nur seiner kurzen Dauer wegen ergibt er keine entsprechende Ablenkung des Galvanometerfadens. Dann nimmt er sehr schnell ab, und an seiner Stelle tritt ein anderer Strom von entgegengesetzter Richtung auf. Dieser dauert viel länger, entwickelt sich allmählich und zeigt keine so große Intensität wie der erste. Bei der Reizung vom Nerven aus entstehen in jeder Faser gleichzeitig zwei entgegengesetzte Ströme, weil die Erregung einer Muskelfaser vom Nervenäquator sich nach beiden Richtungen hin fortpflanzt. Da jedoch die Muskelmasse im unteren Teile des Muskels unter dem Nervenäquator (d. i. unter der Eingangsstelle des Nerven in die Muskelfaser) größer ist, so überwiegt bei der Summierung der Ströme meistens die Richtung des unteren Stromes sowohl in der ersten als auch in der zweiten Phase. Der Charakter der Kurven kann jedenfalls in hohem Grade von jener Summierung der Ströme abhängen (siehe Hoffmann).

Die Ableitung vom oberen resp. vom unteren Teile desselben Muskels beweist durch den Charakter der Kurven, daß die Lage des Nervenäquators individuellen Schwankungen unterliegt und an derselben Stelle, wo in gewissen Muskeln bei der Ableitung vom oberen Teile ein aufsteigender Strom in der ersten Phase erzeugt wird, in den anderen Muskeln ein entgegengesetzter entsteht.

#### Das Latenzstadium der Muskelerröguno.

Bei den Versuchen, in denen ich die Geschwindigkeit der Kontraktionswelle, d. h. eigentlich die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der elektrischen Änderung bestimmte, wollte ich ebenfalls ermitteln, ob und wie groß das Latenzstadium im Muskel ist, das vom Momente der Reizung einer bestimmten Stelle bis zum Auftreten der elektrischen Änderung fortdauert. Die Berechnung aus den oben angeführten Versuchen (Nr. 42, 43, 44, 39, 40) an *M. sartorius* hat die angenäherten, jedoch nicht konstanten Zahlenwerte ergeben und zwar:

aus den Versuchen	42 und 43	=	0·00131''
" "	" 43 und 44	=	0·00195''
" "	" 42 und 44	=	0·00276''
" "	" 39 und 40	=	0·00294''.

Dieses Stadium wurde nach Abzug der zur Fortpflanzung des

Erregungszustandes von der Reizungsstelle bis zur Ableitungsstelle der oberen, bezw. ersten Elektrode erforderlichen Zeit berechnet. Diese Differenzen überschreiten die wahrscheinliche Beobachtungsfehlergrenze. Es wäre daraus zu folgern, daß das Latenzstadium an verschiedenen Stellen des Muskels verschieden ist, obschon diese Unterschiede in den Grenzen von 0·001 schwanken. Um diese Tatsache näher zu erforschen, stellte ich analoge Versuche mit *M. gastrocnemius* an, den ich vom Nerven aus an zwei Stellen reizte, und leitete in beiden Fällen von einer und derselben Stelle des Muskels ab. Nachdem ich auf diese Weise die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Tätigkeitszustandes im Nerven bestimmt hatte, konnte ich die Fortpflanzungsdauer des Erregungszustandes in dem Nerv ermitteln und mit dem Stadium der latenten Reizung des Muskels bei der Reizung vom Nerven aus vergleichen.

Versuch 20, Kurve Nr. 56 und 57, Taf. XXI.

Latenzstadium: 0·0435'' und 0·00261'',  
 Unterschied . . . . . 0·0174'',

so groß war die zur Fortpflanzung durch 4 cm des Nerven erforderliche Zeit. Aus dieser für 4 cm Nervenlänge erforderlichen Fortpflanzungsdauer berechnen wir leicht die Fortpflanzungsgeschwindigkeit und finden, daß sie = 22·9 m, d. i. 1 cm pr. 0·000435''. Wir können daraus die zur Fortpflanzung des Erregungszustandes erforderliche Zeit längs eines 8 cm langen Nerven bestimmen. Dieselbe war 0·00348'' gleich. Durch Vergleich mit dem Latenzstadium (= 0·0435'') an der Kurve finden wir das eigentliche Latenzstadium des Muskels = 0·00087'', vom unteren Teile des Nerven dagegen = 0·00089''; der Unterschied bei diesen zwei Bestimmungen betrug also weniger als 0·0001''. In anderen Versuchen, die zu demselben Zwecke und in gleicher Weise durchgeführt wurden, erhielt ich die folgenden Zahlenwerte: 0·00124, 0·00220, 0·00170, 0·00230, 0·00180, 0·00190, durchschnittlich: 0·00160''; wir sehen, daß die Schwankungen in einzelnen Beobachtungen auch hier ziemlich groß sind. Es folgt jedenfalls aus diesen Versuchen, daß das eigentliche Latenzstadium der Muskelerrregung zwischen 0·001'' und 0·0002'' schwanken kann.

Eine noch größere Fallgeschwindigkeit der photographischen Platte und eine noch intensivere Fadenbeleuchtung würden vielleicht die Möglichkeit bieten, noch genauere Resultate zu erhalten.

Es folgt jedenfalls schon aus diesen Versuchen, daß der Muskel nicht im Momente der Reizung, sondern erst nach einem gewissen Stadium der latenten Reizung elektrische Änderungen aufweist.

Eine Ungleichmäßigkeit der angeführten Zahlenwerte rührt zum Teil vielleicht auch daher, weil ich nicht imstande war, den im Muskel durchlaufenden Teil des Nerven auszumessen und die Länge desselben in allen Versuchen der Viertellänge des Muskels gleich annahm. Doch erklärt der dadurch entstandene Fehler noch nicht die erhaltenen Differenzen. Die Schwierigkeit des Abmessens des Latenzstadiums auf den Platten bildet die zweite Fehlerquelle. Dieses konnte nur nach Augenmaß abgeschätzt werden bis auf ein Viertel der kleinen Teilung, doch sind solche Abmessungen selbstverständlich keine genauen. Um hierin wirklich genaue Messungen zu erhalten, wäre es nötig, das Bild der Platten mit Hilfe eines Skioptikons, z. B. zehnfach zu vergrößern, und auf eine mit einer Teilung versehene Leinwand zu werfen, so daß man das Stadium der latenten Reizung in Millimetern ausmessen könnte. Die Berechnungen solcher Art erfordern so viel Zeit, daß ich außer stande war, sie in dieser Form auszuführen, und ich habe mich mit einer angenäherten Bestimmung begnügt.

#### Die elektrischen Änderungen und die mechanische Kontraktion.

Jetzt gehen wir zu den Betrachtungen über, in welchem Verhältnis die elektrischen Kurven zu der mechanischen Kontraktion stehen. Zu diesem Zwecke legte ich einen abpräparierten *M. gastrocnemius* auf ein Myographion vom Marey'schen Typus hin; der lange Arm des Hebels befand sich vor dem Spalt des Fallapparates zwischen dem Faden und dem Signal, so daß in den photographischen Aufnahmen der Kurven gleichzeitig folgende Momente zum Ausdruck gelangten: Die Kammertonbewegungen, welche 0.01" bezeichneten, resp. die Bewegungen eines speziellen Unterbrechers in Abständen von  $\frac{1}{20}$ ", die Bewegungen des Signals, welches das Öffnungsmoment des Induktionsapparates aufzeichnete, die Bewegungen des Galvanometerfadens und die Bewegung des Myographionhebels.

Wenn es sich um isotonische Kontraktionen handelte, wurde der Muskel mit einem Gewicht belastet, bei isometrischen wurden das obere und das untere Ende des Muskels fixiert.

Fig. 58, Tafel XXII.

Die Einstellung der unpolarisierbaren Elektroden, die durch Fäden mit dem Muskel verbunden waren, war die folgende:

Elektrode *A* im Abstände = 10 mm vom oberen Muskelende; Elektrode *B* im Abstände = 11 mm von *A* und 7 mm von der Sehne; die Entfernung der Rolle = 30 cm. Die Belastung betrug 5 g; die Kompensation = 640. Ein Quarzfaden vom Widerstand = 2900 Ohm; Empfindlichkeit des Galvanometers =  $17 \cdot 10^{-9}$ . Da die durch den Aktionsstrom hervorgerufenen Fadenablenkungen sehr bedeutend waren, wurde in den Kreis des Muskelstromes ein Graphitwiderstand = 100.000 Ohm eingeschaltet. Das latente Stadium des Elektromyogramms = 0.0020'', das des Myogramms = 0.0133''. Maximale Ablenkung des Elektromyogramms nach der Zeit = 0.0100'', maximale Ablenkung des Myogramms = 0.0522'', Dauer der ganzen elektrischen Änderung = 0.0900''.

Fig. 59, Tafel XXII.

*M. gastrocnemius* abpräpariert, jedoch vom Tier nicht abgetrennt. Elektrode *A* neben der oberen Sehne, *B* neben der unteren. Geschwindigkeit der Platte klein; Belastung = 25 g. Entfernung der Rolle = 25 cm. Empfindlichkeit des Galvanometers =  $156 \cdot 10^{-10}$ . Kompensation = 880. Latenzstadium des Elektromyogramms = 0.005'', das des Myogramms = 0.0520''. Maximale Ablenkung der zweiten Phase = 0.0600'', wonach der Faden und der Hebel des Myographions nach 0.1500'' fast gleichzeitig in die Nullstellung zurückkehren. Diese ein wenig zu lange Kontraktionsperiode hängt vielleicht zum Teil von Belastung, zum Teil von Ermüdung ab, da der Muskel schon früher mehrmals gereizt worden ist.

An den beigelegten zwei Kurven: Fig. 60 und 61 (Tafel XXII) sehen wir, daß nicht nur die die Muskeleerregung begleitenden elektrischen Änderungen im Stadium der der mechanischen Kontraktion vorangehenden latenten Reizung auftreten, sondern auch daß die erste Phase in dieser Periode gleichfalls ihr Maximum erreicht. Die zweite Phase, mit einem aufsteigenden Strom, entsteht fast gleichzeitig mit der Entwicklung der mechanischen Zusammenziehung des Muskels und erreicht ihr Maximum mit der maximalen Verkürzung desselben. Dann sinkt mit dem Sinken der mechanischen Kurve gleichzeitig auch der aufsteigende Strom; nachher kehrt der Faden zur Nulllinie zurück, sinkt manchmal sogar auf eine kurze Zeit unter dieselbe.

Dieses Verhältnis ändert sich ein wenig je nach der Reizungs-

stärke, der Belastung und je nachdem wir mit isometrischen oder isotonischen Kontraktionen zu tun haben; im allgemeinen bleibt es jedoch qualitativ stets dasselbe. Solange der Muskel seit dem ersten Reizungsmomente kontrahiert bleibt, müssen wir selbstverständlich alle seine Teile als tätig betrachten. Wir sehen jedoch, wie ich es schon oben erwähnt habe, daß denselben Tätigkeitszustand verschiedene elektrische Änderungen begleiten. In der ersten Periode, während der Muskel noch keine mechanische Änderung aufweist, entsteht der Strom der ersten Phase. Er sinkt, sobald die Muskelkontraktion beginnt (die Muskelteilchen sind also beständig tätig), und ändert in der Periode maximaler Kontraktion nicht nur die Richtung, sondern erreicht auch manchmal eine große Intensität in umgekehrter Richtung. Demnach ist die Behauptung, daß diese Phasen von der Fortpflanzung des Tätigkeitszustandes längs der Muskelfasern abhängen, eine gänzlich unrichtige. Doch wenn die zweite Phase auftritt, wird der ganze Muskel in den Zustand einer Zusammenziehung versetzt, so daß der Tätigkeitszustand den Bereich der zweiten Elektrode schon lange verlassen hat. Übrigens wurde die Kurve Nr. 59, sowie viele andere, bei der Anlegung der Elektroden an die Sehnen erhalten; es befand sich also unter den Elektroden kein tätiges Gewebe überhaupt. Wenn die bisher angeführten Tatsachen und Bemerkungen nicht zu überzeugen vermochten, daß die Theorie der Elektronegativität der tätigen Stellen zu jenen mystischen Konzeptionen zu zählen wäre, die den Fortschritt der positiven Wissenschaft hemmen und mit der Wirklichkeit nichts gemein haben, so müssen, glaube ich, die beigelegten Kurven unbedingt zu dieser Überzeugung führen. Ich lasse hier noch die folgende Zusammenstellung (Tabelle II) folgen, welche einige ähnliche Versuche enthält, und sie diene als Beweis, daß die zwei angeführten Experimente keine Ausnahme bilden.

(Sieh Tab. II, Seite 511).

Die Zeit, in der die erste Ablenkung (die erste Phase) ihr Maximum erreicht, beträgt bei wenig belasteten Muskeln durchschnittlich 0·0045'' seit dem Beginn der Ablenkung. Je mehr ein Muskel belastet wird, um so länger dauert die Anwachsperiode der Ablenkung während der ersten Phase. Wenn wir das Latenzstadium der mechanischen Kontraktion, welches an unseren Kurven 0·01 bis 0·02 beträgt, in Betracht ziehen, sehen wir, daß die erste Phase

TABELLE II.

Die Elektrokardiogramme in Zusammenstellung mit den Myogrammen bei verschiedenen Belastungen. Die Zeit wurde von dem durch das Signal in  $\frac{1}{100000}$  " angezeigten Reizungsmomente berechnet.

Belastung	Elektroden-einstellung	Die Zeit der maximalen Ablenkung der Phase I.	Die Gipfelhöhe der I. Phase in mm.	Die Zeit der maximalen Ablenkung der II. Phase	Die Gipfelhöhe der zweiten Phase	Das Latenzstadium der mechanischen Kontraktion.	Die Zeit des Maximums der mechanischen Kontraktion	Der Ruhestrom	Rollenabstand
F r o s c h I.									
5 gr.	A oben B unten	0·0069	10	0·0851	2	0·0253	0·069	-1164	30
15 "	dtto	0·0088	27	0·0924	5	0·0154	0·0825	-1200	25
25 "	dtto	0·0088	14	0·0868	0	0·0154	0·0858	-1000	25
F r o s c h II.									
5 gr.	A oben B unten	0·0040	17	0·0722	4	—	—	-334	36
5 "	A Mitte B unten	0·0042	19	0·0704	5	—	—	-281	36
50 "	A oben B unten	0·0033	22	0·0800	2	—	—	-307	36
50 "	A Mitte B unten	0·0040	22	—	—	—	—	-306	36
F r o s c h III.									
5 gr.	A oben B unten	0·0042	10	0·0756	2	—	—	-727	25
5 "	A Mitte B unten	0·0044	5	0·0836	1	—	—	-685	25
25 "	A oben B unten	0·0044	15	0·0840	2	—	—	-700	25
50 "	dtto	0·0044	18	0·0777	1	—	—	-625	25
75 "	"	0·0052	10	0·0052 0·0892	$\frac{2}{1}$	—	—	-646	25
100 "	"	0·0060	12	0·0040 0·1000	$\frac{2}{0}$	—	—	-668	25
150 "	"	0·0070	10	0·0070 0·0900	$\frac{2}{0}$	—	—	-665	25
F r o s c h IV.									
0 gr.	A von der oberen Sehne 12 mm B. von der unt. Sehne 7 mm. A v. B=10 »	0·0050	17	—	—	—	—	500	23
10 "	dtto	0·0050	4	—	—	0·0225	0·0575	-523	23
60 "	"	0·0070	9	—	—	0·0216	0·0696	-467	23
110 "	"	0·0075	13	—	—	0·0196	0·0744	-561	23

zu der Zeit zustande kommt, zu welcher noch keine anderen Erscheinungen des Tätigkeitszustandes im Muskel auftreten. Wir ersehen gleichfalls aus der obenstehenden Tabelle II, daß die Stromstärke sich in der Regel mit der Belastung jedenfalls innerhalb gewisser Grenzen ändert; sie ändert sich ebenfalls in Abhängigkeit von der Ermüdung. Es ist zwar auch in dieser Hinsicht eine Muskelindividualität gewisser Art anzuerkennen, die jedem Individuum eigen ist, doch ist das Anwachsen der beiden Phasen, insbesondere der zweiten Phase in den meisten Fällen als Ermüdungseffekt zu betrachten.

Dieser Punkt muß allerdings besonders untersucht werden. Ich erwähne dies nur deshalb, weil man schon in diesen Bemerkungen einen unumstößlichen Beweis dafür erblicken kann, daß die elektrischen Erscheinungen in engem Zusammenhange mit dem Zustande des Muskels stehen.

#### Elektrische Erscheinungen und Assimilation und Dissimilation in den Geweben.

Es fehlt zwar in der Literatur nicht an Bemühungen, die zu erweisen suchen, daß eine Abhängigkeit zwischen elektrischen Erscheinungen und Assimilations- resp. Dissimilationsprozessen besteht. Diese Bemühungen wurden in erster Linie von Hering<sup>1)</sup> und Bernstein schon vor längerer Zeit unternommen; sie liefen jedoch auf allgemeine Behauptungen hinaus, die keinen faktischen Beweis erbrachten, weil sie auf unzureichenden physikalischen Grundlagen beruhten.

Der Grundgedanke der Anschauungen von Evald Hering, der noch im Jahre 1884 ausgesprochen wurde, war, daß die lebendige Substanz kein starres System, sondern sich stetig ändernde Agglomerate der lebendigen Materie bildet. Dieser Hauptgedanke lautet: „Daher stellt diese Substanz nichts Stetiges oder Ruhendes, sondern immer mehr oder minder innerlich Bewegtes dar“. Diese Behauptung ist so allgemein, daß alle Physiologen ihr zustimmen können. Alle werden ohne Zweifel ebenfalls anerkennen, daß in der lebenden Substanz beständig die Assimilations- und Dissimilationsprozesse stattfinden. Doch müssen die weiteren Erörterungen

<sup>1)</sup> „Zur Theorie der Vorgänge in der lebendigen Substanz“. *Lotos*, Jahrbuch für Naturwissenschaft, Bd. IX, Seite 35.

Hering's, wie z. B. seine Behauptung, daß das Gleichgewicht in verschiedenartigen Zuständen der lebenden Substanz mannigfachen Schwankungen unterliegen könnte, noch längere Zeit ein Diskussionsthema bleiben. Denn seine „autonomen und allonomen Zustände des Gleichgewichtes“ gehen bisher noch über den Bereich der experimentellen Feststellung hinaus. Übrigens beruht diese ganze Abhandlung ausschließlich auf theoretischen Erörterungen, und der Verfasser gibt sich keine Mühe, seine theoretischen Folgerungen empirisch zu begründen.

Indem der Verfasser annimmt (S. 53), daß die elektrischen „Aktionsströme“ mit negativer Schwankung von den chemischen Prozessen in Nerven und Muskeln abhängen, erwägt er dabei nicht, auf welche Weise die chemischen Prozesse elektromotorische Erscheinungen hervorrufen können, warum die Wirkung der elektromotorischen Kraft eine solche und keine andere ist, eben diese und keine andere Richtung hat, wieso und warum die „aufsteigende Änderung“ einen anderen elektromotorischen Charakter, als die „absteigende“ besitzt, mit einem Worte, gibt Hering kein Schema an, das uns den Mechanismus der Erscheinung selbst zu verstehen oder uns irgendwie vorzustellen gestattet. Hering erhebt gegen Du Bois-Reymond den richtigen Einwand (Seite 50), daß seine Theorie eine „rein physikalische“ sei und daß die beobachteten elektrischen Änderungen nirgends mit den chemischen Veränderungen zusammenhängen, sondern als eine Folge der Lageänderungen der Molekeln selbst zu betrachten seien; aber auch er selbst betrachtet dieselben Erscheinungen leider rein theoretisch. Übrigens neigt Hering offenbar zur Hermann'schen Theorie, von der er sich nur in einigen Punkten in Betreff des Elektrotonus und der Polarisation unterscheidet. Man muß jedoch zugeben, daß Hering, obwohl er keine klare Vorstellung von dem elektromotorischen Mechanismus hatte, die elektrischen Erscheinungen in Nerven und Muskeln klar charakterisierte, indem er sie als physikalische Phänomene bezeichnete, „welche uns über die qualitative Seite der Vorgänge in der lebendigen Substanz ebensowenig Aufschluß zu geben vermögen, wie die thermischen Erscheinungen“ (Seite 59).

Die Untersuchungen, die ich hier vorführe, zeigen in der Tat, daß die elektrischen Erscheinungen, ähnlich wie die thermischen, nur Begleiterscheinungen der Lebensprozesse sind. Indem wir also in jener Hinsicht mit Hering übereinstimmen, können wir jedoch

uns seiner Ansicht betreffs der Ursachen des Nichtvorhandenseins des Stromes in Nerven und Muskeln im Ruhezustande nicht anschließen. Er meint nämlich, daß die elektromotorische Kraft bei dem gleichen Stoffwechsel sich in allen Teilen im Gleichgewicht hält und nicht zum Vorschein kommt, daß dagegen jede Störung dieses Gleichgewichtes einen Strom hervorruft. Hering ist ferner der Meinung, daß „nicht die veränderte chemische Zusammensetzung diese Alterierung charakterisiert, sondern das veränderte chemische Geschehen, aus welchem sich allerdings veränderte Zusammensetzung ergeben kann“ (Seite 60).

Der Verfasser nimmt, wie ich es schon oben erwähnt habe, die „aufsteigenden und absteigenden Änderungen und den Zustand des Gleichgewichtes“ an. Er setzt voraus, daß die Änderungen in der lebendigen Substanz mit verschiedener Geschwindigkeit und Intensität vor sich gehen können. Jedoch, wenn trotz der Veränderlichkeit der Materie das Gleichgewicht erhalten bleibt, d. h. wenn die auf- und absteigenden Veränderungen mit gleicher Geschwindigkeit vor sich gehen, können wir keine elektrischen Änderungen beobachten. „Jede Verschiedenheit aber in der Geschwindigkeit oder in der Richtung der Änderung bedingt einen ableitbaren Strom“.

Dies ist, nach Hering, das allgemeine Gesetz ebenso für Muskeln und Nerven als auch für die übrigen lebendigen Gewebe. Wie läßt sich nun die Tatsache erklären, daß im lebenden, im Ruhezustande befindlichen, vollständig unversehrten Muskel sich nicht nur Ströme nachweisen lassen, sondern auch eine ganz genau bestimmte Richtung haben? Dasselbe Prinzip wendet Hering auch für den Ruhestrom in verletzten Muskeln an: „Sobald wir dagegen einen Querschnitt am Muskel anbringen, tritt sofort an der Schnittstelle eine raschere absteigende Änderung der Muskelsubstanz ein“. Hier haben wir wiederum mit einer ganz willkürlichen Behauptung zu tun: erstens, es ist von niemand erwiesen worden, daß hier in der Tat eine „absteigende Änderung“ vorkommt; zweitens, angenommen, daß diese „absteigende Änderung“ das Absterben des Muskels sei, wie es aus der Hermann'schen Behauptung folgt, müßte die Stromrichtung eine entgegengesetzte sein. Zu dieser Annahme veranlassen uns Untersuchungen über die Rolle der Membranen in asymmetrischen Verbindungen, die im gegebenen Falle vorkommen würden. Die Hering'sche Theorie erklärt ebenfalls die Aktionsströme nicht, deren Charakter von der Anlegungsart der

Elektroden an Muskel unabhängig ist, wie oben erwiesen wurde. Wir haben oben gesehen, daß die mit Hilfe des Galvanometers von Einthoven ermittelten Kurven ganz ähnlich sind und ihren Charakter nicht ändern, ob wir nun den Strom von zwei Punkten eines Muskels, oder von zwei Sehnen, oder endlich, bei gleicher Elektrodenanlegung, von zwei symmetrischen Muskeln ableiten. Die beobachteten Intensitätsunterschiede des Stromes lassen sich ganz leicht durch die Änderungen in den Ableitungsbedingungen erklären. Wenn diese Ströme unmittelbar von den im Muskel stattfindenden, negativen bzw. positiven Änderungen abhängig wären, müßte die Anlegungsstelle der Elektroden unfehlbar einen Einfluß auf den Kurvencharakter haben. Übrigens sind die Hering'schen Vorstellungen über die Entstehungsbedingungen der Ströme den Hermann'schen nahe verwandt.

An einigen Stellen der obengenannten Abhandlung äußert sich Hering in gleicher Weise wie Hermann: „Der Querschnitt verhält sich negativ zur Längsoberfläche des Muskels“. Diese Behauptung enthält die stillschweigende Voraussetzung, als ob wir in diesen Fällen mit irgend einer Äußerung der statischen Elektrizität zu tun hätten.

Der ganze Sachverhalt wird von Hering sehr bedeutend durch die Aufstellung der Hypothese kompliziert, daß in den lebendigen Geweben verschiedene Grade der Dissimilation und Assimilation vorhanden sind und daß von dieser Graduität die im ruhenden oder im tätigen Zustande beobachteten Spannungsunterschiede der Ströme abhängen. Das in meiner vorigen Abhandlung angeführte Beispiel einer künstlichen Faser, welche bei Ableitung von dem Querschnitt und der Längsfläche einen ganz dem Muskel- bzw. Nervenstromen analogen Strom erzeugt, obwohl wir in diesem Falle weder mit Leben noch mit Absterben, weder mit positiven noch mit negativen Vorgängen im Stoffwechsel, sondern mit einfachen, leicht und genau analysierbaren physikalischen Bedingungen zu tun haben, dieses Beispiel macht, meiner Meinung nach, solche komplizierte und unkontrollierbare Theorien, wie die Hering'sche, ganz überflüssig.

Für Physiologen, glaube ich, soll dasselbe Gesetz maßgebend sein, das man als solches in allen übrigen Wissensgebieten anerkannt hat, nämlich daß die zur Erklärung der Vorgänge aufgestellten Hypothesen vor allem möglichst einfach sein sollen.

Indem ich von der Frage absehe, ob und inwiefern die Hering'sche Theorie den Tatsachen entspricht, muß ich zugeben, daß er der erste war, der den Gedanken ausgesprochen hat, daß die in Nerven und Muskeln beobachteten Ströme vom Stoffwechsel abhängen und daß die eine Richtung mit der Dissimilation, die andere mit der Assimilation zusammenhängt. Die erste Richtung betrachtet Hering, wie es mir scheint, als negativ, die andere als positiv. Doch schafft Hering, wie ich es oben erwähnt habe, kein Bild vom Mechanismus der Stromentstehung und führt weder Tatsachen noch Analogien an, die auf diesen Zusammenhang der Ströme mit Stoffwechsel hinweisen würden.

Ein zweiter Forscher, der die elektrischen Ströme in den Geweben mit dem Stoffwechsel in Zusammenhang bringt, ist Bernstein<sup>1)</sup>. Obschon er die negative Schwankung als einen Ausdruck der in Muskeln und Nerven vorkommenden chemischen Prozesse ansieht, verliert er sich zu sehr in Einzelheiten und Konstruktionen, die weder mit Chemie noch mit Physik etwas zu tun haben. Nach seiner Theorie ist der erste Teil der negativen Schwankung ein Ausdruck „des oxydativen Spaltungsprozesses“, der zweite eine „Assimilierung des disponiblen O und der oxydablen Atomgruppe“ (Seite 368). Die elektrischen Erscheinungen seien eine Funktion der ausgelösten chemischen Energie, wobei der „Restitutionsprozeß“ die zweite Phase bedingt. Auch hier finden wir in der ganzen Darstellung nicht die leiseste Andeutung, was der Verfasser als unmittelbare Quelle der beobachteten elektrischen Erscheinungen betrachtet. Aus dem Grundgedanken dieser Abhandlung wäre nun zu schließen, daß als Quelle der elektrischen Erscheinungen bloß die chemische Energie oder, besser gesagt, chemische Prozesse, die in den Geweben stattfinden, zu gelten haben.

Ziemlich oft begegnen wir dieser allgemeinen Ansicht, daß die chemische Energie resp. die chemischen Prozesse Quelle der elektrischen Energie seien. Leider habe ich noch nirgends eine Erklärung gefunden, wie sich die Autoren diesen ganzen Sachverhalt vorstellen. So viel ich weiß, verliefen alle von Physikern und Chemikern angestellten Experimente, die nachweisen sollten, daß bei chemischen Reaktionen irgend welche Potentialänderungen stattfinden, erfolglos.

<sup>1)</sup> Pflüger's Archiv, 67. Bd., S. 344.

Die in vorigem Jahre von Haber<sup>1)</sup> veröffentlichte Arbeit ist die einzige, die positive Resultate verzeichnen kann. Haber trieb flüssiges Kalium resp. Schmelze vom Natrium und Kalium durch eine Kapillare hindurch und zeigte, daß die in der Nähe des herabfallenden Kaliumtropfens befindliche Elektrode sich positiv auf das Potential von 1 Volt aufladet. Wenn man dagegen das Kalium in einer Wasserstoff- resp. Stickstoffatmosphäre durchpreßt, weist das Elektrometer keine Ablenkung auf. Wir hätten in diesem Falle in der Tat mit einer auf der Elektrode während der Oxydation auftretenden Ladung, allerdings in einer gasförmigen Atmosphäre, zu tun. Haber selbst erklärt, daß das Auftreten dieses Phänomens in einer Lösung unmöglich sei. Wenn während einer chemischen Reaktion elektrische Änderungen auftreten, so wird der entstehende Strom durch Konzentrationsunterschiede der Ionen hervorgerufen; mit anderen Worten: eine chemische Reaktion führt die Bildung einer Flüssigkeitskette herbei. Diese Flüssigkeitskette kann infolge einer gewissen Asymmetrie von zwei entgegengesetzten Seiten, oder infolge der Gegenwart der Membranen und Scheidewände, wie es aus den Versuchen von Tschagovetz, Brünings und Bernstein und den meinigen hervorgeht, einen bedeutenden Einfluß auf die Stromstärke ausüben.

Ich habe in meiner vorigen Arbeit das Zusammenschaltungsschema mehrerer Elemente zu einer Batterie angeführt. Eine ähnliche Kombination ist auch von Tschagovetz angegeben worden; nur Brünings allein leugnet die Existenzmöglichkeit einer solchen Batterie, weil die Flüssigkeitsketten, seiner Meinung nach, keine geschlossenen Elemente ohne Metall bilden könnten.

Da Brünings von dieser Voraussetzung ausgeht und die Beobachtung gemacht hat, daß die gewöhnlichen Flüssigkeitsketten bei asymmetrischen Verbindungen sehr starke Ströme erzeugen können, bezeichnet er diese Verbindungen mit einem besonderen Namen: „diosmotische Ketten“. Da er zur Begründung der Kettenklassifikation von einer falschen Behauptung ausgeht, gelang es ihm ebenso wenig wie seinen Vorgängern, obwohl er auf experimentellem Gebiete zu den nüchternsten Forschern zählt, eine klare Theorie der elektrischen Ströme aufzubauen. Brünings erblickt den Haupt-

<sup>1)</sup> Haber, Elektronenemission bei chemischen Reaktionen. Physik. Zeitschr., 1911, S. 1035.

beweis, daß der Muskelstrom von derselben Art sei, wie seine „diosmotischen Ketten“, darin, daß der Muskelstrom durch ein Muskelresp. Nervengewebe mit Ausschluß von metallischen Leitern gleich seinen „diosmotischen Ketten“ geschlossen werden kann.

Um den Nachweis zu führen, daß diese Behauptung jeder Grundlage entbehrt und daß ein solcher Unterschied zwischen irgend welchen Ketten weder besteht noch bestehen kann, sei es mir gestattet, Herrn Brünings daran zu erinnern, daß Doležalek und Krüger<sup>1)</sup> noch im Jahre 1906 ein spezielles Galvanometer konstruiert haben, das zur Demonstration des stetigen Vorhandenseins eines Stromes im geschlossenen Kreise der Flüssigkeitsketten dienen sollte. Angesichts dessen müssen wir die Brünings'sche Behauptung als unbegründet betrachten. Neben dieser unrichtigen Voraussetzung findet man in der Brünings'schen Arbeit viele richtige Bemerkungen und Beobachtungen, wie z. B. auf Seite 426<sup>2)</sup>, daß infolge der Entstehung einer Diffusion von Säuren eventuell anderen Zerfallsprodukten des Muskels kein Strom zustande kommen kann, solange die Anordnung symmetrisch bleibt.

Jedoch in einer späteren Abhandlung<sup>3)</sup> spricht Brünings (auf S. 426) auf Grund mehrerer Versuche über diosmotische Ketten den Beschaffenheiten der Elektrolyte jede Bedeutung ab und schreibt die elektromotorische Kraft ausschließlich den zwischen elektrolytischen Lösungen sich befindenden porösen Substanzen zu. Diese Behauptung scheint mir vollständig unbegründet zu sein, da in einer oben zitierten, von mir und Borkowski durchgeführten Arbeit, mit vollkommener Genauigkeit erwiesen wurde, daß die in diesen Verbindungen entstehende elektromotorische Kraft als Folge veränderter Verhältnisse in den Ionenwanderungen in verschiedenen Membranen zu betrachten ist.

Obwohl Brünings kein Schema angibt, wie er sich die Anwendung seiner „diosmotischen Kette“ zur Erklärung der Ströme in Geweben vorstellt, lokalisiert er jedoch „die elektromotorische Wirksamkeit in der Struktur der Fibrillen“, was mit meiner Ansicht vollständig übereinstimmt.

<sup>1)</sup> Doležalek und Krüger, Vorlesungsversuch zur Demonstration der Ungültigkeit des Spannungsgesetzes für Elektrolyte. Zeitschrift für Elektrochemie, Bd. XII, Seite 669, 1906.

<sup>2)</sup> Pflüger's Arch., 98.

<sup>3)</sup> Pflüger's Arch., Bd. 117, 1907.

In der vorigen Abhandlung<sup>1)</sup> wiederholt Brünings buchstäblich meine Theorie vom Jahre 1898: „die äußere Oberflächenschicht ist fortwährend elektrisch geladen; gleich stark und entgegengesetzt wie die innere“, erwähnt aber mit keinem Worte, daß irgend jemand diesen Gedanken schon früher ausgesprochen<sup>2)</sup> hat.

Es wäre aus den Abhandlungen der übrigen Forscher noch die Arbeit von Oker-Bloom zu erwähnen; um mich zu rechtfertigen, daß ich von dieser Arbeit weder gesprochen noch zu sprechen die Absicht habe, führe ich die Meinung Brünings an, der die erwähnte Abhandlung in folgender Weise charakterisiert: „unsicher definierte Versuche, unerzwungene Hypothesen sind so miteinander verflochten, daß ich auf das Original verweisen muß“<sup>3)</sup> (Seite 260).

Wenn wir uns vergegenwärtigen, daß die in die Physiologie eingeführten Begriffe der „Elektronegativität“ und „Elektropositivität“ jeder physikalischen Grundlage entbehren und daß sie ein für allemal abgeschafft werden müssen, so müssen wir die in Muskeln resp. in anderen Geweben beobachteten Erscheinungen klar erfassen und mit physikalischen Begriffen in Einklang bringen. Ist der Strom schon einmal da, so muß auch die Quelle der elektromotorischen Kraft irgendwo sowohl im ruhenden als auch im tätigen Muskel vorhanden sein. Der Ruhestrom hängt, wie ich es in der vorigen Abhandlung nachzuweisen suchte, aller Wahrscheinlichkeit nach einerseits von der Muskelkonstitution und von der Faserzusammensetzung aus einer inhomogenen Substanz, andererseits von deren Hüllen ab. Die Faseranordnung stellt in gewissem Sinne eine Reihe von Flüssigkeitsketten in ihrer unsymmetrischen Verbindung dar und bringt die für die Muskeln charakteristische Polarität hervor; die Hüllen dagegen bewirken, daß an jeder Hülle eine Doppelschicht von Ionen entsteht: die positiven auf der Oberfläche, die negativen im Innern. Dagegen ist die Erklärung der Muskelaktionsströme in der Struktur der Fasern, in derjenigen Organisation, welche dieselben in gewissem Sinne zu einer Batterie der Flüssigkeitsketten macht, zu suchen.

Ein mit der Versetzung des Muskels in den tätigen Zustand

<sup>1)</sup> Pflüger's Archiv, Bd. 98, Seite 241.

<sup>2)</sup> Versuch einer Theorie. Anzeiger d. Ak. d. Wissenschaft in Krakau.

<sup>3)</sup> Pflüger's Archiv, Bd. 98, Seite 2.

entstehender Strom kann lediglich vom Auftreten irgend welcher Konzentrationsunterschiede und von der dadurch hervorgerufenen Diffusion herrühren: im Falle der Phase I gehen die positiven Ionen den negativen voran, im Falle der Phase II — umgekehrt.

Ich betrachte die Erregung eines Moleküls der lebendigen Substanz als ein ihre chemische Zersetzung (Dissimilation, Katabolismus) herbeiführendes Moment. Diese chemische Zersetzung ruft die Entstehung neuer Substanzen, die in der Umgebung fehlen, hervor. Diese Substanzen unterliegen selbstverständlich einer Ionisation und diffundieren in die Umgebung. Da die Geschwindigkeiten der Ionen verschieden sind, ferner, da die Wände in Querrichtung verschiedene Durchlässigkeit für die Ionen besitzen, so legen sich diese im Erregungsmomente, sobald die chemische Zersetzung eintritt, sofort zu einer Doppelschicht zusammen; dabei zeigt die Stromrichtung, daß die positiven Ionen den negativen vorangehen. Daher erhalten wir bei Ableitung einen absteigenden (adterminalen Strom).

Mit dem Auftreten derselben Änderung in den folgenden Faserabschnitten, mit fortwährender Vergrößerung des Ableitungsgebietes, wird auch die Stromstärke größer, wie wir es an einer Reihe von Versuchen gesehen haben; doch ist der Strom auch im kleinsten Abschnitte ziemlich stark, d. h. erreicht in einem jeden Elemente eine bestimmte Intensität. Faßt man das Stromauftreten ins Auge, so macht dieser Prozeß, wie ich schon mehrmals erwähnt habe, den Eindruck einer momentanen Explosion, die nach einem latenten Stadium plötzlich erfolgt. Wir sehen nun, daß der Verlauf der ersten Phase den mit Differentialrheotom ermittelten Resultaten gar nicht entspricht. Wir ersehen gleichfalls aus der negativen Schwankung des Fadens im Saitengalvanometer, daß nicht dieser Strom allmählich verschwindet, sondern daß wahrscheinlich ein entgegengesetzter Strom sehr rasch entsteht, der eine entgegengerichtete Fadenablenkung als zweite Phase hervorruft. Ich habe mehrere Beweise oben dafür angeführt, daß diese Phase von der Anlegungsstelle der zweiten Elektrode absolut unabhängig ist.

Dieses Auftreten eines entgegengerichteten Stromes zu einer bestimmten Zeit spricht dafür, daß der Strom der ersten Phase als Folge der Dissimilation, der zweite, entgegengesetzte Strom als Folge eines umgekehrten biochemischen Prozesses — der Assimilation — betrachtet werden kann. Dies stimmt in der Tat da-

mit überein, daß dieser Strom eine Ruhestromrichtung wenigstens in dem vorwiegenden (unteren) Muskelteile hat.

Die erste Tatsache, d. h. die Dissimilation, muß als ein mit Säurenentstehung, demnach mit Wasserstoffion zusammenhängender Vorgang betrachtet werden; das zweite Stadium, worauf die Alkalinität fast aller im Ruhezustande befindlichen Gewebe hinweist, entspricht dagegen den basischen Verbindungen, demnach der Verbindung HO, d. h. den beiden Ionen, die die größte Wanderungsgeschwindigkeit haben.

Um mich zu überzeugen, daß eine plötzliche chemische Änderung: Ansäuerung resp. Alkalisierung, in der Tat schnelle Schwingungen des Zweiphasenstromes ergeben und eine einen Strom einmal in der einen, ein andermal in der anderen Richtung erzeugende Kette herstellen kann, habe ich einen Versuch in folgender Weise angestellt: Drei Paraffinkammern, deren mittlere von der einen seitlichen nur durch ein Stück Filtrierpapier, von der anderen dagegen durch zwei Stücke Filtrierpapier und eine Gelatinschicht abgetrennt war, wurden mit Wasser gefüllt; beide seitlichen Kammern wurden durch unpolarisierbare Elektroden mit dem Galvanometer verbunden. Dann wurden zwei oberhalb der mittleren Kammer befindliche Birkenpilzplatten mittels einer speziellen Einrichtung an zwei oberhalb der Kammern aufgestellten Exzentriken befestigt. Die eine von diesen Platten tränkte ich mit  $\frac{1}{4} n$  Schwefelsäurelösung, die andere mit  $\frac{1}{2} n$  Kalilauge.

Bei schneller Umdrehung des Zylinders mit den Exzentriken tauchte in die mittlere Kammer zuerst die Platte mit der Säure und gleich darauf, nämlich nachdem dieselbe die Kammer verlassen hatte, die Platte mit der Lauge ein, worauf die beiden Platten sich oberhalb der Kammer aufstellten. Beim Photographieren des entstandenen Stromes erhielt ich eine zweiphasige Ablenkung: die erste als Phase I, die zweite als Phase II, da bei dieser Anordnung die Stromrichtung vorauszusehen war. (Siehe Fig. 62, Taf. XXII).

Wir sehen nun, daß die oben ausgesprochene Vermutung ihre Begründung und Bestätigung findet in diesem Experimente, welches uns zeigt, daß die chemischen Veränderungen mittelbar Quelle sogar ziemlich starker Ströme sein können, wenn nur diese Veränderungen in asymmetrischen Verbindungen stattfinden.

Wenn auch der angeführte Versuch verhältnismäßig grob, oder besser gesagt, im Vergleich mit den Muskeln makroskopisch war,

so war die Ablenkung jedoch genug groß und erfolgte in ziemlich kurzer Zeit (in  $0.12''$ ). Ein analoger Vorgang kann selbstverständlich viel schneller vor sich gehen und eine größere Stromstärke darstellen, wenn es in mikroskopischen Räumen und zugleich in einer unendlich großen Anzahl ähnlicher Kammern stattfindet.

Ich habe oben erwähnt, daß Hering, Bernstein und andere Forscher einen Zusammenhang zwischen den elektrischen Erscheinungen und dem Stoffwechsel in der lebendigen Substanz zu entdecken oder besser festzustellen suchten. Wenn diese Bemühungen erfolglos geblieben sind, so war es eine Folge davon, daß die genannten Forscher ihre richtige Annahme auf Tatsachen und Hypothesen zu stützen und zu gründen suchten, die weder in der Chemie, noch in der Physik berechtigt erscheinen. Allerdings muß ich beiden Forschern insofern Recht geben, als ihre Gedankenkonstruktionen zu jenen Zeiten entstanden sind, wo die Grundlagen der Elektrochemie noch zu wenig erforscht waren, um als Basis für die aufgestellten Theorien zu dienen.

Der soeben angeführte Versuch mit Kalilauge und Schwefelsäure stellt eine so große Analogie mit den Aktionsströmen der Muskeln dar, daß es meiner Ansicht nach absolut unmöglich ist zu behaupten, daß elektrische Ströme in lebendigen Geweben irgend eine andere Quelle als die durch den tätigen Zustand hervorgegerufenen Konzentrationsunterschiede haben, ohne den Mechanismus der Stromentstehung in den Geweben näher zu erklären. *Cremér*<sup>1)</sup> teilt auch diese Meinung und sagt, „daß sämtliche tierisch-bioelektrische Erscheinungen als durch Elektrolytketten bedingt betrachtet werden können“.

Die schon gegenwärtig so ausgedehnte Elektrokardiographie hat, abgesehen von ihrer Bedeutung für Pathologie und für Untersuchungen der Herzfunktionen überhaupt, noch von einem Standpunkte aus an Wichtigkeit gewonnen. Sie liefert den Beweis, daß, wo immer eine Muskeltätigkeit in dem Organismus stattfindet, elektrische Ströme entstehen, die sich über den ganzen Organismus ausbreiten. Ungeachtet der klaren Tatsache, daß die Elektroden bei Ableitung vom rechten Arm und vom linken Bein nicht an das Herz angelegt werden, daß ferner weder der Arm

<sup>1)</sup> *Nagel's Handbuch d. Physiol.*, Bd. IV, Hälfte II, S. 878.

noch das Bein mit dem Herzen in unmittelbare Berührung kommen, spukt leider immer noch die Hermann'sche Elektronegativität in fast allen Arbeiten. Dieser Begriff ruft in diesem ganzen Wissensgebiete eine solche Verwirrung hervor, daß man ruhig sagen kann, daß etwas Ähnliches in keinem anderen Wissensbereiche zu finden ist.

Die Untersuchungen <sup>1)</sup> von Dr Eiger haben gezeigt, daß in dem Herzen dieselben Verhältnisse bestehen, wie sonst in den Muskeln. Diese Untersuchungen haben erwiesen, daß die ermittelten, für Herzbewegungen charakteristischen Kurven zum Teil von dem Ausbreiten des Tätigkeitszustandes in der Herzkammer mittels der Tavarafasern (conf. Einthoven), ähnlich wie es bei der mittelbaren Reizung vom Nerven aus geschieht, zum Teil wieder von der entgegengesetzten Phase und schließlich von dem besonderen Zustande des Herzmuskels auf der Höhe der mechanischen Kontraktion abhängen, in welcher das Herz einen absteigenden und nur in pathologischen Ausnahmefällen einen aufsteigenden Strom darstellt (Zacke T).

Der Begriff der Elektronegativität wird also auch hier ganz überflüssig angesichts der Tatsache, daß es vom Herzen aus sich über den ganzen Organismus ausbreitende Ströme gibt, daß ferner die Quelle der elektromotorischen Kraft im Herzen selbst zu suchen ist, daß endlich der durch das Galvanometer angezeigte Strom eine Nebenschließung der im Organismus vorhandenen Ströme ist; derselbe weist zugleich die in jedem Momente bestehenden Potentialunterschiede zwischen zwei Punkten unseres Körpers, z. B. zwischen Arm und Fuß, auf. Dadurch scheint mir die Polemik mit Hermann darüber überflüssig zu werden, daß ganz analoge Ströme auch bei künstlich oder willkürlich hervorgerufenen Muskelkontraktionen entstehen können, daß auch der „Willkürversuch“ von Du Bois-Reymond ein Ausdruck solcher Aktionsströme ist, welche sich summieren, indem sie einen absteigenden Strom an einer gereizten resp. willkürlich erregten Extremität ergeben.

Daß der Strom im Du Bois'schen Willkürversuche nichts mit Drüsenströmen zu tun hat, beweist:

<sup>2)</sup> Die physiologischen Grundlagen der Elektrokardiographie: in den Abhandlungen der Akad. d. Wiss. zu Krakau, Mathem.-naturw. Klass, Band 51, Serie B, 1911).

1) Der Charakter des Stromes selbst, d. i. dessen Rhythmus, den wir an den Kurven sehen [siehe: Piper<sup>1)</sup>, Cybulski<sup>2)</sup>,

2) Die Tatsache, daß in diesem Falle immer ein absteigender Strom entsteht, d. h. daß der tätige Arm, nach der Hermannschen Terminologie elektropositiv wird. Wäre dies eine Folge der Drüsentätigkeit, wie es Hermann seinerseits versicherte, so müßte doch der Strom ein aufsteigender sein.

Es ist mit diesem den „Willkürversuch“ charakterisierenden Strome etwas Merkwürdiges geschehen. Diesen Strom hat, wie oben erwähnt wurde, zuerst Du Bois-Reymond beobachtet. Wie ein solcher Forscher sich betreffs der Stromrichtung irren könnte, ist schwer zu begreifen. Es ist aber vollständig unbegreiflich, wie die späteren Forscher z. B. Rosental und Biedermann nicht nur in den Beschreibungen dieser Versuche, sondern auch in ihren Zeichnungen die Stromrichtung falsch angeben konnten. Hat denn keiner von ihnen diesen Versuch wiederholt?

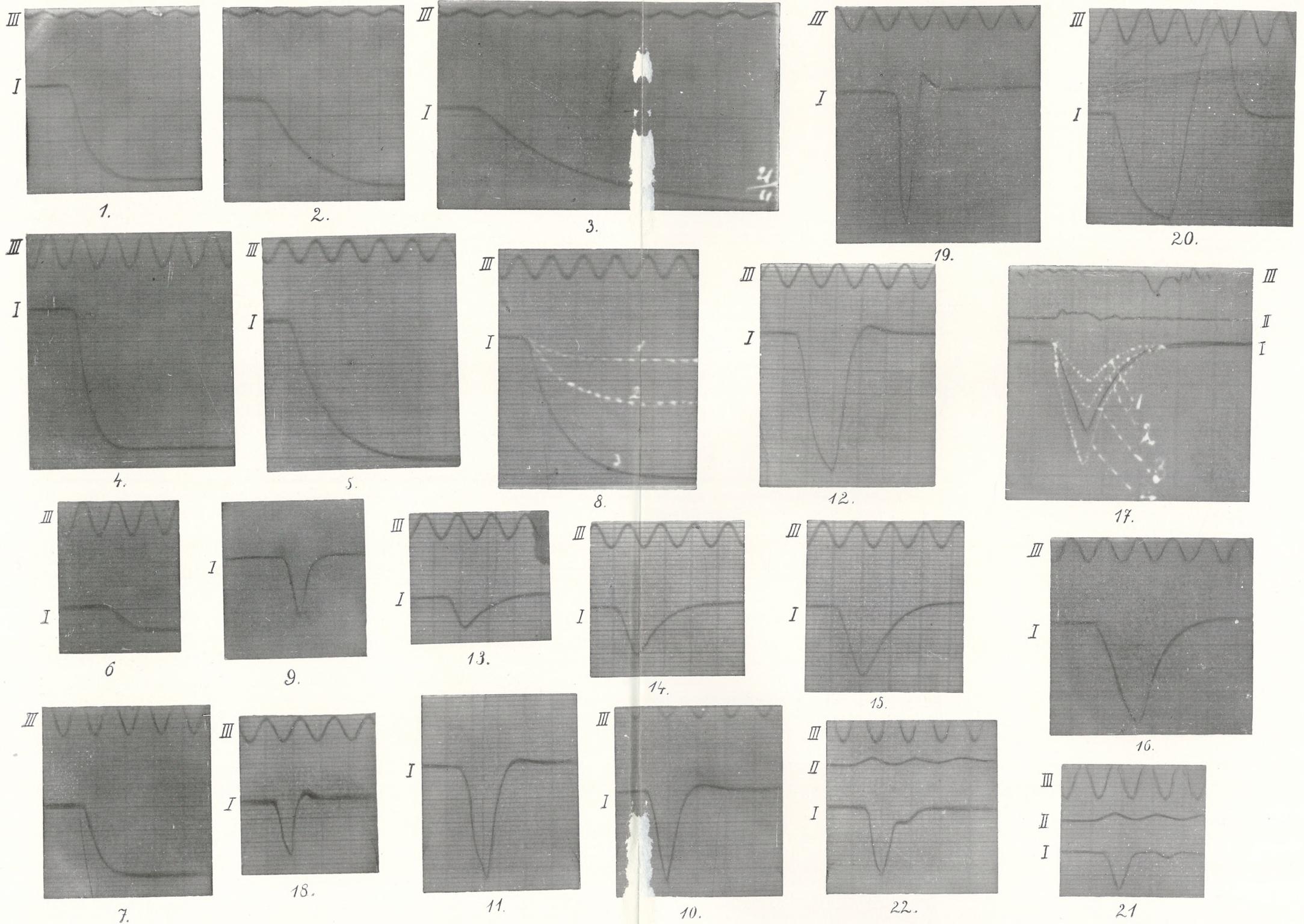
Es läßt sich leicht nachweisen, daß man unter gegebenen Bedingungen hauptsächlich mit Muskelströmen zu tun hat. Zu diesem Zwecke stellen wir den folgenden Versuch an:

Nach Abpräparierung des *N. ischiadicus* bindet man das Froschfüßchen an der Verdickung des Unterschenkels und an der Sehne mit den mit Salz resp. Brunnenwasser getränkten Fäden um, ohne die Haut zu entfernen; die Fäden werden mit den zum Galvanometer ableitenden Elektroden verbunden. Reizt man jetzt den Nerven, so treten sowohl bei Einzelreizung als auch bei Tetanus entweder einzelne Zweiphasenströme oder eine Reihe nacheinanderfolgender Seitenschwingungen auf, die gleichzeitig auf ein Übergewicht des absteigenden Stromes hinweisen. Wird dann die Haut entfernt und in gleicher Weise der Strom vom Unterschenkel abgeleitet, so erhält man bei Reizung ganz gleiche, nur bedeutend stärkere Ströme. Dieselben werden noch stärker, wenn man sie an denselben Stellen vom *M. gastrocnemius* nach Abtrennung vom Unterschenkel ableitet (Siehe Tafel XXII: 65, 66, 67). Es ist klar, daß, wenn der Unterschenkel mit der Haut bedeckt war, die unter der Haut befindliche Lymphe und die Haut selbst als ein Nebenschluß für die Muskelströme dienten: im Ruhezustande für die Ruheströme, in dem tätigen — für die Aktionsströme. Die bei

<sup>1)</sup> Piper: Zeitschrift f. Biologie, 1908, 50, 393—420).

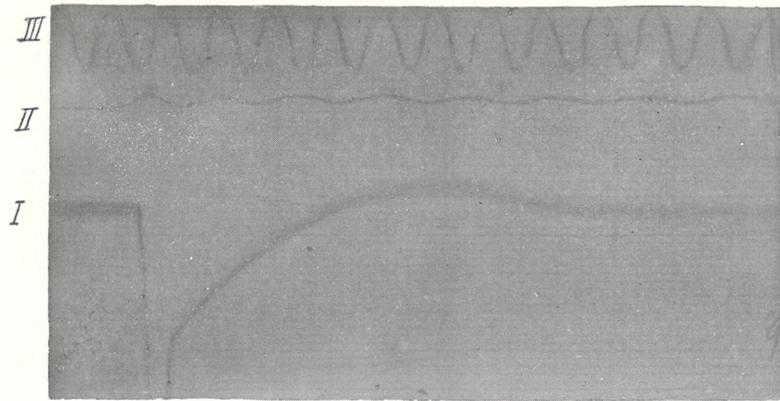
<sup>2)</sup> Wiener Medizinische Wochenschrift, 1910, Nr. 34.



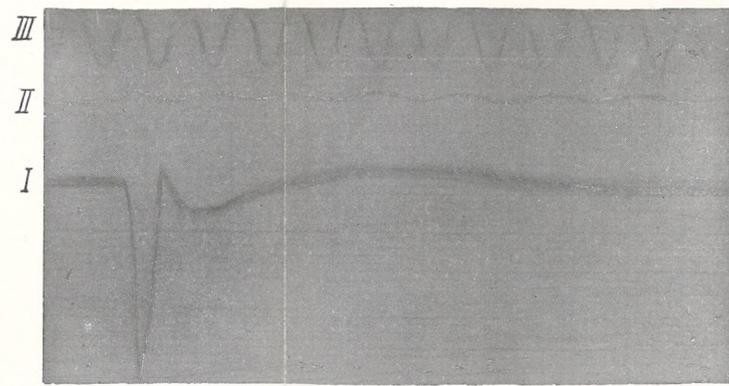








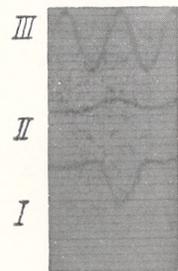
24.



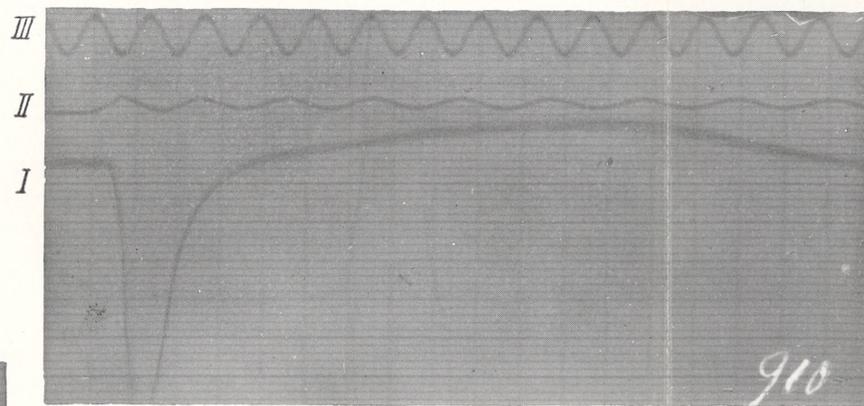
25.



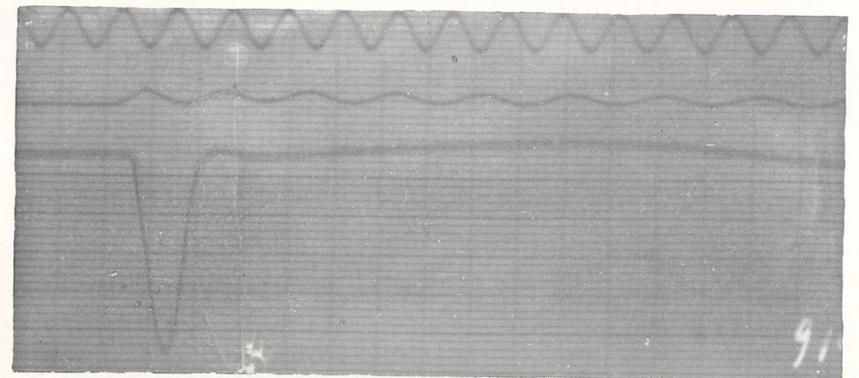
30.



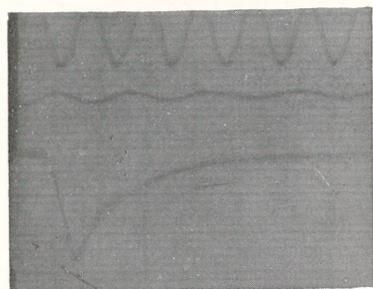
26.



29.



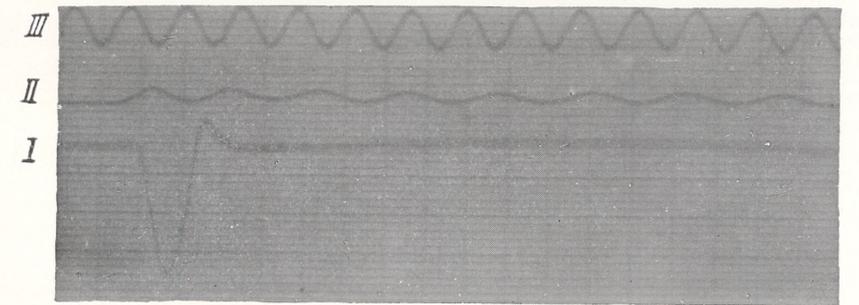
31.



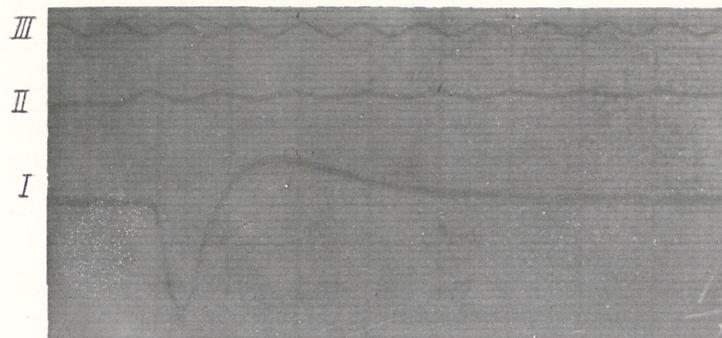
23.



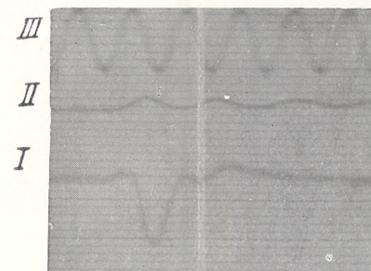
28.



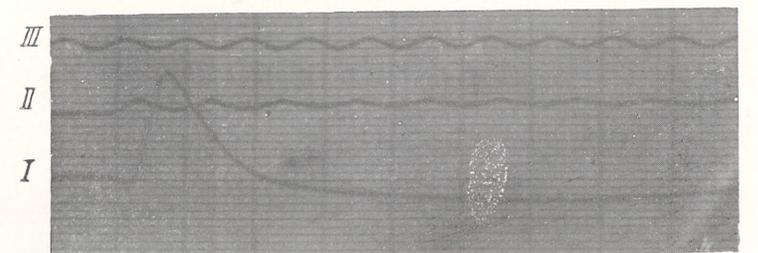
32.



33.



27.



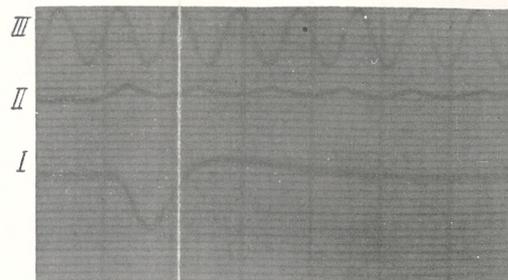
34.







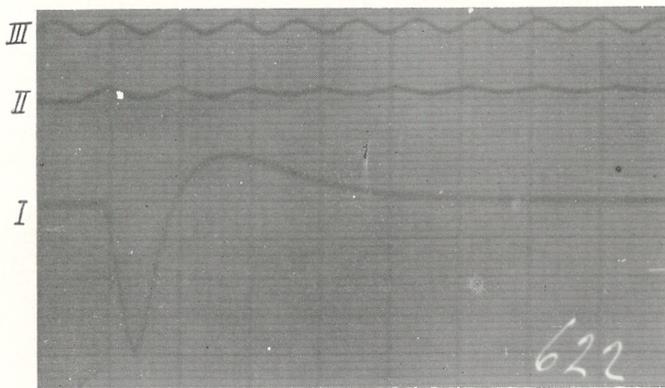
35.



36.

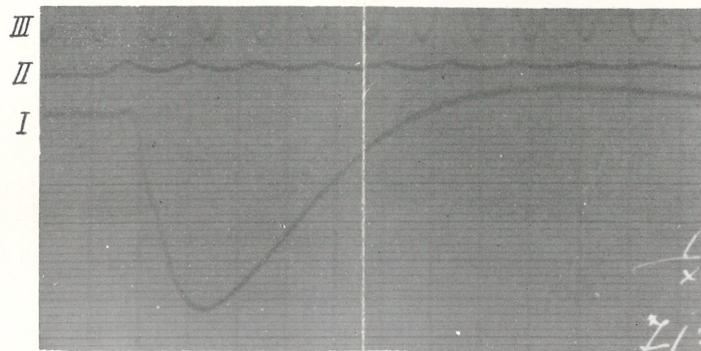


38



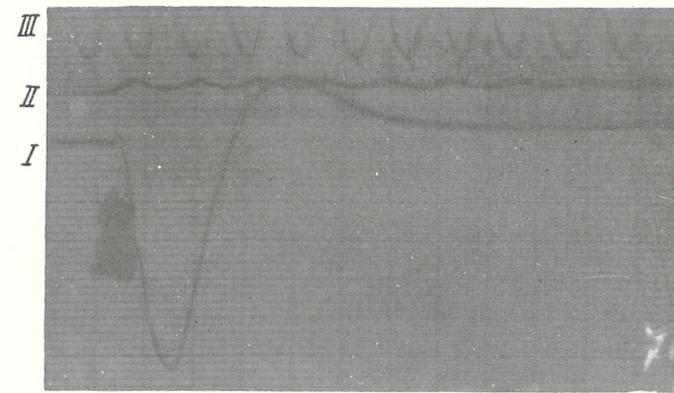
37.

622



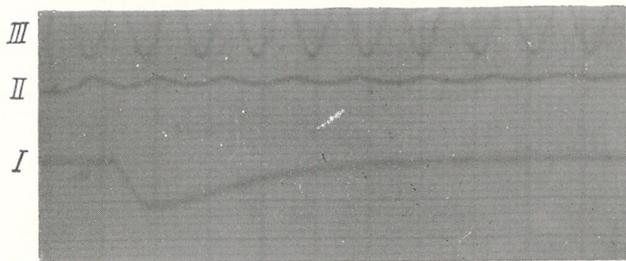
45.

15  
x  
212

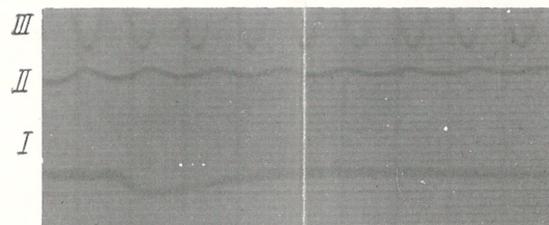


42.

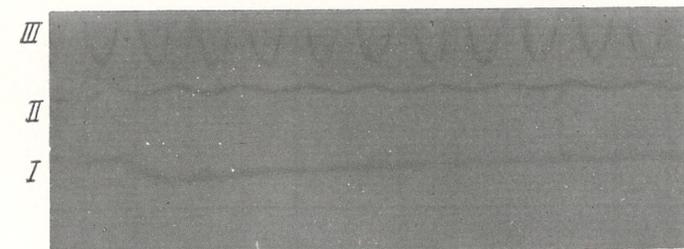
71



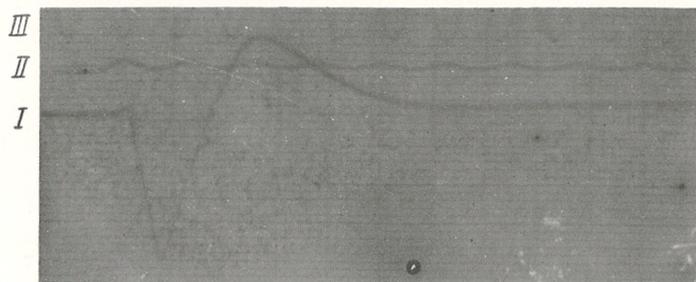
39.



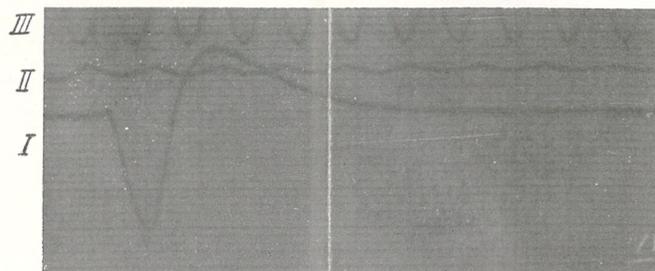
40



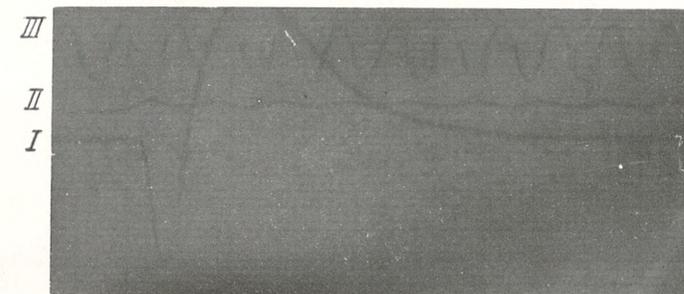
41.



43.



44.



46.



Ableitung von dem Unterschenkel ohne Haut, in *M. gastrocnemius*, *tibialis anticus* und in anderen Muskeln entstehenden Ströme treten nicht so deutlich auf, weil nicht nur die Knochen des Unterschenkels, sondern auch die Muskeln selbst die Rolle der Nebenschlüsse füreinander spielen. In diesem Falle zeigt das Galvanometer nur jene kleine Potentialdifferenz an, die an den Ableitungsstellen erzeugt wird. Wenn man dagegen mit dem Galvanometer den *M. gastrocnemius* allein verbindet, werden die Nebenschlüsse bedeutend verkleinert, wobei man auch die stärksten Ströme erhält. Die elektromotorische Kraft wird manchmal, wie wir es oben gesehen haben, sehr groß und wenn man die unaufhörliche Tätigkeit unserer Muskeln, der Atmungs- resp. Extremitätenmuskeln: an Beinen während einer Bewegung, an Armen während einer Arbeit, in Betracht zieht, so muß selbstverständlich daraus gefolgert werden, daß in uns auch beim Fehlen jeder Sensation ununterbrochen elektrische Ströme von verschiedener, oft sogar großer Intensität in der einen oder in der anderen Richtung zirkulieren. Gewebe und die flüssigen Substanzen, die den Muskel umgeben, spielen dabei die Rolle der Leiter dieser Ströme.

Wenn auch bis jetzt keinesfalls aufgeklärt wurde, ob und welche Rolle der elektrische Strom bei der Osmose und Diffusion spielt, so ist es doch kaum anzunehmen, daß diese Ströme für den Organismus gleichgültig und auf die Diffusion und Osmose, wenn nicht der ganzen chemischen Verbindungen, so doch wenigstens der einzelnen Ionen ohne Einfluß sind. Wenn man sowohl die während der Muskelkontraktionen auftretenden Elektrizitätsmengen als auch den Entstehungscharakter der elektromotorischen Kraft in Gestalt von Explosionen resp. kondensatorähnlichen Entladungen in Betracht zieht, ist es schwer, sich der Überzeugung zu verschließen, daß diese Ströme für verschiedene organische Funktionen von Bedeutung sind und daß sie eine gewisse Rolle nicht nur in der Physiologie, sondern auch, aller Wahrscheinlichkeit nach, in der Pathologie spielen können.

Ich hege die Hoffnung, daß die künftigen Experimente und Untersuchungen auf diesem Gebiete nicht nur bestätigen, daß die elektrischen Erscheinungen eine Folge des Stoffwechsels sind, sondern auch nachweisen werden, daß dieselben auf den Stoffwechsel einen bedeutenden Einfluß ausüben und denselben regulieren.

## Die Tafelerklärung.

Die Figuren 1—64 sind im Text beschrieben u. zw. auf folgenden Seiten:

## Tafel XVIII.

Fig. 1. — S. 484; Fig. 2. — S. 485; Fig. 3. — S. 485; Fig. 4. — S. 485; Fig. 5. — S. 485; Fig. 6. — S. 485; Fig. 7. — S. 485; Fig. 8. — S. 485; Fig. 9. — S. 486; Fig. 10. — S. 486; Fig. 11. — S. 486; Fig. 12. — S. 486; Fig. 13. — S. 486; Fig. 14. — S. 486; Fig. 15. — S. 486; Fig. 16. — S. 486; Fig. 17. — S. 487; Fig. 18. — S. 487; Fig. 19. — S. 487; Fig. 20. — S. 488; Fig. 21. — S. 491; Fig. 22. — S. 491.

## Tafel XIX.

Fig. 23. — S. 491; Fig. 24. — S. 491; Fig. 25. — S. 492; Fig. 26. — S. 492; Fig. 27. — S. 492; Fig. 28. — S. 492; Fig. 29. — S. 493; Fig. 30. — S. 493; Fig. 31. — S. 493; Fig. 32. — S. 493; Fig. 33. — S. 495; Fig. 34. — S. 495.

## Tafel XX.

Fig. 35. — S. 496; Fig. 36. — S. 497; Fig. 37. — S. 497; Fig. 38. — S. 497; Fig. 39. — S. 497; Fig. 40. — S. 498; Fig. 41. — S. 498; Fig. 42. — S. 499; Fig. 43. — S. 499; Fig. 44. — S. 499; Fig. 45. — S. 500; Fig. 46. — S. 501.

## Tafel XXI.

Fig. 47. — S. 501; Fig. 48. — S. 502; Fig. 49. — S. 502; Fig. 50. — S. 502; Fig. 51. — S. 503; Fig. 52. — S. 503; Fig. 53. — S. 504; Fig. 54. — S. 504; Fig. 55. — S. 505; Fig. 56. — S. 507; Fig. 57. — S. 507; Fig. 58. — S. 508.

## Tafel XXII.

Fig. 59. — S. 509; Fig. 60. — S. 509; Fig. 61. — S. 509; Fig. 62. — S. 521; Fig. 63. — S. 505; Fig. 64. — S. 505.

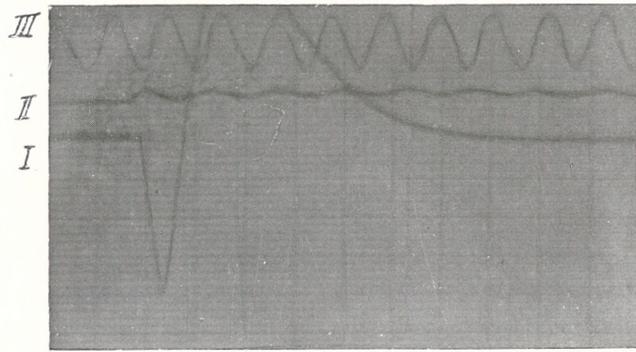
Fig. 65. *M. gastrocnemius*, abpräpariert und zusammen mit dem Nerven herausgeschnitten, wird auf eine Glasscheibe gelegt; Belastung = 15 g; Empfindlichkeit des Galvanometers =  $22.10^{-9}$ . Quarzfaden; sein Widerstand = 8300; Fadenableitung: A an der Muskelverdickung, B im Abstände = 17 mm. Ruhestrom  $E = -566$  kompensiert. Die Nervenreizung mit Öffnungsstrom. Ablenkung der Phase I = 24 mm; die der Phase II = 8 mm.

Fig. 66. Der Tetanus desselben Muskels bei derselben Ableitung, aber bei größerer Entfernung der Induktionsspule. Reizung lediglich mit Öffnungsstrom.

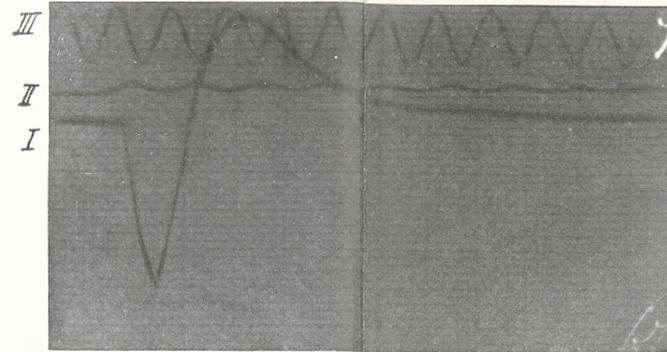
Anmerkung: I stellt die Fadenablenkungen dar, II Signal, III Kamerton, IV Myogramm.

Fig. 67. Die Kurve ist von demselben Muskel bei Reizung mittels einer Induktionsspule ermittelt worden. Der Strom in der Primärspule wird durch den Kronecker'schen Tonunterbrecher zirka 100 per 1" unterbrochen. An dieser Kurve bleibt die Saite trotz den Eigenschwingungen stetig nach der Seite der I. Phase abgelenkt.

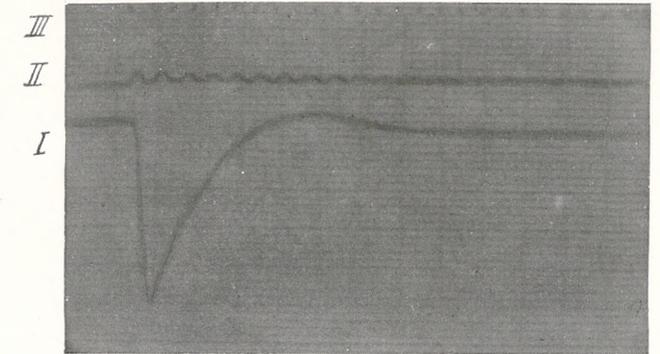




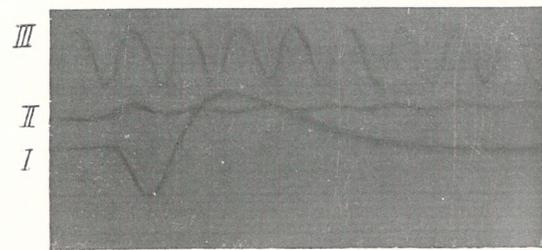
47



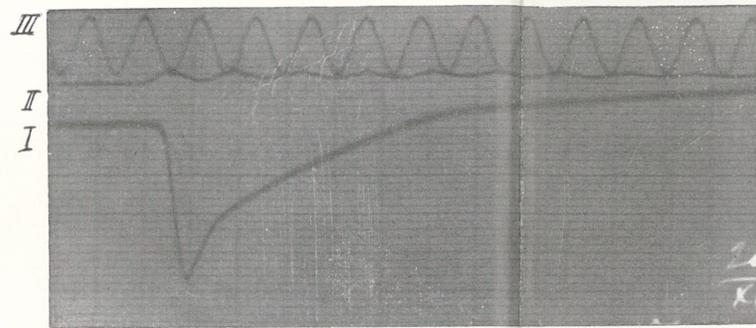
48.



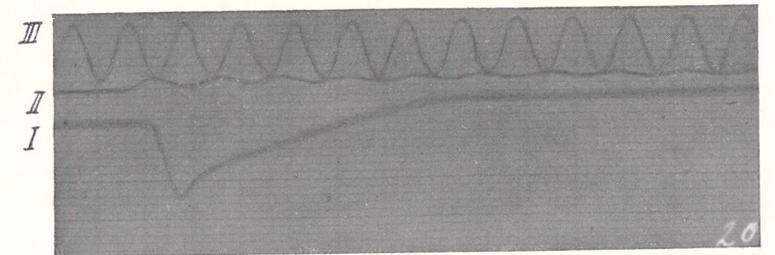
52.



49.



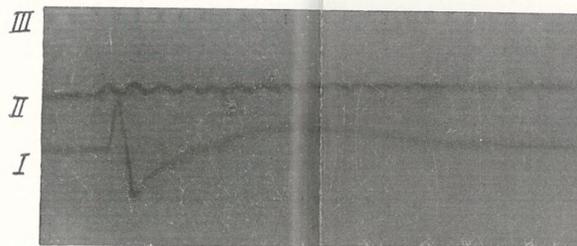
57.



56.



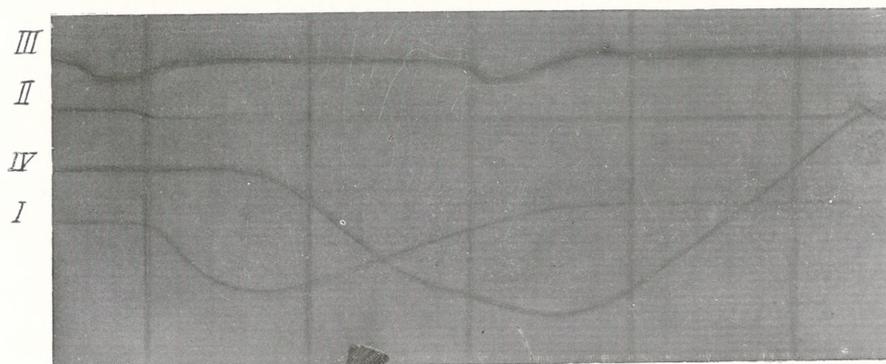
53.



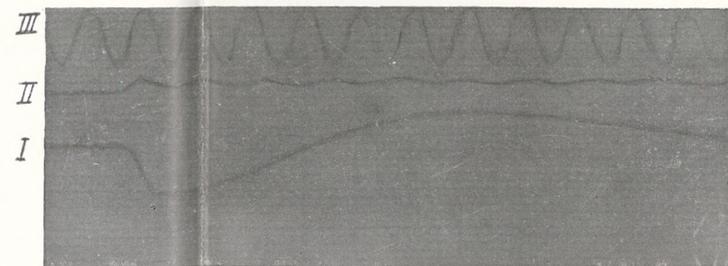
51.



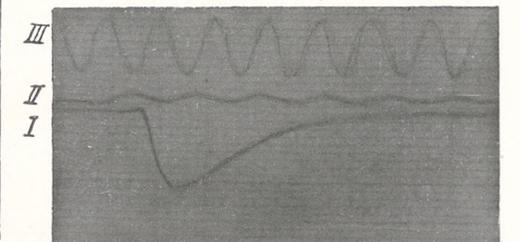
54.



58.



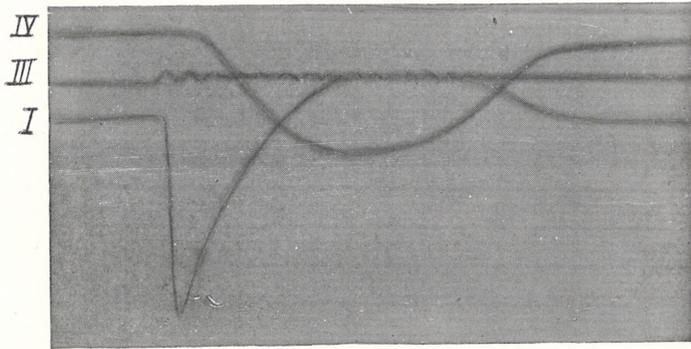
55.



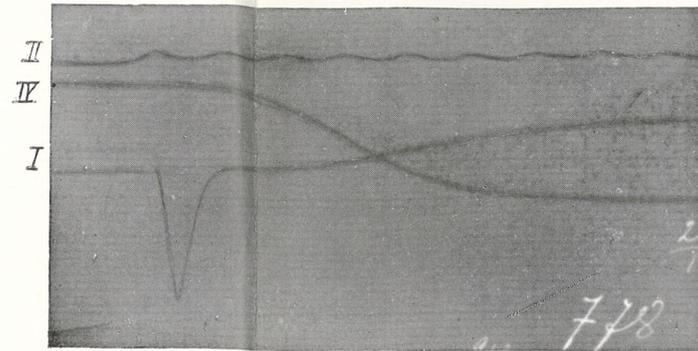
50.



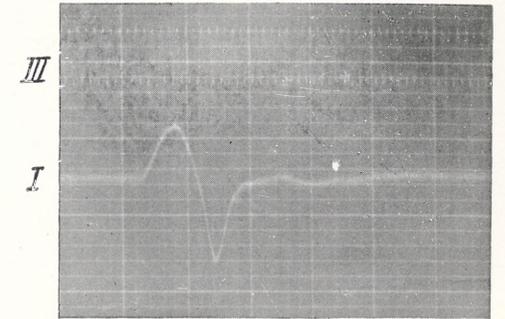




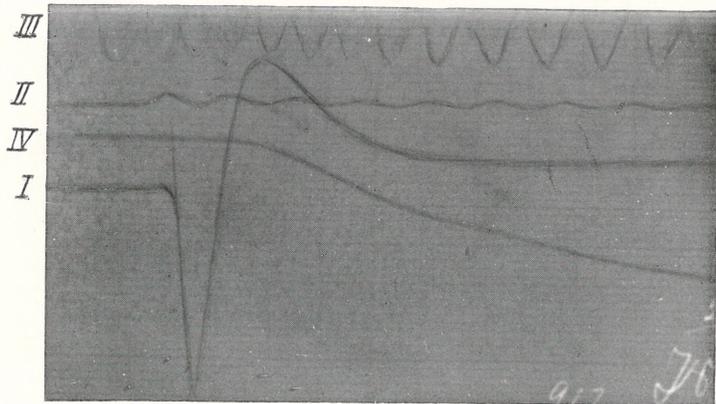
59.



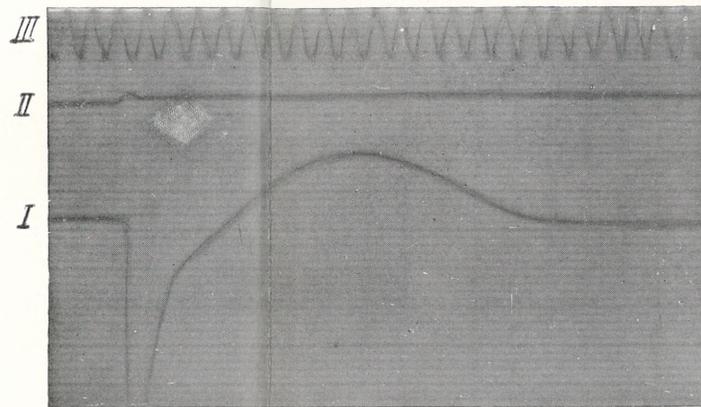
60.



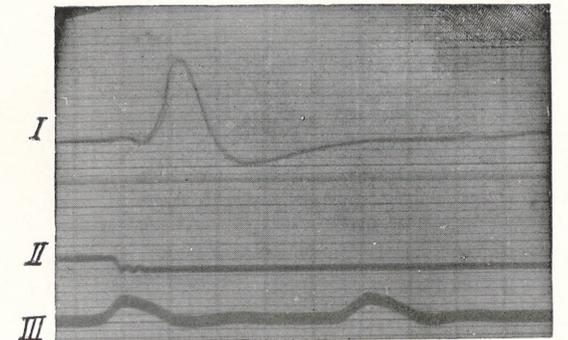
62.



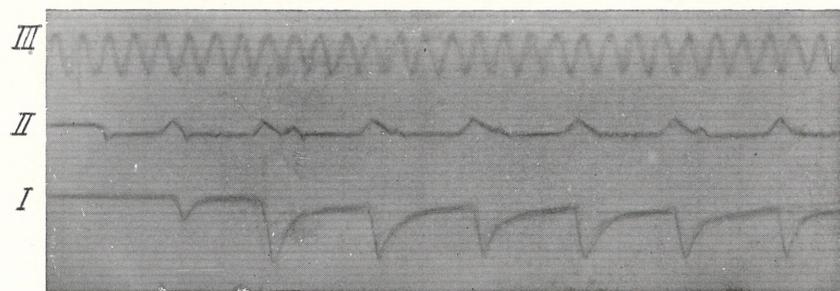
61.



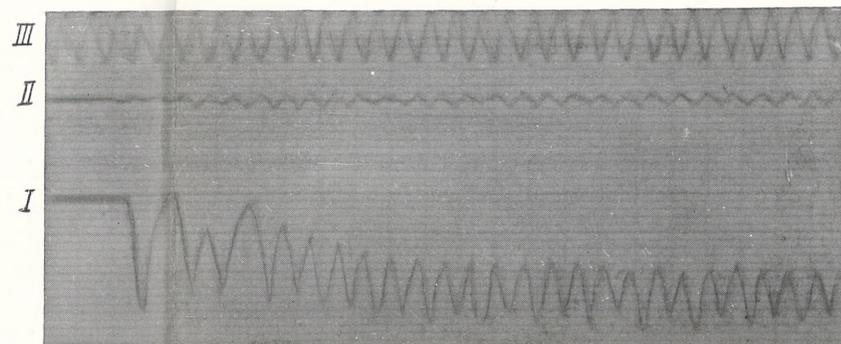
65.



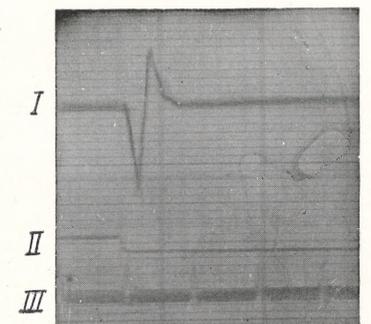
63.



66.



67.



64.



*Procesy cytolityczne w jajach jeżowców. — Über mikroskopische Veränderungen, welche während der in Echinideneiern mittels verschiedener chemischer Reagenzien hervorgerufenen Cytolyse auftreten.*

Mémoire

de M. **M. KONOPACKI**,

présenté par M. M. Siedlecki m. c. dans la séance du 4 Mars 1912.

(Planches XXIII, XXIV.)

O. und R. Hertwig (12) haben im Jahre 1887 gelegentlich ihrer Untersuchungen über den Einfluß verschiedener chemischer Reagenzien auf unbefruchtete Seeigeleier beobachtet, daß die Eier unter der Einwirkung von Chloroform zuweilen eine Membran hervorbringen, welche der nach dem Eindringen des Spermatozoons gebildeten vollständig analog ist. Herbst (10, 11) konnte dieselbe Erscheinung mit Hilfe von Xylol, Toluol und von verschiedenen Silbersalzen feststellen. Kostanecki (16) erhielt durch Zusatz von KCl zu Seewasser eine Membran bei *Maetra*-Eiern. Die eigentliche Bedeutung dieser Membran und eine sichere Methode zu ihrer Hervorrufung hat aber erst Loeb (18) im Jahre 1905 entdeckt. Dieser Forscher hat nämlich die Beobachtung gemacht, daß die Eier, welche 2—3 Minuten in gewissen Lösungen einbasischer Fettsäuren oder ihrer Ester verweilten und sodann in normales Seewasser gebracht wurden, sich mit einer Membran umgaben. Dieselbe Membran erhielt Loeb (19, 21) mit Hilfe zahlreicher anderer cytolytischer Faktoren, wie fettlösender Kohlenwasserstoffe (Amylen, Benzol, Chloroform u. s. w.), gewisser Alkalien, durch den Einfluß erhöhter Temperatur auch durch Behandlung der Eier mit dem Serum artfremden Blutes oder mit Extrakten aus dem Sperma und aus verschiedenen Organen andersartiger Tierspezies. Godlewski (6, 34) erhielt auch die Membranbildung in Echinideneiern durch die Wirkung des Spermas von *Chaetopterus*.

Im weiteren Verlauf seiner Untersuchungen beobachtete noch Loeb, daß es mit Hilfe einiger von diesen Reagenzien bei gewissen Tierspezies, wie z. B. bei Seesternen oder einigen Vertretern der Anneliden, wie *Polynoë* und *Thalassema*, gelingt, durch Hervorrufung der Membran die unbefruchteten Eier bis zum larvalen Stadium zu bringen; bei anderen Tieren, wie z. B. bei den Seeigeln, ist dagegen die Membranbildung nicht von so weittragender Bedeutung, und nur bei sehr niedrigen Temperaturen (2—5°) sind die Eier der letzteren imstande, sich zwar langsam, aber in ganz normaler Weise zu schwimmenden Larven zu entwickeln. Ist dagegen durch eines der obengenannten Mittel die Membran auf Echinideneiern bei mittlerer Temperatur hervorgerufen worden, so unterliegen die betreffenden Eier stets früher oder später der Cytolyse.

Loeb ist der Ansicht, daß zwischen der Cytolyse des Eies und der Membranbildung ein inniger Zusammenhang bestehe, indem der letztere Prozeß nichts Anderes als die Cytolyse der Rindenschicht des Plasmas darstelle; sofern nur das Ei nicht der Einwirkung einer hypertonen Flüssigkeit ausgesetzt ist, greift dieser Prozeß weiter um sich und umfaßt das ganze Ei.

Außer dem an membranhaltigen Eiern beobachteten Prozeß der Cytolyse wurde von Loeb (31, 32), Retzius (24) und anderen Autoren festgestellt, daß reife Eier, welche innerhalb mehrerer Stunden nicht zur Befruchtung gelangen, gleichfalls der Cytolyse anheimfallen; dann lassen allerdings einige von ihnen eine Membranbildung erkennen, jedoch bei weitem nicht alle.

Das Wesen des cytolytischen Prozesses sowohl bei bereits membranhaltigen, wie auch bei membranlosen Eiern ist bis jetzt ein ungelöstes Problem.

Die physiologisch-chemische Seite des Vorganges der Cytolyse, die in den Eiern als Folgeerscheinung der Membranbildung unter dem Einfluß verschiedener Reagenzien auftritt, wurde sehr eingehend von Knäffl-Lenz (14) beschrieben. In Übereinstimmung mit Loeb hat er dargetan, daß nicht alle der oben angeführten Mittel gleich schnell diesen Prozeß hervorrufen. Während nämlich nach der Einwirkung von einigen derselben, wie z. B. von Benzol, Saponin und von anderen, ein minimaler, kaum einen Bruchteil einer Sekunde währender Zeitraum besteht, während dessen man durch Einwirkenlassen hypertonen Flüssigkeit das betreffende

Ei zur Not noch retten kann, ist dieses Zeitintervall nach der Einwirkung der übrigen Mittel, beispielsweise der Säuren, ein ziemlich beträchtliches.

Knaffl-Lenz und Loeb haben bei der Untersuchung von cytolysierenden Eiern in toto beobachtet, daß für gewöhnlich einige Zeit nach der Membranbildung bald an einer einzigen Stelle, bald an der ganzen Eioberfläche eine hellere Substanz von körniger Struktur ausgeschieden wird. Das Eiplasma selbst wird dagegen allmählich immer heller, so daß es schließlich das Schattenbild des Eies darstellt.

Unter dem Einfluß anderer Reagenzien wiederum beobachteten dieselben Autoren eine tröpfchenförmige Ausscheidung irgend einer glänzenden Substanz, welche der eben erwähnten Aufhellung des Eiplasmas vorausging. Dieser Prozeß endigte schließlich mit dem gänzlichen Zerfall des Gesamtplasmas in eine Unmenge von Kügelchen, resp. Tröpfchen.

Unter dem Einfluß von destilliertem Wasser nimmt das Ei langsam, aber beständig an Volumen zu, wobei das Plasma eine grobkörnige Struktur annimmt. Nach einigen Minuten bildet sich die Membran, worauf das Ei sich sehr schnell aufhellt.

Cytologische, d. h. an Schnitten cytolysierender Echinideneier ausgeführte Untersuchungen kennen wir bisher nur wenige. Hindle (13) beobachtete als erster diesen Prozeß an Schnitten von Eiern, welche der Einwirkung von Buttersäure ausgesetzt waren; eigentlich hat er aber nur die Bildung von Extraovaten d. i. eine einzige Form dieses Prozesses und dabei nur die Anfangsstadien desselben beschrieben. Im übrigen beobachtete dieser Forscher weder die weiteren Änderungsstadien noch befaßte er sich überhaupt näher mit dieser Frage.

Retzius (24) beschrieb bei der Untersuchung der Struktur von Eiern verschiedener Echinodermenarten auch den cytolytischen Prozeß bei Eiern von *Parechinus miliaris*, welche nicht zur Befruchtung gelangt waren und längere Zeit im Meerwasser gehalten wurden. Dieser Prozeß gibt verschiedene morphologische Bilder im Ei und führt zur Bildung von Extraovaten und schließlich zum Zerfall des Eies in eine große Menge von Kugeln von verschiedener Größe. Doch auch dieser Autor untersuchte nur eine einzige Form der Cytolyse.

Ähnliche Bilder erhielt auch Godlewski (34) in Echinideneiern unter dem Einfluß der heterogenen Befruchtung.

Schon den Beschreibungen des cytolytischen Vorganges nach, wie sie von Loeb, Knaffl-Lenz, Hindle, Retzius und Godlewski gegeben werden, zu urteilen, konnte man annehmen, daß dieser Prozeß nicht immer auf eine und dieselbe Weise verläuft und daß man sowohl je nach dem angewandten Reagens als auch je nach dem schnelleren oder langsameren Tempo seines Verlaufes ganz unterschiedliche morphologische Bilder erhalten kann, die erst alle, im Zusammenhang betrachtet, uns über das Wesen dieses Prozesses aufzuklären imstande sind.

Zu diesem Zwecke habe ich während meines Aufenthaltes in Triest im J. 1909 mehrere diesbezügliche Versuche an Eiern der Echiniden *Strongylocentrotus lividus* und *Echinus microtuberculatus* ausgeführt, deren Ergebnisse ich in der vorliegenden Arbeit mitteilen will.

Die Anregung zur Wahl dieses Themas, sowie eine ganze Reihe wertvoller Ratschläge bei der Bearbeitung desselben verdanke ich Herrn Prof. Godlewski jun. (Krakau).

### Methode und Versuchsanordnung.

Als membranbildende Reagenzien benutzte ich bei meinen Experimenten Benzol, Chloroform, Essig-, Butter-, und Propionsäure.

Mit Benzol und Chloroform führte ich zweierlei Arten von Versuchen aus. Die eine beruhte darauf, daß ich — ähnlich wie es Loeb (19) getan hatte — eine Portion von Echinuseiern in eine Mischung von 50 ccm Wasser und 2 Tropfen Chloroform resp. Benzol brachte; die Mischung war natürlich vor der Einbringung der Eier tüchtig durchgeschüttelt. Nach der Membranbildung wurden die Eier in reines Meerwasser übergeführt und von hier aus nach je einigen Minuten fixiert. Eine oder zwei Portionen dieser Eier fixierte ich bereits vor ihrer Überführung in Meerwasser. In diesem Experiment verlief die Cytolyse in allen Eiern gleichzeitig.

Die zweite Art der Experimente war in der Weise angeordnet, daß ich mich stärkeren Mischungen bediente, und zwar setzte ich auf 50 ccm Meerwasser bis zu 10 Tropfen Benzol resp. Chloroform

zu, worauf ich die Mischung gehörig durchschüttelte. Sobald sich die Flüssigkeit beruhigt hatte und die Chloroform- resp. Benzoltropfen am Boden lagen, brachte ich in das Gemisch eine Portion Eier, welche gleichfalls zu Boden sanken und sich nun hier in verschiedenen Konzentrationen von Benzol resp. Chloroform befanden, indem die einen dicht neben den Tropfen dieser Substanzen, andere wiederum in einiger Entfernung von denselben zu liegen kamen. Bei der Betrachtung des ganzen Gefäßes unter dem Mikroskop konnte man die verschiedenen Phasen des cytolytischen Prozesses beobachten. Schneller verlief er nämlich in denjenigen Eiern, welche sich in unmittelbarer Umgebung der Chloroform- resp. Benzoltropfen befanden, langsamer dagegen an den weiter davon entfernten Stellen.

Auch bei diesen Versuchen fixierte ich die Eier ebenfalls in verschiedenen Zeitintervallen, so daß wir an den mikroskopischen Präparaten die verschiedenen Phasen der Cytolyse nebeneinander sehen können.

Die Versuche mit Fettsäuren führte ich nach der von Loeb (18) angegebenen Methode durch, indem ich 50 ccm Seewasser mit 3—4 ccm  $\frac{n}{10}$  Essig-, Butter- oder Propionsäure versetzte und die Eier in dieser Flüssigkeit 3—5 Minuten liegen ließ, worauf die Eier, in normales Seewasser zurückgebracht, die Membran hervorbrachten; das Meerwasser wurde zwei- bis dreimal durch frisches ersetzt.

Die Hervorrufung der Membran auf Eiern von *Strongylocentrotus* oder *Echinus* gelang mir nach dieser Methode in Triest nur äußerst schwer. Trotz wiederholter Proben nach dieser Richtung hin konnte ich nur einen unbedeutenden Teil der Eier zur Membranbildung veranlassen. Erst nach mehreren Versuchen gelang es mir, eine oder zwei Portionen zu erhalten, in denen der Prozentsatz membranhaltiger Eier bis zu 80—95% betrug. Wenn man aber die membranlosen Eier näher betrachtete, so konnte man feststellen, daß auch in ihnen ähnlich wie in den membranhaltigen die Cytolyse stattfand, die sich hinsichtlich der morphologischen Bilder in nichts von derjenigen der membranhaltigen unterschied. Sowohl die einen, wie auch die anderen Eier fixierte ich in bestimmten Zeitintervallen und beobachtete die in ihnen auftretenden Änderungen bis zu ihrem völligen Zerfall, was gewöhnlich zirka 30 Stunden nach der Einwirkung der Säuren stattfand.

Zur Kontrolle wurde bei jedem Versuch eine Portion von Eiern besamt und ihre Entwicklung in normalen Verhältnissen sich selbst überlassen.

Zur Fixierung bediente ich mich meistens der Boveri'schen und nur zum Teil der Perenyi'schen und der Flemming'schen Fixierflüssigkeit. Die Färbung geschah mit Hämatoxylin Heidenhain's und mit Eosin; außerdem benutzte ich noch teilweise Pikrokarmine, Methylenblau und Eosin, Wasserblau und Eosin sowie Safranin.

Die Eier wurden doppelt eingebettet, d. h. in Celloidin und Paraffin und in 4—5  $\mu$  dicke Schnitte mit Mikrotom geschnitten.

### I. Die Wirkung von Benzol und Chloroform.

#### 1. Cytolytische Änderungen in reifen Eiern.

Da die durch Einwirkung von Benzol und Chloroform erzielten Resultate sowohl für Eier *in vivo* als auch bei Schnitten sehr ähnlich ausgefallen sind, so will ich sie gleichzeitig beschreiben und auf die gelegentlich auftretenden geringen Unterschiede nur hinweisen.

Meine Beobachtungen an reifen Eiern *in toto* stimmen mit den von Loeb (19, 21) und Knaffl-Lenz (14) angegebenen völlig überein. In dem Zeitraum von ungefähr zwei Minuten bildet sich auf den Eiern die Membran, jedoch nicht auf allen zu gleicher Zeit. Besonders deutlich trat diese Ungleichzeitigkeit zu Tage in denjenigen Gefäßen, in welchen das Wasser mit einem größeren Quantum Benzol resp. Chloroform versetzt wurde; diejenigen Eier nämlich, welche dicht neben den Benzol- resp. Chloroformtröpfchen lagen, bildeten ihre Membran früher, bei denjenigen dagegen, welche etwas weiter davon entfernt waren, erlitt dieser Prozeß augenscheinlich eine Verzögerung.

Fast gleichzeitig oder spätestens eine oder zwei Minuten nach der Membranbildung konnte man an den membranbildenden Eiern beobachten, wie aus dem Plasma helle Tröpfchen bald einzeln, bald ineinander zu größeren Tropfen überlaufend ausgeschieden wurden. Diese Tropfen sammelten sich unter der Membran, zwischen dieser und dem Plasma. Mitunter war diese ausgeschiedene Substanz in so großer Menge vorhanden, daß sie das ganze Plasma ringsherum wie mit einer zweiten Membran umgab.

Sie war vollständig hell, glänzend und unterschied sich nur wenig von der Membran selbst.

Nach ihrer Ausscheidung hatte es den Anschein, als ob das Plasma sein Volumen verringert hätte und sich aufhellte; nach einiger Zeit nahm es eine körnige Beschaffenheit von feiner oder grober Struktur an und zerfiel schließlich in eine große Menge von Kügelchen, die nur in ziemlich loser Verbindung miteinander standen, da man beim Schwenken des Gefäßes beobachten konnte, daß auch die Kügelchen in relative Bewegung zueinander gerieten.

Etwas andere Bilder boten diejenigen Eier, bei denen die Membranbildung etwas längere Zeit in Anspruch genommen hatte. Im Plasma derselben konnte man nämlich eine Umlagerung zu grobkörniger Struktur beobachten, wodurch das Plasma ein dunkleres und trübes Aussehen erhielt. Diese körnige Masse schien sich in wellenförmiger Bewegung zu befinden, ja sie nahm sogar mitunter ein unregelmäßig-strahliges Aussehen an. In einem gewissen Momente begann sich plötzlich das ganze Ei aufzuhellen, und bald darauf konnte man den Zerfall des Plasmas in eine große Menge von Kugeln beobachten, eine Erscheinung, welche ganz analog derjenigen nach der Membranbildung ist.

Was die Struktur des Plasmas der Echinideneier anbelangt, so sind die Ansichten darüber bisher geteilt. Bütschli (43), Wilson (29, 30) und Schaxel (26, 27) nehmen eine wabige Struktur an, während Flemming (5) und in letzter Zeit auch Retzius (24) als Anhänger der fädigen und retikulären Struktur auftreten. Indessen haben die in letzter Zeit an den Eiern von *Holothuria*, *Asterias* und *Ciona* durchgeführten Untersuchungen von Schaxel (27) dargetan, daß die cytologische Struktur vorwiegend von den Fixierungsreagenzien abhängig ist, so daß er bei Anwendung verschiedener Fixierungsmittel auch sehr verschiedene Strukturen von *Holothuria*-Eiern erhalten hat. „Die wabige Struktur habe ich als „gute Fixierung“ angesehen“ sagt Schaxel. Und Wilson (29, S. 28) schreibt gelegentlich der Schilderung der wabigen Struktur bei *Toxopneustes*: „This structure is here, however, entirely of secondary origin; for its genesis can be traced step by step during the growth of the ovarian eggs through the deposit of minute drops in a homogeneous basis, which ultimately gives rise to the interalveolar walls.“

Schaxel (26) behauptet auf Grund seiner Untersuchungen über die Entwicklung von *Strongylocentrotus*-Eiern, daß im Laufe der Entwicklung, und zwar im Emissionsstadium, die Chromatinkörnchen aus dem Kern in das Plasma wandern und sich hier in das Gefüge des Grundplasmas einordnen. Sie kondensieren sich namentlich in den Knotenpunkten zwischen den Waben zu größeren Chromatinkomplexen, so daß die Eier nur an sehr dünnen Schnitten und bei sehr starken Vergrößerungen ihre Grundstruktur erkennen lassen. Diese Körnchen nennt Schaxel „extranukleäres Chromatin“. Er hält es für eine Substanz, welche bloß zeitweise in bestimmten Entwicklungsstadien auftritt, und schreibt ihm im Vergleiche zum Kernchromatin eine perzeptiv-effektive, dem letzteren hingegen eine konservativ-regulative Bedeutung zu. Auch unterscheidet er es von den Chondriosomen, als von konstanten Plasmaelementen. In reifenden und reifen Echinodermen-Eiern findet sich sehr viel „extranukleäres Chromatin“ vor. Retzius (24) hat bei der Untersuchung der Struktur der Eier von *Parechinus miliaris* in dem retikulären Gefüge innerhalb des Paramitoms Körnchen von Deutoplasma, die sich mittels Eosin färben lassen, nachgewiesen<sup>1)</sup>.

Die Ergebnisse meiner eignen Beobachtungen an Eiern von *Strongylocentrotus* und *Echinus* zwingen mich zu der Annahme der wabigen Struktur des Eiplasmas als Grundstruktur. In den Wänden der Waben befindet sich dagegen eine große Menge winziger Körnchen, die sich mit Hämatoxylin und anderen Kernfarbstoffen tingieren lassen, während die die Wabenwände bildende Grundsubstanz sich mit Eosin färbt. Sowohl die Anordnung dieser Körnchen als auch ihre Empfänglichkeit für die betreffenden Farbstoffe sind ganz identisch mit den analogen Eigenschaften der von Schaxel als „extranukleäres Chromatin“ bezeichneten Substanz. Da ich die Entwicklung und den Ursprung dieser körnigen Massen nicht näher untersucht, sondern sie erst in reifenden oder reifen Eiern einer näheren Betrachtung unterzogen habe, so kann ich über diese Fragen nichts Bestimmtes aussagen. Ich will sie bis auf weiteres als „extranukleäres Chromatin“ bezeichnen, ohne damit über ihren

<sup>1)</sup> Godlewski (34) gibt an, daß er während der Cytolyse der Echinodermeneier eine Bildung von feiner, sich mit Hämatoxylin intensiv färbenden Körnchenanhäufungen bemerkt habe. Nach seiner Anschauung sollen sie ein präformiertes, nukleogenes Material darstellen.

Ursprung wie auch über ihr Verhältnis zu anderen Bestandteilen des Plasmas präjudizieren zu wollen.

An Schnitten von Eiern, die in verschiedenen Zeiträumen nach der Einwirkung von Chloroform oder Benzol fixiert waren, konnte man ziemlich genau den Verlauf des cytolytischen Prozesses verfolgen. Bei näherer Betrachtung der Schnitte von Eiern, besonders der zweiten Gruppe, d. h. derjenigen, in welcher der cytolytische Prozeß nicht gleichzeitig verlief, konnte man verschiedene Stadien von cytolytischen Änderungen feststellen, wobei sich auch die Bestätigung meiner schon früher erwähnten Beobachtung ergab, daß nämlich den cytolytischen Änderungen im Plasma durchaus nicht immer die Membranbildung vorausging, sondern daß im Gegenteil bei manchen Eiern die Cytolyse bereits vor der Membranbildung mehr oder minder stark zutage trat.

Überdies muß noch bemerkt werden, daß die Änderungen im Plasma und im Kern nicht in allen Zellen in ein und derselben Weise verlaufen und in morphologischer Hinsicht verschiedene Bilder der Cytolyse bieten.

Es ist mir leider nicht möglich gewesen festzustellen, auf welche Ursachen es zurückzuführen sei, daß die Cytolyse der Eier bald auf die eine, bald auf die andere Weise verläuft. Indessen scheint es mir, daß die Bildung der Befruchtungsmembran oder die Hemmung dieses Prozesses, ebenso wie die Konzentration der einwirkenden Flüssigkeit hierbei eine ziemlich wichtige Rolle spielen, obgleich es andererseits nicht ausgeschlossen ist, daß gewisse innere Verhältnisse, die mit irgend einem spezifischen Zustand des Plasmas in Zusammenhang stehen, hierbei von Belang sein könnten.

Die Gruppe A) umfaßt diejenigen Bilder der cytolytischen Änderungen, welche in membranbildenden Eiern auftreten. Hierher kann man also fast die ganze erste Versuchsgruppe zählen, wo man fast an allen Eiern in toto die Membranbildung beobachten konnte. Eine oder zwei Minuten nach diesem Prozeß, d. h. zu der Zeit, wo sich in den Eiern in vivo hellere Tröpfchen auszuschcheiden beginnen, sieht man hier, wie Fig. 1 zeigt, daß aus dem Plasma heraus in den Zwischenraum zwischen letzteres und die Membran eine gewisse Substanz austritt, welche sich sehr deutlich mit plasmatischen Farbstoffen, d. h. mit Eosin und Pikrinsäure, färben läßt. Diese Substanz besitzt gleich nach ihrer Ausscheidung eine feinkörnige Struktur und nimmt erst, sobald sie sich aufzu-

lösen beginnt, eine fädig-retikuläre Struktur an, wobei sie lebhaft an das Fibrin erinnert.

Diese Substanz, welche mir dieselbe zu sein scheint, die von Knaffl-Lenz und Loeb als Lipoide angesehen wird, scheidet sich gewöhnlich aus dem Plasma gleichzeitig an mehreren Stellen der Oberfläche des letzteren aus, um nach einiger Zeit ineinander zusammenzufließen und das Plasma mehr oder minder dicht zu umschließen.

Die Grenzen zwischen der ausgeschiedenen Substanz und dem übrigen Plasma sind überall scharf gezeichnet, und zwar deshalb, weil die Körnchen des „extranukleären Chromatins“ aus dem Plasma nicht heraustreten, sondern zu größeren, mit Hämatoxylin leicht zu tingierenden Komplexen zusammenschmelzen und an der Peripherie des Plasmas liegend, infolge ihrer Färbung noch diese Grenze verschärfen. Dieser Umstand dürfte wohl darauf hindeuten, daß wir es hier nicht mit Extraovaten, d. h. mit gewissen Segmenten des Eiplasmas zu tun haben, sondern mit der Abscheidung irgend eines Bestandteiles desselben.

Fig. 1 zeigt, daß dem Ausfließen der glänzenden Substanz Änderungen vorausgehen, die gleichzeitig im ganzen Plasma stattfinden. Wie an einigen anderen Präparaten zu sehen war, setzen diese Änderungen in der Nähe des Kernes und sogar in dem Innern desselben ein, denn man kann beobachten, daß der Kern bereits ganz deutliche Änderungen erfahren hat, während das Ausfließen der Substanz aus dem Plasma soeben kaum begonnen hat. Die im Plasma vor sich gehenden Änderungen äußern sich zunächst in der Entstehung einer Art von zentrifugalen Strömungen, welche von dem Kern als dem Mittelpunkt ausgehen. Darauf deutet einerseits die strahlige Lagerung der Körnchenkomplexe hin, andererseits aber die Bildung hellerer Plasmastreifen, gleichsam heller Kanälchen, die sich längs dieser Strahlen bilden.

Die allerersten Änderungen im Kern beginnen sich, wie bereits erwähnt, noch vor dem Ausfließen der sich mit Eosin färbenden Substanz bemerkbar zu machen. Sie verlaufen in reifen Eiern äußerst schnell und sind bereits nach zwei Minuten schon sehr weit vorgeschritten, was eine gewisse Schwierigkeit bot, ihre einzelnen Stufen zu fixieren. Wie die Fig. 1, 2, 3, 26, 27 zeigen, bestehen die anfänglichen Änderungen im Kern in der Lösung des Chromatins, so daß der Kern seine tingierbaren Bestandteile all-

mählich verliert und schließlich zu einer ganz farblosen Kugel wird, welche mit ganz winzigen, mit Eosin färbaren Körnchen ausgefüllt ist. An diesen Figuren kann man auch beobachten, daß gleich zu Anfang dieser Änderungen, mitunter sogar noch vor dem völligen Zerfließen des Chromatins, die Kernmembran platzt und die von ihr umschlossene Substanz zum Teil nach außen gelangt, wo sie um die nunmehr faltig zusammengeschrumpfte Kernmembran eine sich rosarot mit Eosin färbende perinukleäre Schicht bildet. Diese Änderungen verlaufen in einem so schnellen Tempo, daß von den eine Minute nach der Membranbildung fixierten Eiern bereits fast alle eine geplatze Kernmembran aufweisen. Die Kernsubstanz, welche infolge des Platzens der Membran nach außen gelangt ist, verbreitet sich nicht sofort im ganzen Plasma, sondern ist vielmehr eine Zeitlang als eine hellere Insel inmitten des dunkleren und mit den Körnchen des „extranukleären Chromatins“ durchsetzten Plasmas sichtbar (Fig. 26, 27). An einigen Präparaten ist sogar zwischen dem Plasma und der helleren Insel eine deutliche Grenze zu sehen. Mitunter platzt die Kernmembran etwas früher, bevor noch das ganze Chromatin zerflossen ist; alsdann kann man sehen, wie die winzigen Chromatinkörnchen aus der Kernmembran heraus nach außen befördert werden. Wir hätten es also hier mit dem gleichzeitigen Zusammentreffen von Chromatolysis und Karyorrhexis zu tun. Die Kernmembran bleibt noch ziemlich lange bestehen, ohne aufgelöst zu werden.

Wurden die in diesem Stadium der Änderungen befindlichen Eier in normales Seewasser übergeführt, so verlangsamte sich nur das Tempo des cytolytischen Prozesses und sie verblieben mehrere Stunden lang auf derselben Stufe der Änderungen.

Bleiben jedoch solche Eier nach dem Ausfluß der glänzenden Substanz in dem mit Benzol oder Chloroform versetzten Wasser, so treten schnell weitere cytolytische Änderungen ein. Schon manchmal während ihrer Ausscheidung, für gewöhnlich aber erst nach ihrem Ausfließen erleidet die Plasmastruktur ausgesprochene Änderungen, indem sie deutlich wabig wird, wobei die einzelnen Waben ziemlich groß erscheinen und dabei ungleiche Dimensionen besitzen. Diese Waben sind bedeutend größer als bei der normalen Eistruktur. Ein Vergleich der Fig. 2, 3 mit den Fig. 14, 15 und 18 scheint dafür zu sprechen, daß eine Quellung resp. ein Ineinanderfließen der ursprünglichen Waben stattgefunden hat.

Wenn man diese wabige Struktur an Schnitten von derselben Stärke beobachtet, so hat es den Anschein, als ob ein beträchtlicher Teil derjenigen Substanz, welche vorher den Innenraum der ursprünglichen Waben ausgefüllt hat, aufgelöst und ausgeschieden worden sei. Die Wände dieser Waben färben sich mit Eosin und man kann in ihnen, besonders in ihren Knotenpunkten, verstreut liegende Körnchen des „extranukleären Chromatins“ beobachten, die mitunter in größeren Anhäufungen auftreten und sich intensiv blau mit Hämatoxylin färben.

Nach kurzer Zeit, gewöhnlich nach einigen Minuten, kann man beobachten, daß diese Anhäufungen sich verästeln und auf diese Weise ein unregelmäßiges Netz bilden, welches sich von der die Kernmembran umgebenden Substanz in Gestalt von Strahlen mit zahlreichen seitlichen Anastomosen verzweigt (Fig. 3).

Mit dem weiteren Fortschreiten dieses Prozesses verschwindet die wabige Struktur, und die ganzen Eier bestehen aus dunklen Kugeln, die meiner Ansicht nach ihren Ursprung dem Platzen der Wabenwände und der Ansammlung der daraus resultierenden Substanz um die vorerwähnten Körnchenanhäufungen herum verdanken. Diese Kugeln sind von verschiedener Größe und besitzen eine ausgesprochen feinwabige oder vakuolisierte Struktur. Die Zwischenwände dieser winzigen Alveolen bestehen aus einer sich mit Hämatoxylin dunkel blau färbenden, homogenen Substanz, was dafür spricht, daß das „extranukleäre Chromatin“ aufgelöst worden ist.

Fig. 4 stellt uns ein derartiges Stadium dar, wo das ganze Ei aus einer großen Anzahl von Kugeln oder Tropfen von verschiedener Größe und von vakuolierter Struktur besteht. Die ursprüngliche Struktur ist völlig verschwunden und nur hie und da an der Peripherie des Eies oder zwischen den winzigen Kügelchen sind noch ihre Überreste zu sehen. Der Kern erscheint in diesem Stadium als ein kleines, homogenes Gebilde, welches sich mit Hämatoxylin ziemlich intensiv färbt. Es ist dies wahrscheinlich nur noch die kompakt zusammengeballte Kernmembran.

B) Neben den soeben geschilderten häufigsten Bildern von cytolytischen Änderungen begegnet man auch gewissen Modifikationen derselben, und zwar ebenso bei den mit Benzol wie bei den mit Chloroform behandelten Eiern. Nach meinen Beobachtungen

treten sie meistens in Eiern auf, bei denen der Membranbildungsprozeß gehemmt oder bedeutend verzögert wurde.

Fig. 5 zeigt uns ein Ei, auf welchem die Membran sich noch nicht gebildet hat. Im Plasma sind aber bereits deutliche Änderungen wahrzunehmen, und zwar in Gestalt von in der Bildung begriffenen, wolkigen Körnchenanhäufungen sowohl in der Peripherie als auch im Innern des Plasmas um den Kern herum. Neben Körnchenanhäufungen treten hie und da unregelmäßig in diesen Eiern Stäbchen auf, die sich ebenso wie die letzteren mit Hämatoxylin färben und in Körnchen zu zerfallen scheinen, da sie in späteren Stadien der Änderungen nirgends mehr zu sehen sind. — Die oben besagten Anhäufungen beginnen gegeneinander Ausläufer auszusenden und stellen schließlich ein unregelmäßiges, großmaschiges Netz dar. Nach einiger Zeit setzt in diesem Netze in der Kerngegend die Vakuolenbildung ein und gleichzeitig mit diesem Prozesse erleidet der Kern rasch aufeinanderfolgende, durchgreifende Änderungen. Zunächst beginnt sich das Chromatin aufzulösen, wovon die immer blässer werdende Färbung des Chromatins sowie das Verschwinden der Chromatinkörnchen in demselben zeugt. Fig. 21 stellt einen fast normalen Kern dar, Fig. 22 dagegen einen Kern, in welchem die Struktur des Liningerrüstes zwar noch erhalten ist, die Chromatinkörnchen aber bereits an Zahl bedeutend zurückgegangen sind, so daß der ganze Kern sich bedeutend blässer färbt; auch der stark vakuolisierte Nukleolus färbt sich ebenfalls schwächer. In Fig. 23 sehen wir nur noch den letzten Rest von Chromatin, und zwar in Gestalt von Körnchen in der Nähe der Hülle; die Kernsubstanz hat ihre ursprüngliche Struktur verloren und tritt uns jetzt in feinkörniger Gestalt entgegen. In Fig. 25 endlich erscheint das Kerninnere bereits völlig homogen, man sieht nur noch die Chromatinreste unter der Hülle und außerdem noch in Fig. 24 die Reste des Nukleolus. In allen diesen Bildern bleibt die Form und Größe des Kerns unversehrt.

Die Vakuolisierung des Plasmas schreitet immer weiter nach der Peripherie zu fort, gleichzeitig ballt sich die Substanz, welche die wolkenartigen Anhäufungen bildet, zu immer größeren und dichteren Komplexen zusammen (Fig. 6). Gleichzeitig mit dieser groben Vakuolisierung, die um den Kern herum beginnt, erscheint auf der Eiperipherie ein scharf umgrenzter Gürtel, welcher eine deutlich ausgeprägte wabige Struktur zeigt. Die Waben quellen

jedoch nicht auf, sondern behalten ihre normale Größe bei. In den Wabenwänden sieht man Anhäufungen von Körnchen des „extranukleären Chromatins“, die an einigen Stellen mittels schmaler Streifen mit den in der Eimitte und um den Kern herum befindlichen wolkenartigen Anhäufungen in Verbindung treten. Die Zahl der Körnchen in dem peripheralen Gürtel ist so groß, daß sich der ganze Gürtel dunkler färbt als die zwischen ihm und den Anhäufungen um den Kern herum liegende Plasmapartie. In dieser Übergangsschicht ist nämlich die Zahl der Körnchen nur sehr gering.

In dem peripheralen Gürtel macht sich eine Tendenz zur Sprengung desselben in einzelne Teile bemerkbar. In Fig. 6 sieht man von der Oberfläche des Eies ausgehende furchenähnliche Ausbuchtungen oder Einkerbungen, welche bestrebt sind, den ganzen Gürtel in kleine Kugeln zu teilen. Dieser Prozeß führt in seinem weiteren Verlauf zu dem in Fig. 7 wiedergegebenen Zustande, welcher lebhaft an Fig. 4 erinnert, nur daß hier die Kugeln, in welche das Plasma zerfällt, nicht so kompakt sind und vielmehr Eisegmente mit etwas größeren Alveolen darstellen, in deren Wänden die Anhäufungen winziger Körnchen des „extranukleären Chromatins“ zu sehen sind.

Die Zwischenräume zwischen diesen Kugeln enthalten eine hellere, sich mit Eosin färbende Substanz, welche diese Kugeln untereinander verbindet und die Übergänge zwischen ihnen bildet. An einigen Stellen haben sich zwischen den einzelnen Kugeln größere Vakuolen gebildet, und in ihrem Innern sind dann größere Mengen einer Substanz zu beobachten, die mit denselben Eigenschaften ausgestattet ist, wie die aus dem Plasma ausfließende Substanz in den vorhin geschilderten Bildern. Die Bildung einer Membran und das Ausfließen dieser Substanz aus dem Plasma heraus nach außen konnte hier nicht festgestellt werden. Mitunter nur sammelt sich die sich rosarot färbende Substanz an der Peripherie, und man kann dann ihre Abnahme im Eizentrum deutlich wahrnehmen.

C) Außer den beiden obigen Bildern der Cytolyse, in denen sofort das ganze Ei von diesem Prozeß ergriffen wird, begegnet man, wenn auch bedeutend seltener, Formen, in denen dieser Prozeß an einer einzigen Stelle einsetzt und erst von hier aus allmählich und schrittweise sich auf immer weitere Partien des Plasmas ausdehnt.

Derartige Bilder stellen uns die Fig. 8 und 9 dar. An einer gewissen Stelle der Eiperipherie sieht man an den Plasmazerfall erinnernde Veränderungen, welchen Verworn (28) bei *Thalassicola* unter dem Namen des „körnigen Zerfalls“ beschrieben hat.

Ähnliche Bilder hat auch Loeb (19) in Echinideneiern nach künstlicher Hervorrufung der Membran beobachtet. Bei Eiern, in denen ich diese Bilder von Cytolyse zu beobachten Gelegenheit hatte, habe ich eine Membranbildung nicht feststellen können. Fig. 8 zeigt den Beginn der Änderungen. Ein Teil des Protoplasmas ist aufgelöst, gleichsam verschwunden, und an seiner Stelle sehen wir mehrere Kugeln (Tröpfchen) von körniger oder fein vakuolisierter Struktur, dazwischen aber einen Raum, welcher mit zahlreichen Flocken einer sich mit Eosin rosarot färbenden Substanz, die an die obenerwähnte und aus dem Plasma ausfließende erinnert, ausgefüllt ist.

An den Stellen, wo ein derartiger Zerfall eingesetzt hat, beginnt auch die Vakuolisierung des Plasmas und gleichzeitig damit bilden sich in demselben gesonderte Kugeln von verschiedener Größe. Der Prozeß verläuft in der Weise, daß die Vakuolen größere Protoplasmapartien, in denen erhebliche Mengen von Körnchen des „extranukleären Chromatins“ angehäuft sind, voneinander abschnüren. Diese Vakuolen sind von verschiedener Größe, jedoch in jedem Falle bedeutend größer als die Waben des normalen Protoplasmas. Die betreffenden Bilder erwecken den Eindruck, als ob die im Innern der Waben befindliche Substanz teilweise gelöst würde, und die Wabenwände selbst zum Teil platzen oder zusammenfließen, wodurch sie ihr Volumen vergrößerten.

Die Wanderung der sich mit Hämatoxylin färbenden Körnchen im Protoplasma und ihre Ansammlung auf der ganzen Peripherie, wo die Cytolyse stattfindet, ist sehr deutlich in Fig. 8 zu sehen, während an dem entgegengesetzten Pol die Körnchen in bedeutend geringerer Menge vorhanden, in den mittleren Partien dagegen dunkle, nach dem im Zerfall begriffenen Eirand orientierte Streifen zu sehen sind (Fig. 8).

Mit dem weiteren Fortschreiten des cytolytischen Prozesses erstreckt sich die Anhäufung und die Aufteilung in größere, gesonderte Kugeln auf immer weitere Gebiete des Protoplasmas und allmählich kann man die stufenweisen Änderungen im ganzen Ei beobachten. Wenn wir die Fig. 9 näher betrachten, so sehen wir

eine ganze Reihe von Übergängen von fast unverändertem, normalem Protoplasma über den Zustand feinsten Vakuolisierung zur Bildung von immer größeren Vakuolen und schließlich bis zu dem Stadium, wo auch diese Struktur verschwunden ist und an ihrer Stelle zwischen den einzelnen, gesondert liegenden Kugeln eine sich rosarot färbende Substanz von feinkörniger oder flockiger Struktur verbleibt.

Der Mittelstreifen des Eies ist dunkler gefärbt und enthält bedeutende Mengen von Körnchen des „extranukleären Chromatins“, was darauf hinweist, daß die letzteren, ebenso wie in Fig. 8, nach der Zerfallstelle hin zustreben. Das endgültige Bild dieses Prozesses würde also dahin zu deuten sein, daß der cytolytische Prozeß von der Peripherie ausgehend, immer weiter nach dem Plasmaintern zu um sich greift und dasselbe allmählich ganz in Mitleidenschaft zieht, so daß es nach einiger Zeit aus einer großen Menge völlig voneinander getrennter Kügelchen besteht, die sich mehr oder minder intensiv mit Hämatoxylin färben lassen (Fig. 10).

Wenn auch die Cytolyse in oben beschriebenen Bildern nur an dem einen Rande des Plasmas beginnt, so partizipiert dasselbe dennoch als Ganzes in gewisser Beziehung an dem Zerfall. Dafür würden auch die öfters angetroffenen, der Fig. 8 ähnlichen Bilder sprechen, die jedenfalls darauf hindeuten, daß in dem von der Cytolyse augenblicklich noch nicht ergriffenen und scheinbar normalen Plasmarest gewisse, nach der Stelle des körnigen Zerfalls hin gerichtete Strömungen sich geltend machen. Der Kern zeigt anfänglich keine offensichtlichen Änderungen; erst wenn die Vakuolisierung in seiner Nachbarschaft beginnt, dann fängt auch das Chromatin an sich aufzulösen, die Kernmembran platzt und die Kernsubstanz gelangt teilweise nach außen. Diese Änderungen sind den bereits in der Gruppe A) geschilderten völlig analog.

### Zusammenfassung dieses Kapitels.

Die Verallgemeinerung obiger Resultate führt zu folgenden Ergebnissen:

- 1) Der Vorgang der Cytolyse unter der Einwirkung von Chloroform und Benzol beruht darauf, daß das Plasma in zwei Substanzen zerlegt wird: die eine ist feinkörnig, wird mit Eosin rosarot gefärbt, erfüllt das Innere der Waben, deren Wände von der

zweiten Substanz gebildet werden; in dieser nun häufen sich Körner des „extranukleären Chromatins“ an, welche von Hämatoxylin intensiv gefärbt werden. Die Veränderungen im Kerne bestehen in einer Auflösung des Chromatins.

2) Die Bildung der Membran auf den Eiern führt zum Ausflusse der in den Waben befindlichen Substanz aus dem Ei. Die Waben aber vergrößern sich, so daß das Ei eine deutlich wabige Struktur aufweist. Gleichzeitig mit diesem Prozesse springt die Kernmembran auf und die Kernsubstanz ergießt sich in das Plasma.

3) An Eiern, an denen sich keine Membran ausgebildet hatte, konnte ich kein Ausfließen irgendwelcher Substanzen aus dem Ei beobachten, obgleich der Zerfall des Plasmas in ähnlicher Weise wie in den eine Membran aufweisenden Eiern verlief. Eine Berstung der Kernmembran kam trotz vollständiger Auflösung des Chromatins niemals vor.

4) Die Körner des „extranukleären Chromatins“ unterliegen einer Koagulation noch vor der Bildung der Membran, später lösen sie sich vollkommen auf.

5) Als letztes Resultat dieser cytolytischen Veränderungen ist der gänzliche Ausfluß der innerhalb der Waben befindlichen Substanz und der Zerfall der übrigbleibenden Substanz in eine große Menge winziger Kugeln (Tropfen) von deutlicher vakuolisierter Struktur anzugeben.

## II. Cytolytische Änderungen in unreifen Eiern.

Unter der ersten Gruppe von Eiern, die mit den schwächeren Chloroformlösungen behandelt wurden, war ein Teil noch nicht ausgereift, wies aber trotzdem cytolytische Änderungen auf.

Am Material in toto konnte man in diesen Eiern schon bei geringer Vergrößerung das Austreten von hellen Tröpfchen verschiedener Größe aus dem Protoplasma beobachten. Die Menge dieser Tröpfchen war verschieden und ihre Größe war der Menge umgekehrt proportional. Durch die Tropfen wurde keine deutliche Eimembran von dem Eiplasma abgehoben. Gleichzeitig mit der weiteren Absonderung dieser tropfenartigen Substanz schien auch das Plasma sein Volumen zu verringern und nahm eine ausgesprochen körnige Struktur an.

Auf den Schnitten der unreifen Eier sieht man im Plasma beträchtliche Mengen mit Hämatoxylin sich färbender Körnchen, welche von Schaxel für „extranukleäres Chromatin“ gehalten werden.

Zwei Minuten nach dem Einbringen dieser Eier in mit Chloroform versetztes Wasser kann man auf den Schnitten beobachten, daß an der Plasmaperipherie eine Absonderung oder ein Ausfluß einer Substanz von statten zu gehen beginnt.

Bevor sich dieser Prozeß vollzieht, treten einige Veränderungen auf der ganzen Eioberfläche ungefähr mit derselben Intensität auf (Fig. 28). Die mit Hämatoxylin sich färbenden Körnchen rücken gleichsam von der Peripherie ab und wandern nach der dem Kern näher gelegenen Schicht, wo sie sich zu größeren Klümpchen oder Anhäufungen zusammenballen. Der peripherische Teil des Plasmas, in welchem die Körnchen spärlich auftreten, läßt sich dagegen mit Eosin sehr deutlich färben und besitzt deutlich wabige Struktur.

Im Kern (Fig. 28) lassen sich anfänglich keine besonderen Änderungen feststellen und bei vielen der soeben beschriebenen Eier unterscheidet sich der Kern durch nichts vom normalen. Doch bereits nach kurzer Zeit treten auch im Kern Änderungen auf, welche einerseits auf der Lösung des Chromatins, andererseits auf gewissen Vorgängen in der achromatischen Substanz beruhen. Letztere verliert nämlich ihre normale Struktur, zerfällt in viele kleine Körnchen und erleidet schließlich eine augenfällige Quellung, so daß die Kernmembran zuletzt platzt und die Kernsubstanz sich nach außen ins Plasma ergießt. Diesen Prozeß veranschaulichen uns Fig. 28—36.

In Fig. 28 sehen wir den Beginn des cytolytischen Prozesses; im Kern bemerkt man fast gar keine Änderungen. An dem Bilde sieht man das Auswandern der Chromatinkörner aus dem Kern nach dem Plasma. Mit diesem Prozeß hat sich Schaxel (26) in seiner Arbeit über die Entwicklung der Echinideneier sehr eingehend befaßt; an der Hand derartiger Bilder deduziert er die Herkunft des sog. „extranukleären Chromatins“. Die Fig. 29, 32, 33, 34 zeigen die stufenweise Auflösung des Chromatins; während letzteres z. B. in Fig. 29 und 32 in Gestalt von kleinen, losen Körnchen erscheint, zeigt Fig. 34 nur noch die letzten, vereinzelt hier und da zerstreuten Reste desselben. Dasselbe Bild bietet uns

BULLETIN INTERNATIONAL  
DE L'ACADÉMIE DES SCIENCES DE CRACOVIE  
CLASSE DES SCIENCES MATHÉMATIQUES ET NATURELLES.

SÉRIE *B*: SCIENCES NATURELLES.

DERNIERS MÉMOIRES PARUS.

(Les titres des Mémoires sont donnés en abrégé).

- |  |            |
|--|------------|
| <b>J. Zaczek.</b> Über eine neue Form der Nervenendigungen in den Sinushaaren der Pferde . . . . .   | Nov. 1911  |
| <b>L. Popielski.</b> Blutdruck und Ungerinnbarkeit des Blutes bei der Tätigkeit der Verdauungsdrüsen . . . . .   | Nov. 1911  |
| <b>A. Prazmowski.</b> Entwicklungsgeschichte und Morphologie des Azotobacter chroococcum Beeijer. Vorläufige Mitteilung . . . . .                                      | Déc. 1911  |
| <b>S. Udziela.</b> Untersuchungen über das Lymphgefäßsystem von Salamanderlarven ( <i>Salamandra maculosa</i> Laur.) . . . . .   | Déc. 1911  |
| <b>L. Popielski.</b> Weitere Untersuchungen über die Bedeutung der Aufhebung der Blutgerinnungsfähigkeit für die Tätigkeit der Verdauungsdrüsen . . . . .              | Déc. 1911  |
| <b>J. Zajac.</b> Der vertikale Schnitt des monokularen Sehraumes. (Weitere Untersuchungen über das monokulare Sehen) . . . . .   | Déc. 1911  |
| <b>K. Białaszewicz.</b> Untersuchungen über die osmotischen Verhältnisse bei der Entwicklung der Frosch- und Hühnerembryonen. Vorläufige Mitteilung . . . . .          | Janv. 1912 |
| <b>H. Zapałowicz.</b> Revue critique de la flore de Galicie, XXIII partie  | Févr. 1912 |
| <b>K. Kostanecki.</b> Über eigentümliche Degenerationserscheinungen des Keimbläschens . . . . .  | Févr. 1912 |
| <b>B. Hryniewiecki.</b> Ein neuer Typus der Spaltöffnungen bei den <i>Saxifragaceen</i> . . . . .  | Févr. 1912 |
| <b>Ch. Klecki.</b> Action de l'émanation du radium sur la phagocytose des microbes . . . . .   | Mars 1912  |
| <b>A. Prazmowski.</b> Azotobacter-Studien. I. Morphologie und Cytologie  | Mars 1912  |
| <b>J. Dunin-Borkowski.</b> Versuch einer chemischen Theorie der Hämololyse und der Hämagglutination . . . . .  | Mars 1912  |
| <b>W. Rothert.</b> Über Chromoplasten in vegetativen Organen . . . . .   | Mars 1912  |
| <b>R. Hulanicka.</b> Recherches sur l'innervation des proéminences tactiles génitales de la femelle et de l'appareil fixateur du mâle <i>Rana temporaria</i> . . . . . | Avril 1912 |
| <b>H. Zapałowicz.</b> Revue critique de la flore de Galicie, XXIV partie   | Avril 1912 |
| <b>St. Powierza.</b> Über Änderungen im Bau der Ausführwege des weiblichen Geschlechtsapparates der Maus während ihres postembryonalen Lebens . . . . .                | Avril 1912 |

## TABLE DES MATIÈRES.

Mai 1912.

	Page
ST. POWIERZA. Über Änderungen im Bau der Ausführwege des weiblichen Geschlechtsapparates der Maus während ihres postembryonalen Lebens (Schluß) . . . . .	353
R. HULANICKA. Recherches sur l'innervation de la peau de <i>Triton cristatus</i> . . . . .	400
M. MATLAKÓWNA. Über Gramineenfrüchte mit weichem Fettesperm . . . . .	405
R. WEIGL. Vergleichend-zytologische Untersuchungen über den Golgi-Kopsch'schen Apparat und dessen Verhältnis zu anderen Strukturen in den somatischen Zellen und Geschlechtszellen verschiedener Tiere . . . . .	417
W. BIAŁKOWSKA und Z. KULIKOWSKA. Über den feineren Bau der Nervenzellen bei verschiedenen Insekten . . . . .	449
E. SCHECHTEL. Eine neue Hydrachniden-Gattung aus der polnischen Tatra, <i>Wandesia</i> n. g. . . . .	463
N. CYBULSKI. Elektrische Ströme in tätigen Muskeln, deren Charakter und Eigenschaften . . . . .	469
M. KONOPACKI. Über mikroskopische Veränderungen, welche während der in Echinideneiern mittels verschiedener chemischer Reagenzien hervorgerufenen Cytolyse auftreten	527

---

Le «*Bulletin International*» de l'Académie des Sciences de Cracovie (Classe des Sciences Mathématiques et Naturelles) paraît en deux séries: la première (A) est consacrée aux travaux sur les Mathématiques, l'Astronomie, la Physique, la Chimie, la Minéralogie, la Géologie etc. La seconde série (B) contient les travaux qui se rapportent aux Sciences Biologiques. Les abonnements sont annuels et partent de janvier. Prix pour un an (dix numéros): Série A . . . 8 K; Série B . . . 10 K.

Les livraisons du «*Bulletin International*» se vendent aussi séparément.

Adresser les demandes à la Librairie «*Spółka Wydawnicza Polska*»  
Rynek Gł., Cracovie (Autriche).

---

Prix 7 K 60 h.

---

---